

Universitat de Barcelona
Divisió de Ciències Experimentals i Matemàtiques
Departament de Biologia Vegetal
Facultat de Biologia

Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries
Departament de Tecnologia Hortícola
Centre de Cabrils

TESIS DOCTORAL

ESTUDIO INTEGRAL DE LAS RESPUESTAS
ECOFISIOLÓGICAS AL ESTRÉS HÍDRICO:
CARACTERIZACIÓN DE VARIEDADES DE ALMENDRO

FELICIDAD DE HERRALDE TRAVERIA

2000

Universitat de Barcelona
Divisió de Ciències Experimentals i Matemàtiques
Departament de Biologia Vegetal
Facultat de Biologia

Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries
Departament de Tecnologia Hortícola
Centre de Cabrils

ESTUDIO INTEGRAL DE LAS RESPUESTAS ECOFISIOLÓGICAS AL ESTRÉS HÍDRICO: CARACTERIZACIÓN DE VARIEDADES DE ALMENDRO

Memoria presentada por Felicidad de Herralde Traveria, inscrita en el programa de doctorado "La Fisiología de las plantas y el ambiente" (bienio 1996-1998) del Departament de Biologia Vegetal de la Universitat de Barcelona, para optar al grado de doctora en Biologia por la Universitat de Barcelona.

Este trabajo ha sido realizado en el Departament de Tecnologia Hortícola de l'Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries, bajo la dirección del Doctor Robert Savé i Montserrat y la tutoría del Doctor Josep Lluís Araus Ortega.

Director de tesis

Tutor

Autora

Dr. Robert Savé i Montserrat

Dr. Josep Lluís Araus Ortega

Felicidad de Herralde Traveria

Agradecimientos

Quiero agradecer al Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries, IRTA, la concesión de la Beca Predoctoral que me ha permitido la integración en los departamentos de Tecnología Hortícola y Arboricultura Mediterrània y con ello ha hecho posible la realización de esta tesis doctoral en el marco del proyecto CICYT AGF96-0502 "Mejora del almendro para resistencia a la sequía. Quiero hacer especial énfasis en la colaboración con y que he recibido de ambos departamentos en aspectos relacionados con el conocimiento de las respuestas ecofisiológicas de especies hortícolas y frutícolas en un contexto productivo en condiciones mediterráneas.

A la CIRIT, la concesión de la beca 1998BEAI200266 "Ecofisiologia de les espècies mediterrànies i ús de reg mínim en revegetacions", que me permitió realizar una estancia en la Universidad de California-Davis. En este punto quiero agradecer al Dr. Richard Y. Evans y al resto del Department of Environmental Horticulture, así como a Warren G. Roberts, director en funciones del Davis Arboretum, por su gran acogida y las facilidades que me dieron a la hora de desarrollar mi trabajo. También quiero agradecer al Dr. Theodore M. DeJong, al Dr. Kenneth Shackel y al Dr. David A. Goldhamer del Department of Pomology de la UC-Davis, por mostrarme las líneas de investigación en fruticultura, especialmente en el almendro, que se llevan a cabo en California en la actualidad y por sus consejos y visión crítica sobre mi trabajo como reconocidos expertos en este campo.

Al Dr. Hervé Cochard del INRA-Clermont Ferrand por proporcionarnos las bases que me permitieron el desarrollo del método de medida de la conductividad hidráulica xilemática y vulnerabilidad al embolismo en el Departament de Tecnologia Hortícola del IRTA. Y a el mismo y al Dr. Thierry Ameglio por sus consejos y visión crítica sobre mi trabajo. En este punto también quiero agradecerle al Dr. John Sperry del Department of Biology de la University of Utah, su interés y sus prácticos consejos para el perfeccionamiento del método.

Al Dr. Robert Savé, por ser mi director de tesis y mi mentor; porque me dio una oportunidad desde el primer día y ha impulsado y sigue impulsando mi carrera desde la perspectiva de una visión finalista de la ecofisiología; por presionarme cuando era necesario y por darme vacaciones cuando las necesitaba. Moltes gràcies!!!

A Carme Biel por ayudarme tantísimo durante todos estos años como compañeras de trabajo. ¡Ay, qué vida tan dura esta! Sin su aportaciones y sus ánimos esta tesis no se hubiera acabado nunca.

Al resto del personal del DTH por su ayuda en la resolución de temas prácticos. Sobre todo a Pepe Montero, por todo lo que me ha enseñado del trabajo en el campo y por lo mucho que me ayudo en el mantenimiento de la parcela. A Carmen Bellido y Anna Puerta por los 'malos ratos' que han pasado con mis medidas y análisis. Y a Beatriz Cánovas por todo el papeleo.

Al Dr. Ignasi Batlle y a Francisco Vargas del DAM, por haber depositado su confianza en mi y apoyarme desde el principio dentro y fuera del proyecto.

Al Dr Josep Lluís Araus por ser mi tutor y ayudarme empezar y a resolver mis dudas en muchas cuestiones a lo largo de estos tres años. Al Dr. Luis Tapia por introducirme en el mundo de la fisiología vegetal y por su método de enseñanza en el que comprender, hacerse preguntas y resolverlas constituyen el verdadero aprendizaje, más que la memorización del conocimiento previo. Y al resto de los profesores de la Unitat de Fisiologia Vegetal que en un momento u otro me han enseñado y ayudado.

Y a todos aquellos que con su experiencia y capacidad crítica han contribuido a desarrollar el presente trabajo y mi formación en muchos aspectos relacionados con el tema que aquí se trata: al Dr. Arturo Torrecillas y todo su equipo, por los trabajos desarrollados conjuntamente; al Dr. José Enrique Fernández y su equipo, por sus comentarios en el campo del intercambio gaseoso; al Dr. Pere Arús, por la colaboración en la F₂ y permitirme mantener el contacto con la genética

molecular; al Dr. Ramon Messeguer y a Anna Campalans por su contribución al proyecto en los aspectos de biología molecular y el control génico de la tolerancia a la sequía; al Dr. Moshe Cohen por proporcionarme los medios y los contactos para iniciar la medida de la conductividad hidráulica xilemática.

Espero seguir en este negocio para poder volver a trabajar y seguir avanzando con todos vosotros.

A todos los "precarios" del IRTA con los que he coincidido y con los que he compartido buenos ratos y penas comunes, muchas horas de trabajo, cafés y cervezas. A Pepa, Pedro, Marta, M^a Ángeles, Jordi y Javier; a Osvaldo y a Éric, por sus ánimos; y a los que ya no están por aquí pero aún se dejan ver Pepe, Pere y sin olvidar Àlvaro, que siempre me hace reír.

A Cristian, Itziar, David, Sandra, Esther, Eva, Núria, Pol, Toni y Ferran, por lo mucho que hemos estudiado y nos hemos divertido juntos. Si yo he podido acabar, vosotros también podreis hacer lo que os propongais.

A los viejos amigos por aguantarme y animarme siempre, por hacer el esfuerzo de intentar comprender mi trabajo y ofrecer vuestra ayuda para este 'arranque'. A Mónica, Rafa, Alejandra, Cristina, Carlos, Darek, Amparo y Joaquín. Y a Adam, Txomin y Anna, por su apoyo virtual. Nos vemos a las 9 en el 10!!!!

Y finalmente a mi familia, por haberme apoyado siempre, por aguantar mis cambios de humor en casa y por vuestro cariño. A mis estupendas hermanas Corina y Fer. A mi madre, siempre preocupada porque a su niña todo le vaya bien. Y a mi padre por haberme inculcado el amor a la naturaleza y la curiosidad necesarias para dedicarme al mundo de la ciencia.

**Quien a buen árbol se arrima,
buena sombra le cobija.
(Refranero popular)**

Índice General

Índice General.....	i
Índice de Tablas.....	iv
Índice de Figuras.....	v
Abreviaturas.....	vii
1 Introducción.....	1
1.1_ Resistencia al estrés ambiental en las plantas bajo condiciones de clima mediterráneo.....	3
1.1.1_ El clima mediterráneo y la sequía.....	3
1.1.2_ Mecanismos de resistencia.....	4
<i>Mecanismos de escape.....</i>	4
<i>Mecanismos de evitación.....</i>	5
<i>Mecanismos de tolerancia.....</i>	8
1.1.3_ Xeromorfia, xerofilia y esclerofilia.....	10
1.1.4_ Transporte de agua.....	11
<i>La cavitación: límites al transporte de agua en el tallo.....</i>	12
<i>Revisión de métodos.....</i>	14
1.1.5_ La asimilación de CO ₂	17
1.2_ La ecofisiología como herramienta de trabajo.....	18
1.2.1_ Aplicaciones a la mejora genética.....	19
1.2.2_ Aplicaciones al manejo agronómico: cultivos arbóreos.....	20
1.3_ Antecedentes, situación actual del cultivo del almendro.....	20
1.4_ Objetivos de la tesis.....	26
2 Caracterización hídrica, hidráulica y morfológica de variedades de almendro.....	27

2.1_ Material y Métodos.....	29
2.1.1_ Descripción del material vegetal y condiciones experimentales.....	29
2.1.2_ Métodos de medida de las relaciones hídricas.....	33
2.1.2.1_ Curvas Presión-Volumen.....	33
2.1.2.2_ Tasa de transpiración cuticular.....	33
2.1.2.3_ Contribución de los componentes foliares al comportamiento hídrico de la planta.....	33
2.1.3_ Métodos de caracterización hidráulica xilemática.....	34
2.1.4_ Métodos de medida de la morfología.....	35
2.1.4.1_ Morfología foliar.....	35
2.1.4.2_ Morfología de la copa.....	36
2.2_ Resultados y discusión.....	36
2.2.1_ Caracterización hídrica.....	36
2.2.1.1_ Curvas Presión-Volumen y tasas de transpiración cuticular.....	36
2.2.1.2_ Contribución de los componentes foliares al comportamiento hídrico de la planta.....	39
2.2.1.3_ Caracterización hidráulica xilemática.....	41
2.2.1.4_ Morfología foliar y de la copa.....	48
3 Caracterización fotosintética de variedades de almendro.....	55
3.1_ Material y Métodos.....	58
3.1.1_ Descripción del material vegetal y condiciones experimentales.....	58
3.1.2_ Métodos de medida de la fotosíntesis e intercambio gaseoso.....	58
3.2_ Resultados y discusión.....	60
4 Caracterización de la respuesta ecofisiológica de ocho variedades de almendro a un ciclo de sequía y recuperación del sustrato.....	67
4.1_ Material y métodos.....	69

4.1.1_ Descripción del material vegetal y condiciones experimentales.....	69
4.1.2_ Evaluación de la respuesta ecofisiológica al ciclo de sequía.....	70
4.1.2.1_ Fluorescencia de la clorofila.....	70
4.1.2.2_ Temperatura de la copa.....	71
4.1.2.3_ Contenido en clorofilas totales.....	71
4.1.2.4_ Análisis de la composición isotópica de ¹³ C y parámetros derivados.....	71
4.2_ Resultados y discusión.....	72
5 Caracterización de la descendencia híbrida F ₂ 'Texas' x 'Earlygold'.....	87
5.1_ Material y Métodos.....	91
5.1.1 _ Descripción del material vegetal y condiciones experimentales.....	91
5.1.2_ Métodos de caracterización.....	91
5.1.2.1_ Morfología del árbol.....	92
5.1.3_ Método de clasificación.....	92
5.2_ Resultados y discusión.....	97
6 Conclusiones.....	107
7 Anexos.....	111
8 Bibliografía.....	117

Índice de Tablas

Tabla 2.1_ Variedades de almendro utilizadas, con sus abreviaturas, patrón, edad del árbol y marco de plantación para cada uno.....	32
Tabla 2.2_ Condiciones climatológicas del área experimental.....	32
Tabla 2.3 _ Resultados derivados de las curvas presión-volumen y tasa de transpiración cuticular en variedades de almendro.....	38
Tabla 2.4_ Curvas de vulnerabilidad a la embolismo en las 8 variedades de almendro.....	43
Tabla 2.5_ Área foliar de hojas de variedades de almendro.....	49
Tabla 2.6_ Morfología de los árboles y características de la copa en variedades de almendro.....	49
Tabla 3.1._ Condiciones meteorológicas mensuales y dosis de riego aplicadas desde febrero de 1998 hasta julio de 1999 en la parcela experimental de Cabrils.....	59
Tabla 3.2. Parámetros derivados de las curvas de saturación de luz en variedades de almendro.....	61
Tabla 4.1._ Esquema del ensayo y dosis de riego aplicadas para cada tratamiento.....	70
Tabla 4.2._ Composición isotópica del carbono ($\delta^{13}\text{C}$), discriminación isotópica (Δ), relación p_i/p_a y eficiencia de transpiración integrada (WUE_Δ , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$) para las 8 variedades de almendro....	82
Tabla 5.1._ Parámetros morfológicos y fisiológicos recogidos en la descendencia en mayo y octubre de 1998.....	100
Tabla 5.2._ Clasificación de los individuos de la descendencia, de más a menos resistente, según la puntuación obtenida.....	103

Índice de Figuras

Figura 2.1_ Esquema del sistema utilizado para medir la conductividad hidráulica xilemática.....	34
Figura 2.2_ Relación entre el módulo de elasticidad y los componentes de la pared celular.....	40
Figura 2.3_ Curvas de vulnerabilidad a la cavitación en las ocho variedades de almendro.....	43
Figura 2.4._ Curva de vulnerabilidad al embolismo xilemático en varias especies de diferentes características y procedencias.....	45
Figura 2.5_ Peso específico foliar en variedades de almendro.....	49
Figura 2.6_ Morfología de la copa de variedades de almendro.....	51
Figura 2.7._ Frecuencias en el ángulo de inserción de las ramas de 1 año.....	53
Figura 3.1._ Curvas de respuesta a la luz en las ocho variedades de almendro estudiadas.....	62
Figura 3.2._ Relación entre las tasas de fotosíntesis neta y la conductancia estomática.....	64
Figura 3.3._ Relación entre la concentración de carbono interno y la limitación estomática.....	66
Figura 4.1._ Potencial hídrico foliar a mediodía durante el ciclo de estrés.	73
Figura 4.2._ Tasa de fotosíntesis neta a mediodía durante el ciclo de estrés.....	75
Figura 4.3._ Conductancia estomática a mediodía durante el ciclo de estrés.....	77
Figura 4.4._ Fluorescencia de la clorofila a mediodía durante el ciclo de estrés.....	78

Figura 4.5. _ Contenido relativo en clorofilas totales durante el ciclo de estrés.....	79
Figura 4.6. _ Temperatura de infrarrojos de la copa a mediodía durante el ciclo de estrés.....	80
Figura 4.7. _ Resistencia hidráulica (R_h) a mediodía durante el ciclo de estrés.....	83
Figura 4.8. _ Eficiencia instantánea en el uso del agua en las 8 variedades de almendro.....	85
Figura 5.1. _ Clasificación de los individuos de la F_2 'Texas' x 'Earlygold'...	98

Abreviaturas (por orden de aparición en el texto)

(C)	Contenido foliar en celulosa
(M)	Contenido en componentes de la fracción matricial de la pared celular
(S)	Contenido en componentes de la pared celular secundaria
RWC	Contenido relativo de agua
$\Delta v/\Delta t$	Tasa de flujo volumétrico
k	Conductancia hidráulica
ΔP	Diferencia de presión
$\Delta P/l$	Gradiente de presión
l	Longitud del tallo.
k_h	Conductividad hidráulica
k_s	Conductividad hidráulica específica
k_l	Conductancia específica foliar
k_{hl}	Conductividad específica foliar
DLL	Almendro (<i>Prunus amygdalus</i>) cv. 'Desmayo Largueta'
GAR	Almendro (<i>Prunus amygdalus</i>) cv. 'Garrigues'
NPA	Almendro (<i>Prunus amygdalus</i>) cv. 'Nonpareil'
RAM	Almendro (<i>Prunus amygdalus</i>) cv. 'Ramillete'
LAU	Almendro (<i>Prunus amygdalus</i>) cv. 'Lauranne'
FBA	Almendro (<i>Prunus amygdalus</i>) cv. 'Falsa Barese'
MAR	Almendro (<i>Prunus amygdalus</i>) cv. 'Marcona'
MBO	Almendro (<i>Prunus amygdalus</i>) cv. 'Masbovera'
ET_0	Evapotranspiración de referencia acumulada
Ψ	Potencial hídrico foliar
Ψ_{tp}	Potencial hídrico a punto de pérdida de turgencia
$\Psi\pi_{100}$	Potencial osmótico a plena turgencia
ϵ	Módulo de elasticidad.
Tr_c	Tasa de transpiración cuticular
$k_{h \text{ max}}$	Conductividad hidráulica máxima
PCH	Porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica xilemática
$k_{s \text{ max}}$	Conductividad hidráulica específica máxima

Abreviaturas

SLW	Peso específico foliar
d.f.	Densidad foliar
Ψ_{pl}	Potencial hídrico de la planta
Ψ_s	Potencial hídrico del suelo
g_l	Conductancia al vapor de agua por unidad de área foliar
ΔN_{wv}	Fuerza motriz para la evaporación de la hoja o el dosel
k_l	Conductancia hidráulica específica foliar
A	Tasa de fotosíntesis o de asimilación neta
Q_{comp}	Punto de compensación de luz
Q_{sat}	Punto de saturación de luz
ϕ	Eficiencia fotosintética máxima aparente
A_{max}	Tasa máxima de fotosíntesis
g_s	Conductancia estomática
DPV	Déficit de presión de vapor
Da	Demanda evaporativa
HR	Humedad relativa
PAR	Radiación fotosintéticamente activa
ℓ	Limitación estomática
c_i	Concentración de carbono (CO ₂) interno
c_a	Concentración de carbono (CO ₂) ambiental
F_v/F_m	Cociente entre la fluorescencia variable de la clorofila y la fluorescencia máxima de la clorofila
t^a	Temperatura
SPAD	Contenido relativo de clorofilas totales, medido por este método
$\delta^{13}C$	Composición isotópica del carbono
R_M	Cociente $^{13}C/^{12}C$ en la muestra
R_E	Cociente del estándar PDB limestone
Δ	Discriminación isotópica del carbono
δ_a	Composición isotópica del carbono en el aire
δ_p	Composición isotópica del carbono en la planta
WUE_{Δ}	Eficiencia de transpiración integrada
p_i/p_a	Cociente entre la presión parcial de carbono intercelular y la atmosférica

<i>a</i>	Discriminación del ^{13}C debida al aire
<i>b</i>	Discriminación del ^{13}C debida a la carboxilación
V	Presión parcial de vapor de agua a saturación
R_h	Resistencia hidráulica de la planta
WUE_I	Eficiencia instantánea en el uso del agua
T_r	Tasa de transpiración foliar
T	Almendro (<i>Prunus amygdalus</i>) cv. 'Texas'
E	Melocotonero (<i>Prunus persica</i>) cv. 'Earlygold'
H	Híbrido parental (F_1) del cruzamiento TxE
h	Altura del árbol
Ac	Área de la copa
RGR_h	Tasa de crecimiento en altura
RGR_{Ac}	Tasa de crecimiento en cobertura
t	tiempo
$\hat{\alpha}$	ángulo de inclinación de las ramas del último año
SLW_M	Peso específico foliar en el mes de mayo
SLW_O	Peso específico foliar en el mes de octubre
ΔSLW	Variación estacional en el peso específico foliar
A_{fM}	Área foliar en el mes de mayo
A_{fO}	Área foliar en el mes de octubre
ΔA_f	Variación estacional en el área foliar
MC	Morfología de la copa
AB_C	Abertura de la copa
D_C	Densidad de la copa

1 INTRODUCCIÓN

1 Introducción

1.1_ Resistencia al estrés ambiental en las plantas bajo condiciones de clima mediterráneo

1.1.1_ El clima mediterráneo y la sequía

El clima mediterráneo se encuentra entre los 30° y 40° de latitud, en ambos hemisferios, y se caracteriza por veranos secos y calurosos e inviernos moderadamente fríos y lluviosos (Mitrakos, 1980; Pereira y Chaves, 1993). Típicamente las zonas de clima mediterráneo reciben el 90% o más de la precipitación anual durante los meses de la estación fría, las condiciones invernales son suaves con presencia de heladas poco frecuentes y relativamente suaves y frecuentes periodos estivales de sequía prolongada (Rundel, 1998). El clima y los ecosistemas mediterráneos se hallan en cinco zonas geográficas del planeta: alrededor de la Cuenca Mediterránea, en California, Chile, Sudáfrica y Australia. Aunque los patrones generales que definen el clima mediterráneo se dan en todas ellas, las condiciones particulares de cada lugar, incluso dentro de una misma área geográfica son muy variables. La precipitación media anual puede oscilar entre los 122 mm de Gata (SE de España) y los 1311 mm de Temuco (Chile), siendo lo más habitual una precipitación de unos 500 mm·año⁻¹. Las temperaturas medias anuales oscilan entre los 14 y los 19 °C, alcanzándose máximas estivales de hasta 40 °C y mínimas invernales de hasta -10 °C (Walter 1976)

En sentido estricto sequía es el término meteorológico que se refiere a aquellos periodos donde la precipitación no es suficiente para mantener la demanda evaporativa. Passioura (1996) hace esta definición pero en términos aplicados define la sequía como las circunstancias bajo las cuales las plantas sufren una reducción del crecimiento o la producción por causa de insuficientes recursos hídricos o porque, a pesar de que aparentemente hay suficiente agua en el suelo, el déficit de humedad es demasiado elevado. Es en este caso cuando podemos hablar de estrés hídrico, el principal tipo de estrés en las zonas de clima mediterráneo. Sin embargo, también cabe destacar que las bajas temperaturas

invernales son fuentes de estrés ocasionalmente importantes (Mitrakos, 1980; Terradas y Savé, 1992; Savé *et al.*, 1999).

¿Cómo se enfrentan las plantas a los periodos de sequía? Desde finales del siglo XIX y principios del XX, la fitosociología y la sinecología han tratado de explicar las relaciones entre los vegetales y los factores ambientales en los que viven, haciendo especial énfasis en los temas relacionados con el agua, con la sequía, con el estrés hídrico (Braun Blanquet, 1979). Larcher (1995) definió la resistencia a la sequía como la capacidad de una planta para soportar periodos de déficit hídrico. Esta capacidad es una característica compleja. Las perspectivas de una planta bajo estrés severo debido a sequía son mejores cuanto más tiempo pueda ser retrasada una disminución peligrosa del contenido relativo de agua del protoplasma (evitación de la desecación) y cuanto más sea posible desecar este protoplasma sin resultar dañado (tolerancia a la sequía). En la terminología de Levitt (1958) la resistencia a la sequía es el resultado de la evitación y la tolerancia a la desecación. Además de la evitación y la tolerancia, existe otro mecanismo consistente en no enfrentarse a la sequía, el escape (Levitt, 1980; Bradford y Hsiao, 1982)

1.1.2_ Mecanismos de resistencia

Mecanismos de escape

Se presenta en plantas de gran plasticidad, con un desarrollo fenológico rápido, que adaptan su ciclo vegetativo y reproductivo a la disponibilidad de recursos y a las condiciones climáticas. Superan los periodos desfavorables en forma de semillas, bulbos, rizomas, etc. Esto tiene como consecuencia una alta tasa de supervivencia, pero muy baja productividad potencial, que en el caso de cultivos es aún más destacable. Las plantas que no poseen un ciclo anual también pueden presentar algunos mecanismos de escape como un inicio del ciclo vegetativo previo al de la época de sequía, así como fechas de floración y fructificación tempranas. En el caso de los cultivos, la fenología de la planta puede representar una ventaja siempre que nos sirva para incrementar la producción.

Mecanismos de evitación

Son mecanismos destinados a retrasar lo más posible la deshidratación de la planta, para evitar llegar a un déficit hídrico. La estrategia es incrementar al máximo la captación de agua y reducir al mínimo sus pérdidas. Según Levitt existen dos tipos de extremos en la estrategia evitadora: las plantas ahorradoras de agua (water savers) y las plantas gastadoras de agua (water spenders). Estos dos tipos de comportamiento fueron denominados pesimistas y optimistas, respectivamente, por Jones (1983). Las plantas ahorradoras son aquellas cuya estrategia se define por una reducción de las pérdidas de agua mediante cierre estomático, por una reducción de la transpiración cuticular, por reducción de la superficie transpiradora, por un aumento de la resistencia hidráulica de las raíces o por acumulación de agua. Las plantas gastadoras son aquellas cuya estrategia se basa en incrementar la absorción de agua con el fin de poder mantener tasas de crecimiento y fotosíntesis elevadas y contenidos relativos de agua en los tejidos también elevados. Esto lo consiguen básicamente mediante un incremento de superficie radicular y una reducción de la resistencia hidráulica. Sin embargo las plantas gastadoras de agua pueden agotar los recursos hídricos y esta estrategia sólo es mantenible en periodos de sequía moderada o de corta duración. Cuando los recursos hídricos del suelo se agotan, muchas especies gastadoras se convierten en ahorradoras. En cualquier caso existen muchas situaciones intermedias a estos dos extremos: por ejemplo una planta optimista con poca superficie foliar).

- Cierre estomático: Los estomas son la principal vía de intercambio gaseoso en las plantas. Sus mecanismos de cierre y apertura controlan las pérdidas de agua. Así, en periodos de sequía, cuando la demanda evaporativa es mayor, el cierre estomático permite reducir las pérdidas de agua, lo cual puede permitir el mantenimiento de potenciales hídricos y contenidos hídricos relativos más cercanos a la saturación, y por lo tanto el mantenimiento de la turgencia celular. Los puntos de cierre estomático, el grado de cierre y las tasas de cierre y apertura son muy variables, dependiendo de la especie, el ambiente y la historia de cada hoja (Meidner y Mansfield, 1968). Los mecanismos por los cuales el estrés hídrico induce el cierre estomático pueden ser mediante señales hidráulicas, hormonales

o por una combinación de ambas. Aunque el cierre estomático suponga una gran ventaja a la hora de evitar pérdidas de agua, tiene como contrapartida una reducción en la captación de CO₂ y el calentamiento de la hoja, que pueden conducir a la inanición de la planta y a daños en la estructura celular respectivamente.

- Reducción de la transpiración cuticular: el cierre estomático reduce las pérdidas de agua mayoritariamente. Sin embargo existe una cierta cantidad de transpiración incluso cuando los estomas están completamente cerrados. La transpiración cuticular puede representar hasta el 50% del total de la transpiración en algunas mesófitas o tan solo un 2% en el caso de algunas xerófitas (Levitt, 1980). Un mecanismo de evitación consiste en reducir la tasa de transpiración cuticular. La cutícula es una cubierta polimérica extracelular, depositada en la parte externa de la pared celular (Martin y Juniper, 1970; Cutler et al, 1982). Mayoritariamente esta compuesta por una matriz polimérica de cutina, compactada y estabilizada mediante ceras cuticulares que forman agregados sólidos y parcialmente cristalinos (Schreiber y Riederer, 1996). En experimentos de estrés hídrico a corto plazo se observa un incremento de la resistencia cuticular por la reducción del contenido hídrico foliar, que causa una desecación de la cutícula (Slavick, 1958; Dubé *et al.*, 1975); dicha desecación induce cambios estructurales en la cutícula que reducen la permeabilidad al vapor de agua (Slavick, 1958). En experimentos de estrés de hasta semanas, se vio incrementada la deposición de cera epicuticular (Skoss, 1955) y también se ha visto como la tasa de transpiración cuticular se incrementa cuando se eliminan las ceras epicuticulares (Clark y Levitt, 1956). Existen numerosos trabajos que relacionan la composición de la cutícula con las tasas de transpiración cuticular en diferentes especies de diversas procedencias (Bengston *et al.*, 1978; Schreiber y Riederer, 1996).
- Reducción de la superficie transpiradora: es evidente que si principalmente las pérdidas de agua se producen a través de la superficie foliar, cuanta más superficie foliar haya se darán mayores pérdidas potenciales. La reducción de la superficie transpiradora establece un buen control de las pérdidas. Se han descrito

diferentes formas de reducción: a nivel foliar podemos hablar de enrollamiento o pliegue para reducir la superficie expuesta (Blum, 1989) y de abscisión foliar. Otro aspecto que contribuye a la reducción de la transpiración es la reorientación de las hojas y brotes para reducir la captación de energía (Elheringer y Werk, 1986), que implica una menor tasa de transpiración por unidad de superficie transpirante. La morfología de la cubierta vegetal también tiene influencia: un follaje compacto y denso permite una mayor retención de agua por efecto de la ventilación y el balance térmico (Nobel, 1991).

- **Adaptaciones de las raíces:** En las plantas ahorradoras la estrategia de reducción de pérdidas llega a la modificación de las raíces, por una reducción de la superficie radicular y una disminución de la permeabilidad para evitar pérdidas en suelos muy secos. También incrementan la resistencia hidráulica para disminuir el flujo hídrico hasta la copa. En cambio la estrategia de las plantas gastadoras o optimistas es la contraria. La evitación de la sequía se consigue mediante el incremento de la absorción de agua que permite mantener una mayor tasa de transpiración y en consecuencia el mantenimiento de fotosíntesis. Así, en condiciones de sequía las gastadoras tienen tasas de fotosíntesis y crecimiento mayores que las ahorradoras. Para mantener estas tasas, hay que mantener la turgencia y un contenido relativo de agua elevado y para ello hay que absorber tanta agua como se transpira. Estas plantas tienen resistencias hidráulicas mucho menores que las ahorradoras. La absorción se mantiene incrementando la superficie radicular pero no la aérea (R/Sh). Cada unidad de superficie foliar está abastecida por más unidades de superficie radicular, que exploran un mayor volumen de suelo y extraen más agua. Esto conlleva un agotamiento de recursos más rápido, que en ausencia de una disminución de la transpiración lleva a la marchitez. Por eso cuando una planta gastadora se ve obligada a reducir sus tasas de transpiración, se dice que se convierte en ahorradora (Levitt, 1980).

Mecanismos de tolerancia

Son aquellos mecanismos que permiten que la planta siga siendo funcional aunque haya pérdidas de agua y se produzca un déficit hídrico. En este sentido resulta más útil la nomenclatura de Turner (1986) en que la definición del término

tolerante se hace aún más precisa. Así habla de plantas tolerantes a potenciales hídricos bajos y separa los mecanismos en dos tipos: los destinados al mantenimiento de la turgencia celular (ajuste osmótico y ajuste elástico) y los que permiten la tolerancia a la deshidratación (tolerancia protoplasmática).

- El ajuste osmótico: es una acumulación activa de solutos que lleva a una disminución del potencial osmótico a plena turgencia y en el punto de marchitez y que permite mantener la turgencia celular a bajos potenciales hídricos (Morgan, 1984): ello permite mantener el crecimiento celular, la apertura estomática y la fotosíntesis, favorecer la supervivencia a la deshidratación y explorar un mayor volumen de agua del suelo (Turner y Jones 1980; Schonfeld et al, 1988). Los solutos que se acumulan activamente son básicamente azúcares solubles, y aminoácidos, aunque en algunos casos también el potasio juega un papel importante (Morgan, 1992). Se asume que los azúcares y los aminoácidos que se acumulan en la célula son resultado de las diferencias en tasas de fijación y exportación de estos compuestos. Entre los aminoácidos que más importancia tienen en el ajuste osmótico cabe destacar la prolina y la glicina-betaina (Gibon *et al.*, 1997; Nolte *et al.*, 1997). La capacidad de ajuste osmótico depende tanto de factores inherentes a la planta como de factores ambientales: diferencias varietales, tipo de tejido estudiado y su edad, el grado y la velocidad de desarrollo del estrés y la historia previa de la planta.

- Ajuste elástico: Las paredes de las células vegetales presentan propiedades plásticas y elásticas y son estas últimas las que generan el potencial de turgencia en células vivas. La plasticidad posibilita la extensión permanente de las células en crecimiento. El módulo de elasticidad describe los cambios del potencial de turgencia en función de las variaciones de volumen celular. Valores bajos de módulo de elasticidad indican una mayor elasticidad de las paredes celulares. La elasticidad de una hoja viene condicionada por diversos factores: el tamaño celular, la composición química de las paredes (reflejado en la proporción de los diferentes componentes), la pérdida de agua apoplástica, la edad de la hoja y el potencial de turgencia (Brett y Waldron, 1990). Los componentes de la pared celular y el grado de especialización de los mismos son los que determinan la

elasticidad o rigidez del tejido. La pared celular primaria se compone principalmente de microfibrillas de celulosa (C) rodeadas por una fracción matricial (M), formada en su mayoría por hemicelulosas y polisacáridos pécticos. La celulosa aporta la estructura básica y supone entre un 9 y un 25% de los componentes de la pared celular primaria (Salisbury y Ross, 1985). La fracción matricial actúa modificando la estructura básica. Mientras las pectinas (10-25%) aportan una mayor elasticidad a las paredes celulares (Robichaux *et al.*, 1986), las hemicelulosas tienen un papel más controvertido). Las hemicelulosas se componen mayoritariamente de largas cadenas de xiloglucano que se unen mediante puentes de hidrógeno a las cadenas de celulosa, formando una red que proporciona una cierta rigidez a la pared celular (Fry *et al.*, 1989). Sin embargo, variaciones en composición y organización durante el crecimiento celular hacen que la red celulosa-hemicelulosa, sea considerada como una red extensible (Hayasi *et al.*, 1984). Las paredes se endurecen y adquieren mayor rigidez por adición de otros componentes, que forman la pared celular secundaria. En la pared secundaria (S), el porcentaje de polisacáridos matriciales, sobretudo de pectinas, se ve altamente reducido y el contenido en celulosa se ve incrementado. Por otra parte, la adición de sustancias como la lignina, la cutina o las ceras, provoca importantes modificaciones (Bret y Waldron, 1990). Aunque la relación entre el déficit hídrico y la elasticidad no es demasiado clara, si se puede decir que el incremento de la elasticidad tisular permite el mantenimiento de la turgencia a RWCs bajos y considerarse así un mecanismo de tolerancia. Por otra parte, la disminución de la elasticidad comporta la aparición de potenciales hídricos foliares menores para una determinada disminución de RWC; ello permite una mayor capacidad de extracción de agua del suelo en condiciones de desecación y ello podría hacer que se considerase un mecanismo de evitación (Robichaux *et al.*, 1986; Savé *et al.*, 1994).

- Tolerancia protoplásmática: es el mecanismo que permite mantener las células vivas a RWCs muy bajos. Suele darse en plantas poiquilohídricas, cuyas estructuras y vías metabólicas pueden recuperarse rápidamente de un estado totalmente deshidratado (Gibson, 1996). Un ejemplo bien estudiado es el de la

planta de la resurrección (*Craterostigma plantagineum*) que puede sobrevivir a RWC inferiores al 10% (Bartels *et al.*, 1990).

1.1.3_ Xeromorfia, xerofilia y esclerofilia

Todas las características morfológicas que permiten que las plantas eviten la sequía son parte de lo que se conoce como estructura xeromórfica. La xeromorfia es un carácter cuantitativo y es desarrollado en diferentes grados en distintas especies. Puede estar fijada de forma hereditaria o desarrollarse como respuesta de aclimatación a las condiciones ambientales. Así en plantas que crecen en condiciones de déficit hídrico moderado, las estructuras xeromórficas se asocian con crecimiento en condiciones de turgencia reducida, dando lugar a estructuras más compactas y gruesas: en paredes celulares, parénquimas, cutículas y ceras, así como células y espacios intercelulares de menor tamaño.

En el hábitat mediterráneo aparece otro fenómeno destacable como es la esclerofilia (Salleo *et al.*, 1997; Savé *et al.*, 1999). Las hojas esclerófilas están adaptadas para minimizar las pérdidas de agua y resistir bajos contenidos hídricos. Como ejemplo, citaremos que las hojas de *Quercus ilex* pueden resistir déficits hídricos de saturación superiores al 37%, el cual es letal en la mayoría de especies mesofíticas. Sin embargo esta característica de la esclerofilia no es general en la vegetación mediterránea, aunque se encuentra restringida a la misma (Savé *et al.*, 1999). Así, la esclerofilia aparece únicamente en plantas isomórficas perennifolias, siendo las mismas reemplazadas por otras heteromórficas caducifolias cuando el estrés estival o invernal se hace más intenso (Margaris y Mooney, 1981). Se puede decir que la esclerofilia es una respuesta frente a la baja disponibilidad de nutrientes y a los herbívoros (Loveless, 1962), dando lugar a una mayor longevidad de las hojas para adaptarse a esta escasez de recursos (Turner, 1994) y a un mayor nivel de resistencia frente a la mayoría de estreses ambientales, bióticos y abióticos (Savé *et al.*, 1999).

1.1.4_ Transporte de agua

En el contexto del ambiente mediterráneo, el estudio de las relaciones hídricas adquiere una importancia capital como se ha destacado en las secciones anteriores. El transporte de agua en las plantas, desde que es absorbida en las raíces, hasta que es perdida por transpiración en las hojas se realiza a través del xilema. La ascensión de la savia a través de estos conductos se explica mediante la teoría de la cohesión del agua (Dixon, 1914) y la fuerza motriz es el gradiente de potencial existente entre las raíces y las superficies foliares. El continuo suelo-planta-atmósfera (SPAC) (Van der Honert, 1948; Passioura, 1982; Jones, 1983), es un modelo análogo a la ley de Ohm que describe cuantitativamente el flujo hídrico a lo largo de todo el sistema, relacionándolo con la fuerza motriz (el potencial hídrico) y las resistencias al flujo en cada uno de los compartimentos que son atravesados.

El flujo de agua a través de los tallos generalmente sigue la ley de Darcy donde la tasa de flujo volumétrico ($\Delta v/\Delta t$) es función de la conductancia hidráulica (k ; inversa de la resistencia) y de la diferencia de presión entre los extremos de la ruta de flujo (ΔP).

$$k = (\Delta v / \Delta t) / \Delta P$$

El potencial osmótico contribuye al flujo de agua hacia dentro de las raíces (Passioura, 1988) y también es importante para el flujo de agua del xilema foliar hacia las células del mesófilo (Canny, 1993). En cambio, estas fuerzas xilemáticas no participan del flujo conductor, ya que en el transporte longitudinal en el xilema de tallos maduros no existen barreras simplásticas (Pickard, 1981). La conductancia hidráulica de un tallo depende de la longitud del tallo, del área transversal de xilema, de la distribución, número y tamaño de los conductos xilemáticos, y del alcance de la cavitación. La longitud puede ser relativizada expresando la tasa de flujo xilemático en función del gradiente de presión ($\Delta P/l$), más que por la variación de presión, donde l es la longitud del tallo. Esto nos da la conductividad hidráulica (k_h). Dividiendo la conductividad hidráulica por el área conductora, nos da una conductividad longitud- y área-específica, que se denomina conductividad específica (k_s), que resulta muy útil como medida de eficiencia conductora. Tanto la k como la k_h pueden ser expresadas en función del

área foliar a la que suministran, para dar lugar a una conductancia o conductividad específica foliar, k_l y k_{hl} respectivamente (Tyree y Ewers, 1991).

La cavitación: límites al transporte de agua en el tallo

En situaciones de estrés hídrico o estrés por bajas temperaturas, la k y en consecuencia el estado hídrico foliar, se ven afectados a causa de las limitaciones físicas en el transporte xilemático. Según la teoría de la cohesión (Dixon y Joly, 1895), el agua es extraída del suelo hacia las hojas para reponer la que se evapora a través de los estomas. Esto sitúa al agua que hay en los conductos xilemáticos bajo presiones negativas. A presiones por debajo de la presión de vapor, el agua líquida está en un estado "metaestable" y es vulnerable a un rápido paso a la fase estable (vapor), es decir cavitación. El resultado son conductos llenos de gas (embolizados) que no conducen agua (Sperry, 1995). El hecho de que haya presiones significativamente negativas en el xilema indica una ausencia relativa de sitios de nucleación para el cambio de fase en el apoplasto de la planta (Zimmermann, 1983).

No obstante, tal y como demostró Milburn por primera vez (Milburn, 1966; Milburn y Johnson, 1966) la cavitación xilemática ocurre en plantas bajo estrés. Se produce por mecanismos independientes durante estrés hídrico o durante la congelación y descongelación de la savia xilemática (Scholander *et al.*, 1961; Hamel, 1967). La cavitación generalmente se cuantifica por detección acústica (Dixon *et al.*, 1984; Milburn, 1993), o por métodos hidráulicos que detectan pérdidas en la conductancia hidráulica del xilema (p.e. Sperry *et al.*, 1988), que pueden ser complementados con medidas anatómicas (Lo Gullo y Salleo, 1991) (ver revisión metodológica en la página 14). La respuesta de cavitación de una planta limita, si duda alguna, el rango de presiones xilemáticas a las cuales el transporte de agua es posible.

Aunque los episodios de temperaturas inferiores a 0 °C son frecuentes en el clima mediterráneo, no representan un riesgo importante para procesos de congelación y descongelación del xilema. Por ello aquí sólo se explicarán los mecanismos que producen la cavitación por causa de estrés hídrico y sus consecuencias para el transporte xilemático.

La hipótesis más comúnmente aceptada para explicar el mecanismo por el cual el estrés hídrico produce cavitación es la "Air-seeding Hypothesis" propuesta originalmente por Renner (1915) y más recientemente por Zimmermann (1983). Según esta teoría la cavitación tiene lugar cuando el aire de exterior es aspirado a través de los poros llenos de agua de la pared de los conductos xilemáticos. Según las leyes de las fuerzas de adhesión y cohesión (Nobel, 1991) es necesaria una diferencia de presión mínima entre el agua xilemática y el aire para que se produzca el desplazamiento del menisco gas-agua a través del poro. (Zimmermann, 1983; Sperry 1995), que es función de la tensión superficial, del radio del poro y del ángulo de contacto entre el menisco y la pared del poro. Cuando la diferencia de presión alcanza un valor crítico, la burbuja es aspirada hacia el interior del conducto. Inicialmente el conducto cavitado estará lleno de vapor, pero rápidamente el aire se difundirá a través del conducto embolizado y hará incrementar la presión hasta hacerla próxima a la atmosférica (Yang y Tyree, 1992). Esta hipótesis ha sido descartada por algunos (Oertli, 1971; Pickard, 1981) basándose en el hecho de que los poros de la pared celular son demasiado estrechos para tener importancia a las presiones de cavitación observadas. Sin embargo, los poros de las puntuaciones que comunican los vasos xilemáticos entre sí, tienen un radio lo suficientemente grande para que las presiones críticas de cavitación sean alcanzadas (Siau, 1984). Las membranas de las puntuaciones actúan como válvulas de seguridad impidiendo que el embolismo se extienda por todo el xilema y poros más pequeños tienen una presión crítica mayor (Zimmermann 1983). La 'air-seeding hypothesis' está apoyada por numerosos trabajos que muestran como el efecto de disminuir la presión xilemática en el interior de los conductos o aumentar la presión exterior, provoca una diferencia de presión que da lugar a cavitación (Sperry y Tyree, 1990; Cochard *et al.*, 1992a; Jarbeau *et al.*, 1995; Sperry y Saliendra, 1994; Alder *et al.*, 1995).

En el caso de la cavitación por estrés hídrico el tamaño de los conductos xilemáticos no tiene una relación causal directa, como si que la tiene en la cavitación por congelación (Tyree y Dixon, 1986; Sperry y Sullivan, 1992; Sperry *et al.*, 1994). Esta relación se cumple tanto en angiospermas como en gimnospermas, porque la permeabilidad de las puntuaciones es independiente del

tamaño del vaso. Sin embargo, existe una correlación entre vulnerabilidad a la cavitación inducida por estrés hídrico y el diámetro del conducto (Salleo y Lo Gullo, 1989; Sperry y Tyree, 1990; Lo Gullo y Salleo, 1991; Hargrave *et al.*, 1994; Sperry y Saliendra, 1994) porque los conductos más grandes tienen puntuaciones más permeables al aire (Sperry y Tyree, 1990).

Revisión de métodos

La cavitación o embolismo puede ser cuantificada por diferentes métodos. Aquí se incluye una pequeña revisión bibliográfica de los métodos que se pueden emplear y las ventajas o desventajas que suponen.

La detección acústica de los fenómenos de cavitación en material vegetal fue descrita por primera vez por Milburn y Johnson en 1966. Cada uno de estos fenómenos causa una rápida relajación de la tensión del líquido que produce una emisión acústica de energía. Estas emisiones acústicas pueden ser detectadas usando transductores y amplificadores acústicos audibles, es decir, de baja frecuencia (<20kHz). Desde 1966, se han realizado numerosos trabajos en diferentes especies y condiciones, que permiten correlacionar las detecciones acústicas audibles con los fenómenos de cavitación (Milburn, 1973a, b; Milburn y McLaughlin, 1974; Zimmermann y Milburn, 1982; Milburn y Crombie, 1984; Crombie *et al.*, 1985 a, b).

En 1983, la detección acústica de la cavitación progresó con una técnica derivada de la anterior, que detectaba las emisiones acústicas ultrasónicas. En su trabajo original Tyree y Dixon (1983) detectaron dichas emisiones en la albura de *Thuja occidentalis* en el rango de frecuencias entre 0.1 y 1.0 MHz y lo correlacionaron con fenómenos de cavitación. Esta técnica siguió evolucionando tecnológicamente y fue empleada en el estudio de otras gimnospermas y angiospermas (Tyree *et al.*, 1984; Dixon *et al.*, 1984; Sanford y Grace, 1985; Jones y Peña, 1986; Peña y Grace, 1986; Salleo y Lo Gullo, 1986; Sperry, 1986; Tyree y Dixon 1986; Tyree *et al.*, 1986). Las detecciones acústicas ultrasónicas presentan como ventaja el hecho de eliminar el ruido ambiental que se produce en la banda del audible, tanto en condiciones de campo como de laboratorio (Tyree y Dixon, 1983). Desde 1988 han surgido trabajos que comparan y complementan ambas

técnicas de detección acústica de la cavitación (Ritman y Milburn, 1988; 1990, 1991). Según estos autores las emisiones acústicas audibles y ultrasónicas no deben ser excluyentes sino complementarias, ya que dependiendo del tipo de xilema en el tejido conductor (traqueidas o vasos) y las condiciones de toma de datos un tipo u otro de medidas es más indicado que otro. También señalan como ideal el uso de sondas duales que permitan detectar ambos tipos de señales simultáneamente y hacer los resultados obtenidos más fiables. La detección acústica presenta como ventaja, al compararse con otros métodos, que es una medida directa, no destructiva y que permite un seguimiento continuo en condiciones de campo (Lo Gullo y Salleo, 1991).

La cavitación tiene importancia biológica porque los conductos embolizados reducen la conductividad hidráulica xilemática. Sperry (1985) introdujo un método para la cuantificación del embolismo basado en la medida de la reducción de la conductividad; básicamente se trataba de medir la conductividad hidráulica de un segmento escindido de una planta antes y después de eliminar el embolismo por tratamiento a alta presión (Sperry *et al.*, 1988) Este método es útil para medir el efecto acumulativo de todas las cavitaciones producidas previamente y que no han sido reparadas de forma natural. Es un método práctico que tiene como ventaja sobre la detección acústica porque da una medida de los efectos que tiene la cavitación sobre el transporte de agua (Tyree *et al.*, 1994a). Sus aplicaciones son más directas, a pesar de ser un método destructivo (Tyree y Sperry, 1989). Desde los primeros trabajos anteriormente citados, la detección hidráulica de la cavitación ha progresado tecnológicamente y han surgido muchas variantes, todas ellas basadas en el mismo principio. Otras variantes del sistema consisten en los diferentes métodos para inducir la cavitación: los fenómenos naturales o artificialmente acelerados de estrés hídrico o congelación (Jarbeau *et al.*, 1995; Langan *et al.*, 1997), sistemas de desecación en la banqueta o deshidratación en la cámara de presión (Cochard *et al.*, 1992a), inyección de aire (Sperry y Pockman, 1993) o centrifugación (Alder *et al.*, 1997). También han progresado y evolucionado los sistemas de medición, permitiendo medidas en continuo (Salleo *et al.*, 1992) o en sistemas completos de raíces o ramas (Tyree *et al.*, 1994a y 1995; Kolb *et al.*, 1996). Estos sistemas globales permiten hacer una buena

construcción de la arquitectura hidráulica porque en una misma estructura se pueden ir eliminando secciones y con ello ver la contribución de cada una de los segmentos: limbos, peciolo, tallos, ramas y tronco.

Otra técnica empleada para detectar la cavitación son los estudios anatómicos, que permiten observar las pérdidas en área conductora de agua. Históricamente se puede considerar que las primeras aproximaciones a estudios de la conducción de agua en las plantas estuvieron relacionados con estudios de la anatomía del sistema. Ya en 1928, Huber hizo una primera aproximación a los estudios de conductividad hidráulica, midiendo áreas xilemáticas en secciones transversales de ramas y tallos y relativizándolas al peso fresco de hojas sustentado por dicha sección. El estudio de la conductividad hidráulica se realiza por la medición del área conductora de agua a diferentes niveles, lo que da lugar a la llamada arquitectura hidráulica de las plantas, particularmente en las leñosas. Zimmermann (1983) recoge todos los aspectos de la conducción de agua en las plantas, ofreciendo una visión integrada de la anatomía, estructura tridimensional, principios físicos y funcionamiento del xilema, así como las adaptaciones evolutivas, los fallos y patologías del sistema. Los estudios anatómicos llevan al concepto de área conductora. El área conductora en una sección transversal de tallo es máxima cuando todos los vasos están libres para la conducción de agua. Cuando los vasos están bloqueados, ya sea por aire (cavitación y embolismo), o por la presencia de patógenos y las sustancias que se derivan del proceso infeccioso, la conducción se interrumpe y el área conductora efectiva se ve reducida. Esto permite estudiar la conductividad hidráulica y sus reducciones, mediante tinciones al hacer circular tintes (generalmente safranina) o pintura por el xilema, ya sea por inyección o transpiración. A menudo los estudios anatómicos en cuanto a cavitación se refiere se usan para complementar y/o verificar aquellos realizados por métodos acústicos o hidráulicos. En este sentido existen numerosos trabajos metodológicos comparativos y de revisión que incluyen dichas técnicas: Zimmermann (1978), Zimmermann y Jeje (1981), Ewers y Fisher (1989), Salleo y Lo Gullo (1989), Cochard y Tyree (1990), Lo Gullo y Salleo (1991), Tyree (1992) o Tyree *et al.*, (1994b). Las ventajas de los estudios anatómicos son que permiten un conocimiento más exhaustivo de la especie que estamos estudiado y permiten establecer relaciones morfológicas y evolutivas con los fenómenos de la

conducción del agua y la pérdida de conductividad por cavitación. Sin embargo estos estudios son destructivos y requieren conocimientos anatómicos y de las técnicas de microscopía.

1.1.5_ La asimilación de CO₂

La fotosíntesis es el proceso más importante en la productividad en el mundo vegetal y la habilidad para mantener la tasa de asimilación de CO₂ en condiciones de estrés ambiental es fundamental para el crecimiento y la producción de la planta (Lawlor, 1995). Dicha tasa de asimilación se ve reducida por los déficits hídricos, principalmente a consecuencia del cierre estomático; no obstante, el aparato fotosintético es resistente a los procesos de deshidratación (Cornic *et al.*, 1989).

Para conocer como el estrés hídrico afecta a una determinada especie, antes es necesario conocer el funcionamiento de esta en condiciones no estresantes. La caracterización de la respuesta fotosintética a parámetros ambientales como la luz, la temperatura y el CO₂ ambiental nos proporciona una información valiosa sobre las capacidades fotosintéticas de la especie (Farquhar y Sharkey, 1982).

En condiciones de déficit hídrico, dependiendo de la especie y la intensidad del estrés, la tasa de asimilación puede disminuir hasta valores cercanos a cero, sin que se detecte ninguna reducción significativa en la capacidad fotosintética del mesófilo (Chaves, 1991). Los daños permanentes en dicha capacidad suelen desarrollarse cuando además se superponen estreses por exceso de radiación y altas temperaturas, que se traducen en procesos inhibitorios de los enzimas fotosintéticos y en la cadena de transporte electrónico (Boyer *et al.*, 1987). Existen cuatro vías principales por las cuales se disipa la energía absorbida por la clorofila: la transformación de esta energía en los fotoasimilados; el consumo energético por otros procesos metabólicos que no producen energía; la reemisión de energía en forma de fluorescencia (disipación radiativa); y la conversión de energía en calor (disipación no radiativa) (Björkman y Demmig-Adams, 1995).

En el mundo mediterráneo, en el cual se pueden llegar a conjugar todos los factores ambientales promotores de estrés al mismo tiempo, la asimilación de CO₂

debe establecer un compromiso entre el gasto hídrico, la fijación de materia y energía y la disipación de la energía excesiva, aplicando todos estos mecanismos para poder mantener la productividad de la especie.

1.2 La ecofisiología como herramienta de trabajo

La ecofisiología vegetal es la ciencia que estudia la interacción entre las plantas y el ambiente así como los procesos vitales de aclimatación y adaptación subyacentes (Prasad, 1997). En su relación con el ambiente que las rodea, las plantas están sometidas a diferentes estreses ambientales, tanto abióticos como bióticos (Mooney *et al.*, 1991). Estos factores afectan al crecimiento, productividad, supervivencia y reproducción de las plantas, que evolutivamente han desarrollado mecanismos para adaptarse y soportar dichos fenómenos. El estudio de la ecofisiología sirve no sólo para conocer como los estreses ambientales afectan a las plantas y las respuestas que estas presentan, sino también como debe ser considerada y usada como ciencia básica y/o herramienta técnica en un amplio rango de disciplinas relacionadas con la biología vegetal: agricultura, botánica, patología, horticultura, silvicultura, genética, etc. (Levitt, 1980).

Una característica común a la mayoría de los estreses abióticos es que promueven déficit hídrico en los tejidos vegetales como consecuencia de desequilibrios entre la absorción de agua por las raíces y la pérdida de la misma a través de las hojas y la parte aérea por transpiración. Estos desequilibrios hídricos se producen tanto de una manera primaria, como en el caso de la sequía, como de una manera secundaria, como ocurre en los estreses por bajas temperaturas, salinidad, anoxia, contaminantes, etc., lo cual permite utilizar la metodología del estudio de las relaciones hídricas del continuo hídrico suelo-planta-atmósfera, como método común.

Dadas todas estas características botánicas, agronómicas y climáticas, las propias características del material vegetal pueden proporcionar unos criterios

básicos pero sencillos que permitan desde su selección previa, hasta la optimización de las técnicas y sistemas de cultivo.

1.2.1 Aplicaciones a la mejora genética

Uno de los mayores problemas de la agricultura a lo largo de toda la historia ha sido la sequía. Así pues, para los mejoradores genéticos, la resistencia a la sequía siempre ha sido uno de los objetivos más importantes y ha sido y es uno de los mayores retos por resolver. Ceccarelli y Grando (1996) abordan el problema que supone la mejora genética para la resistencia a la sequía y aducen que los pocos éxitos conseguidos hasta el momento son fruto de una concepción errónea de lo que debería ser la mejora genética. Proponen un modelo de mejora donde los cruzamientos y la selección se lleven a cabo en los ambientes que van a ser destinatarios de la nueva variedad y utilizando líneas y/o especies que estén localmente adaptadas a dichos ambientes. La evaluación de las nuevas líneas también debe ser realizada en los ambientes y con los estreses con los que se enfrentarán dichas nuevas variedades.

¿Qué criterios deben ser usados para la selección en mejora genética para la sequía? Los mecanismos de resistencia a la sequía descritos en el apartado anterior, a menudo tienden a suponer una reducción en la producción de biomasa, que es en definitiva lo que le interesa al agricultor. La definición de qué criterios usar en la selección es crucial. Para cualquier cultivo lo importante es mantener un nivel de producción acorde con las necesidades del agricultor. En este sentido existen recopilaciones de numerosos trabajos en cereales recogidos en Acevedo *et al.* (1991), Elheringer *et al.* (1993) o Belhassen (1996). La ecofisiología, como estudio integral del comportamiento de las especies frente a los estreses ambientales, puede proporcionar información objetiva sobre especies o variedades, profundizando en los mecanismos subyacentes si es necesario y proporcionando al mejorador herramientas de trabajo que faciliten su tarea.

1.2.2_ Aplicaciones al manejo agronómico: cultivos arbóreos

Además de la sequía y del manejo del riego, otra situación que se puede generar a partir de las nuevas técnicas de manejo y conducción de los cultivos, cada vez más intensivas y sofisticadas, son los bajos niveles de radiación de luz en el interior de los mismos, debidas a la elevada densidad de plantación y al sistema de formación. Dado que en ausencia de otros factores ambientales limitantes, la productividad está directamente relacionada con la radiación que un vegetal recibe (Loomis y Gerakis, 1975; Bassow y Bazzaz, 1997), debe prestarse una especial atención a la forma, tamaño, inclinación, etc. de las hojas y consecuentemente, en el caso de la arboricultura, a la copa, ya que las mismas junto con la capacidad fotosintética determinarán la productividad de una variedad (Wood, 1996; DeJong, 1996). Otras condiciones ambientales que pueden dar lugar a variaciones en las técnicas de manejo pueden ser el frío, que influirá en épocas de plantación, floración, fructificación y cosecha (Egea, 1989 y 1995). El objetivo de conseguir la máxima superficie productiva en el mínimo período de tiempo en las plantaciones debe ser compatible con los recursos disponibles (suelo, agua, nutrientes, etc.) y evitar interferencias entre árboles que disminuyan la iluminación y con ello la fructificación. Es necesario disponer de la máxima superficie foliar iluminada para que la producción de asimilados por el árbol sea máxima, de acuerdo con la disponibilidad de agua. Al conseguir un mayor porcentaje de sombreado del suelo se puede reducir la evaporación directa del agua del mismo.

1.3_ Antecedentes, situación actual del cultivo del almendro

El almendro [*Prunus amygdalus* Batsch, sin. *P. dulcis* (Miller) D.A.Webb] es un árbol perteneciente a la familia de las Rosáceas, subfamilia Prunoidea. El origen del almendro cultivado se sitúa en el proceso de hibridaciones naturales que ocurrieron en las regiones de Azerbaidjan y el Tien Shau en Asia Central (García, 1978), a partir de sus tres ancestros salvajes: *Prunus fenzliana*, *P. bucharica* y *P. ulmifolia* (Vavilov, 1930; Evreinoff, 1952; Grasselly, 1972).

El cultivo el almendro está restringido entre los 30° y 45° de latitud, abarcando climas templados, cálidos y subtropicales en donde la temperatura

media anual oscila entre los 15 y los 8 °C, con inviernos suaves y húmedos y veranos cálidos y secos, siendo el riesgo de heladas mínimo (López-Ritas, 1972), y presentando en general una respuesta más adecuada en altitudes que oscilan entre los 200 y 400 m (Esteban, 1982). Aunque puede sobrevivir en climas semiáridos donde las lluvias no superen los 150 mm anuales, bajo estas condiciones no puede alcanzar producciones aceptables (El-Sharkawi y El-Monayeri, 1976). Tiene una gran capacidad de adaptación edáfica, creciendo incluso en suelos pobres, secos y sin materia orgánica, siempre y cuando sean profundos, permeables y suficientemente calizos (Esteban, 1982), pudiendo también crecer en suelos con un elevado contenido de caliza (Rebour, 1971). El almendro es una especie xerofítica y rústica, es decir se adapta a ecosistemas de reducido valor agrícola, y se han observado diferencias de comportamiento en variedades y patrones respecto a la sequía y a la iluminación. Por todas estas características el almendro es un cultivo típicamente mediterráneo y totalmente condicionado por este tipo de clima (Kester y Asay, 1975; Grasselly y Duval, 1997). Su cultivo se concentra en la Cuenca Mediterránea, Oriente Medio y California donde se produce más del 90 % de la producción mundial. Aunque el almendro es una especie tolerante a aportes hídricos reducidos, su cultivo en amplias zonas áridas y semiáridas españolas es conveniente que se realice con irrigación suplementaria para poder alcanzar producciones rentables y competitivas con la producción californiana que se realiza en condiciones excelentes de medio y cultivo. En España, la producción media en secano de almendra en grano es de 100 kg/ha y la de regadío de 500 kg/ha (MAPA, 1997). De hecho, muchos de los almendrales españoles están implantados en terrenos de escaso valor agronómico, poco válidos para otros cultivos. Es importante destacar el papel ecológico que desempeña esta especie en el aprovechamiento del medio en la protección de los suelos contra la erosión y en el mantenimiento del equilibrio medioambiental de la región.

El almendro tiene una gran importancia económica en España, siendo el cultivo leñoso más extendido en nuestro país después del olivo y la viña. La superficie de cultivo del almendro en España es de 604.000 ha (estando en regadío el 7,1 % de la superficie total) (MAPA, 1997). A modo de ejemplo, la producción de almendra en el año 1997 fue de 366.000 t (MAPA, 1997) lo que nos

sitúa como segundo productor mundial (16%) después de Estados Unidos (68%). La Unión Europea es deficitaria en producción de almendra (Vargas, 1990).

El cultivo del almendro se adapta a zonas áridas y semiáridas con escasos recursos hídricos. En estas zonas, el riego supone el principal consumo del agua (llegando al 80% de la utilizada). La FAO (1993) estimaba que dicha proporción irá disminuyendo, a nivel global, hasta el 62% en torno al año 2000. Es necesario plantearse la disminución en la agricultura de la cantidad de agua empleada debido a que este recurso es cada vez más escaso, caro y en competencia con otros usos urbanos e industriales. En consecuencia, el agua debe ser utilizada con la mayor racionalidad y ahorro. Ello puede implementarse mediante dos tipos de estrategias: utilizar plantas mejor adaptadas o bien aplicar riego deficitario. A estos tipos de estrategias, sobre todo a la de riego deficitario, se están dedicando importantes esfuerzos por equipos multidisciplinares en California y en nuestro país durante los últimos años. Nuestra propuesta se centra en la alternativa de cultivar material mejor adaptado, como ventaja inicial que puede mejorarse con unas técnicas de manejo agronómico (p.e. riego deficitario) adecuadas.

La modernización generalizada que está produciéndose en el cultivo del almendro durante los últimos años en nuestro país, con la consiguiente intensificación, presenta prácticas comunes que es interesante reseñar: reducción del número de variedades, aumento de las densidades de plantación, aplicación del laboreo mínimo, mecanización de la recolección, creciente instalación de riego localizado, fertirrigación, etc. También presenta algunos elementos diferenciadores como son la utilización en nuevas plantaciones de almendro de patrones clonales híbridos melocotonero x almendro. Sin embargo todavía existen importantes prácticas como la fertilización y la protección del cultivo susceptibles de racionalizar. Es importante resaltar que todo el sistema debería ser compatible con una agricultura sostenible, es decir su rentabilidad socioeconómica debe asegurar el uso duradero de los recursos naturales y minimizar su degradación.

La producción de almendra en la Cuenca Mediterránea está limitada principalmente por dos factores ambientales: bajas temperaturas en la época de floración y escasez de agua durante el ciclo vegetativo. Actualmente la productividad de los cultivos, tanto en sus aspectos cuantitativos como cualitativos, se sitúa a unos niveles entre 3 y 7 veces inferiores al de la

productividad potencial. Así, los estreses ambientales, abióticos (sequía, inundación, temperatura, salinidad, radiación, contaminantes, etc.) junto con la competencia entre plantas representan el 90 % de esta reducción en la productividad, mientras las enfermedades y los insectos representan tan sólo el 6 % y el 4 % respectivamente (Faust, 1986). En condiciones de clima mediterráneo los efectos de los estreses ambientales se magnifican por las propias características del mismo, como son la sequía y las elevadas temperaturas estivales y los inviernos húmedos y fríos y excepcionalmente muy fríos (Mitrakos, 1980, Terradas y Savé, 1992).

En almendro se han realizado evaluaciones sistemáticas de variedades en colección en diferentes países del Mediterráneo con el objetivo de conocer sus principales características agronómicas (Vargas *et al.*, 1997). También se han realizado ensayos comparativos de variedades en España desde hace muchos años, mayoritariamente en secano pero también algunos en regadío. Tanto en las colecciones como en estos ensayos se han observado importantes diferencias varietales en cuanto a la tolerancia a la sequía (de Herralde *et al.*, 1997a y b). Estas diferencias se han constatado mediante ensayos varietales en condiciones controladas (de Herralde *et al.*, 1998a). El objetivo de la obtención de variedades de floración tardía fue incluido en la mayoría de los programas de mejora de los países mediterráneos (España, Francia, Grecia, Italia y Túnez) desde su inicio en los años 70, promovidos por el GREMPA (Grupe de Recherches et d'Études Méditerranéens pour l'Amandier et le Pistachier). Se han obtenido excelentes variedades de floración tardía por parte de mejoradores españoles y franceses.

Así, el programa de mejora genética de almendro del IRTA se inició en 1975. Sus objetivos iniciales fueron: floración tardía, elevado vigor, facilidad de poda, calidad de fruto y productividad (Vargas *et al.* 1981). Posteriormente se incorporó la autocompatibilidad (Vargas y Romero, 1988). Para tres variedades ('Francolí', 'Glorieta' y 'Masbovera'), el IRTA obtuvo del MAPA (INSPV), en 1992, el título de obtención vegetal. En la actualidad el IRTA, a través de GESLIVE, AIE (Gestión de Licencias Vegetales, Agrupación de Interés Económico), tiene contratos de licencia de multiplicación con 10 viveros españoles y uno californiano. Las variedades están siendo actualmente muy demandadas por los agricultores para realizar nuevas plantaciones.

Sin embargo, el objetivo de resistencia a la sequía ha sido abordado sólo parcialmente por el programa de mejora del CEBAS-CSIC de Murcia (Egea *et al.*, 1995; García *et al.*, 1996). Todavía no se han comercializado variedades que representen una mejora substancial respecto a las más adaptadas naturalmente. En el programa de mejora genética del IRTA el elevado vigor del material producido, por su relación con la sequía, siempre ha sido un criterio fundamental de selección varietal (Vargas y Romero, 1993; Batlle *et al.*, 1998)

La búsqueda de resistencia a la sequía mediante una doble aproximación: cultivares y/o portainjertos debe facilitar la adaptación del almendro a condiciones de recursos hídricos limitados propios de la Cuenca del Mediterráneo.

El almendro no se comporta como un árbol tan resistente a la sequía como pueden ser pistachero y algarrobo, sino que reacciona frente a un déficit hídrico con la abscisión de hojas. Ello reduce la transpiración y evita el marchitamiento irreversible del árbol, pero con ello también se reduce la capacidad de llevar a término la cosecha y la producción del año siguiente. Estas características fisiológicas han promovido estudios para conocer con mayor detalle los mecanismos adaptativos, en vistas a mejorar la irrigación del cultivo y consecuentemente incrementar la productividad del mismo en las condiciones de Murcia (Planes, 1994; Ruiz-Sánchez, 1988; Sánchez-Blanco *et al.*, 1991; Torrecillas *et al.*, 1988 a y b; Torrecillas *et al.*, 1989 a y b; Torrecillas *et al.*, 1991). A su vez, si se conocen los mecanismos de resistencia al estrés hídrico, primario o secundario, se podrán caracterizar y realizar programas de mejora de dicha especie en base a criterios objetivos (Strefeber y Quené, 1995).

En el IRTA se han llevado a cabo trabajos sobre estrategias de riego deficitario en almendro, observándose diferentes respuestas productivas frente al déficit hídrico en función del momento en que éste se produzca (Girona, 1992; Girona *et al.*, 1994; Marsal *et al.*, 1994; Shackel, 1996; Gispert y García, 1997; Girona, 1998).

A diferencia de la Cuenca Mediterránea, en la cual el cultivo del almendro se ha hecho tradicionalmente en secano, en California se ha desarrollado un cultivo más productivo en regadío (Beede y Goldhamer, 1994; Girona y Marsal, 1995; Goldhamer, 1996). En estas dos situaciones tan diferentes, en los últimos años se está siguiendo una tendencia común, tanto en Europa como en USA en

cuanto al uso de las técnicas de riego deficitario controlado (RDC) en frutales, para incrementar los rendimientos productivos y económicos de los cultivos. Estos esfuerzos ya están obteniendo sus frutos tanto en California (Goldhamer, 1998 comunicación personal) y en España donde diversos grupos de investigación bien consolidados hace ya años que trabajan en el tema en almendro [los Drs. J. Girona y J. Marsal del Àrea de Tecnologia Frutícola (UdL-IRTA, Lleida); J.R. Gispert del Departamento de Arboricultura Mediterránea (Centro de Mas Bové del IRTA, Tarragona; el Dr. A. Torrecillas y las Dras. M.J. Sánchez-Blanco y M.C. Ruíz-Sánchez del Departamento de Riegos y Salinidad (CEBAS del CSIC, Murcia)]. Por ello, frente a los clásicos estreses descritos anteriormente y que aún son válidos en áreas de secano, en condiciones de regadío aparecerán nuevas problemáticas, nuevos tipos de estreses, bien por las técnicas empleadas, bien por las nuevas variedades utilizadas, las cuales deberán presentar una mayor producción en regadío y unas mejores características organolépticas y de conservación (Serra 1997, comunicación personal).

1.4 Objetivos de la tesis

Esta tesis doctoral se enmarca dentro del marco del proyecto CICYT AGF96-0520: "MEJORA DEL ALMENDRO PARA RESISTENCIA A LA SEQUÍA", como cumplimiento del objetivo 1, que establece: "Determinar mediante parámetros agronómicos y ecofisiológicos los caracteres que contribuyen a la resistencia a la sequía en almendro".

Los objetivos del citado proyecto son la caracterización ecofisiológica de variedades comerciales de almendro en condiciones de clima mediterráneo y la obtención de una información objetiva respecto a los mecanismos de resistencia fisiológica del almendro. A su vez, ésta debe permitir obtener parámetros objetivos, sencillos, baratos y reproducibles que puedan ser utilizados en el proceso de selección precoz de los nuevos descendientes obtenidos de los cruzamientos, así como en la mejora de la tecnología de este cultivo (riego, abonado, poda, marco de plantación, etc.).

Así pues los objetivos principales de la tesis son:

- Caracterizar ecofisiológicamente 8 variedades comerciales de almendro respecto a su resistencia a la sequía, en condiciones de clima mediterráneo.
- Estudiar los mecanismos de evitación y tolerancia.
- Evaluar la capacidad y eficiencia fotosintética de las variedades de almendro.
- Caracterizar ecofisiológicamente la descendencia de un cruzamiento híbrido almendro x melocotonero.

2 CARACTERIZACIÓN HÍDRICA, HIDRÁULICA Y MORFOLÓGICA DE VARIEDADES DE ALMENDRO

2 Caracterización hídrica, hidráulica y morfológica de variedades de almendro

En el presente capítulo se planteó el estudio de las características hídricas, hidráulicas y morfológicas que determinan el comportamiento diferencial de las variedades de almendro estudiadas en condiciones de clima mediterráneo. Para ello se estudiaron dichos aspectos a lo largo de toda una temporada de crecimiento.

2.1_ Material y métodos

2.1.1_ Descripción del material vegetal y condiciones experimentales

Se trabajó con almendros adultos (*Prunus amygdalus* Batsch, sin *P. dulcis* (Miller) D.A. Webb), de 8 variedades comerciales, pertenecientes a la colección del IRTA-Mas Bové (Tarragona, España) (41° 10' 16" N, 1° 11' 30" E), en condiciones de campo (Tabla 2.1). Las condiciones climáticas durante el año 1997 se recogen en la tabla 2.2.

Para el presente trabajo se escogieron ocho variedades de almendro de distintas procedencias y muy cultivadas. Sus características, conocidas previamente a este trabajo son las siguientes:

'Desmayo Largueta'

Cultivar de origen incierto, entre Aragón (Huesca) y Catalunya (Lleida o Tarragona), de selección local. Muestra buena capacidad de adaptación al cultivo en seco y en zonas interiores sin riesgo de heladas tardías. Muy productiva. El vigor es medio y la floración muy temprana (enero). La poda de formación no es sencilla y tiene tendencia a que se sequen los ramos colgantes. El grano es de excelente calidad y presentación, de forma y color atractivos y predominio de los tamaños grandes (1,4 g). El peso medio de la almendra son 5 g y forma amigdaloides. El rendimiento grano/cáscara es 25-29 %. Gemelas: 0-2 %.(Vargas y Morán, 1984).

'Falsa Barese'

Cultivar autocompatible, seleccionado en la Puglia (Italia), no a partir de un programa de mejora genética. Vigor medio, porte abierto y difícil de formar y de podar. No es una variedad productiva. Tamaño de grano medio (1,2). Forma elíptico-redondeada. Rendimiento grano/cáscara: alrededor 30%. Gemelas: elevado (13 %) (Colección de Mas Bové, datos no publicados).

'Garrigues'

Cultivar seleccionado en Murcia, no a partir de un programa de mejora genética si no a partir de poblaciones locales. Excelente cultivar debido a su vigor, rapidez de entrada en producción, elevada productividad y facilidad de recolección. Además el grano tiene buen aspecto y sabor. No es tolerante a la sequía y por tanto los rendimientos máximos se dan en condiciones de regadío. Rendimiento grano/cáscara: 27-30 %. Gemelas: 0-2%. Medida grano: pequeño a mediano (1,1 g) y redondo. (Vargas y Morán, 1984).

'Lauranne'

Seleccionada a partir del cruzamiento 'Ferragnes' x 'Tuono' (año 1978) INRA, Avignon. Vigor medio y floración tardía; es autocompatible. Entrada en producción temprana. Buena capacidad productiva aunque muestra alternancia. La poda de formación es sencilla y hay que podar regularmente. El grano es pequeño (1,2 g) y el peso medio de la almendra es 3,6 g. (Grasselly y Duval, 1997)

'Marcona'

Es el cultivar más conocido en España; seleccionado en Alicante a partir de poblaciones locales, no a partir de un programa de mejora genética. Es exigente respecto a suelos, abonado y cultivo, debido en parte a su tendencia a fructificar en exceso. En buenas condiciones de polinización, la cosecha puede llegar a ser muy abundante. Es exigente en poda debido a su profusa ramificación, aunque la poda de formación no presenta dificultades. Presenta sensibilidad a enfermedades criptogámicas. El fruto es de excelente aspecto y calidad. Tamaño medio a grande

(1,3 g) y redondo a globoso. Rendimiento grano/cáscara: 27 %. Gemelas 0-2 % (Vargas y Morán, 1984).

'Masbovera'

Obtenida en Mas Bové (Reus) a partir del cruzamiento 'Primorsky' x 'Cristomorto' (año 1975). Es una excelente variedad en condiciones de secano y zonas frías debido a su elevado vigor, facilidad de formación y poda y rápida entrada en producción, que es buena y consistente. Es bastante tolerante a la sequía. El grano es de tamaño grande (1,3 g) y elíptico. El rendimiento grano/cáscara es 28-29 %. Gemelas (0-1 %) (Vargas y Romero, 1994).

'Nonpareil'

Cultivar seleccionado en California por su elevada productividad, no a partir de un programa de mejora genética. Excelente para las condiciones de California debido a su buen vigor, fácil poda, consistencia de producción y facilidad de recolección. Medida de grano mediana (1,2 g) pero regular. Rendimiento 65-70 %. Maduración temprana. La cáscara de la almendra cierra mal y por tanto es susceptible de daños por gusanos y pájaros. Entrada en producción más tardía que otros cultivares. Sensible a 'bud failure' (Asai *et al.*, 1996)

'Ramillete'

Cultivar seleccionado en Murcia, no a partir de un programa de mejora genética si no a partir de poblaciones locales de semilla. Excelente cultivar para zonas sin riesgo de heladas primaverales. Es productiva y requiere poda ligera. Es bastante tolerante a enfermedades y a la sequía. La recolección del fruto es fácil y el grano tiene buen aspecto y sabor. Rendimiento: 27-29 %. Gemelas: 0 %. Medida grano: medio a grande (1,3 g) y alargado (Vargas y Morán, 1984).

Tabla 2.1_ Variedades de almendro utilizadas, con sus abreviaturas, patrón, edad del árbol y marco de plantación para cada uno.

Variedad		Patrón	Edad (años)	Marco de plantación
'Desmayo Largueta'	DLL	'Mollar de Tarragona'	23	7.0 x 5.0
'Garrigues'	GAR	'Mollar de Tarragona'	23	7.0 x 5.0
'Nonpareil'	NPA	'Mollar de Tarragona'	23	7.0 x 5.0
'Ramillete'	RAM	'Mollar de Tarragona'	23	7.0 x 5.0
'Lauranne'	LAU	'Tuono' x 'Nena d'en Mosté'	16	4.0 x 6.0
'Falsa Barese'	FBA	'Garrigues'	10	6.3 x 6.3
'Marcona'	MAR	'Garrigues'	10	6.3 x 6.3
'Masbovera'	MBO	'Garrigues'	10	6.3 x 6.3

Tabla 2.2_ Condiciones climatológicas del área experimental: temperaturas máximas, mínimas y medias (°C), humedad relativa mínima y media (%), velocidad del viento ($m \cdot s^{-1}$), radiación global y neta ($MJ \cdot m^{-2}$), precipitación acumulada (mm) y evapotranspiración de referencia acumulada (mm). Datos obtenidos de la estación climática de IRTA-Mas Bové.

1997	Temperatura (°C)			Humedad Relativa (%)		Velocidad del viento ($m \cdot s^{-1}$)		Radiación ($MJ \cdot m^{-2}$)		Precipitación (mm)	ET ₀ (mm)
	max	min	med	min	med	max	med	global	neta		
enero	14.3	3.5	8.6	43	65	6.2	1.8	196.6	44	22.4	36.8
febrero	15.0	4.1	9.5	41	66	6.6	2.0	293.8	103	23.4	53.6
marzo	16.9	5.9	11.3	43	69	6.4	2.0	440.0	202	22.0	82.3
abril	19.1	7.7	13.4	38	65	7.2	2.3	576.2	294	38.9	114.2
mayo	22.3	11.9	17.1	46	73	6.0	1.8	671.4	386	51.1	135.9
junio	25.6	14.9	20.3	41	68	5.8	1.7	715.4	384	37.9	155.4
julio	28.9	18.0	23.5	42	69	5.4	1.6	738.6	418	15.5	162.7
agosto	29.1	19.1	24.1	47	72	5.5	1.6	603.0	340	45.7	137.4
septiembre	25.0	14.6	19.8	48	73	6.3	1.7	449.8	208	77.8	91.6
octubre	21.2	11.4	16.1	48	72	5.5	1.5	333.2	147	68.3	62.9
noviembre	18.3	8.0	12.8	48	69	5.6	1.6	229.0	77	44.7	44.3
diciembre	15.2	5.5	10.1	54	70	6.0	1.7	174.0	33	53.9	33.3
Total								5421.0	2636	501.6	1110.4

2.1.2_ Métodos de medida de las relaciones hídricas

2.1.2.1_ Curvas Presión Volumen

Se muestrearon 5 hojas plenamente desarrolladas de la parte media de la cara sur de la copa de los árboles de cada variedad. Las hojas fueron llevadas al laboratorio y sometidas a rehidratación durante 24 h, en condiciones de oscuridad, a 4°C.

La elaboración de las curvas se realizó siguiendo la técnica desarrollada por Tyree y Richter (1981) y descrita por Savé et al. (1993 y 1994). El potencial hídrico se midió con una bomba de presión (Soilmoisture, 3005). Los parámetros derivados de la relación contenido relativo de agua (RWC)-potencial hídrico (Ψ_w), en una transformación del 'tipo II', calculados fueron: Potencial hídrico a punto de pérdida de turgencia (Ψ_{tp}), potencial osmótico a plena turgencia ($\Psi_{\pi_{100}}$) y módulo de elasticidad (ϵ).

2.1.2.2_ Tasa de transpiración cuticular

La tasa de transpiración cuticular (Tr_c) fue medida gravimétricamente al mismo tiempo que se realizaban las curvas presión-volumen (Savé y Serrano, 1986; Savé *et al.*, 1994).

2.1.2.3_ Contribución de los componentes foliares al comportamiento hídrico de la planta

Celulosa/hemicelulosa

Se analizó la relación celulosa/hemicelulosa en hojas de las 8 variedades de almendro, siguiendo el método de Gøering y Van Soest (1970).

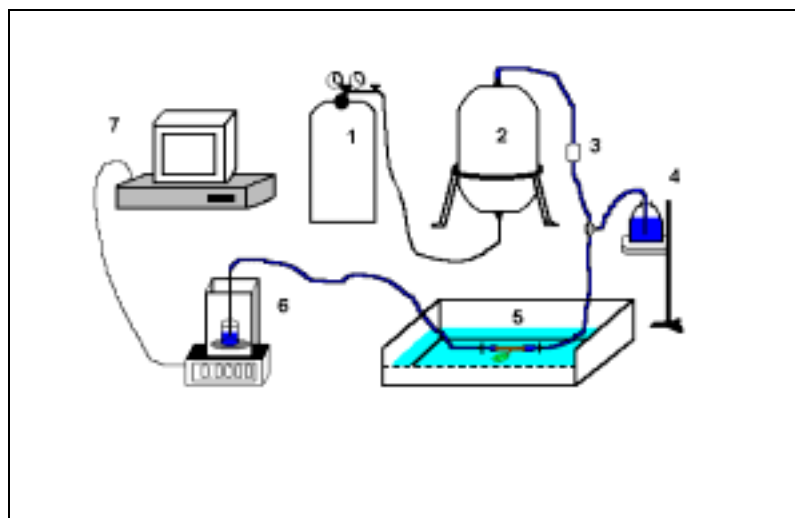
2.1.3. Métodos de caracterización hidráulica xilemática

El método empleado se basa en el método original de Sperry *et al.* (1988), con algunas modificaciones según Cochard *et al.* (1992a). Se eligió este método entre los muchos existentes porque proporciona datos sobre la conducción de agua y se correlaciona de una forma bastante directa con las relaciones hídricas de la planta.

Se muestrean ramas largas (20-30cm) de uno o dos años de edad para árboles, o en el caso de arbustos, lo más largas posible. Se cortan bajo el agua, para evitar la entrada de aire y se ponen a saturar, generalmente 24 h., encerradas en una bolsa negra, en la nevera/cámara fría (4-5 °C).

Se coge una rama y se pone dentro de la cubeta, llena de agua. Se corta uno o varios segmentos de una longitud específica, determinada según el método descrito en Zimmermann (1983). Antes de introducir el segmento en los tubos de la cubeta, se elimina la corteza, juntamente con el floema y el cámbium, para eliminar la medida de flujos no xilemáticos.

Figura 2.1_ Esquema del sistema utilizado para medir la conductividad hidráulica xilemática: 1: bombona de aire sintético con manorreductor; 2: bombona de agua a alta presión; 3: filtro; 4: botella de agua a baja presión; 5: segmento de tallo conectado al sistema de tubos, debajo del agua; 6: balanza de precisión; 7: PC para el registro de datos; (Modificado de Sperry *et al.* (1988) y Cochard *et al.* (1992a)).



Se conecta el segmento a los tubos, procurando que quede bien encajado y con el resto de la rama se mide el potencial hídrico de tallo. Se hace pasar agua desde la botella a baja presión (≈ 5 kPa) y se recoge en el recipiente calibrado en la balanza. Se sigue la medición hasta que se registra una conductancia estable.

A continuación se eliminan los embolismos haciendo circular agua a alta presión (≈ 150 kPa) a través del segmento durante unos minutos. Este tiempo oscila entre 5 y 20 minutos y hay que determinarlo para cada especie. Una vez eliminados los embolismos, se vuelve a medir la conductancia a baja presión varias veces hasta obtener una conductancia máxima.

Se extrae el segmento del sistema y se miden su longitud y su diámetro medio.

La curva de vulnerabilidad se construyó repitiendo el proceso de medida con ramas a diferentes potenciales hídricos, obtenidos por libre desecación.

La conductividad hidráulica xilemática (k_h), la conductividad específica máxima ($k_{h\max}$) y el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica (PCH) se pueden calcular a partir de los registros de conductancia (k) que se han hecho:

$$k_h = k * l \quad (\text{ml} \cdot \text{mm} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1})$$
$$k_{s\max} = k_{h\max} / \pi * (d / 2)^2 \quad (\text{ml} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{mm}^{-1})$$
$$\text{PCH} = 100 * (k_{h\max} - k_h / k_{h\max}) \quad (\%)$$

Donde l y d son la longitud y el diámetro externo de cada segmento, respectivamente. Las curvas de vulnerabilidad se construyen a partir de la relación entre potencial hídrico y PCH.

2.1.4_ Métodos de medida de la morfología

2.1.4.1_ Morfología foliar

Se muestrearon 5 hojas maduras de la cara sur de cada uno de los individuos estudiados. En estas hojas se midió la longitud y anchura del limbo con una regla, el área foliar con un analizador de imágenes (DIAS, Delta-T Devices, UK) y se

secaron en una estufa de 60°C para posteriormente obtener el peso seco. A partir del peso seco y el área foliar se calculó el peso específico foliar (SLW) (Savé *et al.* 1993).

2.1.4.2_ Morfología de la copa

Se midió la estructura general de los árboles: diámetro basal (diámetro del tronco a 20 cm por encima del punto de injerto), altura del árbol, anchura de la copa y obertura de la copa (ángulo de máxima abertura tomando como vértice el centro de la escotadura).

Se midió la longitud, diámetro, número de hojas y ángulo de inclinación de 7 ramas de un año de edad y de la cara sur del árbol por cada individuo. Se escogieron ramas de ese año para recopilar las características estructurales propias de la variedad y no aquellas derivadas de los métodos de poda empleados en la plantación. Las medidas lineales se realizaron con una cinta métrica y el ángulo de las ramas se midió con un medidor de ángulos (GEOSTAT3, Acme Progetti, Firenze, Italia). Se calculó la densidad foliar como:

d.f.= numero de hojas en una rama del año en curso/ longitud del tallo

2.2_ Resultados y discusión

2.2.1_ Caracterización hídrica

2.2.1.1_ Curvas Presión Volumen y tasas de transpiración cuticular

Las curvas presión-volumen realizadas en junio y septiembre revelaron diferentes comportamientos hídricos entre las variedades (Tabla 2.3) y en el tiempo. El potencial osmótico a máxima turgencia mostró diferencias significativas entre variedades, tanto en junio como en septiembre. En el mes de junio, $\Psi_{\pi 100}$ fue más negativo en 'Desmayo Largueta' y menos negativo en 'Marcona'. En el mes de septiembre se diferencian claramente dos grupos: variedades con $\Psi_{\pi 100}$ más negativos: 'Ramillete', 'Masbovera', 'Falsa Barese' y 'Desmayo Largueta' y

variedades con $\Psi_{\pi 100}$ menos negativo: 'Lauranne', 'Garrigues', 'Nonpareil' y 'Marcona'. Se detectó una disminución estacional en 'Masbovera' y 'Ramillete' y un incremento estacional en 'Nonpareil'. El potencial hídrico a punto de pérdida de turgencia también presentó diferencias varietales, tanto en junio como en septiembre. En junio el Ψ_{tp} menor fue en 'Desmayo Largueta' y el mayor en 'Marcona'; en septiembre se los Ψ_{tp} menores fueron para 'Falsa Barese', 'Masbovera' y 'Ramillete', y el mayor para 'Lauranne'. Estacionalmente se produjo un decremento en 'Masbovera', y un incremento en 'NonPareil'. El módulo de elasticidad fue significativamente más alto en junio para 'Desmayo Largueta' y 'Marcona', mientras que fue más bajo en 'Nonpareil' y 'Ramillete'. En septiembre ϵ fue mayor en 'Desmayo Largueta' y 'Ramillete' y menor en 'Marcona' y 'NonPareil'. Estacionalmente se detectó una disminución significativa de ϵ en las variedades 'Marcona', 'Garrigues', 'Nonpareil' y 'Lauranne'.

Según estos resultados 'Masbovera' y 'Ramillete' presentaron ajuste osmótico (Morgan, 1984 y 1992; Turner 1986) y 'Garrigues', 'Nonpareil', 'Marcona' y 'Lauranne' ajuste elástico (Savé *et al.* 1993). En 'Masbovera' el ajuste osmótico permite una reducción significativa en el Ψ_{tp} , que no se observa en 'Ramillete'; sin embargo, 'Ramillete' ya presentaba un Ψ_{tp} muy bajo en el mes de junio. Por otra parte el aumento en Ψ_{tp} en 'Nonpareil' puede ser interpretado como mecanismo destinado a reducir las pérdidas por transpiración.

Las tasas de transpiración cuticular (Tabla 2.3) presentaron diferencias significativas entre variedades en junio y en septiembre pero no entre ambos meses. La mayor TRC en el mes de junio fue en 'Marcona' y la menor en 'Masbovera' y en 'Desmayo Largueta'. En septiembre la TRC más alta la presentó 'Falsa Barese' y las más bajas 'Ramillete', 'Garrigues' y 'Desmayo Largueta'. Menores tasas de transpiración cuticular suponen un mayor control en las pérdidas de agua a nivel foliar.

Tabla 2.3 _ Resultados derivados de las curvas presión-volumen y tasa de transpiración cuticular en variedades de almendro. Los parámetros calculados fueron potencial osmótico a máxima turgencia ($\Psi_{\pi_{100}}$), potencial hídrico a punto de pérdida de turgencia (Ψ_{tip}), módulo de elasticidad (ϵ) y tasa de transpiración cuticular (TR_c). Los resultados son media de 5 curvas \pm error estándar. Las letras diferentes dentro de cada fila representan diferencias significativas entre variedades para ese mes y parámetro y los asteriscos entre dos filas de datos representan diferencias significativas entre ambos meses para dicha variedad, según el test de Duncan ($\alpha=0.05$).

	DLL	FBA	GAR	LAU	MAR	MBO	NPA	RAM
$\Psi_{\pi_{100}}$ (MPa)								
JUNIO 1997	-1.92 \pm 0.10 ^a	-1.49 \pm 0.14 ^{bc}	-1.61 \pm 0.11 ^b	-1.38 \pm 0.10 ^{bc}	-1.28 \pm 0.11 ^c	-1.48 \pm 0.05 ^{bc}	-1.48 \pm 0.05 ^{bc}	-1.51 \pm 0.09 ^{bc}
SEPTIEMBRE 1997	-1.76 \pm 0.09 ^a	-1.75 \pm 0.13 ^a	-1.28 \pm 0.15 ^b	-1.33 \pm 0.03 ^b	-1.15 \pm 0.11 ^b	-1.83 \pm 0.15 ^a	-1.21 \pm 0.08 ^b	-1.92 \pm 0.08 ^a
JUNIO 1997	-2.20 \pm 0.10 ^a	-1.84 \pm 0.08 ^{bc}	-1.87 \pm 0.08 ^{bc}	-1.59 \pm 0.11 ^{cd}	-1.45 \pm 0.12 ^d	-1.75 \pm 0.09 ^{bc}	-1.86 \pm 0.06 ^{bc}	-2.01 \pm 0.08 ^{ab}
SEPTIEMBRE 1997	-1.92 \pm 0.08 ^{ab}	-2.14 \pm 0.14 ^a	-1.68 \pm 0.15 ^{bc}	-1.57 \pm 0.04 ^c	-1.65 \pm 0.09 ^{bc}	-2.10 \pm 0.15 ^a	-1.60 \pm 0.07 ^{bc}	-2.09 \pm 0.10 ^a
Ψ_{tip} (MPa)								
JUNIO 1997	11.94 \pm 2.15 ^a	9.63 \pm 1.62 ^{ab}	10.06 \pm 2.83 ^{ab}	6.96 \pm 0.18 ^{ab}	11.89 \pm 1.8 ^a	8.12 \pm 1.74 ^{ab}	6.10 \pm 1.66 ^b	5.03 \pm 0.73 ^b
SEPTIEMBRE 1997	12.99 \pm 1.61 ^a	7.02 \pm 0.96 ^{cd}	3.00 \pm 0.83 ^{de}	4.18 \pm 0.48 ^{cde}	1.94 \pm 0.15 ^e	7.59 \pm 0.93 ^{bc}	1.88 \pm 0.25 ^e	11.57 \pm 2.00 ^{ab}
ϵ								
JUNIO 1997	4.35 $\cdot 10^{-3} \pm$	5.22 $\cdot 10^{-3} \pm$	5.20 $\cdot 10^{-3} \pm$	6.43 $\cdot 10^{-3} \pm$	5.32 $\cdot 10^{-3} \pm$	4.20 $\cdot 10^{-3} \pm$	5.44 $\cdot 10^{-3} \pm$	4.75 $\cdot 10^{-3} \pm$
SEPTIEMBRE 1997	4.45 $\cdot 10^{-4b}$	7.09 $\cdot 10^{-4ab}$	1.04 $\cdot 10^{-3ab}$	5.67 $\cdot 10^{-4a}$	6.71 $\cdot 10^{-4ab}$	4.10 $\cdot 10^{-4b}$	3.26 $\cdot 10^{-4ab}$	2.40 $\cdot 10^{-4ab}$
JUNIO 1997	3.50 $\cdot 10^{-3} \pm$	6.33 $\cdot 10^{-3} \pm$	3.70 $\cdot 10^{-3} \pm$	5.46 $\cdot 10^{-3} \pm$	4.76 $\cdot 10^{-3} \pm$	3.85 $\cdot 10^{-3} \pm$	4.48 $\cdot 10^{-3} \pm$	3.75 $\cdot 10^{-3} \pm$
SEPTIEMBRE 1997	4.09 $\cdot 10^{-4c}$	2.48 $\cdot 10^{-4a}$	5.08 $\cdot 10^{-4c}$	7.41 $\cdot 10^{-4ab}$	5.74 $\cdot 10^{-4abc}$	6.01 $\cdot 10^{-4bc}$	3.85 $\cdot 10^{-4bc}$	6.05 $\cdot 10^{-4c}$
TR_c (mg H₂O \cdot min⁻¹ \cdot g PS⁻¹)								

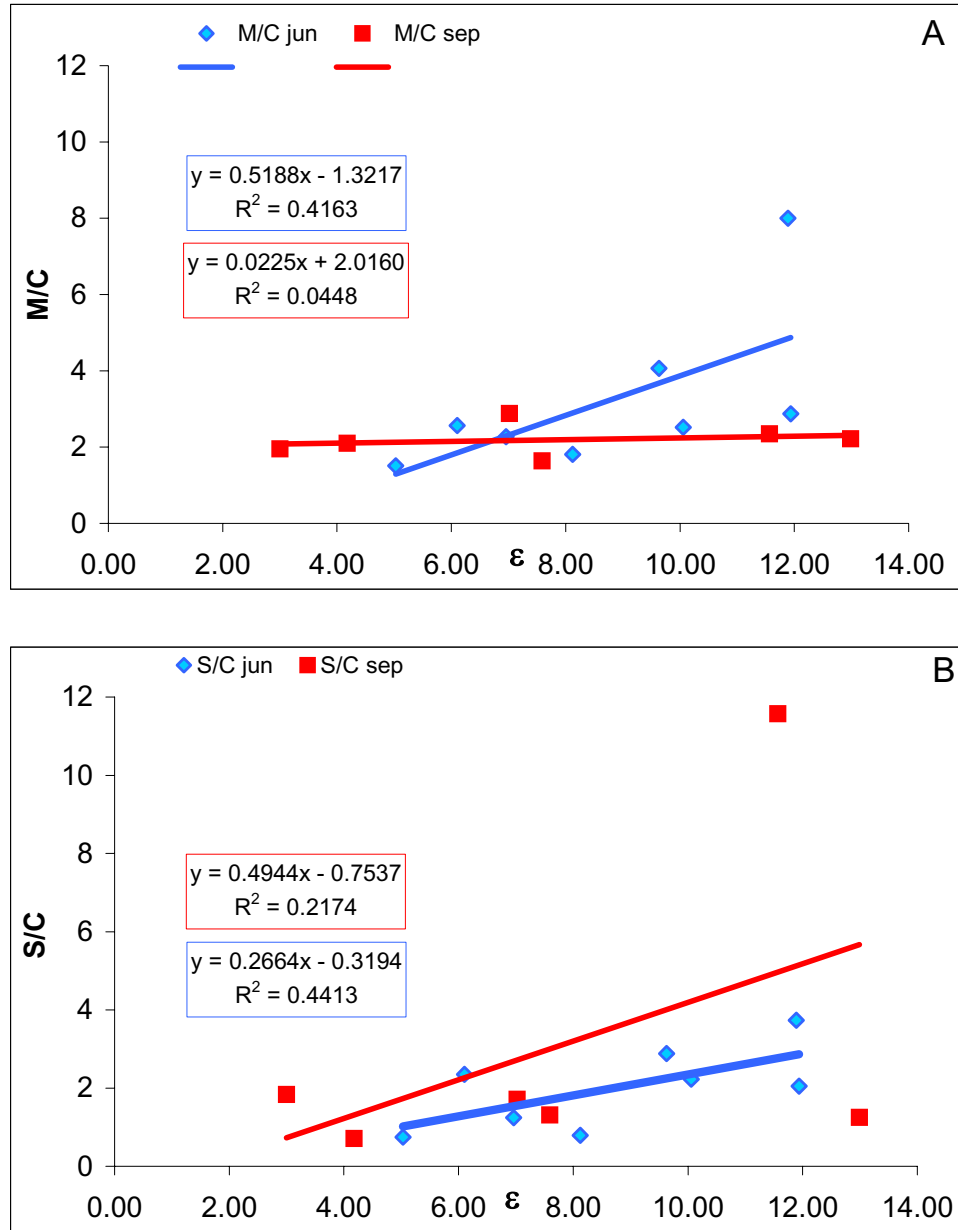
En trabajos previos, Castel y Fereres (1982) describieron un grado de ajuste osmótico limitado en árboles de 'Nonpareil' sometidos a estrés y a lo largo del verano. Planes (1994) describió curvas presión-volumen realizadas en las variedades 'Ramillete' y 'Garrigues' similares a las aquí presentadas. 'Ramillete' mostró un cierto grado de ajuste osmótico y un incremento de la rigidez de las paredes celulares; el Ψ_{tip} fue inferior al de 'Garrigues'. En 'Garrigues' no se detectó ajuste osmótico aunque si una disminución en el módulo de elasticidad. Ambos estudios fueron realizados sometiendo a comparación plantas regadas y plantas control. En nuestro caso los experimentos fueron realizados con plantas adultas en condiciones de secano. De ahí las posibles diferencias detectadas.

2.2.1.2_ Contribución de los componentes foliares al comportamiento hídrico de la planta

Se obtuvo el porcentaje (respecto peso seco) de celulosa, componentes matriciales y componentes de la pared celular secundaria de hojas de almendro. A partir de dichos valores se pretendía obtener un índice analítico, rápido, sencillo y repetible, el cual, al estar asociado con la elasticidad del tejido (Bret y Waldron, 1990), permitiese obviar en parte el método de las curvas presión volumen (Savé *et al.*, 1994).

Debido al protocolo analítico seguido (Goering y Van Soest, 1970), se analizaron conjuntamente todos los componentes de la pared celular secundaria (S): lignina, cutina y compuestos inorgánicos. Aunque en los tejidos de hojas mesófilas la lignina no tiene una gran presencia, la cutina si la tiene; se encuentra depositada en las paredes externas de las células epidérmicas (Strasburger, 1990). La contribución de la cutina es especialmente importante a la hora de impermeabilizar la superficie foliar para reducir las pérdidas por transpiración cuticular. Los componentes de la pared secundaria forman una red rígida que da estructura y protección a las células, pero también reduce las variaciones volumétricas por efecto de la presión de turgencia.

Figura 2.2_ Relación entre el módulo de elasticidad (ϵ) derivado de las curvas de presión-volumen y la proporción de polisacáridos matriciales respecto a celulosa (M/C) (Fig. A) y componentes de pared celular secundaria respecto a celulosa (S/C) (Fig. B).



Nuestros resultados comparan los contenidos relativos los componentes matriciales (M) (Fig. 2.2 A) y con los componentes de pared secundaria (S) (Fig. 2.2 B) respecto al de celulosa (C) con el módulo de elasticidad determinado por las curvas presión volumen. Aunque en ninguno de los casos los coeficientes de correlación fueron significativos, existen unas tendencias que cabe comentar. En el mes de junio la variación de ϵ fue directamente proporcional a la variación del cociente M/C, mientras que en septiembre no parece existir dicha relación. En cambio cociente S/C muestra una relación positiva con la variación del módulo de elasticidad en ambos meses, siendo más elevada en el mes de septiembre.

Estas variaciones en importancia relativa podrían estar indicando dos fases: una primera fase en los tejidos más jóvenes donde la hemicelulosa, como componente de la fracción matricial, sería responsable de la rigidez de las paredes celulares en mayor grado. En cambio, en el mes de septiembre se trataría de un material más endurecido donde la cutina habría adquirido un papel más importante. Esta hipótesis puede venir confirmada por la reducción en las tasas de transpiración cuticular y el incremento en SLW detectados en el mes de septiembre.

En algunos casos (Savé *et al.*, 1994) se ha detectado una relación M/C inversamente proporcional al ϵ , justamente opuesta a la aquí descrita. Estas diferencias pueden ser debidas a variaciones en los componentes de la fracción matricial. Si el contenido en hemicelulosas y su unión a las microfibrillas celulósicas es muy elevada, la estructura será más rígida. En cambio, una alta proporción de pectinas daría mayor elasticidad a las paredes celulares.

2.2.1.3_ Caracterización hidráulica xilemática

Para las 8 variedades estudiadas se obtuvieron curvas (Figura 2.3 y Tabla 2.4) con un bajo coeficiente de correlación, pero significativo en todos los casos. La comparación de las pendientes reveló diferencias significativas entre 'Ramillete' y las variedades 'Masbovera', 'Nonpareil' y 'Falsa Barese'. En las curvas encontramos tres tendencias diferenciadas: 'Garrigues' y 'Ramillete' pueden llegar

a alcanzar un 100% de PCH en el rango de potenciales hídricos estudiado; por ello serían consideradas como variedades muy vulnerables. 'Masbovera', 'Falsa Barese', 'Marcona' y 'Desmayo Langueta' serían consideradas variedades de vulnerabilidad intermedia y 'Nonpareil' y 'Lauranne' se considerarían variedades poco vulnerables. Las conductividades hidráulicas específicas máximas (k_{smax}) (Tabla 2.4) para cada una de las variedades. Así encontramos variedades con una k_{smax} elevada 'Masbovera' y 'Marcona'; con una k_{smax} intermedia, 'Falsa Barese', 'Lauranne' y 'Garrigues'; y variedades con una k_{smax} reducida 'Ramillete', 'Nonpareil' y 'Desmayo Langueta', siendo la conductividad de 'Masbovera' cuatro veces superior a la de 'Desmayo Langueta'.

Inicialmente y a la vista de los resultados obtenidos, podríamos decir que el almendro parece ser una especie muy vulnerable a la cavitación, sobre todo en las variedades 'Garrigues' y 'Ramillete', lo cual induciría a pensar que ambas no pueden ser funcionales en condiciones de sequía, ya que la cavitación impediría la conducción de agua. Sin embargo, la experiencia nos demuestra que esto no es cierto y debemos ver estos resultados según otra perspectiva.

Si se considera la conductividad hidráulica xilemática según su inverso, es decir la resistencia hidráulica, la pérdida de conductividad hidráulica xilemática supone un incremento en la resistencia hidráulica al transporte a través del tallo. Así, podemos considerar que las variedades más vulnerables son aquellas que en condiciones de mayor estrés hídrico presentan una mayor resistencia hidráulica ante las pérdidas de agua y que las menos vulnerables son aquellas que no presentan ningún tipo de respuesta en el transporte de agua a través del tallo en dichas condiciones.

Una mayor k_{smax} supone una mayor capacidad de transporte de agua. Bajo condiciones de estrés, cuanto mayor sea el incremento en la resistencia mayor será la eficiencia en el control del gasto hídrico en el tramo de transporte a través del tallo. Si asumimos el potencial a pérdida de turgencia como el punto de comparación entre variedades y aplicamos a la k_{smax} el PCH que se deriva de las curvas a Ψ_{tip} obtenemos un valor de conductividad hidráulica específica en ese momento que podemos equiparar con una eficiencia en el transporte de agua. Así,

Figura 2.3_ Curvas de vulnerabilidad a la cavitación en las ocho variedades de almendro, representadas mediante el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica xilemática (PCH (%)) respecto al potencial hídrico (Ψ (MPa)).

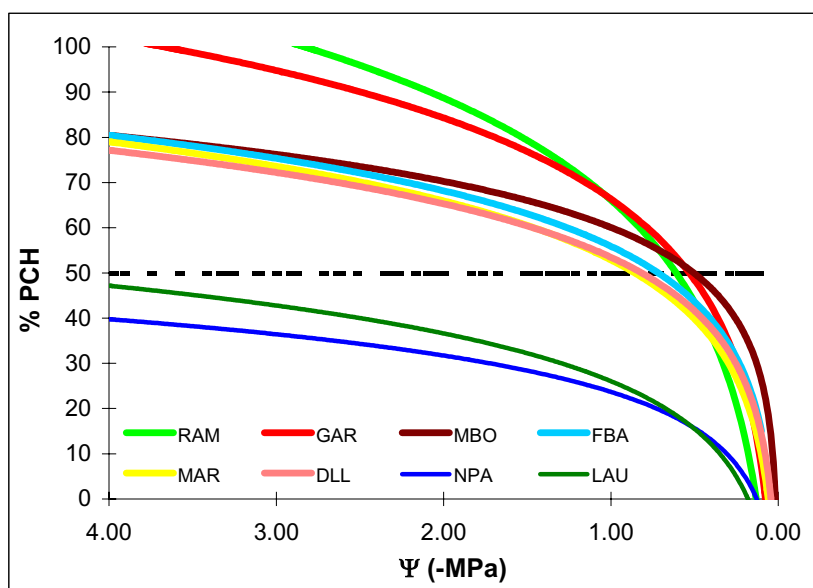


Tabla 2.4_ Curvas de vulnerabilidad a la embolismo en las 8 variedades de almendro (Las letras diferentes entre paréntesis y en cursiva representan diferencias significativas entre las pendientes de las curvas. Los asteriscos señalan la significación de los coeficientes de correlación para $\alpha=0.05$); Conductividad hidráulica específica máxima (k_{smax}) (letras diferentes representan diferencias significativas según el test de Duncan ($\alpha=0.05$)); Porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica a punto de pérdida de turgencia (ver potenciales en tabla 2.4) para cada una de las variedades; conductividad hidráulica específica a potencial hídrico de punto de pérdida de turgencia.

	Curva de vulnerabilidad	k_{smax} ($ml \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1} \cdot mm^{-1}$)	PCH (%) a Ψ_{tp}	k_s a Ψ_{tp}
DLL	$PCH = 17.08^{(ab)} \cdot \ln(\Psi) + 53.46$ $r^2 = 0.6612^*$	$0.458^a \pm 0.116$	65.8	0.30
FBA	$PCH = 17.72^{(b)} \cdot \ln(\Psi) + 55.89$ $r^2 = 0.7473^*$	$1.629^{bcd} \pm 0.212$	68.1	1.11
GAR	$PCH = 25.88^{(ab)} \cdot \ln(\Psi) + 66.36$ $r^2 = 0.7222^*$	$1.168^{bc} \pm 0.208$	81.0	0.95
LAU	$PCH = 15.24^{(ab)} \cdot \ln(\Psi) + 26.05$ $r^2 = 0.5884^*$	$1.404^{bcd} \pm 0.193$	33.0	0.46
MAR	$PCH = 18.86^{(ab)} \cdot \ln(\Psi) + 52.87$ $r^2 = 0.7866^*$	$1.832^{cd} \pm 0.274$	61.1	1.12
MBO	$PCH = 14.72^{(b)} \cdot \ln(\Psi) + 60.06$ $r^2 = 0.7066^*$	$2.056^d \pm 0.203$	69.7	1.43
NPA	$PCH = 11.60^{(b)} \cdot \ln(\Psi) + 23.68$ $r^2 = 0.5577^*$	$0.800^a \pm 0.137$	30.0	0.24
RAM	$PCH = 32.60^{(a)} \cdot \ln(\Psi) + 66.10$ $r^2 = 0.8818^*$	$0.907^{ab} \pm 0.135$	89.5	0.81

de mayor a menor eficiencia, las variedades quedan clasificadas 'Masbovera', 'Marcona', 'Falsa Barese', 'Garrigues', 'Ramillete', 'Lauranne', 'Desmayo Largueta' y 'Nonpareil' (Tabla 2.4).

Como se puede observar a partir de la figura 2.4 la vulnerabilidad a la cavitación del xilema de los tallos presenta una gran variabilidad entre los diferentes taxones y según Sperry (1995) está correlacionada con las presiones xilemáticas mínimas que se observan en la naturaleza. En general los márgenes de seguridad contra un fallo completo del transporte de agua en el tallo son pequeños, es decir, la mayoría de plantas leñosas en condiciones naturales suelen desarrollar potenciales hídricos muy cercanos a aquellos a los que presentan el 100% de pérdida de conductividad hidráulica, descrito a menudo en la bibliografía como 'embolismo descontrolado' (runaway embolism) o 'punto de disfunción catastrófica del xilema' (point of catastrophic xylem dysfunction). Excepcionalmente, aquellas plantas que pueden desarrollar potenciales hídricos inferiores a -5.0 MPa, muestran un margen de seguridad mucho más amplio (pe. *Larrea tridentata* experimenta 100% de cavitación a potenciales hídricos inferiores a -16.0 MPa.

Tomando la ecuación

$$\Delta P = E/k_l$$

transformándola para el continuo suelo-planta-atmósfera

$$\Delta P = \Psi_{pl} - \Psi_s \quad E = g_l \cdot \Delta N_{wv}$$

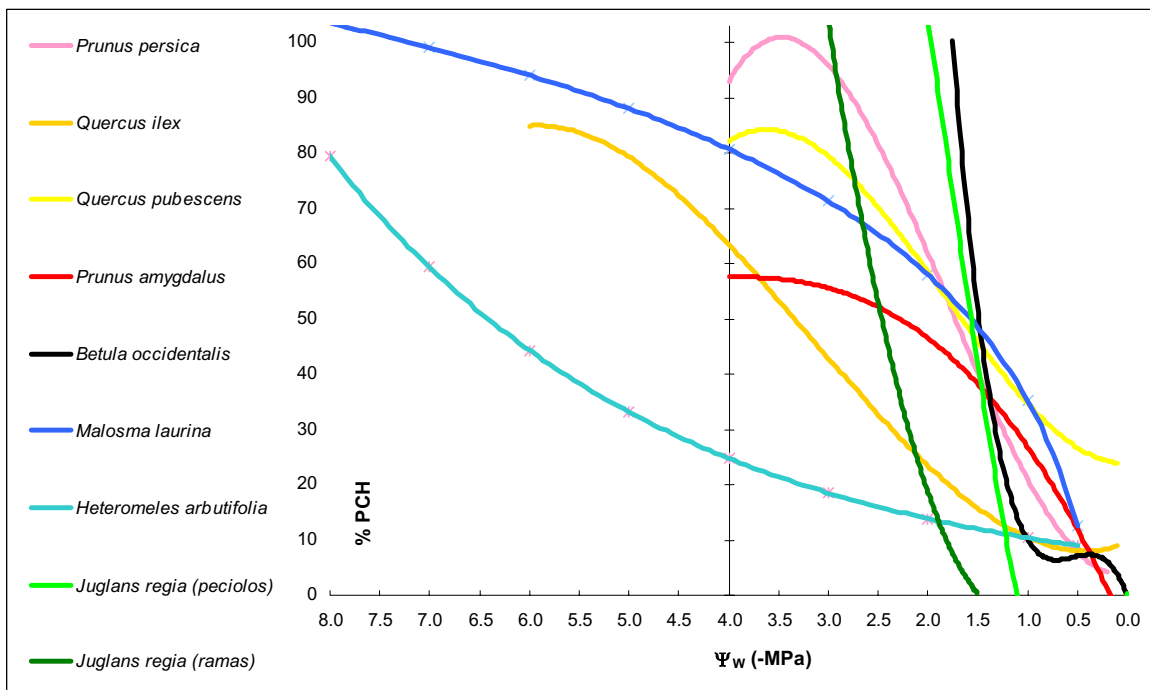
y aislando el potencial hídrico de la planta obtenemos

$$\Psi_{pl} = \Psi_s - (g_l \cdot \Delta N_{wv}) / k_l$$

donde Ψ_{pl} es el potencial hídrico de la planta, Ψ_s el potencial hídrico del suelo, g_l es la conductancia al vapor de agua por unidad de área foliar, ΔN_{wv} es la fuerza motriz para la evaporación de la hoja o el dosel y k_l es la conductancia hidráulica específica foliar. A una determinada conductividad hidráulica, el control del potencial hídrico se realiza mediante la regulación de la conductancia estomática. Por ello, la ventaja que supone maximizar la conductancia estomática para incrementar la captura de carbono favorecerá bajas presiones xilemáticas. Los márgenes de seguridad son pequeños porque existe un compromiso entre la

captura de carbono y las pérdidas de agua que producen potenciales hídricos causantes de cavitación.

Figura 2.4. Curva de vulnerabilidad al embolismo xilemático en varias especies de diferentes características y procedencias. *Prunus pérsica* (Gedauvant, 1995), *Quercus ilex* y *Quercus pubescens* (Tognetti *et al.*, 1997); *Prunus amygdalus* (curva generada a partir de los datos de las 8 en la fig. 2.3); *Betula occidentalis* (Sperry, 1995); *Malosma laurina* y *Heteromeles arbutifolia* (Jarbeau *et al.*, 1995); *Juglans regia* (Tyree *et al.*, 1993).



El modelo desarrollado por Jones y Sutherland (1991) predice que existen dos tipos de comportamientos respecto al control estomático del embolismo: conservativo y productivo. El comportamiento conservativo consistiría en prevenir el embolismo mediante un cierre estomático previo a aquellos potenciales hídricos que lo causan. Ello mejora la supervivencia de la especie pero reduce substancialmente la eficiencia en el transporte hídrico y la productividad. Por el contrario, el comportamiento productivo está relacionado con una maximización de la producción, permitiendo que tengan lugar algunos episodios de embolismo, sin llegar a producirse una disfunción catastrófica. Estos dos casos se ven ilustrados en un trabajo comparativo de dos especies del chaparral californiano (Jarbeau *et al.*, 1995), *Heteromeles arbutifolia* (tipo conservativo) y *Malosma laurina* (tipo productivo), que aparecen representadas en la figura 2.4. También

en la misma figura se ilustra el ejemplo de dos especies del género *Quercus* (Tognetti *et al.*, 1997) con dos comportamientos muy distintos. *Q. ilex*, una esclerófila perennifolia mediterránea es más resistente, mientras que *Q. pubescens*, una mesófila caducifolia de clima templado, es más vulnerable (Lo Gullo y Salleo, 1993; Lo Gullo *et al.*, 1995; Tyree y Cochard, 1996)

Así, puede considerarse que los fenómenos de reducción de la conductividad hidráulica debidos a cavitación pueden suponer dos ventajas durante un día o temporada de déficit hídrico, respecto a aquellas especies que presenten poca cavitación: a) la liberación de agua procedente de los conductos xilemáticos cavitados puede actuar como suplemento para mejorar el estado hídrico foliar (Dixon *et al.*, 1984; Lo Gullo y Salleo, 1992); b) una caída controlada de la conductancia al principio de un periodo de sequía puede ayudar a la conservación del agua del suelo y facilitar su extracción, siempre y cuando las plantas sean capaces de recuperarse del embolismo, ya sea por producción de nuevo xilema en la siguiente estación de crecimiento, o por el rellenado de los vasos embolizados por la noche, como se ha descrito en algunos cultivos (Tyree *et al.*, 1986; Neufeld *et al.*, 1992).

También existen casos de plantas en los que el 100% de pérdida de conductividad hidráulica supone un beneficio. Por ejemplo, el xilema del raquis de las hojas compuestas del nogal (*Juglans regia*) es mucho más sensible que el de las ramas que las sustentan (Tyree *et al.*, 1993); durante periodos de sequía la cavitación del raquis produce abscisión foliar, la cual reduce el área foliar transpirante y protege al xilema de las ramas de cavitaciones más intensas. Esto apoya la hipótesis de la segmentación hidráulica en las plantas (Zimmermann, 1983), que sugiere que las plantas están hidráulicamente diseñadas para sacrificar partes más vulnerables y menos importantes, que les permitan mejorar el balance hídrico de los órganos restantes.

Este compromiso entre eficiencia y supervivencia que proporciona la cavitación puede ser considerado como un mecanismo evolutivo para adaptarse a diferentes hábitats, moderando el uso del agua a medida que esta se vuelve menos disponible en un nicho determinado (Sperry, 1995).

La significación vulnerabilidad entre diferentes taxones ha sido explicada evolutiva, ecológica y fisiológicamente a través de diferentes trabajos (Tyree *et al.*, 1994b; Lo Gullo y Salleo, 1993; Tyree y Cochard, 1996; Langan *et al.*, 1997; Wang *et al.*, 1992), que relacionan estrechamente la vulnerabilidad a la cavitación con el tamaño de las traqueidas, con el tamaño de los poros de las membranas entre los elementos de los vasos xilemáticos, con la morfología y fenología de la especie y consu área de distribución actual.

El almendro es una especie caducifolia mediterránea, que suele describirse como rústica. Su fenología y relaciones hídricas representan mecanismos de evitación y resistencia a la sequía que le permiten sobrevivir y ser productivo en condiciones de clima mediterráneo. Pero también es una especie domesticada por el hombre y seleccionada para la producción de fruto. El hecho de que sus curvas presenten un nivel de vulnerabilidad a la cavitación considerable, es indicativo del compromiso entre supervivencia y producción. Observando las curvas de la figura 2.3, y conociendo los potenciales hídricos a punto de pérdida de turgencia (tabla 2.3). A este nivel de potencial las variedades cierran estomas y controlan las pérdidas de agua. Existe una ligera tendencia a que las variedades que cierran estomas a potenciales más negativos, sean más vulnerables que las que realizan antes el cierre estomático. Lo que de acuerdo con Jones y Sutherland (1991) nos proporcionaría un indicativo de aquellas variedades que se caracterizan por la producción a niveles de potencial hídrico bajo y las que presentan una estrategia más conservativa. Si comparamos las curvas del almendro (figura 2.4, con las curvas reproducidas de la bibliografía, podemos observar como la forma que presenta es similar a la de *M. laurina*, pero desplazada en el eje de abscisas hacia potenciales hídricos menos negativos. Sin embargo, es menos vulnerable que otras especies mesófilas y caducifolias de clima templado (*Prunus persica*, *Juglans regia*) o especies de ribera como *Betula occidentalis*.

2.2.1.4 Morfología foliar y de la copa

El peso específico foliar (figura 2.5) reveló diferencias significativas a lo largo del tiempo, observándose incrementos significativos de abril a junio y de junio a septiembre. Las diferencias entre variedades no fueron significativas aunque si lo fue la interacción entre ambos factores. Todas las variedades en abril presentaron un SLW inferior a $10 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$, que aumentó a valores superiores a $10 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$ de forma significativa en septiembre en todas ellas, excepto en 'Nonpareil'. Este valor es considerado como el umbral de la esclerofilia (Salleo *et al.*, 1997). Aunque no puede considerarse el almendro como una especie esclerófila sino mesófila, dicho aumento en el SLW muestra un grado de endurecimiento y es considerado como un mecanismo de adaptación en las especies mediterráneas (Levitt, 1980).

El estudio del área foliar (tabla 2.5) reveló diferencias significativas entre las variedades, pero no en el tiempo. 'Ramillete', 'Desmayo Largueta' y 'Masbovera' son variedades de hoja grande, mientras que 'Marcona' y 'Nonpareil' son de hoja pequeña.

La observación visual determina que la estructura de la copa es diferente en cada una de estas variedades. Los parámetros estudiados hacen objetiva esta información (figura 2.6, figura 2.7, tabla 2.6).

'Desmayo Largueta' tiene una copa formada por ramas largas con un ángulo de inserción con una distribución mayoritariamente horizontal y media. Tiene hojas de gran tamaño pero en baja densidad. El ángulo de abertura de las ramas principales es pequeño, dando lugar a una copa mas alta que ancha. El crecimiento basal del tronco fue el menor entre todos los estudiados.

'Falsa Barese', por el contrario, presenta una copa muy abierta, con las ramas del último año, gruesas y de longitud media, distribuidas regularmente, dando lugar a una estructura muy compensada. Sus hojas de tamaño medio, se presentan en una densidad muy elevada. El crecimiento del diámetro basal fue medio.

Figura 2.5_ Peso específico foliar en variedades de almendro en abril, junio y septiembre de 1997. Letras diferentes sobre cada columna representan diferencias significativas según el ajuste para comparaciones múltiples Tukey-Kramer de mínimos cuadrados ($\alpha=0.05$).

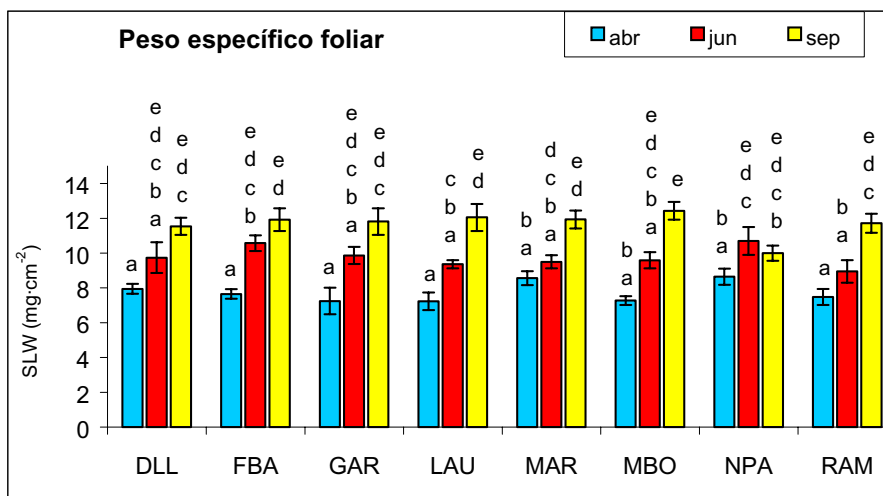


Tabla 2.5_ Área foliar (cm²) de hojas de variedades de almendro en tres momentos del año. Los datos son media de n=5 ± S.E. Las letras diferentes representan diferencias significativas entre variedades según el test de Duncan ($\alpha=0.05$).

	ABRIL 1997	JUNIO 1997	SEPTIEMBRE 1997
DLL ^b	21.39 ± 2.99	16.23 ± 1.84	28.49 ± 2.16
FBA ^{cd}	16.55 ± 1.39	17.58 ± 0.98	10.28 ± 1.79
GAR ^{cd}	20.02 ± 2.47	13.18 ± 1.02	14.58 ± 0.56
LAU ^{de}	12.00 ± 0.50	13.75 ± 0.63	12.52 ± 0.65
MAR ^e	9.86 ± 0.59	10.45 ± 1.32	13.34 ± 1.26
MBO ^b	15.46 ± 1.08	20.28 ± 2.38	24.16 ± 2.78
NPA ^e	12.56 ± 0.98	10.63 ± 1.27	8.31 ± 0.80
RAM ^a	34.76 ± 1.58	26.57 ± 1.45	26.53 ± 3.11

Tabla 2.6_ Morfología de los árboles y características de la copa en variedades de almendro.

	DIÁMETRO BASAL cm	CRECIMIENTO DB cm·año-1	ANCHURA DE LA COPA m	ALTURA DE LA COPA m	OBERTURA DE LA COPA °	ÁREA DE LA COPA m ²
DLL	19.47	0.93	3.12	3.90	100	297.73
FBA	12.73	1.27	3.53	3.12	129	127.32
GAR	24.88	1.19	4.52	4.50	120	486.22
LAU	18.14	1.07	2.93	3.39	111	258.55
MAR	18.09	1.81	2.99	3.59	98	257.04
MBO	20.32	2.03	4.94	4.66	108	324.25
NPA	21.17	1.01	5.25	4.66	108	351.91
RAM	23.08	1.10	4.50	4.05	102	418.28

'Garrigues' posee una copa con estructura general abierta y tan alta como ancha, con un crecimiento del diámetro basal medio. Las ramas son de tamaño medio y con una inclinación horizontal y media, con una ausencia total de ramas verticales. Las hojas son de tamaño medio en densidad media-alta.

La copa de 'Lauranne' presenta ramas cortas y de grosor medio, en todas las categorías de inclinación, pobladas por hojas de tamaño medio y en densidad son medias, lo que da lugar a una estructura bien equilibrada. La copa es más alta que ancha y el crecimiento del diámetro basal fue pequeño.

'Marcona' presenta una copa más alta que ancha, con el menor ángulo de abertura de la copa registrado entre todas las variedades. Sus largas ramas de grosor medio son predominantemente horizontales, pero con presencia proporcionada entre las de inclinación verticales y media. Sus hojas son de tamaño pequeño y densidad media-alta. Su crecimiento anual en diámetro basal es elevado.

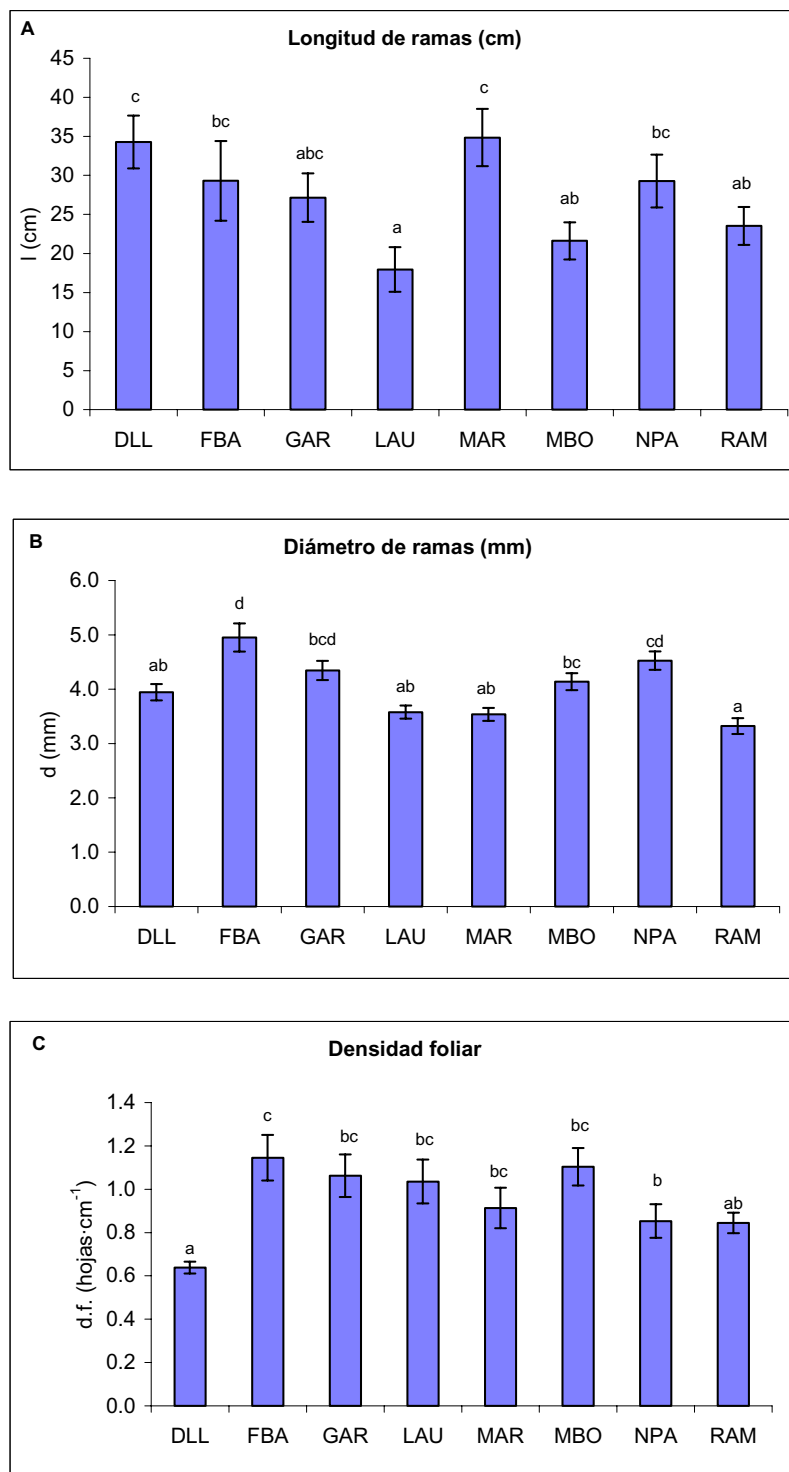
En el caso de 'Masbovera' encontramos una estructura grande, con el crecimiento basal más elevado y una abertura de la copa media. Sus ramas son de tamaño medio a pequeño, con una inclinación regularmente distribuida en todas las categorías. Sus hojas son de gran tamaño y densidad, dando lugar a una estructura bastante compacta.

En el caso de 'Nonpareil' encontramos árboles de copa grande y de abertura media, con crecimiento de diámetro basal bajo. Las ramas son gruesas y de longitud media, presentando un 50% de ramas horizontales y tan solo un 14% de ramas verticales. Las hojas son pequeñas y se hallan en densidad media.

La copa de 'Ramillete' es tamaño medio y bastante cerrada, con un crecimiento del diámetro basal medio-bajo. Las ramas son más cortas y finas, predominantemente horizontales, pero aún con un 14% de verticales. Presenta hojas de gran tamaño, pero en este caso en densidad baja-media.

La estructura de la copa o del dosel de una planta es la organización espacial de la biomasa aérea y contribuye a que los intercambios radiativos y convectivos tengan lugar de una forma eficiente (Campbell y Norman, 1990).

Figura 2.6_ Morfología de la copa de variedades de almendro: todas las medidas corresponden a ramas de la cara sur de los árboles crecidas a lo largo de 1997. **A:** longitud de la rama (cm); **B:** Diámetro central de la rama (mm); **C:** densidad foliar (hojas-cm⁻¹); Todas las medidas corresponden a 21 ramas por cada variedad. En A, B y C, letras diferentes corresponden a diferencias significativas entre las variedades, según un test de separación de medias de Duncan ($\alpha=0.05$).

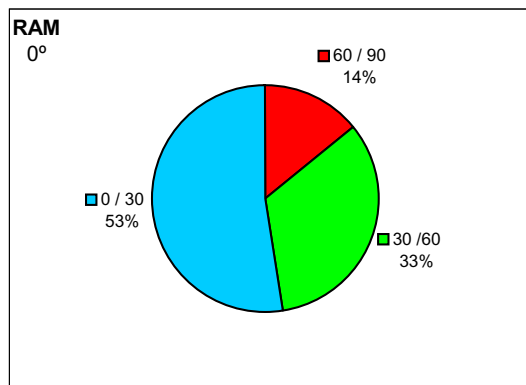
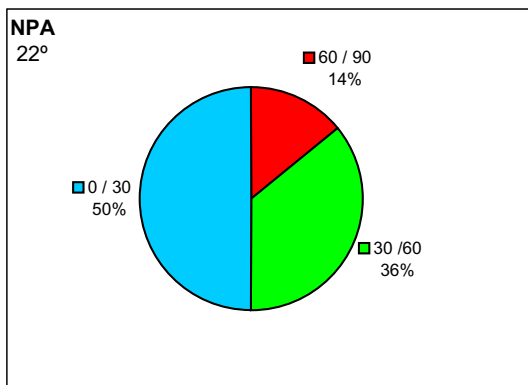
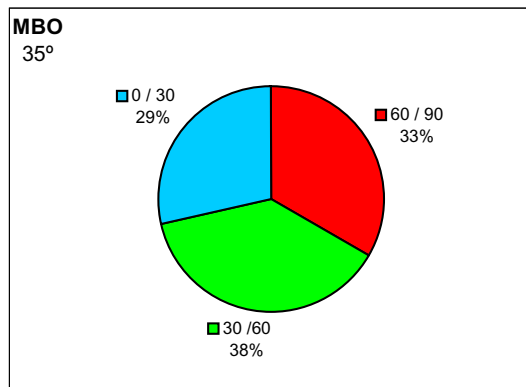
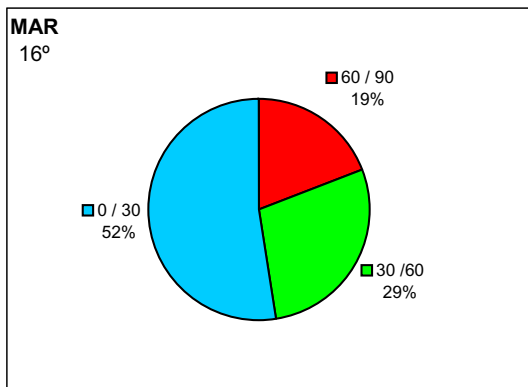
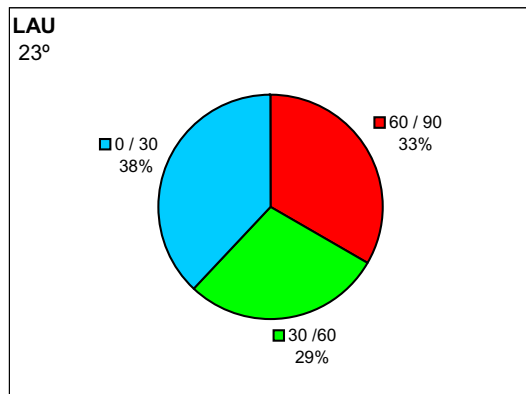
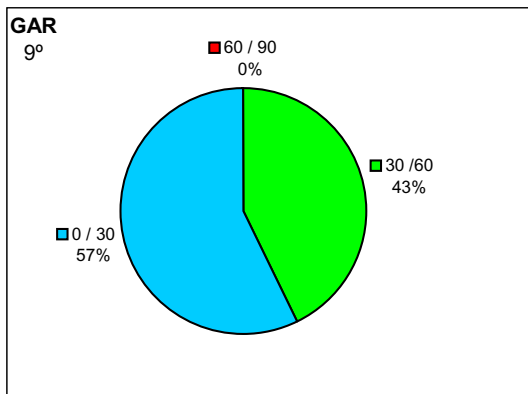
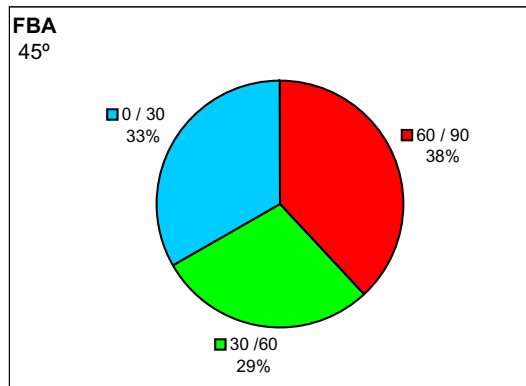
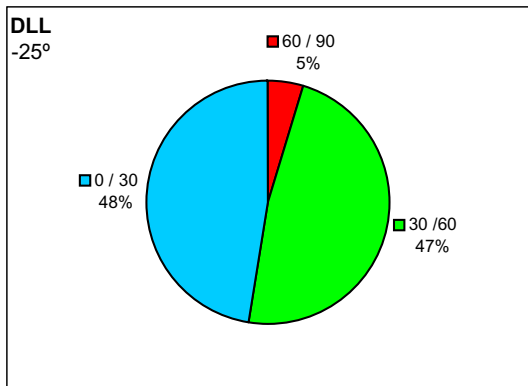


La densidad y el tamaño foliar combinados proporcionan morfologías más o menos ventajosas para la resistencia a la sequía. Una elevada densidad foliar con hojas grandes es provechosa porque, a pesar de representar una mayor superficie de transpiración, las hojas poseen una capa límite gruesa que reduce las pérdidas por transpiración (Kozlowsky *et al.*, 1991) y se evita el exceso de radiación por sombreado mutuo de las hojas. Estas características están presentes en el caso de 'Falsa Barese', 'Masbovera' y 'Garrigues'. Si además, como sucede en el caso de 'Falsa Barese' y 'Masbovera', la copa es abierta y los ángulos de inserción de las ramas están distribuidos proporcionalmente, los procesos convectivos que ayudan a la disipación de energía después del cierre estomático, se ven favorecidos (Monteith, 1973; Jarvis, 1985; Peñuelas *et al.*, 1992). Ramas con ángulos de inserción bien distribuidos facilitan la captación de energía a lo largo de todo el día y todo el año (Fisher, 1986), como se da en 'Falsa Barese', 'Masbovera' y 'Lauranne'. Por otra parte, una mayor presencia de ramas verticales permite que, al mediodía, cuando la radiación incidente es más elevada y perpendicular a la superficie del suelo, la captación de energía se reduzca y se eviten cargas energéticas foliares excesivas (Elheringer y Werk, 1986). Las variedades como 'Falsa Barese' y 'Masbovera', que reúnen estas características, además de poseer tasas de crecimiento del tronco elevadas, presentan un compromiso eficiente entre las características que confieren ventajas para la resistencia a la sequía y un mayor crecimiento.

En el otro extremo se sitúan variedades como 'Desmayo Langueta' que posee hojas muy grandes, pero dispersas. Su copa es cerrada, con una mayor proporción de ángulos horizontales y medios. Esta estructura tan cerrada y horizontal capta mucha energía al mediodía y dificulta las pérdidas convectivas. Todo ello, unido a una tasa de crecimiento pequeña, hace de la morfología de 'Desmayo Langueta' la menos favorable para la resistencia a la sequía en un cultivo arbóreo.

En nuestro caso, serían más ventajosas copas abiertas y bien compensadas en todas las inclinaciones para permitir una mayor captación de la energía

Figura 2.7._ Frecuencias en el ángulo de inserción de las ramas de 1 año (%). El número bajo el nombre de la variedad es el ángulo medio (°)



incidente, pero de densidad foliar media o alta y hojas grandes para permitir una convección de energía balanceada con las pérdidas de transpiración.

Según todas estas características podemos clasificar las variedades según su estructura, de más a menos ventajosa para la resistencia a la sequía y productividad en condiciones de clima mediterráneo: 'Falsa Barese', 'Masbovera', 'Lauranne', 'Garrigues', 'Ramillete', 'Nonpareil', 'Marcona' y 'Desmayo Langueta'.

3 CARACTERIZACIÓN FOTOSINTÉTICA DE VARIEDADES DE ALMENDRO

3 Caracterización fotosintética de variedades de almendro

En el presente capítulo se muestran los resultados obtenidos en estudio de las respuesta fotosintética de ocho variedades de almendro a la luz. También se valoran las posibles regulaciones estomáticas y no estomáticas de la fotosíntesis. Los resultados aquí obtenidos pretenden ser un punto de referencia para evaluar la potencial producción primaria neta del almendro, en vistas a optimizar la caracterización de variedades. La fotosíntesis, como proceso fijador de materia y energía tiene una gran importancia en las plantas. En los cultivos la producción es dependiente de las tasas de fotosíntesis así como de la partición de los asimilados hacia los distintos órganos: flores, frutos, hojas, etc. (Scurlock *et al.*, 1985). Muchos estudios demuestran que las tasas fotosintéticas y el rendimiento productivo final no son directamente proporcionales (Lakso, 1994). En frutales, como en el resto de plantas leñosas, la complejidad de la copa hace que la fotosíntesis medida en hojas individuales se aleje aún más del resultado global de toda la copa, dadas las características diferenciales entre hojas de sol y hojas de sombra (Percy y Simms, 1994). Sin embargo, el estudio de la fotosíntesis en hojas individuales, plenamente expuestas al sol, nos puede dar una primera aproximación a las capacidades productivas del árbol y permite el estudio de las respuestas a parámetros ambientales tan importantes como la luz (DeJong, 1986). Hoy en día, en el mundo de la fruticultura existe un interés generalizado en la creación de modelos que integren la fotosíntesis y los procesos de transpiración, es decir el uso eficiente del agua, y que permitan predecir las respuestas fisiológicas y las necesidades del cultivo en función de la variación en los parámetros ambientales (Grossman y DeJong, 1994; Le Roux *et al.*, 1999; Sinoquet *et al.* 1999). Estos modelos requieren un nivel de estudio detallado, pero básicamente integran la morfología de la copa y el intercambio de gases en diferentes niveles de la misma para un amplio abanico de condiciones ambientales. El presente estudio no pretende ser en ningún caso una modelización, pero sí que quiere destacar las diferencias varietales en respuesta a un parámetro tan importante como es la luz y establecer una relación con los parámetros morfológicos anteriormente estudiados.

3.1_ Material y métodos

3.1.1_ Descripción del material vegetal y condiciones experimentales

El estudio se realizó en 5 almendros de un año y medio de edad, de cada una de las variedades 'Desmayo Largueta' (DLL), 'Falsa Barese' (FBA), 'Garrigues' (GAR), 'Lauranne' (LAU), 'Marcona' (MAR), 'Masbovera' (MBO), 'Nonpareil' (NPA) y 'Ramillete' (RAM) injertados sobre patrón híbrido almendro x melocotonero GF-677. Los árboles se cultivaron en el Centro de Cabriels del IRTA (Barcelona) (41° 25' N, 2° 23' E), en contenedores de 20 L., con turba (Floratoff) y perlita (Europerl A-13) (2:1, v/v) como substrato, con un marco de plantación de 0.8 m x 1.25 m. Los árboles se regaron por goteo diariamente. La cantidad de agua aplicada dependió de la demanda hídrica del cultivo (Tabla 3.1). Entre febrero y julio de 1998 las plantas fueron fertilizadas con Nitrofoska azul especial™ (BASF) y a partir de esa fecha fueron fertirrigadas con solución nutritiva (1:0.5:1.5 (N:P:K; pH = 6.5). En enero de 1999, los árboles fueron trasplantados a contenedores de 31 L. y se siguieron aplicando las dosis de riego necesarias para el cultivo (Tabla 3.1).

3.1.2_ Métodos de medida de la fotosíntesis e intercambio gaseoso

El intercambio gaseoso se midió con el IRGA ADC-2 (The Analytical Development Co. Ltd. Hoddeson, Herts. England). A lo largo de las estaciones de crecimiento (de mayo a septiembre) de los años 1998 y 1999, se realizaron las medidas en árboles bien regados (tratamiento de riego 100%), a diferentes horas del día, con tal de obtener curvas de saturación de luz de las 8 variedades estudiadas. Para cada una de ellas se realizó una curva de máximos (upper-bound analysis)(Long y Hällgren, 1993) consistente en tres fases: una recta en la fase de respiración ($A < 0$), una recta en la fase inicial de asimilación y una función hiperbólica en la fase de saturación, que permiten observar cual es la relación entre las tasas fotosintéticas y la radiación, sin tener en cuenta el resto de factores ambientales. A partir de estas curvas se determinaron el punto de compensación de luz (Q_{comp}), el punto de saturación de luz (Q_{sat}), la eficiencia fotosintética máxima aparente (ϕ) y la tasa máxima de fotosíntesis (A_{max}) para cada una de las variedades.

Tabla 3.1._ Condiciones meteorológicas mensuales y dosis de riego aplicadas desde febrero de 1998 hasta julio de 1999 en la parcela experimental de Cabrils.

	Temperatura (°C)		HR (%)		Velocidad viento (m·s ⁻¹)			Radiación (MJ·m ⁻²)		Lluvia (mm)	ET ₀ (mm)	Riego (l·árbol ⁻¹)	
	max.	min.	med.		min.	med.	max.	med.	mag.				global
Febrero-98	14.6	6.4	10.4	61	83	5.7	1.4	0.7	339	123	17.0	45.9	18
Marzo-98	16.0	8.1	12.1	57	80	6.2	1.4	0.5	496	196	22.7	70.3	14
Abril-98	18.3	9.1	13.6	43	68	9.2	1.8	0.8	626	282	36.9	103.0	21
Mayo-98	20.9	13.3	17.3	53	75	6.5	1.4	0.4	735	362	93.7	124.0	49
Junio-98	24.2	16.6	20.8	57	77	6.9	1.4	0.6	764	397	63.9	137.0	60
Julio-98	27.1	19.6	23.6	59	79	7.2	1.5	0.5	823	446	48.7	158.0	73
Agosto-98	27.5	20.1	24.0	53	76	6.5	1.4	0.4	672	358	84.8	133.0	86
Septiembre-98	24.5	17.3	21.1	55	77	7.7	1.6	0.6	507	272	71.2	102.0	83
Octubre-98	20.6	12.7	16.5	57	78	6.7	1.5	0.8	397	165	59.6	68.8	67
Noviembre-98	15.5	8.1	11.7	51	72	6.3	1.5	1.0	233	45	17.2	38.4	39
Diciembre-98	13.9	5.8	9.7	54	75	7.3	1.7	1.2	206	19	144.9	30.9	27
Enero-99	13.6	5.7	9.4	58	79	7.2	1.6	1.0	255	40	58.2	33.1	18
Febrero-99	13.1	5.1	8.9	50	70	6.9	1.6	0.9	329	86	2.4	44.0	16
Marzo-99	15.7	7.5	11.6	54	77	7.4	1.6	0.6	455	164	30.4	65.3	31
Abril-99	17.6	9.5	13.6	54	78	7.6	1.5	0.5	621	263	36.7	90.4	63
Mayo-99	21.5	14.2	17.7	54	71	7.0	1.3	0.5	705	351	20.8	123.0	117
Junio-99	23.7	16.4	20.5	49	70	6.7	1.4	0.5	715	368	13.7	132.0	160
Julio-99	26.7	20.1	23.5	52	71	6.9	1.4	0.5	772	397	6.7	144.0	251

Los resultados obtenidos también permitieron estudiar la relación entre las tasas de fotosíntesis (A) y la conductancia estomática (g_s).

En general, para poder distinguir claramente entre la limitación estomática y la limitación metabólica de la tasa de fotosíntesis es necesario realizar una curva de respuesta a la concentración de CO_2 . Sin embargo, si tomamos la A_{max} registrada como el valor máximo fotosintético en las condiciones en que se realizaron las medidas, en el cual la conductancia estomática es máxima, y analizamos solo los datos de las curvas de respuesta a la luz medidos a PAR superior a $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y a temperaturas entre 22.5 y 27.5 °C, podemos hacer un cálculo aproximado de la limitación estomática según Farquhar y Sharkey (1982) donde la limitación estomática (ℓ) se calcula a partir de:

$$\ell = 1 - (A / A_{max}) (\%)$$

Si representamos gráficamente la relación entre c_i y ℓ , obtendremos una recta (figura 3.4) a partir de la cual tenemos una buena aproximación a la limitación metabólica de la fotosíntesis para las distintas variedades.

3.2_ Resultados y discusión

En los días de medida a lo largo de la primavera y verano de 1998 y 1999 se tomaron los registros en las siguientes condiciones: entre las 4 y las 13 h. (hora solar); la temperatura ambiental osciló entre los 15.0 y 28.6 °C, y la humedad relativa entre el 43 y el 90%, resultando en una demanda evaporativa del aire de entre 0.2 y 1.7 kPa; el CO_2 ambiental (c_a) se mantuvo entre 350 y 400 ppm.

La figura 3.1 y la tabla 3.2 muestran los resultados obtenidos en las curvas de respuesta a la luz.

El punto de compensación de luz nos define la cantidad de radiación incidente necesaria para permitir el inicio de la tasa de asimilación neta positiva (Nobel, 1991). Cuanto menor sea este punto, menos luz necesitaran estas hojas para empezar a producir, en nuestro caso 'Masbovera' y 'Desmayo Largueta' presentan puntos de compensación de luz muy bajos, mientras que 'Marcona' y 'Nonpareil' los presentan altos, es decir, necesitan una mayor cantidad de luz para compensar la tasa de respiración. El Q_{sat} indica la radiación a partir de la cual el

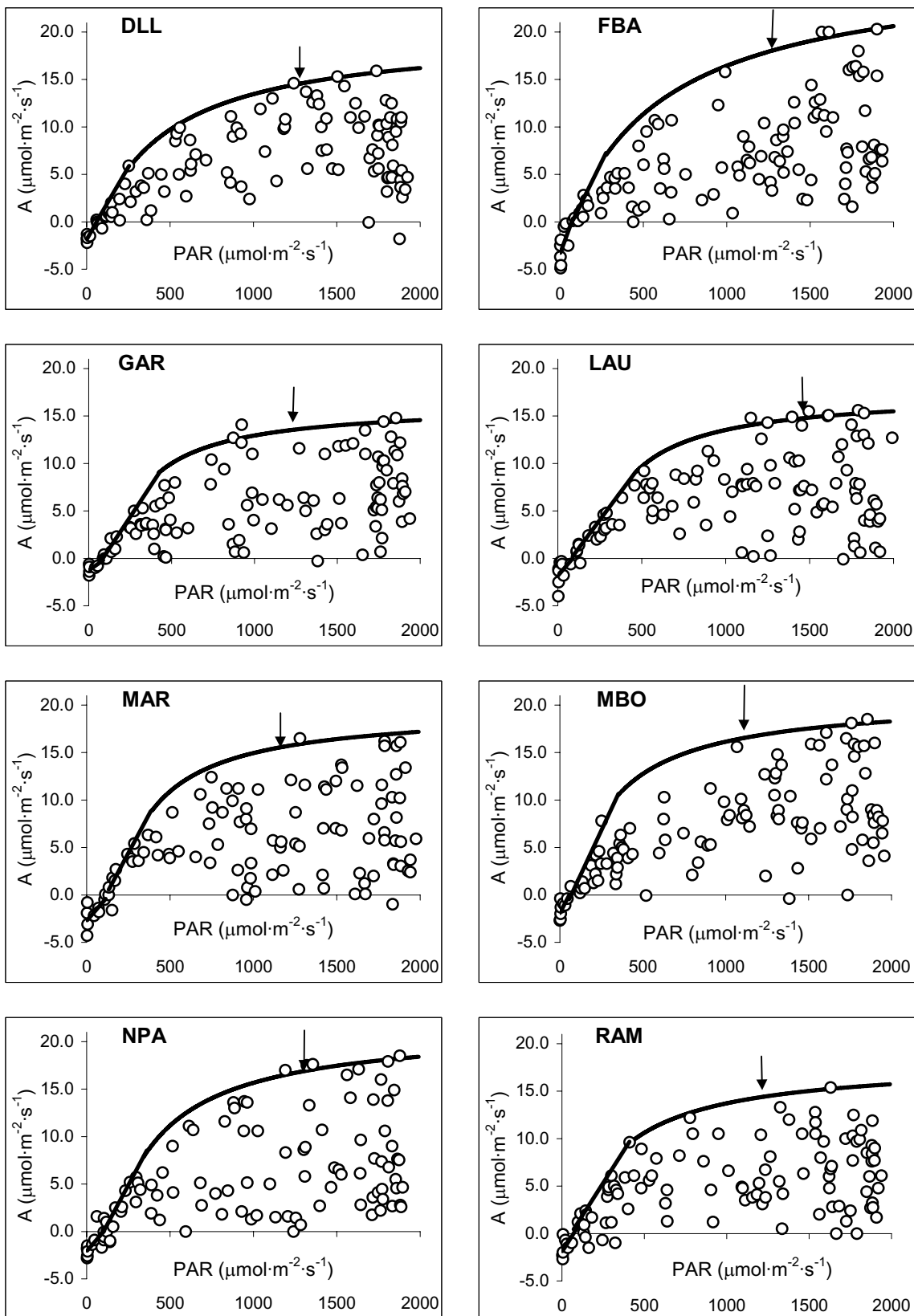
Tabla 3.2. Punto de compensación de luz (Q_{comp}), el punto de saturación de luz (Q_{sat}), la eficiencia fotosintética máxima aparente (ϕ) y la tasa máxima de fotosíntesis (A_{max}) para cada una de las variedades. Los valores se derivan de las curvas representadas en la figura 3.1.

	Q_{comp} ($\mu\text{mol quantum}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Q_{sat} ($\mu\text{mol quantum}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	ϕ ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\mu\text{mol quantum}^{-1}$)	A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
DLL	60	1129	0.0315	15.9
FBA	78	1288	0.0355	20.3
GAR	87	1284	0.0266	14.8
LAU	88	1475	0.0237	15.6
MAR	133	1229	0.0331	16.5
MBO	56	1123	0.0375	18.5
NPA	103	1331	0.0328	18.5
RAM	70	1243	0.0271	15.4

incremento de la fotosíntesis se hace mínimo respecto al incremento de radiación. Q_{sat} mayores implican un mayor uso de las radiaciones incidentes. Cuanto mayor es ϕ mayor es la eficiencia de la utilización de energía en la fotosíntesis. A_{max} nos indica las tasas fotosintéticas máximas aparentes en las condiciones de estudio. En general, las A_{max} aquí descritas coinciden con las descritas en la bibliografía previa (DeJong, 1983; Matos *et al.*, 1997). El almendro como especie posee tasas fotosintéticas máximas mayores que las descritas para otros frutales como cerezo, melocotonero, ciruelo, albaricoquero (DeJong, 1983), manzano (Lakso 1994), cítricos (Flore y Lakso, 1989), avellano (Marsal, 1996) y nogal (Tombesi *et al.*, 1983).

Integrando las funciones de límite superior que definen la tasa de asimilación a partir del punto de compensación de luz, obtenemos el rendimiento fotosintético potencial de las variedades a lo largo del rango de radiación fotosintéticamente activa incidente. Cuanto mayor es el área resultante, mayor es el aprovechamiento global de una variedad. Las variedades estudiadas pueden ordenarse de mayor a menor aprovechamiento: 'Falsa Barese', 'Masbovera', 'Marcona', 'Nonpareil', 'Ramillete', 'Desmayo Largueta', 'Lauranne' y 'Garrigues'.

Figura 3.1. Curvas de respuesta a la luz en las ocho variedades de almendro estudiadas. La línea negra representa el ajuste de los máximos. Las flechas indican el punto de saturación de luz (Q_{sat}).

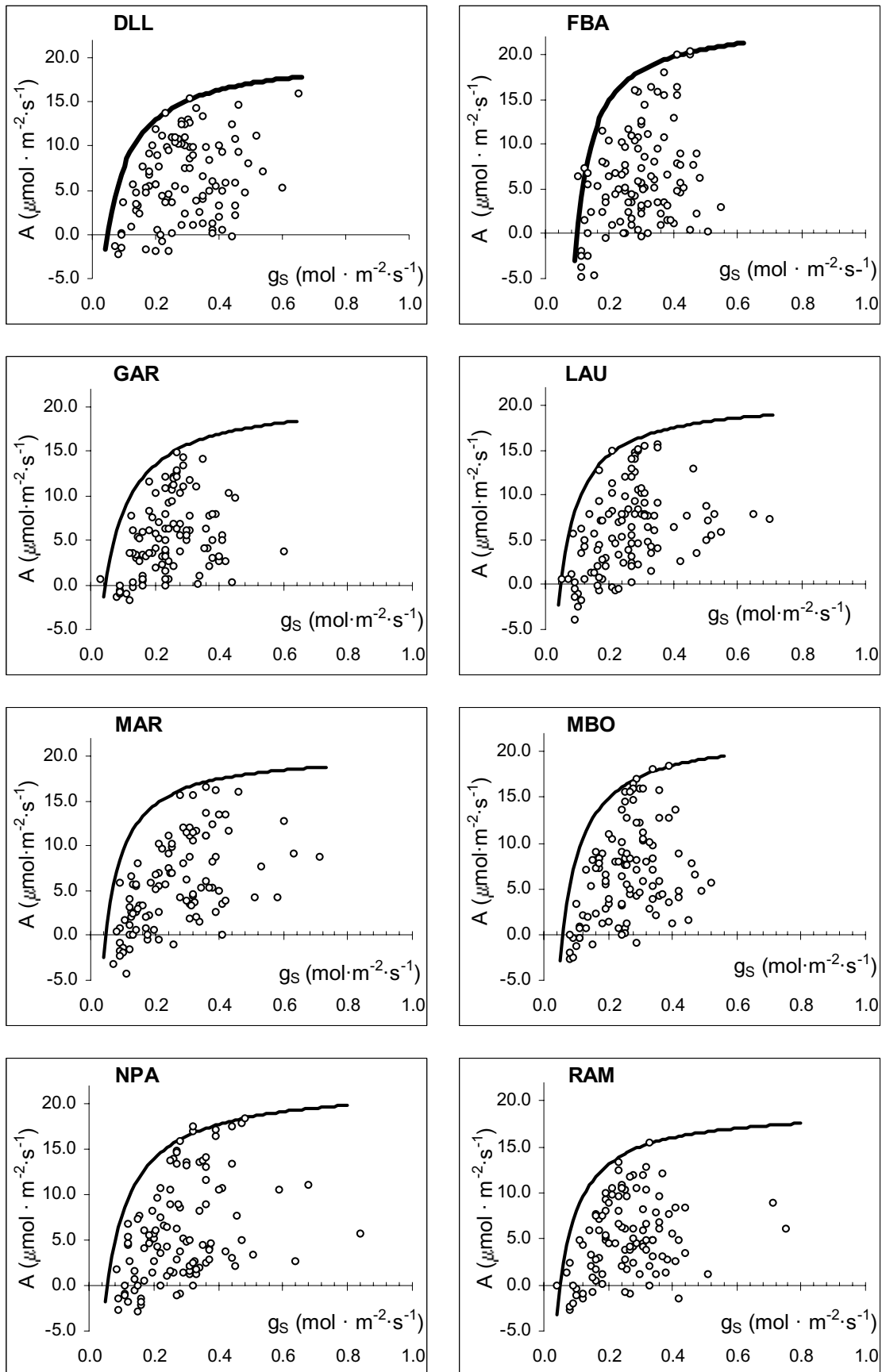


'Falsa Barese' puede considerarse como la mejor variedad porque posee un ϕ alto y la A_{max} más elevada, mientras que 'Garrigues' tiene el menor ϕ y la menor A_{max} entre todas las variedades. Esta potencialidad puede servir a la hora de diseñar una plantación de almendro. 'Falsa Barese' con su copa abierta y densidad de copa alta, al tener un mayor aprovechamiento de todo el espectro para la fotosíntesis no requerirá marcos de plantación tan amplios para obtener la misma producción primaria que 'Garrigues', que tiene un Q_{comp} más alto y A_{max} menores. Además, la estructura de la copa de 'Garrigues' era más cerrada y menos densa, con ramas más horizontales, con lo cual la penetración de la luz en la copa no se veía tan favorecida como en el caso de 'Falsa Barese'.

Con las mismas medidas se estudió la relación A/g_s (figura 3.2). Se ajustaron funciones hiperbólicas de límite superior para cada una de las variedades. La fase inicial de estos ajustes posee pendientes muy acusadas en todos los casos. Esto puede ser debido al hecho de que los fenómenos de apertura estomática en las medidas hechas al alba también están parcialmente controlados por la luz (Meidner y Mansfield, 1968; Hall y Rao, 1994). En la mayoría de leñosas, la curva de respuesta de la conductancia a la luz tiene una pendiente muy pronunciada y se alcanza el 50% de la conductancia potencial alrededor del 5-10% de radiación incidente máxima y se llega al máximo de conductancia aproximadamente a un 15% de la radiación solar máxima, unos $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Körner, 1995). La dispersión de los puntos indica la existencia de otros factores que afectan a la fotosíntesis con mayor incidencia que la conductancia estomática. Turner *et al.* (1984) describieron que las variaciones en conductancia foliar y tasas de transpiración, debidas a incrementos en D_a en almendros tenían un mínimo efecto en las tasas de asimilación neta.

En las condiciones de trabajo aquí expuestas, la demanda evaporativa fue baja (0.2 a 1.7 kPa). Otro factor a ser tenido en cuenta, es que el presente estudio se realizó en plantas bien regadas, por lo cual la incidencia del estrés hídrico y la correspondiente regulación estomática son mínimas.

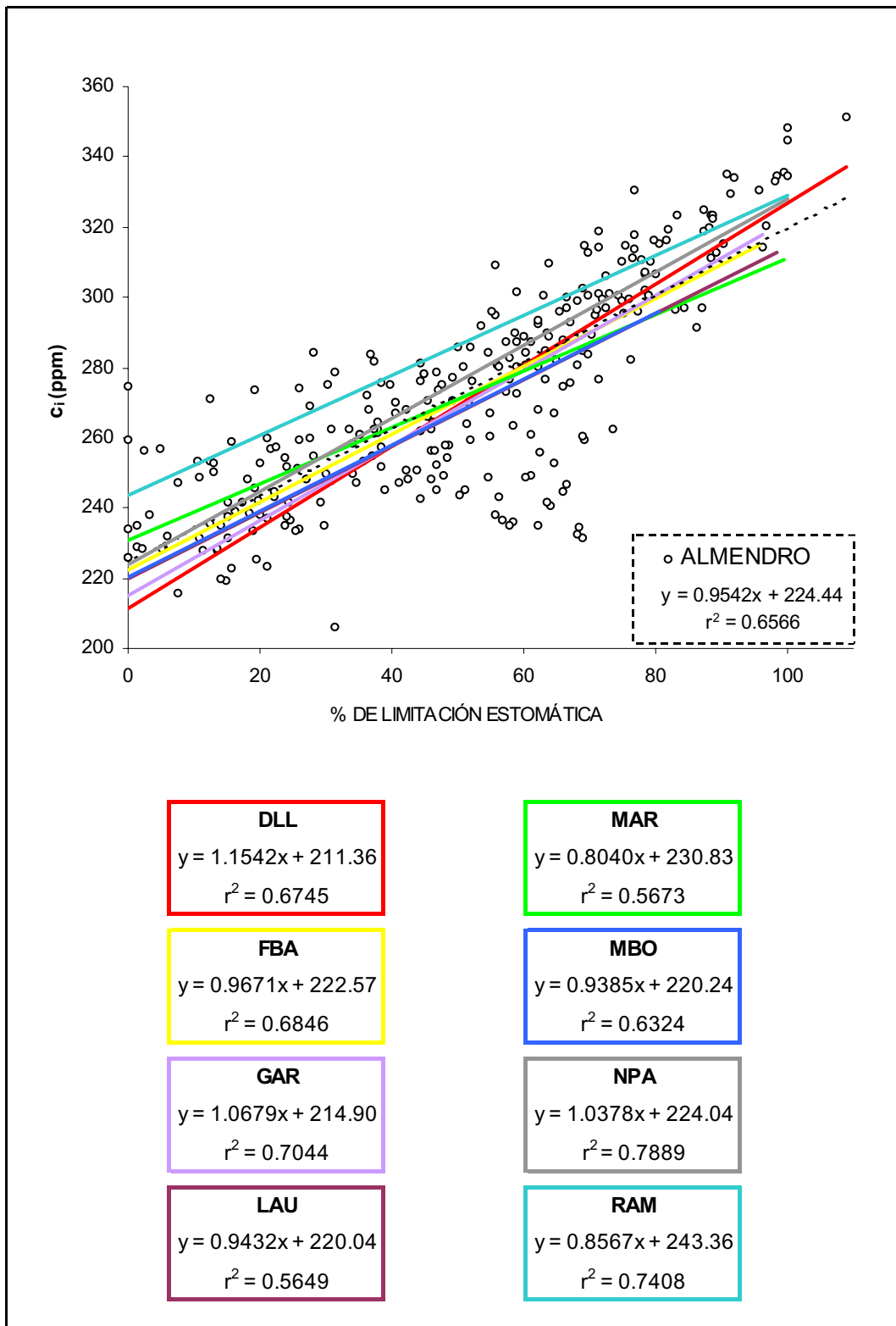
Figura 3.2. Relación entre las tasas de fotosíntesis neta (A) y la conductancia estomática (g_s) en las curvas de respuesta a la luz de las ocho variedades de almendro. La línea negra representa el ajuste de los máximos.



Para determinar la importancia de la limitación estomática en las variedades de almendro estudiadas se utilizó el procedimiento descrito por Farquhar y Sharkey (1982). Los coeficientes de regresión para las rectas c_i/ℓ varían entre 0.5649 para 'Lauranne' y 0.7889 para 'Nonpareil' (figura 3.3). Cuando $\ell = 0$, c_i alcanza un valor mínimo que representa la concentración de carbono interno que hay en el mesófilo cuando el metabolismo está funcionando al máximo. Cuanto más alejada es de la ca, mayor es la capacidad fotosintética a escala metabólica. En nuestras variedades, de mayor a menor capacidad metabólica podemos clasificar a: 'Desmayo Largueta', 'Garrigues', 'Lauranne', 'Masbovera', 'Falsa Barese', 'Nonpareil', 'Marcona' y 'Ramillete'.

A la vista de los resultados obtenidos puede decirse que el almendro es una especie de capacidad fotosintética elevada, por las altas tasas de fotosíntesis máxima y altos puntos de saturación lumínica. En condiciones no estresantes, como las aquí presentadas, la conductancia estomática no parece imponer un gran control sobre la fotosíntesis, por lo que el metabolismo sería el factor intrínseco más limitante. Las diferencias entre variedades pudieron observarse tanto en la respuesta directa a la luz, como en las relaciones con la conductancia estomática y el carbono interno.

Figura 3.3._ Relación entre la concentración de carbono interno (c_i) y la limitación estomática (ℓ) en las ocho variedades de almendro. Las líneas de colores representan el ajuste lineal entre ambos parámetros; la línea punteada representa el conjunto de la especie.



**4 CARACTERIZACIÓN DE LA RESPUESTA
ECOFISIOLÓGICA DE OCHO VARIEDADES
DE ALMENDRO A UN CICLO DE SEQUÍA Y
RECUPERACIÓN DEL SUBSTRATO**

4 Caracterización de la respuesta ecofisiológica de ocho variedades de almendro a un ciclo de sequía y recuperación del sustrato

El objetivo de este capítulo fue el estudio de la eficiencia en el transporte y uso del agua de las variedades de almendro a un ciclo de sequía y recuperación del sustrato.

4.1_ Material y métodos

4.1.1_ Descripción del material vegetal y condiciones experimentales

El estudio se realizó en 15 almendros de un año y medio de edad, de cada una de las variedades 'Desmayo Langueta' (DLL), 'Falsa Barese' (FBA), 'Garrigues' (GAR), 'Lauranne' (LAU), 'Marcona' (MAR), 'Masbovera' (MBO), 'Nonpareil' (NPA) y 'Ramillete' (RAM) injertados sobre patrón híbrido almendro x melocotonero GF-677. Los árboles se cultivaron en el Centro de Cabrils del IRTA (Barcelona) (41° 25' N, 2° 23' E), en contenedores de 20 L., con turba (Floratoff) y perlita (Europerl A-13) (2:1, v/v) como sustrato, con un marco de plantación de 0.8 m x 1.25 m. Los árboles se regaron por goteo diariamente. La cantidad de agua aplicada dependió de la demanda hídrica del cultivo (Tabla 4.1) y de los tratamientos aplicados. Entre febrero y julio de 1998 las plantas fueron fertilizadas con Nitrofoska azul especial™ (BASF) y a partir de esa fecha fueron fertirrigadas con solución nutritiva (1:0.5:1.5 (N:P:K; pH = 6.5). Las condiciones meteorológicas fueron las mismas que las descritas la Tabla 3.1.

Se distribuyeron 5 árboles de cada variedad en cada uno de los tres tratamientos: 100%, 50% y 0% (Tabla 4.1). El tratamiento 50% empezó a aplicarse a partir del mes de abril. El tratamiento 0% recibió las mismas dosis que el 100%, excepto durante el ciclo de sequía y recuperación del sustrato. Dicho ciclo consistió en la supresión total del riego durante una semana en los tratamientos 50% y 0%, entre el 13 y el 20 de julio, día en que se volvieron a aplicar las dosis que se aplicaban previamente.

Tabla 4.1._ Esquema del ensayo y dosis de riego aplicadas para cada tratamiento.

Mes	Riego (L·árbol ⁻¹)			Fase	Detalles
	100%	50%	0%		
Feb-98	18	18	18	Establecimiento del cultivo	
Mar-98	14	14	14		
Abr-98	21	12	21	Inicio del tratamiento 50%	
May-98	49	29	49	Ciclo de sequía y recuperación del sustrato	{ 13-jul { Medidas iniciales en los 3 tratamientos Supresión del riego en los tratamientos 50% y 0% 20-jul { Medidas del punto de máximo estrés en los 3 tratamientos Reimposición del riego a las dosis anteriores al día 13-jul 27-jul { Medidas de la recuperación del ciclo en los 3 tratamientos
Jun-98	60	38	60		
Jul-98	73	33	57		
Ago-98	86	50	86		
Sep-98	83	48	83	Final del ensayo	29-sep Medidas de finales en los tratamientos 100% y 50%

4.1.2_ Evaluación de la respuesta ecofisiológica al ciclo de sequía

El ensayo se llevó a cabo durante el mes de julio de 1998 , periodo que corresponde al máximo de sequía estival en el área mediterránea, en que se encuentra ubicado el Centro de Cabriels del IRTA. En los días 13, 20 y 27 de julio se realizaron las medidas correspondientes al inicio, máximo estrés y recuperación del ciclo (tabla 4.1)

Al tratarse de árboles jóvenes en contenedor, el ciclo de sequía fue de corta duración, y però se produjo una fuerte desecación del sustrato. Para evaluar la respuesta de las variedades se midió el potencial hídrico foliar (ver apartado 2.1.2), el intercambio gaseoso (apartado 3.1.2), la fluorescencia de la clorofila (apartado 4.1.2.1), la temperatura de la copa (apartado 4.1.2.2), el contenido en clorofilas totales (apartado 4.1.2.3) y se recogieron hojas para el análisis la composición isotópica del ¹³C (apartado 4.1.2.4).

Estas medidas se repitieron en a finales de septiembre para evaluar el efecto estacional de los tratamientos de riego de 100% y 50%.

4.1.2.1 Fluorescencia de la clorofila

Se midió la fluorescencia no modulada de la clorofila (Plant Efficiency Analyzer, Hansatech Ltd., King's Lynn, Inglaterra)), y se expresó el resultado en

forma del cociente entre la fluorescencia variable y la fluorescencia máxima (F_v/F_m). Este cociente está aceptado como un buen índice del grado de estrés (Börjkmán y Demmig, 1987; Araus y Hogan, 1994; de Herralde *et al.*, 1998b; Savé *et al.*, 2000) y como éste afecta al rendimiento fotosintético máximo en las plantas estresadas.

4.1.2.2 Temperatura de la copa

Se midió la temperatura de la copa mediante termometría de infrarrojos (Raynger II Data System, Raytek Inc. 1201 Shaffer Road, Santa Cruz, CA 95060, EUA.) La temperatura de la copa puede ser utilizada como índice de estrés: las plantas estresadas presentan temperaturas foliares más elevadas que el aire circundante debido a que la regulación o el cierre estomático reducen o impiden la transpiración y consecuentemente, la disipación del exceso de energía, lo cual se refleja en el incremento de la temperatura foliar (Nobel, 1991; Peñuelas *et al.*, 1992).

4.1.2.3 Contenido en clorofilas totales

El contenido en clorofilas totales se midió en hojas intactas con un medidor portátil (Chlorophyll Meter SPAD 502, Minolta Corp. Head Office, 101 Williams Drive. Ramsey, New Jersey 07446, EUA) (Monje y Bugbee, 1992), a fin de detectar la degradación de la clorofila por efecto del estrés hídrico (Peñuelas *et al.*, 1993)

4.1.2.4 Análisis de la composición isotópica de ^{13}C y parámetros derivados

Se determinó la composición isotópica de ^{13}C y parámetros derivados en unos 10 gramos de hojas, por variedad y tratamiento. Las hojas se liofilizaron y a continuación se molturaron. El porcentaje de carbono y el cociente $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ fueron determinados por espectrometría de masas en Isotope Services, Inc. (Los Alamos, NM 87544, EUA). Los resultados se expresaron como composición isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) (Farquhar *et al.*, 1989) donde:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = [(\text{R}_M/\text{R}_E) - 1] * 1000$$

siendo R_M el cociente $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en la muestra y R_E el cociente del estándar PDB limestone, para la comparación. Se calculó la discriminación isotópica del carbono

(Δ) a partir de δ_a y δ_p , donde a y p hacen referencia al aire y la planta respectivamente (Farquhar *et al.*, 1989):

$$\Delta(\text{‰}) = (\delta_a - \delta_p) / (1 + \delta_p)$$

En la escala PDB, el CO₂ atmosférico suele tener un valor δ_a de aproximadamente -8.00‰ (Farquhar *et al.*, 1989). A partir de Δ , determinada sobre la materia seca, se puede calcular una eficiencia de transpiración integrada (WUE_{Δ}) para todo el periodo de crecimiento previo, bajo unas condiciones de demanda evaporativa (D_a) determinadas (Farquhar y Richards, 1984; Febrero *et al.*, 1998). La WUE_{Δ} estimada fue calculada a partir de la Δ , que en plantas C₃ está relacionada con el cociente entre la presión parcial de carbono intercelular y la atmosférica (p_i/p_a):

$$\Delta(\text{‰}) = a + (b - a) \cdot (p_i/p_a)$$

donde a y b son las discriminaciones del ¹³C debidas al aire (4.4‰) y a la carboxilación principalmente por el enzima RuBP carboxilasa (27.0‰), respectivamente. Así, la WUE_{Δ} puede definirse como una función de p_i/p_a :

$$WUE_{\Delta} (\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol H}_2\text{O}) = p_a \cdot (1 - p_i/p_a) / V \cdot (1 - \text{HR}) \cdot 1.6$$

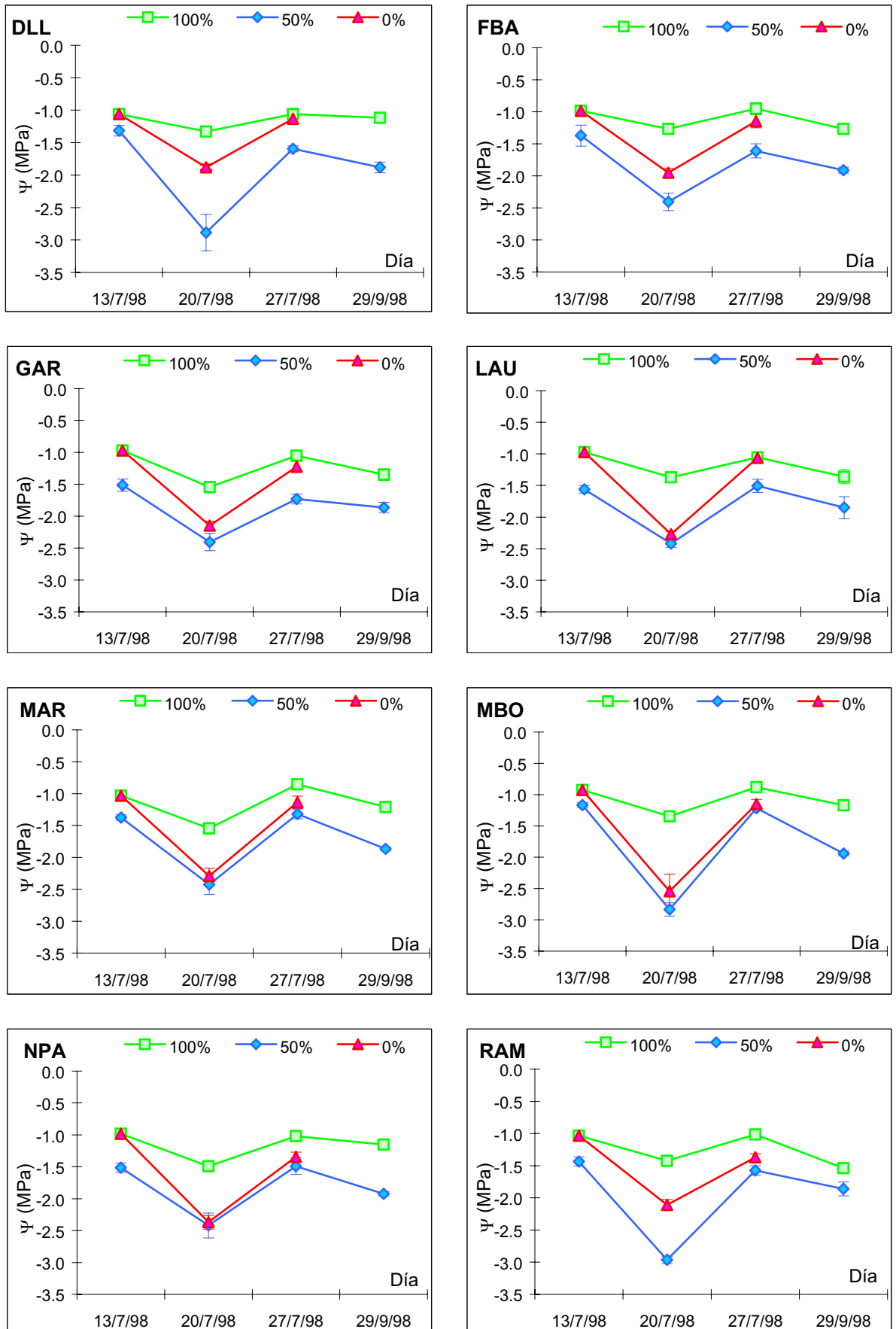
donde V es la presión parcial de vapor de agua a saturación para una temperatura y humedad relativa (HR) determinadas (Farquhar *et al.*, 1982). Para el cálculo de V se utilizaron los promedios de las máximas diarias desde la aparición de las hojas en febrero, hasta el día en que fueron recogidas. Las HR utilizadas fueron los promedios de las HR a mediodía registradas en el mismo periodo. Se asumió un valor de p_a de 355 μbar (Keeling y Whorf, 1992).

4.2 Resultados y discusión

Los potenciales hídricos foliares a mediodía (Figura 4.1) en las plantas control estuvieron entre -1.0 y -1.5 MPa en todas las variedades a lo largo del periodo estudiado, observándose un descenso en la medida del 29/09/98.

Caracterización de la respuesta ecofisiológica de ocho variedades de almendro a un ciclo de sequía y recuperación del sustrato

Figura 4.1. Potencial hídrico foliar (Ψ , MPa) a mediodía durante el ciclo de estrés para las 8 variedades de almendro. Cada punto representa la media y el error estándar para 4 hojas. (Ver diferencias estadísticas en anexo I.I)



El día 20 de julio, el tratamiento 50% registró Ψ inferiores en todos los casos a los registrados en el tratamiento 100%, entre -2.5 y -3.0 MPa, volviendo a sus niveles iniciales después de la fase de recuperación.

En el caso del tratamiento 0% las variedades presentaron comportamientos diferentes en el descenso del potencial hídrico el día de máximo estrés: 'Desmayo Largueta', 'Falsa Barese' y 'Ramillete' mostraron potenciales entre los de los tratamientos control y 50%, mientras que en el resto de variedades, los valores fueron tan negativos como en el tratamiento 50%, sugiriendo que el descenso proporcionalmente inferior en este tratamiento, fue debido a un cierto grado de endurecimiento en el resto de variedades. Para el tratamiento 0% la recuperación del potencial hídrico a los niveles anteriores al ciclo de estrés fue total, excepto en el caso de 'Desmayo Largueta' en que los potenciales se mantuvieron más negativos.

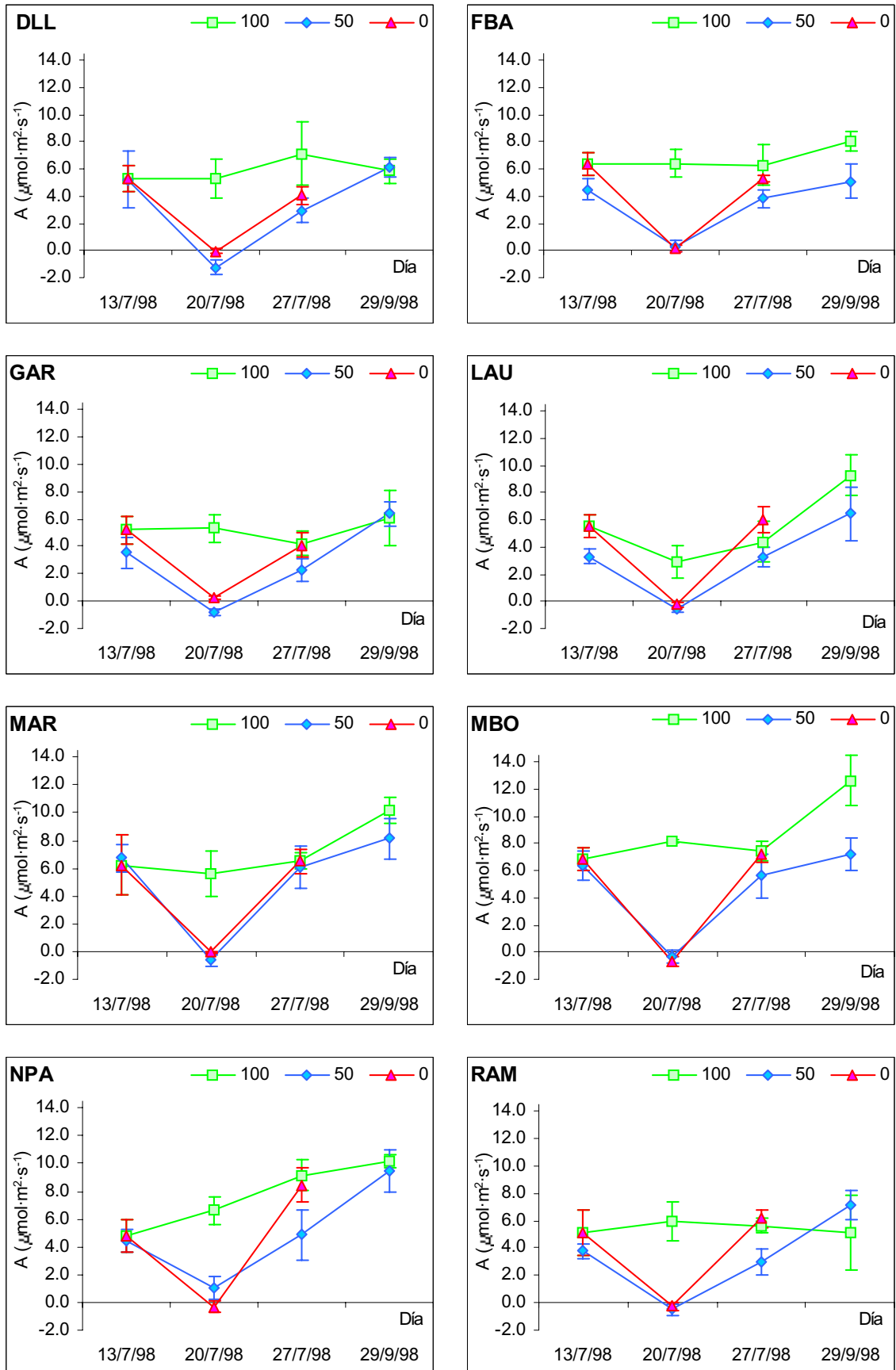
Al finales de septiembre también se observó un descenso en los potenciales hídricos, siendo las diferencias varietales respecto a cada control, mayores que antes del ciclo de estrés.

Las tasa fotosintéticas (A) (figura 4.2) al inicio del ciclo, no mostraron diferencias significativas ni entre variedades ni entre tratamientos. El ciclo de estrés supuso una reducción drástica de A para los tratamientos del 50% y 0%. La recuperación tuvo diferentes efectos según el tratamiento: los 0% se recuperaron al mismo nivel que los 100%, pero el 50% fueron significativamente inferiores. La comparación entre variedades muestra tasas fotosintéticas significativamente superiores en 'Masbovera' y 'Nonpareil' respecto a 'Desmayo Largueta', 'Lauranne' y 'Garrigues'. El 29 de septiembre, no se detectaron diferencias significativas debidas al tratamiento de riego, pero sí varietales, siendo en 'Masbovera' y 'Nonpareil' superiores respecto a 'Garrigues', 'Desmayo Largueta' y 'Ramillete'.

Los descensos en A en los tratamientos estresados son debidos a una gran sensibilidad de la conductancia estomática (g_s) al tratamiento de estrés (Figura 4.3). g_s al inicio del ciclo presentaba diferencias varietales pero no entre tratamientos, siendo mayor en 'Desmayo Largueta', 'Garrigues' y 'Marcona' respecto al resto de variedades e 'Masbovera' inferior a todas.

Caracterización de la respuesta ecofisiológica de ocho variedades de almendro a un ciclo de sequía y recuperación del sustrato

Figura 4.2. Tasa de fotosíntesis neta (A , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a mediodía durante el ciclo de estrés para las 8 variedades de almendro. Cada punto representa la media y el error estándar para 4 hojas. (Ver diferencias estadísticas en anexo I.II)



El día de máximo estrés g_s descendió en todas las variedades y tratamientos, tan solo se detectaron diferencias entre tratamientos, siendo la g_s 100% mayor a los dos tratamientos de estrés, pero inferior a la del día de inicio debido a las condiciones ambientales. La recuperación presentó diferencias varietales y entre tratamientos de riego. Los árboles del tratamiento 0% se equipararon al tratamiento 100%, mientras que los 50% fueron significativamente inferiores. 'Marcona', 'Nonpareil' y 'Desmayo Largueta', presentaron g_s significativamente superiores a las de 'Masbovera' y 'Lauranne'.

El cociente F_v/F_m (Figura 4.4) al inicio del ciclo de estrés presentó diferencias significativas solamente entre variedades, siendo mayor en 'Masbovera' respecto a 'Ramillete', 'Lauranne' y 'Nonpareil'. El día de máximo estrés no se detectaron diferencias entre variedades, pero sí una reducción significativa en las plantas del tratamiento 0% y aún mayor en las del 50%. La recuperación muestra diferencias significativas entre el tratamiento control y el 50% pero no entre el 0% y los dos anteriores. Entre variedades 'Garrigues' presentó un F_v/F_m significativamente inferior al de 'Masbovera', 'Ramillete', 'Marcona', 'Nonpareil' y 'Falsa Barese'. En septiembre tan sólo se puede destacar que 'Masbovera' presentó un F_v/F_m superior al de 'Garrigues' y 'Falsa Barese'.

El contenido relativo en clorofilas totales (SPAD) (Figura 4.5) no se vio afectado por el ciclo de estrés ni por el tratamiento previo del 50%. En cambio, las diferencias varietales fueron significativas a lo largo de todo el ensayo. Siendo casi siempre 'Ramillete' y 'Falsa Barese' superiores a 'Desmayo Largueta' y 'Garrigues'.

La temperatura foliar (t^a) (figura 4.6), presentó diferencias significativas debidas al tratamiento, pero no diferencias varietales. Los árboles del tratamiento del 50% tuvieron temperaturas de copa superiores a las de los árboles 100% todos los días. El tratamiento del 0% incrementó su temperatura de copa siendo igual a la del 50% los días de máximo estrés y recuperación.

Figura 4.3._ Conductancia estomática (g_s , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a mediodía durante el ciclo de estrés para las 8 variedades de almendro. Cada punto representa la media y el error estándar para 4 hojas. (Ver diferencias estadísticas en anexo I.III)

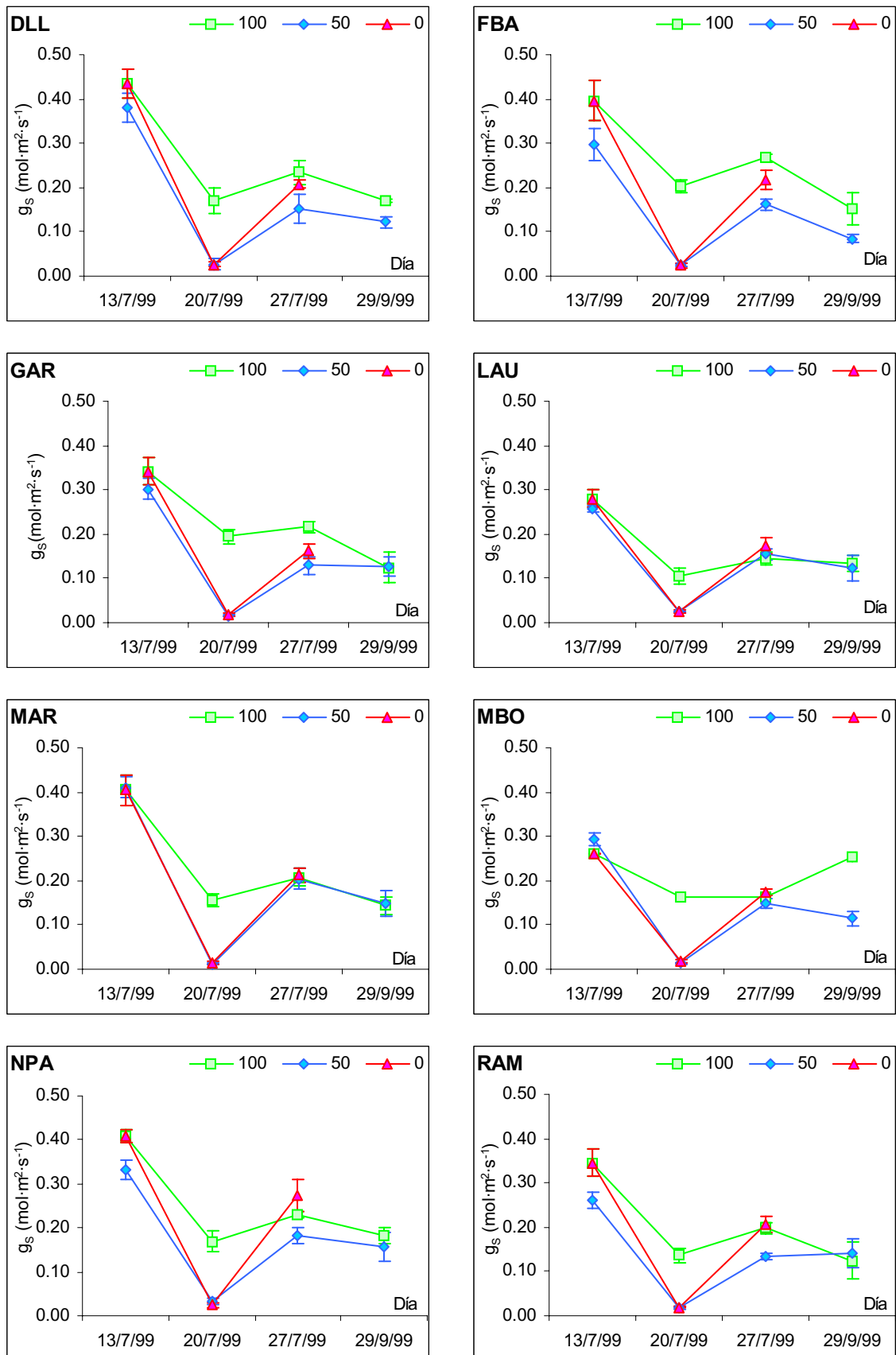
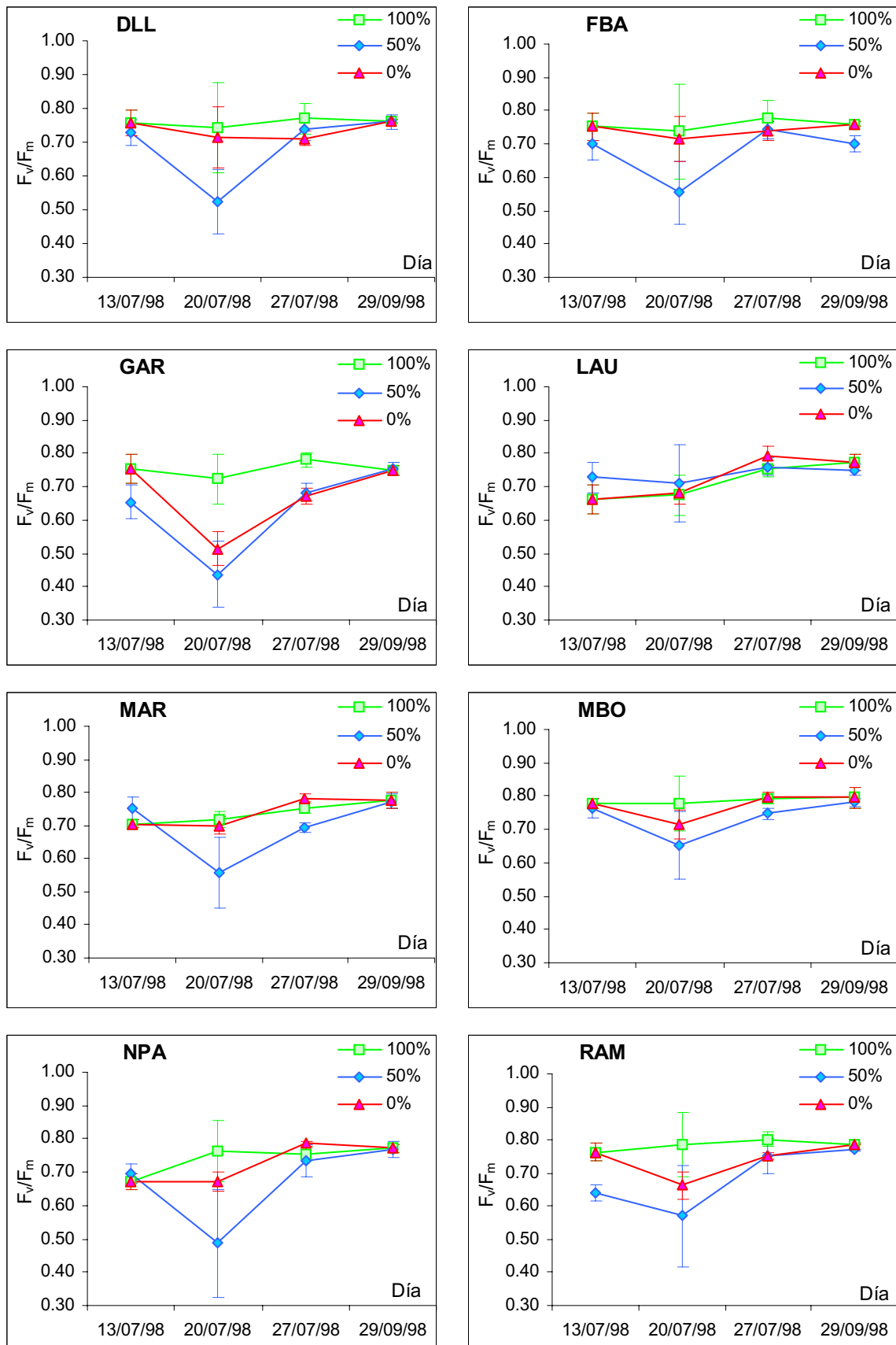


Figura 4.4._ Fluorescencia de la clorofila (F_v/F_m) a mediodía durante el ciclo de estrés para las 8 variedades de almendro. Cada punto representa la media y el error estándar para 4 hojas. (Ver diferencias estadísticas en anexo I.IV)



Caracterización de la respuesta ecofisiológica de ocho variedades de almendro a un ciclo de sequía y recuperación del sustrato

Figura 4.5._ Contenido relativo en clorofilas totales (SPAD) durante el ciclo de estrés para las 8 variedades de almendro. Cada punto representa la media y el error estándar para 4 hojas. (Ver diferencias estadísticas en anexo I.V)

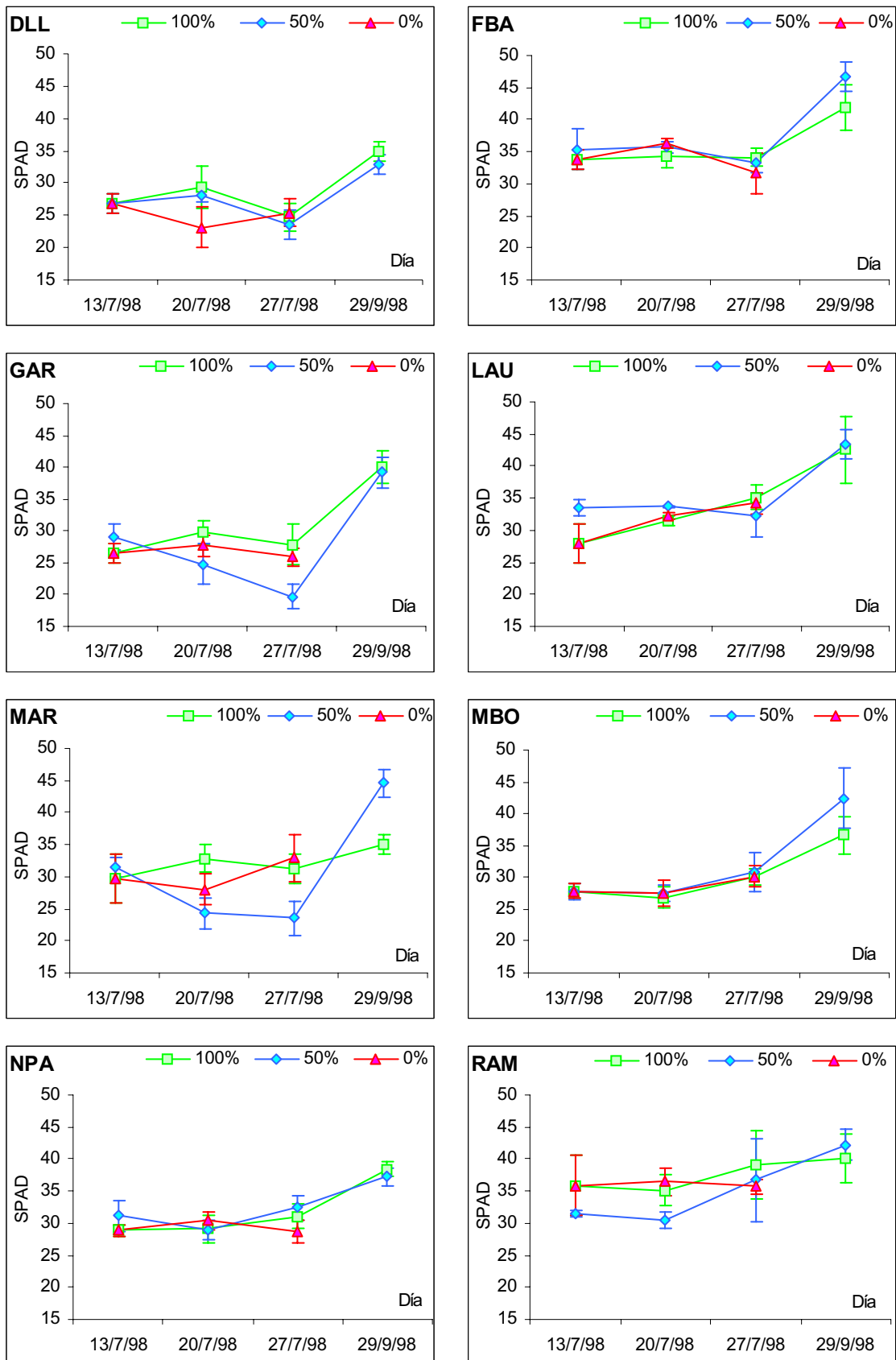
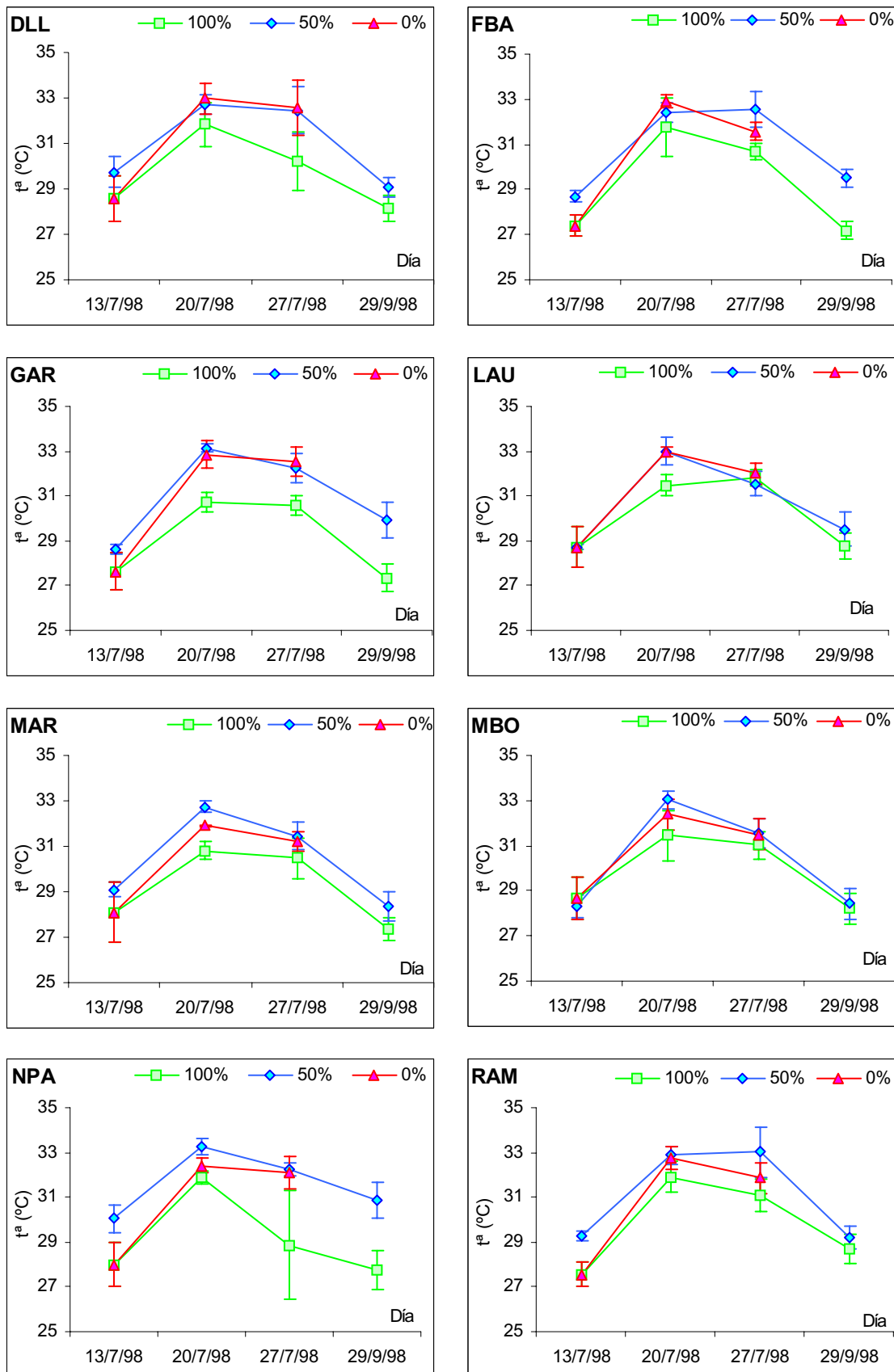


Figura 4.6._ Temperatura de infrarrojos de la copa (t^a , °C) a mediodía durante el ciclo de estrés para las 8 variedades de almendro. Cada punto representa la media y el error estándar para 4 hojas. (Ver diferencias estadísticas en anexo I.VI)



La resistencia hidráulica (R_h) (figura 4.7), representado mediante la regresión entre el potencial hídrico foliar y la tasa de transpiración, se incrementó el día de máximo estrés en todas las variedades en los tratamientos 50% y 0% respecto al 100%.

La pendiente de las rectas es una aproximación a la resistencia hidráulica en función del potencial hídrico. La R_h mayor se registró en 'Falsa Barese' y la menor en 'Masbovera'. Cuanto mayor es la pendiente, mayor es el control de las pérdidas de agua en función del descenso en el potencial hídrico. Por otra parte, cabe destacar que las variedades que presentaron mayor resistencia hidráulica, también presentaron un mayor gasto hídrico en condiciones de potencial hídrico elevado (término independiente en las ecuaciones presentadas).

La eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE_I) (Figura 4.8) se representó mediante la regresión entre A y T_r , medidas con el IRGA. Las pendientes de las rectas de regresión representan la eficiencia, siendo esta mayor en 'Masbovera' seguida de 'Ramillete' y 'Lauranne', y la menor en 'Garrigues'.

La composición isotópica del ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) y los parámetros calculados a partir de ella (Tabla 4.2) no presentaron diferencias significativas ni por tratamientos ni a lo largo del tiempo, pero sí entre variedades. Estos resultados indican que la WUE_{Δ} integrada es un parámetro dependiente de la variedad o genotipo y lo que a menudo determina que bajo las mismas condiciones ambientales, diferentes variedades tengan comportamientos productivos diferentes. Las discriminaciones (Δ) encontradas son parecidas a las descritas en la bibliografía, alrededor de los 21‰ (Farquhar y Richards, 1984; Farquhar *et al.*, 1989; Febrero *et al.*, 1998; Ashok *et al.*, 1999), mientras que las WUE_{Δ} son mucho más elevadas. Ello es debido a que las D_a en la zona y periodo estudiados, no son muy altas y por lo tanto, la WUE global se incrementa. Sin embargo, las WUE_{Δ} se corresponden con la WUE_I , aunque no en los valores absolutos, si en el orden establecido para las variedades, siendo, una vez más, 'Masbovera' la variedad más eficiente y 'Desmayo Largueta' la menos eficiente.

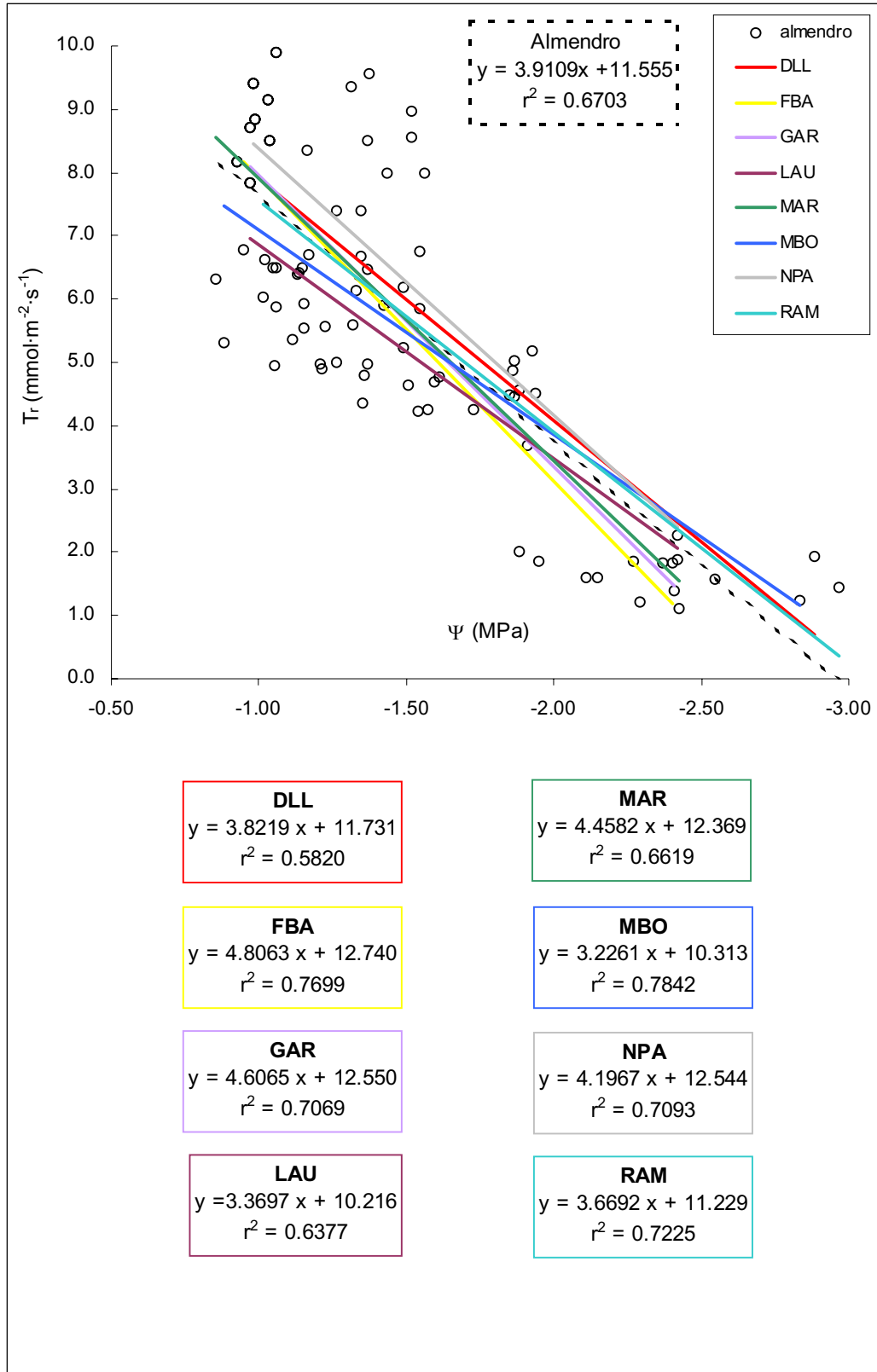
Tabla 4.2. Composición isotópica del carbono ($\delta^{13}\text{C}$), discriminación isotópica (Δ), relación p_i/p_a y eficiencia de transpiración integrada (WUE_Δ , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$) para las 8 variedades de almendro. Cada punto representa la media y el error estándar para 11 muestras. Letras diferentes en cada columna representa diferencias significativas entre variedades según el test de Duncan ($p(\alpha) \leq 0.05$).

Var	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Δ (‰)	p_i/p_a	WUE_Δ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$)	WUE_T ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$)
DLL	-29.284 ± 0.162 ^d	22.081 ± 0.171 ^a	0.782 ± 0.008 ^a	6.831 ± 0.237 ^d	0.7230
FBA	-28.345 ± 0.170 ^{bc}	21.094 ± 0.178 ^{bc}	0.739 ± 0.008 ^{bc}	8.201 ± 0.248 ^{bc}	0.7842
GAR	-29.054 ± 0.174 ^d	21.838 ± 0.184 ^a	0.772 ± 0.008 ^a	7.167 ± 0.255 ^d	0.6665
LAU	-27.995 ± 0.140 ^b	20.726 ± 0.147 ^c	0.722 ± 0.006 ^c	8.712 ± 0.204 ^b	0.9064
MAR	-28.411 ± 0.160 ^{bc}	21.162 ± 0.168 ^{bc}	0.742 ± 0.007 ^b	8.106 ± 0.233 ^{bc}	0.7805
MBO	-26.895 ± 0.078 ^a	19.571 ± 0.082 ^d	0.671 ± 0.004 ^d	10.316 ± 0.114 ^a	1.2972
NPA	-28.543 ± 0.229 ^c	21.301 ± 0.241 ^b	0.748 ± 0.011 ^b	7.913 ± 0.334 ^c	0.7005
RAM	-27.969 ± 0.139 ^b	20.698 ± 0.146 ^c	0.721 ± 0.006 ^c	8.750 ± 0.203 ^b	0.9507

El efecto del estrés en las variedades de almendro promovió un descenso en el potencial hídrico foliar en todas las variedades, acompañado por una fuerte regulación estomática, que ya había sido previamente descrito para diferentes variedades de almendro (Castel y Fereres, 1982; Torrecillas *et al.*, 1988b y 1996). El cierre estomático tuvo como efecto el descenso en las tasas fotosintéticas máximas. De igual manera se produjo un incremento en la temperatura de la hoja. El incremento en la temperatura de la hoja puede llegar a ser perjudicial y es indicativo de un mayor grado de estrés (Peñuelas *et al.*, 1992), pero también puede considerarse que genotipos con una temperatura de copa elevada pueden ser ventajosos cuando es necesario conservar el agua en el suelo para más adelante, bajo condiciones de sequía (Blum, 1989).

También se observó un descenso en F_v/F_m . Este cociente representa el rendimiento máximo del fotosistema II (PS II). Una disminución del rendimiento máximo se produce bajo condiciones de estrés, cuando diversos factores hacen necesaria una disipación de energía que el metabolismo fotosintético no puede procesar (Schreiber *et al.*, 1995). Los resultados obtenidos sugieren que el ciclo de sequía no provocó daños permanentes a nivel del fotosistema, ya que el F_v/F_m y A

Figura 4.7._ Resistencia hidráulica (R_h) a mediodía durante el ciclo de estrés para las 8 variedades de almendro. Relación entre la tasa de transpiración (T_r , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y el potencial hídrico foliar a mediodía (Ψ , MPa). Cada recta está constituida por 11 puntos, cada uno de los cuales es media de 4 hojas. Las regresiones lineales que aparecen debajo del gráfico son todas significativas a $\alpha=0.01$.



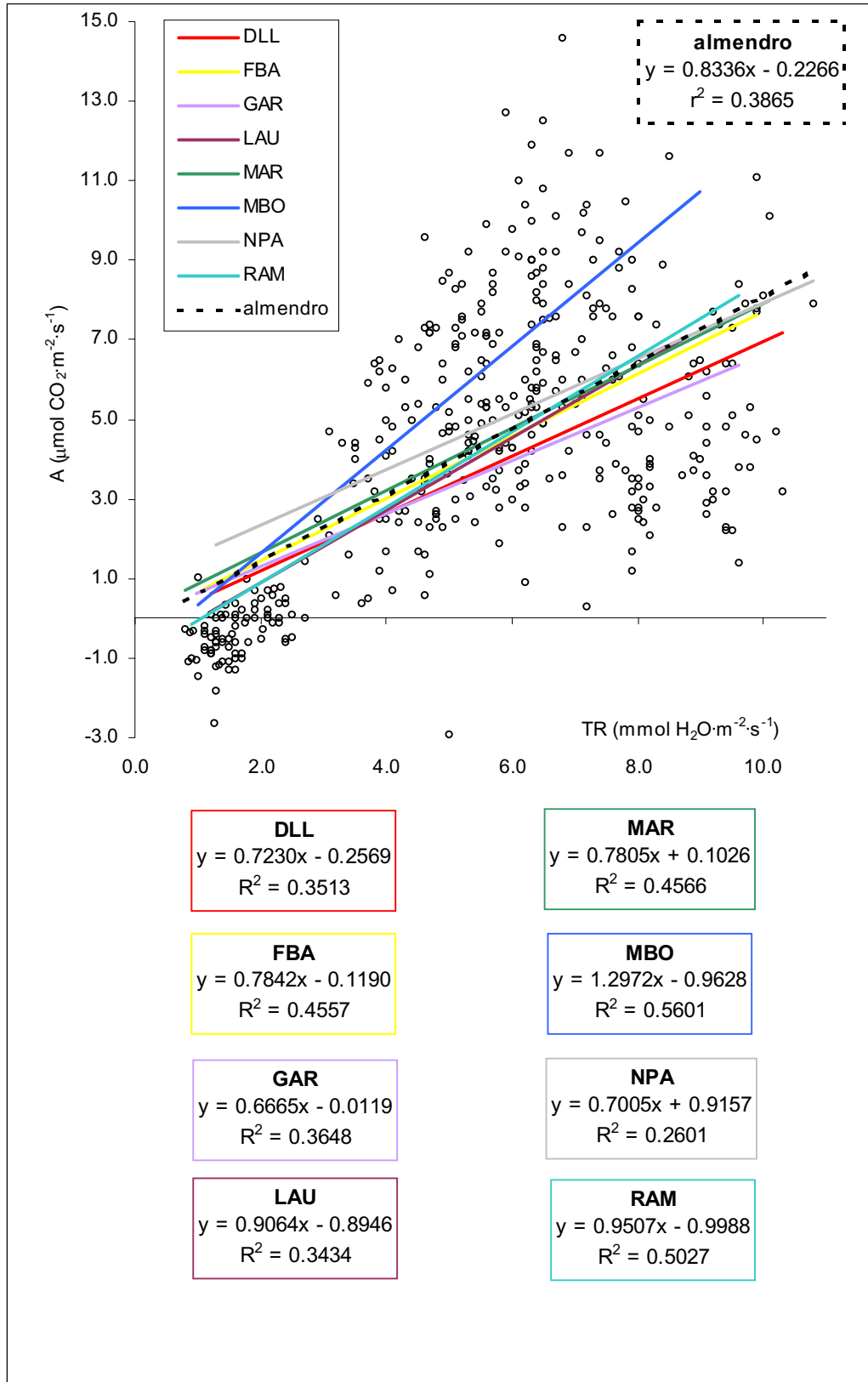
recuperaron a los niveles iniciales y no se detectaron variaciones en el contenido en clorofilas .

Como ya se ha mencionado anteriormente, el control de las pérdidas de agua está acompañado por una reducción en la captación de CO_2 . La eficiencia en el uso del agua es el parámetro que nos indica si las pérdidas de agua reportan mayores 'beneficios' para la producción. De acuerdo con ello, 'Masbovera', 'Lauranne' y 'Ramillete' son las variedades que mejor rendimiento presentan en condiciones de déficit hídrico; su WUE está por encima del global para la especie, y aunque su R_h es de las más elevadas, producen más biomasa por unidad de agua gastada. 'Falsa Barese', 'Marcona' y 'Garrigues' poseen una elevada R_h , pero en cambio su WUE está por debajo del global de la especie, siendo en el caso de 'Garrigues' muy inferior al resto de variedades, lo cual las hace muy resistentes pero poco productivas. 'Nonpareil' y 'Desmayo Langueta' presentan un control de las pérdidas medio y su WUE es baja también; ello implica que en condiciones de estrés hídrico su producción se ve dificultada. La correspondencia existente entre mayores WUE_I y mayores WUE_{Δ} , respecto al factor varietal, permite decir que la Δ puede ser una buena herramienta para detectar nuevas variedades eficientes en condiciones de estrés hídrico.

En conjunto, el almendro sometido a condiciones de estrés rápido y severo sufre reducciones de potencial hídrico foliar, que inducen cierre estomático, acompañado por una disminución en la asimilación de CO_2 . Sin embargo, el tratamiento del 50%, antes del ciclo de estrés y en el punto de septiembre, a pesar de presentar potenciales hídricos más negativos que el control, presentó el resto de parámetros con valores iguales o ligeramente inferiores a los del control, lo cual da una idea del alto grado de adaptación de esta especie a las condiciones de sequía.

Su resistencia a la sequía, además de los mecanismos de tolerancia y evitación, descritos en los capítulos anteriores, se basa en un fuerte control de la regulación estomática cuando se halla sometido a condiciones de déficit hídrico. La sequía no

Figura 4.8. Eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE_I) en las 8 variedades de almendro. Relación entre las tasa de fotosíntesis neta (A , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y la tasa de transpiración (T_r , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Cada recta está constituida por 44 puntos media de 4 hojas. Las regresiones lineales que aparecen debajo del gráfico son todas significativas a $\alpha=0.01$.



afecta de manera permanente al funcionamiento fotosintético de las variedades, que se recuperan rápidamente.

Las diferencias varietales en el comportamiento ante el estrés hídrico, se hallan sobre todo a nivel del control de la regulación y eficiencia en el uso del agua: los incrementos de la resistencia hidráulica bajo condiciones de estrés y una mayor WUE proporcionan las claves para un mejor funcionamiento en condiciones de secano en clima mediterráneo.

El caso de 'Masbovera' es destacable por su elevada WUE, la estabilidad en el F_v/F_m , contenido en clorofilas totales y un buen mantenimiento de la temperatura de la copa, a pesar de que el control de las pérdidas de agua a nivel foliar sea reducido. 'Nonpareil' con la misma capacidad fotosintética de partida, posee una elevada reducción de la transpiración respecto a la reducción en el potencial hídrico, que unida a una WUE baja, la hace poco productiva en condiciones de clima mediterráneo. 'Marcona' destaca por su elevado grado de evitación de la sequía: la R_h más alta y un elevado grado de defoliación bajo condiciones de estrés observado durante el ensayo y que no se produjo de una manera tan clara en el resto de variedades. Esto hace que, a pesar de que las hojas persistentes se recuperen y sea bastante eficientes, se produce una pérdida de cubierta fotosintética importante.

5 CARACTERIZACIÓN DE LA DESCENDENCIA

HÍBRIDA F₂ 'TEXAS' X 'EARLYGOLD'

5 Caracterización de la descendencia híbrida F₂ 'Texas' x 'Earlygold'

En la última década, se ha maximizado el esfuerzo por incorporar caracteres de interés agronómico a los programas de mejora genética. La incorporación de la resistencia a la sequía es uno de los caracteres de máximo interés en cultivos de áreas con climas semiáridos o áridos (Blum, 1996). Incluso en Estados Unidos, donde la mayor parte de las plantaciones son de regadío, existe un gran interés por reducir el consumo de agua a partir de un material mejor adaptado (Gradziel y Kester, 1996). Sin embargo, los métodos y estrategias utilizados con anterioridad en los procesos de cruzamiento y selección han tenido que ser revisados para conseguir un mejor rendimiento y poder obtener nuevas variedades que sean productivas bajo condiciones desfavorables (Ceccarelli y Grando, 1996). Las nuevas tendencias proponen que la mejora tiene que ser llevada a cabo teniendo en cuenta el ambiente en el que se va a cultivar el material vegetal y aprovechar al máximo el acervo genético de las especies o variedades locales.

Como ya se ha destacado, en ambientes mediterráneos los estreses abióticos son simultáneos; la sequía suele ir acompañada de altas temperaturas y radiación excesiva y, a menudo, su incidencia, intensidad y duración son impredecibles (Acevedo y Fereres, 1993). En el caso de árboles frutales, un programa de mejora suele tener una duración de unos 20 años, que va desde los cruzamientos iniciales hasta la obtención de una nueva variedad (Gradziel y Kester, 1996). El crecimiento de las plantas leñosas es mucho más lento y ocupa extensiones de terreno mayores que el de otros cultivos, como por ejemplo los cereales. Sin embargo, recientemente, se están desarrollando sistemas de selección precoz que reducen la duración del proceso (Batlle *et al.*, 1997; Vargas *et al.*, 1997). La reducción de la duración de estos programas de mejora y la definición de criterios sencillos que permitan una selección precoz es, por consiguiente, de máximo interés.

A partir de la información bibliográfica y de los resultados obtenidos en capítulos anteriores de la presente tesis, se planteó un ensayo a modo de

corolario práctico. Este pretendía evaluar la respuesta ecofisiológica del compromiso entre resistencia a la sequía y producción en una descendencia híbrida entre almendro y melocotonero. La población estudiada presentaba una gran variabilidad fenotípica y morfológica debido a que se trataba de un cruzamiento interespecífico. También se esperaba que hubiera una gran diversidad en cuanto al grado de resistencia a la sequía, dada la mayor resistencia del almendro, respecto al melocotonero.

Como ya se ha comentado anteriormente, son muchos los indicadores que pueden cuantificar o detectar estrés hídrico. Sin embargo, para poder obtener un valor integrador generalmente se requieren medidas en continuo que, en la mayor parte de los casos, son poco prácticas e incluso a veces imposibles de realizar (Acevedo, 1991). Los parámetros biométricos, la morfología y las tasas de crecimiento proporcionan esta valiosa información. Entre todas ellas el peso específico foliar (SLW) fue escogido *a priori* por tener un valor adaptativo respecto a la resistencia a la sequía, ampliamente reconocido en el mundo mediterráneo (Salleo *et al.*, 1997; Savé *et al.*, 1999) y se consideró como el parámetro más diferenciador de resistencia a la sequía para clasificar a la población. A continuación se determinó el área foliar como el segundo parámetro indicador, por ser el nivel organizativo donde tiene lugar la fotosíntesis, por su relación con las pérdidas por transpiración y el grosor de la capa límite (Kozlowsky *et al.*, 1991; Nobel, 1991) y por presentar una respuesta plástica ante la sequía (Blum, 1996). La morfología de la copa, entendiéndose por ello la abertura y densidad de ramas, así como los ángulos de inserción de las mismas, fue el tercer parámetro considerado en la jerarquía de la clasificación porque modifica y condiciona la función de las hojas. La fluorescencia de la clorofila, representada mediante el cociente F_v/F_m , y las tasas de crecimiento durante el verano, en altura del árbol y área de la copa, fueron considerados como parámetros de menor importancia, pero modificadores de los parámetros anteriores.

Mediante la combinación jerárquica de estos parámetros sencillos, rápidos y fiables se pretendió obtener una clasificación de los individuos de esta descendencia concreta respecto a su resistencia a la sequía. Para establecer la clasificación se puntuaron los parámetros y las categorías dentro de cada uno de

ellos de forma que se obtuviera una gradación dentro del grupo, que permitiese discriminar a los individuos más resistentes, de los menos resistentes. Esta clasificación no pretende ser una selección de los descendientes más productivos en condiciones de sequía.

Los resultados que se presentan en este capítulo, a pesar de ser altamente positivos, deben tomarse con reservas al ser una experiencia no replicada, ni en el tiempo, ni en el espacio; sin embargo se valoran como unos primeros resultados muy esperanzadores en el ámbito de la selección precoz, rápida, objetiva, fiable, reproducible, barata y sencilla de progenies.

Para tratar de validar el método se incluyeron el melocotonero parental 'Earlygold' y el híbrido, así como resultados de dos de las variedades estudiadas en los capítulos anteriores, 'Masbovera' y 'Nonpareil'. Con ello se referencia la resistencia a la sequía que se expresa a partir de esta clasificación con la contrastada a partir de muchos otros parámetros.

5.1_ Material y métodos

5.1.1_ Descripción del material vegetal y condiciones experimentales

Se estudiaron la descendencia F₂ interespecífica entre almendro (*Prunus amygdalus* Batsch cv. 'Texas') y melocotonero (*Prunus persica* cv. 'Earlygold'), injertada sobre patrón híbrido almendro x melocotonero GF-667, de un año de edad y en un marco de plantación de 5 m x 3 m. Esta plantación, situada en el Centro de Cabrils (Barcelona) estuvo sometida a las mismas condiciones meteorológicas descritas en la Tabla 3.1. y recibió riegos de apoyo a lo largo de la estación de crecimiento.

5.1.2_ Métodos de caracterización

Sobre 59 individuos de la descendencia F₂ 'Texas' x 'Earlygold' (TxE), un ejemplar de 'Earlygold' (E) y el híbrido parental (H) se realizaron medidas de la morfología de la copa y la hoja (ver apartado 2.1.4) y fluorescencia de la clorofila (ver apartado 4.1.2.1) en junio y septiembre de 1998. El crecimiento final y medidas complementarias de la morfología de la copa se llevaron a cabo en noviembre del mismo año, después de la caída de las hojas. Los resultados fueron

utilizados para construir una clasificación tipo cluster de los individuos según los parámetros que de acuerdo a la bibliografía y la propia experiencia (ver capítulos anteriores) confieren resistencia a la sequía y a la vez contribuyen a una mejor productividad potencial.

Al carecer de un parental 'Texas' en la población, se incluyó la puntuación para la variedad de almendro 'Masbovera' (MBO), descrita en los capítulos anteriores como referencia de almendro resistente y productivo. También se incluyó la variedad 'Nonpareil' como ejemplo de almendro poco resistente a la sequía.

5.1.2.1_ Morfología del árbol

Se midieron la anchura y longitud de 5 hojas completamente desarrolladas de la cara sur de cada árbol, el área de las mismas y el peso específico foliar (ver apartado 2.1.4.1). Sobre el árbol se midió la altura (h), y la anchura de la copa en dirección norte-sur (N-S) y en dirección este-oeste (E-O). El área de cobertura (A) de la copa se calculó asumiendo una forma elíptica:

$$A = \pi * (N-S)/2 * (E-O)/2$$

A partir de las medidas del área de la copa y la altura del árbol se calcularon la tasa de crecimiento en altura (RGR_h) y la tasa de crecimiento en cobertura (RGR_{Ac}):

$$RGR = (\ln(x_2) - \ln(x_1)) / (t_2 - t_1)$$

Se midió el ángulo de inclinación de las ramas del último año ($\hat{\alpha}$) y se calculó la frecuencia de los mismos en la copa. Se realizó una valoración visual de la obertura y la densidad de las copas para cada individuo.

5.1.3 Método de clasificación

Valoración del peso específico foliar

Se consideraron 3 categorías de SLW, mayor de $10 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$, entre 10 y $5 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ y menor de $5 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$. Como se ha manifestado anteriormente según el trabajo de Salleo *et al.* (1997) se considera $10 \text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ como el umbral de la esclerofilia, constituyendo ésta una adaptación a la sequía en clima mediterráneo, y por ello fue valorado como un carácter positivo. Además, se estudió la variación

estacional en SLW considerando positivo un incremento del mismo después del verano. Se consideraron aquellos incrementos en SLW mayores a un 10% como positivos, los que se mantuvieron en un 10% alrededor del SLW de mayo como neutros y como negativos aquellos en que el porcentaje de variación del SLW fue inferior al -10%.

Dado que se consideró el peso específico foliar como el parámetro más indicativo de resistencia a la sequía entre todos los medidos, se le adjudicó una mayor puntuación que al resto de parámetros.

Así la aportación del SLW al total de la puntuación se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$SLW = (SLW_M + SLW_O) * \Delta SLW$$

SLW_{mes}	> 10	100
	$10 \leq SLW \leq 5$	10
	< 5	1
ΔSLW	> 10 %	10
	$10 \% \leq \Delta SLW \leq -10 \%$	1
	< -10 %	0.1

Resultando en una puntuación final que puede oscilar entre 2000 y 0.2.

Valoración del área foliar

El área foliar individual también se valoró en 3 categorías: hojas grandes, hojas medianas y hojas pequeñas. La clasificación de estas tres categorías se realizó teniendo en cuenta el tamaño medio de todas las hojas de la población. Así se consideraron grandes las hojas con un tamaño superior a la media más la desviación estándar, de tamaño medio aquellas con valores comprendidos en el intervalo de la media \pm la desviación estándar y de tamaño pequeño aquellas hojas que presentaban un tamaño inferior a la media menos la desviación estándar. Según lo expuesto en el capítulo 2 se consideró positivo un tamaño foliar grande debido a los efectos del tamaño de la hoja sobre la capa límite. También se valoró el incremento estacional en el área foliar, considerando que

Conclusiones

incrementos superiores al 10% eran positivos; que incrementos dentro de un 10% superior o inferior eran neutras y que incrementos inferiores a un -10% eran negativas.

La contribución del área foliar a la puntuación final se establece según la fórmula:

$$A_f = (A_{fM} + A_{fo}) * \Delta A_f$$

$A_{f\text{ mes}}$	> media+ s.d.	10
	media + s.d ≤ Af ≤ media - s.d	1
	< m-s.d	0.1
ΔA_f	> 10 %	10
	10 % ≤ ΔAf ≤ -10 %	1
	< -10 %	0.1

Resultando en una puntuación final entre 200 y 0.02.

Valoración de la morfología de la copa

La morfología de la copa fue valorada mediante el grado de abertura y la densidad y el ángulo de inclinación de las ramas del último año. La combinación de estos parámetros responde a la fórmula:

$$MC = \hat{a} + (AB_c * D_c)$$

El grado de abertura se ponderó visualmente en 5 categorías: muy abierta, abierta, media, cerrada y muy cerrada. La densidad de ramas jóvenes se valoró visualmente en 5 categorías: muy densa, densa, media, poco densa y muy poco densa. Se combinó el efecto de la abertura y la densidad, según la siguiente tabla, para adjudicar una puntuación que favoreciese a aquellas estructuras mejor compensadas, es decir con abertura y densidad proporcionales, así como a las estructuras capaces de sostener mayor superficie foliar permitiendo una mejor captación de la radiación incidente y una mejor convección para la disipación de energía:

Abertura Densidad	Muy abierta ++	Abierta +	Media •	Cerrada -	Muy cerrada -
Muy densa ++	100	10	1	0.1	0.01
Densa +	10	50	5	0.5	0.05
Media •	1	5	10	1	0.1
Poco densa -	0.1	0.5	1	5	0.5
Muy poco densa --	0.01	0.05	0.1	0.5	1

Puntuación para **AB_c * D_c**

El ángulo de inclinación de las ramas del último año se valoró estudiando las frecuencias en las categorías horizontal ($0 \leq \hat{\alpha} \leq 30$), media ($30 < \hat{\alpha} \leq 60$) y vertical ($60 < \hat{\alpha} \leq 90$). La valoración se realizó dando mayor valor a aquellas estructuras compensadas, que permiten una captación de la luz desde todos los ángulos y a aquellas con más ángulos verticales, que permiten una menor captación de energía durante el mediodía, cuando el incremento de radiación incidente favorece la apertura estomática. Esto, junto con un fuerte gradiente de presión de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera, favorece el incremento de la tasa de transpiración, lo cual puede causar balances negativos entre la absorción y la pérdida de agua, originando déficits hídricos más o menos permanentes en los tejidos.

La puntuación final para los ángulos resulta del cálculo de la siguiente fórmula, que multiplica la frecuencia de los ángulos en cada clase, con la puntuación detallada en la siguiente tabla, para cada combinación de categorías:

$$\hat{\alpha} = [H (\%) * H (p) + M (\%) * M (p) + V (\%) * V (p)] / 100$$

	H (p)	M (p)	V (p)
H y M y V	1	10	100
H y M	0.1	1	0
H y V	0.1	0	10
M y V	0	1	10

Conclusiones

H	0.01	0	1
M	0	0.1	0
V	0	0	1

Valoración de la fluorescencia de la clorofila

A continuación se incluyó como carácter fisiológico la fluorescencia de la clorofila; el cociente F_v/F_m se utilizó como indicador de estrés hídrico (Araus y Hogan, 1994; de Herralde *et al.*, 1998b). Se consideró que un F_v/F_m superior a 0.720 era indicativo de ausencia de estrés, asociándosele una puntuación de 1. Cocientes inferiores a 0.720 se consideraron indicadores de estrés a nivel del aparato fotosintético y se les asoció una puntuación de 0.1.

Valoración de las tasas de crecimiento

También se valoró el crecimiento en altura del árbol y anchura de la copa. Las tasas de crecimiento relativo (RGR) entre mayo y octubre se ponderaron de acuerdo con la RGR media de toda la población como referente. Así, se consideraron 4 categorías: aquellos individuos cuyo RGR era mayor al valor medio más la desviación estándar fueron considerados de crecimiento excelente, los que se encontraban en el intervalo de la RGR media \pm la desviación estándar, de crecimiento bueno y los de RGR inferior al RGR medio menos la desviación estándar, de crecimiento bajo; en estos tres casos se suma al total la puntuación asignada para cada uno de ellos en la siguiente tabla. Finalmente, los árboles que presentaron RGR negativas se consideraron pésimos, por lo cual la puntuación acumulada previamente se divide por 10.

	> media + s.d.	10
	media + s.d \leq RGR \leq media -	
RGR	s.d	1
	< media - s.d	0.1
	< 0	/10

Así, la puntuación total se calcula según la fórmula:

$$\text{Total} = [(\text{SLW} + \text{Af} + \text{MC}) * F_v/F_m] + \text{RGR}_h + \text{RGR}_{Ac}$$

5.2 Resultados y discusión

En la Tabla 5.1 encontramos los valores medidos en mayo y octubre de 1998, así como las variaciones estacionales antes citadas, las tasas de crecimiento calculadas y las medidas de estructura de la copa. El gráfico 5.1 muestra la clasificación final de los 59 descendientes, junto con uno de los parentales 'Earlygold' (E), el híbrido de la F_1 (H), un almendro cv. 'Masbovera' (MBO) y uno cv. 'Nonpareil' (NPA) como comparación; las puntuaciones se hallan detalladas en la Tabla 5.2.

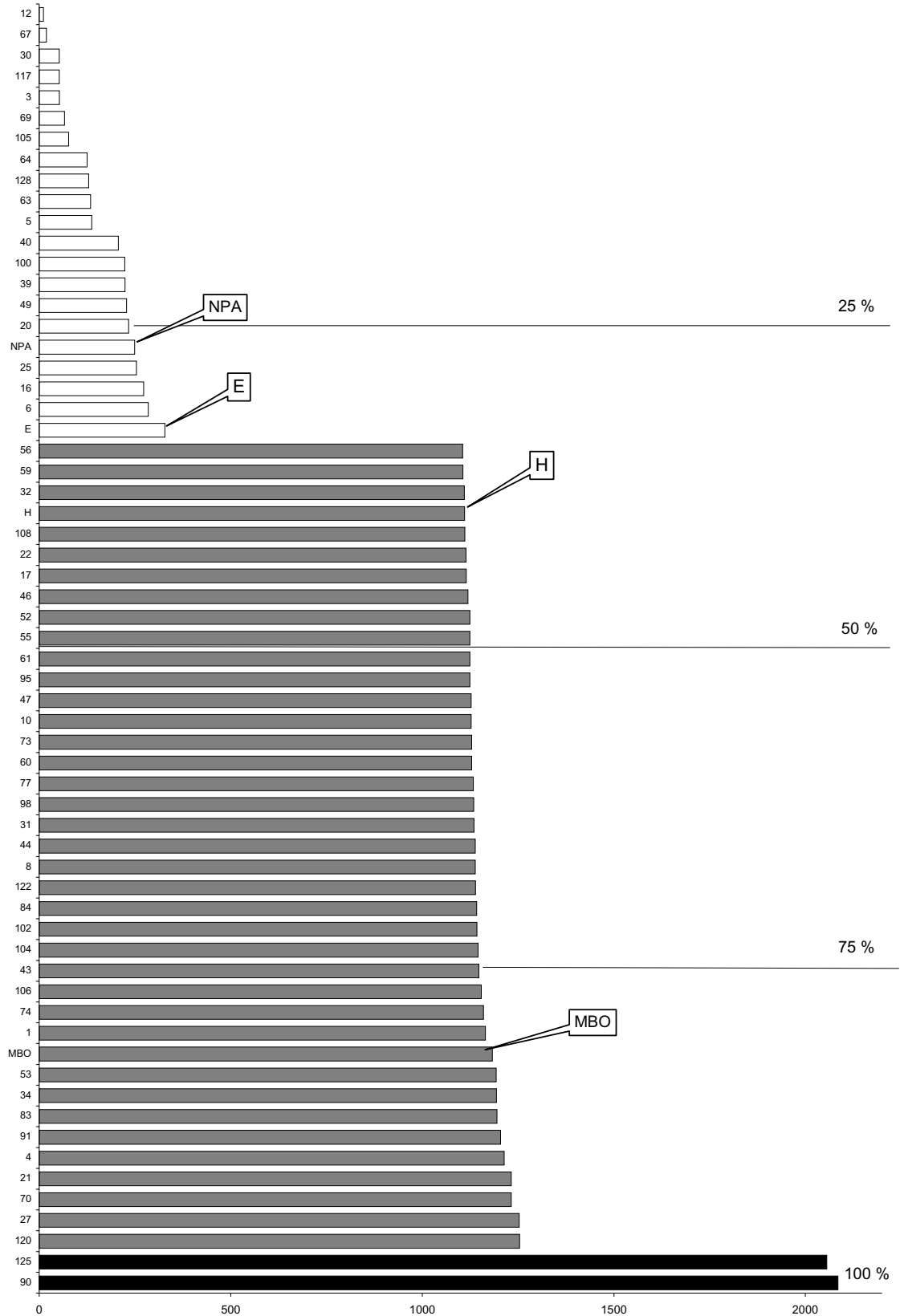
En el caso de la descendencia F_2 'Texas' x 'Earlygold', la caracterización de los parámetros morfológicos (Tabla 5.1) sólo se muestra en aquellos individuos que sobrevivieron la primera temporada de crecimiento. Estos 61 individuos pudieron ser clasificados (Figura 5.1 y Tabla 5.2).

A partir de la clasificación se observan tres grupos de individuos de la F_2 claramente diferenciados (Figura 5.1): 2 individuos con excelente puntuación (barras negras), 37 individuos intermedios (barras grises) y 19 individuos de baja puntuación (barras blancas). Estos últimos, constituyen un 33% de la descendencia y se consideran descartables. El 67% restante (Figura 5.1, columnas coloreadas), está compuesto por individuos que tendrían que pasar a una siguiente fase de selección.

En una segunda fase, cuando los árboles ya han entrado en una fase productiva, se pueden dedicar esfuerzos a la medida de parámetros fisiológicos como el ajuste osmótico, la eficiencia en el uso el agua y la producción. Estos parámetros son más costosos en términos económicos, humanos y temporales. Así, al realizarlos en un número de individuos más reducido, se incrementaría la eficiencia de todo el proceso de selección.

El método de clasificación aquí empleado no es plenamente objetivo. Los parámetros y los rangos definidos fueron seleccionados para obtener una información concreta, en este caso el grado de resistencia a la sequía asociado al peso específico, el área foliar y la morfología de la copa. Los criterios para la

Figura 5.1. _ Clasificación de los individuos de la F₂ 'Texas' x 'Earlygold'. En el eje de ordenadas aparecen los números de referencia de los individuos (E es un ejemplar de 'Earlygold', H es el híbrido F₁ y MBO datos de almendro cv. 'Masbovera' para la comparación). A la derecha aparecen porcentajes respecto al número total de individuos. Las columnas en color blanco representan los individuos discriminados como no resistentes. En el eje de abscisas aparece la puntuación obtenida en la clasificación.



selección de los parámetros están explícitos en la introducción a este capítulo y los rangos y la puntuación asociada a cada uno de ellos en el apartado 5.1.3.

Este método de clasificación se usa con frecuencia en ecología para establecer clasificaciones dentro de comunidades o poblaciones. En ecología suele suceder que no haya replicados ni de los individuos ni de las comunidades, ni en el tiempo ni en el espacio, como ocurre con esta descendencia. Krebs (1999) dice que "dado un conjunto de datos, no existe un análisis cluster único, 'correcto' y objetivo". Con ello quiere destacar la idea de que las posibilidades son infinitas y que dependiendo de los objetivos que se persigan con la investigación, hay que seleccionar y definir unos parámetros y una jerarquía dentro de los mismos. Esta selección debe estar directamente relacionada con los objetivos y la clasificación final vendrá dada por la concordancia entre los objetivos propuestos, el procedimiento seguido y los resultados obtenidos. Es por ello que la observación previa del material vegetal a estudiar es necesaria y que resulta muy útil conocer de antemano las características ecofisiológicas de los parentales *a priori*. Con ello se puede hacer una planificación de la selección y optimizar el proceso.

Los resultados aquí expuestos cumplen con el objetivo propuesto: descartar parte de la descendencia por su baja resistencia a la sequía. Este resultado viene validado por la posición que ocupan el melocotonero parental (E), el híbrido (H) y las dos variedades de almendro introducidas para la comparación (MBO y NPA). Los menos resistentes E y NPA, se sitúan en el grupo de los descartados, mientras H y MBO, se sitúan en el grupo intermedio, siendo MBO más resistente que H.

También los parámetros utilizados cumplen con las condiciones de sencillez, rapidez y facilidad para ser replicados en caso necesario.

Como conclusión se puede decir que, aunque el método es uno de los muchos que se podrían utilizar, es válido para las características del material vegetal y de los objetivos definidos y que puede ser empleado con las modificaciones pertinentes en la selección inicial de descendencias por su resistencia a la sequía.

Tabla 5.1.1_ Parámetros morfológicos y fisiológicos recogidos en la descendencia en mayo y octubre de 1998. De derecha a izquierda: **Nº**: número identificativo del clon. **SLW**: peso específico foliar (mg·cm⁻²). **A_f**: área foliar individual (cm²). **F_v/F_m**: fluorescencia de la clorofila. **h**: altura de la copa (m). **A_c**: área de la copa (m²). Variación estacional de algunos de los parámetros morfológicos foliares, tasas de crecimiento y morfología de la copa en la descendencia en 1998. **ΔSLW**: peso específico foliar (%). **ΔA_f**: área foliar individual (%). **RGR_h**: altura de la copa (m·día⁻¹). **RGR_{ac}**: área de la copa (m²·día⁻¹). **AB_c**: abertura de la copa (de más abierta a menos abierta: ++, +, °, - y --); **D_c**: densidad de la copa (de más densa a menos densa: ++, +, °, - y --). **â**: ángulo de inclinación de las ramas de un año, detallando las frecuencias (%) en las tres categorías: **H**, horizontal (0°≤â≤30°); **M**, media (30°<â≤60°); **V**, vertical (60°<â≤90°).

Nº	MAYO										OCTUBRE													
	SLW	Area	F _v /F _m	h	A _c	SLW	A _f	F _v /F _m	h	A _c	SLW	A _f	F _v /F _m	h	A _c	ΔSLW	ΔA _f	RGR _h	RGR _{ac}	H (%)	â	AB _c	D _c	
	(mg·cm ⁻²)	(cm ²)		(cm)	(m ²)	(mg·cm ⁻²)	(cm ²)		(cm)	(m ²)	(mg·cm ⁻²)	(cm ²)		(cm)	(m ²)	(%)	(%)	(cm·día ⁻¹)	(m ² ·día ⁻¹)		M (%)	V (%)		
1	6.49	19.13	0.826	117	0.87	10.30	15.68	0.781	187	6.39	69.99	10.32	3.40·10 ⁻³	1.44·10 ⁻²	50	50	0	+	+					
3	9.02	17.08	0.823	71	0.06	9.65	13.52	0.776	240	6.82	1.54	42.61	8.83·10 ⁻³	3.44·10 ⁻²	67	33	0	-	+					
4	8.04	26.25	0.843	113	0.16	10.72	22.23	0.794	247	3.09	23.68	31.42	5.67·10 ⁻³	2.14·10 ⁻²	67	33	0	-	+					
5	6.88	25.61	0.804	62	0.04	9.03	16.27	0.783	177	1.48	-11.64	17.60	7.60·10 ⁻³	2.56·10 ⁻²	33	50	17	--	++					
6	5.51	11.90	0.790	90	0.20	9.88	19.03	0.826	155	1.33	39.66	26.67	3.94·10 ⁻³	1.38·10 ⁻²	50	33	17	+	+					
8	7.92	16.87	0.830	55	0.05	10.45	22.02	0.770	166	6.53	48.64	7.82	8.00·10 ⁻³	3.60·10 ⁻²	67	17	17	+	°					
10	8.61	22.25	0.839	143	0.42	12.71	26.13	0.768	230	3.19	37.29	-15.29	3.44·10 ⁻³	1.47·10 ⁻²	33	50	17	+	-					
12	8.90	18.70	0.803	96	1.79	15.80	12.14	0.758	110	1.36	21.80	-1.49	9.86·10 ⁻⁴	-1.97·10 ⁻³	50	33	17	+	°					
16	9.00	16.17	0.832	134	0.28	6.58	20.11	0.765	246	6.82	47.48	26.05	4.40·10 ⁻³	2.32·10 ⁻²	100	0	0	+	+					
17	6.63	14.41	0.840	74	0.38	18.70	15.31	0.768	192	4.69	35.09	197.95	6.91·10 ⁻³	1.81·10 ⁻²	50	50	0	+	-					
20	7.83	10.87	0.823	62	0.20	9.75	16.72	0.793	145	8.42	39.99	8.26	6.16·10 ⁻³	2.70·10 ⁻²	50	33	17	++	--					
21	9.56	19.61	0.822	96	0.24	13.63	16.49	0.773	166	4.98	60.82	26.75	3.97·10 ⁻³	2.21·10 ⁻²	67	17	17	++	--					
22	7.67	26.47	0.836	60	1.23	14.91	15.62	0.789	246	12.1	77.49	-35.05	1.02·10 ⁻²	1.66·10 ⁻²	50	50	0	+	-					
25	8.90	17.74	0.828	128	0.32	7.86	20.86	0.780	244	5.56	42.55	-15.92	4.67·10 ⁻³	2.06·10 ⁻²	67	33	0	+	+					
27	7.79	29.40	0.838	133	0.26	16.96	21.08	0.794	162	3.34	31.30	37.04	1.43·10 ⁻³	1.85·10 ⁻²	50	17	33	-	+					
30	4.95	12.37	0.795	75	0.06	7.51	21.91	0.791	150	1.43	-0.70	-3.68	5.02·10 ⁻³	2.28·10 ⁻²	50	17	33	+	-					
31	6.79	18.73	0.838	34	0.66	13.85	22.30	0.769	250	4.39	90.60	-17.67	1.45·10 ⁻²	1.37·10 ⁻²	33	50	17	+	-					
32	6.93	25.13	0.833	98	0.12	10.83	24.82	0.777	213	0.99	33.36	-15.31	5.63·10 ⁻³	1.52·10 ⁻²	17	83	0	-	-					
34	7.89	14.01	0.823	66	0.17	11.39	16.83	0.777	132	2.27	42.65	79.22	5.02·10 ⁻³	1.88·10 ⁻²	50	33	17	+	+					

Tabla 5.1 (cont.)

Nº	Mayo										Octubre										H (%)	M (%)	V (%)	AB _c	D _c		
	SLW	Area	F _v /F _m	h	A _c	SLW	A _r	F _v /F _m	h	A _c	ΔSLW	ΔA _r	RGR _h	RGR _{Ac}	h	A _c	SLW	A _r	F _v /F _m	h						A _c	ΔSLW
39	7.40	13.53	0.817	61	0.20	9.37	12.84	0.807	171	6.68	47.54	17.45	7.47·10 ⁻³	2.54·10 ⁻²	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	9.47	13.84	0.823	109	0.50	9.62	19.73	0.790	136	4.45	39.66	4.97	1.60·10 ⁻³	1.59·10 ⁻²	83	0	17	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
43	6.37	20.37	0.834	119	0.37	12.14	16.77	0.756	247	2.76	35.19	50.34	5.29·10 ⁻³	1.45·10 ⁻²	17	67	17	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+
44	8.06	11.25	0.839	118	0.28	15.00	17.64	0.755	228	2.41	42.51	30.23	4.77·10 ⁻³	1.57·10 ⁻²	67	17	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
46	8.49	13.67	0.830	98	0.48	11.88	14.80	0.752	222	1.65	29.09	28.88	5.93·10 ⁻³	8.88·10 ⁻³	0	50	50	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
47	8.28	16.84	0.828	132	0.49	14.03	20.93	0.757	287	3.15	56.26	-1.22	5.63·10 ⁻³	1.35·10 ⁻²	17	67	17	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
49	7.01	19.43	0.862	129	0.61	9.62	16.46	0.747	248	5.95	37.23	118.32	4.74·10 ⁻³	1.65·10 ⁻²	83	17	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0
52	9.47	18.30	0.933	150	0.26	12.84	25.81	0.793	241	7.45	49.46	35.67	3.44·10 ⁻³	2.43·10 ⁻²	50	50	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
53	7.95	10.55	0.835	102	0.31	11.88	14.32	0.802	138	3.79	41.49	51.68	2.19·10 ⁻³	1.82·10 ⁻²	17	50	33	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
55	6.74	17.21	0.835	116	0.52	10.01	18.56	0.822	274	2.06	33.68	55.32	6.23·10 ⁻³	1.00·10 ⁻²	0	100	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0
56	7.89	15.08	0.837	112	0.24	11.25	19.64	0.789	244	4.61	182.10	6.31	5.64·10 ⁻³	2.15·10 ⁻²	50	50	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	++
59	9.67	16.87	0.810	99	0.27	14.26	21.26	0.784	236	9.97	54.40	-8.42	6.30·10 ⁻³	2.60·10 ⁻²	83	17	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
60	8.78	16.57	0.829	72	0.10	10.86	21.78	0.796	168	3.85	94.28	-41.00	6.14·10 ⁻³	2.63·10 ⁻²	50	33	17	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0
61	9.41	20.82	0.813	106	0.22	13.14	21.86	0.794	243	4.15	69.48	24.26	6.01·10 ⁻³	2.14·10 ⁻²	33	67	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
63	8.42	32.46	0.825	146	0.38	12.96	30.56	0.619	286	4.43	22.12	86.97	4.87·10 ⁻³	1.78·10 ⁻²	67	17	17	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
64	8.42	16.36	0.825	74	0.23	8.26	27.86	0.780	205	1.71	-26.96	24.39	7.38·10 ⁻³	1.45·10 ⁻²	0	50	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
67	8.10	17.06	0.793	123	0.28	10.46	21.98	0.608	238	4.49	0.91	66.81	4.78·10 ⁻³	2.02·10 ⁻²	50	17	33	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0
69	9.26	15.60	0.791	58	0.29	9.32	17.21	0.782	155	1.30	0.66	10.32	7.12·10 ⁻³	1.08·10 ⁻²	17	67	17	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
70	7.64	16.13	0.864	85	0.32	10.82	26.18	0.771	198	2.03	44.36	20.12	6.13·10 ⁻³	1.35·10 ⁻²	67	17	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++
73	6.99	19.14	0.848	137	0.30	10.42	20.76	0.802	278	3.13	86.05	56.82	5.13·10 ⁻³	1.69·10 ⁻²	50	50	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
74	8.73	16.24	0.816	124	0.26	14.85	17.92	0.772	126	1.99	41.64	62.33	1.16·10 ⁻⁴	1.48·10 ⁻²	33	33	33	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
77	8.77	15.42	0.813	70	0.29	11.52	21.13	0.729	235	4.71	32.06	30.53	8.78·10 ⁻³	2.02·10 ⁻²	17	83	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
83	6.21	8.41	0.888	79	0.03	12.04	20.23	0.785	148	2.30	24.51	53.84	4.55·10 ⁻³	3.22·10 ⁻²	33	50	17	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
84	7.74	18.82	0.785	87	1.12	11.95	17.24	0.808	171	8.52	21.28	13.12	4.90·10 ⁻³	1.47·10 ⁻²	67	17	17	0	--	--	--	--	--	--	--	--	--
90	10.45	9.60	0.839	91	0.28	12.76	17.94	0.804	159	4.34	51.85	77.06	4.04·10 ⁻³	1.99·10 ⁻²	50	33	17	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
91	8.87	18.26	0.823	69	0.07	14.26	23.14	0.743	156	4.34	31.73	131.01	5.91·10 ⁻³	2.98·10 ⁻²	33	50	17	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
95	7.99	8.56	0.799	89	0.06	10.79	25.51	0.799	233	2.43	103.91	19.04	6.97·10 ⁻³	2.70·10 ⁻²	50	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-

Tabla 5.1 (cont.)

Nº	Mayo										Octubre										â	M (%)	V (%)	AB _C	D _C
	SLW	Area	F _v /F _m	h	A _c	SLW	A _f	F _v /F _m	h	A _c	ΔSLW	ΔA _f	RGR _h	RGR _{AC}	H (%)										
	(mg*cm ⁻²)	(cm ²)		(cm)	(m ²)	(mg*cm ⁻²)	(cm ²)		(cm)	(m ²)	(%)	(cm·día ⁻¹)	(m ² ·día ⁻¹)												
98	9.85	15.53	0.865	82	0.06	13.52	33.90	0.796	200	4.61	117.70	-28.31	6.46·10 ⁻³	3.09·10 ⁻²	50	33	17	+	-						
100	6.75	15.53	0.749	62	0.05	9.55	23.55	0.804	202	0.78	53.92	-5.84	8.56·10 ⁻³	1.98·10 ⁻²	17	0	83	-	o						
102	7.99	14.71	0.821	107	0.22	10.68	22.84	0.808	266	3.77	31.14	-36.45	6.60·10 ⁻³	2.07·10 ⁻²	17	50	33	-	+						
104	8.68	15.77	0.810	45	0.02	11.73	23.71	0.791	139	2.29	68.33	32.00	8.17·10 ⁻³	3.52·10 ⁻²	0	17	83	-	-						
105	8.60	9.55	0.804	94	0.08	8.93	21.16	0.806	188	1.68	7.00	-20.88	5.02·10 ⁻³	2.19·10 ⁻²	17	33	50	+	--						
106	7.73	10.42	0.815	90	0.35	10.18	24.07	0.804	273	3.64	58.71	-18.03	8.04·10 ⁻³	1.71·10 ⁻²	17	83	0	+	+						
108	8.31	19.50	0.745	92	0.31	11.60	24.70	0.800	260	3.77	49.10	8.43	7.53·10 ⁻³	1.81·10 ⁻²	17	83	0	o	+						
117	6.50	12.78	0.793	89	0.14	9.27	22.91	0.801	222	1.46	-1.89	70.27	6.62·10 ⁻³	1.72·10 ⁻²	0	17	83	-	o						
120	6.48	17.91	0.827	73	0.31	10.86	37.91	0.807	239	6.59	93.83	140.48	8.59·10 ⁻³	2.22·10 ⁻²	33	50	17	++	+						
122	8.82	15.17	0.826	83	0.35	10.74	14.95	0.793	259	4.64	18.52	175.34	8.25·10 ⁻³	1.86·10 ⁻²	0	50	50	+	++						
125	11.03	16.22	0.729	104	0.15	10.95	15.62	0.808	110	0.31	79.19	59.99	4.06·10 ⁻⁴	5.52·10 ⁻³	17	50	33	-	-						
128	8.18	10.74	0.796	97	0.43	9.70	29.56	0.803	170	1.42	3.88	121.55	4.07·10 ⁻³	8.71·10 ⁻³	0	50	50	-	+						
E	9.85	17.28	0.790	46	0.03	9.94	28.82	0.807	132	1.07	35.66	41.00	7.64·10 ⁻³	2.72·10 ⁻²	50	0	50	o	-						
H	8.63	19.55	0.828	90	0.37	10.47	22.11	0.788	221	6.94	26.60	-5.10	6.51·10 ⁻³	2.13·10 ⁻²	83	17	0	+	o						
MBO	7.27	15.46	-----	----	-----	12.43	24.16	0.790	-----	-----	70.98	56.37	-----	-----	29	38	33	o	+						
NPA	8.64	12.56	-----	----	-----	9.99	8.31	0.770	-----	-----	15.63	-34.84	-----	-----	50	36	14	o	o						
media	8.11	16.70	0.822	93	0.32	11.43	20.85	0.780	204	3.93	43.22	32.43	5.78·10 ⁻³	1.96·10 ⁻²											
s.d.	1.19	4.87	0.031	27	0.31	2.30	5.08	0.037	49	2.43	33.89	49.63	2.43·10 ⁻³	7.11·10 ⁻³											
media + s.d.	9.30	21.57	0.852	121	0.63	13.73	25.93	0.817	253	6.36	77.11	82.06	8.21·10 ⁻³	2.67·10 ⁻²											
media - s.d.	6.92	11.83	0.791	66	0.02	9.13	15.77	0.743	155	1.50	9.33	-17.20	3.35·10 ⁻³	1.25·10 ⁻²											
max	11.03	32.46	0.933	150	1.79	18.70	37.91	0.826	287	12.10	182.10	197.95	1.45·10 ⁻²	3.60·10 ⁻²											
min	4.95	8.41	0.729	34	0.02	6.58	8.31	0.608	110	0.31	-26.96	-41.00	1.16·10 ⁻⁴	-1.97·10 ⁻³											

Tabla 5.2._ Clasificación de los individuos de la población, de más a menos resistente, según la puntuación obtenida. **SLW**: peso específico foliar. Δ **SLW**: variación del peso específico foliar. **A_f**: área foliar individual Δ **A_f**: variación área foliar individual. **AB_c** * **D_c**: abertura y densidad de la copa **â**: ángulo de inclinación de las ramas de un año, detallando las tres categorías: **H**, horizontal; **M**, media; **V**, vertical. **MC**: Morfología copa. **F_v/F_m**: fluorescencia de la clorofila. **RGR_i**: tasa de crecimiento en altura. **RGR_{Ac}**: tasa de crecimiento del área de la copa.

Nº	SLW			A _f				MC				TOTAL						
	SLW _M	SLW ₀	Δ SLW	A _{fM}	A _{fO}	Δ A _f	AB _c *D _c	H	M	V	â		F _v /F _m	RGR _h	RGR _{Ac}			
90	100	100	10	2000	0.1	1	10	11.00	50.00	0.500	3.333	16.667	20.500	70.50	1	1	1	2085
125	100	100	10	2000	1	0.1	10	11.00	5.00	0.167	5.000	33.333	38.500	43.50	1	0.1	0.1	2056
120	10	100	10	1100	1	10	10	110.00	10.00	0.333	5.000	16.667	22.000	32.00	1	10	1	1254
27	10	100	10	1100	10	1	10	110.00	5.00	0.500	1.667	33.333	35.500	40.50	1	0.1	1	1253
70	10	100	10	1100	1	10	10	110.00	0.10	0.667	1.667	16.667	19.000	19.10	1	1	1	1232
21	10	100	10	1100	10	1	10	110.00	0.05	0.667	1.667	16.667	19.000	19.05	1	1	1	1232
4	10	100	10	1100	10	1	10	110.00	0.50	0.067	0.333	0.000	0.400	0.90	1	1	1	1214
91	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	50.00	0.333	5.000	16.667	22.000	72.00	1	1	1	1204
83	10	100	10	1100	0.1	1	10	11.00	50.00	0.333	5.000	16.667	22.000	72.00	1	1	1	1195
34	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	50.00	0.500	3.333	16.667	20.500	70.50	1	1	1	1194
53	10	100	10	1100	0.1	0.1	10	2.00	50.00	0.167	5.000	33.333	38.500	88.50	1	0.1	1	1193
MBO	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	5.00	0.290	3.800	33.000	37.090	42.09	1	10	10	1183
1	10	100	10	1100	1	0.1	10	11.00	50.00	0.050	0.500	0.000	0.550	50.55	1	1	1	1165
74	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	0.50	0.333	3.333	33.333	37.000	37.50	1	0.1	1	1160
106	10	100	10	1100	0.1	1	0.1	0.11	50.00	0.017	0.830	0.000	0.847	50.85	1	1	1	1154
43	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	1.00	0.167	6.667	16.667	23.500	24.50	1	1	1	1148
104	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	5.00	0.000	0.167	8.300	8.467	13.47	1	1	10	1145
102	10	100	10	1100	1	1	0.1	0.20	0.50	0.167	5.000	33.333	38.500	39.00	1	1	1	1142
84	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	0.10	0.667	1.667	16.667	19.000	19.10	1	1	1	1142
122	10	100	10	1100	1	0.1	10	11.00	10.00	0.000	0.500	5.000	5.500	15.50	1	10	1	1139
8	10	100	10	1100	1	1	1	2.00	5.00	0.667	1.667	16.667	19.000	24.00	1	1	10	1138
44	10	100	10	1100	0.1	1	10	11.00	5.00	0.667	1.667	16.667	19.000	24.00	1	1	1	1138

Tabla 5.2 (cont.)

Nº	SLW			A _f				MC			TOTAL						
	SLW _M	SLW _O	ΔSLW	A _{fM}	A _{fO}	ΔA _f	AB _c *D _c	H	M	V	â	Fv/Fm	RGRh	RGR _{Ac}	TOTAL		
31	10	100	10	1100	1	1	0.1	0.20	0.333	5.000	16.667	22.000	22.50	1	10	1	1135
98	10	100	10	1100	1	10	0.1	1.10	0.500	3.333	16.667	20.500	21.00	1	1	10	1134
77	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	0.017	0.830	0.000	0.847	1.35	1	10	1	1133
60	10	100	10	1100	1	1	0.1	0.20	0.500	3.333	16.667	20.500	25.50	1	1	1	1129
73	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	0.050	0.500	0.000	0.550	5.55	1	1	1	1129
10	10	100	10	1100	10	10	0.1	2.00	0.333	5.000	16.667	22.000	22.50	1	1	1	1128
47	10	100	10	1100	1	1	0.1	0.20	0.167	6.667	16.667	23.500	24.00	1	1	1	1127
95	10	100	10	1100	0.1	1	10	11.00	0.050	0.500	0.000	0.550	1.55	1	1	10	1125
61	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	0.033	0.667	0.000	0.700	1.20	1	1	1	1124
55	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	0.000	0.100	0.000	0.100	1.10	1	1	1	1124
52	10	100	10	1100	1	1	10	20.00	0.050	0.500	0.000	0.550	1.05	1	1	1	1124
46	10	100	10	1100	1	0.1	10	11.00	0.000	0.500	5.000	5.500	6.00	1	1	0.1	1119
17	10	100	10	1100	1	0.1	10	11.00	0.050	0.500	0.000	0.550	1.05	1	1	1	1115
22	10	100	10	1100	10	0.1	0.1	1.01	0.050	0.500	0.000	0.550	1.05	1	10	1	1114
108	10	100	10	1100	1	1	1	2.00	0.017	0.830	0.000	0.847	5.85	1	1	1	1111
H	10	100	10	1100	1	1	1	2.00	0.083	0.167	0.000	0.250	5.25	1	1	1	1110
32	10	100	10	1100	10	1	0.1	1.10	0.017	0.830	0.000	0.847	5.85	1	1	1	1110
59	10	100	10	1100	1	1	1	2.00	0.083	0.167	0.000	0.250	0.75	1	1	1	1106
56	10	100	10	1100	1	1	1	2.00	0.050	0.500	0.000	0.550	0.65	1	1	1	1106
E	10	10	10	200	1	10	10	110.00	1.000	0.000	5.000	5.050	6.05	1	1	10	328
6	10	10	10	200	0.1	1	10	11.00	50.000	3.333	16.667	20.500	70.50	1	1	1	285
16	10	10	10	200	1	1	10	20.00	50.000	0.000	0.000	0.010	50.01	1	1	1	273
25	10	10	10	200	1	1	0.1	0.20	50.000	0.333	0.000	0.400	50.40	1	1	1	254
NPA	10	10	10	200	1	0.1	0.1	0.11	10.000	3.600	14.000	18.100	28.10	1	10	10	249
20	10	10	10	200	0.1	1	1	1.10	0.050	3.333	16.667	20.500	20.55	1	1	10	234
49	10	10	10	200	1	1	10	20.00	5.000	0.167	0.000	0.250	5.25	1	1	1	228
39	10	10	10	200	1	0.1	10	11.00	10.000	0.000	0.000	0.010	10.01	1	1	1	224

Tabla 5.2 (cont.)

N°	SLW _M		SLW _O		ΔSLW		SLW		A _f				MC				TOTAL			
	SLW _M	SLW _O	SLW _M	SLW _O	SLW _M	SLW _O	SLW _M	SLW _O	A _{fM}	A _{fO}	ΔA _f	AB _C *D _C	H	M	V	â	Fv/Fim	RGRh	RGR _{Ac}	TOTAL
100	10	10	10	10	10	10	200	1	1	1	2.00	1.00	0.017	0.000	8.300	8.317	1	10	1	223
40	10	10	10	10	10	10	200	1	1	1	2.00	0.50	0.083	0.000	1.667	1.750	1	0.1	1	206
5	10	10	0.1	0.1	10	10	2	10	1	10	110.00	0.01	0.333	5.000	16.667	22.000	1	1	1	137
63	10	100	10	10	10	10	1100	10	10	10	200.00	1.00	0.667	1.667	16.667	19.000	0.1	1	1	134
128	10	10	1	1	10	10	20	0.1	10	10	101.00	0.50	0.000	0.500	5.000	5.500	1	1	0.1	129
64	10	10	0.1	0.1	10	10	2	1	10	10	110.00	5.00	0.000	0.500	5.000	5.500	1	1	1	126
105	10	10	1	1	0.1	0.1	20	0.1	1	0.1	0.11	0.05	0.167	3.333	50.000	53.500	1	1	1	77
69	10	10	1	1	10	10	20	1	1	10	20.00	0.50	0.167	6.667	16.667	23.500	1	1	0.1	66
3	10	10	1	1	0.1	0.1	20	1	0.1	10	11.00	0.50	0.067	0.333	0.000	0.400	1	10	10	53
117	10	10	1	1	10	10	20	1	1	10	20.00	1.00	0.000	0.167	8.300	8.467	1	1	1	52
30	1	10	1	1	1	1	11	1	1	1	2.00	0.50	0.500	1.667	33.333	35.500	1	1	1	52
67	10	100	1	1	10	10	110	1	1	10	20.00	5.00	0.500	1.667	33.333	35.500	0.1	1	1	19
12	10	100	10	10	0.1	0.1	1100	1	0.1	0.1	0.11	5.00	0.500	3.333	16.667	20.500	1	0.1	0.01	11

6 CONCLUSIONES

Conclusiones

1._ La medida de la conductividad hidráulica xilemática y la vulnerabilidad a la cavitación se ha mostrado como un método sencillo, reproductivo y fiable para la caracterización hidráulica en el almendro, que además permite establecer diferencias entre variedades.

2._ El análisis de la composición isotópica del carbono y los parámetros de ella derivados, es un método sencillo y reproducible que proporciona muy buena información de la eficiencia de transpiración, presentando como ventajas el ser una medida integradora, que requiere poca manipulación y todo ello a un coste reducido.

3._ De los resultados obtenidos a partir de las curvas P-V y de la medida de la tasa de transpiración cuticular, se puede deducir que el almendro presenta una gran plasticidad de respuesta en sus mecanismos de tolerancia. Algunas variedades presentan ajuste osmótico, otras ajuste elástico y dos de ellas ningún tipo de ajuste, lo cual podría ser indicativo de una mayor importancia de los mecanismos de evitación.

4._ La vulnerabilidad a la cavitación del almendro presenta una conducta intermedia entre especies caducifolias mesófilas de clima templado y especies mediterráneas esclerófilas. A potencial de punto de pérdida de turgencia, esta especie presenta porcentajes de pérdida de conductividad hidráulica xilemática alrededor del 70%. La relación entre la conductividad específica máxima y la pérdida de conductividad hidráulica, a potencial hídrico a punto de pérdida de turgencia, dan lugar a una mayor eficiencia en el transporte de agua en condiciones de déficit hídrico; dicha eficiencia es mayor en aquellas variedades con una mayor conductividad específica máxima y una curva de vulnerabilidad intermedia.

5._ La forma condiciona la función, es decir, la morfología de la copa determina el funcionamiento de la fotosíntesis y las relaciones hídricas y

potencialmente modificar la productividad. En el caso del almendro se valoran como más favorables las copas abiertas, con hojas grandes y con ángulos de inclinación de las ramas distribuidos de forma compensada.

6._ El peso específico foliar es un parámetro que ofrece información respecto a las características de adaptación y aclimatación del material vegetal al clima mediterráneo.

7._ El almendro es una especie con una elevada capacidad fotosintética, con puntos de saturación de luz elevados. En condiciones de regadío, las diferentes limitaciones de la asimilación de CO₂ entre variedades son metabólicas. En condiciones de déficit hídrico la limitación estomática es muy importante para todas las variedades, pero no se han detectado lesiones en el aparato fotosintético.

8._ La eficiencia en el uso del agua es uno de los parámetros que presenta más diferencias entre variedades. Una mayor eficiencia en el uso del agua a lo largo de toda la temporada de crecimiento vegetativo y reproductivo, podría ser el mayor determinante en la producción en condiciones de secano.

9._ De acuerdo con las conclusiones anteriores, las variedades pueden ser clasificadas en base a su resistencia a la sequía y productividad potencial, bajo condiciones de secano mediterráneo. De más a menos: 'Masbovera' y 'Falsa Barese', 'Garrigues', 'Ramillete' y 'Marcona', 'Lauranne', 'Nonpareil' y 'Desmayo Largueta'.

10._ Los métodos y la información obtenidos en el presente trabajo permitieron descartar un 33% de los individuos de una F₂, tomando como criterio de selección los caracteres que confieren resistencia a la sequía. El método se valida por la posición obtenida por los almendros, el melocotonero y el híbrido dentro del global de la clasificación. El método se plantea como una mejora en los métodos de selección precoz en trabajos de mejora genética en frutales.

7 ANEXOS

Anexo I.I

Tablas de análisis de la varianza del potencial hídrico foliar durante el ciclo de sequía y recuperación del substrato. Comparación Variedad * Tratamiento de riego. Letras diferentes en cada tabla representan diferencias significativas según el test de separación de medias de Duncan.

Día 13 de julio de 1998

Interacción (p = 0.1256)		Riego (p = 0.0001)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0400)		-0.99 b	-1.41 a	-0.99 b
DLL	-1.15 a	-1.06 ± 0.05	-1.32 ± 0.08	-1.06 ± 0.06
FBA	-1.11 a	-0.99 ± 0.02	-1.37 ± 0.16	-0.99 ± 0.02
GAR	-1.15 a	-0.97 ± 0.05	-1.52 ± 0.10	-0.97 ± 0.05
LAU	-1.17 a	-0.97 ± 0.07	-1.56 ± 0.06	-0.97 ± 0.07
MAR	-1.15 a	-1.03 ± 0.02	-1.38 ± 0.04	-1.03 ± 0.02
MBO	-1.01 b	-0.93 ± 0.07	-1.17 ± 0.04	-0.93 ± 0.07
NPA	-1.16 a	-0.98 ± 0.02	-1.52 ± 0.07	-0.98 ± 0.02
RAM	-1.17 a	-1.04 ± 0.04	-1.44 ± 0.07	-1.04 ± 0.04

Día 20 de julio de 1998

Interacción (p = 0.0005)		Riego (p = 0.0001)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0006)		-1.41 c	-2.6 a	-2.13 b
DLL	-2.03 a	-1.33 ± 0.03 f	-2.89 ± 0.28 ab	-1.88 ± 0.03 de
FBA	-1.71 b	-1.27 ± 0.07 f	-2.41 ± 0.14 c	-1.95 ± 0.06 de
GAR	-2.03 a	-1.55 ± 0.09 ef	-2.41 ± 0.13 c	-2.15 ± 0.07 cd
LAU	-2.02 a	-1.37 ± 0.02 f	-2.42 ± 0.06 c	-2.27 ± 0.05 cd
MAR	-2.09 a	-1.55 ± 0.09 ef	-2.43 ± 0.16 c	-2.29 ± 0.12 cd
MBO	-2.24 a	-1.35 ± 0.05 f	-2.84 ± 0.11 ab	-2.55 ± 0.28 bc
NPA	-2.09 a	-1.49 ± 0.08 ef	-2.42 ± 0.20 c	-2.37 ± 0.11 cd
RAM	-2.17 a	-1.43 ± 0.04 f	-2.97 ± 0.06 a	-2.11 ± 0.09 cd

Día 27 de julio de 1998

Interacción (p = 0.0800)		Riego (p = 0.0001)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0003)		-0.99 c	-1.51 a	-1.20 b
DLL	-1.26 a	-1.06 ± 0.09	-1.60 ± 0.05	-1.13 ± 0.04
FBA	-1.24 a	-0.95 ± 0.10	-1.61 ± 0.11	-1.15 ± 0.11
GAR	-1.34 a	-1.05 ± 0.06	-1.73 ± 0.08	-1.23 ± 0.09
LAU	-1.21 ab	-1.06 ± 0.05	-1.51 ± 0.11	-1.06 ± 0.05
MAR	-1.10 b	-0.86 ± 0.03	-1.32 ± 0.08	-1.14 ± 0.10
MBO	-1.08 b	-0.88 ± 0.05	-1.22 ± 0.03	-1.15 ± 0.07
NPA	-1.29 a	-1.02 ± 0.05	-1.49 ± 0.13	-1.35 ± 0.07
RAM	-1.32 a	-1.02 ± 0.07	-1.58 ± 0.07	-1.37 ± 0.06

Día 29 de septiembre de 1998

Interacción (p = 0.4400)		Riego (p = 0.0050)	
		100%	50%
Variedad (p = 0.0005)		-1.27 b	-1.88 a
DLL	-1.37 d	-1.12 ± 0.02 e	-1.88 ± 0.08 a
FBA	-1.48 bc	-1.27 ± 0.05 cde	-1.91 ± 0.05 a
GAR	-1.52 b	-1.35 ± 0.09 cd	-1.87 ± 0.08 a
LAU	-1.52 b	-1.36 ± 0.11 c	-1.85 ± 0.17 a
MAR	-1.43 bcd	-1.21 ± 0.06 cde	-1.87 ± 0.03 a
MBO	-1.43 bcd	-1.17 ± 0.07 de	-1.94 ± 0.04 a
NPA	-1.41 cd	-1.15 ± 0.07 e	-1.93 ± 0.04 a
RAM	-1.65 a	-1.54 ± 0.08 b	-1.86 ± 0.11 a

Anexo I.II

Tablas de análisis de la varianza de la tasa de asimilación de CO₂ durante el ciclo de sequía y recuperación del sustrato. Comparación Variedad * Tratamiento de riego. Letras diferentes en cada tabla representan diferencias significativas según el test de separación de medias de Duncan.

Día 13 de julio de 1998

Interacción (p=0.2030)		Riego (p = 0.2000)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.2270)		5.68 a	4.73 a	5.67 a
DLL	5.26	5.29 ± 0.95	5.19 ± 2.10	5.29 ± 0.95
FBA	5.74	6.38 ± 0.83	4.48 ± 0.79	6.38 ± 0.83
GAR	4.64	5.20 ± 0.975	3.53 ± 1.10	5.20 ± 0.975
LAU	4.79	5.55 ± 0.82	3.28 ± 0.54	5.55 ± 0.82
MAR	6.38	6.20 ± 2.16	6.73 ± 1.01	6.20 ± 2.16
MBO	6.70	6.88 ± 0.84	6.35 ± 1.11	6.88 ± 0.84
NPA	4.68	4.79 ± 1.14	4.48 ± 0.81	4.79 ± 1.14
RAM	4.68	5.13 ± 1.71	3.80 ± 0.52	5.13 ± 1.71

Día 20 de julio de 1998

Interacción (p = 0.1200)		Riego (p = 0.0001)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0006)		5.78 a	-0.42 b	-0.16 b
DLL	1.34 ab	5.28 ± 1.43	-1.23 ± 0.56	-0.05 ± 0.17
FBA	2.07 ab	6.43 ± 1.01	0.33 ± 0.38	0.11 ± 0.26
GAR	1.56 ab	5.31 ± 1.03	-0.83 ± 0.21	0.23 ± 0.10
LAU	0.70 b	2.90 ± 1.23	-0.55 ± 0.24	-0.25 ± 0.18
MAR	1.63 ab	5.57 ± 1.64	-0.65 ± 0.40	-0.05 ± 0.08
MBO	2.40 a	8.20 ± 0.14	-0.35 ± 0.46	-0.65 ± 0.38
NPA	2.44 a	6.60 ± 1.03	1.07 ± 0.81	-0.34 ± 0.40
RAM	1.73 ab	5.95 ± 1.47	-0.50 ± 0.44	-0.28 ± 0.33

Día 27 de julio de 1998

Interacción (p = 0.8000)		Riego (p = 0.0001)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0007)		6.27 a	3.98 b	6.06 a
DLL	4.71 cd	7.14 ± 2.36	2.93 ± 0.88	4.05 ± 0.68
FBA	5.13 bcd	6.30 ± 1.54	3.80 ± 0.61	5.28 ± 0.26
GAR	3.53 d	4.19 ± 0.90	2.29 ± 0.80	4.11 ± 0.86
LAU	4.56 cd	4.38 ± 1.48	3.30 ± 0.74	6.02 ± 0.91
MAR	6.39 abc	6.55 ± 0.61	6.10 ± 1.52	6.51 ± 0.88
MBO	6.77 ab	7.47 ± 0.72	5.60 ± 1.64	7.23 ± 0.57
NPA	7.49 a	9.17 ± 1.11	4.86 ± 1.85	8.45 ± 1.24
RAM	4.92 bcd	5.65 ± 0.57	2.98 ± 0.98	6.14 ± 0.68

Día 29 de septiembre de 1998

Interacción (p = 0.6600)		Riego (p = 0.1100)	
		100%	50%
Variedad (p = 0.0001)		8.43 a	7.00 a
DLL	5.96 c	5.87 ± 0.90	6.15 ± 0.69
FBA	7.07 bc	8.05 ± 0.73	5.11 ± 1.30
GAR	6.16 c	6.05 ± 2.02	6.38 ± 0.94
LAU	8.34 abc	9.30 ± 1.50	6.44 ± 1.96
MAR	9.50 abc	10.18 ± 0.90	8.14 ± 1.50
MBO	10.82 a	12.64 ± 1.85	7.20 ± 1.21
NPA	9.96 a	10.21 ± 0.47	9.47 ± 1.57
RAM	5.80 c	5.12 ± 2.76	7.15 ± 1.10

Anexo I.III

Tablas de análisis de la varianza de la conductancia estomática durante el ciclo de sequía y recuperación del substrato. Comparación Variedad * Tratamiento de riego. Letras diferentes en cada tabla representan diferencias significativas según el test de separación de medias de Duncan.

Día 13 de julio de 1998

Interacción (p = 0.6200)		Riego (p = 0.0030)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0001)		0.380 a	0.330 b	0.380 a
DLL	0.435 a	0.435 ± 0.032	0.380 ± 0.033	0.435 ± 0.032
FBA	0.360 b	0.397 ± 0.047	0.298 ± 0.036	0.397 ± 0.047
GAR	0.350 bc	0.342 ± 0.031	0.302 ± 0.023	0.342 ± 0.031
LAU	0.270 d	0.280 ± 0.021	0.258 ± 0.008	0.280 ± 0.021
MAR	0.480 a	0.404 ± 0.035	0.410 ± 0.024	0.404 ± 0.035
MBO	0.269 d	0.260 ± 0.000	0.294 ± 0.015	0.260 ± 0.000
NPA	0.440 a	0.408 ± 0.014	0.332 ± 0.022	0.408 ± 0.014
RAM	0.310 cd	0.345 ± 0.031	0.262 ± 0.018	0.345 ± 0.031

Día 20 de julio de 1998

Interacción (p = .0698)		Riego (p = 0.0001)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.053)		0.164 a	0.021 b	0.023 b
DLL	0.080	0.171 ± 0.029	0.027 ± 0.013	0.027 ± 0.004
FBA	0.085	0.203 ± 0.014	0.024 ± 0.004	0.024 ± 0.004
GAR	0.077	0.194 ± 0.016	0.016 ± 0.002	0.019 ± 0.003
LAU	0.051	0.105 ± 0.018	0.024 ± 0.002	0.025 ± 0.004
MAR	0.061	0.155 ± 0.015	0.013 ± 0.002	0.014 ± 0.004
MBO	0.065	0.164 ± 0.004	0.014 ± 0.003	0.018 ± 0.002
NPA	0.079	0.169 ± 0.024	0.032 ± 0.007	0.025 ± 0.005
RAM	0.058	0.136 ± 0.017	0.017 ± 0.004	0.020 ± 0.003

Día 27 de julio de 1998

Interacción (p = 0.0600)		Riego (p = 0.0001)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0003)		0.22 a	0.175 b	0.214 a
DLL	0.220 b	0.234 ± 0.028	0.152 ± 0.033	0.208 ± 0.010
FBA	0.212 bc	0.267 ± 0.009	0.162 ± 0.013	0.216 ± 0.021
GAR	0.174 cd	0.216 ± 0.014	0.130 ± 0.019	0.162 ± 0.016
LAU	0.157 d	0.144 ± 0.014	0.154 ± 0.013	0.174 ± 0.018
MAR	0.271 a	0.208 ± 0.020	0.204 ± 0.023	0.212 ± 0.016
MBO	0.165 d	0.164 ± 0.007	0.148 ± 0.012	0.174 ± 0.009
NPA	0.260 a	0.230 ± 0.007	0.182 ± 0.018	0.274 ± 0.037
RAM	0.178 bcd	0.198 ± 0.013	0.134 ± 0.009	0.208 ± 0.018

Día 29 de septiembre de 1998

Interacción (p = 0.4400)		Riego (p = 0.0050)	
		100%	50%
Variedad (p = 0.0005)		0.170 a	0.132 b
DLL	0.144 bc	0.170 ± 0.004	0.123 ± 0.013
FBA	0.131 c	0.153 ± 0.036	0.085 ± 0.010
GAR	0.130 c	0.125 ± 0.033	0.128 ± 0.022
LAU	0.139 bc	0.135 ± 0.018	0.123 ± 0.030
MAR	0.175 ab	0.143 ± 0.020	0.148 ± 0.029
MBO	0.209 a	0.253 ± 0.009	0.115 ± 0.016
NPA	0.195 a	0.183 ± 0.017	0.158 ± 0.034
RAM	0.134 bc	0.125 ± 0.041	0.143 ± 0.032

Anexo I.IV

Tablas de análisis de la varianza del cociente F_v/F_m durante el ciclo de sequía y recuperación del sustrato. Comparación Variedad * Tratamiento de riego. Letras diferentes en cada tabla representan diferencias significativas según el test de separación de medias de Duncan.

Día 13 de julio de 1998

Interacción (p = 0.2500)		Riego (p = 0.2700)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0200)		0.730 a	0.710 a	0.730 a
DLL	0.746 ab	0.756 ± 0.037	0.727 ± 0.038	0.756 ± 0.037
FBA	0.736 abc	0.753 ± 0.041	0.703 ± 0.050	0.753 ± 0.041
GAR	0.721 abc	0.754 ± 0.042	0.655 ± 0.049	0.754 ± 0.042
LAU	0.691 bc	0.664 ± 0.043	0.728 ± 0.045	0.664 ± 0.043
MAR	0.720 abc	0.706 ± 0.012	0.751 ± 0.035	0.706 ± 0.012
MBO	0.774 a	0.779 ± 0.015	0.764 ± 0.030	0.779 ± 0.015
NPA	0.679 c	0.672 ± 0.026	0.694 ± 0.029	0.672 ± 0.026
RAM	0.713 bc	0.763 ± 0.026	0.638 ± 0.024	0.763 ± 0.026

Día 20 de julio de 1998

Interacción (p = 0.3600)		Riego (p = 0.0001)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0590)		0.740 a	0.570 c	0.670 b
DLL	0.660	0.742 ± 0.134	0.523 ± 0.096	0.715 ± 0.091
FBA	0.690	0.739 ± 0.143	0.555 ± 0.093	0.715 ± 0.068
GAR	0.560	0.723 ± 0.073	0.437 ± 0.100	0.515 ± 0.053
LAU	0.690	0.675 ± 0.060	0.709 ± 0.116	0.681 ± 0.034
MAR	0.660	0.717 ± 0.024	0.557 ± 0.107	0.699 ± 0.027
MBO	0.710	0.776 ± 0.082	0.654 ± 0.101	0.714 ± 0.044
NPA	0.640	0.765 ± 0.092	0.486 ± 0.160	0.672 ± 0.029
RAM	0.670	0.786 ± 0.099	0.570 ± 0.152	0.663 ± 0.042

Día 27 de julio de 1998

Interacción (p = 0.0700)		Riego (p = 0.0020)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0200)		0.770 a	0.730 b	0.750 ab
DLL	0.740 ab	0.770 ± 0.047	0.738 ± 0.034	0.712 ± 0.023
FBA	0.750 a	0.778 ± 0.054	0.743 ± 0.027	0.739 ± 0.028
GAR	0.710 b	0.781 ± 0.022	0.683 ± 0.027	0.671 ± 0.025
LAU	0.770 a	0.754 ± 0.022	0.761 ± 0.026	0.790 ± 0.029
MAR	0.740 ab	0.752 ± 0.013	0.693 ± 0.016	0.782 ± 0.012
MBO	0.780 a	0.794 ± 0.014	0.749 ± 0.017	0.799 ± 0.012
NPA	0.760 a	0.753 ± 0.021	0.735 ± 0.050	0.785 ± 0.007
RAM	0.770 a	0.802 ± 0.022	0.750 ± 0.054	0.752 ± 0.011

Día 29 de septiembre de 1998

Interacción (p = 0.9700)		Riego (p = 0.1700)	
		100%	50%
Variedad (p = 0.0300)		0.770 a	0.760 a
DLL	0.760 abc	0.762 ± 0.004	0.760 ± 0.020
FBA	0.740 c	0.760 ± 0.008	0.700 ± 0.026
GAR	0.750 bc	0.749 ± 0.013	0.754 ± 0.021
LAU	0.770 abc	0.773 ± 0.022	0.751 ± 0.017
MAR	0.780 ab	0.777 ± 0.023	0.772 ± 0.021
MBO	0.790 a	0.796 ± 0.032	0.781 ± 0.013
NPA	0.770 abc	0.771 ± 0.010	0.769 ± 0.024
RAM	0.780 ab	0.788 ± 0.004	0.770 ± 0.004

Anexo I.V

Tablas de análisis de la varianza del SPAD durante el ciclo de sequía y recuperación del substrato. Comparación Variedad * Tratamiento de riego. Letras diferentes en cada tabla representan diferencias significativas según el test de separación de medias de Duncan.

Día 13 de julio de 1998

Interacción n.s.		Riego (p = 0.0001)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0400)		29.0 b	31.4 a	29.0 b
DLL	26.9 c	26.9 ± 1.5	26.9 ± 1.5	26.9 ± 1.5
FBA	34.4 a	33.8 ± 1.6	35.4 ± 3.3	33.8 ± 1.6
GAR	27.4 b	26.6 ± 1.5	29.2 ± 2.0	26.6 ± 1.5
LAU	29.8 ab	27.9 ± 2.9	33.6 ± 1.2	27.9 ± 2.9
MAR	30.3 ab	29.7 ± 3.8	31.4 ± 1.6	29.7 ± 3.8
MBO	28.8 b	27.9 ± 1.1	27.7 ± 1.2	27.9 ± 1.1
NPA	29.6 ab	28.9 ± 0.8	31.2 ± 2.4	28.9 ± 0.8
RAM	34.4 a	35.9 ± 4.7	31.5 ± 0.6	35.9 ± 4.7

Día 20 de julio de 1998

Interacción (p = 0.0980)		Riego (p = 0.1450)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0006)		31.1 a	29.2 a	30.2a
DLL	26.9 c	29.3 ± 3.3	28.1 ± 1.0	23.2 ± 3.0
FBA	35.4 a	34.2 ± 1.6	35.7 ± 0.9	36.2 ± 0.8
GAR	27.4 c	29.7 ± 1.9	24.8 ± 3.3	27.7 ± 1.6
LAU	32.5 ab	31.5 ± 0.8	33.7 ± 0.2	32.3 ± 0.5
MAR	38.4 c	32.9 ± 2.1	24.3 ± 2.4	28.0 ± 2.4
MBO	27.3 c	26.9 ± 1.7	27.5 ± 1.2	27.5 ± 2.1
NPA	29.5 bc	29.1 ± 2.1	29.0 ± 1.6	30.4 ± 1.3
RAM	34.0 a	35.2 ± 2.3	30.4 ± 1.2	36.5 ± 2.2

Día 27 de julio de 1998

Interacción (p = 0.7100)		Riego (p = 0.1700)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.0001)		31.7 a	29.1 a	30.6 a
DLL	24.6 c	24.8 ± 2.2	23.6 ± 2.2	25.4 ± 2.1
FBA	33.0 ab	34.1 ± 1.3	33.3 ± 1.4	31.6 ± 3.2
GAR	24.5 c	27.8 ± 3.2	19.7 ± 1.9	25.9 ± 1.4
LAU	33.9 ab	35.1 ± 1.9	32.3 ± 3.4	34.2 ± 1.7
MAR	29.2 b	31.3 ± 2.3	23.5 ± 2.7	32.9 ± 3.7
MBO	30.4 b	30.1 ± 1.2	30.9 ± 3.0	30.2 ± 1.6
NPA	30.8 b	31.1 ± 1.9	32.5 ± 1.9	28.7 ± 1.8
RAM	37.2 a	39.1 ± 5.3	36.7 ± 6.6	35.7 ± 1.1

Día 29 de septiembre de 1998

Interacción (p = 0.8300)		Riego (p = 0.1700)	
		100%	50%
Variedad (p = 0.0060)		38.7 a	41.1 a
DLL	34.2 c	34.9 ± 1.5	32.9 ± 1.5
FBA	43.5 a	41.9 ± 3.5	46.7 ± 2.3
GAR	39.7 ab	40.0 ± 2.6	39.2 ± 2.5
LAU	42.8 ab	42.6 ± 5.2	43.4 ± 2.3
MAR	38.3 abc	35.1 ± 1.6	44.6 ± 2.1
MBO	38.5 abc	36.6 ± 2.8	42.4 ± 4.8
NPA	38.0 bc	38.4 ± 1.2	37.2 ± 1.4
RAM	40.8 ab	40.0 ± 3.8	42.2 ± 2.4

Anexo I.VI

Tablas de análisis de la varianza de la temperatura de la copa durante el ciclo de sequía y recuperación del sustrato. Comparación Variedad * Tratamiento de riego. Letras diferentes en cada tabla representan diferencias significativas según el test de separación de medias de Duncan.

Día 13 de julio de 1998

Interacción (p = 0.9800)		Riego (p = 0.0200)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.5900)		28.08 b	-1.41 a	28.08 b
DLL	28.98	28.60 ± 0.99	29.75 ± 0.99	28.60 ± 0.99
FBA	27.83	27.40 ± 0.49	28.70 ± 0.49	27.40 ± 0.49
GAR	27.96	27.63 ± 0.85	28.63 ± 0.85	27.63 ± 0.85
LAU	28.73	28.73 ± 0.88	28.73 ± 0.88	28.73 ± 0.88
MAR	28.43	28.10 ± 1.33	29.10 ± 1.33	28.10 ± 1.33
MBO	28.53	28.65 ± 0.94	28.30 ± 0.94	28.65 ± 0.94
NPA	28.68	28.00 ± 0.98	30.05 ± 0.98	28.00 ± 0.98
RAM	28.13	27.55 ± 0.53	29.30 ± 0.53	27.55 ± 0.53

Día 20 de julio de 1998

Interacción (p = 0.9700)		Riego (p = 0.0001)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.8300)		31.48 b	32.9 a	32.65 a
DLL	32.51	31.83 ± 0.96	32.73 ± 0.45	32.98 ± 0.67
FBA	32.38	31.78 ± 1.32	32.43 ± 0.44	32.93 ± 0.30
GAR	32.23	30.73 ± 0.44	33.13 ± 0.19	32.85 ± 0.62
LAU	32.48	31.48 ± 0.46	33.00 ± 0.59	32.95 ± 0.21
MAR	31.82	30.80 ± 0.38	32.75 ± 0.27	31.90 ± 0.04
MBO	32.28	31.45 ± 1.13	33.03 ± 0.37	32.38 ± 0.69
NPA	32.53	31.88 ± 0.31	33.28 ± 0.36	32.43 ± 0.35
RAM	32.52	31.90 ± 0.69	32.88 ± 0.41	32.78 ± 0.50

Día 27 de julio de 1998

Interacción (p = 0.8600)		Riego (p = 0.0010)		
		100%	50%	0%
Variedad (p = 0.8300)		30.59 b	32.14 a	31.92 a
DLL	31.74	30.20 ± 1.30	32.45 ± 1.02	32.58 ± 1.22
FBA	31.61	30.68 ± 0.37	32.58 ± 0.78	31.58 ± 0.42
GAR	31.80	30.58 ± 0.47	32.28 ± 0.65	32.55 ± 0.67
LAU	31.79	31.83 ± 0.37	31.55 ± 0.55	32.00 ± 0.48
MAR	31.04	30.48 ± 0.90	31.45 ± 0.62	31.20 ± 0.43
MBO	31.36	31.03 ± 0.60	31.55 ± 0.66	31.50 ± 0.69
NPA	31.07	28.88 ± 2.46	32.23 ± 0.29	32.10 ± 0.73
RAM	32.00	31.10 ± 0.70	33.03 ± 1.11	31.88 ± 0.69

Día 29 de septiembre de 1998

Interacción (p = 0.4700)		Riego (p = 0.0001)	
		100%	50%
Variedad (p = 0.1300)		27.93 b	29.35 a
DLL	28.43	28.13 ± 0.55	29.05 ± 0.43
FBA	27.95	27.18 ± 0.41	29.50 ± 0.38
GAR	28.19	27.33 ± 0.61	29.93 ± 0.77
LAU	29.00	28.75 ± 0.59	29.53 ± 0.74
MAR	27.68	27.35 ± 0.49	28.33 ± 0.64
MBO	28.29	28.23 ± 0.69	28.43 ± 0.67
NPA	28.80	27.78 ± 0.86	30.85 ± 0.78
RAM	28.87	28.70 ± 0.67	29.20 ± 0.49

8 BIBLIOGRAFÍA

Bibliografía

- Acevedo, E. 1991. Improvement of winter cereal crops in Mediterranean environments. Use of yield, morphological and physiological traits. pp. 273-305. En: E. Acevedo, A.P. Conesa, P. Monneveux, y J.P. Srivastava (eds.) Physiology-breeding of winter cereals for stressed mediterranean environments. INRA, Paris.
- Acevedo, E. y Fereres, E. 1993. Resistance to abiotic stresses. pp. 406-421. En: M.D. Hayward, N.O. Bosermark. y I. Romagosa (eds.). Plant Breeding: Principles and Prospects. Chapman and Hall.
- Alder, N.N., Pockman, W.T., Sperry, J.S. y Nuismer, S. 1997. Use of centrifugal force in the study of xylem cavitation. *Journal of Experimental Botany*, 48(308): 665-674.
- Alder, N.N., Sperry, J.S. y Pockman, W.T. 1996. Root and stem xylem embolism, stomatal conductance, and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia*, 105: 293-301.
- Araus, J.L. y Hogan, K.P. 1994. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season. *American Journal of Botany*, 81: 726-738.
- Ashok, Aftab Hussain, I.S., Prasad, T.G., Udaya Kamur, M., Nageswara Rao, R.C. y Wright, G.C. 1999. Variation in transpiration efficiency and carbon isotope discrimination in cowpea. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26:503-510.
- Bartels, D., Schreiber, K., Terstappen, G., Piatkowski, D. y Salamini, F. 1990. Molecular cloning of ABA-modulated genes from the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* which are induced during dessication. *Planta*, 181:27-34.
- Bassow, S.L.; Bazzaz, F.A., 1997. Intra-and inter-specific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest. *Oecologia*, 109: 507-515.
- Battle, I., Ballester, J., Boskovic, R., Romero, M.A., Tobutt, K.R. y Vargas, F.J. 1997. Use of stylar ribonucleases in almond breeding to design crosses and select self-compatible seedling. *Nucis*, 6: 12-14.

- Battle, I., Sanz, G., Romero, M.A., Vargas, F.J., Campalans, R., Messeguer, R., Pagès, M., Savé, R., de Herralde, F., Cohen, M., Biel, C., de Vicente, M.C. y Arús, P. 1998. Almond breeding for drought resistance. *Acta Horticulturae*, 470: 72-73.
- Beede, R.H. y Goldhamer, D.A. 1994. Olive irrigation management. *Olive, production manual*, publication 3353: 61-68.
- Belhassen, E. (ed.). 1997. *Drought Tolerance in Higher Plants. Genetical, physiological and molecular biological analysis*. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands.
- Bengston, C., Larsson, S. y Liljenberg, C. 1978. Effects of water stress on cuticular transpiration rate and amount and composition of epicuticular wax in seedlings of six oat varieties. *Physiologia Plantarum*, 44: 319-324.
- Björkman, O. y Demmig, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170: 489-504.
- Björkman, O. y Demmig-Adams, B. 1995. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves. pp. 17-47. En: E.-D. Schulze y M.M. Caldwell (eds.). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer, Berlin.
- Blum, A. 1989. Breeding methods for drought resistance. En: H.G. Jones, T.J. Flowers y M.B. Jones (eds.). *Plants Under Stress*. Society for Exp. Biol. Seminar series 39. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Blum, A. 1996. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. pp. 57-70. En: E. Belhassen (ed.). *Drought Tolerance in Higher Plants. Genetical, physiological and molecular biological analysis*. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands.
- Boyer, J.S., Armond, P.A. y Sharp, R.E. 1987. Light stress and leaf water relations. pp. 111-122. En: D.J. Kyle, C.D. Osmond y C.J. Arntzen (eds.). *Photoinhibition, Topics in Photosynthesis*. Elsevier, Amsterdam.
- Bradford, K.J. y Hsiao, T.C. 1982. Physiological response to moderate water stress. pp. 263-324. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). *Physiological Plant Ecology II*. vol. 12B. Springer-Verlag, Berlin.

- Braun-Blanquet, J. 1979. Los factores ambientales (sinecología mesológica) Cap III y sinecología etológica Cap IV. En: Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. H. Blume, Madrid.
- Brett, C. y Waldron, K. 1990. Physiology and Biochemistry of Plant Cell Walls. Unwin Hyman Ltd. London, UK.
- Brewer, C.A. y W.K. Smith. 1997. Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. *Plant, Cell and Environment*, 20: 1-11.
- Campbell, G.S. y Norman, J.M. 1990. The description and measurement of plant canopy structure. pp. 1-19. En: G. Russell, B. Marshal y P.G. Jarvis (eds.). *Plant Canopies: their growth, form and function*. Cambridge University Press. Carmbridge, UK.
- Canny, M.J. 1993. The transpiration stream in the leaf apoplast: Water and solutes. *Philosophical Transaction of the Royal Society*. London, B341:87-100.
- Castel, J.R. y Fereres, E. 1982. Responses of young almond trees to two drought periods in the field. *Journal of Horticultural Science*, 57 (2): 562-569.
- Ceccarelli, S. y Grando, S. 1996. Drought as a challenge for the plant breeder. *Plant Growth Regulation*, 20: 149-155.
- Chaves M.M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42: 1-16.
- Chaves M.M. y Pereira, J.S. 1992. Water stress, CO₂ and climate change. *Journal of Experimental Botany*, 43: 1131-1139.
- Clark, J.A. y Levitt, J. 1956. The basis of drought resistance in the soybean plant. *Physiologia Plantarum*, 9: 598-606.
- Cochard, H. y Tyree, M.T. 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel size, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiology* 6: 393-407.
- Cochard, H., Bréda, N., Granier, A. y Aussenac, G. 1992b. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.). *Annal of Sciences Forestiers*, 49:225-233.
- Cochard, H., Cruziat, P. y Tyree, M.T. 1992a. Use of positive pressures to establish vulnerability curves. Further support for the air-seeding hypothesis

- and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiology*, 100 (1): 205-209.
- Cornic, G., Le Gouallec, J.L., Briantais, J.M. y Hodges, M. 1989. Effect of dehydration and high light on photosynthesis of two C₃ plants (*Phaseolus vulgaris* L. and *Elatostema repens* (Lour.) Hall f.). *Planta*, 177:84-90.
- Crombie, D.S., Hipkins, M.F. y Milburn, J.A. 1985a. Gas penetration of pit membranes in the xylem of *Rhododendron* as the cause of acoustically detectable sap cavitation. *Australian Journal of Plant Physiology*, 12: 445-453
- Crombie, D.S., Milburn, J.A. y Hipkins, M.F. 1985b. Maximum sustainable xylem sap tensions in *rhododendron* and other species. *Planta*, 163: 27-33
- Cutler, D.F., Alvin, K.L. y Price, C.E. 1982. *The Plant Cuticle*. Academic Press, London.
- de Herralde, F., Biel, C., Batlle, I. y Savé, R. 1998a. Seasonal changes in leaf water losses in eight almond cultivars. *Nucis*, 7: 14-17.
- de Herralde, F., Biel, C., Cohen, M., Batlle, I. y Savé, R. 1997b. Vulnerability curves to embolism and drought resistance in two almond cultivars. *Nucis*, 6: 12-14.
- de Herralde, F., Biel, C., Cohen, M., Batlle, I., Savé, R. 1997a. Conductividad hidráulica y resistencia a la sequía en variedades cultivadas de almendro. Abstract book from XII Reunión Nacional de la Sociedad Española de Fisiología Vegetal y V Congreso Hispano-Luso de Fisiología Vegetal. I.S.B.N.: 84-89802-12-2. pp: 119-120.
- de Herralde, F., Biel, C., Savé, R., Morales, M.A., Torrecillas, A., Alarcón, J.J. y Sánchez-Blanco, M.J. 1998b. Effect of water and salt stress on the growth, gas exchange and water relations in *Argyranthemum coropifolium* plants. *Plant Science*, 139: 9-17.
- DeJong, T.M. 1983. CO₂ assimilation characteristics of five *Prunus* tree fruit species. *Journal of American Society of Horticultural Science*, 108: 303-307.
- DeJong, T.M. 1986. A whole plant approach to photosynthetic efficiency in tree crops. pp. 18-22. En: A.N. Lakso, y F. Lenz (eds.). *Regulation of Photosynthesis in Fruit Trees*. Symp. Proc. Publ., NY State Agr. Exp. Sta., Geneva, NY, U.S.A.

- De Jong, T.M. 1996. Photosynthesis and respiration. pp: 103-106. In Almond. Production manual. Micke, W.C. (ed.) Publication 3364. University of California. Division of Agriculture and Natural Resources. Oakland (CA) USA.
- Dixon, H.H. 1914. Transpiration and the Ascent of Sap in Plants. McMillan, London.
- Dixon, H.H. y Joly, J. 1895. On the ascent of sap. Royal Society (London). Philosophical Transactions, B 186:563-576.
- Dixon, M.A., Grace, J. y Tyree, M.T. 1984. Concurrent measurements of stem density, leaf and stem water potential, stomatal conductance, and cavitation on a sapling of *Thuja occidentalis* L. Plant, Cell and Environment, 7: 615-618.
- Dubé, P.A., Stevenson, K.R., Thurtell, G.W. y Hunter, R.B. 1975. Effects of water stress on leaf respiration, transpiration rates in the dark, and cuticular resistance to water vapor diffusion of two corn inbreds. Canadian Journal of Plant Science, 55:565-572.
- Egea, J. 1989. Necesidades de frío en frutales de hoja caduca. Estado de la cuestión. Fruticultura Profesional, 24: 19-25.
- Egea, J. 1995. El ciclo anual en frutales de zona templada. Factores de fructificación. Fruticultura profesional, 73:34-39
- Egea, J., García, J.E. y Dicenta, F. 1995. Almond breeding for resistance to environmental stresses. Nucis, 3:2-3.
- Elheringer, J.R. y Werk, K.S. 1986. Modifications of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. pp. 57-81. En: T.J. Givnish (ed.). On the Economy of Plant Form and Function. Cambridge University Press, London.
- Elheringer, J.R., Hall, A.E. y Farquhar, G.D. (eds.). 1993. Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations. Academic Press, Inc., San Diego.
- El-Sharkawi, H.M. y El-Monayeri, M. 1976. Response of olive and almond orchard to partial irrigation under dry-farming practices in semi-arid regions. III Plant-soil water relations in almond during the growing season. Plant and Soil, 44: 113-128.

- Esteban, R.M. 1982. Composición química y calidad de semillas de diferentes cultivares de *Prunus amygdalus*, Batsch. Tesis Doctoral Universidad Autónoma de Madrid, 377 p.
- Evreinoff, V.A. 1952. Quelques observations biologiques sur l'amandier. Rev. Int. Bot. Appl., 359: 442-459.
- Ewers, F.W. y Fisher, J.B. 1989. Variation in vessel length and diameter in stems of six tropical trees and lianas. American Journal of Botany, 76: 1452-1459.
- FAO. 1993. Las políticas de recursos hídricos y la agricultura. pp 230-297. En: FAO (ed.). El estado Mundial de la Agricultura y la Alimentación.. FAO, Roma, Italia.
- Farquhar, G.D. y Sharkey, T.D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 33: 317-345.
- Farquhar, G.D. y Richards, R.A. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. Australian Journal of Plant Physiology, 11: 539-552.
- Farquhar, G.D., O'Leary, M.H. y Berry, J.A. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. Australian Journal of Plant Physiology, 9:121-137.
- Farquhar, G.D., Elhinger, J.R. y Hubick, K.T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 40: 503-537.
- Faust, M. 1986. Research priorities for horticultural science. HortScience, 21(6): 1475-1480.
- Febrero, A., Fernández, S., Molina-Cano, J.L. y Araus, J.L. 1998. Yield, carbon isotope discrimination, canopy reflectance and cuticular conductance of barley isolines of differing glaucousness. Journal of Experimental Botany, 49(326):1575-1581.
- Fisher, J.B. 1986. Branching patterns and angles in trees. pp. 493-524. En: T.J. Givnish (ed.). On the economy of plant form and function. Cambridge University Press. New York.
- Flore, J.A. y Lakso, A.N. 1989. Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops. Horticultural Review, 11: 111.

- Fry, S.C. 1989. The structure and function of xyloglucan. *Journal of Experimental Botany*, 40:1-11.
- García, J.E. 1978. Biología flora en variedades cultivadas de *Prunus amigdalus* Batsch. Tesis Doctoral. Editada por CEBAS Murcia, 300 pp.
- García, J.E., Dicenta, F., Egea, J. Y Berenguer, T. 1996. Programam de mejora del almendro del CEBAS (CSIC-Murcia). *Fruticultura Profesional*, 81: 64-70.
- Gevaudant, F. 1995. Etude de la vulnerabilite a l'embolie estivale du noyer et du pecher. Maîtrise de Biologie Cellulaire et Physiologie. Universite Blaise Pascal (Clermont II).
- Gibon, Y., Bessieres, M.A. y Larher, F. 1997. Is glycine betaine a non-compatible solute in higher plants that do not accumulate it?. *Plant, Cell and Environment*, 20:329-340.
- Gibson, A.C. 1996. Structure-Function Relations of Warm Desert Plants. Adaptations of desert organisms. Springer-Verlag Berlin.
- Girona, J. 1992. Estrategias de riego deficitario en el cultivo del almendro. *Fruticultura Profesional*, 47: 38-45.
- Girona, J. 1998. Necesidades hídricas en el cultivo del olivo: nuevas estrategias para el uso racional del agua en plantaciones tradicionales e intensivas. *Phytoma España*, 102: 66-72.
- Girona, J. y Marsal, J. 1995. Estrategias de riego deficitario controlado en almendro. pp. 97-118. En *Riego Deficitario Controlado*. (I.S.B.N.: 84-7114-590-1 Cuadernos Value. Mundi Prensa. España.
- Girona, J., Mata, M., Marsal, J., Miravete, C. 1994. Efectos acumulados de 3 años de un riego deficitario controlado en almendro (*Prunus dulcis* L.). XII Jornadas Técnicas sobre riegos. Pamplona.
- Gispert, J.R. y Garcia, J.A. 1997. L'olivera i l'ametller en regadiu. Sèrie 1. Maneig del reg. *DARP, Fulls d'Informació Tècnica*, núm. 1/1: 1-12.
- Goering, H.K. y Va Soest, E.J. 1970. Forage fiber analysis. *Agricultural Handbook* 379. Agricultural Research Service. USDA.
- Goldhamer, D.A. 1996. Irrigation scheduling. pp. 171-178. En: W.C. Micke (ed.) *Almond. Production manual*. Publication 3364. University of California. Division of Agriculture and Natural Resources. Oakland (CA) U.S.A.

- Goldhamer, D.A. y Shackel, K. 1990. Irrigation cutoff and drought irrigation strategy effects on almond. 2nd year results. 18th Annual Almond Research Conference December 1990. Fresno. California.
- Gradziel, T.M. y Kester, D.E. 1996. Genetic improvements. pp. 70-75. En: W.C. Micke (ed.). Almond production manual. University of California. Division of Agriculture and Natural Resources. Publication 3364.
- Grasselly, C. 1972. L'amandier: caractères morphologiques et physiologiques des variétés, modalité de leurs transmissions chez les hybrides de la première génération. Tesis Doctoral Universidad de Bordeaux, 156 pp.
- Grasselly, C. y Duval, H. (eds.) 1997. L'amandier. Centre technique interprofessionnel des fruits et légumes (Ctifl). 167 pp.
- Grossman, Y.L. y DeJong, T.M. 1994. PEACH: A simulation model of reproductive and vegetative growth in peach trees. *Tree Physiology*, 14: 329-345.
- Hall, D.O. y Rao, K.K. 1994. Photosynthesis. Cambridge University Press, New York.
- Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhàr-Nordenkampf, H.R., Leegood, R.C. y Long, S.P. (eds). 1993. Photosynthesis and Production in a Changing Environment. a Field and Laboratory Manual. Chapman and Hall. London. UK.
- Hammel, H.T. 1967. Freezing of xylem sap without cavitation. *Plant Physiology*, 42:55-66.
- Hargrave, K.R., Kolb, K.J., Ewers, F.W. y Davis, S.D. 1994. Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* (Labiatae). *New Phytologist*, 126:695-705.
- Hayasi, T., Wong, Y.S. y Maclachlan, G. 1984. Pea xyloglucan and cellulose. II. Hydrolysis by pea endo-1,4- β -glucanases. *Plant Physiology*, 75: 605-610.
- Jarbeau, J.A., Ewers, F.W. y Davis, S.D. 1995. The mechanism of water-stress-induced embolism in two species of chaparral shrubs. *Plant, Cell and Environment*, 18: 189-196
- Jarvis, P.G. 1985. Transpiration and assimilation of tree and agricultural crops: the omega factor. pp. 460-480. En: M.G.R. Cannell y J.E. Jackson (eds.). *Attributes of trees as Crop Plants*. Institute of Terrestrial Ecology. Huntingdon, UK.
- Jones, H.G. 1983. *Plants and Microclimate*. Cambridge University Press.

- Jones, H.G. y Peña, J. 1986. Relationships between water stress and ultrasound emission in apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Journal of Experimental Botany*, 37(181): 1245-1254.
- Jones, H.G. y Sutherland, R.A. 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment*, 14 (6): 607-612.
- Jones, M.M. y Turner, N.C. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiology*, 61:122-126.
- Joobeur, T, Viruel, M.A., de Vicente, M.C., Jáuregui, B., Ballester, J., Dettori, M.T., Verde, I., Truco, M.J., Messeguer, R., Batlle, I., Quarta, R., Dirlewanger, E. y Arús, P. 1998. Construction of a saturated linkage map for *Prunus* using an almond x peach F₂ progeny. *Theor Appl Genet* 97: 1034-1041. (en prensa).
- Joobeur, T. 1998. Construcción de un mapa de marcadores moleculares y análisis genético de caracteres agronómicos en *Prunus*. Tesis Doctoral. Universidad de Lleida, ETSIA, 161 pp.
- Keeling, C.D. y Whorf, T.P. 1992. Atmospheric CO₂ -modern record. pp. 14-17. En: T.A. Boden, R.J. Sepanski y F.W. Stoss (eds.). *Trends 91: A compendium of data on global change-highlights*. ORNL/CDIAC-049. Oak Ridge, USA: Carbon Dioxide Information Analysis Center.
- Kester, D.E. y Asay, R. 1977. Almonds. pp. 387-419. En: *Advances in Fruit Breeding*. Purdue University Press.
- Kolb, K.J., Sperry, J.S. y Lamont, B.B. 1996. A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *Journal of Experimental Botany*, 47: 1805-1810.
- Körner, Ch., 1995. Leaf Diffusive conductances in the major vegetation types of the globe. pp. 463-490. En: E.-D. Schulze y M.M. Caldwell (eds.). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Kozlowski, T.T., Kramer, P.J. y Pallardy, S.G. (eds.) 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Physiological Ecology Series. Academic Press Inc. San Diego, CA, U.S.A.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology*. Chapter 11: Similarity coefficients and cluster analysis. Benjamin/Cummings, California. 620 pp.

- Lakso, A.N. 1994. Apple. pp. 4-42. En: B. Schaffery y P.C. Andersen (eds.). Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops. Volume I: Temperate Crops. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Langan, S.J., Ewers, F.W. y Davis, S.D. 1997. Xylem dysfunction caused by water stress and freezing in two species of co-occurring chaparral shrubs. *Plant, Cell and Environment*, 20: 425-437.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. 3rd ed. Springer-Verlag.
- Lawlor, D.W. 1995. The effects of water deficit on photosynthesis. pp. 129-160. En: N. Smirnoff (ed.). *Environment and Plant Metabolism. Flexibility and acclimation*. Environmental plant biology series. Blackwell scientific Publishers, Oxford, UK.
- Le Roux, X., Grand, S., Dreyer, E. y Daudet, F.-A. 1999. Parameterization and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia*) trees and seedlings. *Tree Physiology*, 19: 481-492.
- Levit, J. 1958 Frost, drought and heat resistance. *Protoplasmatologia*, 6, 87 pp.
- Levitt, J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses. Water, radiation, salt and other stresses*. Physiological Ecology series. Academic Press. New York.
- Lo Gullo, M.A, Salleo, S., Piaceri, E.C. y Rosso, R. 1995. Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of *Quercus cerris*. *Plant, Cell and Environment*, 18: 661-669.
- Lo Gullo, M.A. y Salleo, S. 1991 Three different methods for measuring xylem cavitation and embolism: a comparison. *Annals of Botany*, 67 417-424
- Lo Gullo, M.A. y Salleo, S. 1992. Water storage in the wood and xylem cavitation in 1-year-old twigs of *Populus deltoides* Bartr. *Plant, Cell and Environment*, 15: 431-438.
- Lo Gullo, M.A. y Salleo, S. 1993. Different vulnerabilities of *Quercus ilex* L. to freeze- and summer drought-induced xylem embolism: an ecological interpretation. *Plant, Cell and Environment*, 16: 511-519.
- Long, S.P. y Hällgren, J-E. 1993. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. pp: 129-167. En: D.O. Hall, J.M.O. Scurlock, H.R. Bolhàr-Nordenkampf, R.C. Leegood y S.P. Long (eds.). *Photosynthesis and*

- Production in a Changing Environment. A field and laboratory manual. Chapman and Hall, London, U.K.
- Loomis, R.S. y Gerakis, P.A. 1975. Productivity of agricultural ecosystems. pp. 145-172. En: J.P. Cooper (ed.). Photosynthesis and Productivity in Different Environments. Cambridge University Press, London.
- López-Ritas, J. 1972. El almendro y su cultivo. Ministerio de Agricultura, 313 pp.
- Loveless, A.R. 1962. Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly. *Annals of Botany*, 26: 551-561.
- Margaris, N.S. y H.A. Mooney. 1981. Components of productivity of Mediterranean climate regions. Basic and applied aspects. Junk, The Hague, The Netherlands.
- Marsal, J. 1996. Water stress measurements in fruit trees under different regulated deficit irrigation regimes. Tesis Doctoral. Universidad de Lleida, ETSEA.
- Marsal, J., Girona, J., Mata, M. y Miravete, C. 1994. Efectos de un riego deficitario controlado sobre la capacidad fotosintética del almendro (*Prunus dulcis* L.). pp. 187-194. XII Jornadas Técnicas sobre riegos. Pamplona.
- Martin J.T. y Juniper, B.E. 1970. The Cuticles of Plants. Edward Arnold. London.
- Matos, M.C., Matos, A.A., Mantas, A., Cordeiro, V. y Vieira da Silva, J.B. 1997. Photosynthesis and water relations of almond tree cultivars grafted on two rootstocks. *Photosynthetica*, 34(2): 249-256.
- Meidner, H. y Mansfield, T.A. 1968. Physiology of Stomata. 179 p. McGraw-Hill, London.
- Milburn, J.A. 1966. The conduction of sap. I. Water conduction and cavitation in water stressed leaves. *Planta*, 65:34-42.
- Milburn, J.A. 1973a. Cavitation in *Ricinus* by acoustic detection: induction in excised leaves by various factors. *Planta*, 110: 253-265.
- Milburn, J.A. 1973b. Cavitation studies on whole *Ricinus* plants by acoustic detection. *Planta*, 112: 333-342.
- Milburn, J.A. 1993. Cavitation. A review: past, present and future. Pp. 14-26. En: M. Borghetti, J. Grace y A. Raschi (eds.) Water Transport in Plants Under

- Climatic Stress. Proceeding of Int Workshop in Firenze (Italy). Cambridge University Press.
- Milburn, J.A. y Crombie, D.S. 1984 Sounds made by plants. Bulletin of Australian Acoustic Society, 12: 15-19.
- Milburn, J.A. y Johnson R.P.C. 1966. The conduction of sap II. Detection of vibrations produced by sap cavitation in *Ricinus* xylem. Planta, 69: 43-52.
- Milburn, J.A. y McLaughlin, M.E. 1974 Studies of cavitation in isolated vascular bundles and whole leaves of *Plantago major* L. New Phytologist 73: 861-871.
- Mitrakos, K. 1980. A theory for mediterranean plant-life. Oecol. Plant., 1 (15) 3: 245-252.
- Monje, O.A. y Bugbee, B. 1992. Inherent limitations of nondestructive chlorophyll meters: a comparison of two types of meters. HortScience, 27: 69-71.
- Monteith, J.L. 1973. Principles of environmental physics. Arnold. London, UK.
- Mooney, H.A., Winner, W.E. y Pell, E.J. 1991. Response of Plants to Multiple Stresses. Academic Press, California, USA.
- Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Annual Review of Plant Physiology, 35: 299-319
- Morgan, J.M. 1992. Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. Australian Journal of Plant Physiology, 19:67-76.
- Neufeld, H.S., Grantz, D.A., Meinzer, F.C., Goldstein, G., Crisosto, G.M. y Crisosto, C. 1992. Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. Plant Physiology, 100:1020-1028.
- Nobel, P.S. 1991. Physicochemical and environmental plant physiology. Academic Press. San Diego.
- Nolte, K.D., Hanson, A.D. y Gage, D.A. 1997. Proline accumulation and methylation to prolina betaine in citrus: implications for genetic engineering of stress resistance. Journal of American Society of Horticultural Science, 122(1):8-13.
- Oertli, J.J. 1971. The stability of water under tension in the xylem. Zeitschrift fur Pflanzenphysiologie, 65:195-209.

- Passioura, J.B. 1982. Water in the soil-plant-atmosphere continuum. pp. 5-33. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). Physiological Plant Ecology II, Water relations and carbon assimilation. Encyclopedia of Plant Physiology, New series vol. 12B. Springer-Verlag, Berlin.
- Passioura, J.B. 1996. Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation*, 20: 79-83.
- Pearcy, R. W. y Sims, D.A. 1994. Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. pp. 145-174. En: M.M. Caldwell y R.W. Pearcy (eds.) Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Ecophysiological processes above- and belowground. Academic Press, San Diego.
- Peña, J. y Grace, J. 1986. Water relations and ultrasound emissions of *Pinus sylvestris* L. before, during and after a period of water stress. *New Phytologist*, 103: 515-524
- Peñuelas, J., Biel, C. y Estiarte, M. 1993. Changes in biomass, chlorophyll content and gas exchange of beans and peppers under nitrogen and water stress. *Photosynthetica*, 29(4): 535-542.
- Peñuelas, J., Savé, R., Marfà, O. y Serrano, L. 1992. Remotely measured canopy temperature of greenhouse strawberries as indicator of water status and yields under mild and very mild water stress conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 58: 63-77.
- Pereira, J.S. y Chaves, M.W. 1993. Plant water deficits in Mediterranean ecosystems. pp. 237-25. En: J.A.C. Smith y H. Griffiths (eds.). Water deficits: plant responses from cell to community. Environmental plant biology series. BIOS Scientific Publishers, Lancaster, UK.
- Pickard, W.F. 1981. The ascent of sap in plants. *Progress Biophysical Molecular Biology*, 37:181-229.
- Planes Martínez, J. 1994. Relaciones agua-planta del almendro (*Amygdalus communis* L.) en condiciones hídricas adversas. Tesis Doctoral de la Universidad de Murcia.
- Prasad, M.N.V. (ed). 1997. Plant Ecophysiology. John Wiley & Sons Inc. New York. U.S.A.

- Rebour, H. 1971. Frutales Mediterráneos. Mundi-Prensa, Madrid.
- Renner, O. 1915. Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jb Wiss Bot., 56:617-667.
- Ritman, K.T. y Milburn, J.A. 1988. Acoustic emissions from plants: ultrasonic and audible compared. Journal of Experimental Botany, 39: 1237-1248
- Ritman, K.T. y Milburn, J.A. 1990. The acoustic detection of cavitation in fern sporangia. Ibid, 41:1157-1160.
- Ritman, K.T. y Milburn, J.A. 1991. Monitoring of ultrasonic and audible emissions from plants with or without vessels. Journal of Experimental Botany 42: 123-130.
- Robichaux, R.H., Holsinger, K.E. y Morse, S.R. 1986. Turgor maintenance in *Hawaiian Dubautia* species: the role of variation in tissue osmotic and elastic properties, pp. 353-380. En: T.T. Givnish (ed.) On the Economy of Plant Form and Function. Cambridge Univ. Press. Cambridge, U.K.
- Ruiz-Sánchez, M.C. 1988. Bases fisiológicas del cultivo del almendro (*Amigdalus communis L.*) en riego localizado. Tesis Doctoral de la Universidad de Murcia.
- Rundel, P.W., 1998. Landscape disturbance in Mediterranean-type ecosystems: an overview. Pp. 3-22. En: P.W: Rundel, G. Montenegro y F.M. Jaksic (eds.) Landscape Disturbance and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems. Ecological Studies 136. Springer-Verlag, Berlin.
- Salisbury, F.B. y Ross, C.W. 1985. Plant Physiology. Wadsworth Inc. Belmont, CA, U.S.A.
- Salleo, S. y Lo Gullo, M.A. 1989. Different aspects of cavitation resistance in *Ceratonia siliqua*, a drought-avoiding Mediterranean tree. Annals of Botany, 64: 325-336.
- Salleo, S., Hinckley, T.M., Kikuta, S.B., Lo Gullo, M.A., Weilgony, P., Yoon, T.M. y Richter, H. 1992. A method for inducing xylem emboli *in situ*: experiments with a field grown tree. Plant, Cell and Environment, 15: 491-497
- Salleo, S., Lo Gullo, M.A. 1986. Xylem cavitation in nodes and internodes of whole *Chorisia insignis* H.B. et k. plants subjected to water stress: relations between xylem conduit size and cavitation. Annals of Botany, 58: 431-441.
- Salleo, S., Nardini, A. y Lo Gullo, M.A. 1997. Is sclerophylly of Mediterranean evergreens an adaptation to drought?. New Phytologist, 135, 603-612.

- Sánchez-Blanco, M.J., Ruíz-Sánchez, M.C., Planes, J. y Torrecillas, A. 1991. Water relations of two almond cultivars under anomalous rainfall in non-irrigated culture. *Journal of Horticultural Science*, 64(6): 667-671.
- Sanford, A.P. y Grace, J. 1985. The measurement and interpretation of ultrasound from woody stems. *Journal of Experimental Botany* 36: 298-311.
- Savé, R. y Serrano, L. 1986. Some physiological and growth responses of kiwi fruit (*Actinidia chinensis*) to flooding. *Physiology Plant*. 66: 75-78.
- Savé, R., Alegre, H., Pery, M. y Terradas, J. 1993. Ecophysiology of after-fire resprouts of *Arbutus unedo* L. *Orsis* 8: 107-119.
- Savé, R., Castell, C. y Terradas, J. 1999. Gas exchange and water relations. An ecophysiological approach to plant response to environment. In: *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forest*. Ecological series. Springer Verlag. Heidelberg, Germany.
- Savé, R., Olivella, C., Biel, C., Adillón, J. y Rabella, R. 1994. Seasonal patterns of water relationships, photosynthetic pigments and morphology of *Actinidia deliciosa* plants of the Hayward and Tomuri cultivars. *Agronomie*, 2: 121-126.
- Savé, R., Biel, C. y de Herralde, F. 2000. Leaf pubescence, water relations and chlorophyll fluorescence in two subspecies of *Lotus creticus* L. *Biologia Plantarum*, (en prensa).
- Scholander, P., Hammel, H., Bradstreet, E y Hemmingsen, E. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*. 148: 339-345.
- Schonfeld, M.A, Johnson, R.C., Carver, B.F. y Mornhinweg, D.W. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science*, 28: 526-531.
- Schreiber, L y Riederer, M. 1996. Ecophysiology of cuticular transpiration: comparative investigation of cuticular water permeability of plant species from different habitats. *Oecologia*, 107: 426-432.
- Scurlock, J.M.O., Long, S.P., Hall, D. O. y Coombs, J. 1985. Introduction. pp: xxi-xxiv En: J. Coombs, D. O. Hall, S.P. Long, y J.M.O. Scurlock (eds.) *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Pergamon Press. Oxford, U.K.
- Shackel, K.A. 1996. *Physiological Aspects of Water Use*. Almond production manual. Univ. of California. Publication 3364: 113-115.

- Siau, J.F. 1984. Transport Processes in Wood. Springer-Verlag, New York.
- Sinoquet, H., Le Roux X, Adam B, Améglio T. y Daudet, F.A. 1999. RATP, a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. Agricultural and Forest Meteorology (submitted).
- Skoss, J.D. 1955. Structure and composition of plant cuticle in relation to environmental factors and permeability. Bot. Gaz, 117: 55-72.
- Slavick, B. 1958. The influence of water deficit on transpiration. Physiologia Plantarum, 11: 524-536.
- Sperry, J.S. 1985. Xylem embolism in the palm *Rhapis excelsa*. International Association of Wood Anatomists Bull New Sr, 6:283-292.
- Sperry, J.S. 1986. Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm *Rhapis excelsa*. Plant Physiology, 80:581-587.
- Sperry, J.S. 1995. Limitations on stem water transport and their consequences. pp. 105-124. En: B.L. Gartner (ed.). Plant Stems: Physiology and Functional Morphology. Physiological Ecology Series. Academic Press. San Diego.
- Sperry, J.S. y Pockman, W.T. 1993. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. Plant, Cell and Environment, 16: 279-287.
- Sperry, J.S. y Saliendra, N.Z. 1994. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. Plant, Cell and Environment, 17: 1233-1241.
- Sperry, J.S. y Sullivan, E.M. 1992. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. Plant Physiology, 100: 605-613.
- Sperry, J.S. y Tyree, M.T. 1990. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. Plant Physiology, 88:591-587.
- Sperry, J.S. y Tyree, M.T. 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. Plant, Cell and Environment 13: 427-436
- Sperry, J.S., Donnelly, J.R. y Tyree, M.T. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. Plant, Cell and Environment, 11: 35-40.

- Sperry, J.S., Nichols, K.L., Sullivan, J.E.M. y Eastlack, S.E. 1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology*, 75:1736-1752.
- Strasburger, E. 1990. Tratado de botánica. 7ª edición española. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.
- Terradas, J. y Savé, R. 1992. The influence of summer and winter stress and water relationships on the distribution of *Quercus ilex* L. *Vegetatio*, 99-100: 137-145.
- Tognetti, R., Longobucco, A. y Raschi, A. Vulnerability of xylem to embolism in relation to plant hydraulic resistance in *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* co-occurring in a Mediterranean coppice stand in central Italy. *New Phytologist*, 139: 437-447.
- Tombesi, A., DeJong, T.M. y Ryugo, K. 1983. Net CO₂ assimilation and characteristics of walnut leaves under field and laboratory conditions. *Journal of American Society of Horticultural Science*, 108: 558.
- Torrecillas, A., Alarcón, J.J., Domingo, R., Planes, J. y Sánchez-Blanco, M.J. 1996. Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. *Plant Science*, 118: 135-143.
- Torrecillas, A., Ruiz-Sánchez, M.C. y Sánchez-Blanco, M.J., 1991. Estrategias de Riego para zonas áridas. Riego Deficitario Controlado (RDC). pp.135-140. II Congreso Nacional de Fertirrigación. Ed. FIAPA. Almería..
- Torrecillas, A., Ruiz-Sánchez, M.C., León, A. y García A.L. 1988b. Stomatal response to leaf water potential in almond trees under drip irrigated and non irrigated conditions. *Plant and Soil*, 112: 151-153.
- Torrecillas, A., Ruíz-Sánchez, M.C., León, A., del Amor, F. 1989. The response of young almond trees to different drip-irrigated conditions. Development and yield. *Journal of Horticultural Science*, 64(1): 1-7.
- Turner, I.M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*, 8: 669-675.
- Turner, N.C., 1986. Adaptation to water deficits: a changing in perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13: 175-190.

- Turner, N.C. y Jones, 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. pp. 87-103. En: N.C. Turner y P.J. Kramer. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Turner, N.C., Schulze, E.-D. y Gollan, T. 1984. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia*, 63: 338-342.
- Tyree, M.T. 1993. Theory of vessel length determination: the problem of nonrandom vessel length. *Canadian Journal of Botany*, 71: 297-302.
- Tyree, M.T. y Dixon, M.A. 1983. Cavitation events in *Thuja occidentalis* L.? Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured. *Plant Physiology*, 72: 1094-1099.
- Tyree, M.T. y Cochard, H. 1996. Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. *Annales des Sciences Forestieres*, 53: 173-180.
- Tyree, M.T. y Dixon, M.A. 1986. Water stress-induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiologia Plantarum*, 66: 397-405.
- Tyree, M.T. y Ewers, F.W. 1991. The hydraulic architecture of tree and other woody plants. *New Phytologist*, 119: 345-360
- Tyree, M.T. y Richter, H. 1981. Alternative methods of analysis of water potential isotherms: some cautions and clarifications. I. The impact of non ideality and some experimental errors. *Journal of Experimental Botany*, 52: 643-653.
- Tyree, M.T. y Sperry, J.S. 1989. Vulnerability of xylem cavitation to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Biology and Molecular Biology*, 40: 19-38
- Tyree, M.T., Cochard, H., Cruiziat, P., Sinclair, B. y Ameglio, T. 1993. Drought-induced leaf shedding in walnut - Evidence for vulnerability segmentation. *Plant, Cell and Environment*, 16(7): 879-882.
- Tyree, M.T., Davis, S.D. y Cochard, H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a trade-off of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction?. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 15(4): 335-360.
- Tyree, M.T., Dixon, M.A., Tyree, W.L. y Johnson, R. 1984. Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood of cedar and hemlock: an examination of three hypotheses concerning cavitation. *Plant Physiology*, 75: 988-992.

- Tyree, M.T., Fiscus, S.D., Wullschleger, M.A. y Dixon, M.A. 1986 Detection of xylem cavitation in corn under field conditions. *Plant Physiology*, 82:597-599.
- Tyree, M.T., Patiño, S., Bennink, J., Alexander, J. 1995. Dynamic measurements of root hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. *Journal of Experimental Botany*, 46:283-294.
- Tyree, M.T., Yang, S., Cruziat, P. y Sinclair, B. 1994 novel methods of measuring hydraulic conductivity of tree root systems and interpretation using AMAIZED: a maize-root dynamic model for water and solute transport. *Plant Physiology*, 104:189-199.
- Van den Honert, T.H. 1948. Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society*, 3:146-153.
- Vargas F. J. y Romero M. A. 1993. Variedades de almendro: elección y mejora. *Hortofruticultura*, IV (12):58-63.
- Vargas, F.J. 1990. Nuts in Spain: Almond, Hazelnut, Walnut and Pistachio. FAO "Expert Consultation on the Promotion of Nut Production in Europe and Near East Region". Yalova (Turquía). En: *Nut Production and Industry in Europe, Near East and North Africa*. Edit. FAO., REUR Technical Series 13: 255-280.
- Vargas, F.J. , Romero, M.A. y Vila, J. 1981. Information sur le programme d'amélioration de l'amandier par croisements de variétés de la Diputación de Tarragona (Espagne). *IAMZ Options Méditerranéennes*, 1:43-48.
- Vargas, F.J. y Romero, M.A. 1988. Mejora de variedades de almendro en Cataluña. III Congreso de la SECH, Canarias, vol. 1: 139-144.
- Vargas, F.J., Romero, M.A., Clavé, J. y Batlle, I. 1997. Early selection in almond breeding. *Nucis*, 6: 9-12.
- Vavilov, N.I. 1930. Wild progenitors of the fruit tree of Turkestan and the Caucasus and the problems of the origin of fruit trees. Hort. Congress, London.
- Walter, H. 1976. Vegetació i climes del món. Departament de Botànica. Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. ISBN. 84-600-6945-1.
- Wang, J., Ives, N.E. y Lechowicz, M.J. 1992. The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Functional Ecology*, 6: 469-475.

Bibliografía

- Wood, B.W. 1996. Canopy morphology of pecan cultivars. *HortScience*, 31(1): 193-142.
- Yang, S. y Tyree, M.H. 1992. A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. *Plant Cell and Environment*, 15:633-643.
- Yang, S. y Tyree, M.H. 1994. Hydraulic architecture of *Acer saccharum* and *A. rubrum* comparison of branches to whole trees and the contribution of leaves to hydraulic resistance. *Journal of Experimental Botany*, 45: 179-186.
- Zimmermann, M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin. Germany.
- Zimmermann, M.H. y Milburn, J.A. 1982. Transport and storage of water. pp. 135-151. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). *Physiological Plant Ecology II, Water relations and carbon assimilation. Encyclopedia of Plant Physiology, New series vol. 12B.* Springer-Verlag, Berlin.
- Zimmermann, M.H. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany*, 56:2286-2295.
- Zimmermann, M.H. y Jeje, A.A. 1981. Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. *Canadian Journal of Botany*, 59:1882-1892.