

**Estabilidad productiva y plasticidad fenotípica de *Populus* spp. en relación con el contenido de agua y sales en el suelo en el Delta del Paraná, Argentina**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,  
Área Ciencias Agropecuarias*

**Javier Alejandro Alvarez**

Ingeniero Forestal - Universidad Nacional de La Plata - 2006

Lugar de trabajo: Estación Experimental Agropecuaria Delta del Paraná,  
Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano  
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



## COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

**Javier Enrique Gyenge**

Lic.en Cs. Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Biología (Universidad Nacional del Comahue)

Co-director

**Tomás M. Schlichter**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Forestales (Universidad Georg-August)

Consejero de Estudios

**Corina Graciano**

Ingeniera Forestal (Universidad Nacional de La Plata)

Doctora en Ciencias Naturales (Universidad de La Plata)

## JURADO DE TESIS

JURADO

**Javier Guido Puntieri**

Licenciado en Biología (Universidad Nacional del Comahue)

Doctor en Botánica (Universidad de Oxford)

JURADO

**Guillermo José Martínez Pastur**

Ingeniero Forestal(Universidad Nacional de La Plata)

Doctor en Agronomía (Universidad Nacional del Sur)

JURADO

**Marcelo Daniel Nosetto**

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Entre Ríos)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 13 de JUNIO de 2018

*“A Laura mi compañera de sueños, a Lautaro y Maitén mis motorcitos, a mi gran familia que siempre me acompaña y especialmente - por tener la suerte de transitar la vida “a hombros de un gigante” - se lo dedico a Jorge, mi viejo”*

## AGRADECIMIENTOS

A INTA por apostar a la capacitación y proyección profesional en el marco del desarrollo rural, y a las instituciones de educación pública que pugnan por la igualdad de oportunidades y me permitieron construir este largo camino desde la escuela primaria hasta el doctorado.

A mis directores; a Javier por acompañarme con la misma energía desde el primer día, por comprender mis tiempos (y los de INTA), por transmitirme la pasión y alegría con la que trabaja; a Corina, por estar siempre dispuesta a discutir ideas, resultados o encarar nuevos proyectos y por abrirme las puertas del Instituto de Fisiología Vegetal (INFIVE); a Tomás por haber motivado siempre la capacitación de los integrantes del Programa Forestal y por el apoyo que nos brindó a todo el equipo forestal de la EEA Delta del Paraná.

A los jurados de la tesis por su tiempo y los valiosos aportes realizados para mejorar el alcance y la presentación de este trabajo.

A los isleños, principalmente a los productores forestales que compartieron su experiencia de generaciones en el Delta, acompañaron este trabajo y tuvieron siempre abiertas las tranqueras y las puertas de su casa. Especialmente a la Familia Gomes-Castañaga.

A todos mis colegas y compañeros de campo de la EEA Delta del Paraná que directa o indirectamente colaboraron a lo largo de este trabajo. Especialmente a Silvio Lovera, Ezequiel Fernández Tschieder, Silvia Cortizo, Manuel García Cortes, Darío Ceballos, Silvana Monteverde, Daniel Somma, Sebastián Fernández, Natalia Fracassi y Roberto Pellarín.

A Cristian Segovia, Anita Moretti y Bernardo Ferraris por la dedicación y energía que pusieron en distintas actividades de laboratorio y de campo durante los meses de trabajo que compartimos, y a Silvia Monteoliva por su apoyo desde la cátedra de Xilotecología (FCyF-UNLP). A la gente de INFIVE, a Virginia Luquez, Emilia Rodríguez y Juan José Guiamet.

A mis amigos forestales y a los bahienses por acompañarme y hacer más fácil cualquier camino.

A mis viejos, Mabel y Jorge, y a Vivi por estar siempre, a Gio, Diore, Ruso, Matí, Nora, Mario, Alicia, Gabi, Rita y el resto de la familia que me acompañan en cada proyecto que emprendo.

A Laura por apoyarme en cada etapa del doctorado y en todos los frentes, por largas charlas y veranos dedicados a los ensayos; y por darme al mismo tiempo las alegrías más grandes.

Y finalmente, a los proyectos que financiaron estas actividades en el marco del Programa Forestal de INTA, al grupo de Ecología Forestal de Tandil, al INFIVE y a los Proyectos de Investigación Aplicada (PIA 10034 y 12068) del proyecto BIRF 7520 AR (UCAR-MAGyP).

*Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.*

*Javier Alejandro Alvarez*

## INDICE GENERAL

Contenido	Página
Agradecimientos.....	iv
Índice general .....	vi
Índice de cuadros.....	viii
Índice de figuras .....	xi
Listado de abreviaturas .....	xv
Resumen.....	xvi
Abstract.....	xvii
<b>Capítulo 1. Introducción general y objetivos .....</b>	<b>1</b>
1.1 Introducción .....	2
1.2. Objetivo general.....	7
1.3. Objetivos particulares e hipótesis.....	7
<b>Capítulo 2. Estabilidad productiva de genotipos comerciales de <i>Populus</i> spp. a escala regional en el Delta del Paraná, Argentina.....</b>	<b>9</b>
2.1 Introducción.....	10
2.2. Materiales y métodos.....	13
2.2.1 Red de ensayos distribuidos en la región.....	13
2.2.2. Análisis de estabilidad productiva e interacción genotipo-ambiente.....	14
2.3. Resultados y discusión.....	17
2.4. Conclusiones.....	24
<b>Capítulo 3. Estabilidad productiva a escala de rodal: Efecto de la dinámica hidrológica y las características edáficas sobre el crecimiento de <i>Populus</i> spp. en el Delta del Paraná, Argentina .....</b>	<b>25</b>
3.1. Introducción.....	26
3.2. Materiales y métodos.....	28
3.2.1. Datos climáticos y nivel del río.....	28
3.2.2 Área de estudio y selección de forestaciones.....	28
3.2.3. Crecimiento y dinámica foliar de las forestaciones.....	30
3.2.4. Composición isotópica de la madera ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ).....	31
3.2.5. Muestreo de suelos.....	31
3.2.6. Contenido de humedad en el perfil superior del suelo, fluctuación de la napa freática y nivel de agua en los canales.....	32
3.2.7. Calidad de las distintas fuentes de agua.....	32
3.2.8. Análisis estadístico .....	33
3.3.Resultados.....	33
3.3.1. Caracterización de los períodos de crecimiento (2010-2015).....	33
3.3.2. Crecimiento de las forestaciones de <i>Populus deltoides</i> .....	37
3.3.3. Análisis de la variabilidad ambiental dentro del rodal.....	41
3.4. Discusión.....	48
3.4.1. Crecimiento y dinámica foliar de las forestaciones de <i>Populus deltoides</i> en función del clima y la posición dentro del rodal .....	48
3.4.2. Variabilidad ambiental dentro del rodal: fluctuación de la napa freática, CE del agua y del suelo.....	50
3.4.3. Implicancias para la producción forestal y el manejo del agua.....	52

3.5. Conclusiones.....	53
<b>Capítulo 4. Estrategias ecofisiológicas de aclimatación a estrés desarrolladas por <i>Populus</i> spp. frente a un gradiente de contenido de agua y sales en el suelo .....</b>	<b>55</b>
4.1. Introducción.....	56
4.2. Materiales y métodos.....	58
4.2.1. Descripción de los ensayos.....	58
4.2.2. Determinación de variables morfológicas y fisiológicas.....	61
4.3. Resultados y discusión.....	66
4.3.1. Tolerancia a estrés hídrico y salino en términos de supervivencia y producción de biomasa .....	66
4.3.2. Dinámica foliar y características de las hojas .....	74
4.3.3. Relaciones hídricas y cambios en la anatomía del xilema .....	81
4.3.4. Eficiencia en el uso de los recursos .....	94
4.3.5. Correlación entre la producción y las características morfo-anatómicas y fisiológicas de <i>Populus</i> spp .....	97
4.3.6. Síntesis del comportamiento de los clones de <i>Populus</i> spp. en los ambientes analizados. ....	99
4.3.7. Implicancias desde la perspectiva del manejo forestal y de los programas de mejoramiento genético de <i>Populus</i> spp.....	100
4.4. Conclusiones.....	101
<b>Capítulo 5. Estabilidad productiva y plasticidad fenotípica de <i>Populus</i> spp. a lo largo de un gradiente de contenido de agua y sales en el suelo.....</b>	<b>103</b>
5.1. Introducción.....	104
5.2. Materiales y métodos.....	106
5.2.1. Descripción de los ambientes evaluados.....	106
5.2.2. Asignación de materia seca y variables morfológicas y fisiológicas.....	106
5.2.3. Análisis de estabilidad productiva y plasticidad fenotípica.....	106
5.3. Resultados.....	107
5.3.1. Estabilidad productiva.....	107
5.3.2. Plasticidad fenotípica de las variables morfo-anatómicas, fisiológicas y en la asignación de materia seca entre compartimentos.....	111
5.4. Discusión.....	115
5.5. Conclusiones.....	117
<b>Capítulo 6. Discusión general y consideraciones finales.....</b>	<b>118</b>
6.1. Discusión general .....	119
6.2. Contraste de hipótesis.....	122
6.3. Principales aportes de la tesis.....	124
6.4. Implicancias desde la perspectiva del manejo forestal y la gestión ambiental.....	125
6.5. Nuevos interrogantes que guiarán las futuras líneas de investigación.....	127
<b>Bibliografía.....</b>	<b>129</b>
<b>Apéndices.....</b>	<b>145</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Descripción de las principales características de los ensayos de comparación de clones de <i>Populus</i> pertenecientes a la red de Mejoramiento Genético de Salicáceas (MGF, INTA) .....	14
Cuadro 2.2. Rendimiento volumétrico de madera ( $m^3$ fuste $ha^{-1}$ ) a los 8 años de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R) en 5 ambientes correspondientes a la Red de Ensayos de Mejoramiento Genético Forestal de INTA Delta del Paraná (MGF 1 a 5).....	17
Cuadro 2.3. Precipitación acumulada (PP, mm) durante los 8 años en función del año de plantación de cada ensayo (MGF1 a MGF5) y número de períodos con precipitación anual acumulada similar a la media histórica de la región (normales), menor a la media histórica (secos) o mayor a la media histórica (húmedos).....	17
Cuadro 2.4. Rendimiento volumétrico de madera ( $m^3$ fuste $ha^{-1}$ +/- error estándar) a los 8 años de los clones comerciales de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R) en 3 ambientes correspondientes a la Red de Ensayos de Mejoramiento Genético Forestal de INTA Delta del Paraná (MGF 1, 3 y 5).....	18
Cuadro 2.5. Parámetros de estabilidad productiva en función del análisis de regresión lineal conjunta para los clones comerciales de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R) en los 5 ambientes evaluados (MGF 1 a 5) .....	20
Cuadro 2.6. Índices de Plasticidad Fenotípica del rendimiento volumétrico de madera ( $m^3$ fuste $ha^{-1}$ ) de los genotipos de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R).....	23
Cuadro 3.1. Características de los rodales de <i>Populus deltoides</i> 'Australiano 129/60' seleccionados para la instalación de parcelas apareadas en dos posiciones dentro del rodal, cercana al canal y alejada del canal (centro del rodal) sobre una transecta perpendicular al canal principal .....	30
Cuadro 3.2. Caracterización de la profundidad y fluctuación de la napa freática durante los períodos secos y húmedos en ambas posiciones dentro del rodal (parcelas cercanas y alejadas del canal) .....	43
Cuadro 3.3. Conductividad eléctrica (CEa, $dS m^{-1}$ ) y pH del agua de los ríos, canales, pluviómetros y freatómetros durante distintos momentos del período 2010-2015 .....	47
Cuadro 4.1. Valores promedio (+/- error estándar) del índice de volumen ( $cm^3$ ) de los clones de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R) a capacidad de campo (CC,CC <sub>2</sub> ), inundación (I,I <sub>2</sub> ), sequía (S,S <sub>2</sub> ), control (CCn), salinidad moderada (SM) y salinidad severa (SS) .....	70



Cuadro 4.2. Desarrollo de lenticelas hipertrofiadas y raíces adventicias en plantas inundadas durante 100 días (I) y 60 días (I <sub>2</sub> ) de los clones de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R). .....	71
Cuadro 4.3. Valores promedio (+/- error estándar) de la porosidad de raíces (%) a capacidad de campo (CC <sub>2</sub> ) y en condiciones de inundación parcial (I <sub>2</sub> ) en los clones de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R). .....	71
Cuadro 4.4. Valores promedio (+/- error estándar) de área foliar total (AF, cm <sup>2</sup> ), área foliar individual máxima (AFImáx, cm <sup>2</sup> ), expansión foliar diaria (EFD, cm <sup>2</sup> día <sup>-1</sup> ), área foliar específica (AFE, cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ), concentración de clorofila (µg cm <sup>-2</sup> ), nitrógeno (N foliar, %) y fósforo (P foliar, ppm) de las hojas desarrolladas a capacidad de campo (CC), inundación (I) y sequía (S) en los clones de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R) .....	75
Cuadro 4.5. Valores promedio (+/- error estándar) de área foliar total (AF, cm <sup>2</sup> ), área foliar individual máxima (AFImáx, cm <sup>2</sup> ), área foliar específica (AFE, cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ) de las hojas desarrolladas por los clones de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R) en condiciones de capacidad de campo (CC <sub>2</sub> ), inundación (I <sub>2</sub> ) y sequía (S <sub>2</sub> )....	77
Cuadro 4.6. Valores promedio (+/- error estándar) de área foliar total (AF, cm <sup>2</sup> ), expansión foliar diaria (EFD, cm <sup>2</sup> día <sup>-1</sup> ), área foliar individual máxima (AFImáx, cm <sup>2</sup> ), área foliar específica (AFE, cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ) y concentración de clorofila total (µg cm <sup>-2</sup> ) de las hojas desarrolladas por los clones de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R) en los tratamientos control (CCn), salinidad moderada (SM), salinidad severa (SS) .....	78
Cuadro 4.7. Parámetros de las curvas de vulnerabilidad a la cavitación estimados en los clones comerciales de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R) a capacidad de campo. ....	86
Cuadro 4.8. Valores promedio (+/- error estándar) de la composición isotópica de la madera (δ <sup>13</sup> C ‰) generada bajo distintos niveles de disponibilidad hídrica en los clones de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R). ....	94
Cuadro 4.9. Valores promedio (+/- error estándar) de la eficiencia en el uso de nitrógeno (EUN, g MS g <sup>-1</sup> N) y eficiencia en el uso de fósforo (EUP, g MS g <sup>-1</sup> P) de los clones de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R). .....	95
Cuadro 4.10. Valores promedio (+/- error estándar) de la eficiencia de crecimiento (EC, MS tallo m <sup>-2</sup> AF) de los clones de <i>P. deltoides</i> 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y <i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R). .....	96

Cuadro 4.11. Correlación entre la producción de materia seca diaria (MS diaria) y distintas variables morfológicas, fisiológicas y de asignación de biomasa entre compartimentos de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R).....98

Cuadro 5.1. Índices de Plasticidad Fenotípica, RDPIs (+/- error estándar) y PIV (%) en la producción de materia seca diaria ( $\text{g día}^{-1}$ ) de los clones comerciales de *Populus deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) estimados en función de 9 ambientes con distinto contenido de agua y sales en el suelo .....108

Cuadro 5.2. Índices de Plasticidad Fenotípica (RDPIs) correspondientes a variables morfo-anatómicas (M), fisiológicas (F) y de asignación de materia seca entre compartimentos (A-MS) de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R).....112

Cuadro 5.3. Índices de Plasticidad Fenotípica (PIV, %) correspondientes a las variables morfo-anatómicas (M), fisiológicas (F) y de asignación de materia seca entre compartimentos (A-MS) de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R).....113

Cuadro 5.4. Índices de Plasticidad Fenotípica PIV y RDPIs (promedio +/- error estándar) de las variables morfo-anatómicas, fisiológicas y de asignación de materia seca entre compartimentos, descritas en los Cuadros 5.2 y 5.3.....114

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1. Ubicación geográfica de las forestaciones del Bajo Delta del Paraná y del área denominada localmente zona núcleo forestal .....5
- Figura 1.2. Esquema en corte transversal de sistemas forestales protegidos mediante terraplenes perimetrales que elevan la cota natural de los albardones de las islas del Bajo Delta del Paraná .....5
- Figura 2.1. Normas de reacción de 3 genotipos ( $G$ ) en un gradiente ambiental ( $E$ ): (a) solo existen diferencias entre genotipos (sin importar el ambiente, pendiente igual a 0), (b): existen diferencias entre genotipos y su plasticidad es similar frente al cambio ambiental (rectas paralelas), (c) y (d) existe interacción genotipo-ambiente; los genotipos difieren en la plasticidad fenotípica y tienen distintos patrones de respuesta frente a cambios ambientales (pendientes diferentes). Adaptado de Strand y Weisner (2004). .....10
- Figura 2.2. Red de ensayos comparativos de clones de *Populus* (MGF) distribuidos en la Zona Núcleo Forestal (Bajo Delta del Paraná) e instalados entre 1997 y 2003 por el área de Mejoramiento Genético de Salicáceas (INTA).....13
- Figura 2.3. Esquema de interpretación general de estabilidad y adaptabilidad a partir del coeficiente de regresión ( $bi$ ) y el rendimiento medio de cada genotipo (Adaptado de Finlay y Wilkinson, 1963) .....15
- Figura 2.4. Análisis de regresión conjunta de los clones comerciales de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en 5 ambientes correspondientes a la Red de Ensayos de Mejoramiento Genético Forestal de INTA Delta del Paraná .....19
- Figura 2.5. Relación entre el rendimiento medio de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R), y la pendiente de la regresión conjunta ( $bi$ ).21
- Figura 2.6. Análisis multivariado de conglomerados en función de la estabilidad en el rendimiento ( $m^3/ha$ ) de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) considerando las variables  $bi$ ,  $PIV$  y  $RDPIs$  .....23
- Figura 3.1. Ubicación de las transectas denominadas A, D, H, M y O distribuidas en la zona núcleo forestal (Bajo Delta del Paraná) e instaladas en rodales de *Populus deltoides* clon 'Australiano 129/60' durante el periodo evaluado (2010 a 2015) ....29
- Figura 3.2. Representación esquemática de una forestación y la ubicación de las parcelas, cercana (X) y alejada (X') del canal, dentro del rodal (izquierda). Fotografía del sitio donde se instaló la transecta O-O' (derecha) .....29
- Figura 3.3. Precipitación mensual (mm) discriminada por período de crecimiento anual desde 2010 a 2015. Comparación con la precipitación media histórica registrada entre 1960 y 1994. La línea puntuada representa el máximo déficit de presión de vapor de la atmósfera ( $DPV_{máx}$ ) estimado a partir de valores de temperatura y humedad relativa del aire.....34

Figura 3.4. Precipitación mensual acumulada (mm) discriminada por período de crecimiento anual desde 2010 a 2015, y comparación con la precipitación acumulada de la media histórica registrada entre 1960 y 1994.....	34
Figura 3.5. Fluctuación de la napa freática considerando los valores medios diarios en una parcela cercana a un curso de agua. Relación con las precipitaciones, la fluctuación del río y la evolución del déficit de presión de vapor de la atmosfera durante un período húmedo .....	36
Figura 3.6. Incremento anual en volumen del fuste ( $m^3 ha^{-1} año^{-1}$ ) en parcelas de <i>Populus deltoides</i> clon 'Australiano 129/60' cercanas y alejadas de los cursos de agua, durante los períodos húmedos, secos, seco/húmedo y el crecimiento promedio de 2010 a 2015.....	37
Figura 3.7. Relación entre las precipitaciones acumuladas (mm) y el incremento medio anual en volumen del fuste ( $m^3 ha^{-1} año^{-1}$ ) de <i>Populus deltoides</i> clon 'Australiano 129/60' en parcelas cercanas y alejadas de los cursos de agua durante los períodos de crecimiento comprendidos entre 2010 y 2015.....	38
Figura 3.8. Pulsos de crecimiento mensual en diámetro del fuste a 1,3 m de altura (% DAP) de <i>P. deltoides</i> durante los períodos 2011 a 2015 promediando ambas posiciones dentro del rodal .....	39
Figura 3.9. Índice de área foliar (IAF, $m^2 hoja m^{-2} terreno$ ) en parcelas de <i>P. deltoides</i> clon 'Australiano 129/60' cercanas y lejanas a los cursos de agua durante períodos húmedos, secos y el IAF promedio de 2010 a 2015 .....	40
Figura 3.10. Área foliar específica (AFE, $cm^2 g^{-1}$ ) en parcelas de <i>P. deltoides</i> clon 'Australiano 129/60' en dos posiciones dentro del rodal: cercanas a los cursos de agua y lejanas, durante períodos húmedos y secos.....	40
Figura 3.11. Composición isotópica ( $\delta^{13}C \text{ ‰}$ ) en anillos de crecimiento del fuste de <i>P. deltoides</i> clon 'Australiano 129/60' en parcelas cercanas y lejanas a los cursos de agua.....	41
Figura 3.12. Perfiles de suelo hasta 1,2 m de profundidad de las parcelas cercanas y lejanas al canal. a) Materia orgánica (MO, %); b) Nitrógeno total (N %); c) Fósforo extraíble (Pe, ppm); d) Conductividad eléctrica del extracto del suelo (CE suelo, $dS m^{-1}$ ) hasta 3 m de profundidad.....	42
Figura 3.13. Fluctuación horaria de la napa freática en una parcela cercana al canal desde el 17/12 al 19/12/14 inclusive. La línea punteada proyecta el momento con menor profundidad de napa del día 1 y permite visualizar la diferencia con el valor del día 2 ( <i>descenso neto diario de la napa</i> ). Las flechas marcan los horarios del día en que la napa alcanza la profundidad mínima (8:00 a.m) y la máxima (7 p.m.) ....	44
Figura 3.14. Fluctuación de la napa freática considerando los registros horarios en una parcela cercana (O) y otra alejada del canal principal (O') durante 90 días del período vegetativo .....	45
Figura 3.15. Perfiles de humedad volumétrica del suelo (%) hasta 1,5 m de profundidad en parcelas cercanas y lejanas al canal en: a) diciembre de 2011 (período seco) y b) marzo de 2015 (período húmedo) .....	46

Figura 3.16. Concentración de cloruros ( $\text{Cl}^-$ en ppm) y su relación con la CE del agua ( $\text{dS m}^{-1}$ ) proveniente de las precipitaciones; cursos de agua y napa freática en sectores cercanos y alejados del canal.....	48
Figura 4.1. Vista general de los ensayos en contenedores con distintos contenidos de agua y sales en el suelo.....	59
Figura 4.2. Precipitación acumulada (mm) durante los meses de octubre a febrero de los 3 periodos de ensayos (panel izquierdo) y evolución del promedio del valor diario máximo de déficit de presión de vapor en la atmósfera (kPa) durante los 3 periodos (panel derecho) .....	60
Figura 4.3. (a) Esquema de medición de conductividad hidráulica ( $kh$ ) mediante un perfusor multicanal; (b) detalle de la conexión de segmentos del tallo (tramos) de <i>P. deltoides</i> `Australiano 129/60´ (A) y <i>P. x canadensis</i> `Ragonese 22 INTA´ (R); (c) preparado histológico en corte transversal del xilema del tallo con tinción de safranina (aumento al microscopio de 100x).....	63
Figura 4.4. Materia seca (g) de hojas, tallo y raíz para cada tratamiento de disponibilidad hídrica capacidad de campo (CC), inundación (I) y sequía (S) para los clones comerciales de <i>P. deltoides</i> `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y <i>P. x canadensis</i> `Ragonese 22 INTA´ (R).....	66
Figura 4.5. Materia seca (g) de hojas, tallo y raíz para cada tratamiento de disponibilidad hídrica, capacidad de campo ( $\text{CC}_2$ ), inundación ( $\text{I}_2$ ) y sequía ( $\text{S}_2$ ), y para los clones comerciales de <i>P. deltoides</i> `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y <i>P. x canadensis</i> `Ragonese 22 INTA´ (R).....	68
Figura 4.6. Materia seca (g) de hojas, tallo y raíz en cada tratamiento de salinidad control (CCn), salinidad moderada (SM) y salinidad severa (SS) para los clones comerciales de <i>P. deltoides</i> `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y <i>P. x canadensis</i> `Ragonese 22 INTA´ (R).....	69
Figura 4.7. Densidad de estomas en la cara abaxial de la hoja (número de estomas $\text{mm}^{-2}$ ) generada en condiciones de capacidad de campo (CC), inundación (I) y sequía (S) en los clones de <i>P. deltoides</i> `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y <i>P. x canadensis</i> `Ragonese 22 INTA´ (R).....	76
Figura 4.8. Tasa de transferencia de electrones (ETR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) de los clones de <i>P. deltoides</i> `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y <i>P. x canadensis</i> `Ragonese 22 INTA´ (R) en los tratamientos control (CCn), salinidad moderada (SM) y salinidad severa (SS).....	79
Figura 4.9. Conductancia estomática ( $g_s$ , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y potencial hídrico de la hoja (MPa) a lo largo del día luego de 40 días de tratamiento a capacidad de campo CC (panel izquierdo), inundación I (panel central) y sequía S (panel derecho) en los clones de <i>P. deltoides</i> `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y <i>P. x canadensis</i> `Ragonese 22 INTA´ (R) .....	82
Figura 4.10. Conductancia estomática ( $g_s$ , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y potencial hídrico de la hoja a lo largo del día de los clones de <i>P. deltoides</i> `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y <i>P. x canadensis</i> `Ragonese 22 INTA´ (R) luego de 10 días de tratamiento (panel superior) y evolución (7, 21 y 35 días) de	

la conductancia estomática al mediodía (*gs mediodía*) en los tratamientos a capacidad de Campo CC<sub>2</sub>, inundación I<sub>2</sub> y sequía S<sub>2</sub> (panel inferior).....84

Figura 4.11. Conductancia estomática (*gs*, mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y potencial hídrico de la hoja a lo largo del día luego de 35 días en los clones de *P. deltoides* `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA´ (R) en condiciones control (CCn), salinidad moderada (SM) y salinidad severa (SS) .....86

Figura 4.12. Vulnerabilidad a la cavitación del xilema en función de  $\psi_{PLC_{50}}$  en especies del género *Populus* (adaptado de Fichot *et al.*, 2015). Las flechas destacan la posición de los clones de *P. deltoides* `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA´ (R) dentro de este rango. ....87

Figura 4.13. Efectos de la disponibilidad hídrica sobre: (a) la conductividad hidráulica (*kh*) del tallo, (b) la conductividad hidráulica específica (*ks*), y (c) la conductividad hidráulica foliar específica (*kl*) en los clones de *P. deltoides* `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA´ (R) con distinto contenido de agua en el suelo: ensayo 1 (izquierda) y ensayo 2 (derecha). ....88

Figura 4.14. Efectos de la disponibilidad hídrica sobre el diámetro de vasos xilemáticos (panel a), la densidad de vasos xilemáticos (panel b) y el % del área transversal del xilema que es ocupado por el lumen de los mismos (panel c) en los clones de *P. deltoides* `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA´ (R) .....89

Figura 5.1. Análisis de regresión conjunta de los clones comerciales de *Populus deltoides* `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA´ (R) en 9 ambientes con distinto contenido de agua y sales en el suelo.....108

Figura 5.2. Análisis de conglomerados en función de la estabilidad en la producción de materia seca diaria (g día<sup>-1</sup>) de los clones de *P. deltoides* `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA´ (R) considerando las variables *bi*, PIV y RDPIs .....109

Figura 5.3. Relación entre la producción de MS diaria (g día<sup>-1</sup>) media y la pendiente de la regresión (*bi*) de los clones de *P. deltoides* `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA´ (R).....110

Figura 5.4. Relación entre el potencial de crecimiento diario (g MS día<sup>-1</sup>) en los ambientes favorables (CC, CC<sub>2</sub>, CCn) y la pendiente de la regresión (*bi*) estimada en todo el rango ambiental de los clones de *P. deltoides* `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA´ (R).....110

Figura 5.5. Análisis de conglomerados de los clones de *P. deltoides* `Australiano 129/60´ (A), `Carabelas INTA´ (C), `Stoneville 67´ (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA´ (R) en función del RDPIs de las variables morfo-anatómicas, fisiológicas y de asignación de materia seca descriptas en el Cuadro 5.2.....114

## LISTADO DE ABREVIATURAS

<b>A</b>	<i>P. deltooides</i> clon 'Australiano 129/60'	<b>I</b>	Inundación
<b>AF</b>	Área foliar	<b>IAF</b>	Índice de área foliar
<b>AFE</b>	Área foliar específica	<b>kh</b>	Conductividad hidráulica del tallo
<b>AFI</b>	Área foliar individual	<b>kl</b>	Conductividad hidráulica foliar específica
<b>A-MS</b>	Asignación de materia seca	<b>ks</b>	Conductividad hidráulica específica del tallo
<b>A:S</b>	Aérea : subterránea	<b>M</b>	Morfológicas
<b>Av</b>	Área de vasos xilemáticos	<b>MGF</b>	Mejoramiento genético forestal
<b>bi</b>	Coefficiente de regresión	<b>MS</b>	Materia seca
<b>C</b>	<i>P. deltooides</i> clon 'Carabelas INTA'	<b>N</b>	Nitrógeno
<b>CC</b>	Capacidad de campo	<b>P</b>	Fósforo
<b>CE</b>	Conductividad eléctrica	<b>PIv</b>	Índice de Plasticidad
<b>CEa</b>	Conductividad eléctrica del agua	<b>PLC<sub>50</sub></b>	Pérdida de 50% de conductividad hidráulica
<b>Cl</b>	Cloruros	<b>Pp</b>	Precipitaciones
<b>DAP</b>	Diámetro del fuste a 1,3 m de altura	<b>ppm</b>	Partes por millón
<b>DPV</b>	Déficit de presión de vapor	<b>R</b>	<i>P. x canadensis</i> clon 'Ragonese 22 INTA'
<b>E</b>	Ambiente	<b>RDPI</b>	Índice de plasticidad de distancias relativas
<b>EC</b>	Eficiencia de crecimiento	<b>S</b>	Sequía
<b>EFD</b>	Expansión foliar diaria	<b>SM</b>	Salinidad moderada
<b>ETR</b>	Tasa de transferencia de electrones	<b>SS</b>	Salinidad severa
<b>EUA</b>	Eficiencia en el uso del agua	<b>ST</b>	<i>P. deltooides</i> clon 'Stoneville 67'
<b>EUN</b>	Eficiencia en el uso del nitrógeno	<b>VC</b>	Vulnerabilidad a la cavitación
<b>EUP</b>	Eficiencia en el uso del fósforo	<b>δe</b>	Densidad de estomas
<b>F</b>	Fisiológicas	<b>δv</b>	Densidad de vasos xilemáticos
<b>G</b>	Genotipo	<b>δ<sup>13</sup>C</b>	Discriminación isotópica del carbono
<b>gs</b>	Conductancia estomática	<b>ψ</b>	Potencial hídrico de la hoja
<b>gs<sub>m</sub></b>	Conductancia estomática al mediodía	<b>ψ<sub>m</sub></b>	Potencial hídrico al mediodía
<b>GxE</b>	Interacción genotipo-ambiente	<b>ψ<sub>prealba</sub></b>	Potencial hídrico prealba
<b>HV</b>	Humedad volumétrica	<b>Øv</b>	Diámetro de vasos xilemáticos

## RESUMEN

### **Título: Estabilidad productiva y plasticidad fenotípica de *Populus* spp. en relación con el contenido de agua y sales en el suelo en el Delta del Paraná, Argentina**

El análisis de la estabilidad productiva es importante para los programas de mejoramiento genético forestal destinados a obtener genotipos de alto rendimiento y capacidad de aclimatación para un amplio rango de ambientes. En contraposición al amplio uso de este abordaje en cultivos anuales, son escasos los antecedentes para especies leñosas. La plasticidad morfo-fisiológica de un genotipo determina en gran medida su posibilidad de sobrevivir, aclimatarsse o mantener un rendimiento estable a lo largo de un gradiente ambiental. El objetivo de esta tesis fue determinar la relación entre la estabilidad productiva y la plasticidad fenotípica en características relacionadas a los mecanismos de aclimatación expresados por *Populus deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en ambientes con distinto contenido de agua y sales en el suelo. En un marco de elevada heterogeneidad ambiental como lo son los sistemas forestales endicados del Delta del Paraná, se evaluó la estabilidad productiva de los genotipos de *Populus* spp. a partir de una red de ensayos de largo plazo. A pesar de ser clones comerciales, estos genotipos tuvieron amplias diferencias y, en función de su rendimiento medio, se clasificaron como estables de alto rendimiento (A) y de bajo rendimiento (ST), e inestables de alto rendimiento (C) y de bajo rendimiento (R). La evaluación de la dinámica hidrológica destacó la heterogeneidad en la distribución del agua en el suelo y su efecto sobre la dinámica de sales. La distancia a los canales generó una disminución del recurso hídrico y merma en la productividad del rodal (-28 % en promedio). Mediante ensayos manipulativos con distinto contenido de agua y sales en el suelo, se evaluaron las estrategias de aclimatación a estrés por inundación, sequía y salinidad en los clones de *Populus*. Luego se relacionaron los índices de plasticidad fenotípica de distintas variables morfológicas y fisiológicas con la capacidad y estabilidad productiva de estos genotipos. La mayor estabilidad productiva se asoció a una menor plasticidad en las características foliares y propiedades hidráulicas del xilema. Considerando que estas características tuvieron alta correlación con la producción de materia seca, es factible que las mismas determinen la relación inversa entre el potencial de crecimiento y la estabilidad productiva. Esta relación destaca la importancia de evaluar las características morfológicas y fisiológicas desde una perspectiva dual, la variable *per se* y su plasticidad, para la selección temprana de genotipos estables de alto rendimiento. Los resultados de esta tesis tienen implicancias productivas relacionadas con la necesidad de rediseñar el modelo de manejo de agua en los predios endicados del Delta del Paraná como también mejorar la selección de genotipos en función de las características del sitio y la fluctuación de la disponibilidad de recursos.

*Palabras clave: forestaciones, Delta del Paraná, sequía, inundación, salinidad.*



## ABSTRACT

### **Title: Yield stability and phenotypic plasticity of *Populus* spp. at different water and salt contents in the soil at the Paraná Delta, Argentina**

Stability analysis is important for forest breeding programs aimed at obtaining high yield genotypes and with greater adaptability for a wide range of environments. In contrast to the usual approach for annual crops, its application in woody species is scarce. Morpho-physiological plasticity of a genotype largely determines its ability to survive, acclimate or sustain its productivity along different environmental gradients. The aim of this study was to assess the relationship between yield stability and phenotypic plasticity of different traits related to acclimation mechanisms expressed by *Populus deltoids* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) and *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) at different water and salt contents in forest soils. Yield stability of *Populus* genotypes was evaluated using long-term trials at field conditions, in a context of high environmental heterogeneity such as the afforested leveed systems of the Paraná Delta. In spite of these clones were selected for commercial purposes, these genotypes had great differences based on the stability and yield, and where they were classified as stable genotypes of high yield (A) and low yield (ST); and unstable genotypes of high yield (C) and low yield (R). Hydrological processes highlighted the heterogeneity in the distribution of water in the soil and its effect on salt dynamics. Greater distance to the channels decreased water resources and reduced stand productivity (-28 % on average). Acclimation responses for flooding, drought and salinity stress were evaluated in these *Populus* clones under controlled assays with different water and salt contents in the soil. Then phenotypic plasticity index of morphological and physiological traits were related to the potential yield and stability. Higher yield stability was linked to a lower plasticity in foliar traits and xylem hydraulic properties. Due to a higher correlation between these traits and dry matter production were found, it is probably that they largely determine the inverse relationship between growth potential and stability of these poplar genotypes. These relationships highlight that it is necessary to consider these traits from a dual perspective, the trait *per se* and its plasticity, due to it is relevant for the early selection of higher yield stable genotypes. Moreover, results from this study have greater forest management implications related to the need of redesign the water management system in the leveed farms of Paraná Delta, as well as to improve the genotypes selection according to site conditions and resource availability fluctuations.

*Keywords: afforestation, Paraná Delta, drought, flooding, salinity.*

## **Capítulo 1. Introducción general y objetivos.**

## 1.1.Introducción

El rendimiento de un cultivo depende de factores ambientales y genéticos así como de la interacción entre ambos (Chapman, 2008). El análisis de este último aspecto es relevante para los programas de mejoramiento genético dado que refleja la existencia de una respuesta diferencial de las variedades a lo largo de un gradiente ambiental. Es decir, que existen cambios entre genotipos en crecimiento y rendimiento en distintos ambientes, que pueden reflejarse en cambios en la posición relativa de los genotipos cuando se los ordena por el rendimiento en cada ambiente. Esta situación es frecuente y derivó en la búsqueda de metodologías que permitiesen seleccionar genotipos con buen rendimiento y estabilidad para un determinado rango de ambientes (Eberhart y Russell, 1966; Finlay y Wilkinson, 1963). El concepto de *estabilidad* puede definirse básicamente de dos maneras, en sentido estático o biológico, donde un genotipo estable posee un desempeño similar sin importar las variaciones en el ambiente; o en sentido dinámico, también llamado agronómico, el cual considera que un genotipo es estable cuando su respuesta productiva a lo largo de un gradiente ambiental (*norma de reacción*) no muestra desvíos respecto de la respuesta general de los genotipos analizados en dicho gradiente (Becker y León, 1988).

El análisis de estabilidad productiva ha sido ampliamente utilizado en cultivos anuales desde la década de 1960 hasta la actualidad (Bradshaw, 2006). Sin embargo, los antecedentes en especies leñosas son escasos dado que, para realizar este análisis, es necesario contar con una red de ensayos que incluyan a los materiales genéticos de interés con edad suficiente como para estimar su rendimiento y que estén distribuidos en un buen número de sitios con una amplia representatividad a lo largo del paisaje. Los antecedentes en Argentina corresponden a especies anuales como trigo (Calderini y Slafer, 1999), soja (Giménez *et al.*, 2001) y cebadilla criolla (Abbott y Pistorale, 2011), entre otros. Entre los antecedentes forestales de otras regiones del mundo, se encuentran trabajos realizados en *Pinus* (Barnes *et al.*, 1984), *Picea abies* (Isik y Kleinschmit, 2003), *Ulmus* sp. (Santini *et al.*, 2010), *Eucalyptus* sp. (Rosado *et al.*, 2012), y particularmente en álamos, *Populus tremula x Populus tremuloides* (Yu y Pulkkinen, 2003), *Populus davidiana* (Koo *et al.*, 2007) y en híbridos interespecíficos de *Populus* (Sixto *et al.*, 2014).

Este tipo de análisis es importante para los programas de mejoramiento genético de especies forestales, y en particular especies del género *Populus* porque generalmente, la meta es obtener variedades de buen rendimiento y adaptabilidad frente a un amplio rango de condiciones ambientales (Stanton *et al.*, 2010). Wu y Stettler (1997) afirman que esto es factible; sin embargo, Koo *et al.* (2007) encontraron una relación negativa entre la estabilidad y el máximo rendimiento de distintos clones de *P. davidiana*. En este caso, el clon con mayor rendimiento en sitios favorables fue inestable y su producción decaía rápidamente frente a cambios en el ambiente. Este comportamiento fue descrito por Finlay y Wilkinson (1963) en variedades de cebada que estaban especialmente adaptadas a ambientes favorables. Un patrón similar fue reportado por Li y McKeand (1989) para distintas familias de *Pinus* donde los mejores genotipos respondían en mayor medida a los ambientes favorables pero había una relación lineal positiva entre el rendimiento máximo y la inestabilidad de los mismos. El compromiso entre la estabilidad y el potencial de rendimiento en estas situaciones pone de manifiesto la necesidad de comprender la relación entre los procesos subyacentes que determinan ambas variables.

La capacidad que presenta un genotipo para expresar un rango de fenotipos en función del ambiente en el cual se desarrolla se denomina *plasticidad fenotípica*

(Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986). Este fenómeno es particularmente útil para organismos sésiles como las plantas dado que les permite sobrevivir en diferentes condiciones ambientales (Schlichting, 1986) y cumple un rol importante en la adaptación de las especies a la heterogeneidad ambiental (Dudley, 2004; Sultan, 1987). Recientemente se ha renovado el interés en la plasticidad fenotípica, dado que la naturaleza adaptativa, neutral o deletérea, de la misma podría ayudar a anticipar la susceptibilidad de un determinado pool de genes al cambio climático global. La forma en que la plasticidad fenotípica se relaciona con la productividad y la estabilidad productiva debe ser claramente dilucidada y transmitida a los responsables de programas de mejoramiento genético forestal, a los silvicultores y al resto de la comunidad científica (Treebreedex, 2008). Los genotipos seleccionados por su estabilidad productiva no implican una reducida plasticidad fenotípica, dado que pueden subyacer importantes cambios morfológicos y fisiológicos en esta respuesta (Nicotra *et al.*, 2010). Algunos autores proponen incorporar entre los criterios de selección a la plasticidad fenotípica de distintas variables, e.g. aquellas relacionadas con el uso del agua y su eficiencia (Nicotra y Davidson, 2010), dado que podrían mejorar la supervivencia y el rendimiento medio además de proporcionar resiliencia frente a cambios climáticos pocos predecibles (Sambatti y Caylor, 2007).

Las especies leñosas al igual que el resto de las plantas, tienen *plasticidad en la distribución de materia seca* entre hojas, tallos y raíces (Poorter y Nagel, 2000), y a su vez, pueden modificar las *características morfológicas* de estos órganos. Por otra parte, la *plasticidad fisiológica*, como el ajuste de la conductancia estomática o de la tasa de fotosíntesis, tiene mayor relevancia frente a factores ambientales que presentan alta variabilidad en períodos de tiempo cortos como podría ser la intensidad de la luz o el déficit de presión de vapor de la atmósfera (Sultan, 2000). Los cambios fisiológicos mediados por el ambiente, en la mayoría de los casos son reversibles y subyacen en la homeostasis de otras características (Alpert y Simms, 2002; West-Eberhard, 2003). Este tipo de plasticidad suele considerarse como la más relevante para la aclimatación de especies leñosas a distintos tipos de estrés (Gratani *et al.*, 2003; Valladares *et al.*, 2002; Zunzunegui *et al.*, 2009). Sin embargo, la planta generalmente responde a las situaciones de estrés mediante estrategias de aclimatación que complementan la plasticidad en características morfológicas con la plasticidad en variables fisiológicas (Givnish, 2002). Comprender el significado funcional de estos cambios es crítico para identificar rasgos ecofisiológicos que pueden ser objeto de adaptación evolutiva (Ackerly *et al.*, 2000) o predictores de productividad (Scaracia-Mugnozza *et al.*, 1997). A su vez, esta información resulta útil para modelar la respuesta de sistemas productivos y naturales frente a cambios ambientales (Rehfeldt *et al.*, 2001) o frente a la intervención y manejo del hombre (Chambel *et al.*, 2005; Funk *et al.*, 2007).

El género *Populus* (álamos) tiene ventajas que lo destacan como *sistema modelo para estudios forestales*; entre éstas se incluyen su rápido crecimiento, facilidad de clonación, y buena correlación entre características morfo-fisiológicas y la producción de biomasa. El material clonal es particularmente adecuado para cuantificar la plasticidad fenotípica a través de un gradiente ambiental dado que permite realizar comparaciones más precisas entre réplicas de experimentos que pueden estar separados en tiempo y/o espacio (Bradshaw *et al.*, 2000).

Existen antecedentes que describen componentes estructurales y funcionales a nivel de raíces, hojas, copa y planta entera, y en qué medida se relacionan con la productividad del álamo (Ceulemans *et al.*, 1992; Cochard *et al.*, 2007; Isebrands *et al.*, 1988; Marron *et al.*, 2005; Tschaplinski *et al.*, 1994). Las respuestas descritas son

muy variables en función del ambiente, sin embargo, son escasos los antecedentes en donde la plasticidad fenotípica del álamo haya sido cuantificada. Un efecto significativo del ambiente indicaría que la característica en cuestión es plástica, mientras que un efecto significativo de la interacción genotipo-ambiente indica que existen diferencias entre genotipos respecto a la plasticidad de esta característica (Schlichting, 1986). El análisis de la varianza sólo determina presencia de plasticidad fenotípica y la variación entre genotipos pero no permite determinar los patrones de respuesta de cada genotipo a lo largo de un gradiente ambiental (Scheiner, 1993). Para ello, es importante evaluar la norma de reacción (Sultan, 2000) y considerar índices de plasticidad fenotípica que permitan cuantificar y comparar la plasticidad de distintas variables morfológicas y fisiológicas (Gratani *et al.*, 2003; Valladares *et al.*, 2006).

Desde el punto de vista productivo, los álamos se encuentran entre los árboles con mayor tasa de crecimiento en latitudes templadas; su elevada productividad está asociada con altos requerimientos hídricos y en consecuencia, la misma depende en gran medida de la condición de humedad del suelo (Braatne *et al.*, 1992; Liu y Dickmann, 1992; Monclus *et al.*, 2006; Tschaplinski *et al.*, 1994). Este aspecto ha cobrado gran relevancia en los últimos años, especialmente a partir de cambios climáticos en distintas regiones; y por otra parte, debido a la expansión del cultivo hacia suelos de aptitud marginal donde el cultivo de álamos no compite con la agricultura por el uso de la tierra, y que generalmente, presentan mayores restricciones desde el punto de vista de la disponibilidad hídrica (Marron *et al.*, 2014).

Las especies de la familia de las Salicáceas son particularmente sensibles a estrés abiótico aunque se ha encontrado amplia variabilidad en sus respuestas (Neuman *et al.*, 1996). Dentro del género *Populus* existe gran variación en relación a su tolerancia al estrés hídrico debido a las diferencias en las respuestas fisiológicas y morfológicas de las distintas especies (Marron *et al.*, 2014; Monclus *et al.*, 2006; Rood *et al.*, 2003; Tschaplinski *et al.*, 1998). Algo similar sucede en términos de tolerancia a salinidad para la cual este género exhibe amplia variabilidad inter e intraespecífica (Chen *et al.*, 2002; Fung *et al.*, 1998; Sixto *et al.*, 2005). En el caso del anegamiento, condiciones de hipoxia o anoxia en el sector radical que afectan el crecimiento del álamo, también se han verificado variaciones en las respuestas (raíces adventicias, lenticelas hipertrofiadas, aerénquimas) y el nivel de tolerancia en función del genotipo (Kozłowski, 1997; Liu y Dickmann, 1996; Mancuso y Shabala, 2010). Si bien se ha avanzado en la determinación de los mecanismos ecofisiológicos de tolerancia/resistencia frente a distintas fuentes de estrés, en general se desconoce la tolerancia a estrés abiótico del material genético mejorado ya que la selección de genotipos se enfoca principalmente en características relacionadas con la resistencia a enfermedades, productividad, forma y calidad de madera.

El Delta del Paraná (Figura 1.1) es la región de Argentina con mayor superficie destinada al cultivo de salicáceas (*Populus* spp. y *Salix* spp.). La forestación constituye la principal actividad productiva de dicha región (Borodowski y Suárez, 2005) y asciende a unas 83.000 ha, de las cuales 14.508 ha corresponden a *Populus* spp (MAGyP, 2012). Las características de la región denominada islas del Bajo Delta del Paraná (Bonfils, 1962), están reguladas en gran medida por el régimen hidrológico. El mismo es definido por la influencia del Río Paraná aunque también son importantes las mareas diarias del Río de la Plata, las sudestadas y en menor medida el nivel del río Uruguay (Malvarez, 1999). En esta región, el anegamiento prolongado afecta la productividad del álamo, y por esto los álamos se implantan principalmente en campos protegidos de las inundaciones por elevación del perímetro de las islas mediante un

terraplén (denominado endicamiento, Figura 1.2). Esto evita el ingreso del río y a su vez se complementa con una sistematización interna mediante una red de drenaje constituida por canales principales y zanjas (Borodowski, 2006). Las plantaciones de álamo que se realizan con este sistema de manejo del agua se concentran en el área denominada localmente zona núcleo forestal (Figura 1.1, *panel derecho*).

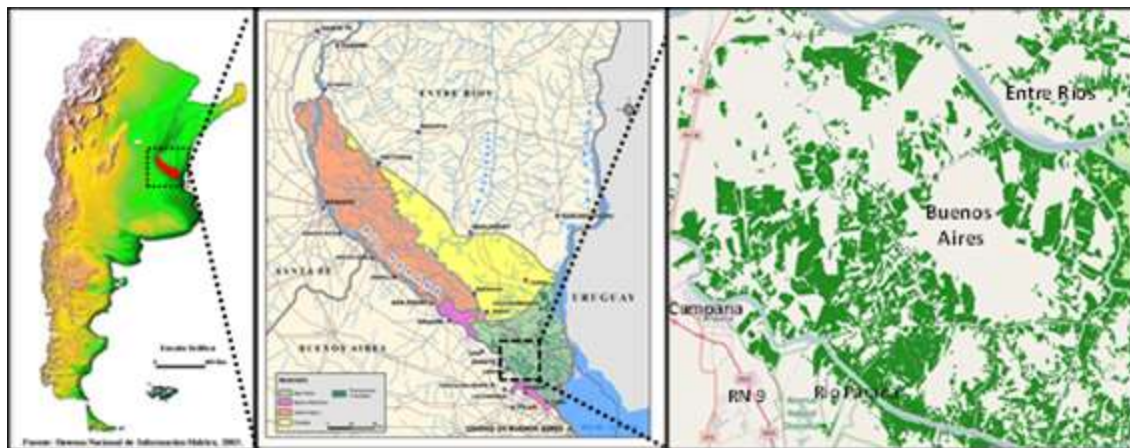


Figura 1.1. Ubicación geográfica de las forestaciones del Bajo Delta del Paraná y del área denominada localmente zona núcleo forestal (*panel derecho*, en verde se destaca la superficie forestada). Fuente: SIG EEA Delta del Paraná (INTA) y Mapa del Inventario de Plantaciones Forestales, Ministerio de Agroindustria (Argentina).

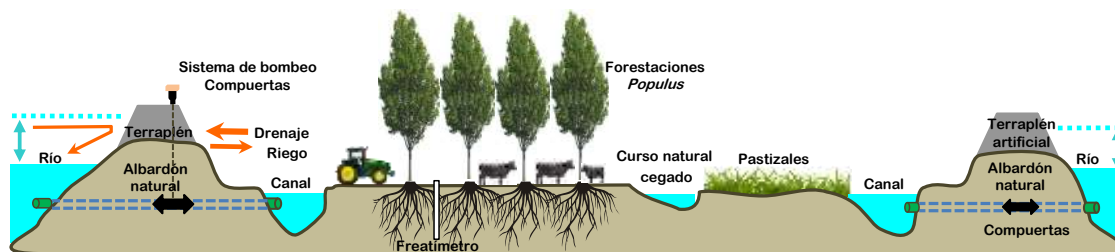


Figura 1.2. Esquema en corte transversal de sistemas forestales protegidos mediante terraplenes perimetrales que elevan la cota natural de los albardones de las islas del Bajo Delta del Paraná.

Durante la estación de crecimiento, los sistemas protegidos pueden presentar un amplio rango de disponibilidad hídrica en el suelo. Las precipitaciones muestran un promedio anual cercano a  $1000 \text{ mm.año}^{-1}$ , pero dado que su distribución intra e inter-anual es muy variable, los episodios de sequía durante el verano son frecuentes (Comisión Nacional del Álamo, 2012). De esta manera, surge en los productores la necesidad de modificar el sistema de drenaje inicial para adaptarlo a funciones de riego (Alvarez *et al.*, 2014). Por otro lado, aún en sistemas endicados, las islas presentan relieve irregular, con sectores bajos donde se acumula el agua y/o la napa fluctúa cercana a la superficie generando anegamiento temporal del sector radical y reducción en la disponibilidad de oxígeno. La elevada heterogeneidad ambiental en combinación con la sistematización del predio pueden derivar en una gran variabilidad en el rendimiento incluso dentro de un mismo rodal (Borodowski y Suárez, 2005). Esta complejidad demanda información que permita proponer nuevas alternativas de manejo

del agua y para ello es necesario comprender la influencia del clima, de las características edáficas, de la dinámica de los ríos y de la propia sistematización sobre el agua disponible para la forestación.

En la región del Delta, la información a nivel de suelos es escasa; éstos se describen como suelos aluviales jóvenes con bajo grado de desarrollo pedogenético y con rasgos hidromórficos intensos (Bonfils, 1962; Ceballos, 2011; Ceballos *et al.*, 2012; Pereyra *et al.*, 2004). Estos suelos pertenecen mayoritariamente al orden Entisoles (Bonfils, 1962; Pereyra *et al.*, 2004). Específicamente en los campos endicados y drenados del Bajo Delta, estos suelos tienen escaso desarrollo de estructura, abundante carbono en estratos superficiales y presencia de una capa subsuperficial de arcillas montmorillonitas (Ceballos, 2011; Ceballos *et al.*, 2012). En algunas forestaciones de álamo se han detectado síntomas de estrés en sectores puntuales con presencia/acumulación de sales (Cerrillo *et al.*, 2015). En términos de estabilidad nutricional (relación entre el contenido de nutrientes en suelos y el consumo de las forestaciones de álamos) existe adecuada disponibilidad de nitrógeno, potasio y fósforo total, aunque en algunos sitios es baja la estabilidad de fósforo disponible en el suelo (Ceballos, 2011). Respecto a la dinámica hidrológica dentro de los sistemas endicados, existen antecedentes en otras regiones que describen la pérdida de crecimiento y mortalidad en poblaciones naturales y plantaciones de *Populus* a partir del descenso de la napa freática (Amlin y Rood, 2003; Kranjcec *et al.*, 1998; Lite y Stromberg, 2005; Schume *et al.*, 2004a; Scott *et al.*, 1999) pero aún no se ha caracterizado en el Bajo Delta y no hay antecedentes de registro de fluctuación de la napa freática y contenido de agua en el suelo a lo largo del año en estos sistemas forestales.

Las forestaciones de álamo en la región están constituidas principalmente por cuatro clones de *Populus deltoides* ('Australiano 129/60', 'Australiano 106/60', 'Carabelas INTA' y 'Stoneville 67') y un clon de *P. x canadensis* ('Ragonese 22 INTA') (Borodowski *et al.*, 2014). Estos clones están inscriptos en el Registro Nacional de Cultivares, conformando, en términos de rendimiento y sanidad, alternativas viables para la forestación en la región del Delta (Cortizo, 2005). Esta viabilidad se fomenta a través del Ministerio de Agroindustria mediante un incremento del 10% en el apoyo económico no reintegrable (Ley 25080) a los productores que empleen material certificado de estos clones para la plantación. Sin embargo, algunos de los materiales muestran variaciones importantes de su crecimiento en función del sitio en que se plantan, mientras que otros parecen más estables en su rendimiento. Dada esta observación a campo, especialmente el clon 'Australiano 129/60' predomina en la elección de los productores desde hace varios años porque lo visualizan como un clon más estable (Cortizo S.C.<sup>1</sup>, comunicación personal).

La posibilidad de contar con forestaciones adultas y una red de ensayos de mejoramiento genético de álamo con edad suficiente para evaluar el rendimiento de estos clones es un aspecto fundamental al momento de contrastar el desempeño a campo con la respuesta que presentan estos genotipos en ensayos manipulativos. En estos últimos, es factible evaluar la aclimatación a distintos ambientes a partir de la determinación de un gran número de variables fisiológicas y morfológicas. La estabilidad productiva de estos clones aún no ha sido formalmente evaluada y a su vez, son escasos los antecedentes de trabajos ecofisiológicos que permitan cuantificar la

---

<sup>1</sup> Coordinador Nacional del Proyecto de Mejoramiento genético de Salicáceas y otras latifoliadas de importancia económica para la obtención de madera de calidad. (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria).

plasticidad fenotípica frente a distintos contenidos de agua y sales en el suelo y cuál es su relación con el desempeño de los clones más difundidos en el Delta del Paraná.

## 1.2. Objetivo general

Determinar las relaciones entre la estabilidad productiva y la plasticidad fenotípica en características relacionadas con los mecanismos de aclimatación expresados por *Populus* spp. en ambientes con distinto contenido de agua y sales del suelo.

## 1.3. Objetivos particulares e hipótesis

1. Evaluar la relación entre la estabilidad y el potencial de rendimiento de *Populus* spp. (clones `Australiano 129/60`, `Stoneville 67`, `Carabelas INTA` y `Ragonese 22 INTA`) en una red de ensayos distribuidos en la región del Delta del Paraná.

*Hipótesis 1: “El clon `Australiano 129/60` tiene mayor estabilidad productiva a campo que los clones `Stoneville 67`, `Carabelas INTA` y `Ragonese 22 INTA`, y esta diferencia se verá reflejada en la interacción genotipo-ambiente y en la menor pendiente de la norma de reacción a lo largo del gradiente ambiental”.*

2. Evaluar la estabilidad productiva de *Populus deltoides* clon `Australiano 129/60` a escala de rodal frente a la heterogeneidad ambiental que presentan las forestaciones del Delta del Paraná.

*Hipótesis 2: “La disponibilidad hídrica en el suelo estará relacionada de manera inversa con la distancia a los cursos de agua, lo que repercutirá en una merma de la productividad en los rodales de *Populus* dentro de los predios endicados del Bajo Delta del Paraná”.*

3. Determinar el crecimiento y los mecanismos ecofisiológicos de aclimatación que expresan los clones de álamo `Australiano 129/60`, `Stoneville 67`, `Carabelas INTA` y `Ragonese 22 INTA` frente a un gradiente de contenido de agua y sales en el suelo.

*Hipótesis 3: “Los clones difieren en su potencial de crecimiento y a su vez, presentan diferencias en los mecanismos de aclimatación y/o en la magnitud de los cambios fisiológicos y morfológicos frente a distintos niveles de contenido de agua y sales en el suelo”.*

4. Relacionar la plasticidad fenotípica de las variables morfológicas y fisiológicas de diferentes clones de álamo con los mecanismos de respuesta que presentan frente al estrés hídrico y salino.

*Hipótesis 4: “Existe una relación positiva entre el grado de plasticidad fenotípica de las variables fisiológicas y la aclimatación a estrés hídrico y salino de los genotipos de *Populus* spp.”.*

5. Evaluar la magnitud de la plasticidad fenotípica, así como su relación con la estabilidad y la capacidad productiva de diferentes clones de *Populus* frente a un gradiente de contenido de agua y sales del suelo.

*Hipótesis 5: “Existe un compromiso entre la estabilidad y el potencial productivo de un clon y el mismo estará definido por la plasticidad fenotípica de las variables que tienen correlación con la producción de biomasa. Menor*



*plasticidad en dichas variables estará asociada a mayor estabilidad productiva y menor capacidad para incrementar su crecimiento en ambientes favorables”.*

En función de los antecedentes citados previamente y de los objetivos e hipótesis formuladas, se estructuró la tesis en 6 capítulos. El Capítulo 2 comprende el análisis de la estabilidad productiva de 4 genotipos de *Populus* a partir de una red de ensayos de 8 años de edad distribuida en el Bajo Delta del Paraná (Objetivo 1). En el Capítulo 3 se evaluó el efecto de la disponibilidad hídrica y características edáficas sobre la estabilidad productiva en plantaciones adultas de *Populus* (Objetivo 2). El Capítulo 4 describe ensayos manipulativos destinados a evaluar el potencial productivo y los mecanismos de aclimatación a estrés de los 4 genotipos a lo largo de 9 ambientes con distinto contenido de agua y sales del suelo (Objetivo 3). En el Capítulo 5 se cuantificó la plasticidad fenotípica de variables morfológicas, fisiológicas y de asignación de materia seca mediante diversos índices (Objetivo 4), y se analizó su relación con la estabilidad y el potencial productivo de los clones en el rango ambiental propuesto (Objetivo 5). Finalmente, el Capítulo 6 integra los resultados a escala regional, de rodal y en ensayos controlados, analizando las relaciones entre la estabilidad productiva y la plasticidad fenotípica de los genotipos con énfasis en su relevancia productiva.

**Capítulo 2. Estabilidad productiva de genotipos comerciales de *Populus* spp. a escala regional en el Delta del Paraná, Argentina.**

## 2.1 Introducción

Los ensayos comparativos de productividad situados en múltiples sitios permiten contar con una estimación del desempeño y analizar los patrones de evolución de cada genotipo en distintos ambientes (Crossa y Brady, 1990). Este tipo de análisis es importante para los programas de mejoramiento genético forestal en los cuales el objetivo es obtener variedades de buen rendimiento y adaptabilidad a un amplio rango de condiciones ambientales (Stanton *et al.*, 2010). Sin embargo, en muchos casos se ha priorizado la selección de genotipos con mayor rendimiento o alta tolerancia a estrés para determinado ambiente en particular sin evaluar la capacidad de los mismos para sostener su producción o sobrevivir frente a escenarios climáticos con mayor variabilidad o más extremos (Aspinwall *et al.*, 2015).

Las normas de reacción elaboradas a partir de los fenotipos expresados por determinado genotipo ( $G$ ) en un gradiente ambiental ( $E$ ) y el análisis de la interacción genotipo-ambiente ( $G \times E$ ) (Figura 2.1) permiten evaluar la existencia de una respuesta diferencial de los clones a lo largo de dicho gradiente ambiental (Schlichting, 1986).

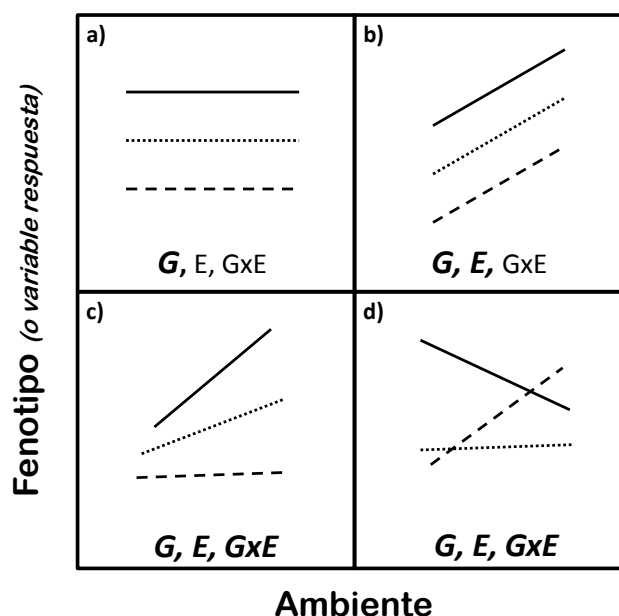


Figura 2.1. Normas de reacción de 3 genotipos ( $G$ ) en un gradiente ambiental ( $E$ ): (a) solo existen diferencias entre genotipos (sin importar el ambiente, pendiente igual a 0), (b) existen diferencias entre genotipos y su plasticidad es similar frente al cambio ambiental (rectas paralelas), y (c) y (d) existe interacción genotipo-ambiente. Los genotipos difieren en la plasticidad fenotípica y tienen distintos patrones de respuesta frente a cambios ambientales (pendientes diferentes). Las abreviaturas en negrita indican efecto significativo de dicho factor. Adaptado de Strand y Weisner (2004).

Es decir, que las normas de reacción permiten determinar no sólo si el genotipo modifica su respuesta frente a un cambio en el ambiente (Figura 2.1.b) sino si existen diferencias entre genotipos en la magnitud de estos cambios (Figura 2.1.c) o en la posición relativa de los genotipos (Figura 2.1.d).

El análisis de estabilidad productiva ha sido ampliamente utilizado en cultivos anuales desde la década de 1960 hasta la actualidad (Bradshaw, 2006); sin embargo los

antecedentes en especies leñosas son menores (Barnes *et al.*, 1984; Isik y Kleinschmit, 2003; Koo *et al.*, 2007; Rosado *et al.*, 2012; Santini *et al.*, 2010; Yu y Pulkkinen, 2003). Para realizar este análisis, es necesario contar con una red de ensayos que incluyan a los materiales genéticos de interés con edad suficiente para estimar su rendimiento, que estén distribuidos en un buen número de sitios y a su vez, que se repliquen a partir de material clonal o con cierto grado de parentesco (Scheiner, 1993). El análisis de regresión conjunta para evaluar la estabilidad productiva fue propuesto por Yates y Cochran (Yates y Cochran, 1938), modificado posteriormente por Finlay y Wilkinson (1963) y Eberhart y Russell (1966), y aún es ampliamente utilizado en la actualidad (Fasahat *et al.*, 2015). Este método relaciona el desempeño de cada genotipo en un ambiente determinado con un índice ambiental generalmente definido como la media general de todos los genotipos para ese ambiente particular (Finlay y Wilkinson, 1963). Este modelo permite interpretar la estructura no aditiva (interacción de los factores genotipo y ambiente) particionando su efecto entre el componente lineal considerado en la pendiente de regresión y los desvíos respecto a la misma (Alberts, 2004).

El desarrollo de las forestaciones depende del suministro de material seleccionado que asegure la adaptabilidad y productividad en el contexto actual y que permita disponer de variabilidad genética para afrontar futuros desafíos (White *et al.*, 2007). En función de la amplia variabilidad que presenta el género *Populus*, se considera que es factible obtener genotipos con buen rendimiento potencial y estabilidad en ambientes con características climáticas y edáficas contrastantes (Wu y Stettler, 1997). Sin embargo, Koo *et al.* (2007) encontraron una relación negativa entre la estabilidad y el rendimiento en volumen de madera de distintos clones de *Populus davidiana*. Un patrón similar fue reportado por (Li y McKeand, 1989) en distintas familias de *Pinus* cuyos mejores genotipos respondían en mayor medida a los ambientes favorables aunque había una relación lineal entre el rendimiento máximo y la inestabilidad de los mismos. En cultivos anuales también se describieron genotipos con estas características (Finlay y Wilkinson, 1963; Gray, 1982) es decir, específicamente adaptados a ambientes favorables pero con elevada sensibilidad a las variaciones ambientales. Por otra parte, Isik y Kleinschmit (2003) encontraron que la selección de genotipos de *Picea abies* de rápido crecimiento también daba lugar a una población de individuos relativamente inestables. Estos resultados sugieren un compromiso entre la estabilidad y el potencial de rendimiento de un genotipo; sin embargo, poco se ha estudiado sobre la relación entre los procesos subyacentes que determinan ambas variables.

El cultivo de *Populus* ha alcanzado gran importancia debido a su rápido crecimiento, adaptabilidad a diferentes sitios de cultivo, facilidad de clonación y usos de la madera (debobinado, aserrado, celulosa y aglomerado) (Dickmann, 2001; Zsuffa *et al.*, 1996). A nivel mundial, los bosques nativos de *Populus* abarcan alrededor de 75 millones de ha y las plantaciones ascienden a 8,6 millones de ha (Borodowski *et al.*, 2014). En Argentina, el cultivo de Salicáceas (*Populus* y *Salix*) ocupa el tercer lugar en importancia, luego de *Pinus* y *Eucalyptus* y en el caso de *Populus* cuenta con 40.000 ha de plantaciones en macizos y 23.500 ha bajo sistemas agroforestales (Cortizo, 2011).

Las primeras plantaciones de *Populus* en el Bajo Delta del Paraná se realizaron a mediados del siglo XIX con *P. deltoides* spp. *angulata* cv. *carolinensis* (álamo carolino), originario del Delta del Mississippi (Estados Unidos) y diezmado por roya (*Melampsora* spp.) hacia 1920. Posteriormente se difundieron diversos clones de *P. x euroamericana* (actualmente denominados *P. x canadensis*), de amplia difusión mundial pero que no encontraron las condiciones ecológicas óptimas en la región y

rápida­mente manifes­taron sus­cepti­bi­li­dad a pla­gas y en­fer­me­da­des, espe­cial­men­te a can­cro­sis (*Septoria musiva*). En los años 1960 se in­tro­du­je­ron nue­vos clones de *P. deltoides*, pro­ve­ni­en­tes de re­giones eco­lógi­ca­men­te si­mi­la­res (Mississippi, USA), que rá­pi­da­men­te ocu­pa­ron toda el área de cul­ti­vo. Entre éstos, los clones ‘Catfish 2’ y ‘Catfish 5’ fue­ron los más plan­ta­dos en la dé­ca­da de 1980. A causa de en­fer­me­da­des, prin­ci­pal­men­te la roya, fue ne­ce­sa­rio una nue­va re­con­ver­si­ón clonal. En fun­ción de los ge­no­ti­pos dis­poni­bles en di­cho mo­men­to, se con­si­de­ró que los clones más ade­cu­a­dos para es­ta­ble­cer las nue­vas plan­ta­ciones eran *P. deltoides* ‘Aus­tra­li­ano 106-60’ (fe­me­ni­no), ‘Aus­tra­li­ano 129-60’ (fe­me­ni­no) am­bos in­tro­du­ci­dos desde Aus­tra­lia (Borodowski y Suárez, 2005) y se­lec­ci­o­na­dos en ese pa­ís a partir de una po­bla­ción de se­mi­llas pro­ve­ni­en­te de Texas (Pryor y Willing, 1982), el ‘Stoneville 67’ (mas­cu­li­no) in­tro­du­ci­do desde Mississippi, Es­ta­dos Uni­dos, y el clon *P. x canadensis* ‘Ragone­se 22 INTA’ (mas­cu­li­no), se­lec­ci­o­na­do por INTA a partir de una hí­bri­da­ción entre *P. deltoides* y *P. nigra* (Cortizo, 2005). Pos­te­rior­men­te, se se­lec­ci­o­nó una se­rie de nue­vos clones, entre los que cabe des­ta­car a *P. deltoides* ‘Carabelas INTA’ (mas­cu­li­no) li­be­ra­do en el 2008 para uso co­mer­cial (Cortizo, 2011). En di­cha se­lec­ción se uti­lizó el mé­to­do de ni­ve­les in­de­pen­dien­tes de des­car­te (Riemenschneider *et al.*, 2001) para los si­gui­en­tes cri­te­rios: fa­ci­li­dad de en­ra­izamien­to, cre­ci­mien­to, forma, to­le­ran­cia a pla­gas y ca­rac­te­rís­ti­cas fí­si­cas y me­cá­ni­cas de la ma­de­ra (Cortizo *et al.*, 2015).

Actual­men­te, las fore­sta­ciones de álamo en la re­gión es­tán con­sti­tu­i­das prin­ci­pal­men­te por los 5 clones men­ci­o­na­dos, *P. deltoides* ‘Aus­tra­li­ano 106-60’, ‘Aus­tra­li­ano 129-60’, ‘Stoneville 67’, ‘Carabelas INTA’ y *P. x canadensis* ‘Ragone­se 22 INTA’ (Borodowski *et al.*, 2014; Cortizo *et al.*, 2015) to­dos ellos in­scri­ptos en el Re­gis­tro Na­ci­o­nal de Cul­ti­va­res (In­sti­tu­to Na­ci­o­nal de Se­mi­llas). Los mis­mos tie­nen un de­se­m­pe­ño ac­cep­ta­ble y to­le­ran­cia a las en­fer­me­da­des, sin em­bar­go, mien­tras al­gunos pre­sen­tan va­ria­ciones im­por­tan­tes de su cre­ci­mien­to en fun­ción del sitio en que se plan­tan, otros pa­recen más es­ta­bles en su ren­di­mien­to (Cortizo *et al.*, 2015). Da­da esta ob­ser­va­ción a cam­po, espe­cial­men­te el clon ‘Aus­tra­li­ano 129/60’ pre­do­mi­na en la elec­ción de los pro­duc­to­res desde hace va­rios años (Cortizo S.C.<sup>2</sup>, *comu­ni­ca­ción per­so­nal*). Esto sugie­re que, ade­más del ren­di­mien­to, el pro­duc­tor va­lo­ra la po­si­bi­li­dad de con­tar con una pro­duc­ción más es­ta­ble, con ma­yor ca­pa­ci­dad de ac­li­ma­ta­ción a di­stintos sitios de plan­ta­ción en un con­tex­to de ele­va­da he­te­ro­ge­ne­i­dad am­bien­tal como son los sis­te­mas fore­sta­les del Delta y la com­ple­ji­dad que po­drían adic­io­nar los es­ce­na­rios de cam­bio cli­má­ti­co en el me­dia­no pla­zo. A pesar de ello, la es­ta­bi­li­dad pro­duc­ti­va de los clones aún no ha sido in­cor­po­ra­da entre los cri­te­rios de se­lec­ción del pro­gra­ma de me­jo­ra­mien­to ge­né­ti­co de *Populus* y aún no ha sido for­mal­men­te evalua­da para los ge­no­ti­pos más di­fun­di­dos en la re­gión.

## Objetivo

Evaluar la relación entre la estabilidad y el potencial de rendimiento de *Populus* spp. (clones ‘Aus­tra­li­ano 129/60’, ‘Stoneville 67’, ‘Carabelas INTA’ y ‘Ragone­se 22 INTA’) de una red de en­sa­ysos clonales dis­tri­bui­dos en la re­gión del Delta del Pa­ra­ná.

*Hipótesis: “El clon ‘Aus­tra­li­ano 129/60’ tie­ne ma­yor es­ta­bi­li­dad pro­duc­ti­va a cam­po que los clones ‘Stoneville 67’, ‘Carabelas INTA’ y ‘Ragone­se 22 INTA’, y esta di­fe­ren­cia se ve­rá re­fle­ja­da en la in­terac­ción ge­no­ti­po-am­bien­te y en la me­nor pen­di­en­te de la norma de re­ac­ción a lo lar­go del gra­di­en­te am­bien­tal”.*

<sup>2</sup> Coor­di­na­dor Na­ci­o­nal del Pro­yec­to de Me­jo­ra­mien­to ge­né­ti­co de Sa­li­cáceas y otras la­ti­fo­li­a­das de im­por­tan­cia eco­nó­mi­ca para la ob­ten­ción de ma­de­ra de ca­li­dad. (In­sti­tu­to Na­ci­o­nal de Tec­no­lo­gía Agro­pecuaria).

## 2.2. Materiales y métodos

### 2.2.1 Red de ensayos distribuidos en la región

La evaluación de estabilidad productiva de los clones comerciales de *Populus deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST), y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) se realizó a partir de una red de ensayos del Área de Mejoramiento Genético de Salicáceas (Figura 2.2) perteneciente a la Estación Experimental Agropecuaria Delta del Paraná (INTA) y distribuida en el sector de islas de Campana y San Fernando (Buenos Aires).



Figura 2.2. Red de ensayos comparativos de clones de *Populus* (MGF) distribuidos en la zona núcleo forestal (Bajo Delta del Paraná) e instalados entre 1997 y 2003 por el área de Mejoramiento Genético de Salicáceas (INTA).

En este trabajo, se utilizó la base de datos de aquellos ensayos donde se encontraban los 4 clones de interés con edad suficiente para realizar una estimación confiable de rendimiento forestal. Dado que los ensayos fueron instalados en distintos años, se consideró como edad de referencia a los 8 años teniendo en cuenta la disponibilidad de registros en todos los ensayos y que es representativa del desempeño esperado al turno (aprox. 15 años). El rendimiento, volumen de madera por unidad de área ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ ), se estimó a partir de la densidad de árboles de cada parcela (*densidad de plantación \* supervivencia*) y el volumen individual de los mismos. El volumen total del fuste con corteza (*Vtcc*) se estimó en función del diámetro a la altura del pecho o 1,3 m (*DAP*) y la altura total del fuste (*H*) utilizando la siguiente ecuación:

$$Vtcc (\text{m}^3) = 0,06263 * DAP^{1,63496} * H^{1,31769}$$
. La misma fue ajustada para *Populus deltoides* en plantaciones del Bajo Delta del Paraná (Fernández Tschieder *et al.*, 2011).

Respecto al diseño se incluyeron dos tipos de ensayo: Ensayos comparativos clonales con diseños completamente aleatorizados o en bloques completos al azar y Parcelas de Productividad que tienen mayor tamaño y que si bien están dispersas en la región, no tienen repeticiones en un mismo sitio (Cortizo, 2005). Cabe destacar que todos los ensayos se instalaron dentro de campos endicados (protegidos de las

inundaciones), en sectores sin problemas de anegamiento en superficie, que tenían al menos un turno de rotación forestal previo y donde el productor realizó su mantenimiento durante todo el período de evaluación (*Cortizo S., comunicación personal*). El Cuadro 2.1 describe las principales características de los ensayos mencionados. El manejo utilizado es común a todos los clones de un mismo ensayo pero puede variar levemente entre ensayos de acuerdo al sistema de trabajo del productor.

Cuadro 2.1. Descripción de las principales características de los ensayos de comparación de clones de *Populus* pertenecientes a la red de Mejoramiento Genético de Salicáceas (MGF, INTA).

Ensayo	Año de Plantación	Densidad inicial (árboles ha <sup>-1</sup> )	Material	Diseño	Repeticiones	Árboles por parcela
MGF 1	2001	625	estacas	ECC-DBCA	5	9
MGF 2	2003	625	guías	EP	1	49
MGF 3	2002	625	guías	ECC-DCA	5	9
MGF 4	2003	625	estacas	EP	1	49
MGF 5	1997	625	estacas	ECC-DBCA	5	9

ECC: Ensayo Comparativo Clonal; DCA: Diseño Completamente Aleatorizado; DCBA: Diseño en Bloques Completos al Azar; EP: Ensayo de Productividad.

En todos los casos, las tareas silviculturales incluyeron establecimiento a partir de guías o estacas (reproducción agámica y sin raíz en ambos casos), control de malezas y hormigas durante el establecimiento de la plantación y poda de formación en los primeros años donde se seleccionó un brote principal en cada planta y se eliminó el resto de las ramas. En ningún caso se aplicó raleo. En estos ensayos se evaluaron el porcentaje de fallas, el crecimiento en altura a partir del primer año y el incremento en diámetro del fuste a partir del segundo año (Cortizo, 2005). Durante el período evaluado no se registró incidencia relevante de las principales plagas (“taladro de los forestales”, *Megaplatypus mutatus*) y enfermedades (especialmente “roya del álamo”, *Melampsora medusae*).

A partir de los registros climáticos, se estimó la precipitación acumulada para cada uno de los 8 períodos de crecimiento (cada período abarca desde julio hasta junio del año siguiente) y se comparó con la media histórica registrada entre 1960 y 1994 en la estación meteorológica de la EEA Delta del Paraná (Berrondo, 1995) que es de 1019 mm. Si la precipitación acumulada era similar a la media histórica (+/- 100 mm) se consideró que el período era normal, si era mayor a la media (+100 mm) se consideró como un período de crecimiento húmedo y si era menor a la media (-100 mm) se consideró un período seco. Esta caracterización se realizó para cada ensayo dado que la secuencia climática fue variable en función del año de plantación.

### 2.2.2. Análisis de estabilidad productiva e interacción genotipo-ambiente

A partir de esta base de datos se utilizó una estructura de análisis bifactorial donde cada ensayo con sus características edáficas, silvícolas y climáticas definieron un ambiente (*E*) en el cual se evaluó el rendimiento de los 4 genotipos (*G*). Para el análisis de la varianza (ANOVA) e interacción genotipo-ambiente (*G x E*) se consideraron los

datos provenientes de los ensayos con 5 repeticiones para cada genotipo. El análisis se realizó con el paquete estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2014) que permitió corregir el desbalance que presentaba la base de datos por ausencia del clon 'Stoneville 67' en el Ensayo MGF 1.

Se realizó un ANOVA para determinar la presencia de cambios en el rendimiento entre distintos ambientes y la diferencia de los patrones entre genotipos (interacción  $G \times E$  significativa). Dado que esta metodología no permite visualizar la norma de reacción (Scheiner, 1993; Schlichting, 1986) o evaluar la estabilidad de cada clon en particular (Isik y Kleinschmit, 2003) se utilizó el análisis de regresión conjunta (Eberhart y Russell, 1966; Finlay y Wilkinson, 1963). El coeficiente de regresión de cada genotipo ( $b_i$ ) se determinó de acuerdo al modelo lineal:

$$y_i = a + b_i x_i + e$$

donde  $y_i$  es el rendimiento de un clon en el ambiente  $i$ ;  $a$  es el valor de intercepción del clon,  $x_i$  es el rendimiento medio general (de todos los clones) en ese ambiente  $i$ , y  $e$  es el error. Cada valor ( $x, y$ ) surge de la media general de rendimiento para el ambiente considerado (este valor provee una manera abstracta de caracterizar dicho ambiente, e.g. el *índice ambiental*) y el rendimiento medio de un clon en particular, respectivamente. La recta ajustada a los valores medios de cada ambiente tiene una pendiente  $b_i = 1$ . De acuerdo al concepto agronómico o de *estabilidad dinámica*, los genotipos estables tendrán una pendiente similar,  $b_i = 1$  dado que es un genotipo que sigue la tendencia media de variación de la productividad en cada sitio. Si además el rendimiento medio del genotipo en todo el gradiente ambiental es elevado se considera estable y con alta adaptabilidad a todos los ambientes (la recta es paralela a la tendencia general y superior). En cambio, si el rendimiento medio es bajo entonces se considera estable pero poco adaptado a todos los ambientes (Figura 2.3).

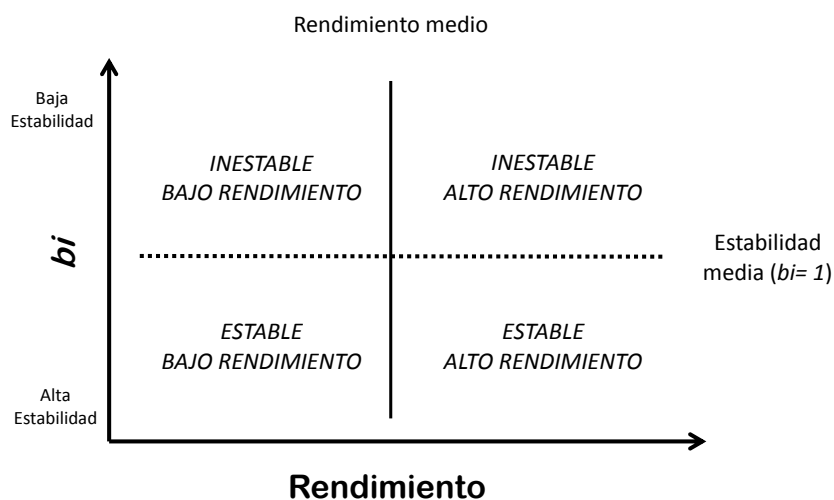


Figura 2.3. Esquema de interpretación general de estabilidad y adaptabilidad a partir del coeficiente de regresión ( $b_i$ ) y el rendimiento medio de cada genotipo (adaptado de Finlay y Wilkinson, 1963).

Las pendientes mayores,  $b_i > 1$  se asocian a genotipos específicamente adaptados a sitios más productivos mientras que  $b_i < 1$  se considera altamente estable y con mejor desempeño en ambientes con menor índice ambiental. El genotipo ideal es aquel con máximo rendimiento potencial y  $b_i = 0$ , máxima estabilidad de acuerdo al *concepto estático o biológico* (Li y McKeand, 1989). El análisis combinado del



coeficiente de regresión  $bi$  y el rendimiento medio del clon es un método generalizado para interpretar el análisis de estabilidad y adaptabilidad de los genotipos (Figura 2.3).

Se analizó también el cuadrado medio de los desvíos ( $\delta_{ij}$ ) de la regresión de cada genotipo siguiendo la propuesta de Eberhart y Russell (1966). Esto se basa en que, generalmente, se considera más de un método para el análisis de estabilidad productiva dado que los mismos difieren en su determinación y limitaciones, y suelen encontrarse diferencias en el ranking de genotipos generados por los mismos (Becker y León, 1988).

El cuadrado medio de los desvíos ( $\delta_{ij}$ ) de la regresión de cada genotipo, se define como:

$$\delta_{ij} = (E - 2)^{-1} \left[ \sum_{j=1} (x_{ij} - \bar{x}_i - \bar{x}_j + \bar{x}_{..})^2 - (b_i - 1)^2 \sum_{j=1} (\bar{x}_j - \bar{x}_{..})^2 \right]$$

donde  $x_{ij}$  es la media del clon  $i$  en el ambiente  $j$ ,  $\bar{x}_i$  es la media del clon  $i$  considerando todos los ambientes,  $\bar{x}_j$  es la media del ambiente  $j$  considerando todos los clones,  $\bar{x}_{..}$  es la media general, y  $E$  es el número de ambientes. Esto no solo considera la pendiente de la regresión sino también los desvíos respecto a la misma, siendo más estables aquellos con  $\delta_{ij} \approx 0$ .

Finalmente, se seleccionaron dos índices de plasticidad fenotípica denominados: “Relative Distance Plasticity Index” o RDPI (Valladares *et al.*, 2006) y PIV (Gratani *et al.*, 2003; Valladares *et al.*, 2000). Estos indican que a menor plasticidad en el rendimiento, mayor será la estabilidad productiva del genotipo.

En el primer caso, el indicador RDPI, cuantifica la distancia fenotípica entre individuos de un mismo genotipo expuestos a diferentes ambientes. En este caso, dado que es una variable a nivel de rodal, se utilizó el índice simplificado RDPIs (Valladares *et al.*, 2006) que se estimó a partir de las distancias fenotípicas entre valores medios de cada ambiente y que puede ir de 0 (ausencia de plasticidad) a 1 (plasticidad máxima):

$$RDPI \text{ simplificado (RDPIs): } [\sum (\bar{y}_i - \bar{y}_i') / (\bar{y}_i + \bar{y}_i')] n^{-1},$$

donde  $y_i$  es el rendimiento del clon en el ambiente  $i$ , que es distinto de  $i'$  en cada comparación ( $i = \text{MGF1, MGF2, MGF3, MGF4, MGF5}$ ) y  $n$  representa todas las combinaciones posibles entre ambientes, es decir, el número total de distancias que es posible estimar para cada clon. Este indicador presenta ventajas desde el punto de vista estadístico dado que no asume una distribución particular de los datos y cuenta con un estimador de la dispersión que permite realizar el test de hipótesis y evaluar las diferencias entre clones a partir de los pares de distancias evaluadas (Valladares *et al.*, 2006).

En el segundo caso, PIV, es un índice sencillo que estima la amplitud relativa que presenta el genotipo en su desempeño considerando solo su rendimiento medio en las condiciones ambientales de ambos extremos, que pueden ser distintos en función del genotipo:

$$PIV (\%) = ((\bar{y}_{\text{máxima}} - \bar{y}_{\text{mínima}}) / \bar{y}_{\text{máxima}}) * 100,$$

siendo  $\bar{y}_{\text{máxima}}$  e  $\bar{y}_{\text{mínima}}$  los valores de rendimiento medio máximo y mínimo respectivamente.

Finalmente, mediante un análisis multivariado de conglomerados y utilizando el método jerárquico de agrupamiento (*cluster analysis*) con distancia Euclídea promedio, se agruparon los clones en función del análisis conjunto de las variables PIV, RDPIs, y la pendiente de la regresión ( $bi$ ). En todos los casos se utilizó el software InfoStat (Di

Rienzo *et al.*, 2014) y el análisis de la varianza se complementó con la comparación de medias mediante el test de Duncan ( $p < 0,05$ ).

### 2.3. Resultados y discusión

El rendimiento medio en los distintos ambientes, MGF 1 a MGF 5, se sintetizó en el Cuadro 2.2. La amplitud entre los ambientes ubicados en los extremos (MGF1 respecto a MGF5) implica aproximadamente un 40% de reducción en el rendimiento medio.

Cuadro 2.2. Rendimiento volumétrico de madera ( $m^3$  fuste  $ha^{-1}$ ) a los 8 años de los clones comerciales de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en 5 ambientes correspondientes a la Red de Ensayos de Mejoramiento Genético Forestal de INTA Delta del Paraná (MGF 1 a 5).

ENSAYO	A	C	R	ST	Promedio/Ambiente
<b>MGF 1</b>	153	128	90	-	<b>124</b>
<b>MGF 2</b>	175	192	111	133	<b>153</b>
<b>MGF 3</b>	210	222	122	213	<b>192</b>
<b>MGF 4</b>	166	278	209	146	<b>200</b>
<b>MGF 5</b>	199	256	215	163	<b>208</b>
Promedio/Clon	<b>181</b>	<b>215</b>	<b>150</b>	<b>164</b>	

Esta amplitud en el rendimiento también se registra en plantaciones comerciales y podría explicarse a partir de la elevada heterogeneidad que presentan los ambientes aún dentro de predios endicados en el Bajo Delta a pesar de evitar la inclusión de ensayos con problemas de anegamiento.

Dado que los ensayos fueron instalados en distintos años, se analizaron las precipitaciones acumuladas en cada caso (Cuadro 2.3.) donde se destaca el ensayo MGF 5 como aquel con mayor precipitación acumulada y menor cantidad de períodos secos en comparación con el resto de los ensayos. Esta información podría explicar en parte su mayor rendimiento, sin embargo, no es suficiente para comprender las variaciones de rendimiento en el resto de los ensayos.

Cuadro 2.3. Precipitación acumulada (PP, mm) durante los 8 años en función del año de plantación de cada ensayo (MGF1 a MGF5) y número de períodos con precipitación anual acumulada similar a la media histórica de la región (normales), menor a la media histórica (secos) o mayor a la media histórica (húmedos).

Ensayo	Período analizado	PP acumulada total (mm)	Períodos secos	Períodos normales	Períodos húmedos
<b>MGF 1</b>	2001-2009	7788	4	1	3
<b>MGF 2</b>	2003-2011	7513	4	2	2
<b>MGF 3</b>	2002-2010	7881	4	1	3
<b>MGF 4</b>	2003-2011	7513	4	2	2
<b>MGF 5</b>	1997-2005	8769	1	4	3

La falta de análisis edáficos y mediciones de disponibilidad hídrica (o registros de manejo del agua) a lo largo de los años, no permite asignar las diferencias a una variable ambiental en particular. Por otra parte, las diferencias tampoco fueron atribuibles al material de plantación utilizado (guías o estacas). En este sentido Casaubon *et al.* (2011) tampoco observaron diferencias de crecimiento al comparar rodales de *Populus deltoides* 'Australiano 106/60' de 7 años de edad plantados con guías de 1 año con aquellos plantados con estacas.

Teniendo en cuenta que son genotipos comerciales, que han superado distintas etapas de selección, se puede considerar que hay una diferencia importante en el rendimiento medio general de los clones (Cuadro 2.2) que implica, en el caso con mayor amplitud una reducción del 30% del rendimiento medio (R respecto a C). El análisis estadístico se realizó solo con los ensayos que tenían un diseño adecuado para evaluar la interacción genotipo-ambiente (Cuadro 2.4) que resultó significativa ( $p < 0,05$ ). Por lo tanto, no fue posible concluir respecto a los factores ambiente y clon por separado (Crossa y Brady, 1990).

Cuadro 2.4. Rendimiento volumétrico de madera ( $m^3$  fuste  $ha^{-1}$  +/- error estándar) a los 8 años de los clones comerciales de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en 3 ambientes correspondientes a la Red de Ensayos de Mejoramiento Genético Forestal de INTA Delta del Paraná (MGF 1, 3 y 5). Interacción  $G \times E$  significativa ( $p < 0,001$ ). Las letras distintas indican diferencias significativas entre combinaciones genotipo-ambiente ( $p < 0,05$ ).

	A	C	R	ST
<b>MGF 1</b>	153 ( $\pm 8$ ) bc	128 ( $\pm 7$ ) ab	90 ( $\pm 3$ ) a	-
<b>MGF 3</b>	210 ( $\pm 21$ ) def	222 ( $\pm 19$ ) ef	122 ( $\pm 27$ ) ab	213 ( $\pm 15$ ) def
<b>MGF 5</b>	199 ( $\pm 10$ ) cde	256 ( $\pm 22$ ) f	215 ( $\pm 15$ ) ef	163 ( $\pm 16$ ) bcd

En función del análisis de la interacción  $G \times E$ , se destaca que en el ambiente con menor productividad media (MGF 1) el clon R tuvo menor rendimiento que A y, aunque fue menor no difiere significativamente de C. En el caso del ambiente intermedio (MGF 3), el rendimiento de R fue menor al del resto de los clones que no difieren entre sí (Cuadro 2.4). En cambio, R tuvo un buen desempeño en el ambiente más productivo (MGF 5) donde fue superior a ST y no se diferenció de A y C. En dicho ambiente, se destaca el rendimiento de C que fue mayor que el de A y ST.

La interacción  $G \times E$  dificulta la selección de los genotipos con buen desempeño y estabilidad productiva tanto en cultivos anuales (e.g. Basford y Cooper, 1998) como en forestaciones (e.g. Mohn y Randall, 1973; Sixto *et al.*, 2014), y es una consideración importante en los programas de mejoramiento genético dado que reduce la ganancia de selección en distintos ambientes (Hill, 1975; Romagosa *et al.*, 2009). La determinación de la estabilidad productiva por lo tanto, es un aspecto relevante al momento de realizar recomendaciones de material genético con buen desempeño en un amplio rango de ambientes así como identificar aquellos específicamente adaptados a determinado ambiente. Este tipo de análisis es ampliamente utilizado en el contexto agrícola

integrando distintas escalas temporales y espaciales, e.g. evaluación del rendimiento y de la estabilidad en el rendimiento de trigo en 21 países durante el siglo XX (Calderini y Slafer, 1998); estabilidad productiva de variedades de arroz y trigo distribuidas en India, Nepal y Bangladesh (Raman *et al.*, 2011); o evaluación de la estabilidad productiva de variedades de maíz en la región árida de Sudáfrica (Alberts, 2004). Sin embargo, siguen siendo escasos los ejemplos en la investigación forestal (Sixto *et al.*, 2014). En el caso de *Populus* los estudios se han realizado generalmente a escala local o regional e.g. la evaluación de rendimiento y estabilidad productiva de 24 genotipos de *P. tremula* x *P. tremuloides* distribuidos en 4 sitios del sudeste de Finlandia (Yu y Pulkkinen, 2003); evaluación de la estabilidad productiva de 38 clones de *Populus davidiana* distribuidos en 7 sitios en el sur de Corea (Koo *et al.*, 2007); y evaluación de estabilidad productiva de 9 clones interespecíficos (de *P. deltoides*, *P. nigra* y *P. trichocarpa*) distribuidos en 4 sitios de la región Mediterránea y bajo distintos sistemas de manejo (Sixto *et al.*, 2014). En todos los casos, han sido de gran utilidad los conceptos y aproximaciones metodológicas propuestas por Finlay y Wilkinson (1963) y Eberhart y Russell (1966).

En el análisis de regresión conjunta (Figura 2.4) es posible comparar las rectas ajustadas para cada clon en función de su rendimiento a lo largo del gradiente ambiental.

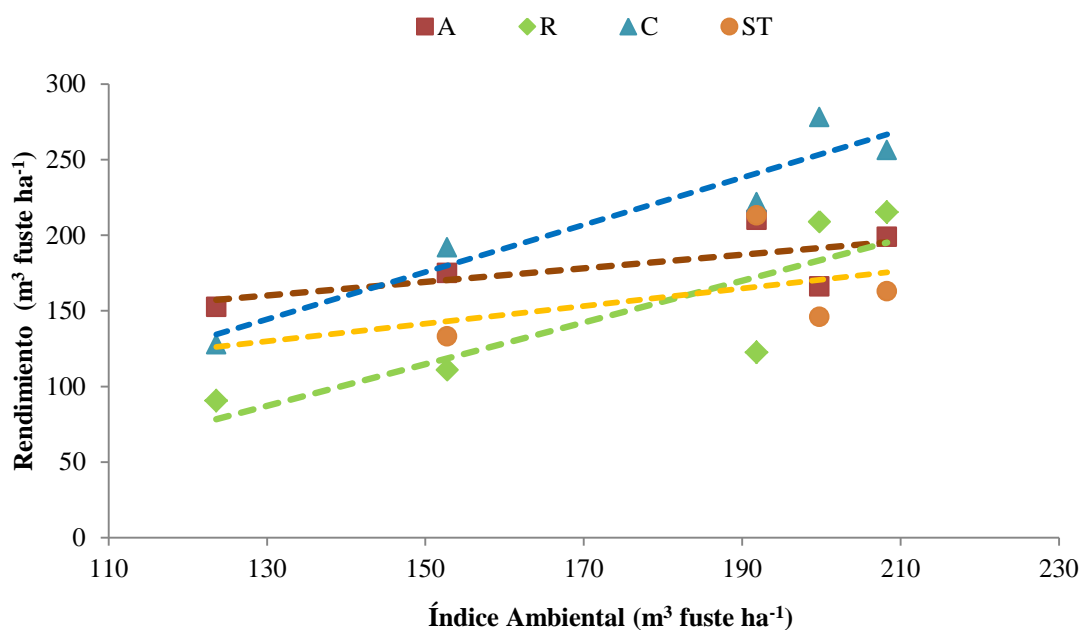


Figura 2.4. Análisis de regresión conjunta de los clones comerciales de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en 5 ambientes correspondientes a la Red de Ensayos de Mejoramiento Genético Forestal de INTA Delta del Paraná.

La pendiente (*bi*) de la regresión define la estabilidad de cada genotipo y el valor deseable es en realidad subjetivo dado que depende del objetivo propuesto (Alberts, 2004). Por ejemplo, en un cultivo anual podría ser favorable un genotipo inestable con buena respuesta frente a una mejora en las condiciones ambientales (e.g. fertilización) mientras que, en general, el silvicultor buscará genotipos con estabilidad media o alta

para poder afrontar la heterogeneidad ambiental a lo largo del ciclo forestal tanto en el espacio como en el tiempo (Isik y Kleinschmit, 2003; Mohn y Randall, 1973).

El clon A es altamente estable en sentido agronómico  $bi = 0,45$  y con un valor de  $\delta_{ij} = 400,3$ , menor al del resto de los clones (Cuadro 2.5). Podría considerarse estable aún desde el concepto estático o biológico (Becker y León, 1988) en el rango de ambientes evaluados. Su adaptación es relativamente mayor en ambientes con bajo índice ambiental. En función del análisis de regresión conjunta, este clon es el más estable y su variación en el rendimiento es baja, aún en términos absolutos ( $58 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ) entre ambos extremos. Su rendimiento medio es bueno aunque no aprovechó de la misma manera que C las ventajas en los ambientes más productivos. Un comportamiento similar se registró en un ensayo de fertilización con N y P en estaqueros, donde A no respondió a la fertilización a diferencia del clon experimental '150/82' (Faustino *et al.*, 2016). Sin embargo, en nuestro estudio no fue posible identificar con certeza las diferencias entre ambientes que determinaron la productividad. El clon ST también es muy estable en función de  $bi = 0,58$  aunque el parámetro  $\delta_{ij} = 1538,5$  describe mayores desvíos en su desempeño respecto al ajuste lineal y por ende, menor estabilidad que la reflejada por su pendiente. A su vez, es necesario considerar que su desempeño en el ambiente MGF1 (dato faltante) podría haber modificado este ajuste.

Cuadro 2.5. Parámetros de estabilidad productiva en función del análisis de regresión lineal conjunta para los clones comerciales de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en los 5 ambientes evaluados (MGF 1 a 5).

Parámetros de la Regresión lineal	A	C	R	ST
$b_i$	0,45	1,56	1,38	0,58
$\delta_{ij}$	400,2	425,4	1256,1	1538,5

Los clones C y R son ambos inestables  $bi = 1,38$  y  $bi = 1,54$  respectivamente (Cuadro 2.5). Aunque en C  $bi$  es mayor, al evaluar los desvíos, el parámetro  $\delta_{ij} = 425,4$  es mucho menor al obtenido para R  $\delta_{ij} = 1256,1$ . Estos clones tienen mejor adaptación específica a ambientes más productivos (con mayor índice ambiental) y respondieron frente a mejoras en las características ambientales con un aumento de la producción mayor a la media. Sin embargo, ambos tuvieron una caída importante en el rendimiento en los ambientes menos productivos.

La Figura 2.5 relaciona el rendimiento medio de cada clon y su coeficiente de regresión  $bi$  en el rango ambiental evaluado. Esta forma de interpretar la estabilidad y adaptabilidad es un complemento muy útil para la selección de genotipos dado que el parámetro  $bi$  se relaciona directamente con la plasticidad fenotípica del clon (su sensibilidad a los cambios ambientales) pero no considera el rendimiento *per se*. Este análisis permite identificar genotipos con niveles deseables de rendimiento y estabilidad productiva en un rango amplio de ambientes, especialmente en los casos donde es común la interacción genotipo-ambiente (Yu y Pulkkinen, 2003).

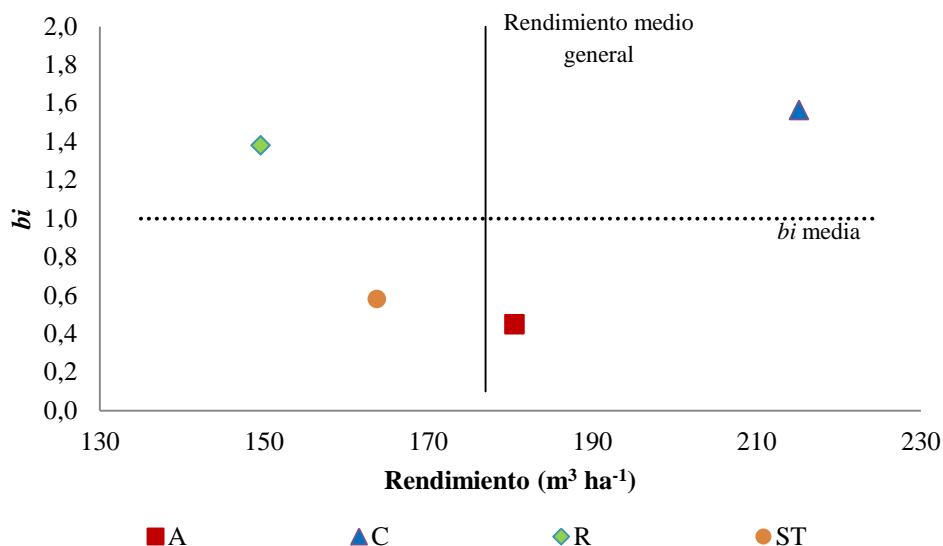


Figura 2.5. Relación entre el rendimiento medio de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragones 22 INTA' (R), y la pendiente de la regresión conjunta ( $b_i$ ). La línea continua vertical representa el rendimiento medio general, mientras que la línea punteada horizontal corresponde a la pendiente media de las regresiones ( $b_i = 1$ ).

El clon R se ubica en el cuadrante superior izquierdo (*inestable de bajo rendimiento*), el menos deseable dado que tiene elevada inestabilidad,  $b_i$  mayor a  $b_i$  media (línea horizontal discontinua) y un rendimiento medio mucho menor al resto y a la media general (línea vertical continua). Desde otro punto de vista, tiene gran capacidad para expresar su potencial de crecimiento en ambientes favorables pero se ve muy afectado fuera de dicho rango ambiental acotado. Por su parte, ST se encuentra en el cuadrante inferior izquierdo (*estable de bajo rendimiento*), aunque tiene un rendimiento superior a R.

El A se ubicó en el cuadrante inferior derecho (*estable de alto rendimiento*) que representa las condiciones más deseables (Li y McKeand, 1989; Yu y Pulkkinen, 2003; Figura 2.5) dado que implica rendimiento mayor a la media general y elevada estabilidad. No obstante, en términos de rendimiento estuvo muy cercano a la media y no pudo aprovechar los ambientes con condiciones más favorables. Finalmente, el clon C se ubicó en el cuadrante superior derecho (*inestable de alto rendimiento*), y a pesar de su sensibilidad a los cambios ambientales su rendimiento fue superior al resto de los clones en gran parte del rango evaluado (Figura 2.4). Por esto, teniendo en cuenta su rendimiento medio y el patrón descrito por los clones (Figura 2.4), es factible considerarlo una alternativa viable y superadora en gran parte de los ambientes. Sin embargo, aún no predomina en la elección de los productores y esto puede deberse a distintas razones. Una de ellas puede ser el valor que el productor asigna a la opción de asegurar cierta estabilidad en el rendimiento dentro de predios heterogéneos o con baja capacidad de manejo del agua; otra es el hecho de ser un clon más reciente en el mercado (disponible desde 2008), y otro aspecto a considerar es que los ambientes elegidos para la instalación de ensayos de mejoramiento genético excluyen la posibilidad de evaluar situaciones más severas de estrés (por excesos hídricos especialmente) donde las diferencias entre los clones con mayor y menor capacidad de aclimatación se pueden acentuar. Limitar el rango de ambientes en los cuales se

distribuyen los ensayos puede ser una limitante para el método de regresión lineal y la interpretación de los resultados (Crossa y Brady, 1990; Westcott, 1986).

Cabe destacar que ninguno de los clones tuvo estabilidad media y buen desempeño, a diferencia de lo encontrado por Yu y Pulkkinen (2003) en *Populus tremula* x *P. tremuloides* y por Isik y Kleinschmit (2003) en *Picea abies*. Estos últimos autores plantean como explicación probable el hecho de que los clones provengan de un tercer ciclo de propagación y selección evaluando la estabilidad de los genotipos en distintos años y sitios. Un ejemplo de estabilidad media y rendimiento aceptable es el clon *Populus x canadensis* 'I-214', ampliamente difundido en todo el área mediterránea de Europa (Sixto *et al.*, 2014).

En el presente trabajo, tampoco se encontró una relación positiva directa entre los parámetros de estabilidad y el rendimiento medio de los clones, como se registró en un estudio sobre *Populus davidiana* (Koo *et al.*, 2007), donde los clones con mayor crecimiento resultaron ser más sensibles a los cambios ambientales, o en un estudio sobre *Pinus taeda* L. (Li y McKeand, 1989). Por otra parte, el presente análisis estuvo limitado a solo 4 clones de *Populus* de interés, siendo factible realizar una comparación en términos de estabilidad y adaptabilidad en distintos ambientes pero acotado para evaluar tendencias generales en la respuesta de los clones. Es importante incorporar este tipo de análisis ampliando el número de clones y sostenerlo en el tiempo. En un estudio con estadísticas de largo plazo, Calderini y Slafer (1999) determinaron que los programas de mejora de trigo en Australia, Argentina, Italia y Reino Unido habían logrado incrementar el potencial productivo de las variedades de trigo a lo largo de las últimas décadas. Sin embargo, la relación entre el potencial de rendimiento y la estabilidad productiva de las variedades era negativa, y su efecto era más difícil de contrarrestar en aquellos sistemas con baja inversión en tecnología de manejo dado que cuentan con menor capacidad para mejorar las condiciones ambientales del cultivo y aprovechar el potencial de los cultivares mejorados.

Una crítica habitual a las aproximaciones basadas en la técnica de regresión lineal es el uso del índice ambiental como variable regresora dado que no es independiente de los datos analizados (Abbott y Pistorale, 2011). A diferencia del análisis de regresión, los índices de plasticidad fenotípica permitieron evaluar la estabilidad de cada clon independientemente de la respuesta del resto de los clones considerados en cada ambiente, dado que la media general no interviene en la determinación de dichos índices. El Cuadro 2.6 resume el valor de los índices RDPIs y PIV (%). En función del índice RDPIs, el clon R tuvo mayor plasticidad en el rendimiento y por ende menor estabilidad que el resto, seguido por C, ST y finalmente A. Este último, el más estable, no se diferenció significativamente de ST. En el caso de C y R, si bien no existen diferencias significativas, se invirtió el orden en términos de estabilidad productiva respecto al análisis del parámetro  $bi$  (C tuvo valores de  $bi$  más elevados). Esto es coherente con lo descrito por el parámetro  $\delta_{ij}$  dado que el índice RDPIs considera cada una de las distancias entre los ambientes (Valladares *et al.*, 2006) y no surge de una estimación lineal de la norma de reacción de cada clon. En este análisis también es necesario considerar que la estimación de plasticidad fenotípica de ST no cuenta con el ambiente MGF 1 y esto podría modificar su valor final. El índice de plasticidad PIV (Cuadro 2.6), permitió visualizar fácilmente la amplitud relativa que presenta cada clon. El clon A tuvo una reducción menor en el rendimiento entre los extremos ambientales, en ST fue intermedia, mientras que para C y R fue mucho mayor y duplicaron la amplitud en el rendimiento respecto a A. Cabe aclarar que en este caso, los ambientes de máximo y mínimo rendimiento difirieron en función del clon.

Cuadro 2.6. Índices de Plasticidad Fenotípica del rendimiento volumétrico de madera ( $m^3$  fuste  $ha^{-1}$ ) de los genotipos de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Letras distintas indican diferencias significativas en el índice RDPIs ( $p < 0,05$ ). Los valores entre paréntesis corresponden al error estándar de la media.

Índice de Plasticidad Fenotípica	A	C	R	ST
<i>RDPIs</i>	0,08 ( $\pm 0,01$ ) <b>a</b>	0,18 ( $\pm 0,04$ ) <b>bc</b>	0,23 ( $\pm 0,04$ ) <b>c</b>	0,13 ( $\pm 0,03$ ) <b>ab</b>
<i>PIv</i> (%)	27	54	58	38

Finalmente, se agruparon los clones en función de la similitud que presentaron en los índices de plasticidad fenotípica *PIv*, *RDPIs* y el parámetro *bi* (Figura 2. 6). El análisis de conglomerados permite agrupar entidades similares y es efectivo para resumir información de múltiples variables asociadas (Crossa y Brady, 1990). Considerando la información que aporta cada variable y el comportamiento de cada clon, se denominaron arbitrariamente a los 2 conglomerados resultantes como "estables" conformado por A y ST e "inestables" conformado por C y R. A su vez, el dendrograma representa mayor distancia entre A y ST que entre R y C en términos de estabilidad.

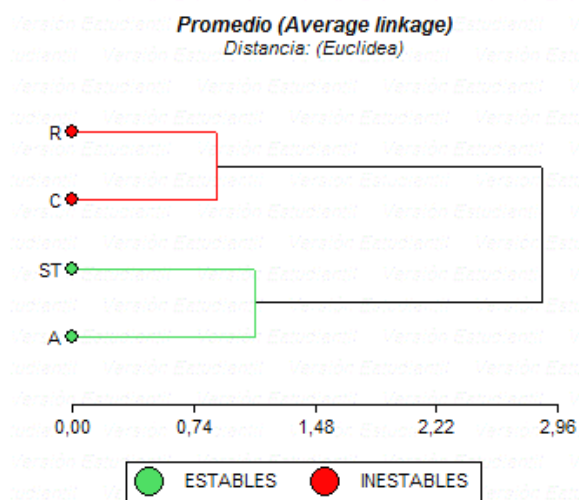


Figura 2.6. Análisis multivariado de conglomerados en función de la estabilidad en el rendimiento ( $m^3$   $ha^{-1}$ ) de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) considerando las variables *bi*, *PIv* y *RDPIs* (coeficiente de correlación cofenética: 0,913).

La identificación de genotipos como A, con capacidad de obtener rendimientos relativamente estables en ambientes o períodos desfavorables, incrementa la seguridad en la producción agrícola y las ganancias a nivel local o regional (Simmonds, 1991). La selección de este tipo de materiales es más atractiva para aquellas instituciones públicas responsables del mejoramiento genético y la recomendación de materiales aptos para una región. Sin embargo, no debe descuidarse la posibilidad de obtener mayores rendimientos en aquellos ambientes con mejores condiciones ambientales o prácticas de



manejo más favorables para el cultivo (Annicchiarico, 2002). Esto último requiere una adecuada caracterización de los sitios de selección de genotipos y de la capacidad productiva de los distintos ambientes donde podrían establecerse las plantaciones (Yu y Pulkkinen, 2003). Santini *et al.* (2010) sugieren que la mejor estrategia para un programa de mejoramiento genético resulta de la búsqueda de ambos tipos de clones, generalistas y especialistas, dado que si esta combinación se traslada a las forestaciones permitiría ampliar la variabilidad genética a nivel regional y disminuir la vulnerabilidad frente a nuevas condiciones ambientales, plagas o enfermedades.

## 2.4. Conclusiones

Los clones más difundidos en la región del Bajo Delta del Paraná, 'Australiano 129/60', 'Stoneville 67', 'Carabelas INTA' y 'Ragonese 22 INTA' tuvieron diferencias en su estabilidad productiva a campo y, a pesar de tratarse de clones comerciales, presentaron gran variabilidad en sus patrones de rendimiento e interacción genotipo-ambiente. En función de los parámetros evaluados y su análisis en conjunto se destaca el desempeño del clon 'Australiano 129/60' (A), dado que en todos los casos presenta mayor estabilidad productiva que el resto de los clones y un rendimiento medio superior a la media general. La combinación de estas variables justifica el predominio de este clon en las forestaciones del Bajo Delta del Paraná. El clon 'Stoneville 67' (ST) presentó características similares aunque su estabilidad y el rendimiento medio fueron menores en comparación con A. Por otra parte, el clon 'Carabelas INTA' (C) fue el más productivo en la mayor parte de los ambientes, especialmente en ambientes favorables y a pesar de ser inestable mantuvo un buen rendimiento en el rango evaluado. En cambio, la inestabilidad del clon 'Ragonese 22 INTA' (R) se combinó con un rendimiento medio inferior al resto. A diferencia de lo esperado, el potencial de crecimiento de los clones no tuvo una relación inversa con la estabilidad productiva.

La amplitud en el rendimiento medio sugiere una elevada heterogeneidad ambiental a pesar de los cuidados mencionados en la instalación y seguimiento de los ensayos. En este contexto, surge la necesidad de evaluar cual sería la mejor decisión en la selección de nuevos clones de *Populus*, si son aquellos con óptimo desempeño en determinados ambientes o por el contrario, elegir clones estables con rendimiento aceptable en un amplio rango de ambientes. Frente a escenarios de cambio climático, la mayor estabilidad productiva podría representar ventajas en términos de adaptabilidad y supervivencia. A su vez, la estabilidad puede contribuir a generar plantaciones más homogéneas, dado que pueden ser menos sensibles frente a condiciones microclimáticas, principalmente aquellas generadas por variaciones edáficas. Otro aspecto interesante para evaluar a futuro, es el comportamiento de los clones a largo plazo, dado que es esperable que aquellos con mayor estabilidad mantengan su nivel productivo a lo largo de las rotaciones siempre que no sean afectados por nuevas plagas o enfermedades.

Dada la relevancia que tiene esta información para la toma de decisiones del sector forestal, es necesario contar con estudios de estabilidad productiva asociados a los programas de mejoramiento genético forestal. En este sentido, se destaca que las redes de ensayos instalados permiten evaluar la estabilidad productiva y mejorar la selección de genotipos sin necesidad de grandes modificaciones en los protocolos actuales de evaluación. Finalmente, es importante complementar esta información con la caracterización de las variables ambientales que puedan explicar el origen de las diferentes respuestas entre genotipos.

**Capítulo 3. Estabilidad productiva a escala de rodal: Efecto de la dinámica hidrológica y las características edáficas sobre el crecimiento de *Populus* spp en el Delta del Paraná, Argentina.**

### 3.1. Introducción

La disponibilidad de agua en el suelo en áreas de secano depende del aporte de las lluvias y de la capacidad de almacenaje del suelo, y por lo tanto, este recurso fluctuará según las condiciones climáticas. Esta disponibilidad será más estable si la vegetación accede a cursos de agua o a la napa freática, lo que implica un incremento en las fuentes de agua disponibles para su consumo y por lo tanto, un acceso al recurso menos variable en el tiempo (Snyder y Williams, 2000). Más allá de esta generalidad, mediante análisis de la composición isotópica de las fuentes de agua, se han encontrado casos donde los árboles a pesar de estar asociados al río no utilizaban dicha fuente de agua (Dawson y Ehleringer, 1991).

En términos generales, se ha registrado una relación positiva entre la productividad y la cercanía a cursos de agua en distintas especies forestales, e.g. el diámetro del fuste de los árboles, su índice de área foliar y la transpiración de un bosque mixto de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis* fue mayor en dicha situación respecto a los bosques alejados del río (Dzikiti *et al.*, 2013), al igual que en *Acacia mearnsii* donde además, las plantaciones asociadas a cursos de agua pudieron mantener mayor tasa de crecimiento aún durante períodos de sequía (Clulow *et al.*, 2011). En poblaciones naturales de *Populus* de regiones semiáridas también se observó dicha dependencia y la misma fue más notoria en períodos en que el curso de agua tuvo bajo caudal, lo que generó una disminución en el crecimiento que se intensificó a mayor distancia del río (Rood *et al.*, 2013). Las condiciones de estrés hídrico generaron mayor cierre estomático y un incremento de la proporción de  $^{13}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ) en los anillos de crecimiento de dicho período. De esta manera, es posible determinar la afectación del crecimiento así como también el proceso por el cual se produce una merma en la fijación del carbono.

En el Delta del Paraná existen diversos factores de estrés que resultan limitantes para la productividad de las forestaciones de álamo, entre los que se destacan las inundaciones periódicas originadas por el ingreso del río. Con el objetivo de evitar el ingreso del río, deprimir el nivel de la napa freática y facilitar la evacuación de excesos hídricos internos, se realizaron obras de ingeniería, disponiéndose terraplenes elevados (“diques”) en el perímetro de los predios y sistematizando obras de drenaje (canales principales y zanjas; Borodowski, 2006). Los diques y las obras de infraestructura de este sector permiten a su vez transitar con maquinarias, mecanizar parte de las labores forestales y ampliar la cantidad de días disponibles para las distintas tareas (Smedema *et al.*, 2004). Las plantaciones de *Populus* para madera de calidad (destinada a las industrias del aserrado y debobinado), se realizan principalmente bajo este sistema de manejo del agua y se concentran en el área denominada localmente zona núcleo forestal.

Durante la estación de crecimiento de los árboles, los sistemas protegidos del río pueden presentar un amplio rango de disponibilidad hídrica en el suelo dado que las precipitaciones muestran un promedio anual cercano a 1000 mm (Berrondo, 1995) pero con una distribución muy variable. La defoliación durante el verano, que es un síntoma de estrés hídrico, es frecuente por lo que los productores adaptaron el sistema originalmente diseñado para el drenaje a una nueva función de ingreso de agua para riego. Así, la disponibilidad de agua en el suelo depende, en ciertos sitios, exclusivamente de las precipitaciones y el aporte de la napa freática, mientras que en otros existe un aporte de agua cuya importancia depende de la cobertura de los canales.

Las características edáficas de la región también influyen en la heterogeneidad ambiental de estos sistemas. Los suelos son aluviales, formados por deposición de

distintas capas de sedimentos aportados por el río (Bonfils, 1962), tienen escaso desarrollo de estructura y una capa de arcillas que, con bajo contenido hídrico, puede constituir una impedancia física para el desarrollo radical (Ceballos, 2011). A su vez, el drenaje y reemplazo de pajonales (*Scirpus giganteus*) y juncales (*Schoenoplectus californicus*) por plantaciones forestales (*Populus* y *Salix* principalmente), altera los ciclos biogeoquímicos durante el proceso de oxidación (Ceballos, 2011; Ceballos *et al.*, 2012) y desencadena procesos que afectan las características físicas del suelo, como la consolidación, subsidencia y compactación (Ceballos, 2011; Ceballos *et al.*, 2012; Gebhardt *et al.*, 2010; Taboada *et al.*, 2001). Por otra parte, en algunas forestaciones de *Populus* dentro de predios endicados, se han detectado sectores puntuales con salinidad elevada (Cerrillo *et al.*, 2015). En estos sitios, los árboles presentaron necrosis en el borde de las hojas y pérdida de área foliar; síntomas característicos de estrés salino o de toxicidad por acumulación de cloruros y/o sodio (Ayers y Westcot, 1994).

La forestación en reemplazo de pastizales en sistemas con napa cercana a la superficie y escaso drenaje, puede originar procesos de salinización a partir de los cambios que genera en el balance hídrico: donde el aumento de la evapotranspiración implica mayor consumo de agua de la napa y exclusión selectiva de sales que se acumulan en torno a las raíces (George *et al.*, 1999; Heuperman, 1999; Jobbágy y Jackson, 2004). Estudios previos (Ceballos, 2011) sugieren que este proceso podría ser el origen de la acumulación de sales en las plantaciones de álamo dentro de dique en el largo plazo. *Populus* es considerado un género sensible a la salinidad aunque presenta elevada variabilidad en la respuesta comparando especies y aún entre clones (Abbruzzese *et al.*, 2009; Chen y Polle, 2010; Mirck y Zalesny, 2015; Sixto *et al.*, 2005). En contacto con napas salinas, solo algunas especies de *Populus* se destacan por desarrollar mecanismos que le permiten evitar y/o tolerar el estrés, por ejemplo los casos de *P. euphratica* (Zeng *et al.*, 2009) y *P. alba* (Imada *et al.*, 2009), mientras que en la mayoría de las especies de este género se observa una reducción del crecimiento y la supervivencia en condiciones de elevada salinidad (Chen y Polle, 2010).

Son escasos los estudios locales en donde se ha determinado la variabilidad en el rendimiento dentro del rodal. En este sentido, solo se ha evaluado el efecto de los canales en una plantación de *Populus* dentro de dique, donde se reportó mayor rendimiento de los dos clones evaluados en cercanía al canal (respecto al centro del rodal) aunque no se determinó el origen de estas diferencias y la función del canal (Borodowski y Suárez, 2005). En estos sistemas la función del canal podría combinar el efecto del drenaje, que en períodos de anegamiento genere mayor descenso de la napa y disponibilidad de oxígeno en el sector más cercano (Schilling *et al.*, 2006, 2004); y el de un canal de riego que, durante los períodos normales y secos, aporta agua en mayor medida a los sectores más cercanos (Clulow *et al.*, 2011; Dziki *et al.*, 2013; Rood *et al.*, 2013).

La dinámica hidrológica dentro de sistemas endicados ha sido descrita en otras regiones (Smedema *et al.*, 2004) y hay indicios sobre su importancia para el cultivo de *Populus* en el Bajo Delta del Paraná, sin embargo, aún no ha sido evaluada en los sistemas forestales de dicha región. Sumado a ello, son escasos los registros de fluctuación de la napa freática y contenido de agua en el suelo a lo largo del año, y su relación con la productividad de las forestaciones (Alvarez *et al.*, 2015).

**Objetivo:** Evaluar la estabilidad productiva de *Populus deltoides* clon 'Australiano 129/60' a escala de rodal frente a la heterogeneidad ambiental que presentan las forestaciones del Delta del Paraná.

*Hipótesis: “La disponibilidad hídrica en el suelo estará relacionada de manera inversa con la distancia a los cursos de agua, lo que repercutirá en una merma de la productividad en los rodales de Populus dentro de los predios endicados del Bajo Delta del Paraná”.*

## **3.2. Materiales y métodos**

### **3.2.1. Datos climáticos y nivel del río**

El clima de la región es templado húmedo sin estación seca, aunque en términos absolutos, la precipitación media de los meses de invierno suele ser menor (Berrondo y Gurini, 1990). Por otra parte, dada la demanda evapotranspirativa, el balance hídrico puede ser negativo en el verano dependiendo de las condiciones climáticas previas, las características de los suelos y la vegetación (Malvarez, 1999). La temperatura media anual se encuentra entre 16,0°C y 16,5°C. La temperatura media del mes más cálido (enero) es 22,6°C y la del mes más frío (julio) es de 10,5°C. Los máximos absolutos se encuentran entre 36,0°C y 38,0°C, mientras que los mínimos van de 0°C a -5,0°C. El período de heladas abarca de mayo a octubre (Berrondo y Gurini, 1990). La precipitación media anual es de 1019 mm año<sup>-1</sup> (Berrondo, 1995) y donde la humedad relativa media anual es 76 %. Los vientos son relativamente suaves, con influencia en aquellos momentos en que sopla desde el noroeste (genera bajante pronunciada) y especialmente cuando la dirección es sudeste dado que reduce la velocidad de salida hacia el Río de la Plata y eleva el nivel de los ríos provocando crecientes de buena magnitud en algunos casos (Berrondo y Gurini, 1990).

Los datos climáticos de los períodos evaluados se obtuvieron de la estación agrometeorológica del INTA EEA Delta del Paraná (iMetos 2, Pessl Instruments GmbH, Austria) posicionada en: 34°10'25,7" LS; 58°51'58,1" LO a 4 m.s.n.m. aproximadamente. Se utilizaron los datos de temperatura y humedad relativa del ambiente para estimar el déficit de presión de vapor de la atmósfera y se utilizó el máximo valor diario (*DPV<sub>máx</sub>*, kPa) en el análisis de correlación con la fluctuación de la napa freática. La incidencia de las precipitaciones se analizó considerando el ciclo de crecimiento anual de *Populus* en la región. Por esto, se redefinió el período anual abarcando desde el mes de julio hasta junio del año siguiente. Considerando este reagrupamiento, las precipitaciones mensuales se compararon con las precipitaciones medias históricas de la serie 1960-1994 (Berrondo, 1995). A su vez, se comparó la precipitación acumulada mes a mes con aquella que surge de la media histórica, con el propósito de determinar si el período tuvo una tendencia más seca o más húmeda que la media y analizar la magnitud de este desvío en distintos momentos del ciclo.

La influencia del nivel del río sobre la dinámica hidrológica dentro del dique se exploró a partir de la correlación entre los datos diarios de fluctuación de profundidad de la napa y los registros hidrométricos del Río Paraná de las Palmas (el curso de agua principal de la región) en el puerto de Campana. Estos datos son publicados periódicamente por la Prefectura Naval Argentina (<http://www.prefecturanaval.gov.ar/alturas/index.php>).

### **3.2.2 Área de estudio y selección de las forestaciones**

Las forestaciones evaluadas se encuentran en campos endicados y drenados del Bajo Delta Bonaerense (Figura 3.1), más específicamente, en la zona núcleo forestal que incluye gran parte del sector de islas de los partidos de Campana, San Fernando y Zárate.



Figura 3.1. Ubicación de las transectas denominadas A, D, H, M y O distribuidas en la zona núcleo forestal (Bajo Delta del Paraná) e instaladas en rodales de *Populus deltoides* clon 'Australiano 129/60' durante el periodo evaluado (2010 a 2015).

Se seleccionaron 5 sitios que poseen infraestructura para evitar el ingreso del río (dique o terraplén perimetral) y la sistematización del predio (canales internos principales y secundarios) para el manejo del agua. Los 5 rodales (denominados A, D, H, M, O, Figura 3.1) eran de *Populus deltoides* clon 'Australiano 129-60', el material genético más difundido en la zona núcleo forestal. Se instalaron 2 parcelas forestales de medición permanente en cada sitio, de 25 individuos cada una, sobre una transecta definida en sentido perpendicular al curso de agua principal (canal) y hacia el centro del rodal (Figura 3.2).

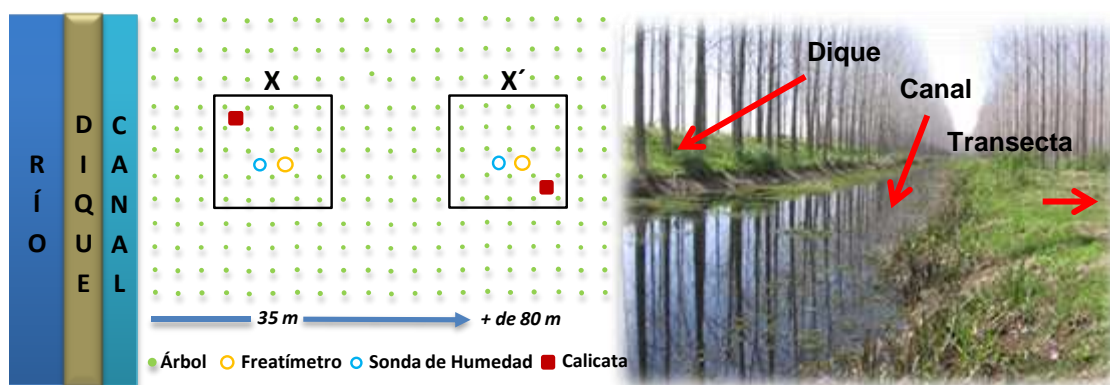


Figura 3.2. Representación esquemática de una forestación y la ubicación de las parcelas, cercana (X) y alejada (X') del canal, dentro del rodal (izquierda). Fotografía del sitio donde se instaló la transecta O-O' (derecha).

Las parcelas apareadas se denominaron A-A', D-D', H-H', M-M' y O-O', denotando con una tilde las parcelas más alejadas del canal. La ubicación de cada

parcela se georreferenció con GPS (Garmin eTrex Legend, KS, EEUU). El Cuadro 3.1 detalla las características de los rodales seleccionados. Solo el rodal de 10 años fue plantado con una densidad inicial mayor ( $833 \text{ árboles ha}^{-1}$ ) y luego fue raleado a los 6 años a  $386 \text{ árboles ha}^{-1}$ . A cada árbol se le cortaron las ramas desde la base hasta 6 m de altura. Ambas prácticas, baja densidad de plantación y poda, responden a un manejo silvícola destinado a producir madera de calidad para aserrado y debobinado.

La parcela más cercana al curso de agua se instaló en todos los casos, dejando al menos 5 filas de bordura (25 m) entre el límite de la plantación y el inicio de la parcela para evitar la interacción del efecto del agua con la mayor radiación que reciben en el borde del rodal; la parcela más alejada se ubicó en el centro del rodal. Los rodales A, D, y H se midieron desde julio de 2010 hasta junio de 2015 mientras que M y O se midieron entre julio de 2013 y junio de 2015.

Los canales seleccionados son considerados canales principales y sus dimensiones son, en promedio: 2 m de profundidad, 3 m de ancho en la base inferior y 5 m de ancho en superficie.

Cuadro 3.1. Características de los rodales de *Populus deltoides* 'Australiano 129/60' seleccionados para la instalación de parcelas apareadas en dos posiciones dentro del rodal, cercana al canal y alejada del canal (centro del rodal) sobre una transecta perpendicular al canal principal.

Rodal	Transecta	Ubicación Geográfica	Edad (años)	Densidad ( $\text{árb. ha}^{-1}$ )	DAP medio (cm) ( $\pm$ D.E.)	Altura media (m) ( $\pm$ D.E.)	Distancia al canal (m)	
							Cercana	Lejana
A	A-A'	34°10'26"S 58°51'24"O	13	400	30,0 ( $\pm$ 5,7)	26,2 ( $\pm$ 2,9)	35	100
D	D-D'	34° 8'40"S 58°47'59"O	10	386	25,7 ( $\pm$ 4,1)	22,1 ( $\pm$ 2,7)	35	400
H	H-H'	34° 9'55"S 58°51'34"O	6	333	23,5 ( $\pm$ 2,1)	19,6 ( $\pm$ 1,5)	30	90
M	M-M'	34° 6'34"S 58°48'15"O	7	333	25,1 ( $\pm$ 2,2)	21,5 ( $\pm$ 1,4)	30	80
O	O-O'	34° 8'6"S 58°46'41"O	9	333	28,5 ( $\pm$ 3,0)	24,0 ( $\pm$ 1,9)	35	160

### 3.2.3. Crecimiento y dinámica foliar de las forestaciones

El crecimiento de cada individuo de la parcela se determinó a partir del diámetro del fuste a 1,3 m de altura (DAP) y la altura total del árbol; se estimó el volumen del fuste a partir de ecuaciones ajustadas para el clon en particular (Fernández Tschieder *et al.*, 2011). Las mediciones se realizaron en invierno (entre estaciones de crecimiento) y a su vez, se midió el incremento mensual en diámetro durante todo el período productivo (octubre a marzo) para evaluar los posibles efectos de la disponibilidad hídrica sobre los pulsos estacionales de crecimiento. Para ello se utilizó cinta diamétrica (Lufkin executive W606PM, EEUU) y un hipsómetro Vertex III con emisor Transponder T3 (Haglöf, Suecia).

Para evaluar la caída de hojas se instalaron 8 canastas-trampa de 0,5 m x 0,5 m por parcela, elevadas a 0,8 m sobre el terreno y distribuidas al azar dentro de las parcelas. El material recolectado se llevó a estufa a 60 °C hasta peso constante, se estimó la producción anual de hojas, el índice de área foliar ( $\text{m}^2$  área foliar  $\text{m}^{-2}$  de terreno) y se registró el patrón mensual de caída. La estimación del área foliar se realizó a partir del área foliar específica (área foliar/peso seco foliar; expresado en  $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ ) que se estimó en 50 hojas totalmente expandidas por parcela (Ceulemans *et al.*, 1992). Para esto se escanearon las hojas y se midió el área de cada una con el software ImageTool 3.0; posteriormente, se secaron en estufa a 60°C y se pesaron con balanza de precisión 0,001 g.

### 3.2.4. Composición isotópica de la madera ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ )

Este parámetro proporciona una medida integrada de las características fisiológicas y del medio ambiente que determinan la tasa de intercambio gaseoso y se ha correlacionado con la eficiencia en el uso del agua (EUA) (Farquhar y Richards, 1984). Para este análisis se obtuvieron las muestras de madera con barreno forestal (Haglöf, Suecia) a 1,3 m de altura del fuste en 5 árboles por parcela. Luego del secado en estufa a 60 °C, se montaron para identificar los anillos mediante lupa manual (40x) y se separaron los últimos 4 anillos para su molienda. De cada parcela se constituyó una muestra compuesta y se enviaron al Laboratorio de Isótopos Estables INGEIS (UBA-CONICET) donde se analizaron utilizando el Método de Hoefs y Schidlowski (1967) y Panarello (1987) y modificaciones. Los valores se expresaron como  $\delta^{13}\text{C}$  ‰ respecto al valor estándar VPDB (Viena PeeDee Belemnite) (Farquhar *et al.*, 1982). Luego se comparó la discriminación isotópica  $^{13}\text{C}$  entre ambas posiciones dentro del rodal (cercanas vs. alejadas).

### 3.2.5. Muestreo de suelos

Las calicatas se realizaron en el período 2014/15 en 3 transectas (A-A'; O-O'; M-M'). En las 6 parcelas se identificaron los estratos minerales hasta 1,2 m de profundidad. Dentro de cada una de estas calicatas se recolectó una muestra compuesta para cada estrato a partir de tres submuestras extraídas de tres lados de la calicata, posteriormente las muestras fueron secadas en estufa a 60°C durante 96 h y se enviaron al laboratorio para realizar los análisis de textura usando el método del Hidrómetro (Bouyoucos, 1927; Elliot *et al.*, 1999; Pansu y Gautheyrou, 2006) y los análisis químicos detallados posteriormente.

Para la estimación de densidad aparente (Campbell y Henshall, 1991), se tomaron muestras por estrato de cada calicata con cilindros de 8,2 cm de diámetro y de 5 cm de altura. Estas muestras se secaron en estufa a 105°C durante 96 h. Las muestras de suelo destinadas a realizar análisis químicos fueron molidas y tamizadas con malla de 2 mm. Se determinó el carbono orgánico total por combustión seca en un analizador automático (LECO CR12) (Gill *et al.*, 2009), el nitrógeno total por el método de semi-micro Kjeldahl (Bremner, 1996), el fósforo disponible a partir de digestión húmeda de las muestras con ácidos nítrico/perclórico (US-EPA, 1992) y espectrometría de emisión atómica por plasma inducido (ICP-AES); y el pH y la conductividad eléctrica del extracto de saturación en solución 1:2,5 (Thomas, 1996). Considerando que la zona de absorción de las raíces en especies forestales generalmente supera la profundidad de las calicatas, se determinó la conductividad eléctrica (CE) hasta la profundidad de 3 m con muestreos cada 50 cm. Solo en esta instancia, se incorporó al análisis el perfil de una pastura que nunca fue forestada con el objeto de contrastarlo con las forestaciones. La



pastura se encuentra al final de la transecta O-O', más alejada del canal que O' y el muestreo se realizó a una distancia de 50 m desde el borde de la plantación.

Las curvas de retención hídrica se estimaron según Saxton y Rawls (2006) a partir de la textura, el contenido de materia orgánica y la conductividad eléctrica para cada estrato del perfil del suelo. Para ello se utilizó el software Soil Water Characteristics (*versión 6.02.74*, USDA Agricultural Research Service, EEUU). El agua útil se estimó como la diferencia entre el contenido volumétrico de agua a capacidad de campo (CC) y el punto de marchitez permanente (PMP), asociados a potenciales hídricos del suelo de -0,03 MPa y -1,5 MPa, respectivamente.

### **3.2.6. Contenido de humedad en el perfil superior del suelo, fluctuación de la napa freática y nivel de agua en los canales**

La dinámica de la napa freática se evaluó a partir de registros horarios de la fluctuación de la columna de agua y hasta una profundidad máxima de 3,7 metros. Para esto se emplearon freatómetros con sensores automáticos y almacenador de datos (Micro-Diver, Schlumberger, Van Essen Instruments, The Netherlands). A partir del registro horario de la napa se estimó la profundidad media de la napa, el descenso neto diario (diferencia entre los niveles máximos de un día y el siguiente), la tasa de recarga horaria de la napa (ascenso horario medio entre las 00:00 hs y las 06:00 hs, dado que durante la noche no interfiere la transpiración) y el pulso de ascenso generado por las precipitaciones en cada posición dentro del rodal. Como soporte para los freatómetros, se utilizaron caños de PVC de 50 mm de diámetro con perforaciones en sus paredes. Los efectos que pueda generar la variación de la presión atmosférica sobre estas mediciones fueron compensados a partir de los datos de una estación barométrica local (BARO-Diver, Schlumberger, Van Essen Instruments, The Netherlands). Debido a que la disponibilidad de sensores fue variable y a los requisitos de mantenimiento, también se registró mensualmente la profundidad de la napa en forma manual en todas las parcelas instaladas. El nivel de los canales no fue monitoreado en forma permanente, sino que se registró en cada medición de las parcelas mediante una escala relativa definida como: 100% (lleno) 75%, 50%, 25% y 0 % de su capacidad. A su vez, se registraron los momentos de bombeo del agua.

Finalmente, en cada parcela se midió el contenido de humedad volumétrica (HV) del suelo hasta 1,5 m utilizando una sonda de humedad Diviner 2000 (Sentek Pty Ltd., Australia) con sistema FDR (Frequency Domain Reflectometry). Los muestreos se realizaron al inicio y al final del verano aunque no se consideraron los momentos con suelo saturado (anegado o con napa muy cercana a la superficie). Los tubos de acceso de la sonda se colocaron a 1 m de distancia de los freatómetros en cada parcela.

### **3.2.7. Calidad de las distintas fuentes de agua**

Las fuentes de agua consideradas en este estudio fueron las siguientes: precipitaciones, ríos, canales internos y napa freática en ambas posiciones dentro del rodal. En distintos momentos del año se tomaron muestras de cada una y se determinó el pH y la conductividad eléctrica (CEa) mediante pHmetro (Thermo Russell RL060P, EEUU) y conductímetro (Thermo Russell RL060C, EEUU), respectivamente. Las muestras de agua de la napa se recolectaron en cada freatómetro mediante el uso de bailers de 1000 cm<sup>3</sup> de capacidad (Geotech Environment Equipment Inc., EEUU). En el período de crecimiento 2012/13 se determinó la concentración de cloruros por el método de titulación con nitrato de plata (Laboratorio de Análisis Químico, FCAYF,

UNLP) en 3 muestras de cada fuente de agua: precipitaciones, canales dentro de dique, napa cercana y napa alejada de estos canales.

La calidad se evaluó en función de los criterios de calidad de agua de riego propuestos por la FAO (Food and Agricultural Organization, Ayers y Westcot, 1994; Bauder *et al.*, 1994). En el caso de la salinidad (CEa,  $\text{dS m}^{-1}$ ), se calificó de acuerdo a los siguientes umbrales generales definidos para agua de riego: sin restricciones de uso por salinidad hasta 0,7, leve a moderadamente salina de 0,7 a 3; y con restricción de uso por elevada salinidad si era mayor a 3. Respecto al pH se consideró dentro del rango normal a los valores entre 6,5 y 8,4. Valores menores (mayor acidez) limitan la disponibilidad de nutrientes para la planta (Jones y Jacobsen, 2005) y valores mayores (mayor alcalinidad) se deben generalmente a altos contenidos de carbonatos y bicarbonatos que insolubilizan el magnesio y el calcio (Bauder *et al.*, 1994). Respecto a los iones que pueden ser específicamente tóxicos, solo se evaluó la concentración de Cloruros (Cl) y los rangos determinados en  $\text{mg litro}^{-1}$  (o ppm) son: sin restricciones de uso hasta 145; restricción leve a moderada entre 145 y 350; y con restricción de uso por toxicidad a partir de 350.

### 3.2.8. Análisis estadístico

El análisis estadístico se realizó mediante prueba t para comparación de parcelas apareadas, en este caso, entre las dos posiciones dentro de cada rodal: (a) *cercanas* al curso de agua vs. (b) *alejadas* (centro del rodal); con un nivel de confianza del 95% ( $p = 0,05$ ). De esta manera, fue posible considerar las características particulares de cada rodal en la comparación entre posiciones dentro del rodal (especialmente el efecto que podría tener la edad). Los pulsos de crecimiento estacional, el AFE, y las variables estimadas a partir de la fluctuación horaria de la napa, se analizaron mediante análisis de la varianza ( $p = 0,05$ ) y en caso de haber diferencias significativas, se compararon las medias con test de Duncan ( $p = 0,05$ ). La fluctuación de la napa freática y su relación con las precipitaciones, el nivel del Río Paraná, y la demanda evapotranspirativa a lo largo del tiempo se analizó mediante el coeficiente de correlación de Pearson ( $p = 0,05$ ). En todos los casos, se utilizó el software Infostat *versión 2014e* (Di Rienzo *et al.*, 2014).

## 3.3. Resultados

### 3.3.1. Caracterización de los períodos de crecimiento (2010-2015)

#### 3.3.1.a. Precipitaciones y demanda evapotranspirativa

Las precipitaciones mensuales tuvieron alta variabilidad intra e interanual a lo largo de los períodos de crecimiento analizados. La Figura 3.3 contiene los registros mensuales desde julio de 2010 hasta junio de 2015 y permite compararlos con el valor medio histórico (línea negra continua) estimado a partir de la serie de datos de la Estación Agrometeorológica de la EEA Delta del Paraná que abarca el período 1960 a 1994 (Berrondo, 1995).

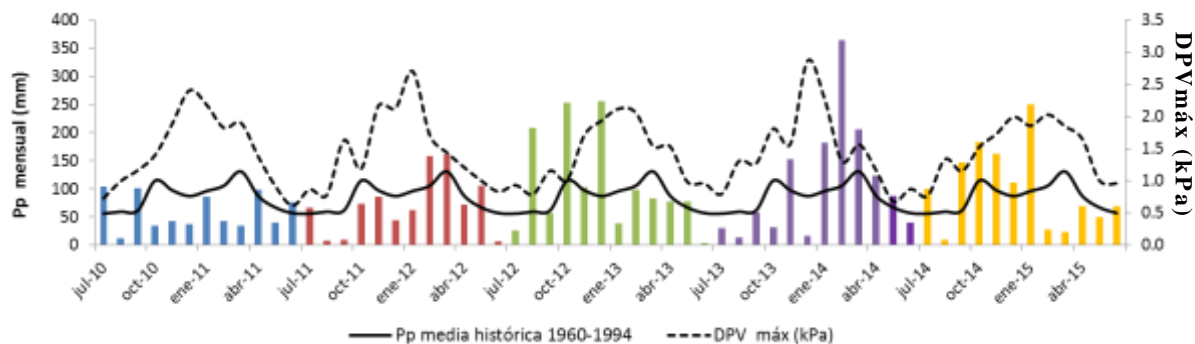


Figura 3.3. Precipitación mensual (mm) discriminada por período de crecimiento anual desde 2010 a 2015. Comparación con la precipitación media histórica registrada entre 1960 y 1994. La línea punteada representa el máximo déficit de presión de vapor de la atmósfera (DPV máx) estimado a partir de valores de temperatura y humedad relativa del aire.

A partir de la acumulación de precipitaciones de la serie histórica (Figura 3.3., línea negra continua) se consideró *períodos húmedos* a aquellos que la superan y *períodos secos* a los que se encuentran por debajo (Figura 3.4). Cabe aclarar que esta definición no hace referencia a la disponibilidad de agua en el suelo dado que ello dependerá además, del manejo del agua que realice cada uno de los productores dentro de su predio, de la posición en el relieve y del nivel de la napa freática en cada parcela.

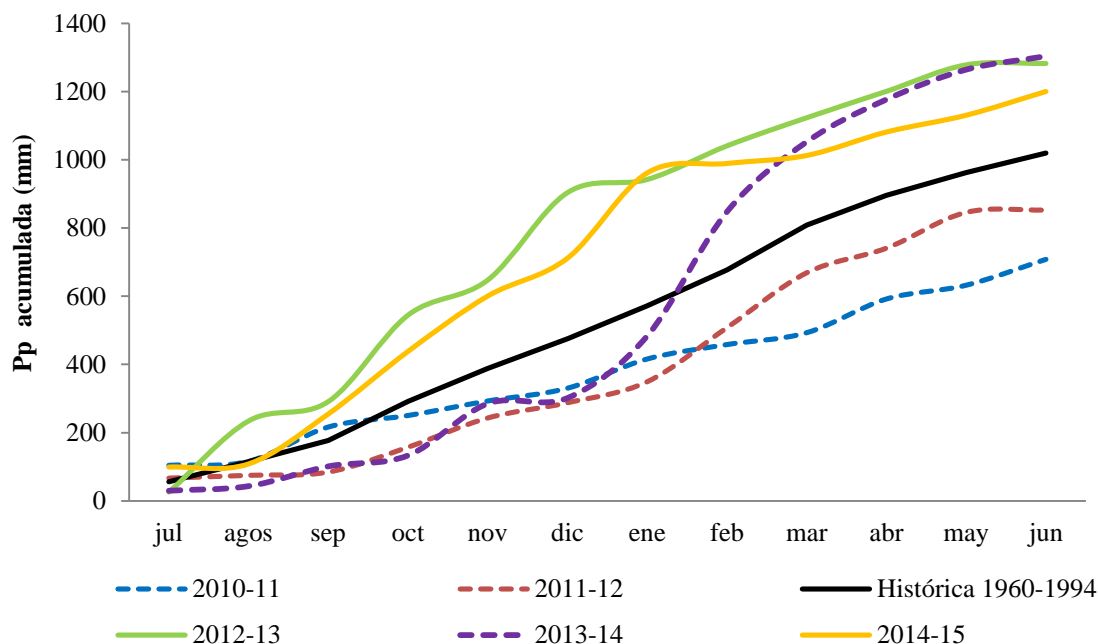


Figura 3.4. Precipitación mensual acumulada (mm) discriminada por período de crecimiento anual desde 2010 a 2015 y comparación con la precipitación acumulada de la media histórica registrada entre 1960 y 1994.

En el caso de los períodos de 2010 a 2013, las tendencias de precipitación acumulada se definieron en los primeros meses (entre julio y diciembre) y se pueden visualizar claramente 2 períodos secos, 2010/11 (Pp acumulada= 708 mm) y 2011/12 (Pp acumulada= 853 mm), y un período húmedo, 2012/13 (Pp acumulada= 1282 mm).

Los períodos de crecimiento 2013/14 (Pp acumulada= 1304 mm) y 2014/15 (Pp acumulada 1200 mm) tuvieron precipitaciones totales por encima de la media histórica, es decir, mayores a 1019 mm y por lo tanto se considerarían húmedos. Sin embargo, el patrón de distribución del período 2013/14 generó una condición intermedia (“*período seco/húmedo*”) que difiere del resto de los períodos dado que su valor acumulado se mantiene por debajo de la media hasta febrero y luego las elevadas precipitaciones revierten esta tendencia (Figura 3.4). En el período 2010-2015, la amplitud máxima interanual fue de 595 mm.

El déficit de presión de vapor de la atmósfera ( $DPV_{máx}$ , promedio mensual de los máximos valores diarios) muestra un patrón relativamente estable, incrementándose a partir de septiembre (primavera) hasta alcanzar valores máximos ( $\approx 3$  kPa) en diciembre o enero (verano). Estos máximos fueron algo menores ( $\approx 2$  kPa) en los períodos 2012/13 y 2014/15. Los valores mínimos ( $\approx 1$  kPa) ocurrieron en los meses de mayo, junio y julio (otoño e invierno) en todos los casos (Figura 3.3).

### **3.3.1.b. Relación de las variables climáticas y el nivel del río sobre la fluctuación de la napa freática en forestaciones endicadas**

El nivel medio del Río Paraná de las Palmas fue relativamente estable durante el período 2010 a 2015, dado que no hubo eventos de crecidas extraordinarias en el puerto de Campana (Anexo 3.1). La altura del río estuvo condicionada por el efecto de las mareas diarias y ocasionalmente de las sudestadas en el Río de La Plata que generaron eventos puntuales de mayor ascenso y corta duración (diarios generalmente), que no se vieron reflejados en las curvas de fluctuación de la napa dentro de los predios endicados. Tampoco hubo descensos marcados del río que se mantuvieran durante un período prolongado. Considerando los valores diarios durante el período 2010/2015, la evolución de la napa (ascenso o descenso) no tuvo correlación con el nivel del río (Coeficiente de Pearson -0,02;  $p = 0,35$ ). Por otra parte, la relación entre la evolución de la napa y la demanda evapotranspirativa, definida a partir del máximo valor diario de déficit de presión de vapor en la atmósfera, fue altamente significativa ( $DPV_{máx}$ , Coeficiente de Pearson 0,40;  $p < 0,001$ ). Esta relación se vio reflejada en el marcado descenso de la napa a partir del aumento de la demanda evapotranspirativa durante el período vegetativo de las forestaciones de *Populus* y el ascenso posterior durante los meses de otoño-invierno (se analiza en detalle en el apartado 3.3.3.b). Finalmente, los pulsos de ascenso de la napa tuvieron alta correlación positiva con las precipitaciones (Coeficiente de Pearson 0,65;  $p < 0,001$ ) durante todo el año.

La evolución de la napa en los distintos rodales y en cada período de crecimiento evaluado fue muy variable (se analiza en detalle en el apartado 3.3.3.b); la Figura 3.5 sintetiza la evolución de los factores descriptos a lo largo del año. Como se mencionó anteriormente, la forma de la curva de fluctuación de la napa fue definida principalmente por los pulsos de ascenso que generan las precipitaciones y una tendencia general relacionada con la demanda evapotranspirativa, mientras que el nivel del río no tuvo influencia, al menos en la escala temporal analizada. En el caso de la Figura 3.5, solo se registraron dos momentos (círculos con línea punteada amarilla) en que las precipitaciones elevadas no generaron ascensos de la napa: en el mes de enero probablemente por el bajo contenido de humedad del perfil superior insaturado; y en el mes de agosto debido al drenaje realizado por el productor desde fines de julio (21/7/12 al 24/7/12) y que se reiteró en varias oportunidades durante el mes de agosto. En este último caso, respondió a la necesidad de ingresar con maquinaria (laboreo con rastra entre filas) para favorecer la brotación de especies forrajeras para el ganado. Es

importante destacar que el drenaje se realizó antes de que la napa alcanzara la superficie porque la decisión respondió al anegamiento en los sectores más bajos del predio y, al igual que en la mayoría de los campos, la red de canales no tenía compartimentos que le permitan diferir el manejo del agua en distintos rodales.

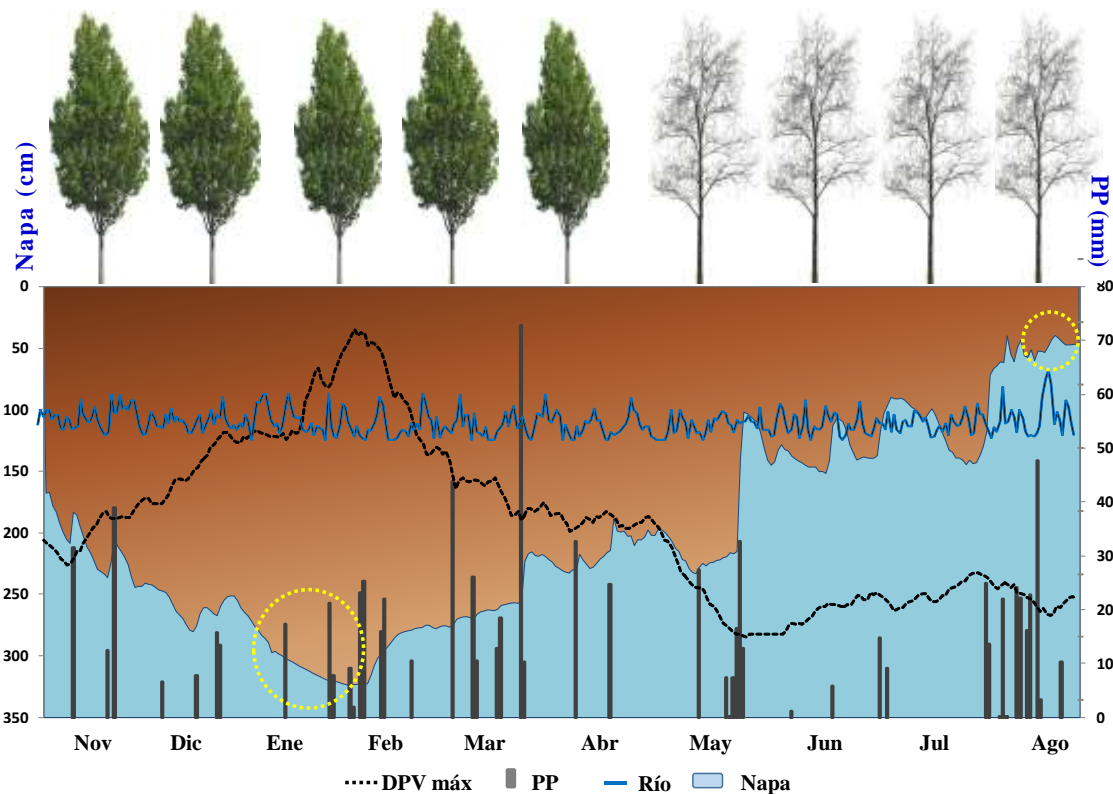


Figura 3.5. Fluctuación de la napa freática (área celeste, eje izquierdo) considerando los valores medios diarios en una parcela cercana a un curso de agua. Relación con las precipitaciones (barras grises, eje derecho), la fluctuación del río (línea azul) y la evolución del déficit de presión de vapor de la atmósfera (línea negra punteada) durante un período húmedo. Los círculos de línea punteada amarilla destacan los momentos en que las precipitaciones no generaron ascensos de la napa freática. Los árboles del sector superior refieren al estado fenológico (vegetativo o de latencia) y no se graficaron a escala.

Respecto al manejo del agua dentro de los predios en general, se debe considerar que los canales se mantuvieron con agua permanentemente aunque el nivel varió entre 25% y 100 % de su capacidad. En los momentos de descenso, se abrieron las compuertas y se repuso con agua del río. Los equipos de bombeo se utilizaron excepcionalmente en los períodos húmedos para drenar el predio en aquellos momentos en que el exceso de precipitaciones se acumuló en superficie por un período prolongado (mayor a 10 días) y el productor consideró que podría comprometer a las plantaciones o el laboreo con maquinaria agrícola. El bombeo hacia el río se realizó hasta eliminar el agua acumulada en superficie dentro del rodal pero sin drenar completamente los cursos de agua. Los períodos con acumulación de agua en superficie ocurrieron principalmente entre agosto y diciembre de 2012, y desde mayo de 2014 a enero de 2015. Generalmente, dentro del ciclo vegetativo, no fue necesario drenar dado que la evapotranspiración eliminó estos excesos rápidamente.

### 3.3.2. Crecimiento de las forestaciones de *Populus deltoides*

#### 3.3.2.a. Incremento anual de volumen ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ )

La Figura 3.6 compara el incremento anual en volumen ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ ) de *Populus deltoides* clon 'Australiano 129/60' en sectores cercanos y lejanos a los cursos de agua en los períodos secos (2010/11, 2011/12), húmedos (2012-13, 2014-15), seco/húmedo (2013/14) y el promedio considerando los 5 períodos de crecimiento (2010 a 2015).

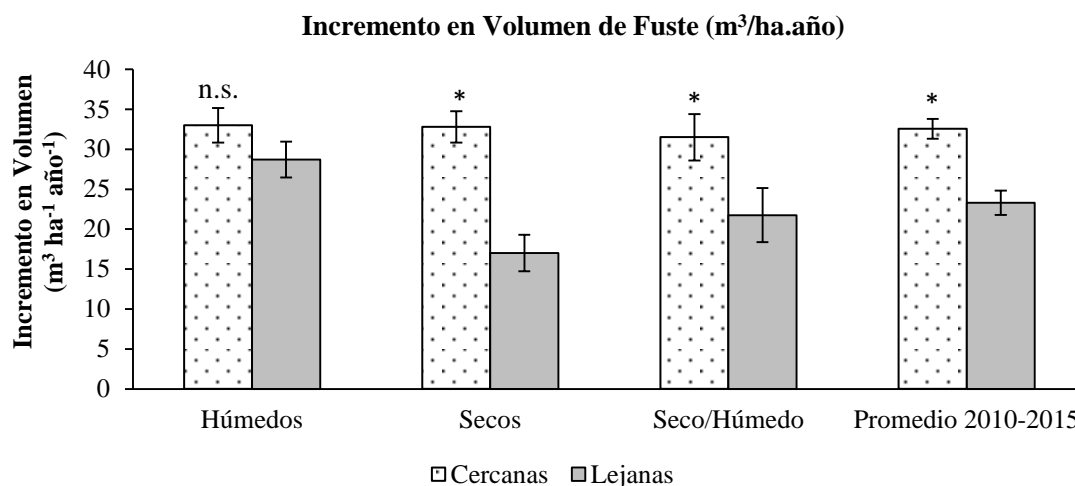


Figura 3.6. Incremento anual en volumen del fuste ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ ) en parcelas de *Populus deltoides* clon 'Australiano 129/60' cercanas (barras claras) y alejadas (barras oscuras) de los cursos de agua, durante los períodos húmedos, secos, seco/húmedo y el crecimiento promedio de 2010 a 2015. Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media. Los asteriscos sobre las barras indican diferencias significativas entre ambas posiciones o en su defecto se indica *n.s.*, no significativa. (Prueba t con parcelas apareadas,  $p < 0,05$ ).

Las condiciones ambientales que resultaron de la combinación entre las variables climáticas y la posición respecto a los cursos de agua, afectaron la estabilidad productiva de *Populus deltoides* clon 'Australiano 129/60' dentro del rodal, y generaron diferencias significativas entre posiciones en el crecimiento medio de 2010 a 2015 (Figura 3.6, promedio 2010-2015). Las parcelas cercanas tuvieron mayor crecimiento que aquellas alejadas del canal,  $32$  vs  $22,9 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$  respectivamente (en adelante se mantiene este orden en las comparaciones, cercanas vs lejanas), es decir, una reducción del 28% del crecimiento entre ambas posiciones. Esto se debe principalmente a las diferencias de crecimiento en los períodos secos ( $p = 0,002$ ) entre ambas posiciones (48%); mientras que en los períodos húmedos la diferencia fue menor (12%) entre ambas posiciones y estas diferencias no fueron significativas ( $p = 0,184$ ). El período 2013/14 tuvo una respuesta similar a los períodos secos ( $p = 0,03$ ) y el incremento fue menor en las parcelas alejadas (34%) lo cual tiene sentido si consideramos que la curva de precipitaciones acumuladas revirtió la tendencia deficitaria en el mes de febrero (Figura 3.4) y, en función de los pulsos de crecimiento intra-anales, es posible estimar que en ese momento ya se había definido aproximadamente el 90% del crecimiento anual (Figura 3.8). A los efectos del análisis de la dinámica foliar y las características de las hojas se consideró a 2013/14 como un período seco.

Considerando los crecimientos descritos en ambas posiciones dentro del rodal podemos definir a las parcelas cercanas como más estables en el crecimiento entre períodos secos y húmedos, con incrementos medios de 30,4 y 32,8 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> respectivamente (fluctuación de 7%); mientras que el crecimiento en los sectores alejados de los cursos de agua fue inestable entre períodos secos y húmedos, con incrementos medios de 17 y 28,5 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> respectivamente (40% de fluctuación).

La Figura 3.7 destaca la relación entre las precipitaciones acumuladas (mm) y el incremento en volumen del fuste (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) en distintos sectores del rodal durante los períodos de crecimiento comprendidos entre 2010 y 2015.

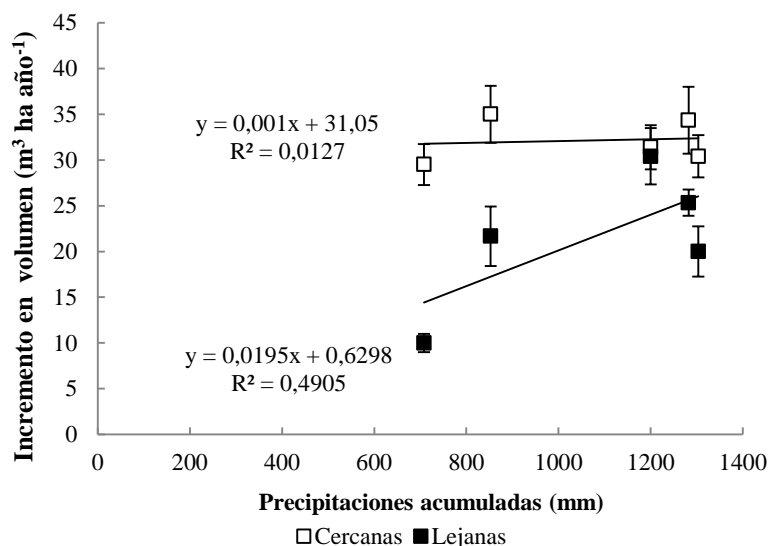


Figura 3.7. Relación entre las precipitaciones acumuladas (mm) y el incremento medio anual en volumen del fuste (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) de *Populus deltoides* clon 'Australiano 129/60' en parcelas cercanas (puntos vacíos) y alejadas (puntos rellenos) de los cursos de agua durante los períodos de crecimiento comprendidos entre 2010 y 2015. Las barras corresponden al error estándar de la media.

La mayor pendiente de la regresión para las parcelas alejadas de los cursos de agua (Figura 3.7., puntos rellenos) destaca el efecto positivo de las precipitaciones sobre el crecimiento en este sector del rodal. Esta respuesta contrasta con la observada en los sectores asociados al canal (Figura 3.7., puntos vacíos) donde el crecimiento tuvo menor variación frente a dicho rango de precipitaciones. El período 2013/14 con mayor precipitación (1304 mm) difiere de la tendencia general en las parcelas alejadas debido al efecto de la distribución de precipitaciones antes mencionada (período seco/húmedo).

### 3.3.2.b. Pulsos de crecimiento mensual

A partir de las mediciones mensuales de diámetro a la altura del pecho (DAP), se determinaron los pulsos de crecimiento en distintos períodos y se expresaron como un porcentaje del incremento anual del DAP (Figura 3.8). Esto permitió analizar el patrón independientemente del crecimiento en términos absolutos de cada parcela. Los meses con registros de incremento abarcan desde octubre hasta marzo del año siguiente y la diferencia entre meses es significativa en todos los casos. Cabe aclarar que en la Figura 3.8 se promediaron ambas posiciones dentro del rodal dado que no hubo diferencias significativas en los pulsos de crecimiento relativo (%) ( $p = 0,967$ ) y tampoco fue significativa la interacción entre mes y posición dentro del rodal ( $p = 0,185$ ). Es importante considerar la relevancia de los primeros meses del período vegetativo en el

crecimiento anual dado que el 75% del mismo ocurre entre octubre y diciembre, y asciende al 90% si se incluye enero (recuadro gris en la Figura 3.8).

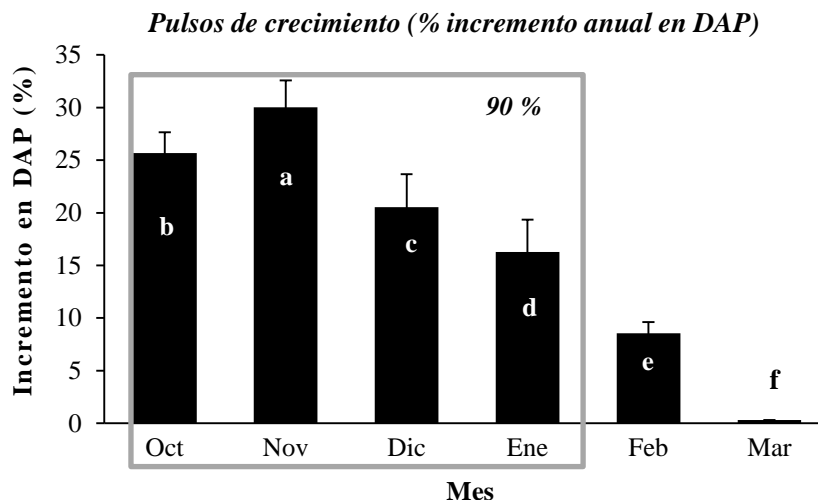


Figura 3.8. Pulsos de crecimiento mensual en diámetro del fuste a 1,3 m de altura (% DAP) de *P. deltoides* durante los períodos 2011 a 2015 promediando ambas posiciones dentro del rodal. Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media. Las letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas entre meses ( $p < 0,05$ ).

### 3.3.2.c. Índice de área foliar (IAF) y área foliar específica (AFE)

El índice de área foliar acumulado a lo largo del período de crecimiento fue similar en ambas posiciones del rodal durante los períodos húmedos, 4,4 y 4,6 en las parcelas cercanas y lejanas respectivamente, mientras que en los años secos el IAF fue superior en las parcelas cercanas, IAF = 4,2 y se diferenció estadísticamente de las parcelas alejadas del canal con IAF = 3,7 (Figura 3.9).

A su vez, se evaluó la pérdida de área foliar acumulada hasta el mes de enero como respuesta a condiciones de estrés. Durante los períodos secos la caída de hojas fue mayor en las parcelas alejadas del canal y por lo tanto, la diferencia en el IAF en enero fue aún mayor entre ambas posiciones, 4,1 vs. 3,3 ( $p = 0,02$ ). En los períodos húmedos también se registró pérdida de área foliar especialmente en 2014/15 aunque el IAF presente en enero mantuvo valores cercanos a 4 (3,8 vs. 3,9) y no hubo diferencias significativas entre ambas posiciones ( $p = 0,27$ ).

Por otra parte, estas condiciones tuvieron un efecto sobre las características morfológicas de las hojas y generaron una reducción del área foliar específica (AFE,  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) en los períodos secos, es decir, menor área foliar expandida por cada gramo de materia seca foliar. En las parcelas cercanas, la reducción fue significativa entre períodos húmedos y secos, 127 vs. 110  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$  respectivamente, mientras que en las lejanas la diferencia fue aún mayor, 129 vs. 93 respectivamente (Figura 3.10).



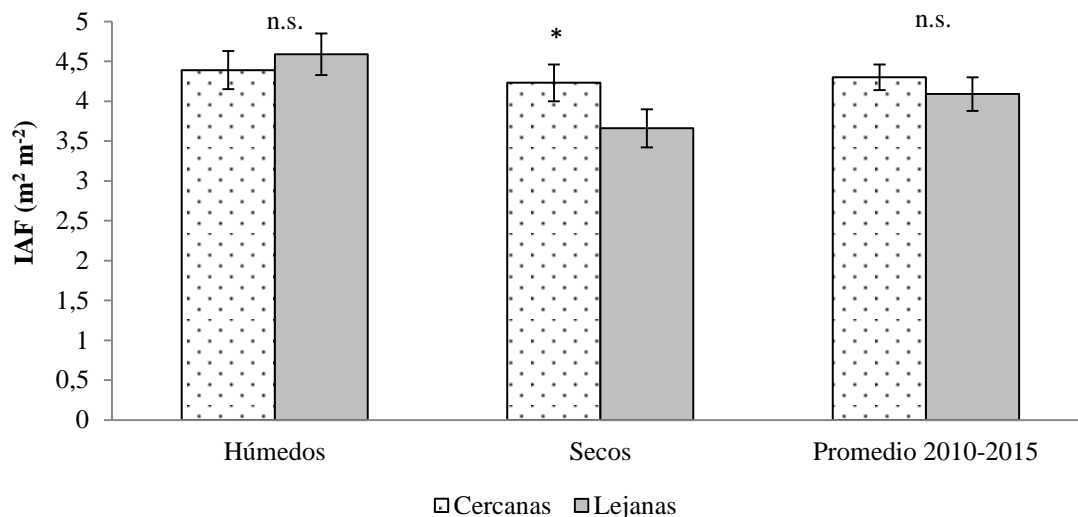


Figura 3.9. Índice de área foliar (IAF, m<sup>2</sup> hoja m<sup>-2</sup> terreno) en parcelas de *P. deltooides* clon 'Australiano 129/60' cercanas (barras claras) y lejanas (barras oscuras) a los cursos de agua durante períodos húmedos, secos y el IAF promedio de 2010 a 2015. Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media. Los asteriscos sobre las barras indican diferencias significativas entre ambas posiciones o en su defecto se indica *n.s.*, no significativa (Prueba t con parcelas apareadas,  $p < 0,05$ ).

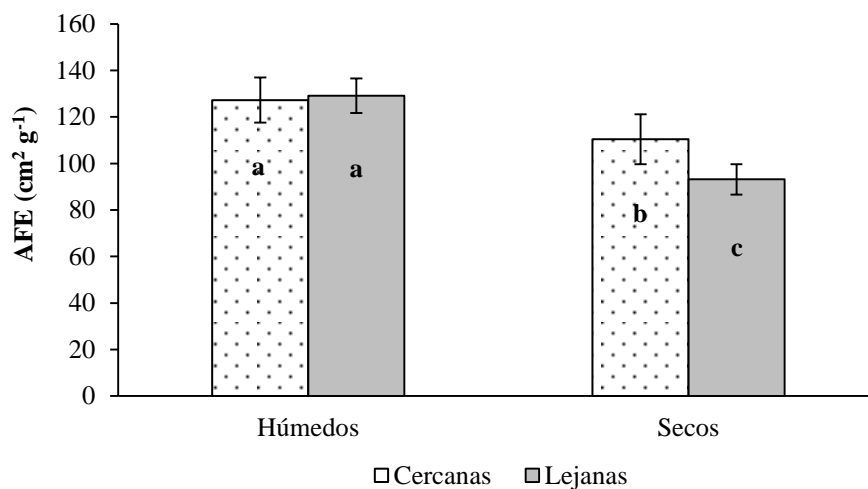


Figura 3.10. Área foliar específica (AFE, cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>) en parcelas de *P. deltooides* clon 'Australiano 129/60' en dos posiciones dentro del rodal: cercanas (barras claras) a los cursos de agua y lejanas (barras oscuras), durante períodos húmedos y secos. Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media. Letras diferentes en las barras indican diferencias significativas entre posiciones comparando ambos períodos ( $p < 0,05$ ).

### 3.3.2.d. Discriminación isotópica de <sup>13</sup>C en los anillos de crecimiento del fuste

La posición dentro del rodal tuvo un efecto significativo ( $p = 0,002$ ) sobre la composición isotópica del carbono en los anillos de crecimiento del fuste (Figura 3.11). En parcelas cercanas al canal la proporción de <sup>13</sup>C en la madera fue menor, con valores medios de  $\delta^{13}\text{C} = -28,2 \text{ ‰}$ , mientras que en las lejanas fue  $\delta^{13}\text{C} = -26,7 \text{ ‰}$ .

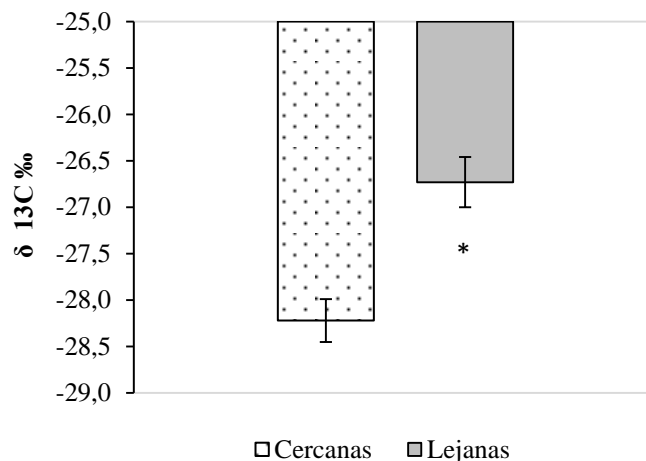


Figura 3.11. Composición isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  ‰) en anillos de crecimiento del fuste de *P. deltoides* clon 'Australiano 129/60' en parcelas cercanas (barras claras) y lejanas (barras oscuras) a los cursos de agua. Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media. Los asteriscos sobre las barras indican diferencias significativas entre ambas posiciones ( $p < 0,05$ ).

### 3.3.3. Análisis de la variabilidad ambiental dentro del rodal

#### 3.3.3.a. Características edáficas

La Figura 3.12 permite diferenciar un estrato superficial con mayor fertilidad y un marcado descenso a partir de los 20 cm de profundidad en ambas posiciones dentro del rodal. Las variables consideradas, el contenido de materia orgánica (Figura 3.12.a), nitrógeno (Figura 3.12.b), y fósforo extraíble (Figura 3.12.c), no tuvieron diferencias significativas entre ambas posiciones dentro del rodal para los distintos estratos de suelo. Los valores tuvieron mayor diferencia en el estrato superior pero hubo gran variabilidad entre rodales.

Por otra parte, no hubo niveles de salinidad y sodicidad que puedan resultar limitantes para el crecimiento de las forestaciones hasta la profundidad analizada en las calicatas (Anexo 3.2). La RAS fue, en promedio, de 1,9 a 3,7 para el perfil y en el estrato con mayor valor fue de 6,5, mientras que el PSI promedio fue de 1,5 a 4,0 y en el estrato con mayor valor fue de 7,7. En el caso de la CE del suelo, el promedio fue de 0,25 a 0,75  $\text{dS m}^{-1}$  hasta 1 m, y se encontraron valores más elevados, entre 0,7 y 1,3  $\text{dS m}^{-1}$ , en el estrato más profundo de la calicata aunque tampoco resultan limitantes para el crecimiento. El análisis de la CE del perfil de suelo hasta 3 m de profundidad (Figura 3.12.d) permitió identificar un patrón similar en ambas posiciones dentro del rodal. Los valores fueron bajos en las porciones del suelo cercanas a la superficie, luego tuvieron un ascenso de la CE a una profundidad de 1 a 1,5 m en las cercanas al canal y de 1,5 a 2,0 m en las lejanas, y un nuevo descenso a mayor profundidad. La magnitud de los picos de CE difiere entre posiciones alcanzando en promedio 1  $\text{dS m}^{-1}$  en las parcelas cercanas al canal y 1,6  $\text{dS m}^{-1}$  en el centro del rodal y estas diferencias fueron significativas al comparar ambos perfiles ( $p < 0,05$ ). Los patrones descritos en las forestaciones contrastaron con el de la pastura contigua a la parcela O' (a 50 m del borde del rodal y más alejada del canal) que tiene valores menores a 0,2  $\text{dS m}^{-1}$  en todo el perfil y 0,09  $\text{dS m}^{-1}$  en promedio (Figura 3.12.d).

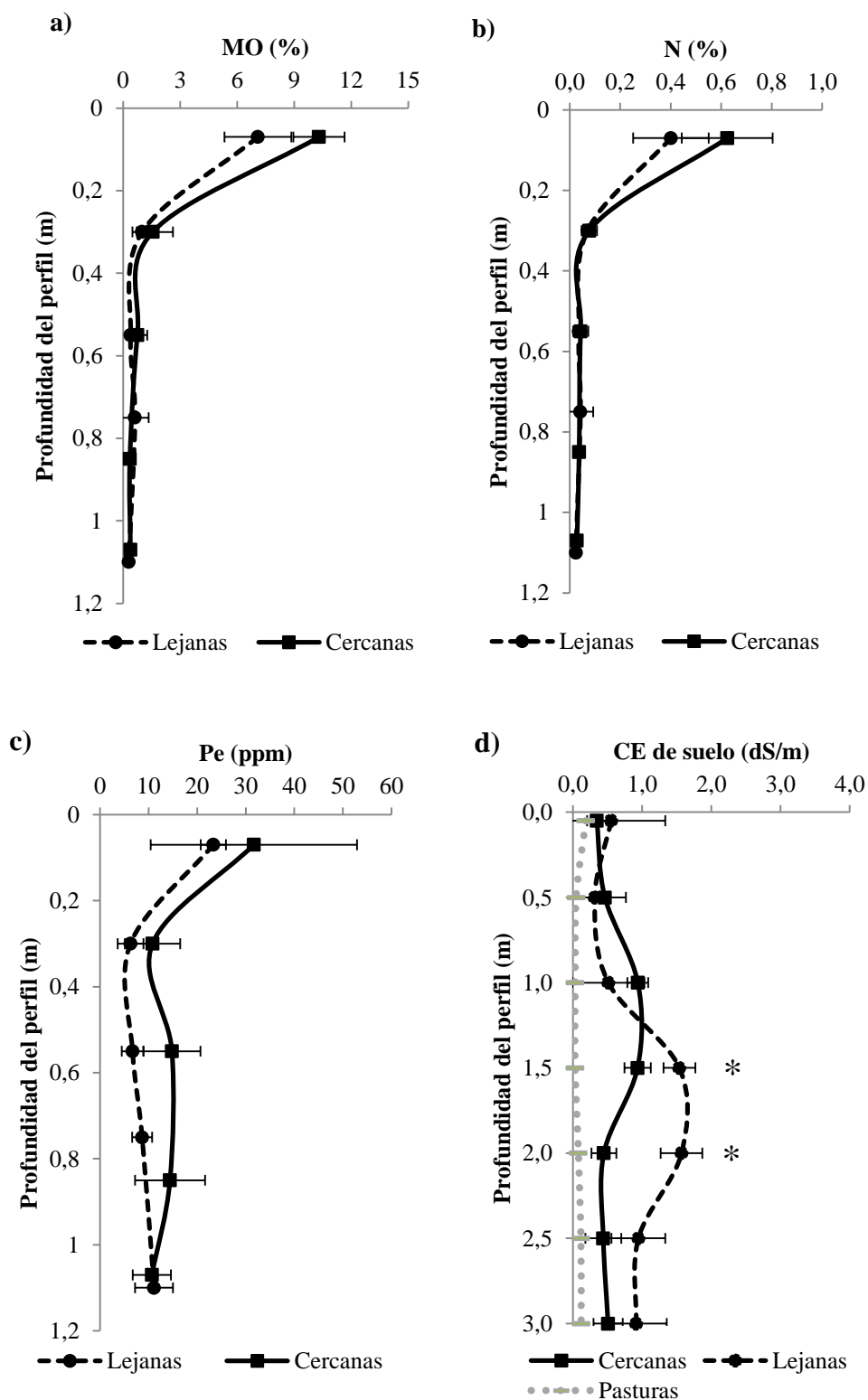


Figura 3.12. Perfiles de suelo hasta 1,2 m de profundidad de las parcelas cercanas (línea continua) y lejanas al canal (línea punteada). a) Materia orgánica (MO, %); b) Nitrógeno total (N %); c) Fósforo extraíble (Pe, ppm); d) Conductividad eléctrica del extracto del suelo (CE suelo,  $\text{dS m}^{-1}$ ) hasta 3 m de profundidad. El último panel incluye el perfil de una pastura lejana al canal (línea gris punteada). Las barras horizontales indican el desvío estándar y los asteriscos si hay diferencias significativas entre posiciones ( $p < 0,05$ ) en cada profundidad del suelo.

El Anexo 3.2 detalla también las características físicas de estos suelos, textura, densidad aparente y proporción de agua útil estimada a partir de los umbrales de humedad a capacidad de campo (CC) y punto de marchitez permanente (PMP) según Saxton y Rawls (2006). Los perfiles tuvieron variaciones en la textura y profundidad de los estratos. Si bien, predominó la clase franco limosa también se encontraron estratos franco arcillo limosos y franco arenosos. La densidad aparente fue menor en el estrato orgánico superior con valores entre 0,8 y 1,1 g cm<sup>-3</sup> y aumentó en los estratos inferiores a valores entre 1,3 y 1,6 g cm<sup>-3</sup>. No se identificaron estratos que puedan ser limitantes para el desarrollo de las raíces hasta 1,2 m y en todas las calicatas se encontraron raíces hasta dicha profundidad. La proporción de agua útil fue intermedia, con valores promedio para el perfil de 1,5 a 1,9 mm de agua por cada cm de profundidad de suelo.

### 3.3.3.b. Análisis de la fluctuación de la napa freática en base a registros diarios y horarios en ambas posiciones dentro del rodal

Respecto al patrón de evolución de la napa entre ambas posiciones, las tendencias estacionales fueron similares para las parcelas dentro de una misma transecta. En promedio la correlación entre ambas posiciones fue altamente significativa con un coeficiente de correlación de Pearson de 0,92 ( $p < 0,001$ ). Sin embargo, la profundidad media anual de la napa tuvo diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre posiciones dentro del rodal (Cuadro 3.2). Durante los períodos húmedos la profundidad fue mayor en las parcelas lejanas (-43 cm respecto a las cercanas al canal), y esta diferencia fue aún mayor en períodos secos (-77 cm). En promedio, de 2010 a 2015, la napa estuvo más profunda (-62 cm) en las parcelas lejanas al canal.

Cuadro 3.2. Caracterización de la profundidad y fluctuación de la napa freática durante los períodos secos y húmedos en ambas posiciones dentro del rodal (parcelas cercanas y alejadas del canal). Entre paréntesis se expresa el error estándar de la media. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en el análisis de interacción entre períodos y posiciones, mientras que las letras mayúsculas corresponden a la comparación de medias entre ambas posiciones considerando todo el conjunto de datos (Promedio 2010 a 2015).

	Períodos Húmedos		Períodos Secos		Promedio 2010-2015	
	Cercanas	Lejanas	Cercanas	Lejanas	Cercanas	Lejanas
Profundidad media anual (cm)	125 a (±12)	168 b (±11)	163 b (±9)	240 c (±7)	<b>146 A</b> (±7)	<b>208 B</b> (±7)
Profundidad (cm) de octubre a abril	143 a (±15)	173 ab (±15)	184 b (±11)	252 c (±10)	<b>166 A</b> (±9)	<b>216 B</b> (±10)
Descenso neto diario (cm día <sup>-1</sup> )	6,7 a (±0,24)	4,7 b (±0,33)	4,8 b (±0,23)	1,5 c (±0,13)	<b>5,9 A</b> (±0,17)	<b>3,8 B</b> (±0,25)
Tasa de recarga (cm h <sup>-1</sup> )	0,44 a (±0,02)	0,15 b (±0,01)	0,38 a (±0,02)	0,13 b (±0,01)	<b>0,42 A</b> (±0,01)	<b>0,14 B</b> (±0,01)
Ascenso medio por eventos de Precipitación (cm)	18,0 a (±2,9)	9,2 b (±2,4)	15,9 ab (±2,5)	1,1 c (±0,6)	<b>16,9 A</b> (±1,6)	<b>5,2 B</b> (±1,9)

A su vez, el clima generó diferencias significativas dentro de una misma posición, es decir, la napa en las parcelas cercanas estuvo más profunda en períodos secos (-38 cm), y algo similar sucedió en las parcelas lejanas aunque la diferencia fue aún mayor (-72 cm). Cabe destacar, que la napa en las parcelas lejanas en períodos húmedos tuvo niveles medios similares a la napa en las parcelas cercanas en períodos secos. Si consideramos solo el período vegetativo (desde la expansión foliar en octubre hasta el inicio de la abscisión en abril) las tendencias son similares aunque la profundidad media de la napa es mayor que aquella estimada para el ciclo anual completo y, por otra parte, las diferencias entre parcelas cercanas y lejanas en los períodos húmedos no son significativas (-30 cm). Durante los períodos secos la profundidad de la napa fue mayor en las parcelas lejanas (-68 cm) al igual que en el promedio de 2010 a 2015 (-50 cm). Las diferencias generadas por el clima dentro de una misma posición fueron significativas, la napa en las parcelas cercanas estuvo más profunda en períodos secos (-41 cm), y algo similar sucedió en las parcelas lejanas (-79 cm). Finalmente, la napa de las parcelas lejanas en períodos húmedos tuvo niveles medios similares a la napa en las parcelas cercanas en períodos secos.

El registro horario de fluctuación de la napa freática permitió estimar el descenso neto diario y la tasa de recarga horaria de la napa (Loheide *et al.*, 2005).

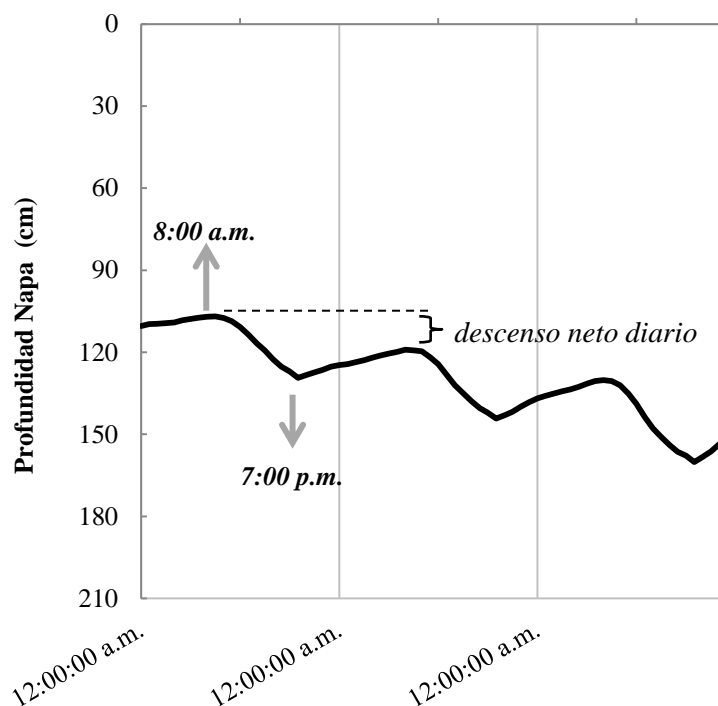


Figura 3.13. Fluctuación horaria de la napa freática (línea continua) en una parcela cercana al canal desde el 17/12 al 19/12/14 inclusive. La línea punteada proyecta el momento con menor profundidad de napa del día 1 y permite visualizar la diferencia con el valor del día 2 (*descenso neto diario de la napa*). Las flechas marcan los horarios del día en que la napa alcanza la profundidad mínima (8:00 a.m) y la máxima (7 p.m.).

El patrón de fluctuación diario de la napa tuvo un descenso desde las 8:00 a.m hasta aprox. las 7:00 p.m. (profundidad diaria máxima), momento en el cual la tasa de extracción y la tasa de recarga se equiparan. Luego, la extracción cesó durante la noche y la recarga generó un nuevo ascenso hasta las 8:00 a.m (profundidad diaria mínima) del día siguiente (Figura 3.13). Este patrón se mantuvo a lo largo del período de

crecimiento a excepción de las interrupciones generadas por las precipitaciones y fue más pronunciado (descenso y ascenso diario más amplio) en las parcelas cercanas al canal (Figura 3.14).

El descenso neto diario ( $\text{cm día}^{-1}$ ), generado por evapotranspiración durante el período vegetativo, fue mayor en las parcelas cercanas al canal tanto en períodos húmedos como en los secos (Cuadro 3.2). A su vez, el clima generó diferencias significativas dentro de una misma posición dado que, en las parcelas cercanas, la napa descendió a mayor tasa en los períodos húmedos, y algo similar sucedió en las parcelas lejanas aunque la diferencia entre períodos secos y húmedos fue aún mayor. Nuevamente, la parcela cercana en períodos secos tuvo un comportamiento similar a la parcela lejana en periodos húmedos.

Por su parte, la tasa de recarga de la napa ( $\text{cm h}^{-1}$ ) en las parcelas cercanas al canal triplicó a las parcelas lejanas en todos los períodos evaluados y por lo tanto, también fue así en el promedio de 2010 a 2015 (Cuadro 3.2). En este caso, el clima no generó diferencias en la tasa de recarga dentro de una misma posición.

Finalmente, el ascenso medio de la napa (cm) generado por cada evento de precipitaciones fue mayor en las parcelas cercanas al canal (Cuadro 3.2). En los períodos húmedos, los pulsos de ascenso medio en las parcelas cercanas duplicaron los valores de las lejanas al canal, mientras que en los períodos secos la diferencia fue mucho mayor. El valor promedio en las parcelas cercanas durante el período de 2010 a 2015 triplicó al de las parcelas lejanas al canal. El clima no generó diferencias en las parcelas cercanas, pero si tuvo gran influencia en los pulsos de ascenso de las parcelas lejanas al canal que fueron mucho mayores en los períodos húmedos.

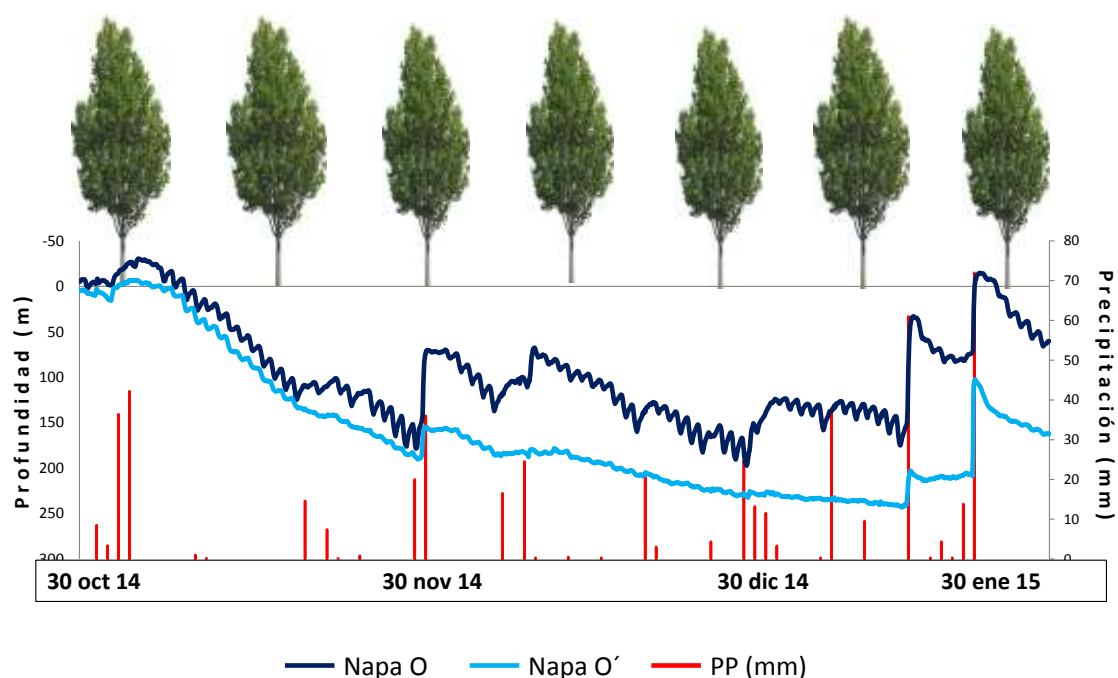


Figura 3.14. Fluctuación de la napa freática considerando los registros horarios en una parcela cercana (O, línea continua azul) y otra alejada del canal principal (O', línea continua celeste) durante 90 días del período vegetativo. El eje izquierdo corresponde a la profundidad de la napa (cm) donde los valores negativos corresponden a acumulación de agua en superficie, mientras que el eje derecho refiere a la magnitud de las precipitaciones diarias (barras rojas, mm). Los árboles no se graficaron a escala.

La Figura 3.14 permite visualizar las diferencias en los pulsos de ascenso que generaron las precipitaciones en ambas posiciones dentro del rodal (transecta O-O') aún durante un período húmedo (2014/2015). Por otra parte, se pueden observar las diferencias en la magnitud de las fluctuaciones diarias (descenso y recarga de la napa freática) entre ambas posiciones dentro del rodal. En el caso de O' las fluctuaciones tienen menor magnitud y, a partir de la primera semana de noviembre, dicho patrón diario fue casi imperceptible. Esto sugiere que los árboles en dicho sector del rodal prácticamente dejaron de consumir agua de la napa en ese momento. Más adelante se discutirán las posibles causas de este cambio en el patrón de fluctuaciones de la napa freática.

### 3.3.3.c. Contenido de humedad en el perfil del suelo

La Figura 3.15 corresponde a los perfiles de humedad entre ambas posiciones de cada transecta hasta una profundidad de 1,5 m en diciembre de 2011 (período seco, Figura 3.15 a) y en marzo de 2015 (período húmedo, Figura 3.15 b).

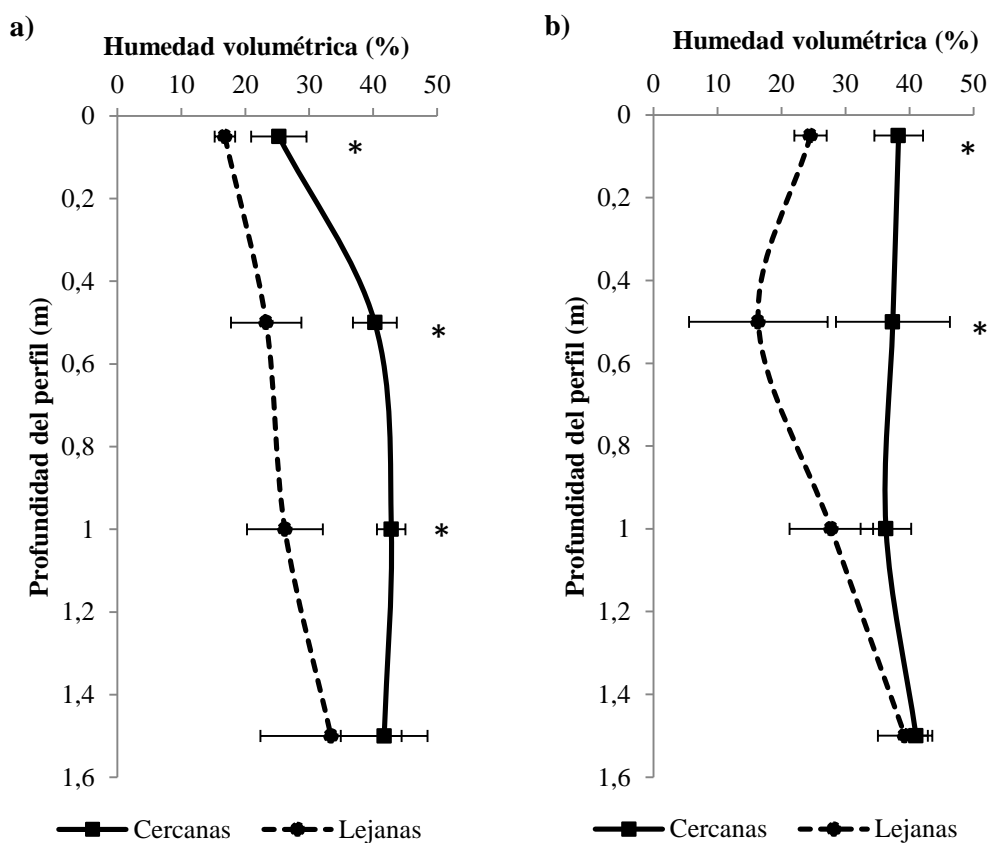


Figura 3.15. Perfiles de humedad volumétrica del suelo (%) hasta 1,5 m de profundidad en parcelas cercanas (línea continua) y lejanas al canal (línea punteada) en: a) diciembre de 2011 (período seco) y b) marzo de 2015 (período húmedo). Las barras horizontales indican el desvío estándar y los asteriscos si hay diferencias significativas entre posiciones ( $p < 0,05$ ) en dicha profundidad de suelo.

En el perfil de humedad en diciembre 2011 se destacó el menor contenido de humedad de las parcelas lejanas al canal hasta 1,5 m de profundidad (Figura 3.15 a). Es importante considerar que estas diferencias entre ambas posiciones dentro del rodal, fueron significativas desde el inicio del verano (diciembre) que es la estación con mayor

demanda evapotranspirativa. En el caso de la medición de marzo 2015 (Figura 3.15 b) se registró mayor contenido de humedad en general pero con diferencias en el primer metro del suelo, donde las parcelas lejanas a los canales tenían menor disponibilidad de agua. Estos perfiles permiten corroborar que aún en períodos tan húmedos como 2014-2015, la elevada demanda de agua durante los meses de verano, genera diferencias entre ambas posiciones dentro del rodal. Por otra parte, tanto en el período seco como en el húmedo, el contenido de humedad hasta un 1 m destaca la mayor actividad radical en el perfil superior del suelo.

### 3.3.3.d. Calidad de agua

El Cuadro 3.3 resume los valores de CE y pH de las distintas fuentes de agua. Los niveles más bajos de CE se encontraron en las precipitaciones, el agua del Río Paraná y los cursos de agua dentro de los predios endicados. A pesar de ser más elevada, la CE del agua extraída de los freáticos en las parcelas cercanas a los cursos de agua no difirió significativamente de las fuentes de agua antes mencionadas. Por el contrario, la napa en las parcelas lejanas al canal tuvo una CE superior al resto de las situaciones consideradas ( $p < 0,05$ ). En cuanto al pH, solo hubo diferencias entre las parcelas cercanas al canal y las precipitaciones, mientras que no hubo diferencias entre posiciones dentro del rodal, el agua de los canales y del Río Paraná (Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3. Conductividad eléctrica (CEa,  $\text{dS m}^{-1}$ ) y pH del agua de los ríos, canales, pluviómetros y freáticos durante distintos momentos del período 2010-2015. Las letras distintas indican diferencias significativas entre fuentes de agua ( $p < 0,05$ ).

	CEa ( $\text{dS m}^{-1}$ )	pH agua
<b>Precipitación</b>	0,02 ( $\pm 0,01$ ) a	6,8 ( $\pm 0,3$ ) a
<b>Ríos</b>	0,17 ( $\pm 0,08$ ) a	7,2 ( $\pm 0,1$ ) ab
<b>Canales</b>	0,29 ( $\pm 0,22$ ) a	6,9 ( $\pm 0,4$ ) ab
<b>Cercanas</b>	1,23 ( $\pm 0,98$ ) a	7,4 ( $\pm 0,5$ ) b
<b>Lejanas</b>	5,15 ( $\pm 2,20$ ) b	6,9 ( $\pm 0,6$ ) ab

En función de la clasificación de calidad de agua para riego definida por FAO (Ayers y Westcot, 1994), las precipitaciones, el Río Paraná de las Palmas y el agua de los canales no presentaron restricciones por riesgo de salinización. La napa cercana al canal tuvo un nivel de riesgo ligero a moderado mientras que la napa lejana tuvo un nivel de riesgo severo. En el caso del pH del agua, los valores se encontraron dentro del rango normal en todos los casos (Cuadro 3.3).

La Figura 3.16. destaca la concentración de cloruros que alcanzan las distintas fuentes de agua y su relación directa con la CEa ( $R^2 = 0,97$ ). Es decir, que las mediciones de CEa podrían utilizarse como estimador indirecto de la concentración de cloruros y del riesgo de fitotoxicidad.



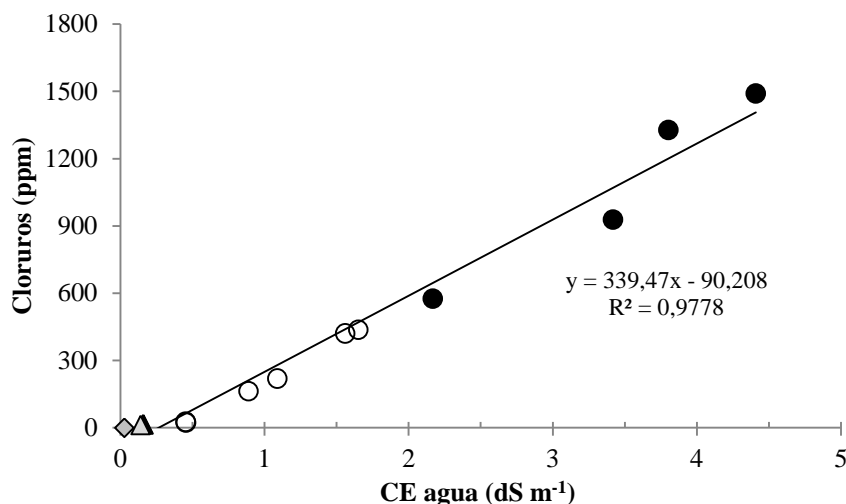


Figura 3.16. Concentración de cloruros ( $\text{Cl}^-$  en ppm) y su relación con la CE del agua ( $\text{dS m}^{-1}$ ) proveniente de las precipitaciones (rombos), cursos de agua (triángulos) y napa freática en sectores cercanos (círculos vacíos), y alejados (círculos llenos) del canal.

Las parcelas alejadas (círculos llenos) tuvieron mayor concentración de cloruros, 976,4 ppm de  $\text{Cl}^-$  en promedio superando ampliamente el umbral de 350 ppm propuesto en la clasificación de (Ayers y Westcot, 1994) y que puede generar toxicidad en las especies sensibles. Las parcelas cercanas al canal (círculos vacíos) tuvieron un valor promedio de 215,4 ppm de  $\text{Cl}^-$  que implica una restricción de uso leve a moderada. Los cursos de agua (triángulos) tuvieron muy baja concentración de  $\text{Cl}^-$  (14,8 ppm), mientras que las precipitaciones (rombos) solo contenían trazas de  $\text{Cl}^-$  (cercano a 0 ppm), ambas fuentes no tuvieron restricciones por fitotoxicidad.

### 3.4. Discusión

#### 3.4.1. Crecimiento y dinámica foliar de las forestaciones de *Populus deltoides* en función del clima y la posición dentro del rodal

Los resultados indican que existen diferencias en el crecimiento de los árboles en distintos sectores dentro de un rodal de *Populus deltoides* clon 'Australiano 129/60' y que estas diferencias están determinadas por la distancia a los cursos de agua dentro de los predios endicados en el Bajo Delta del Paraná. A lo largo del período 2010-2015, el crecimiento fue mayor y más estable en los sectores cercanos al canal mientras que en los sectores lejanos fue inestable y especialmente afectado en los períodos secos (Figura 3.6 y Figura 3.7). Estos resultados coinciden con los antecedentes en otras especies forestales, como en bosques mixtos de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis* (Dzikiti *et al.*, 2013) y en bosques de *Acacia mearnsii* (Clulow *et al.*, 2011). También coincide con el efecto de los cursos de agua en poblaciones naturales de *Populus* donde dicha dependencia fue más notoria en períodos en que el curso de agua tuvo bajo caudal generando una disminución en el crecimiento que se intensificó a mayor distancia del río (Rood *et al.*, 2013; Rowland *et al.*, 2000). El efecto del descenso de la napa en sectores lejanos al canal durante períodos secos es comparable con la pérdida de crecimiento e incluso mortalidad en poblaciones naturales y plantaciones de *Populus* generados a partir del descenso de la napa por desvíos de ríos o construcción de represas aguas arriba (Amlin y Rood, 2003; Kranjcec *et al.*, 1998; Lite y Stromberg, 2005; Schume *et al.*, 2004b; Scott *et al.*, 1999).

En los períodos secos, los sectores alejados de los cursos de agua tuvieron menor IAF (Figura 3.9) y registraron pérdidas importantes de área foliar entre los meses de octubre y enero, momento crítico para el crecimiento de las forestaciones considerando los pulsos mensuales de crecimiento (Figura 3.8). La pérdida de área foliar del tercio inferior de la copa, es un síntoma característico de *Populus* en condiciones de sequía (Blake *et al.*, 1996) y ha sido descrito en situaciones de descenso abruptos de la napa freática (Cooper *et al.*, 2003; Rood *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 1991; Stromberg y Patten, 1990). Este mecanismo regula la demanda de agua por transpiración y mejora el balance hídrico del resto de la copa (Blake *et al.*, 1996; Rood *et al.*, 2000), sin embargo esto implica una reducción de la radiación absorbida por el dosel y en consecuencia afecta el potencial de crecimiento del rodal (Ridge *et al.*, 1986; Van Volkenburgh y Taylor, 1996). En los períodos húmedos, a pesar de cierta pérdida de área foliar, el IAF en enero aún era cercano a 4 en ambas posiciones (Figura 3.9) y no hubo efecto sobre el crecimiento (Figura 3.6).

Por otra parte, el proceso de aclimatación a estrés en períodos secos implicó una reducción del AFE en todo el rodal y en mayor medida en las parcelas alejadas del canal (Figura 3.10). El área foliar específica de *Populus* tiene una elevada plasticidad frente a variaciones en el contenido de agua del suelo y de las condiciones climáticas (Ceulemans *et al.*, 1992; Marron *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004) y su reducción en condiciones de déficit hídrico ha sido descrita en diversos trabajos (Chamaillard *et al.*, 2011; Monclus *et al.*, 2006; S. Rood *et al.*, 2003). Esta característica se considera valiosa en términos de aclimatación a estrés hídrico, dado que está asociada a hojas de menor superficie expuesta, mayor grosor, menor número de estomas y menor valor de conductancia estomática máxima (Abrams *et al.*, 1990; Hinckley *et al.*, 1989).

En función de los síntomas de estrés previamente descritos (menor crecimiento, pérdida de área foliar y reducción del área foliar específica) fue factible relacionar la menor discriminación isotópica de  $^{13}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$  ‰) en las parcelas lejanas al canal (Figura 3.11), con mayor cierre estomático en esta posición del rodal. En *Populus*, la elevada susceptibilidad a la cavitación del tejido xilemático reduce rápidamente el intercambio gaseoso frente a pequeños cambios en el potencial hídrico de la hoja en condiciones de sequía (Bassman y Zwier, 1991; Schulte *et al.*, 1987; Sparks y Black, 1999; Tschaplinski *et al.*, 1994; Tyree *et al.*, 1994). Este elevado control estomático limita la pérdida de agua pero a su vez, reduce el ingreso de  $\text{CO}_2$  a la cavidad estomática, lo cual conduce a una menor discriminación de  $^{13}\text{C}$  durante la fotosíntesis, mayor eficiencia en el uso del agua (EUA) y una correlación negativa entre la EUA y la productividad (Cocozza *et al.*, 2011; Li, 1999; Zhang *et al.*, 2005). Trabajos previos en *Populus* han evaluado el efecto de las precipitaciones y del caudal de los cursos de agua sobre  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) y encontraron una alta correlación entre estas variables; es decir, que la menor disponibilidad de agua generaba menor discriminación isotópica de  $^{13}\text{C}$  en los anillos de crecimiento (Leffler y Evans, 2001, 1999; Potts y Williams, 2004). Rood *et al.* (2013) encontraron una correlación similar entre  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) en madera de *P. fremontii* y la distancia al río en períodos de bajo caudal, y esto fue consistente con el mayor cierre estomático en respuesta al estrés hídrico. En ambientes semiáridos, la profundidad de la napa freática también tuvo alta correlación con  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) en hojas de *P. fremontii* donde la proporción de  $^{13}\text{C}$  aumento en los álamos que crecían con napa a más de 2,5 m de profundidad (Horton *et al.*, 2001).

### 3.4.2. Variabilidad ambiental dentro del rodal: fluctuación de la napa freática, CE del agua y del suelo

La fluctuación de la napa freática en los rodales de *Populus*, y su relación con las variables ambientales, permitió comprender la relevancia de las precipitaciones dentro de estos sistemas endicados a pesar de insertarse en una matriz regional definida principalmente por la dinámica fluvial (Bonfils, 1962; Malvarez, 1999). Esto fue notable en aquellos sectores alejados de los cursos de agua donde el crecimiento de las forestaciones tuvo mayor dependencia de las precipitaciones (Figura 3.7). No solo la variabilidad interanual de las precipitaciones (diferencia de 595 mm entre años extremos) tuvo un claro efecto sobre el crecimiento sino también su distribución a lo largo del año. La relevancia de los meses de primavera había sido descrita en este clon (Borodowski, 2009) y se corroboró a partir del patrón mensual de crecimiento (Figura 3.8). Por otra parte, la relación con la demanda evapotranspirativa ( $DPV_{máx}$ ) era esperable dado que el aumento de la evapotranspiración determina en gran medida el descenso de la napa freática en ambientes donde la misma se encuentra cercana a la superficie y es utilizada por especies freatófitas como *Populus* (Gribovski *et al.*, 2010; Vertessy *et al.*, 2000).

El patrón diario de fluctuación (Figura 3.13) confirmó el contacto de la napa con las raíces de los árboles (Butler *et al.*, 2007; Lautz, 2008). Este patrón característico de especies freatófitas (Robinson, 1958) permitió estimar las diferencias en descenso neto diario, tasa de recarga de la napa y efecto de las precipitaciones entre plantas ubicadas a diferentes distancias del canal (Gribovski *et al.*, 2010; Loheide *et al.*, 2005). El descenso neto diario generado por evapotranspiración durante el período vegetativo, fue mayor en las parcelas cercanas al canal tanto en períodos húmedos como en los secos (Cuadro 3.2). En este sentido, debe considerarse que cada cm de descenso neto de la napa en las parcelas cercanas al canal representa un consumo mayor dado que la tasa de recarga horaria en estas parcelas triplica la recarga en aquellas parcelas alejadas del canal (Cuadro 3.2). Es decir, que además de contar con mayor recarga durante la noche, el descenso durante las horas del día incluye también una recarga de mayor magnitud. A pesar de esto, el descenso neto diario es mayor y por lo tanto, es esperable encontrar la napa a mayor profundidad en las parcelas más cercanas al canal; sin embargo, la profundidad media anual y la profundidad de la napa durante el período vegetativo (octubre a abril), fue menor en esta posición del rodal tanto en períodos húmedos como en los secos (Cuadro 3.2 y Figura 3.14). Este aspecto, se debe en gran medida a las diferencias en los pulsos de ascenso de la napa que genera cada evento de precipitaciones en ambas posiciones del rodal. Los pulsos de ascenso medio generados en las parcelas cercanas al canal duplicaron a los ascensos registrados en las lejanas durante los períodos húmedos y estas diferencias fueron mucho mayores en los períodos secos (Cuadro 3.2). Esto se debe a que la mayor tasa de recarga, la menor profundidad de la napa y el mayor contenido de humedad del suelo en los sectores cercanos al canal (Figura 3.15) reducen la cantidad de agua necesaria para ocupar los poros y saturar el perfil del suelo convirtiendo rápidamente la zona de ascenso capilar en agua freática (O'Brien, 1982; Scanlon *et al.*, 2002). Por el contrario, en los sectores alejados del canal, el menor contenido de humedad del suelo (Figura 3.15) y la mayor profundidad de la napa, generan un perfil insaturado más amplio (Schilling *et al.*, 2004) provocando pulsos de ascenso menores o nulos en algunos casos, dependiendo de la magnitud de las precipitaciones.

Este análisis sugiere que en períodos secos, el menor crecimiento, la pérdida de área foliar, la reducción del AFE y el cierre estomático (menor discriminación isotópica

de  $^{13}\text{C}$ ) se relacionaron con la mayor profundidad de la napa y la menor disponibilidad hídrica en los sectores lejanos a los cursos de agua. Sin embargo, los patrones de fluctuación diaria de la napa freática en las distintas parcelas indican que las raíces fueron capaces de alcanzar la napa en todo el rango de profundidad evaluado (hasta 3,5 m). Algunos autores sostienen que una profundidad de napa cercan a 3 m no sería una limitante importante para el acceso de las raíces y que la calidad de agua de la napa podría ser el factor de estrés (Busch y Smith, 1995; Pataki *et al.*, 2005). En nuestro estudio, la CE del agua en las parcelas lejanas difiere notablemente del resto de las fuentes de agua (Cuadro 3.3) y podría limitar el uso de la napa acentuando el déficit hídrico y el riesgo de fitotoxicidad. La CE de la napa en sectores alejados del canal fue similar al valor estimado por Nosetto *et al.* (2008) como umbral de tolerancia para *Populus*. Estos autores proponen que el consumo de agua de las forestaciones conduce a la acumulación de sales excluidas en torno a las raíces que elevan la CEa hasta alcanzar el nivel de salinidad máximo que tolera dicha especie y limitando, por ende, el uso de la napa como fuente de agua para las mismas forestaciones (e.g. cambio en el patrón observado en la parcela O' de la Figura 3.14). Pataki *et al.* (2005) adjudicaron a este efecto de salinidad de la napa, la reducción del área basal, el IAF y el AFE al contrastar dos poblaciones naturales de *Populus*, (a) con napa de 0,1 a 2,4 m de profundidad y CE del agua entre 0,4 y 0,7  $\text{dS m}^{-1}$ , y (b) con napa de 0,7 a 2,7 m y CE del agua entre 3,5 y 8  $\text{dS m}^{-1}$ .

La salinización genera un aumento del potencial osmótico y menor disponibilidad de agua para la planta y a su vez, puede generar toxicidad en función de los iones involucrados (Munns, 2005; Rengasamy, 2010). En relación a este último aspecto, se ha encontrado una relación lineal entre la CE del agua y la concentración de cloruros (Figura 3.16) de las distintas fuentes de agua. En los sectores lejanos al canal, la concentración de cloruros superó el umbral propuesto en la clasificación de Ayers y Westcot (1994). La toxicidad por cloruros puede reducir la fotosíntesis, el área foliar y en consecuencia, afectar la producción de biomasa de *Populus* (Fung *et al.*, 1998; Stephens *et al.*, 2000). Sin embargo, la magnitud de este efecto depende del genotipo y los mecanismos que le permitan evitar su absorción, excluirlo o acumularlos en órganos menos sensibles (Chen *et al.*, 2002; White y Broadley, 2001; Zeng *et al.*, 2009). En estudios de riego de *Populus* con una concentración promedio de 1100 ppm de  $\text{Cl}^-$ , el efecto fue variable en función del clon e incluso se encontraron genotipos que aumentaron su biomasa respecto al control (Zalesny *et al.*, 2008). Por lo tanto, es necesario evaluar las características de este clon en particular para comprender si este efecto podría ser limitante.

La fertilidad en el estrato superficial del suelo fue elevada con un marcado descenso en profundidad (Figura 3.12) acorde a lo descrito en estudios previos en forestaciones del Bajo Delta del Paraná (Ceballos, 2011; Gómez *et al.*, 2006). La disponibilidad de nutrientes no resultaría limitante en el corto plazo y tampoco se registraron limitaciones por sodicidad y salinidad. Sin embargo, el patrón de ascenso en los valores de CE del suelo en ambas posiciones del rodal contrasta con el perfil de las pasturas (Figura 3.12 d). Esto coincide con el contraste entre perfiles de salinidad observados bajo plantaciones de *Eucalyptus* y pasturas en la región SE de Australia (Vertessy *et al.*, 2000) y en la región pampana (Jobbágy y Jackson, 2004). A su vez, los perfiles de CE difieren entre posiciones dentro del rodal a 1,5 y 2 m de profundidad donde la CE fue mayor en las parcelas lejanas. Estos valores de CE del suelo (valor máximo de 1,9  $\text{dS m}^{-1}$ ) no afectarían el crecimiento aunque se han registrado efectos en *Populus* a partir de CE del suelo de 2,3  $\text{dS m}^{-1}$  (Mirck y Zalesny, 2015). Esto podría ser

una limitante en las próximas rotaciones forestales si estos ascensos de CE del suelo responden a procesos de acumulación de sales desencadenados por cambios en el balance hídrico a partir del endicamiento y reemplazo de pastizales por forestaciones (Ceballos, 2011; Jobbágy y Jackson, 2004). En este sentido, Ceballos (2011) evaluó los cambios en el balance y distribución de nutrientes que origina el reemplazo de pajonales por forestaciones de álamo en estos sistemas endicados, y sugirió que el incremento en el contenido de calcio, potasio y magnesio registrado a partir de los 40 cm de profundidad en las forestaciones, podría ser producto de la alteración del balance hidrológico. En estas condiciones, la mayor demanda evapotranspirativa y la restricción al ingreso del río, podrían generar mayor consumo de agua de la napa favoreciendo la concentración de sales que son excluidas selectivamente por la planta en la zona radical (Jobbágy y Jackson, 2004; Le Maitre *et al.*, 1999; Noretto *et al.*, 2008). La mayor disponibilidad de agua en los períodos húmedos, podría tener además un efecto de dilución de estas sales (Noretto *et al.*, 2009) mientras que en períodos secos, solo se mantiene el efecto de dilución en los sectores influenciados por el aporte de agua desde los canales. Hacia el centro del rodal, la concentración de sales aumenta por la menor disponibilidad de agua, generando por ende un aumento de la presión osmótica del agua y acentuando los efectos del déficit hídrico (Noretto *et al.*, 2009; Rengasamy, 2010). Los aspectos mencionados destacan la fuerte interacción que existe entre la napa freática y las forestaciones donde el consumo de agua genera cambios en la profundidad y composición química de la napa desencadenando una regulación recíproca entre ambos componentes de estos ecosistemas (Jobbágy y Jackson, 2004; Noretto *et al.*, 2009; Vertessy *et al.*, 2000).

### **3.4.3. Implicancias para la producción forestal y el manejo del agua.**

A partir de los aspectos ambientales evaluados y su efecto sobre el crecimiento de las forestaciones surgen algunas implicancias productivas a considerar:

El aumento de la densidad de canales a partir de un menor distanciamiento (e.g. 70 m entre canales) es una buena alternativa para homogeneizar las condiciones ambientales dentro del rodal e incrementar el rendimiento forestal. Esto permitiría alcanzar mayor estabilidad productiva a escala rodal tanto espacial como temporal.

Es evidente que el endicamiento combinado con un drenaje excesivo afecta la productividad de las forestaciones de *Populus* especialmente en años con menores precipitaciones. El manejo adecuado del agua requiere ajustar la función de los canales y la toma de decisiones de ingreso/egreso de agua estos sistemas protegidos. Para ello es necesario monitorear las condiciones hídricas a lo largo del año y considerar los pronósticos climáticos, especialmente a partir de la primavera (inicio del período vegetativo) dado que los síntomas de estrés comúnmente visibles en verano (e.g. reducción del área foliar) son tardíos e implican una pérdida de crecimiento que no es factible recuperar durante dicho período de crecimiento.

La determinación de las condiciones hídricas debe combinar el monitoreo del nivel de los canales con freatómetros que permitan determinar el nivel de la napa freática y, a su vez, faciliten el acceso para la evaluación de la calidad de agua (salinidad) de la misma en distintos momentos del año.

El monitoreo de la salinidad de la napa a lo largo del año, del turno y de las sucesivas rotaciones forestales permitiría evaluar el efecto de las prácticas de manejo del agua sobre la dinámica de las sales y evitar pérdidas mayores de producción en el mediano y largo plazo. En los sitios con presencia natural o acumulación de sales, sería

factible tomar medidas para el lavado o dilución considerando la buena calidad del agua del río y la movilidad de las sales.

Finalmente, no deben dejar de analizarse otras alternativas al sistema de producción forestal complementamente protegido del ingreso del río. Por ejemplo, reducir la altura de los terraplenes y permitir el ingreso del río durante las crecidas (similar a lo que ocurre con los atajarrepuntes en el Delta frontal); o ingresar agua en exceso a los predios protegidos para que el desborde de los canales genere algo similar al riego por manto en momentos puntuales. Lógicamente, en la evaluación de estas alternativas deberán considerarse también los costos y el nivel de incertidumbre que implican estas medidas en relación al manejo de las forestaciones y la mecanización de las tareas silvícolas.

### 3.5. Conclusiones

Las características de los humedales son modificadas por las obras que evitan el ingreso del río y favorecen el drenaje, factores que contribuyen a generar un balance hídrico más negativo. En el Bajo Delta del Paraná, la interacción con el río se reduce a un flujo subterráneo relativamente lento con baja influencia en la evolución diaria de la napa freática dentro de predios endicados. Estos cambios generan un sistema con napa cercana a la superficie (menor a 3 m de profundidad generalmente) cuya evolución depende principalmente de la demanda evapotranspiratoria y la tasa de consumo de agua de la vegetación, la magnitud de las precipitaciones y el ingreso/egreso de agua mediante canales artificiales. De esta manera, las precipitaciones comienzan a ser relevantes para la recarga de la napa y el rendimiento de los cultivos a pesar de insertarse en una matriz regional definida principalmente por la dinámica fluvial.

En este marco, la red de canales es un aspecto clave para explicar la heterogeneidad ambiental en el interior de las islas endicadas. Las condiciones ambientales que resultan de la combinación entre las variables climáticas y la posición respecto a los cursos de agua, afectan la estabilidad productiva de las forestaciones dentro del rodal. El crecimiento es mayor y más estable a lo largo del tiempo en los sectores influenciados por los canales (distancia menor a 35 m en este estudio). Esto indica que es factible disminuir la dependencia de las precipitaciones a partir del diseño de la red con mayor densidad de canales y el manejo adecuado del agua (e.g. monitoreo de la napa freática y consideración del momento del año y la duración del ingreso/egreso de agua del río). Estos cambios brindarían mayor estabilidad productiva a escala de rodal y menor variabilidad interanual del crecimiento.

Los sectores del rodal influenciados por los canales tuvieron mayor consumo de agua de la napa durante el día, mayor tasa de recarga y mayor ascenso de la napa por precipitaciones. Esto mantuvo la napa freática a menor profundidad durante el período de crecimiento de las forestaciones a pesar del mayor consumo de agua en este sector del rodal. Por otra parte, la dinámica de las sales asociada a los flujos hidrológicos y el consumo de agua de las forestaciones podría influenciar sobre la calidad de agua de la napa. La mayor salinidad y concentración de cloruros en la napa de los sectores con menor aporte de agua, acentúan las condiciones de estrés de las forestaciones de *Populus* (muy sensibles a salinidad) y reducen su crecimiento. Durante los períodos con menor disponibilidad de agua, la concentración de estas sales limita la absorción de las raíces y por otra parte, los cloruros podrían tener efecto fitotóxico. Es necesario profundizar el análisis de la dinámica de las sales en el perfil del suelo y las posibles medidas de manejo dado que, si el proceso de acumulación está asociado

principalmente al balance hídrico y consumo de agua de las forestaciones, la salinidad podría alcanzar valores limitantes para *Populus* en las futuras rotaciones.

Los aspectos mencionados destacan las múltiples funciones que tienen los canales en estos sistemas productivos. Por un lado, permiten drenar e incrementar la disponibilidad de oxígeno en el perfil superior del suelo en momentos de excesos hídricos (su función original) y por otro lado, cumplen una función de riego aportando agua y favoreciendo la recarga de la napa freática. A su vez, la mayor calidad de agua de la napa en sectores asociados a los canales sugiere que estos flujos influyen sobre la dilución y/o el lavado de sales (en los momentos de drenaje). El diseño de la red de canales y el monitoreo de la napa freática para manejo del agua resultan aspectos claves para la estabilidad productiva a escala de rodal y la sustentabilidad de estos ecosistemas.

**Capítulo 4. Estrategias ecofisiológicas de aclimatación a estrés desarrolladas por *Populus* spp. frente a un gradiente de contenido de agua y sales en el suelo.**



#### 4.1. Introducción

Las especies del género *Populus* se encuentran entre los árboles con mayor tasa de crecimiento en latitudes templadas. Su elevada productividad está asociada con altos requerimientos hídricos y, en consecuencia, la misma depende en gran medida de la condición de humedad del suelo (Braatne *et al.*, 1992; Liu y Dickmann, 1992; Monclus *et al.*, 2006; Tschaplinski *et al.*, 1994). El concepto de tolerancia a la sequía en especies forestales cultivadas puede definirse como la habilidad que presenta la especie para limitar las pérdidas en producción de biomasa en respuesta a un déficit hídrico moderado (Passioura, 2002). A la vez, también se genera estrés en aquellas situaciones en donde el alto contenido de agua dificulta la difusión de O<sub>2</sub> en el suelo, condición en la cual las especies de *Populus* se muestran poco tolerantes (Liu y Dickmann, 1992). Estos aspectos han cobrado gran relevancia en los últimos años, especialmente a partir de la variabilidad climática observada en distintas regiones y a la expansión del cultivo forestal hacia zonas donde no compiten con la agricultura por el uso de la tierra, y que generalmente, presentan mayores restricciones desde el punto de vista de fertilidad y disponibilidad hídrica (Marron *et al.*, 2014). Dado que las especies del género *Populus* tienen gran variación en relación a su tolerancia al estrés hídrico y presentan diferentes mecanismos de respuesta que involucran procesos en el corto, mediano y largo plazo, es importante determinar los mecanismos de respuesta de los genotipos cultivados en la región y así estimar el impacto productivo ante eventos de cambios en la disponibilidad hídrica.

En general, los primeros síntomas de respuesta a la sequía son el menor crecimiento celular y la regulación de la conductancia estomática (Blake *et al.*, 1996). El menor crecimiento celular afecta no sólo la productividad *per se*, sino también la funcionalidad de los tejidos; por ejemplo, es posible estimar una disminución en la capacidad de conducir agua de los vasos dado su menor diámetro. En este sentido, la conductividad hidráulica del xilema (*kh*) es una medida de la capacidad que tienen las plantas de abastecer con agua a los tejidos fotosintéticos y por lo tanto, de su capacidad de mantener abiertos los estomas y fijar carbono (Hubbard *et al.*, 2001). El cierre estomático reduce la pérdida de agua por transpiración y a su vez, limita el riesgo de pérdidas de *kh* por cavitación frente a condiciones de alta demanda atmosférica y baja disponibilidad de agua en el suelo (Sperry *et al.*, 2002). Los álamos presentan elevada vulnerabilidad a la cavitación del xilema, siendo este aspecto clave para comprender su comportamiento productivo y ecológico (Tyree *et al.*, 1994). En el mediano plazo, la aclimatación a la sequía puede desencadenar cambios anatómicos y morfológicos debidos a la reducción en la expansión celular y a las modificaciones en la asignación de carbono a los distintos órganos de la planta; por ejemplo, las raíces podrían ser favorecidas a expensas del tallo y las hojas. Entre los cambios más significativos pueden encontrarse la reducción en el tamaño individual y/o en la cantidad de hojas (Braatne *et al.*, 1992; Ibrahim *et al.*, 1998; Tschaplinski *et al.*, 1998), la reducción del área foliar específica (Marron *et al.*, 2003) y de la densidad de estomas (Miyazawa *et al.*, 2006) y modificaciones en el diámetro y la densidad de los vasos xilemáticos (Arend y Fromm, 2007; Schume *et al.*, 2004).

Por otro lado, el crecimiento del álamo puede verse afectado por el anegamiento y restricción del intercambio de gases de las raíces (Liu y Dickmann, 1996). La saturación con agua de los espacios porosos del suelo genera condiciones de hipoxia o anoxia por la baja solubilidad y difusión del O<sub>2</sub> en el agua (Mancuso y Shabala, 2010) y puede, además, originar la acumulación de elementos tóxicos en la rizósfera (Armstrong y Drew, 2002). Los síntomas de estrés por inundación registrados en *P. deltoides*

incluyen reducción del crecimiento y del área foliar (abscisión, así como menor cantidad y tamaño de las hojas), cierre estomático y menor desarrollo de las raíces (Cao y Conner, 1999). La magnitud de los efectos de la inundación dependerá de la duración del anegamiento, el estado fenológico de la planta (latente o activa), la proporción de la planta que se encuentra bajo agua y si la misma se encuentra en movimiento o estancada (Kozłowski *et al.*, 1991). La capacidad de las especies para desarrollar mecanismos de aclimatación a la inundación como producción de raíces adventicias, aerénquimas o lenticelas hipertrofiadas determina en gran medida su nivel de tolerancia a la falta de oxígeno en la rizósfera y la posibilidad de sobrevivir en estas condiciones (Kozłowski, 1997; Rodríguez, 2014).

La salinidad impone distintos tipos de estrés sobre el álamo (Marron *et al.*, 2014). El incremento del cloruro de sodio en la solución del suelo causa estrés por aumento del potencial osmótico (potencial hídrico más negativo). Esto limita la absorción de agua generando síntomas similares al estrés hídrico (Polle *et al.*, 2006). Las Salicáceas no son halófitas, y por lo tanto, intentan excluir las sales para evitar una acumulación excesiva de sodio en el citoplasma y un desbalance iónico a nivel celular (Munns, 2005). Si la absorción de sales no puede evitarse, el exceso conduce a la desorganización de las membranas y toxicidad a nivel celular (Hasegawa *et al.*, 2000; Zhu, 2001). A su vez, ambos mecanismos, bajo potencial hídrico y toxicidad (desbalance iónico) pueden generar especies reactivas del oxígeno como respuesta secundaria (Gueta-Dahan *et al.*, 1997; Savouré *et al.*, 1999). Las consecuencias del estrés oxidativo son el daño de macromoléculas importantes (proteínas, lípidos, ADN) y el daño del aparato fotosintético con la subsecuente reducción del crecimiento, muerte celular o muerte de la planta entera (Bolu y Polle, 2004; Sixto *et al.*, 2005). Por otra parte, la toxicidad por efecto del cloruro puede reducir la fotosíntesis, el área foliar y, en consecuencia, afectar la producción de biomasa de *Populus* (Fung *et al.*, 1998; Stephens *et al.*, 2000). Sin embargo, la magnitud de este efecto depende del genotipo y de los mecanismos que le permitan al árbol evitar su absorción, excluirlo o acumularlo en órganos menos sensibles (Chen *et al.*, 2002; White y Broadley, 2001; Zeng *et al.*, 2009).

La presencia de iones disueltos en el agua de los poros del suelo genera cambios en la conductividad eléctrica (CE) del suelo, por lo que su medición permite determinar la presencia de sales que pueden perjudicar la productividad de los cultivos. Algunos estudios realizados en *Populus* permiten estimar el umbral de CE del suelo en el cual el rendimiento comienza a disminuir y el valor de CE del suelo al cual el rendimiento se reduce al 50%. En el primer caso, el umbral varía entre 2,3 y 4,1 dS m<sup>-1</sup> según la especie, mientras que en el segundo caso el rango abarca desde 3,3 a 5,9 dS m<sup>-1</sup> (Mirck y Zalesny, 2015). Sin embargo, el género *Populus* abarca amplia variabilidad en términos de tolerancia a estrés (Gielen y Ceulemans, 2001; Taylor, 2002) y esto incluye una variabilidad importante en su tolerancia a salinidad (Chen *et al.*, 2002; Fung *et al.*, 1998; Sixto *et al.*, 2005).

La producción de biomasa a partir de la fotosíntesis depende de la disponibilidad de recursos, la proporción de dichos recursos que es absorbida o capturada por la planta y la eficiencia en el uso de los mismos (Binkley *et al.*, 2004). La eficiencia puede definirse como la biomasa producida por unidad de recurso absorbido. Esta ecuación también se ha utilizado para analizar la producción de madera, y en ese caso es necesario incorporar al análisis el patrón de asignación de biomasa entre compartimentos (Stape, 2002). La eficiencia en el uso de los recursos es considerada un elemento clave en ambientes limitantes. En este sentido algunos autores sostienen que la eficiencia en el uso del agua (EUA) puede significar una ventaja considerable en zonas

moderadamente secas (Braatne *et al.*, 1992; Marron *et al.*, 2005; Monclus *et al.*, 2006) y consideran que esta característica puede ser tan relevante como la evitación y la tolerancia a estrés. La composición isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) se ha empleado como indicador de la EUA intrínseca (Farquhar y Richards, 1984) tanto en condiciones de sequía como en condiciones con buena disponibilidad de agua (Yin *et al.*, 2005). Este parámetro proporciona una medida integrada de las características fisiológicas de la planta y del medio ambiente que influyen en el intercambio gaseoso durante el periodo en el que se produce la fijación de carbono (Ponton *et al.*, 2002). Por otra parte, *Populus* se ha caracterizado por tener elevada eficiencia en el uso de nutrientes como N, P y K (definida como la biomasa producida por unidad de nutriente absorbido) aunque también es variable entre genotipos (Dillen *et al.*, 2011). Se ha descrito que el aumento de la eficiencia en el uso de los nutrientes le permite a algunas especies crecer en suelos de baja fertilidad y a otras sostener elevada productividad en plantaciones de rotación corta y alta densidad de plantas (Dillen *et al.*, 2011). Finalmente, la eficiencia de crecimiento, definida como la biomasa de tallo o fuste producida por unidad de área foliar, integra distintos procesos de la planta que abarcan desde la asignación de materia seca entre compartimentos hasta la tasa de fotosíntesis en función de las condiciones edáficas y climáticas (Waring *et al.*, 1980).

Las forestaciones de álamo del Bajo Delta del Paraná están expuestas a los factores de estrés abiótico antes mencionados (disponibilidad de agua y salinidad), sin embargo, es escasa la información disponible de los genotipos comerciales en términos de tolerancia a sequía (Guarnaschelli *et al.*, 2011) e inundación (Luquez *et al.*, 2012; Rodríguez, 2014) y no existen antecedentes para estos clones respecto a su tolerancia a salinidad. A pesar del escaso conocimiento, se observa cierta variabilidad de respuesta en los genotipos locales que sólo permite el desarrollo de una hipótesis general que no contemple mecanismos precisos de respuesta genotipo-dependientes.

La caracterización ecofisiológica de los materiales genéticos disponibles en función de su tolerancia a estrés es relevante para productores y técnicos que deben decidir qué material plantar en distintos ambientes y es, además, una herramienta útil para los programas de mejoramiento genético que podrían realizar una selección temprana en función de determinadas características o utilizar esta información en la elección de material parental.

**Objetivo 3:** Determinar el crecimiento y los mecanismos ecofisiológicos de aclimatación que expresan los clones de álamo ‘Australiano 129/60’, ‘Stoneville 67’, ‘Carabelas INTA’ y ‘Ragonese 22 INTA’ frente a un gradiente de contenido de agua y sales en el suelo.

*Hipótesis:* “Los clones difieren en su potencial de crecimiento y a su vez, presentan diferencias en los mecanismos de aclimatación y/o en la magnitud de los cambios fisiológicos y morfológicos frente a distintos niveles de contenido de agua y sales en el suelo”

## 4.2. Materiales y métodos

### 4.2.1. Descripción de los ensayos

Los ensayos se realizaron en la Estación Experimental Agropecuaria Delta del Paraná del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) ubicada en Campana (BA). Los 4 clones, elegidos por su relevancia económica, corresponden a *Populus deltoides* en el caso de ‘Australiano 129/60’ (femenino), ‘Carabelas INTA’ (masculino) y ‘Stoneville 67’ (masculino), mientras que el clon restante corresponde a *P. x*

*canadensis* clon 'Ragonese 22 INTA' (masculino). En adelante los mismos se denominarán como A, C, ST y R, respectivamente. Los ensayos se llevaron a cabo a cielo abierto en contenedores de 25 cm diámetro x 40 cm de alto (20 L) rellenos con tierra negra de la región con textura franca, sin limitaciones de salinidad o sodicidad, densidad aparente de  $0,8 \text{ g cm}^{-3}$  y buena disponibilidad de nutrientes (Anexo 4.1). Estos contenedores se colocaron, a su vez, dentro de piletas de fibra de vidrio (3 por cada tratamiento) donde se aplicaron los distintos contenidos de agua y concentración de sales (Figura 4.1).



Figura 4.1. Vista general de los ensayos en contenedores con distintos contenidos de agua y sales en el suelo.

En los 3 ensayos se utilizaron estacas de 30 cm de longitud y sección homogénea (15-20 mm de diámetro aprox.) que se plantaron hasta la mitad de su largo a principios de septiembre. Para evitar efectos de topófitis y ciclófitis (Martinez Pastur *et al.*, 1994), las estacas fueron seleccionadas a partir de guías de 1 año obtenidas de estaqueros destinados a producir material de plantación. El rebrote de la cepa genera cada año una guía o tallo principal de 3 a 5 metros de largo del cual solo se utilizó el tercio inferior. Las estacas se obtuvieron en el período de dormición invernal el día previo a la plantación de cada ensayo. Luego de la brotación y establecimiento de la planta (cuando los brotes tenían 15 cm de largo) se realizó una poda para dejar solo un tallo por estaca. A principios de noviembre se seleccionaron plantas de tamaño homogéneo (altura similar) y se aplicaron los tratamientos. Se planteó un diseño experimental factorial con 4 clones y 3 niveles de contenido de agua en el suelo o sales según el caso, y 12 repeticiones en cada combinación de clon y tratamiento ( $n \text{ total de cada ensayo} = 144$ ) que se distribuyeron de manera completamente aleatorizada.

Dada la magnitud de los distintos ensayos, se plantearon 3 ensayos sucesivos (uno por cada temporada de crecimiento) en cada uno de los cuales se concentró el esfuerzo en la medición de distintas variables respuesta, las que se detallan en el punto 4.2.2. Los ensayos estaban compuestos por 3 tratamientos cada uno, a saber:

#### **Ensayo 1: CC - I - S**

**CC:** capacidad de campo (contenido volumétrico de agua  $\approx 0,3$ ), **I:** inundación o anegamiento (los contenedores tuvieron 5 cm de agua sobre el nivel del suelo durante

todo el ensayo); y *S*: sequía o déficit hídrico (riego a saturación cuando el contenido volumétrico de agua alcanzaba valores cercanos a 0,15). La duración de este ensayo fue de 100 días. La mayor duración (40 días más que el resto) se relacionó con el tiempo que implica la aclimatación a las condiciones de estrés y la expresión de algunas variables a medir; como la anatomía del xilema o composición isotópica de la madera. De todas maneras se cosechó 2 meses antes del inicio del período de abscisión natural de las hojas.

### Ensayo 2: $CC_2 - I_2 - S_2$

$CC_2$ : capacidad de campo con agua permanente en la base del contenedor (contenido volumétrico de agua  $\approx 0,4$ ),  $I_2$ : inundación o anegamiento (5 cm de agua sobre el nivel del suelo durante todo el ensayo) y  $S_2$ : sequía o déficit hídrico (riego a saturación cuando el contenido volumétrico de agua alcanzaba valores cercanos a 0,15). La duración de este ensayo fue de 60 días.

### Ensayo 3: $CCn - SM - SS$

$CCn$ : control o testigo con napa a 20 cm de la superficie y sin sales adicionadas al agua (conductividad eléctrica del agua, CEa:  $0,2 \text{ dS m}^{-1}$ ),  $SM$ : napa con *salinidad moderada* (CEa:  $4 \text{ dS m}^{-1}$ ); y  $SS$ : napa con *salinidad severa* (CEa:  $7 \text{ dS m}^{-1}$ ). El contenido volumétrico de agua en la porción superior del contenedor fue aprox. 0,5 en los tres tratamientos. La duración de este ensayo fue de 60 días.

A partir de esta combinación de tratamientos, su duración y las condiciones climáticas particulares de cada año se generaron 9 ambientes para los 4 clones de *Populus*. La variación en las precipitaciones y la demanda evapotranspirativa (representada por la media del máximo valor diario de déficit de presión de vapor de la atmósfera,  $DPV_{\text{máx}}$ ) generaron diferencias climáticas importantes, especialmente entre los ensayos 1 y 2. En este último, aun considerando su menor duración (octubre a enero), la precipitación acumulada fue 3 veces mayor y a su vez, la demanda evapotranspirativa fue menor (Figura 4.2).

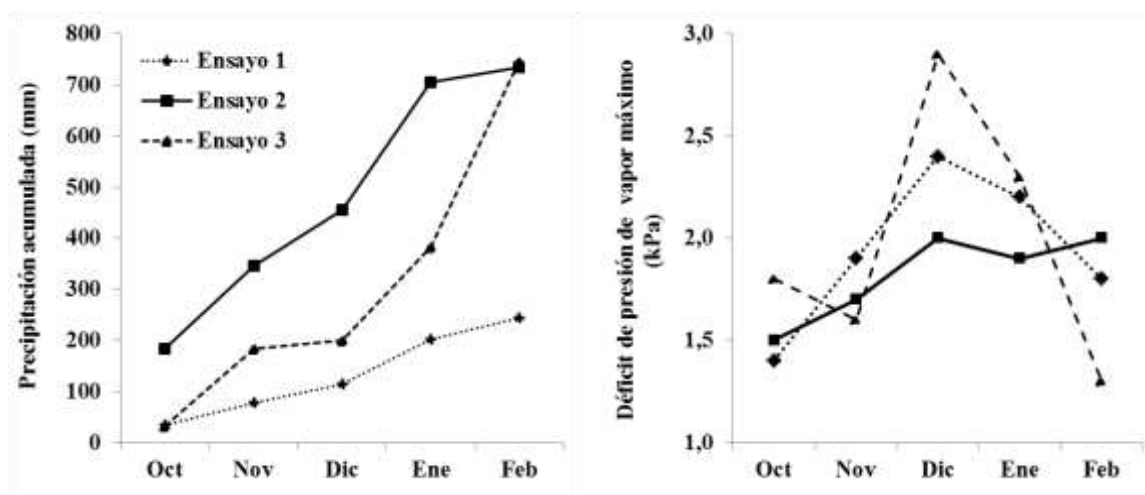


Figura 4.2. Precipitación acumulada (mm) durante los meses de octubre a febrero de los 3 periodos de ensayos (panel izquierdo) y evolución del promedio del valor diario máximo de déficit de presión de vapor en la atmósfera (kPa) durante los 3 períodos (panel derecho).

Los niveles de contenido volumétrico de cada tratamiento se determinaron en base a un ensayo previo con macetas y sustrato similares y donde la humedad fue monitoreada mediante sensores de humedad ECH<sub>2</sub>O (Decagon Devices, USA). Estos mismos sensores se utilizaron para el monitoreo permanente de la humedad volumétrica del suelo durante los ensayos, definiéndose el momento del riego en base a los valores medidos en 3 macetas por tratamiento. La condición anaeróbica generada por la inundación se corroboró a través de la tasa de difusión de oxígeno en el suelo (ODR, por sus siglas en inglés). La misma se determinó con un medidor de ODR (*Bio-Control*, Argentina) en los tratamientos CC e I, en 8 contenedores elegidos al azar en cada tratamiento. La tasa de difusión de oxígeno en el suelo fue de 30,8 ( $\pm 2,2$ )  $\mu\text{g cm}^{-2} \text{min}^{-1}$  en CC y de 2,1 ( $\pm 0,8$ )  $\mu\text{g cm}^{-2} \text{min}^{-1}$  en I. Por último, el nivel de salinidad de las napas aplicadas en el Ensayo 3 se generó a partir del agregado de NaCl y se controló semanalmente la CEa mediante un conductímetro (Thermo Russell RL060C, EEUU).

## 4.2.2. Determinación de variables morfológicas y fisiológicas

### 4.2.2.a. Ensayo 1:

a) Supervivencia: Se consideró que la planta estaba muerta cuando se observaba defoliación total y ausencia de rebrotes.

b) Expansión foliar diaria (EFD): A partir de la diferencia entre el incremento del área foliar y la pérdida de hojas entre dos momentos. Para ello se midió el largo (L, cm) y ancho (A, cm) de todas las hojas en 3 plantas por clon y tratamiento y se estimó el área foliar en función de estas variables mediante ecuaciones ajustadas para tal fin. Para realizar el ajuste se utilizaron 80 hojas de cada clon que fueron escaneadas al final del primer ensayo. Luego se midió el ancho, largo y área total de cada hoja utilizando el programa *UTHSCSA ImageTool* 3.0, mientras que la regresión se analizó por medio del programa *Infostat versión 2014e* (Di Rienzo *et al.*, 2014). Se ajustó una recta por clon ( $p < 0,05$ ): **Clon A:**  $AF (\text{cm}^2) = 0,6815 (L*A) - 1,1277 (R^2 = 0,97)$ ; **Clon C:**  $AF (\text{cm}^2) = 0,8055 (L*A) - 5,7863 (R^2 = 0,99)$ ; **Clon R:**  $AF (\text{cm}^2) = 0,6031 (L*A) + 0,9222 (R^2 = 0,99)$ ; **Clon ST:**  $AF (\text{cm}^2) = 0,7379 (L*A) - 0,9227 (R^2 = 0,98)$ .

c) Desarrollo de estructuras de aclimatación a la inundación: Se registró la presencia/ausencia de raíces adventicias superficiales y de lenticelas hipertrofiadas.

d) Conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mmoles H}_2\text{O seg}^{-1}\text{m}^{-2}$ ) y potencial hídrico de la hoja ( $\psi$ , MPa): En cada ensayo se construyó una curva de evolución del potencial hídrico de la hoja y  $g_s$  a lo largo del día. Por otra parte, se evaluó la rehidratación de la hoja durante la noche a partir del potencial hídrico del amanecer ( $\psi$  prealba) en los distintos tratamientos. Las mediciones de  $g_s$  se realizaron con un porómetro SC-1 (Decagon Devices, EEUU) sobre la cara abaxial de la hoja y en la base de la misma, mientras que el potencial hídrico de la hoja se determinó con una cámara de presión tipo Scholander (BioControl, Argentina). Para evitar diferencias en las mediciones fisiológicas generadas por la ontogenia de la hoja, se realizaron en todos los casos sobre la tercera hoja totalmente expandida enumerando desde el ápice hacia la base de la copa (o la hoja más cercana en caso de ausencia o daños).

e) Concentración de clorofila en las hojas ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ): Previo a la cosecha del ensayo se realizó una estimación del contenido de clorofila con espectrofotómetro según Inskeep y Bloom (1985). Se colocaron 5 discos de 5 mm de diámetro en 5 ml de N,N-dimetilformamida, extraídos de 5 hojas totalmente expandidas, y se mantuvieron en oscuridad por al menos 48 h previo a la medición de la absorbancia. Luego se estimó la concentración de clorofila según la siguiente fórmula:

$$\text{Clorofila total } (\mu\text{g cm}^{-2}) = (17,9 A_{647} + 8,08 A_{664,5})/0,255$$

Donde  $A_{647}$  y  $A_{664,5}$  es la absorbancia en las longitudes de onda de 647 nm (máxima absorbancia de la clorofila a) y 664,5 nm (máxima absorbancia de la clorofila b), respectivamente.

Muestreo destructivo final:

f) Asignación de materia seca entre compartimentos (g): se determinó la materia seca (MS) total y de los compartimentos tallo, hojas y raíces, y a su vez se determinó la relación MS aérea:subterránea. Las determinaciones de materia seca se realizaron en balanzas con 0,001 g de precisión luego de secar cada compartimento en estufa a 60 °C hasta peso constante. En función del cociente entre la MS total y la duración del ensayo se determinó la producción de materia seca diaria de cada planta (MS diaria, g/día).

g) Índice de Volumen del tallo, ( $IV$ ,  $\text{cm}^3$ ): Se determinó a partir del diámetro del tallo ( $D$ ) a 5 cm de la inserción en la estaca y la altura final ( $H$ ) mediante la siguiente fórmula:  $IV \text{ cm}^3 = D^2 * H$

h) Área foliar ( $AF$ ,  $\text{cm}^2$ ) y características de las hojas: Determinación del área foliar total ( $\text{cm}^2$ ), tamaño máximo de la hoja individual ( $\text{cm}^2$ ) y área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ). El área foliar se determinó sobre imágenes digitales de las hojas escaneadas mediante el uso del programa *UTHSCSA ImageTool 3.0*. Para estimar el área foliar específica se utilizó la relación entre el área foliar y el peso seco de hojas individuales (totalmente expandidas) generadas luego de la aplicación de los tratamientos.

i) Eficiencia de crecimiento ( $EC$ ,  $\text{g m}^{-2}$ ): Se estimó en función de la materia seca de tallo generada hasta el momento de la cosecha por unidad de superficie foliar acumulada durante el período de crecimiento.

j) Conductividad hidráulica específica ( $ks$ ,  $\text{g cm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) y conductividad foliar específica ( $kl$ ,  $\text{g cm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) del tallo principal. La determinación de  $kh$  se realizó siguiendo los lineamientos propuestos en Fernández *et al.* (2010). El día previo se colocaron las plantas en un ambiente cerrado y se regaron abundantemente. Antes de la medición se corroboró que las plantas estuvieran bien hidratadas a partir del potencial hídrico del tallo estimado a partir del potencial hídrico de hojas que se cubrieron con papel aluminio el día previo garantizando que ambos órganos se encuentren en equilibrio. La  $kh$  determinada se denomina real o nativa dado que no hubo remoción artificial de embolismos. Para las determinaciones se utilizaron segmentos de tallo de 14 cm de longitud (tramo 1, Figura 4.3), tomados a 5 cm de la inserción en la estaca y obtenidos a partir de cortes bajo el agua para evitar la formación de nuevos embolismos por entrada de aire. La longitud del segmento duplica el largo máximo de vasos estimado según Brodribb y Feild (2000). La perfusión se realizó con agua destilada y desgasificada mediante un conductímetro multicanal con un gradiente de presión,  $\Delta P$ , de 0,00981 MPa generado a partir de una columna de agua de 1 m (diferencia de altura entre el recipiente de agua y el perfusor, Figura 4.3.a). Los tallos se conectaron al perfusor utilizando teflón para evitar pérdidas en la unión (Figura 4.3.b) y, luego de la estabilización del flujo de agua (5 minutos aprox.), se hicieron 3 determinaciones de 5 minutos cada una. El agua recolectada en cada medición se pesó con una balanza de precisión 0,001 g. Finalmente, se estimó  $kh$  mediante la siguiente fórmula:

$$kh (\text{g cm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}) = Q L \Delta P^{-1}$$

donde  $L$  es la longitud del segmento de tallo,  $Q$  es el volumen que lo atraviesa por unidad de tiempo y  $\Delta P$  es, como se mencionó anteriormente, la diferencia de potencial generado por la columna de agua entre ambos extremos del sistema. Luego,  $kh$  se estandarizó dividiéndola por la sección transversal del tallo ( $AT$ , en  $m^2$ ) para calcular la conductividad específica ( $ks$ ) y por el área foliar ( $AF$ , en  $m^2$ ) que es abastecida por ese tallo, para calcular la conductividad foliar específica ( $kl$ ), según las siguientes ecuaciones:

$$ks \text{ (g cm}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}) = kh AT^{-1}$$

$$kl \text{ (g cm m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}) = kh AF^{-1}.$$

Para estimar la superficie conductiva del tallo,  $AT$ , se midió el diámetro sin corteza en dos posiciones perpendiculares entre sí y se promediaron ambos extremos del segmento de tallo. A su vez, se descontó la superficie ocupada por la médula dado que no es conductiva y su influencia puede ser relevante en tallos anuales.

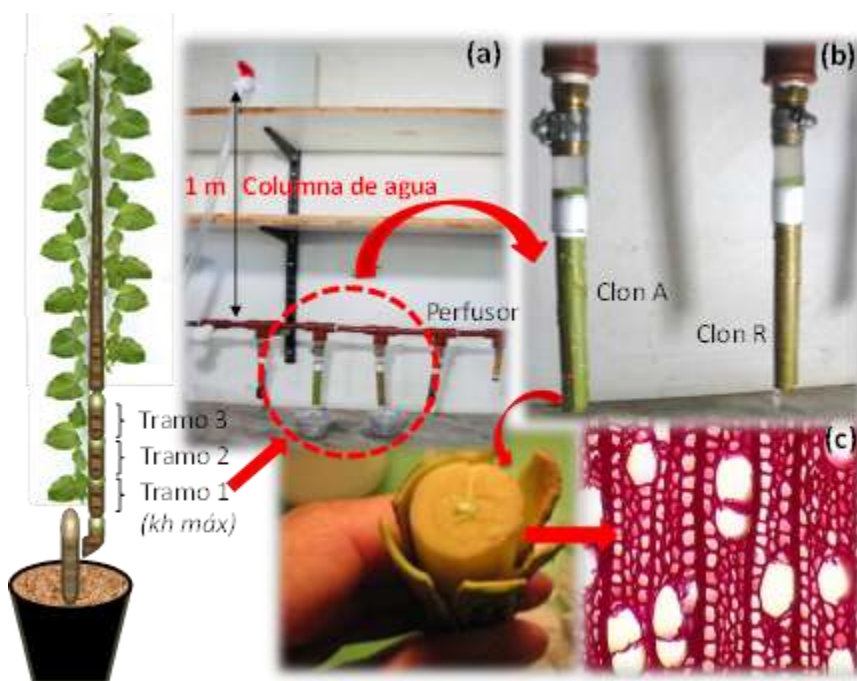


Figura 4.3. (a) Esquema de medición de conductividad hidráulica ( $kh$ ) mediante un perfusor multicanal; (b) detalle de la conexión de segmentos del tallo (tramos) de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R); (c) preparado histológico en corte transversal del xilema del tallo con tinción de safranina (aumento al microscopio de 100x).

k) Vulnerabilidad a la cavitación del tallo principal (VC): Las curvas de vulnerabilidad a la cavitación del tallo representan la pérdida de conductividad hidráulica (PLC, por sus siglas en inglés) a medida que se incrementa el grado de estrés hídrico (expresado en términos de potencial hídrico) y se construyeron por el método de deshidratación natural (Gyenge y Dalla Salda, 2010). Las determinaciones solo se realizaron en plantas que crecieron a capacidad de campo. La medición de  $kh$  descrita anteriormente se consideró como valor de referencia o  $kh máx$  (100%) y la tinción con safranina (disuelta en el agua de perfusión) permitió corroborar que los embolismos eran despreciables a pesar de no haberse aplicado métodos artificiales de remoción. Las siguientes determinaciones de  $kh$  se realizaron sobre segmentos de tallo contiguos al



tramo basal utilizado en la primera medición (tramo 2 y 3, Figura 4.3). Con el objeto de mantener dimensiones similares de tallo en las determinaciones (y en base a mediciones preliminares donde se verificó un aumento de  $kh$  en la porción distal del tallo) se utilizaron solo los 3 segmentos basales de cada planta. La desecación fue lenta, considerando el rango acotado de potencial hídrico de la especie y la elevada pendiente en las curvas de vulnerabilidad a cavitación reportadas por otros autores. Luego del primer corte bajo el agua, se cubrió la base del tallo con film (aunque esta porción se descartó antes de realizar la próxima medición) y la planta se deshidrató naturalmente por períodos cortos de tiempo. Posteriormente, se taparon las plantas con polietileno negro y se dejaron equilibrar al menos 60 minutos antes de medir el potencial hídrico y realizar una nueva medición. El potencial hídrico asociado a cada determinación se estimó en hojas próximas al segmento de tallo. El ajuste de las curvas se realizó mediante el modelo exponencial propuesto por Vander Willigen y Pammenter (1998):

$$PLC = 100 / [1 + \exp(a(\Psi - b))];$$

donde  $\Psi$  es el potencial hídrico del agua y  $a$  y  $b$  son constantes que representan el grado de curvatura (o pendiente) de la curva y la posición de la curva en la abscisa respectivamente. El parámetro  $b$  define el potencial hídrico en el cual el xilema del tallo pierde el 50% de su capacidad de conducir agua ( $\psi_{PLC50}$ ).

l) Anatomía del xilema: Los cambios anatómicos se analizaron sobre cortes transversales de la porción basal de los tallos utilizados para medir  $kh$ . Se analizaron 9 plantas por tratamiento en cada uno de los 4 clones. Se determinó la densidad de vasos ( $\delta_v$ ,  $n^\circ \cdot mm^{-2}$ ), el diámetro de los vasos ( $\phi_v$ ,  $\mu m$ ) y la proporción del tallo ocupado por el lumen de los mismos ( $A_v$ , %). Los preparados histológicos fueron previamente teñidos con safranina y fotografiados en un microscopio óptico con un aumento de 100x (Figura 4.3.c). De cada planta se tomaron al menos 15 fotos digitales obtenidas a lo largo de 3 radios distintos sobre el corte transversal, descartando el sector más cercano a la médula. Posteriormente se analizaron las imágenes mediante el programa *Image-Pro Plus* v.6.0.

m) Densidad de estomas ( $\delta_e$ ,  $n^\circ mm^{-2}$ ): La densidad de estomas se determinó a partir de improntas de la cara abaxial de 5 hojas totalmente expandidas por clon y tratamiento (generadas luego del inicio de los tratamientos) y de la misma posición en la hoja donde se realizaron las mediciones de conductancia estomática. Las improntas se realizaron con esmalte incoloro y cinta adhesiva transparente y luego fueron fijadas en portaobjetos. De cada impronta se obtuvieron 5 fotos digitales de distintos sectores con un aumento de 100x y se contabilizaron los estomas por campo mediante el programa *Image-Pro Plus* v.6.0.

n) Densidad de la madera del tallo ( $\delta_m$ ,  $g cm^{-3}$ ): Se estimó el volumen verde por desplazamiento de agua y se relacionó con el peso seco a 105°C (método adaptado de la norma TAPPI 258-om-94). Esta determinación se realizó en todos los individuos en la cosecha final y de cada uno se utilizaron 3 tramos de 5 cm de tallo obtenidos de la porción basal. Antes de la medición se quitó la corteza y se removió la médula.

o) Eficiencia intrínseca en el uso del agua (EUA): Se utilizó la composición isotópica del C ( $\delta^{13}C$ ) de la madera como variable integradora de la EUA (Farquhar y Richards, 1984). Luego de la cosecha final y secado en estufa a 60°C, se molieron porciones de tallo generado a partir del inicio de los tratamientos y se compuso una muestra por planta. Se evaluaron al menos 6 plantas por tratamiento y clon, y el análisis se realizó en el laboratorio de INGEIS (CONICET-UBA).

p) Eficiencia en el uso del nitrógeno (EUN) y del fósforo (EUP): Se estimó a partir de la materia seca producida por unidad de nutriente presente en la planta. Para esto, se determinó la concentración de nitrógeno y fósforo en las hojas, tallos y raíces (n=5) en el laboratorio LANAIS N-15 (CONICET-UNS). Luego se estimó el contenido total de cada nutriente en la planta a partir de la sumatoria del contenido de cada compartimento estimado a partir de la materia seca del mismo. Finalmente, se calculó la eficiencia como la relación entre producción de materia seca total y contenido de nutriente. En estos cálculos se incluyeron las hojas con abscisión previa a la cosecha a partir de los registros de área foliar y su materia seca estimada en función del área foliar específica.

#### 4.2.2.b. Ensayo 2:

En este ensayo se realizaron las determinaciones descriptas en los apartados 4.2.2.1.a) a 4.2.2.1.j). Además se evaluó la evolución de  $g_s$  al mediodía a partir de mediciones periódicas en los distintos tratamientos. Por otra parte, se estimó la porosidad de las raíces (%) como estimador indirecto del desarrollo de aerénquimas. La porosidad de las raíces es una medida del porcentaje de espacio con aire dentro de la raíz. Para su determinación se utilizaron muestras de raíces de 0,4 a 0,6 g de peso fresco que fueron obtenidas de una porción terminal de la raíz en crecimiento, luego del lavado de las raíces. Las mediciones se realizaron con un picnómetro de 50 ml según (Li *et al.*, 2006). Primero se determinó el peso del picnómetro solo con agua, luego el peso de las raíces y el peso del picnómetro luego de colocar las raíces dentro del mismo. Finalmente, las raíces fueron molidas con pilón y mortero, colocadas dentro del picnómetro con agua y pesadas nuevamente. La porosidad se determinó como:

$$\text{Porosidad de raíces (\%)} = (P_{RM} - P_R) / (R + P_{agua} - P_R) * 100$$

donde  $P_{RM}$  es el peso del picnómetro con agua y las raíces molidas (g);  $P_R$  es el peso del picnómetro con agua y raíces enteras (g);  $R$  es el peso de las raíces (g);  $P_{agua}$  es el peso del picnómetro con agua (g).

#### 4.2.2.c. Ensayo 3:

En este ensayo, se realizaron las determinaciones descriptas en los apartados 4.2.2.1.a a 4.2.2.1.i) y se estimó la actividad fotosintética en función de la tasa de transporte de electrones en el fotosistema 2 (ETR;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) con un medidor de fluorescencia modulada de la clorofila (FMS2 Hansatech, Reino Unido) 35 días después del inicio de los tratamientos. Las mediciones se hicieron al mediodía y con cielo despejado (radiación fotosintéticamente activa de  $1268 \pm 167 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sobre la tercera hoja totalmente expandida contada desde el ápice de la copa.

#### 4.2.2.d. Análisis estadísticos.

El análisis de los datos se realizó con el software Infostat *versión 2014e* (Di Rienzo *et al.*, 2014). Se evaluaron los efectos del genotipo, el tratamiento y su interacción en cada variable mediante el análisis de la varianza y se complementó con la comparación de medias mediante el test de Duncan ( $p < 0,05$ ). La relación entre la producción de materia seca diaria y las variables morfológicas, fisiológicas y de asignación de materia seca entre compartimentos se realizó mediante el coeficiente de correlación de Pearson ( $p < 0,05$ ).

### 4.3. Resultados y discusión

#### 4.3.1. Tolerancia a estrés hídrico y salino en términos de supervivencia y producción de biomasa

##### 4.3.1.a. Supervivencia

La inundación prolongada (I) afectó la supervivencia de *Populus* que fue de 90% en A, 80% en ST, 55% en R y 45% en C. En contraposición, la inundación durante un período más corto (I<sub>2</sub>), la sequía (S y S<sub>2</sub>) y las plantas a capacidad de campo (CC, CC<sub>2</sub>, CCn) tuvieron una supervivencia del 100%. En el caso de las sales, la salinidad moderada (SM) redujo la supervivencia del clon C a 70%, mientras que en el tratamiento de salinidad severa (SS) la supervivencia de ST, R y C se redujo a 74%, 70% y 54%, respectivamente. Solo el clon A tuvo una supervivencia del 100% frente a ambos niveles de salinidad.

##### 4.3.1.b. Producción y asignación de materia seca entre compartimentos

La disponibilidad de agua determinó en gran medida la producción de materia seca (MS) total y hubo diferencias entre tratamientos ( $p < 0,001$ ) en todos los clones evaluados (Figura 4.4). La producción de MS total a capacidad de campo (CC) fue muy superior en comparación con las plantas estresadas y a su vez, a medida que se prolongaron los tratamientos, se acentuaron las diferencias entre sequía (S) e inundación (I), especialmente por la pérdida de biomasa de raíces en la segunda condición.

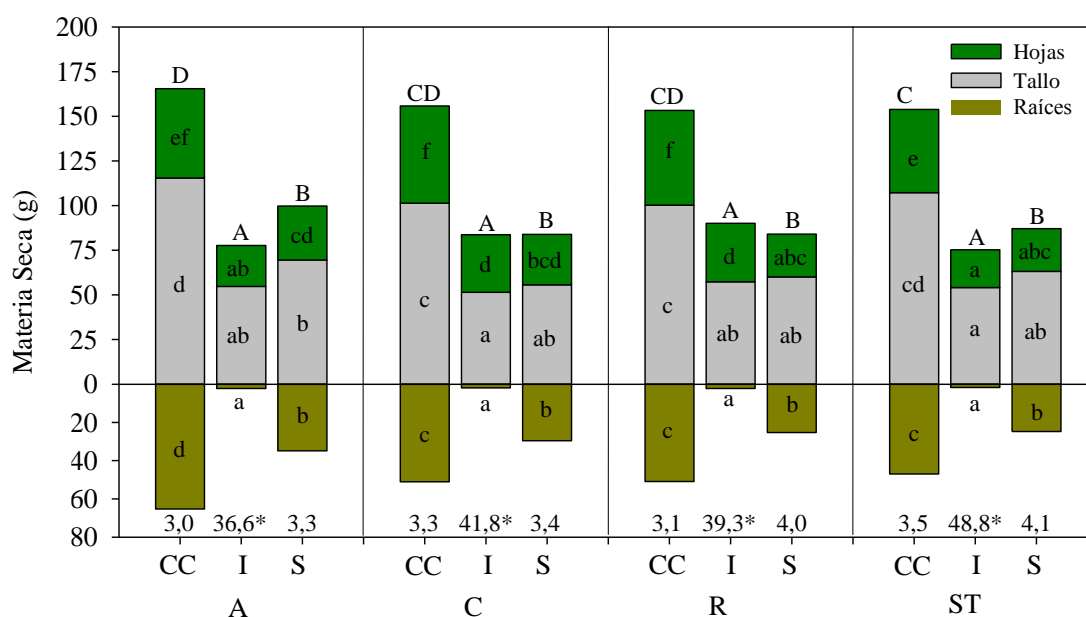


Figura 4.4. Materia seca (g) de hojas, tallo y raíz para cada tratamiento de disponibilidad hídrica capacidad de campo (CC), inundación (I) y sequía (S) para los clones comerciales de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Los valores debajo de cada barra indican la relación biomasa aérea/biomasa subterránea. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones para cada compartimento mientras que las letras mayúsculas sobre las barras indican diferencias en materia seca total ( $p < 0,05$ ). La escala de las ordenadas varía entre MS aérea y MS subterránea.

Por otra parte, hubo diferencias entre clones ( $p = 0,031$ ) dado que A tuvo un promedio general mayor al resto de los clones y tuvo mayor producción de MS que ST en el tratamiento CC (Figura 4.4). El estrés, en términos relativos, es decir en relación a CC, redujo la MS en I en proporción similar en los distintos clones, 63%, 66%, 68% y 62% en A, C, R y ST, respectivamente; mientras que en S, el clon A tuvo menor reducción proporcional que el resto y la misma fue de 36%, 44%, 48% y 48% en los clones A, C, R y ST, respectivamente.

La diferencia de MS entre los tratamientos fue altamente significativa ( $p < 0,001$ ) en todas las variables (tallos, hojas, raíces y relación MS aérea:subterránea) mientras que el efecto del clon fue significativo en todas excepto en la relación MS aérea:subterránea ( $p = 0,325$ ). Solo se verificó interacción entre clon y disponibilidad hídrica en la MS de las hojas ( $p = 0,016$ ), debida principalmente a las diferencias en respuesta a la inundación de los clones C y R. Estos clones mantuvieron buena parte de su copa incluso hasta la muerte de la planta, en contraposición a la reducción del área foliar que realizaron los clones A y ST. Por otro lado, el clon A tuvo baja proporción de hojas en I y CC pero fue el que mayor biomasa de hojas retuvo frente a déficit hídrico.

La MS del tallo fue similar en todos los clones frente a estrés (I y S) y mayor en CC en todos los casos (Figura 4.4). A su vez, dentro de CC, el clon A fue mayor a C y R, mientras que ST no difiere del resto. La MS de raíces fue mayor en el tratamiento CC, con diferencias significativas respecto a S y ambos difieren a su vez de I en todos los casos (Figura 4.4). Al comparar entre clones solo las raíces de A superan al resto de los clones en CC.

Por otra parte, la relación entre MS aérea:subterránea tuvo un balance similar en S y CC con valores entre 3 y 4 en todos los clones. Esto difiere significativamente ( $p < 0,001$ ) de I que generó valores muy elevados (mayores a 36), determinados por la pérdida masiva de raíces en condiciones de anoxia (Figura 4.4).

En el Ensayo 2, de menor duración, la producción de materia seca total así como la materia seca asignada a cada compartimento (tallos, hojas y raíces) presentó una interacción significativa ( $p < 0,001$ ) entre el tratamiento hídrico y el genotipo (Figura 4.5). Solo la relación MS aérea:subterránea tuvo diferencias significativas entre clones ( $p < 0,001$ ) y tratamientos ( $p = 0,006$ ) y una respuesta aditiva entre ambos factores (la interacción entre factores no fue significativa,  $p = 0,123$ ).

Todos los clones tuvieron mayor producción de MS en CC<sub>2</sub> aunque en el caso de ST las diferencias entre CC<sub>2</sub> e I<sub>2</sub> no fueron significativas. A su vez, no hubo diferencias entre I<sub>2</sub> y S<sub>2</sub>, a excepción del clon C que tuvo menor MS en S<sub>2</sub> (Figura 4.5). En CC<sub>2</sub>, la MS del clon C fue mayor, y a su vez, R superó a los clones A y ST con similar acumulación de biomasa entre sí. Sin embargo, S<sub>2</sub> afectó en mayor medida a los clones C y R que tuvieron menor producción de MS que A, mientras que ST tuvo un valor intermedio que no se diferenció del resto. Finalmente, en I<sub>2</sub> la MS fue similar en todos los clones. En términos relativos, es decir en relación a CC<sub>2</sub>, el grado de tolerancia a estrés fue muy distinto entre clones. La inundación redujo la producción de MS en 33%, 59%, 59% y 7% en los A, C, R y ST respectivamente, es decir, tuvo mayor impacto en los clones C y R, al igual que en el caso de la sequía, dado que la reducción respecto a CC<sub>2</sub> fue de 26%, 73%, 66% y 30% en los clones A, C, R y ST, respectivamente.

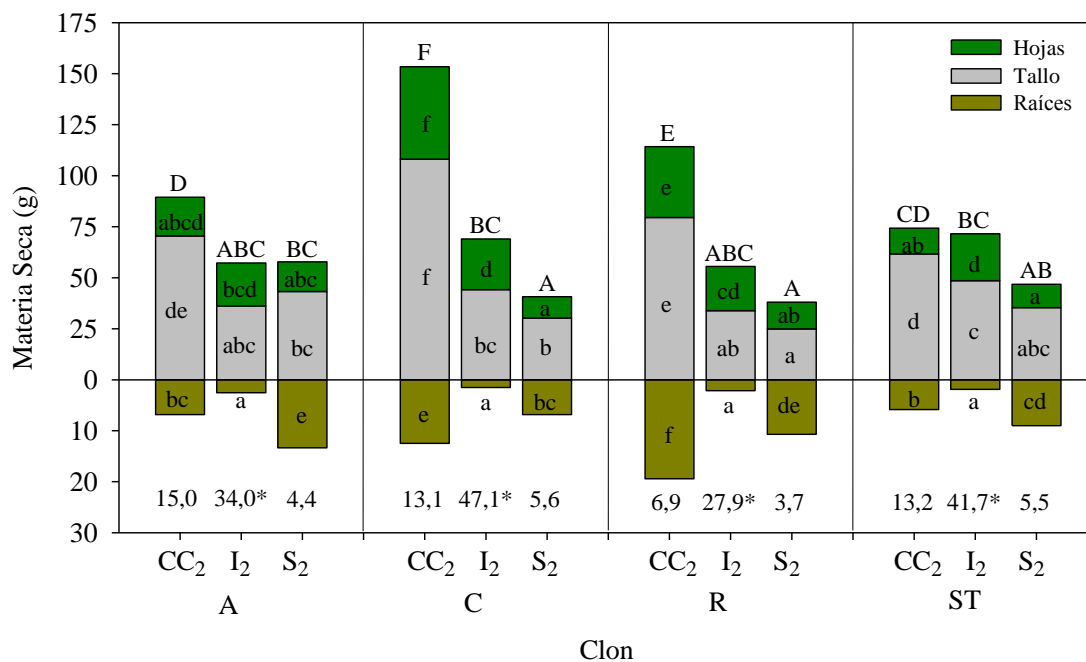


Figura 4.5. Materia seca (g) de hojas, tallo y raíz para cada tratamiento de disponibilidad hídrica, capacidad de campo (CC<sub>2</sub>), inundación (I<sub>2</sub>) y sequía (S<sub>2</sub>), y para los clones comerciales de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Los valores debajo de cada barra indican la relación biomasa aérea/subterránea y el asterisco corresponde a los valores que difieren de CC<sub>2</sub>. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones para cada compartimento mientras que las letras mayúsculas sobre las barras indican diferencias en materia seca total ( $p < 0,05$ ). La escala de las ordenadas varía entre MS aérea y MS subterránea.

En el caso de las hojas, se observaron patrones distintos en los clones evaluados. El clon A tuvo MS foliar similar en todos los tratamientos, mientras que en ST, el tratamiento I<sub>2</sub> se diferenció por su mayor producción de hojas. En el caso de C y R, el contraste entre CC<sub>2</sub> y el efecto del estrés hídrico fue mucho mayor, con un marcado descenso entre CC<sub>2</sub> e I<sub>2</sub> y a su vez, entre I<sub>2</sub> y S<sub>2</sub>. En el tratamiento CC<sub>2</sub> los clones A y ST tuvieron menor materia seca de hojas que R y a su vez, este último fue inferior a C (Figura 4.5).

La MS del tallo fue similar frente a ambos tipos de estrés, I<sub>2</sub> y S<sub>2</sub>, en todos los clones y en el caso de I<sub>2</sub> solo hubo diferencias entre ST y R, mientras que en S<sub>2</sub>, solo hubo diferencias entre A y R. La interacción significativa se debe principalmente al aumento proporcionalmente mayor de la MS del tallo en los clones C y R en CC<sub>2</sub> (C>R>A=ST).

Respecto a la MS de raíces, los clones solo tuvieron una respuesta similar en el tratamiento I<sub>2</sub> donde el sistema radical se redujo drásticamente en todos los casos (Figura 4.5). En CC<sub>2</sub>, los clones C y R desarrollaron un sistema radical mayor a A y ST (R>C>A=ST) acorde a su crecimiento aéreo en el caso de C y proporcionalmente mayor en el caso de R (menor relación MS aérea:subterránea). En el tratamiento S<sub>2</sub>, los clones aumentaron la proporción de raíces (disminuyeron la relación MS aérea:subterránea). En el caso de A y ST el desarrollo de raíces fue incluso mayor en S<sub>2</sub> que en CC<sub>2</sub>. En términos relativos, relación MS aérea: subterránea, los valores fueron elevados en I<sub>2</sub>

(aprox. 38), intermedios en  $CC_2$  (aprox. 12) y bajos en  $S_2$  (aprox. 5). El clon R tuvo valores similares a A y menor relación MS aérea:subterránea que ST y C.

Finalmente, en el Ensayo 3, la producción de materia seca total así como la materia seca asignada a cada compartimento presentó interacción significativa ( $p < 0,001$ ) entre el tratamiento de salinidad y el genotipo (Figura 4.6). Solo la relación MS aérea: subterránea tuvo una respuesta aditiva entre ambos factores (interacción clon x tratamiento  $p = 0,087$ ). En esta variable hubo diferencias significativas entre clones ( $p < 0,001$ ) y entre niveles de salinidad ( $p < 0,001$ ).

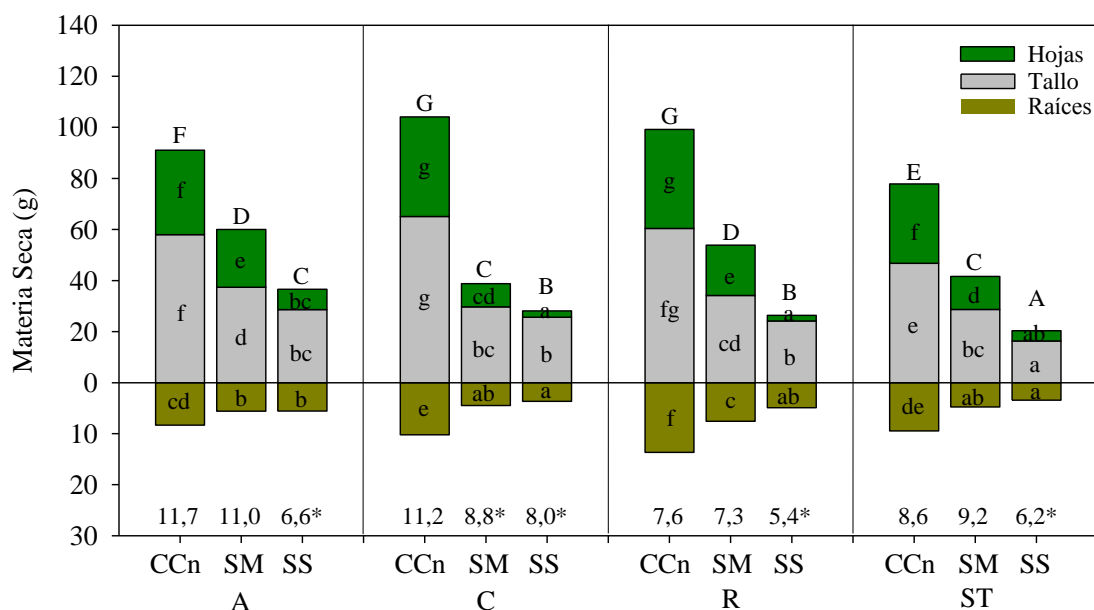


Figura 4.6. Materia seca (g) de hojas, tallo y raíz en cada tratamiento de salinidad control (CCn), salinidad moderada (SM) y salinidad severa (SS) para los clones comerciales de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Los valores debajo de cada barra indican la relación biomasa aérea/subterránea y el asterisco corresponde a los valores que difieren de CCn. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones para cada compartimento mientras que las letras mayúsculas sobre las barras indican diferencias en materia seca total ( $p < 0,05$ ). La escala de las ordenadas varía entre MS aérea y MS subterránea.

La producción de MS total en el tratamiento control (CCn) fue superior en los clones C y R, y a su vez, A fue mayor a ST. El nivel de salinidad moderada (SM) redujo la producción de MS de todos los clones y lo hizo en mayor medida en los clones C y ST. Por su parte, la salinidad severa (SS) redujo aún más la MS total de todos los clones y en este caso, además de las diferencias de supervivencia antes mencionadas, el clon A tuvo mayor producción que C y R mientras que ST fue el clon con menor acumulación de MS (Figura 4.6). El efecto del estrés en términos relativos también fue menor en A en ambos niveles de salinidad. En salinidad moderada la reducción de MS fue de 34%, 63%, 45% y 47% en los A, C, R y ST, respectivamente, mientras que en el caso de salinidad severa fue de 54%, 73%, 72% y 74 % en los clones A, C, R y ST, respectivamente.

En el caso de las hojas, todos los clones redujeron su MS en el tratamiento SM y a su vez, éste tuvo diferencias significativas con SS. Sin embargo, la variación fue diferente entre los clones. En CCn la MS hojas fue superior en los clones C y R,

mientras que en SM los clones A y R tuvieron mayor MS hojas. En el tratamiento de SS, el clon A mantuvo nuevamente la mayor producción de hojas respecto al resto de los clones. (Figura 4.6).

Ambos niveles de salinidad afectaron la acumulación de MS en el tallo en todos los clones y esta reducción fue aún mayor en SS. El clon C tuvo una marcada reducción en MS del tallo aún en niveles intermedios de salinidad, en contraste con su elevada producción en CCn. Los clones A y R tuvieron mayor MS tallo en SM mientras que ST fue el clon con menor MS en el tallo en todos los tratamientos (Figura 4.6).

La MS de raíces también se redujo significativamente por efecto de la salinidad en todos los clones. El clon R tuvo mayor producción de raíces en CCn y SM, mientras que en SS no se diferenció del resto. El clon A, a pesar de tener menor MS de raíces en CCn, no tuvo diferencias con el resto en SM y supero a C y ST en SS.

La relación MS aérea:subterránea, tuvo diferencias entre clones ( $p < 0,001$ ) y tratamientos ( $p < 0,001$ ). Esta relación fue menor en el clon R, y a su vez, ST tuvo un promedio menor a C y A que no difieren en esta característica. En relación al tratamiento, CCn y SM fueron similares, mientras que en SS fue significativamente menor, es decir, aumentó la proporción de raíces respecto a la materia seca aérea.

El índice de volumen del tallo ( $IV, \text{cm}^3$ ) integra el efecto del diámetro y la altura y tuvo diferencias entre tratamientos y clones en los 3 ensayos (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1 Valores promedio ( $\pm$  error estándar) del índice de volumen ( $\text{cm}^3$ ) de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) a capacidad de campo (CC,CC<sub>2</sub>), inundación (I,I<sub>2</sub>), sequía (S,S<sub>2</sub>), control (CCn), salinidad moderada (SM) y salinidad severa (SS). Dentro de cada ensayo, las letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones. Luego de cada ensayo, se detalla el valor de p de los factores principales y su interacción, y se resaltan en negrita los valores significativos ( $p < 0,05$ ).

	Clon			
	A	C	R	ST
Capacidad de campo (CC)	968 ( $\pm 32$ ) d	821 ( $\pm 41$ ) c	762 ( $\pm 28$ ) c	955 ( $\pm 58$ ) d
Inundación (I)	518 ( $\pm 39$ ) ab	436 ( $\pm 44$ ) a	496 ( $\pm 56$ ) ab	531 ( $\pm 34$ ) ab
Sequía (S)	646 ( $\pm 27$ ) c	467 ( $\pm 21$ ) a	475 ( $\pm 26$ ) a	611 ( $\pm 41$ ) b
<b>IV ensayo 1: Clon <math>p &lt; 0,001</math> - Tratamiento <math>p &lt; 0,001</math> - Int. clon x tratamiento <math>p = 0,310</math></b>				
Capacidad de campo (CC <sub>2</sub> )	535 ( $\pm 28$ ) c	725 ( $\pm 66$ ) d	571 ( $\pm 42$ ) c	470 ( $\pm 29$ ) c
Inundación (I <sub>2</sub> )	308 ( $\pm 16$ ) b	331 ( $\pm 34$ ) b	262 ( $\pm 31$ ) ab	351 ( $\pm 34$ ) b
Sequía (S <sub>2</sub> )	363 ( $\pm 48$ ) b	222 ( $\pm 22$ ) a	197 ( $\pm 14$ ) a	304 ( $\pm 25$ ) ab
<b>IV ensayo 2: Clon <math>p = 0,061</math> - Tratamiento <math>p &lt; 0,001</math> - Int. clon x tratamiento <math>p &lt; 0,001</math></b>				
Control (CCn)	662 ( $\pm 75$ ) e	680 ( $\pm 63$ ) e	682 ( $\pm 99$ ) e	560 ( $\pm 89$ ) d
Salinidad moderada (SM)	428 ( $\pm 97$ ) c	344 ( $\pm 47$ ) b	421 ( $\pm 58$ ) c	302 ( $\pm 73$ ) b
Salinidad severa (SS)	316 ( $\pm 99$ ) b	293 ( $\pm 20$ ) b	312 ( $\pm 50$ ) b	166 ( $\pm 36$ ) a
<b>IV ensayo 3: Clon <math>p &lt; 0,001</math> - Tratamiento <math>p &lt; 0,001</math> - Int. clon x tratamiento <math>p = 0,259</math></b>				

En el Ensayo 1, el valor de IV fue mayor en CC, y tuvo un promedio similar en los tratamientos S e I a excepción de A que tuvo mayor volumen de tallo en S (Cuadro 4.1). Los clones A y ST tuvieron mayor IV que C y R. En el caso del Ensayo 2, todos los clones tuvieron mayor IV en CC<sub>2</sub> y no hubo diferencias entre ambos tipos de estrés. A su vez, C tuvo mayor volumen del tallo en CC<sub>2</sub>, A fue superior a C y R en S<sub>2</sub>, y no hubo diferencias entre clones en I<sub>2</sub> (Cuadro 4.1). En el caso del Ensayo 3, todos los clones tuvieron menor IV por efecto de la salinidad y la reducción fue mayor en SS. El clon ST a su vez, tuvo menor IV que los clones restantes (Cuadro 4.1).

#### 4.3.1.c. Estructuras de adaptación a la inundación

Todos los clones desarrollaron lenticelas hipertrofiadas aunque fueron notablemente mayores en A y ST, y relativamente escasas en C y R (Cuadro 4.2). Estos últimos clones no desarrollaron raíces adventicias superficiales. En A y ST las raíces adventicias superficiales surgieron luego de 25 días de inundación (I) apenas por debajo del nivel de agua y fueron escasas en ambos clones (Cuadro 4.2). Sin embargo A, no desarrollo estas estructuras en el tratamiento I<sub>2</sub>. Por otra parte, no se detectaron efectos del tratamiento de inundación sobre la porosidad de las raíces (Cuadro 4.3). Las diferencias entre clones se deben a la mayor porosidad de las raíces de ST en relación al resto de los clones pero esta diferencia no se debe al efecto de la inundación.

Cuadro 4.2. Desarrollo de lenticelas hipertrofiadas y raíces adventicias en plantas inundadas durante 100 días (I) y 60 días (I<sub>2</sub>) de los clones de *P. deltoides* `Australiano 129/60` (A), `Carabelas INTA` (C), `Stoneville 67` (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA` (R).

	Clon	Lenticelas hipertrofiadas	Raíces adventicias superficiales
<b>Inundación (I)</b>	A	abundantes	escasas
	C	escasas	no
	R	escasas	no
	ST	abundantes	escasas
<b>Inundación (I<sub>2</sub>)</b>	A	abundantes	no
	C	escasas	no
	R	escasas	no
	ST	abundantes	escasas

Cuadro 4.3. Valores promedio (+/- error estándar) de la porosidad de raíces (%) a capacidad de campo (CC<sub>2</sub>) y en condiciones de inundación parcial (I<sub>2</sub>) en los clones de *P. deltoides* `Australiano 129/60` (A), `Carabelas INTA` (C), `Stoneville 67` (ST) y *P. x canadensis* `Ragonese 22 INTA` (R). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones. Al final del cuadro se detalla el valor de p de los factores principales y su interacción, y se resaltan los valores significativos (p < 0,05).

	<b>Porosidad de raíces (%)</b>			
	A	C	R	ST
<b>Capacidad de campo (CC<sub>2</sub>)</b>	6,8 (±1,9) a	5,0 (±1,6) a	5,0 (±3,1) a	13,8 (±3,9) b
<b>Inundación (I<sub>2</sub>)</b>	4,8 (±1,2) a	7,0 (±1,2) a	6,0 (±1,7) a	17,0 (±1,6) b
<b>Clon p &lt;0,001- Tratamiento p = 0,495- Interacción clon x tratamiento p = 0,649</b>				



#### 4.3.1.d. Discusión

Las especies de la familia Salicáceas son particularmente sensibles al estrés por factores abióticos y esto determina su distribución (Neuman *et al.*, 1996). Sin embargo, dentro de esta sensibilidad, el rango de variación en términos de tolerancia es muy amplio (Gielen y Ceulemans, 2001; Marron *et al.*, 2014; Taylor, 2002). Esta afirmación general, se aplica a los clones evaluados dado que todos redujeron la producción de MS en los ambientes con estrés, tanto por inundación y sequía, como por salinidad (aunque la capacidad de aclimatación a la sequía fue mayor) y a su vez, tuvieron diferencias en su respuesta a cada tipo de estrés.

En relación al contenido de agua en el suelo, solo la inundación prolongada (90 días) afectó la supervivencia de los clones de *Populus*, especialmente de C y R. Si bien todos los clones fueron poco tolerantes a inundación, las lenticelas hipertrofiadas en combinación con la generación de raíces adventicias (Cuadro 4.2) podrían explicar en parte las diferencias de supervivencia en los clones A y ST (Cao y Conner, 1999; Glenz *et al.*, 2006; Guo *et al.*, 2011; Kozłowski, 1997; Liu y Dickmann, 1996). Sin embargo, las raíces adventicias no se desarrollaron en A en el segundo ensayo a pesar de contar con tiempo suficiente para expresar esta adaptación. Luquez *et al.* (2012) evaluaron los clones A, ST y C (entre otros) y observaron una respuesta similar en los mismos, dado que todos generaron lenticelas hipertrofiadas pero solo ST generó raíces adventicias. Estos autores destacan que la función de las raíces adventicias no estuvo claramente correlacionada con la tolerancia a inundación de los clones de *Populus*. A pesar de ser una respuesta común en las especies tolerantes a la inundación, también se ha registrado en especies con baja tolerancia (Kozłowski, 1997). La generación de aerénquimas es otro mecanismo observado como respuesta al anegamiento. Rodríguez(2014) observó mayor porosidad en raíces de ST generadas en condiciones de inundación a diferencia de este caso, donde la mayor porosidad de ST no resultó del efecto del tratamiento (Cuadro 4.3). Por otra parte, la asignación de materia seca entre la porción aérea y la subterránea fue alterada por la inundación (Figuras 4.4 y 4.5), dado que se inhibió la generación de nuevas raíces y a su vez, se degradaron las raíces existentes (Chen *et al.*, 2005; Guo *et al.*, 2011; Liu y Dickmann, 1996). Esta relación fue muy elevada (mayor a 25 en todos los clones) y se tradujo en la mortalidad de las plantas durante la inundación más prolongada. A su vez, la falta de soporte mecánico de las raíces generaría el vuelco de la planta en condiciones de cultivo (Cao y Conner, 1999; Luquez *et al.*, 2012) y mayor susceptibilidad a estrés por sequía una vez finalizado el período de inundación (Kozłowski, 1997). Finalmente, la producción de MS de los clones frente a la inundación fue similar. Sin embargo, si se analiza en términos relativos, es decir en relación a capacidad de campo, las diferencias de tolerancia entre clones fueron claras en el ensayo de menor duración (Ensayo 2). Los clones C y R tuvieron una reducción mucho mayor en comparación con A y especialmente ST que no tuvo diferencias entre  $I_2$  y  $CC_2$ . Sin embargo, es probable que las diferencias entre clones a capacidad de campo ( $CC_2$ ) hayan tenido mayor influencia en este aspecto que la reducción en la producción de MS por inundación en cada clon.

En contraposición a la inundación y al estrés salino, la supervivencia fue del 100% en condiciones de sequía. Esta diferencia puede radicar en el gran número de estrategias de aclimatación a déficit hídrico que posee el género *Populus* (Marron *et al.*, 2014) y algunos de estos clones en particular (Guarnaschelli *et al.*, 2013, 2011) que fueron seleccionados por su desempeño en ambientes protegidos de las inundaciones y predios sistematizados para el drenaje de excesos por precipitaciones (Cortizo *et al.*, 2009). A pesar de esto, los ajustes generados durante la aclimatación a sequía resultaron

en una reducción importante de la MS (Figura 4.4 y Figura 4.5) acorde con el elevado requerimiento hídrico de *Populus* (Tschaplinski *et al.*, 1994; Zsuffa *et al.*, 1996). Frente a la sequía todos los clones redujeron la producción de materia seca aérea en mayor proporción que la MS subterránea (Figuras 4.4 y 4.5). Incluso en el Ensayo 2 los clones A y ST generaron mayor MS de raíces en sequía que a capacidad de campo (Figura 4.5). A pesar de la baja relación MS aérea:subterránea que esto determinó las diferencias no fueron significativas respecto al control. Esto difirió de otros trabajos que mencionan a la reducción de la relación MS área:subterránea, es decir al aumento de la proporción de C destinado a la generación de raíces y mayor exploración del suelo (Poorter y Nagel, 2000), como una estrategia de aclimatación a sequía en *Populus* (Marron *et al.*, 2014). La respuesta de los clones a la sequía fue similar bajo las condiciones climáticas del Ensayo 1 (Figura 4.4) y solo hubo leves diferencias en favor de A. En el Ensayo 2 en cambio, el clon A fue claramente más tolerante que C y R a la sequía (Figura 4.5). Estas diferencias entre ensayos podrían asociarse a las condiciones climáticas dado que el efecto de la sequía fue más severo en el Ensayo 1, por la mayor demanda evapotranspirativa y menor precipitación acumulada que en el Ensayo 2 (Figura 4.2), y esto podría limitar la expresión de las diferencias entre clones respecto a una sequía moderada.

Los clones evaluados fueron muy sensibles al estrés salino. La salinidad severa (CEa  $\approx 7$  dS m<sup>-1</sup>) afectó notablemente la producción de biomasa y la supervivencia de C, R y ST. El clon C fue el más susceptible y tuvo mortalidad aún con niveles moderados de salinidad (4 dS m<sup>-1</sup>). Por su parte, el clon A fue el más tolerante a salinidad y se destacó porque no tuvo mortalidad y la producción de MS total fue superior al resto en ambos niveles de salinidad (Figura 4.6). La variabilidad interespecífica y clonal en términos de tolerancia a salinidad ha sido reportada por distintos autores (Chen *et al.*, 2002; Fung *et al.*, 1998; Sixto *et al.*, 2005). La concentración de sales de la napa afectó la producción de raíces y la relación MS aérea:subterránea (Figura 4.6). Frente a salinidad moderada la reducción de MS en ambos compartimentos fue proporcional y por lo tanto, la relación MS área:subterránea fue similar al control (a excepción del clon C que la redujo de manera similar en ambos niveles de salinidad). En cambio, frente a salinidad severa se redujo la relación MS aérea:subterránea en forma similar a lo observado por Fung *et al.*, (1998) en 4 genotipos de *Populus* (diferentes a los evaluados en este caso) y podría asociarse al déficit hídrico que genera el bajo potencial osmótico de la solución salina en el suelo (Polle *et al.*, 2006). En relación al crecimiento, la salinidad severa generó una reducción muy importante de MS total (mayor al 50% en A y mayor al 70% en el resto de los clones respecto a CCn) en un período corto (60 días) y fue el ambiente más estresante de los 9 que fueron evaluados. La reducción del crecimiento fue importante aún con salinidad moderada aunque en este caso se observó cierta aclimatación en los clones A y R, y mayor producción de MS que C y ST. La reducción de MS con salinidad moderada (4 dS m<sup>-1</sup>) fue cercana al 50% y coincide con la estimación realizada por Mirck y Zalesny (2015). En función de los antecedentes para *Populus*, estos autores estimaron que el rango de CE del extracto de saturación del suelo en que las especies de este género pierden el 50% de su rendimiento abarca de 3,3 a 5,9 dS m<sup>-1</sup>.

Un aspecto relevante fue la variabilidad en el desempeño de los clones a capacidad de campo dentro de un mismo período y entre ensayos (Figura 4.4 y Figura 4.5). En el Ensayo 1 solo hubo diferencias en la producción de MS entre A y ST (el menos productivo). Sin embargo, en el Ensayo 2 el potencial productivo del clon C fue superior al resto y a su vez, R superó a los clones A y ST, y algo similar sucedió con IV

del tallo (Cuadro 4.1) donde C fue mayor al resto. Como se mencionó anteriormente, estas diferencias entre ensayos pueden deberse a las condiciones climáticas dado que, si bien el tratamiento a capacidad de campo tuvo buena disponibilidad hídrica en ambos casos (CC y CC<sub>2</sub>), es necesario considerar que durante el Ensayo 2 la demanda evapotranspirativa fue menor y la precipitación acumulada triplicó a la del Ensayo 1 (Figura 4.2). En este sentido, la respuesta de los clones con napa a 20 cm de la superficie (CCn) fue similar al Ensayo 2. Los clones C y R tuvieron mayor producción de MS que A, mientras que ST fue menor al resto (Figura 4.6). Considerando los 3 ensayos, el potencial de crecimiento en ambientes favorables (CC, CC<sub>2</sub> y CCn) fue mayor en el clon C, intermedio en R (con mayor variabilidad) y A, y finalmente fue menor en ST. Un aspecto a destacar en relación a R es que asigna mayor proporción de biomasa a hojas y raíces que A y reduce la asignación a tallo. En consecuencia, en estos ensayos no hubo diferencias entre ambos clones en MS tallo y a su vez en CC, a pesar de tener similar MS total, A tuvo mayor MS de tallo (Figura 4.4).

#### 4.3.2.a. Dinámica foliar y características de las hojas

La disponibilidad de agua en cada tratamiento y las características del genotipo tuvieron efectos significativos sobre el área foliar total (AF, cm<sup>2</sup>), el área foliar individual máxima (AFI máx, cm<sup>2</sup>), la expansión foliar diaria (EFD, cm<sup>2</sup> día<sup>-1</sup>) y el área foliar específica (AFE, cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>) (Cuadro 4.4).

El AF tuvo diferencias entre tratamientos CC>I>S y a su vez hubo diferencias entre clones dado que A fue menor al resto. En CC el AF fue similar en los 4 clones mientras que en I (valores intermedios) tuvieron mayor AF los clones C y R. Finalmente, S redujo aún más el AF, a excepción del clon A que no tuvo diferencias con el tratamiento I (Cuadro 4.4). Considerando la dinámica foliar (previo a la muerte de las plantas inundadas) se pueden separar tres patrones de respuesta: (a) las plantas estresadas que redujeron su área foliar para ajustarla a las condiciones de sequía y en el caso de los clones A y ST, también a la inundación; (b) plantas inundadas de R y C que retuvieron mayor proporción del área foliar, y (c) las plantas control que mantuvieron gran parte de las hojas generadas durante todo el ensayo. El tamaño de las hojas fue diferente entre clones (ST = C>A>R) y se modificó por efecto del contenido de agua del suelo CC>I>S. Sin embargo, la interacción fue significativa en el análisis del AFImáx dado que A no varió entre tratamientos. Acorde a estos resultados, la expansión foliar diaria (EFD, cm<sup>2</sup> día<sup>-1</sup>) también fue determinada principalmente por el tratamiento y a su vez, tuvo diferencias entre clones (Cuadro 4.4). La sequía redujo EFD en mayor medida que la inundación, y tuvo aproximadamente una tasa de expansión del 50% respecto a la registrada en CC. En relación a los clones, A y ST tuvieron mayor EFD. Finalmente, el AFE difiere entre clones y el orden fue ST>R>A = C. Los tratamientos hídricos tuvieron un efecto similar en todos los clones, dado que el AFE se redujo en I y no hubo diferencias entre CC y S (Cuadro 4.4).

Cuadro 4.4. Valores promedio (+/- error estándar) de área foliar total (AF, cm<sup>2</sup>), área foliar individual máxima (AFI máx, cm<sup>2</sup>), expansión foliar diaria (EFD, cm<sup>2</sup> día<sup>-1</sup>), área foliar específica (AFE, cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>), concentración de clorofila (µg cm<sup>-2</sup>), nitrógeno (N foliar, %) y fósforo (P foliar, ppm) de las hojas desarrolladas a capacidad de campo (CC), inundación (I) y sequía (S) en los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Letras distintas indican diferencias significativas (p <0,05). Al final del cuadro se detalla el valor de p de los factores principales y su interacción, y se resaltan los valores significativos (p <0,05).

	Clon	AF (cm <sup>2</sup> )	AFI máx (cm <sup>2</sup> )	EFD (cm <sup>2</sup> día <sup>-1</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	Clorofila total (µg cm <sup>-2</sup> )	N foliar (%)	P foliar (ppm)
<i>Capacidad de campo (CC)</i>	A	5159 (±263) d	113 (±5) cd	72 (±7) fg	114 (±3) cd	18,8 (±1,4) ab	1,3 (±0,05) abc	1153 (±66) abcd
	C	5379 (±260) d	159 (±5) e	58 (±4) def	107 (±3) bc	24,8 (±0,2) ab	0,9 (±0,03) a	960 (±47) a
	R	5082 (± 45) d	105 (±4) bcd	61 (±5) efg	121 (±3) de	14,1 (±1,2) a	1,0 (±0,03) abc	1440 (±165) cde
	ST	5518 (±144) d	183 (±6) f	75 (±4) g	131 (±7) ef	17,3 (±1,4) ab	1,2 (±0,1) abc	1413 (±14) cde
<i>Inundación (I)</i>	A	3120 (±118) ab	105 (±5) bcd	48 (±6) cde	96 (±2) ab	22,0 (±1,6) b	1,6 (±0,03) cde	1309 (±37) bcd
	C	4116 (±159) c	123 (±5) d	37 (±3) abc	90 (±2) a	18,3 (±1,3) ab	1,4 (±0,04) bcd	1308 (±140) bcd
	R	4257 (±290) c	87 (±4) ab	45 (±7) bcd	110 (±7) cd	17,5 (±1,6) ab	1,3 (±0,04) abcd	999 (±101) ab
	ST	3473 (±159) b	150 (±5) e	45 (±7) cd	118 (±3) cd	16,1 (±1,8) ab	1,7 (±0,04) de	1434 (±80) cde
<i>Sequía (S)</i>	A	2441 (± 62) a	91 (±4) bc	36 (±2) abc	119 (±4) cd	32,5 (±1,9) cd	2,2 (±0,09) f	1622 (±58) de
	C	2624 (±183) a	115 (±4) d	29 (±5) ab	113 (±3) cd	36,9 (±3,5) d	2,0 (±0,32) ef	1690 (±87) e
	R	3009 (±401) ab	66 (±4) a	26 (±4) a	132 (±3) ef	29,8 (±2,1) c	2,0 (±0,12) ef	1598 (±101) de
	ST	2800 (±199) a	124 (±6) d	35 (±3) abc	137 (±4) f	34,7 (±3,1) cd	2,4 (±0,15) f	2106 (±109) f
Disponibilidad hídrica p		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
Clon p		<b>0,025</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,026</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,120	<b>0,004</b>	<b>0,001</b>
Clon x disp. hídrica p		0,065	<b>0,004</b>	0,791	0,882	0,376	0,911	<b>0,012</b>

Por otra parte, la sequía tuvo un efecto marcado en todas las características bioquímicas analizadas en las hojas. La concentración de clorofila total aumentó en todos clones en respuesta a S y no difiere entre CC e I (Cuadro 4.4). La concentración de nitrógeno foliar (%) también fue mayor en S y en este caso, la inundación también generó un aumento en la concentración de N foliar respecto a CC ( $S > I > CC$ ). A su vez, hubo diferencias entre clones dado que ST tuvieron mayor concentración de nitrógeno foliar que R y C. Finalmente, la concentración de fósforo foliar tuvo interacción entre clon y tratamiento hídrico y en este caso, el clon A no modificó significativamente su concentración entre tratamientos mientras que no hubo un patrón claro en la variación del resto de los clones (Cuadro 4.4).

La densidad de estomas en las hojas (Figura 4.7) tuvo interacción entre clones y tratamientos en su respuesta. Los clones A y C no tuvieron diferencias entre tratamientos mientras que en R y ST la densidad de estomas aumentó en S y por otra parte, en el caso de R, se redujo la densidad en el tratamiento I.

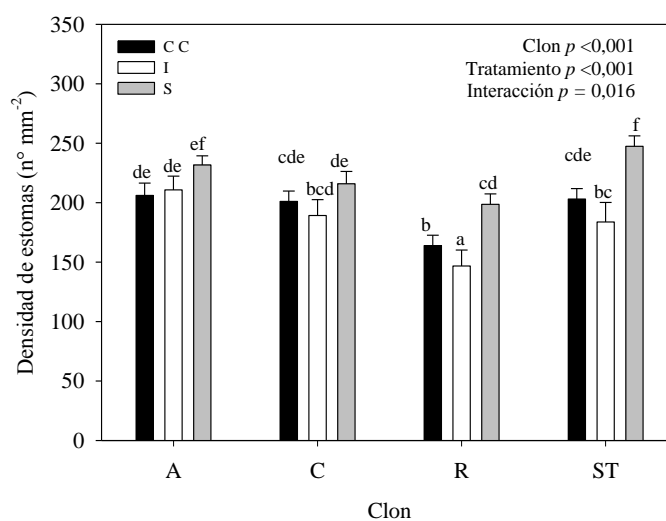


Figura 4.7. Densidad de estomas en la cara abaxial de la hoja (número de estomas  $\text{mm}^{-2}$ ) generada en condiciones de capacidad de campo (CC), inundación (I) y sequía (S) en los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Las letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones ( $p < 0,05$ ). Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media.

El Cuadro 4.5 detalla los resultados del Ensayo 2, el promedio de área foliar total (AF,  $\text{cm}^2$ ), área foliar individual máxima (AFI máx,  $\text{cm}^2$ ) y área foliar específica (AFE,  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ). La interacción entre el contenido de agua en el suelo en cada tratamiento y las características del genotipo fue significativa en estas variables. El AF total fue mayor en los clones C y R a capacidad de campo, mientras que no hubo diferencias entre clones en los tratamientos de inundación y sequía (Cuadro 4.5). Por otra parte, si se considera el comportamiento de cada clon en los distintos tratamientos, A y ST no tuvieron diferencias significativas entre CC<sub>2</sub> y los tratamientos de I<sub>2</sub> y S<sub>2</sub>, mientras que C y R redujeron su AF en I<sub>2</sub> y aún en mayor medida en S<sub>2</sub>.

En respuesta a los tratamientos I<sub>2</sub> y S<sub>2</sub>, las plantas generaron hojas de menor tamaño, lo que se reflejó en su menor AFI máx. Entre estos dos tratamientos no hubo diferencias a excepción de C que tuvo menor AFI máx en I<sub>2</sub>. En condiciones óptimas el orden en AFI máx fue  $ST > C > A > R$ . Este último clon, desarrolla una copa con un gran

número de hojas de menor tamaño y su AFImáx fue claramente inferior al resto en todos los tratamientos (Cuadro 4.5).

Cuadro 4.5. Valores promedio (+/- error estándar) de área foliar total (AF, cm<sup>2</sup>), área foliar individual máxima (AFImáx, cm<sup>2</sup>), área foliar específica (AFE, cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>) de las hojas desarrolladas por los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en condiciones de capacidad de campo (CC<sub>2</sub>), inundación (I<sub>2</sub>) y sequía (S<sub>2</sub>). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones. Al final del cuadro se detalla el valor de p de los factores principales y su interacción, y se resaltan los valores significativos (p < 0,05).

	Clon	AF (cm <sup>2</sup> )	AFImáx (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )
<i>Capacidad de campo (CC<sub>2</sub>)</i>	A	2758 (±109) bc	163 (±5) d	147 (±3) e
	C	5758 (±490) d	193 (±2) e	123 (±3) bc
	R	4959 (±531) d	111 (±4) b	131 (±3) cd
	ST	2265 (±200) abc	238 (±6) f	179 (±6) f
<i>Inundación (I<sub>2</sub>)</i>	A	2237 (±221) abc	122 (±4) b	105 (±3) a
	C	2575 (±499) bc	135 (±2) c	106 (±2) a
	R	2639 (±234) bc	90 (±3) a	118 (±4) b
	ST	2828 (±303) c	160 (±6) d	123 (±2) bc
<i>Sequía (S<sub>2</sub>)</i>	A	1797 (±188) abc	121 (±2) b	124 (±1) bc
	C	1244 (±407) a	152 (±3) d	129 (±2) cd
	R	1805 (±100) abc	84 (±3) a	138 (±2) de
	ST	1669 (±208) ab	153 (±3) d	146 (±3) e
<b>Disponibilidad hídrica p</b>		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
<b>Clon p</b>		<b>0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
<b>Clon x disp. hídrica p</b>		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>

A su vez, no solo varió el tamaño individual de la hoja por estrés, sino también la materia seca destinada a generar cada unidad de superficie foliar. En el tratamiento I<sub>2</sub> todos los clones redujeron su AFE respecto a CC<sub>2</sub>, y a su vez, A y ST redujeron el AFE en S<sub>2</sub>. En condiciones óptimas de disponibilidad hídrica, los clones A y ST generaron un AFE mucho mayor a C y R (Cuadro 4.5).

Finalmente, el Cuadro 4.6 detalla el promedio de área foliar total (AF, cm<sup>2</sup>), expansión foliar diaria (EFD, cm<sup>2</sup> día<sup>-1</sup>); área foliar individual máxima (AFImáx, cm<sup>2</sup>) y área foliar específica (AFE, cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>) del Ensayo 3. El AF se redujo en todos los clones por efecto de la salinidad, y la diferencia entre salinidad moderada (SM) y salinidad severa (SS) también fue significativa (Cuadro 4.6). En el control (CCn), A tuvo menor AF que el resto, sin embargo, en SM los clones A y R fueron los que mayor AF retuvieron. El clon C fue el que mayor pérdida de área foliar registró en relación al

control por efecto de ambos niveles de salinidad. Las diferencias en la EFD se correspondieron con el efecto de la salinidad y no tuvo diferencias entre clones (Cuadro 4.6). El tratamiento SM redujo la expansión foliar en un 16% en relación al control mientras que la reducción fue del 29 % en el caso de SS. Las diferencias entre ambos niveles de salinidad también fueron significativas.

La salinidad produjo también un efecto negativo en el tamaño de las hojas y esto se reflejó en su menor AFImáx (Cuadro 4.6). Ambos niveles de salinidad tuvieron menor AFImáx que CCn, y a su vez, el tamaño se redujo en mayor medida en el tratamiento SS. Por su parte, las diferencias entre los clones en AFImáx tuvo un patrón similar en todos tratamientos,  $ST > C > A > R$ . En el caso del AFE los cambios respondieron a la interacción entre ambos factores. En SM, C y R no modificaron su AFE mientras que A y ST la redujeron respecto al control. Por su parte, SS no modificó el AFE de las escasas hojas que retuvieron las plantas, a excepción de R que la aumentó (Cuadro 4.6).

Cuadro 4.6. Valores promedio (+/- error estándar) de área foliar total (AF, cm<sup>2</sup>), expansión foliar diaria (EFD, cm<sup>2</sup> día<sup>-1</sup>), área foliar individual máxima (AFImáx, cm<sup>2</sup>), área foliar específica (AFE, cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>) y concentración de clorofila total (µg cm<sup>-2</sup>) de las hojas desarrolladas por los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en los tratamientos control (CCn), salinidad moderada (SM), salinidad severa (SS). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones. Al final del cuadro se detalla el valor de p de los factores principales y su interacción, y se resaltan los valores significativos (p <0,05).

	Clon	AF (cm <sup>2</sup> )	EFD (cm <sup>2</sup> día <sup>-1</sup> )	AFImáx (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	Clorofila total (µg cm <sup>-2</sup> )
<b>Control (CCn)</b>	A	3979 (±232) e	86(±6) c	163(±5) d	163(±5) bc	24,2(±1,5) bc
	C	5266 (±204) f	80(±9) bc	192(±4) e	159(±4) bc	23,6(±2,4) b
	R	5095 (±153) f	87(±4) c	136(±3) c	178(±5) cd	23,4(±2,5) b
	ST	4858 (±207) f	83(±3) c	203(±6) e	191(±6) de	21,5(±1,0) ab
<b>Salinidad Moderada (SM)</b>	A	2737 (±128) d	60(±9) ab	127(±5) abc	136(±5) a	<b>30,0(±0,5) d</b>
	C	1214 (±273) b	71(±7) abc	164(±8) d	144(±3) ab	20,8(±1,0) ab
	R	3044 (±297) d	72(±4) abc	123(±5) abc	185(±5) de	23,5(±3,7) b
	ST	2130 (±201) c	78(±4) bc	188(±6) e	165(±6) bc	20,9(±0,8) ab
<b>Salinidad Severa (SS)</b>	A	1152 (±84) b	51(±2) a	114(±3) ab	148(±3) ab	<b>29,2(±0,4) d</b>
	C	349 (±57) a	66(±5) abc	132(±2) bc	156(±3) b	19,2(±1,3) ab
	R	701 (±36) ab	71(±5) abc	108(±6) a	202(±6) e	17,1(±1,8) a
	ST	659 (±122) ab	50(±13) a	155(±9) d	184(±16) de	22,1(±0,4) ab
<b>Nivel Salinidad p</b>		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,001</b>	0,31
<b>Clon p</b>		<b>0,001</b>	0,257	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,001</b>
<b>Clon x Salinidad p</b>		<b>&lt;0,001</b>	0,309	0,136	<b>0,018</b>	<b>0,036</b>

La concentración de clorofila total no tuvo un patrón similar de respuesta a salinidad entre los clones dado que solo A, que no difiere del resto en CCn, tuvo un aumento significativo de la clorofila total por efecto de la salinidad (Cuadro 4.6). El resto de los clones tuvo valores similares en todos los tratamientos a excepción de R, que tuvo una degradación significativa de la clorofila en SS. La degradación de la clorofila es una de las causas que afectan la tasa de fotosíntesis bajo estrés salino. La actividad fotosintética, estimada a partir de la tasa de transferencia de electrones (ETR por sus siglas en inglés) se redujo por efecto de la salinidad y este efecto fue mayor en SS (Figura 4.8). La reducción respecto al control fue del 18% en SM y del 37% en SS. Sin embargo, las diferencias fueron menores en A y ST, y por otra parte, estos clones tuvieron mayor ETR promedio que C y R.

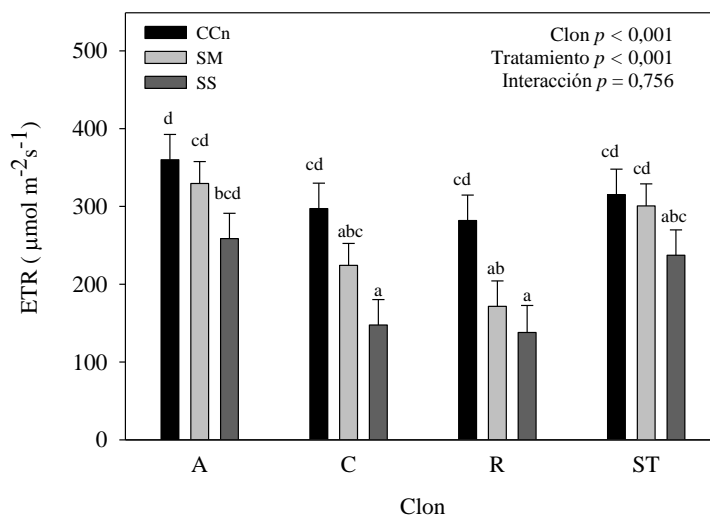


Figura 4.8. Tasa de transferencia de electrones (ETR,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en los tratamientos control (CCn), salinidad moderada (SM) y salinidad severa (SS). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones ( $p < 0,05$ ). Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media.

#### 4.3.2.b. Discusión

En *Populus*, los mecanismos de aclimatación a estrés más relevantes incluyen modificaciones en las características de las hojas y desarrollo del área foliar (Marron *et al.*, 2014). En el análisis conjunto de los 3 ensayos, la correlación entre el área foliar y la producción de materia seca fue positiva y altamente significativa (0,86,  $p < 0,001$ , Cuadro 4.11) acorde a lo reportado en otros estudios (Ceulemans *et al.*, 1992).

La inundación prolongada redujo el área foliar, especialmente de los clones A y ST y esto podría ser una ventaja que explique en parte su mayor supervivencia considerando que las restricciones para absorber agua que sufrieron las plantas inundadas generaron, paradójicamente, condiciones similares al déficit hídrico. Las plantas inundadas redujeron su tasa de expansión foliar diaria, generaron hojas de menor tamaño y con menor área foliar específica. Esta reducción de la superficie de transpiración en relación a la biomasa asignada a las hojas, es considerada una ventaja en la aclimatación a condiciones con déficit hídrico (Monclus *et al.*, 2006), sin embargo también fue observada por otros autores en condiciones de inundación (Liu y



Dickmann, 1992) y asociada a un aumento del grosor de las hojas de *Populus deltoides* (Rodríguez, 2014).

La reducción del área foliar y, por ende, de la superficie de transpiración, es una estrategia de aclimatación común de *Populus* en condiciones de sequía (Braatne *et al.*, 1992; Liu y Dickmann, 1993; Marron *et al.*, 2003; Tschaplinski *et al.*, 1998). Esta respuesta se observó en los dos ambientes con sequía (Cuadros 4.4 y 4.5) aunque la magnitud varió entre clones; y en el caso de S<sub>2</sub>, el AF de los clones A y ST no difirió del área foliar de las plantas de CC<sub>2</sub>. Esto no solo se debe a la proporción en que se redujo el AF en S<sub>2</sub> sino también a la menor AF de A y ST a capacidad de campo. Especialmente el clon A tuvo tendencia a la abscisión de hojas del tercio inferior de la copa en CC<sub>2</sub>. La EFD fue significativamente menor por efecto de la sequía (Cuadros 4.4 y 4.5). Este efecto, común en *Populus*, integra tres respuestas al déficit hídrico: la pérdida de hojas, la menor generación de hojas nuevas y la menor expansión de las hojas (Ibrahim *et al.*, 1998; Liu y Dickmann, 1993; Marron *et al.*, 2003). La reducción del crecimiento celular en combinación con menor división celular, generan la reducción del tamaño de las hojas de *Populus* en condiciones de sequía (Dale, 1988). Esto también se observó a partir de la reducción del tamaño de las hojas, AFImáx (Cuadros 4.4 y 4.5), a excepción del clon A que en S tuvo similar AFImáx que CC. A su vez, la reducción del AFImáx y el AFE en CC respecto a CC<sub>2</sub> destacan el efecto que generaron las diferencias climáticas entre años. La reducción del AFE en las plantas de A y ST con déficit hídrico (S<sub>2</sub> < CC<sub>2</sub>) es una modificación estructural de las hojas que ha sido observada en distintas especies de *Populus* y se considera valiosa en términos de tolerancia a sequía (Marron *et al.*, 2003; Monclus *et al.*, 2006; Rood *et al.*, 2003).

La reducción del área foliar, de la EFD y del AFImáx, frente a estrés salino fue notable (Cuadro 4.6) y su magnitud fue mayor frente a salinidad severa. Este síntoma coincide con lo descrito en otros genotipos de *Populus* (Fung *et al.*, 1998; Sixto *et al.*, 2006, 2005). La diferencia con la sequía, fue que no hubo un patrón claro en relación al AFE dado que su respuesta tuvo cambios en cada clon y en distintas direcciones.

Los cambios en la morfología foliar antes mencionados pueden complementarse con cambios anatómicos como la densidad de estomas. La reducción del número de estomas frente a la sequía puede regular la pérdida de agua en *Populus* (Al Afas *et al.*, 2006; Dunlap y Stettler, 2001). Rodríguez, (2014) describió esta respuesta en el clon ST frente a inundación como una posible ventaja para la reducción de la conductancia estomática y el mantenimiento del estado hídrico de la planta. Sin embargo, los clones A y C no modificaron la densidad de estomas frente a distintos contenidos de agua en el suelo, mientras que R y ST la incrementaron en respuesta a la sequía y aún en mayor medida frente a inundación. Este efecto podría relacionarse con la reducción del tamaño de las células epidérmicas que rodean a los estomas, y en ese caso, aunque el número total de estomas fuera similar al de las hojas desarrolladas con buena disponibilidad de agua, sería mayor el número de estomas por unidad de superficie.

Las diferencias clonales en la concentración de clorofila se han asociado directamente a las diferencias en la capacidad fotosintética de la hoja, y por lo tanto a la productividad (Pellis *et al.*, 2004). De la misma manera, la concentración foliar de nitrógeno se ha relacionado con la tasa fotosintética (Cooke y Weih, 2005; Ripullone *et al.*, 2003). Las condiciones de estrés generaron pérdida de área foliar y modificaron la morfología de las hojas pero a su vez, hubo cambios bioquímicos en las hojas remanentes. La sequía produjo una reducción de la expansión foliar e incrementó la concentración de clorofila y N en las hojas generadas luego del inicio del tratamiento

(tercio superior de la copa) y esta respuesta fue similar en todos los clones (Cuadro 4.4). Este incremento podría asociarse a una retranslocación de nutrientes desde las hojas senescentes del tercio inferior de la copa (Harvey y van den Driessche, 1999) y al hecho de que estas hojas remanentes no se transformen en fuente de N dado que la menor EFD (generación de menor cantidad de hojas y más chicas) reduce la demanda desde los destinos. Sin embargo, este aumento de la concentración de clorofila y el N, no compensó la pérdida de capacidad fotosintética de la planta por reducción del área foliar. Por otra parte, el P foliar no tuvo un patrón similar entre clones. El clon A tuvo valores similares en todos los ambientes mientras que ST y C elevaron la concentración frente a sequía y R la redujo por efecto de la inundación (Cuadro 4.4). Por otro lado, la inundación no modificó el contenido de clorofila en las hojas pero sí hubo un aumento de la concentración de N posiblemente por retranslocación desde las hojas senescentes y reducción de la EFD (Cuadro 4.4).

Finalmente, como respuesta a la salinidad, la concentración de clorofila total aumentó en el clon A y este síntoma, similar al de sequía, podría responder también a una retranslocación de nitrógeno desde las hojas senescentes que se perdieron en la porción inferior de la copa (Harvey y van den Driessche, 1999). Sin embargo, a diferencia del efecto provocado por la sequía, esto no sucedió con el resto de los clones e incluso el clon R tuvo una degradación significativa de la clorofila en SS (Cuadro 4.6). Esto puede responder a diferencias en la proporción de sales que A logra excluir o compartimentalizar en órganos menos sensibles a la salinidad, evitando la desorganización de las membranas celulares (Hasegawa *et al.*, 2000; Zhu, 2001). Por otra parte, debe considerarse que el estrés osmótico y por toxicidad suele combinarse con la generación de radicales libres del oxígeno, y en ese caso, los genotipos que cuentan con mecanismos de neutralización de estas especies reactivas son capaces de preservar la estructura fotosintética y disminuir el daño en las hojas (Chen y Polle, 2010; Keunen *et al.*, 2013). En este sentido, la capacidad de A para preservar e incluso aumentar la concentración de clorofila podría relacionarse con estos procesos (Sixto *et al.*, 2006) y explicar en parte su capacidad para mantener similar actividad fotosintética (ETR) en estas condiciones (Figura 4.8) a diferencia de C y R.

### 4.3.3. Relaciones hídricas y cambios en la anatomía del xilema

#### 4.3.3.a. Conductancia estomática ( $g_s$ ) y potencial hídrico ( $\psi$ ) de la hoja

La conductancia estomática media ( $g_s$ ) luego de 40 días, varió en función del tratamiento ( $p < 0,001$ ) dado que fue mayor en capacidad de campo, se redujo por efecto de la sequía y aún más por efecto de la inundación prolongada (Figura 4.9). Este efecto no varió entre clones ( $p = 0,952$ ) y no hubo interacción entre ambas fuentes de variación. En relación al momento del día,  $g_s$  fue mayor durante la mañana, 9 h, descendió al mediodía y tuvo valores más bajos a las 15 h y 18 h. Las diferencias de  $g_s$  entre tratamientos (CC>S>I) se mantuvieron a lo largo del día ( $p < 0,001$  en los 4 momentos analizados) y solo se diferencian los clones a las 15 h ( $p = 0,022$ ) dado que R tuvo menor  $g_s$  medio que ST y C. Estas diferencias se observaron en el tratamiento CC y especialmente en S donde R tuvo menor  $g_s$  que el resto (Figura 4.9).

El  $\psi$  promedio fue diferente entre clones ( $p < 0,001$ ) dado que C (-0,93 MPa) y R (-1,08 MPa) tuvieron  $\psi$  mayor que A (-1,28 MPa) y a su vez, todos fueron significativamente mayores que ST (-1,48 MPa) (Figura 4.9). Respecto a los tratamientos ( $p < 0,001$ ), I tuvo mayor  $\psi$  promedio (-0,97 MPa) que CC (-1,17 MPa) y a su vez, este último fue superior a S (-1,44 MPa). No hubo interacción entre ambas

fuentes de variación. El  $\psi$  prealba (datos no graficados), fue diferente entre tratamientos; CC tuvo valores cercanos a cero (-0,17 MPa, E.E:  $\pm 0,08$ ) mientras que I no recuperó completamente su hidratación (-0,5 MPa, E.E:  $\pm 0,08$ ) y S fue inferior a ambos dado que se equilibró con un  $\psi$  del suelo más negativo (-0,8 MPa, E.E:  $\pm 0,08$ ).

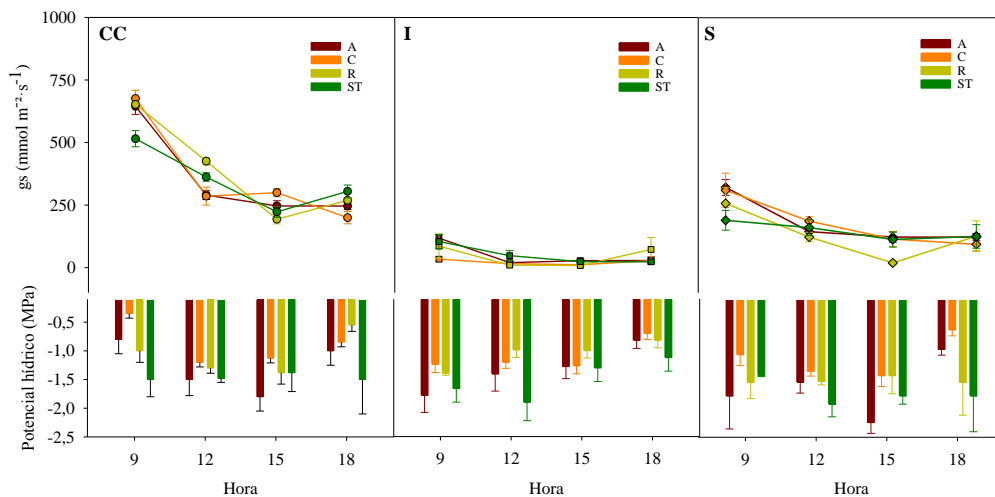


Figura 4.9. Conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y potencial hídrico de la hoja (MPa) a lo largo del día luego de 40 días de tratamiento a capacidad de campo CC (panel izquierdo), inundación I (panel central) y sequía S (panel derecho) en los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonesse 22 INTA' (R). Las barras de error corresponden al error estándar de la media.

El patrón a lo largo del día fue similar en todos los tratamientos dado que el  $\psi$  de las hojas descendió hacia el mediodía con valores más negativos a las 15 h y comenzó a recuperarse a las 18 h cuando se redujo la demanda evapotranspirativa (Figura 4.9).

Al analizar los 4 momentos del día (Figura 4.9), se observaron diferencias significativas entre clones y tratamientos en todos los casos, y no hubo interacción significativa entre ambas fuentes de variación. A las 9 h (clon  $p = 0,001$ ; tratamiento  $p < 0,001$ ), el clon C tuvo mayor potencial hídrico medio que el resto y se mantenían las diferencias entre tratamientos detectadas en  $\psi$  prealba, CC era mayor a I mientras que S tuvo el  $\psi$  más negativo. A las 12 h (clon  $p = 0,005$ ; tratamiento  $p = 0,001$ ) ST tuvo menor  $\psi$  que el resto y los tratamientos CC y S tuvieron  $\psi$  más negativo que I. Este orden se mantuvo hasta el final del día. A las 15 h (clon  $p = 0,001$ ; tratamiento  $p = 0,004$ ) los clones C y R tuvieron mayor  $\psi$  que A y ST. A las 18 h, frente a la reducción en la demanda evapotranspirativa, las hojas comenzaron a rehidratarse aunque ST lo hizo a una tasa menor en todos los tratamientos, A y R tuvieron  $\psi$  intermedio, y C tuvo mayor tasa de recuperación del  $\psi$ .

La conductancia estomática media ( $g_s$ ) 10 días después del inicio del ensayo (Ensayo 2, Figura 4.9) varió en función del tratamiento ( $p < 0,001$ ) dado que fue mayor en CC<sub>2</sub> respecto al tratamiento de inundación I<sub>2</sub> y a su vez, ambos fueron superiores que en el tratamiento de sequía, S<sub>2</sub>. No hubo efecto de los clones en esta respuesta ( $p = 0,073$ ) ni interacción entre fuentes de variación ( $p = 0,389$ ). En CC<sub>2</sub>, hubo un pico de ascenso de  $g_s$  a las 12 h o 15 h dependiendo del clon a diferencia de I<sub>2</sub> donde no hubo una variación marcada a lo largo del día, y de S<sub>2</sub> donde  $g_s$  fue disminuyendo a lo largo

del día a excepción del clon A que tuvo valores elevados a las 12 h y 15 h. (Figura 4.10, panel superior).

Los tratamientos se diferenciaron a partir de las 12 h ( $p = 0,001$ ), donde  $g_s$  en  $CC_2$  fue superior a  $I_2$  y  $S_2$  que no difieren entre sí. En este momento del día hubo interacción entre clon y tratamiento ( $p = 0,034$ ) dado que A tuvo mayor  $g_s$  que el resto en  $S_2$  y por otro lado, el clon C con mayor  $g_s$  en  $CC_2$ , tuvo menor  $g_s$  en condiciones de estrés. A las 15 h,  $CC_2$  fue mayor a ambos tratamientos de estrés ( $p = 0,007$ ) y no hubo diferencias entre clones. Finalmente, a las 18 h, todos los tratamientos redujeron  $g_s$  aunque  $S_2$  lo hizo en mayor medida y fue menor a  $CC_2$  e  $I_2$  que no difirieron entre sí ( $p = 0,001$ ). En este momento del día hubo diferencias entre clones ( $p = 0,04$ ) dado que A fue superior al resto en  $CC_2$  (Figura 4.10., panel superior).

Respecto al  $\psi$  promedio (MPa) no hubo diferencias entre clones ( $p = 0,559$ ) y tratamientos ( $p = 0,175$ ) (Figura 4.10, panel superior). El patrón de evolución del  $\psi$  en las hojas a lo largo del día fue inverso al de  $g_s$ , es decir, que fue mayor a las 8 h, descendió a las 12 y 15 h y comenzó a recuperarse a las 18 h aunque no alcanzó los mismos valores que tenía al inicio del día (Figura 4.10., panel superior). Al analizar el  $\psi$  en cada momento del día, solo se observaron diferencias significativas entre tratamientos a las 8 h y 18 h ( $p < 0,001$  y  $p = 0,040$ , respectivamente). En ambos casos, el tratamiento  $S_2$  fue más negativo que el resto.-(Figura 4.10, panel superior). En este ensayo el  $\psi$  prealba se determinó luego de 30 días desde el inicio de los tratamientos (datos no graficados), y el mismo no difirió entre clones ( $p = 0,977$ ) pero sí tuvo diferencias significativas entre tratamientos ( $p = 0,001$ ).  $CC_2$  tuvo valores cercanos a cero,  $-0,16$  MPa (E.E:  $\pm 0,03$ ) mientras que en el caso de  $I_2$  fue  $-0,42$  MPa (E.E:  $\pm 0,03$ ) es decir que las plantas no recuperaron su potencial hídrico durante la noche, y finalmente en  $S_2$  fue  $-0,44$  MPa (E.E:  $\pm 0,05$ ) dado que se equilibraron con menor contenido de humedad en el suelo que  $CC_2$ .

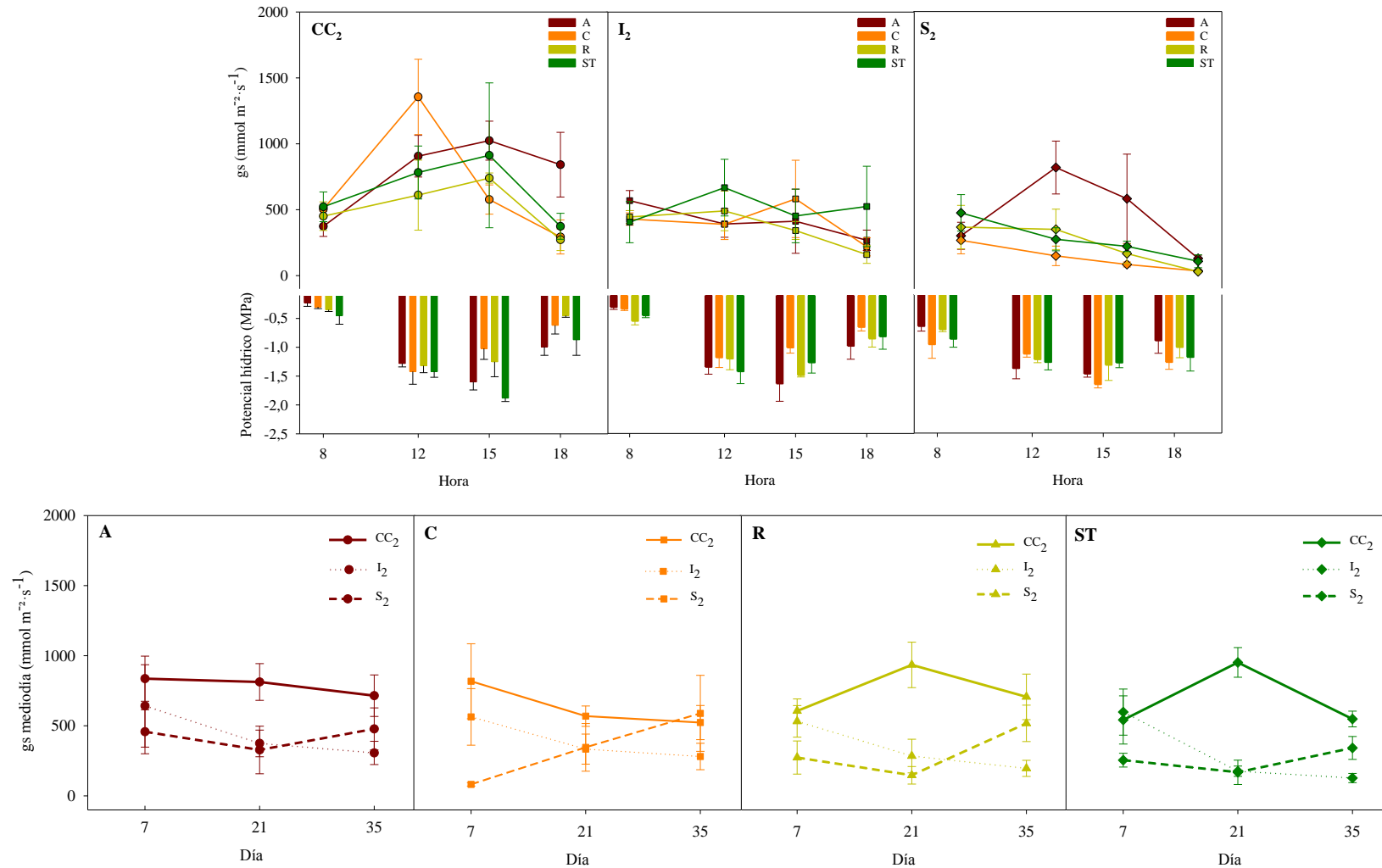


Figura 4.10. Conductancia estomática ( $gs$ , mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y potencial hídrico de la hoja a lo largo del día de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) luego de 10 días de tratamiento (panel superior) y evolución (7, 21 y 35 días) de la conductancia estomática al mediodía ( $gs$  mediodía) en los tratamientos a capacidad de Campo CC<sub>2</sub>, inundación I<sub>2</sub> y sequía S<sub>2</sub> (panel inferior).

Por otra parte, hubo diferencias en la evolución de  $g_s$  al mediodía entre tratamientos a los 7, 21 y 35 días desde el inicio del ensayo (Figura 4.10, panel inferior). Luego de 7 días,  $g_s$  al mediodía fue menor en  $S_2$  mientras que  $CC_2$  e  $I_2$  fueron similares ( $p = 0,001$ ). A los 21 días, ambos tipos de estrés redujeron  $g_s$  al mediodía y por lo tanto,  $I_2$  y  $S_2$  fueron menores a  $CC_2$  ( $p < 0,001$ ) y finalmente, a los 35 días,  $g_s$  al mediodía continuó descendiendo en  $I_2$  mientras que  $S_2$  se recuperó y tuvo valores similares a  $CC_2$  ( $p = 0,001$ ). Esta respuesta fue similar en todos los clones a los 7, 21 y 35 días ( $p = 0,830$ ,  $p = 0,838$  y  $p = 0,499$  respectivamente).

Finalmente, la conductancia estomática ( $g_s$ ) 35 días después del inicio del ensayo fue afectada por la salinidad ( $p < 0,001$ ) dado que fue mayor en  $CC_n$  respecto a los tratamientos con estrés  $SM$  y  $SS$  que no difirieron entre sí en su media diaria. La  $g_s$  promedio no difirió entre clones ( $p = 0,090$ ) aunque hubo diferencias en distintos momentos del día (Figura 4.11).

El patrón de evolución de  $g_s$  a lo largo del día tuvo un pico de ascenso entre las 9 y las 12 h, descendió a las 15 h (a valores similares a las 9 h) y tuvo los valores más bajos del día a las 18 h. Al analizar los distintos momentos del día,  $g_s$  varió en función del clon y el tratamiento (Figura 4.11). A las 9 h, las plantas en  $CC_n$  tuvieron mayor  $g_s$  que aquellas afectadas por la salinidad,  $SM$  y  $SS$  ( $p = 0,001$ ), y los clones no tuvieron diferencias en su comportamiento ( $p = 0,349$ ). A las 12 h,  $CC_n$  mantuvo mayor  $g_s$  que el resto pero a su vez, los tratamientos salinos se diferenciaron y  $SM$  fue superior a  $SS$  ( $p < 0,001$ ). En este caso, también hubo diferencias entre clones dado que  $A$  tuvo mayor  $g_s$  que el resto ( $p = 0,002$ ). A las 15 h,  $g_s$  se redujo acentuadamente en ambos tratamientos con salinidad mientras que  $CC_n$  mantuvo valores más elevados ( $p < 0,001$ ). En este caso, los clones no tuvieron diferencias en su respuesta ( $p = 0,110$ ). Finalmente, a las 18 h el comportamiento fue similar en  $SM$  y  $SS$  con  $g_s$  cercana a cero, y mayor  $g_s$  en  $CC_n$  ( $p < 0,001$ ), aunque hubo una reducción respecto a las 15 h (Figura 4.11).

El  $\psi$  prealba (datos no graficados), fue diferente entre tratamientos ( $p < 0,001$ ) y no tuvo diferencias entre clones ( $p = 0,372$ ). El mayor  $\psi$  prealba corresponde a  $CC_n$  que tuvo valores cercanos a cero ( $-0,14$  MPa, E.E:  $\pm 0,07$ ) mientras que  $SM$  fue intermedio ( $-0,37$  MPa, E.E:  $\pm 0,06$ ) y  $SS$ , fue aún más negativo e inferior a ambos ( $-0,49$  MPa, E.E:  $\pm 0,07$ ).

La evolución del  $\psi$  a lo largo del día (Figura 4.11) tuvo un descenso marcado entre las 9 y 12 h, que se acentuó a las 15 h y comenzó a incrementarse a las 18 h aunque no alcanzó los valores que tenía al inicio del día.

Al comparar el comportamiento en cada momento del día, se observaron diferencias significativas entre clones a las 9 h ( $p = 0,020$ ) dado que  $A$  tuvo  $\psi$  más negativo que el resto y también se diferenciaron los tratamientos ( $p = 0,001$ ) donde  $SS$  fue más negativo que  $SM$  y ambos fueron menores a  $CC_n$  (valores cercanos a cero). A las 12 h, el tratamiento  $SM$  tuvo  $\psi$  más negativo que el resto ( $p = 0,001$ ) y en relación a los clones,  $A$  y  $ST$  tuvieron menor  $\psi$  que  $C$  y  $R$  ( $p = 0,003$ ). Las diferencias entre clones se mantuvieron a las 15 h ( $p = 0,023$ ) y en relación a los tratamientos, el  $\psi$  descendió en  $CC_n$  y alcanzó valores similares a  $SM$ . Ambos tratamientos tuvieron menor  $\psi$  que  $SS$  ( $p = 0,036$ ). Finalmente, a las 18 h no hubo diferencias entre clones ( $p = 0,547$ ) y tratamientos ( $p = 0,221$ ).

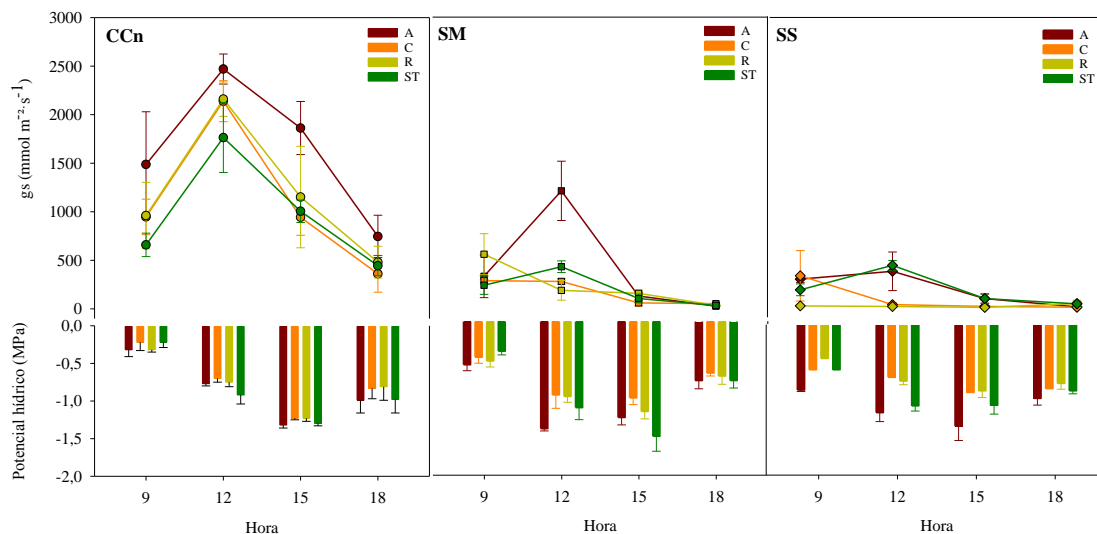


Figura 4.11. Conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y potencial hídrico de la hoja a lo largo del día luego de 35 días en los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en condiciones control (CCn), salinidad moderada (SM) y salinidad severa (SS). Las barras de error corresponden al error estándar de la media.

#### 4.3.3.b. Vulnerabilidad a la cavitación de los vasos xilemáticos

El Cuadro 4.7 detalla los parámetros de la curva de vulnerabilidad a la cavitación de los vasos xilemáticos (VC) estimada en individuos del tratamiento CC. La VC fue menor en el clon A, mientras que ST se ubicó en el extremo más vulnerable. Respecto a la pendiente de la curva (parámetro  $a$ ), el clon R tuvo mayor pendiente que el resto, es decir, que la pérdida de conductividad hidráulica fue más abrupta y por ende, en un rango de potencial hídrico más acotado.

Cuadro 4.7. Parámetros de las curvas de vulnerabilidad a la cavitación estimados en los clones comerciales de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) a capacidad de campo. El parámetro  $a$  representa la pendiente y  $b$  define el potencial hídrico en el cual el xilema del tallo pierde el 50% de su capacidad de conducir agua ( $\psi \text{ PLC}_{50}$ ).

<i>Vulnerabilidad a la cavitación de los vasos xilemáticos</i>		
	$a$ (pendiente)	$b$ ( $\psi \text{ PLC}_{50}$ )
'Australiano 129/60'	2,52	-1,43
'Carabelas INTA'	2,34	-1,28
'Ragonese 22 INTA'	3,29	-1,2
'Stoneville 67'	2,81	-0,99

La Figura 4.12 abarca el rango de  $\psi \text{ PLC}_{50}$  (potencial hídrico en cual se pierde el 50% de la conductividad hidráulica del xilema) reportado en distintas especies e híbridos de *Populus* (Fichot *et al.*, 2015) y permite destacar que la vulnerabilidad a la

cavitación de los clones A, C y R es intermedia y dicha vulnerabilidad es menor a la media estimada para *P. deltoides*, mientras que ST se encuentra próximo al extremo más vulnerable.

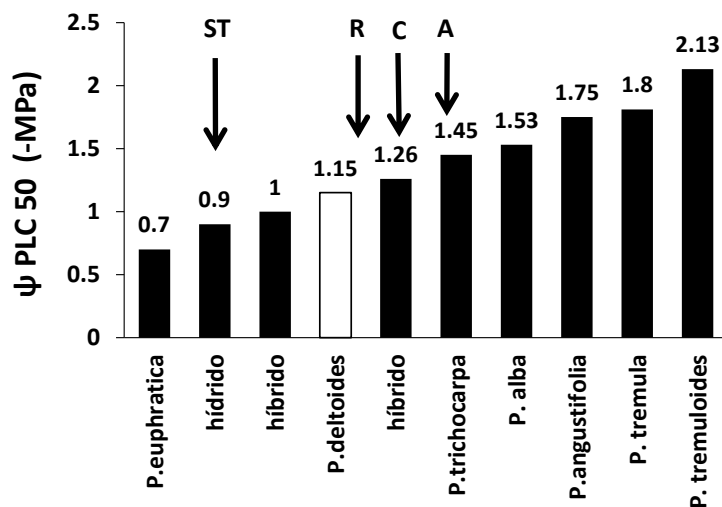


Figura 4.12. Vulnerabilidad a la cavitación del xilema en función de  $\psi_{PLC50}$  en especies del género *Populus* (adaptado de Fichot *et al.*, 2015). Las flechas destacan la posición de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonesse 22 INTA' (R) dentro de este rango.

#### 4.3.3.c. Conductividad hidráulica del tallo

La conductividad hidráulica del tallo,  $kh$  tuvo interacción significativa entre el efecto de los clones y tratamientos al igual que la conductividad hidráulica específica,  $ks$ , y la conductividad foliar específica,  $kl$ . En el primer caso, la interacción se debe a la reducción de  $kh$ , en todos los clones en condiciones de estrés a excepción de A que tuvo similar  $kh$  en todos los tratamientos. Por otra parte, el clon R tuvo similar  $kh$  entre S e I (Figura 4.13, panel izquierdo a). Por otra parte, la  $ks$  del clon A fue similar en los distintos tratamientos a diferencia del resto de los clones que modificaron su capacidad de transportar agua por unidad de superficie del tallo. Los clones C y ST redujeron  $ks$  en condiciones de sequía únicamente mientras que R lo hizo frente a ambos tipos de estrés (Figura 4.13, panel izquierdo b). Finalmente, los clones A y R mantuvieron similar  $kl$  entre tratamientos mientras que C y ST redujeron su capacidad de abastecimiento de agua por unidad de área foliar en condiciones de sequía (Figura 4.13, panel izquierdo c). Los clones C y ST tuvieron mayor  $kh$ ,  $ks$ , y  $kl$  que A y R en CC e I pero la reducción de C y ST fue proporcionalmente mayor en S y solo se observaron diferencias entre C y R en estas variables (Figura 4.13, izquierda).

En el Ensayo 2, la conductividad hidráulica del tallo,  $kh$  (Figura 4.13, panel derecho a) tuvo interacción significativa entre clon y tratamiento. La  $kh$  fue menor en los tratamientos  $S_2$  e  $I_2$ , a excepción del clon A que tuvo similar  $kh$  en todos los tratamientos. A su vez, en  $CC_2$  la  $kh$  de C y R fue mayor a ST y A. La conductividad hidráulica específica,  $ks$ , (Figura 4.13, panel derecho b) varió en función del tratamiento,  $CC_2 > I_2 > S_2$ . Por otra parte, hubo diferencias entre clones dado que A tuvo menor  $ks$  que C y R, especialmente en el tratamiento  $CC_2$ . Nuevamente, A no tuvo diferencias entre tratamientos. Finalmente, la capacidad de abastecimiento de agua por unidad de área foliar,  $kl$  (Figura 4.13, panel derecho c) tuvo un patrón similar a  $ks$  en relación a los tratamientos,  $CC_2 > I_2 > S_2$  que tuvieron diferencias significativas y a su



vez, hubo diferencias entre clones dado que R y A fueron menores a ST y C, especialmente en el tratamiento CC<sub>2</sub>. El clon A tampoco tuvo diferencias significativas de *kl* entre tratamientos.

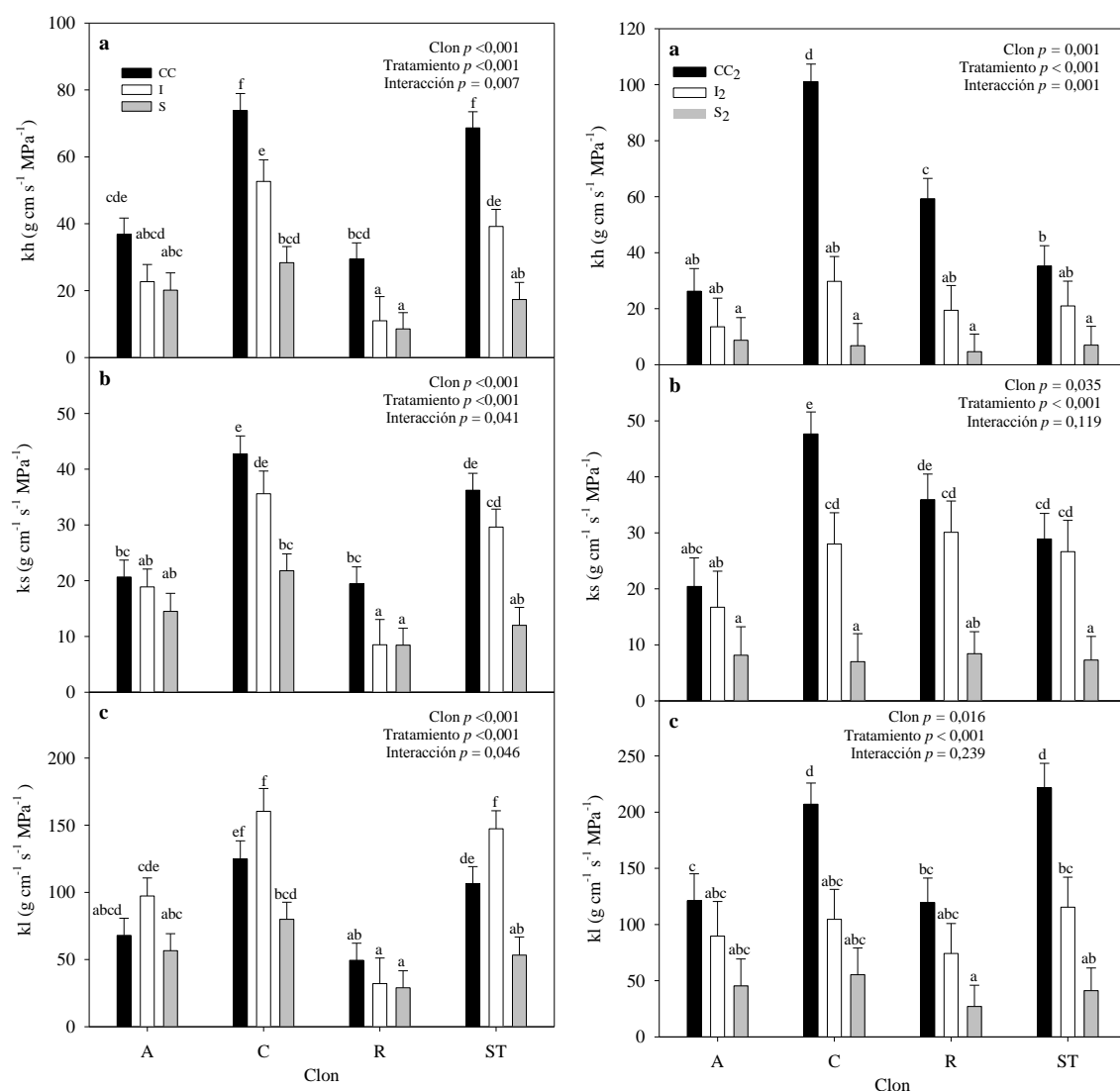


Figura 4.13. Efectos de la disponibilidad hídrica sobre: (a) la conductividad hidráulica (*kh*) del tallo, (b) la conductividad hidráulica específica (*ks*), y (c) la conductividad hidráulica foliar específica (*kl*) en los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) con distinto contenido de agua en el suelo: ensayo 1 (izquierda) y ensayo 2 (derecha). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones ( $p < 0,05$ ). Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media.

#### 4.3.3.d. Cambios en la anatomía de la madera

La sequía redujo el diámetro de los vasos xilemáticos (Figura 4.14, panel a) y aumentó la densidad de los mismos en todos los clones (Figura 4.14, panel b). Esto resultó en un aumento del área ocupada por el lumen de los vasos en condiciones de sequía en todos los clones excepto R que tuvo área similar (Figura 4.14, panel c). Bajo inundación no hubo un patrón definido. Los clones A y R aumentaron el diámetro de los vasos mientras que C y ST lo redujeron aunque en menor proporción que la sequía

(Figura 4.14, panel a). La densidad de vasos fue menor en este tratamiento (Figura 4.14, panel b) y en términos del área ocupada por los vasos, se redujo en C y ST, no varió en R y aumentó en A (Figura 4.14, panel c). A capacidad de campo, los clones tuvieron diferencias significativas en el diámetro de vasos,  $ST > C > R > A$  (Figura 4.14, panel a) y similar densidad de vasos (Figura 4.14, panel b). El área ocupada por el lumen de los vasos fue mayor en C y ST respecto de A y R (Figura 4., panel c).

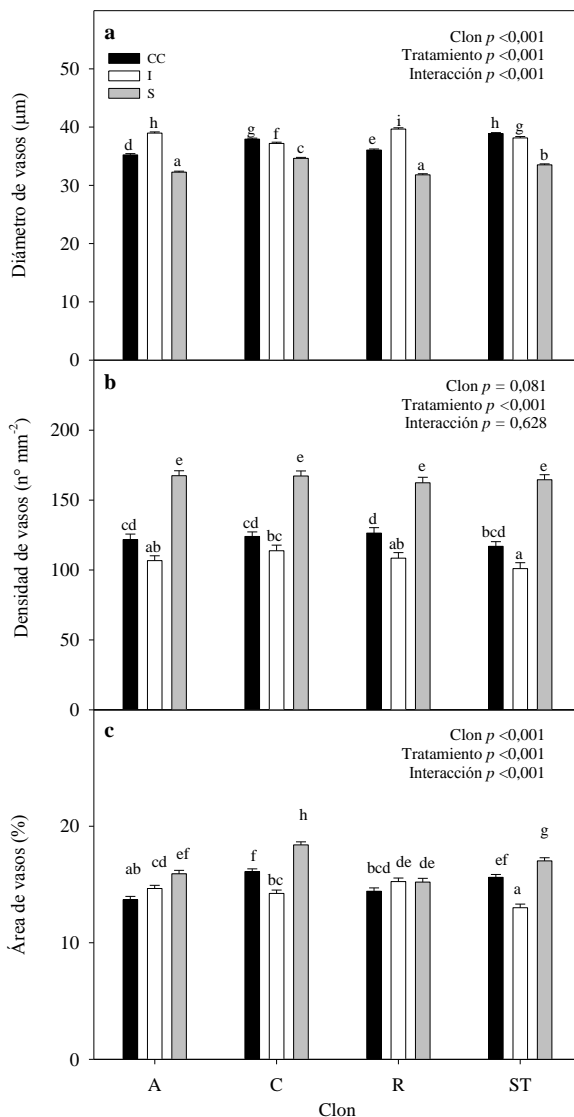


Figura 4.14. Efectos de la disponibilidad hídrica sobre el diámetro de vasos xilemáticos (panel a), la densidad de vasos xilemáticos (panel b) y el % del área transversal del xilema que es ocupado por el lumen de los mismos (panel c) en los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones ( $p < 0,05$ ). Las líneas sobre las barras corresponden al error estándar de la media.

#### 4.3.3.e. Relación entre el diámetro de los vasos, la conductividad hidráulica específica del tallo y la vulnerabilidad a la cavitación

En el tratamiento CC, la  $k_s$  tuvo una relación lineal directa con el diámetro medio de los vasos ( $\bar{\phi}_v$ ) ( $k_s = 5,9433 \bar{\phi}_v - 190,27$ ;  $R^2 = 0,75$ ) al igual que la

vulnerabilidad a la cavitación ( $\psi PLC_{50} = 0,0865 \phi_v - 4,4289$ ;  $R^2 = 0,63$ ). Sin embargo, no hubo una relación entre  $ks$  y la vulnerabilidad a cavitación ( $\psi PLC_{50} = 0,006 ks - 1,4045$ ;  $R^2 = 0,14$ ), dado que C, el clon con mayor conductividad hidráulica, tuvo menor vulnerabilidad a cavitación que R y ST.

#### 4.3.3.f. Relación entre los cambios anatómicos y la densidad de la madera

Los individuos produjeron madera de menor densidad bajo el tratamiento de sequía en todos los clones ( $0,38 \text{ g cm}^{-3}$ , E.E:  $\pm 0,003$ ) respecto a la madera generada a capacidad de campo ( $0,41 \text{ g cm}^{-3}$ , E.E:  $\pm 0,003$ ) y en plantas inundadas ( $0,41 \text{ g cm}^{-3}$ , E.E:  $\pm 0,004$ ). La densidad de vasos tuvo correlación negativa con la densidad de la madera ( $-0,84$ ;  $p < 0,001$ ) al igual que el área ocupada por el lumen de los mismos ( $-0,6$ ;  $p = 0,040$ ), mientras que la correlación fue positiva con diámetro de los vasos ( $0,75$ ;  $p = 0,010$ ).

#### 4.3.3.g. Discusión

Las condiciones de estrés tuvieron un claro efecto en  $gs$ , acorde al elevado control estomático que ha sido reportado en distintas especies de *Populus* (Blake *et al.*, 1996; Cao y Conner, 1999; Corcuera *et al.*, 2005; Sixto *et al.*, 2005). Sin embargo, hubo diferencias en la respuesta a los distintos tipos de estrés en la magnitud y evolución temporal de  $gs$ . Cabe destacar que en todos los ensayos el rango de  $\psi$  en el cual funcionaron estos clones fue acotado (0 a -2 MPa) y que su evolución se acopló a un elevado control estomático para evitar la deshidratación excesiva de los tejidos y reducir el riesgo de embolismos generalizados (Sparks y Black, 1999; Tyree y Sperry, 1988).

El cierre estomático es una de las primeras respuestas de *Populus* ante el déficit hídrico (Blake *et al.*, 1996) y la inundación (Cao y Conner, 1999; Pereira y Kozlowski, 1977). Sin embargo, Liu y Dickmann (1993) reportaron este efecto de la inundación a partir del décimo día. Algo similar se observó en este ensayo donde rápidamente se redujo el intercambio gaseoso en condiciones de sequía pero no sucedió lo mismo en plantas inundadas (Figura 4.10, panel inferior) Sin embargo, luego de 10 días (Figura 4.10, panel superior), se registró una reducción de  $gs$  al mediodía respecto a capacidad de campo. A los 35 días,  $gs$  fue menor en inundación (Figura 4.9, Figura 4.10, panel inferior) y cercana a 0 durante gran parte del día. Debido al fuerte control estomático, el  $\psi$  promedio fue mayor en inundación que en el resto de los tratamientos, pero las plantas en inundación no se rehidrataban completamente durante la noche, de manera que el  $\psi$  prealba fue más negativo que en las plantas en capacidad de campo. Las plantas con sequía, a pesar de tener menor  $\psi$  prealba, tuvieron mayor  $gs$  que I durante el día. La evolución de  $gs$  refleja la mayor capacidad de aclimatación de los clones a la sequía y permite comprender las diferencias observadas entre sequía e inundación cuando se evaluó el desarrollo en un plazo relativamente prolongado (Figura 4.9,  $CC > S > I$ ). La degradación de las raíces y la falta de  $O_2$  para generar ATP necesario en los procesos activos, elevan la resistencia al flujo de agua e impiden rehidratar la hoja limitando el intercambio gaseoso y la fijación de C (Kozlowski, 1997). En este sentido, las estructuras adaptativas como lenticelas hipertrofiadas y raíces adventicias (Cuadro 4.2) en A y ST, no le permitieron recuperar su capacidad de intercambio gaseoso a diferencia de lo reportado en otros clones y especies de *Populus* (Cao y Conner, 1999; Liu y Dickmann, 1996). Este proceso podría explicar la similitud de la respuesta con el déficit hídrico aunque también puede estar asociada a señales hormonales (Armstrong y Drew, 2002). Las diferencias entre las curvas de evolución diaria de  $gs$  y  $\psi$  entre los Ensayos 1 y 2, responden al momento en que se realizaron dichas curvas dado que, con

solo 10 días de tratamiento, los procesos de aclimatación a la sequía aún no se habían expresado totalmente y el efecto de la inundación era leve. Las condiciones atmosféricas fueron similares en ambas curvas (Anexo 4.2.) pero hubo diferencias en el contenido volumétrico de humedad del suelo en el tratamiento de sequía que fue de 0,17 ( $\pm 0,04$ ) en la curva del Ensayo 1 (Fig. 4.4) y de 0,22 ( $\pm 0,01$ ) en la curva del Ensayo 2 (Fig. 4.9).

La salinidad afecta las relaciones hídricas y la actividad hormonal y esto se ve reflejado en una rápida reducción de  $g_s$  y del  $\psi$  de las hojas (Fung *et al.*, 1998). En este ensayo, se observó una reducción de  $g_s$  por efecto de la salinidad en todos los clones evaluados aún en el nivel de salinidad moderada (Figura 4.11). La evolución diaria de  $g_s$  y del  $\psi$  luego de 35 días de tratamiento, permitió dimensionar dicho efecto. El nivel de  $g_s$  en SM fue superior a SS, especialmente en el caso del clon A que fue el clon menos afectado por este nivel intermedio de salinidad y tuvo mayor  $g_s$  al mediodía. Acorde a lo observado por Fung *et al.* (1998), la salinidad redujo el  $\psi$  prealba respecto a CCn en todos los clones y a su vez, en SM el  $\psi$  prealba fue mayor al de las plantas en SS. Durante el día, sin embargo, en las plantas sometidas a SS, se redujo en menor medida el  $\psi$  debido a un fuerte control estomático frente a las condiciones de estrés más severas. Los clones A y ST tuvieron nuevamente  $\psi$  más negativos aunque los valores mínimos no fueron tan bajos como en condiciones de sequía.

La conductividad hidráulica del tallo es una medida de su permeabilidad y, por lo tanto, está intrínsecamente ligada a la capacidad de la planta para hidratar las hojas, mantener el intercambio gaseoso y la posibilidad de fijar C mediante la fotosíntesis (Hubbard *et al.*, 2001). En *Populus*, dicha capacidad puede ser modificada por la elevada vulnerabilidad a la cavitación del tejido xilemático en condiciones de sequía (Cochard *et al.*, 1996; Tyree *et al.*, 1994, 1992) y en este sentido, es clave la regulación estomática antes mencionada dado que limita la transpiración manteniendo el  $\psi$  dentro de un margen seguro para el funcionamiento de los tejidos de conducción. Es decir, evitando que la tensión supere el umbral en que se producen embolismos y se interrumpen las columnas de agua del xilema (Harvey y van den Driessche, 1997; Schulte y Hinckley, 1987; Sparks y Black, 1999; Sperry *et al.*, 2002; Tschaplinski *et al.*, 1994).

Los clones presentaron valores de vulnerabilidad a la cavitación intermedios a elevados dentro del rango observado en este género y esto coincide con lo reportado por distintos autores ya que *Populus deltoides* es una de las especies más vulnerables dentro de su género (Fichot *et al.*, 2015). El clon A fue el más resistente en este sentido, es decir, el menos vulnerable a perder la conductividad hidráulica del xilema superando la resistencia media estimada para *P. deltoides* (Figura 4.12), y con parámetros similares a *P. fremontii* y *P. trichocarpa*, especies con mayor resistencia a la cavitación y tolerancia al déficit hídrico (Fichot *et al.*, 2015). C y R también superan levemente la media de *P. deltoides*. Un aspecto negativo, en el caso de R, es que pierde su conductividad en forma más abrupta que el resto, es decir que, superado determinado umbral de potencial hídrico, se incrementa rápidamente la cavitación y pérdida de conductividad hidráulica del tallo (Cuadro 4.7). Los híbridos *P.x canadensis* se han reportado consistentemente como más resistentes a la cavitación que *P. deltoides* y *P. nigra* (Fichot *et al.*, 2015) pero no fue así en el caso de R. Finalmente, en el extremo más vulnerable se encuentra el clon ST que es muy inferior a A y aún menor a la media de *P. deltoides* (Figura 4.12). Esta característica es relevante para el comportamiento ecológico de la especie (Tyree *et al.*, 1994) y podría explicar en parte la mayor tolerancia a la sequía del clon A.

La conductividad hidráulica del tallo fue distinta entre clones los cuales, a su vez, tuvieron respuestas diferentes durante la aclimatación a estrés (Figura 4.13). En relación a la magnitud, los clones C y ST tuvieron mayor conductividad hidráulica que A y R, a excepción de la respuesta en condición de sequía, donde los valores fueron similares entre clones. En el Ensayo 2 (Figura 4.13 panel derecho) se destacó el clon C por su elevada conductividad hidráulica y mayor  $kh$  y  $ks$  que el resto a capacidad de campo, y por otro lado R, que aumentó significativamente su conductividad hidráulica a capacidad de campo en comparación con el Ensayo 1. Acorde a lo observado por Hajek *et al.* (2014), la correlación entre la producción de materia seca y la conductividad hidráulica ( $kh$ : 0,77 y  $ks$  0,67; ver Cuadro 4.11) fue altamente significativa ( $p < 0,001$ ) en los ensayos con distinto contenido de agua en el suelo. El clon A fue el único que no modificó significativamente su  $kh$ ,  $ks$  y  $kl$  por efecto del estrés. El resto de los clones redujo  $kh$  y  $ks$  por efecto de la sequía y esto, a su vez, afectó la capacidad de abastecimiento por unidad de área foliar ( $kl$ ) dado que la reducción del área foliar no compensó el efecto de la reducción de  $kh$ . Considerando esta relación, la capacidad de A para mantener similar conductividad hidráulica bajo distintas condiciones ambientales puede representar una ventaja para aclimatarse a condiciones de estrés y probablemente, una limitación menor para retomar el crecimiento frente a una mejora en las condiciones de disponibilidad hídrica.

El efecto de la inundación no tuvo un patrón definido en la conductividad hidráulica. En general, las plantas inundadas tuvieron menor reducción de  $kh$  y  $ks$  que aquellas sometidas a la sequía. La  $kl$  resultante fue similar a CC pero la influencia y su valor en términos de aclimatación probablemente sea menor porque básicamente no hubo flujo de agua en las plantas inundadas.

Los cambios en  $kh$  pueden responder a embolismos permanentes generados por las condiciones de estrés (relacionados con la vulnerabilidad a la cavitación antes mencionada) o a modificaciones en la anatomía de los tejidos de conducción, especialmente el tamaño y número de vasos xilemáticos dado que la disponibilidad de agua durante el período de formación de los vasos tiene un efecto directo sobre la expansión celular y el tamaño de los mismos (Abe *et al.*, 2003). Fichot *et al.* (2010) observaron que la reducción de la conductividad hidráulica ( $ks$ ) por efecto de la sequía estaba asociada a cambios anatómicos en *P. canadensis*, mientras que Awad *et al.* (2010) no registraron cambios en la conductividad hidráulica a pesar de los cambios en la densidad y el tamaño de los vasos xilemáticos en *P. tremula* x *P. alba*. En este caso, la sequía redujo el diámetro de los vasos xilemáticos ( $\emptyset v$ ) en todos los clones respecto a capacidad de campo e inundación (Figura 4.14, panel a). Las diferencias entre clones en CC ( $ST > C > R > A$ ) fueron similares en sequía solo que A redujo menos el  $\emptyset v$  y no se diferenció de R. Es importante considerar que la reducción del diámetro en conductos capilares tiene un efecto más que proporcional en la capacidad de conducir agua dado que se relaciona con la cuarta potencia del radio de los vasos según la ley de Hagen Poiseuille. Asociado a la reducción en  $\emptyset v$  por efecto de la sequía, es común observar un aumento de la densidad de vasos xilemáticos ( $\delta v$ ) como mecanismo de compensación y modificación del área que es ocupada por el lumen de los mismos (Gil-Pelegri *et al.*, 2005). La  $\delta v$  aumentó notablemente en todos los clones respecto a capacidad de campo (Figura 4.14, panel b). Esta respuesta, que combina la reducción de  $\emptyset v$  con el aumento de  $\delta v$ , es similar a la reportada en distintos clones de *Populus* (Arend y Fromm, 2007; Awad *et al.*, 2010; Fichot *et al.*, 2009; Schume *et al.*, 2004) y además del efecto de compensación, ha sido asociada a la generación de conductos con menor vulnerabilidad a la cavitación en condiciones de sequía moderada (Awad *et al.*, 2010; Fichot *et al.*,

2010). A excepción de R, el aumento de  $\delta v$  incrementó la superficie del anillo ocupada por el lumen de los vasos (Figura 4.14, panel c) acorde a lo reportado por Schume *et al.* (2004). De cualquier manera, esta respuesta no compensó la pérdida de conductividad hidráulica de los clones C, ST y R en condiciones de sequía, donde probablemente fue más determinante la reducción del diámetro de los vasos y la proporción de vasos con embolismos. A diferencia del resto, A mantuvo conductividad hidráulica similar ante diferentes condiciones y esto probablemente se relacione con la combinación entre el efecto de estos cambios anatómicos y su mayor resistencia a la cavitación.

En el caso de la inundación, los cambios en la anatomía del xilema no tuvieron un patrón particular (Figura 4.14) que pueda relacionarse con la funcionalidad de estos tejidos de conducción. La  $\delta v$  se redujo a excepción de C, mientras que el  $\emptyset v$  se redujo en algunos casos (C y ST) y aumento en otros (A y R). Ambas variables determinaron menor área ocupada por el lumen de los vasos ( $A_v$ ) en C y ST, mientras que A la incrementó levemente y R no modificó  $A_v$  respecto a capacidad de campo.

Los cambios en la anatomía del xilema (Figura 4.14) se correlacionaron con la densidad de la madera. La reducción de la densidad de la madera en sequía difiere con lo reportado por Awad *et al.* (2010) para *P. tremula x P. alba*; sin embargo, resulta lógico que la misma se asocie negativamente con el aumento de la densidad de vasos y el área ocupada por el lumen de los mismos en dicho tratamiento.

Distintos autores han observado que existe un compromiso entre la conductividad hidráulica y la vulnerabilidad a la cavitación del xilema (Hacke *et al.*, 2006; Sperry *et al.*, 2008). Este compromiso también se asocia a la anatomía del xilema y en este sentido el diámetro de los vasos tiene una estrecha relación con estas variables (Cai y Tyree, 2010; Domec *et al.*, 2010; Hacke *et al.*, 2006; Maherali *et al.*, 2006) no así la densidad de vasos o el área de tallo ocupada por el lumen de los mismos (Hajek *et al.*, 2014). Dicha relación se verificó en el tratamiento CC, donde  $k_s$  y  $\psi_{PLC_{50}}$  tuvieron relación lineal con el  $\emptyset v$ ; sin embargo, no hubo una relación entre  $k_s$  y  $\psi_{PLC_{50}}$ . Si bien esta relación podría asociarse a los clones A y ST (el primero, con menor conductividad hidráulica y mayor resistencia a cavitación, y el segundo con mayor conductividad hidráulica y alta vulnerabilidad a cavitación), la misma no se cumple en el caso de C que fue el clon con mayor conductividad del xilema pero tuvo menor VC que R y ST. Algunos autores sostienen que es la estructura de la membrana de las punteaduras de conexión entre vasos lo que determina el umbral de cavitación, y que la relación entre el  $\emptyset v$  y la vulnerabilidad a la cavitación solo será significativa en la medida en que ambas características anatómicas estén correlacionadas (Awad *et al.*, 2010; Sperry *et al.*, 2008).

Por otra parte, también se ha sugerido que la vulnerabilidad a cavitación aumenta en genotipos con alta tasa de crecimiento debido a un compromiso en la asignación de materia seca que implica destinar el carbono fijado a generar vasos xilemáticos con paredes más gruesas y menos pares de punteaduras o destinarlo a generar tejido foliar y axial para incrementar la ganancia de carbono de la copa y aumentar la tasa de crecimiento (Barigah *et al.*, 2013; Cochard *et al.*, 2007; Wikberg y Ögren, 2004). Esta relación no se observó en los genotipos evaluados dado que el clon C tuvo el mayor potencial de crecimiento y a su vez, fue más resistente a la cavitación que R y ST. Por otra parte, tampoco fue así en los extremos, dado que A, el más resistente a la cavitación (Cuadro 4.7) tuvo tasas intermedias de crecimiento, mientras que ST, el más vulnerable a la cavitación, fue el clon con menor potencial de crecimiento. En base a estos resultados, tampoco aplicaría la relación positiva entre resistencia a la cavitación y potencial de crecimiento propuesta por Fichot *et al.* (2010)

a partir del análisis de 8 genotipos de *P. x canadensis*. Desde el punto de vista práctico, estos resultados destacan la posibilidad de seleccionar genotipos con elevado potencial de crecimiento sin que esto represente necesariamente mayor riesgo de cavitación y baja tolerancia a condiciones de déficit hídrico.

#### 4.3.4. Eficiencia en el uso de los recursos

##### 4.3.4.a. Eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $\delta^{13}\text{C}$ )

La composición isotópica de la madera ( $\delta^{13}\text{C}$ ) tuvo interacción entre clones y tratamientos (Cuadro 4.8). El valor de  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) fue menor (más negativo) en CC. Es decir, que la eficiencia intrínseca en el uso del agua (*EUA*) fue menor en las plantas que crecieron a capacidad de campo. A su vez, hubo diferencias entre ST que tuvo mayor  $\delta^{13}\text{C}$  ( $> \text{EUA}$ ) y los clones A y R. La madera generada en condiciones de inundación y sequía no tuvo diferencias en  $\delta^{13}\text{C}$ . En relación a la variabilidad clonal, C tuvo mayor  $\delta^{13}\text{C}$  que el resto en I, mientras que no hubo diferencias entre clones en S.

Cuadro 4.8. Valores promedio (+/- error estándar) de la composición isotópica de la madera ( $\delta^{13}\text{C}$  ‰) generada bajo distintos niveles de disponibilidad hídrica en los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Las letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones. Al final del cuadro se detalla el valor de p de los factores principales y su interacción, y se resaltan los valores significativos ( $p < 0,05$ ).

Composición isotópica de la madera ( $\delta^{13}\text{C}$  ‰)

	Capacidad de campo (CC)	Inundación (I)	Sequía (S)
<b>A</b>	-28,5 ( $\pm 0,1$ ) a	-27,2 ( $\pm 0,2$ ) c	-26,9 ( $\pm 0,1$ ) cd
<b>C</b>	-28,2 ( $\pm 0,1$ ) ab	-25,9 ( $\pm 0,3$ ) e	-26,6 ( $\pm 0,1$ ) d
<b>R</b>	-28,6 ( $\pm 0,2$ ) a	-26,9 ( $\pm 0,3$ ) cd	-26,6 ( $\pm 0,1$ ) d
<b>ST</b>	-28,0 ( $\pm 0,2$ ) b	-26,5 ( $\pm 0,2$ ) d	-26,7 ( $\pm 0,2$ ) cd

Clon  $p < 0,001$  - Tratamiento  $p < 0,001$  – **Interacción clon x tratamiento  $p = 0,017$**

##### 4.3.4.b. Eficiencia en el uso de N y P

La eficiencia en el uso del nitrógeno (*EUN*) fue diferente entre tratamientos hídricos con mayor producción de materia seca por g de N en CC, luego en I y por último, en S que fue la condición con menor eficiencia. A su vez, los clones tuvieron diferencias en *EUN* dado que A y R fueron más eficientes que ST y C (Cuadro 4.9). En el caso de la eficiencia en el uso del fósforo (*EUP*), la interacción fue significativa entre factores dado que el orden de *EUP* fue  $I > CC > S$  en todos los clones pero varió la posición relativa del clon dentro de cada tratamiento (Cuadro 4.9). Especialmente el clon C varió su respuesta dado que fue el más eficiente en S y CC pero tuvo baja eficiencia en I, donde el clon A fue superior al resto. En promedio, el clon R fue menos eficiente que el resto en el uso del fósforo.

Cuadro 4.9. Valores promedio (+/- error estándar) de la eficiencia en el uso de nitrógeno (*EUN*, g MS g<sup>-1</sup> N) y eficiencia en el uso de fósforo (*EUP*, g MS g<sup>-1</sup> P) de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Dentro de cada ensayo, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones. Luego de los tratamientos se detalla el valor de *p* de los factores principales y su interacción (*p* <0,05).

	<b>Clon</b>			
	<b>A</b>	<b>C</b>	<b>R</b>	<b>ST</b>
Capacidad de campo (CC)	245 (±3) c	247 (±1) c	255 (±2) c	238 (±2) c
Inundación (I)	198 (±5) b	174 (±7) a	187 (±8) a	179 (±4) a
Sequía (S)	169 (±3) a	154 (±4) a	174 (±3) a	158 (±4) a
<b><i>EUN</i>: Clon <i>p</i> &lt;0,001 - Tratamiento <i>p</i> &lt;0,001 - Int. clon x tratamiento <i>p</i> =0,068</b>				
Capacidad de campo (CC)	1474 (±26) c	1667 (±22) d	1336 (±31) b	1650 (±33) d
Inundación (I)	2081 (±36) f	1739 (±56) d	1732 (±67) d	1846 (±36) e
Sequía (S)	1169 (±25) a	1335 (±29) b	1144 (±34) a	1193 (±26) a
<b><i>EUP</i>: Clon <i>p</i> &lt;0,001 - Tratamiento <i>p</i> &lt;0,001 - Int. clon x tratamiento <i>p</i> &lt;0,001</b>				

#### 4.3.4.c. Eficiencia de crecimiento

La eficiencia de crecimiento (Cuadro 4.10), es decir, el crecimiento del tallo por unidad de área foliar (g m<sup>-2</sup>) dependió de la interacción entre el clon y el tratamiento hídrico. El clon A tuvo mayor eficiencia que el resto en capacidad de campo; tuvo EC similar a ST y mayor a C y R en inundación; y finalmente no hubo diferencias entre clones en S. Los clones A, C y ST no modificaron significativamente su EC entre tratamientos. En el caso de R, la eficiencia fue mayor en S. Sin embargo, en el Ensayo 2 con tratamientos de menor duración (60 días), la EC resultante fue diferente (Cuadro 4.10) y tuvo diferencias entre tratamientos, CC<sub>2</sub> > S<sub>2</sub> > I<sub>2</sub> mientras que, al evaluar el comportamiento promedio de los clones A y ST fueron más eficientes que C y R. Las diferencias más amplias entre estos clones fue a capacidad de campo. En el caso de estrés salino, la interacción entre genotipos y tratamientos de salinidad fue significativa. La EC de los clones fue similar en CCn y SM, mientras que en SS el clon A incrementó su EC respecto a C y ST (Cuadro 4.10).



Cuadro 4.10. Valores promedio ( $\pm$  error estándar) de la eficiencia de crecimiento (EC, MS tallo  $m^{-2}$  AF) de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Dentro de cada ensayo, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos y clones. Al final del cuadro se detalla el valor de p de los factores principales y su interacción ( $p < 0,05$ ).

	Clon			
	A	C	R	ST
Capacidad de campo (CC)	201 ( $\pm 8$ ) cd	160 ( $\pm 5$ ) ab	163 ( $\pm 3$ ) ab	162 ( $\pm 7$ ) ab
Inundación (I)	220 ( $\pm 9$ ) d	147 ( $\pm 18$ ) a	147 ( $\pm 7$ ) a	195 ( $\pm 15$ ) bcd
Sequía (S)	179 ( $\pm 5$ ) abc	161 ( $\pm 13$ ) ab	189 ( $\pm 18$ ) bcd	180 ( $\pm 13$ ) abc
<b>EC ensayo 1: Clon <math>p &lt; 0,001</math> - Tratamiento <math>p &lt; 0,735</math> - Int. clon x tratamiento <math>p = 0,014</math></b>				
Capacidad de campo (CC <sub>2</sub> )	255 ( $\pm 9$ ) de	202 ( $\pm 17$ ) bc	184 ( $\pm 19$ ) abc	290 ( $\pm 23$ ) e
Inundación (I <sub>2</sub> )	175 ( $\pm 31$ ) ab	137 ( $\pm 10$ ) a	126 ( $\pm 6$ ) a	180 ( $\pm 16$ ) abc
Sequía (S <sub>2</sub> )	239 ( $\pm 13$ ) cde	205 ( $\pm 32$ ) bcd	140 ( $\pm 11$ ) a	233 ( $\pm 30$ ) bcde
<b>EC ensayo 2: Clon <math>p &lt; 0,001</math> - Tratamiento <math>p &lt; 0,001</math> - Int. clon x tratamiento <math>p &lt; 0,554</math></b>				
Control (CCn)	150 ( $\pm 11$ ) abc	125 ( $\pm 6$ ) ab	119 ( $\pm 6$ ) ab	97 ( $\pm 6$ ) a
Salinidad moderada (SM)	133 ( $\pm 7$ ) ab	151 ( $\pm 7$ ) abc	123 ( $\pm 13$ ) ab	148 ( $\pm 18$ ) abc
Salinidad severa (SS)	212 ( $\pm 19$ ) d	154 ( $\pm 5$ ) bc	194 ( $\pm 14$ ) cd	109 ( $\pm 11$ ) ab
<b>EC ensayo 3: Clon <math>p &lt; 0,001</math> - Tratamiento <math>p &lt; 0,001</math> - Int. clon x tratamiento <math>p &lt; 0,001</math></b>				

#### 4.3.4.d. Discusión

La eficiencia en el uso de los recursos puede cambiar a lo largo de gradientes ambientales y tratamientos silvícolas en función de los cambios en la disponibilidad de recursos (Binkley *et al.*, 2004). En términos generales, la EC fue mayor en el clon A. En el Ensayo 1 fue mayor en promedio y las mayores diferencias se registraron en CC e I asociadas con la reducción del área foliar de A, la capacidad de mantener el rendimiento y la asignación de materia seca al tallo a pesar del menor área foliar (que además podría explicar su mayor supervivencia en I). En el Ensayo 2, A y ST tuvieron mayor EC que C y R en promedio y finalmente, en el Ensayo 3, la EC de A fue mayor frente a salinidad severa donde además de conservar mayor AF que el resto, su producción de materia seca fue superior por unidad de área foliar.

Stape *et al.* (2004) observaron que el incremento de la productividad en plantaciones de *Eucalyptus* estaba asociado a un incremento simultáneo de la eficiencia en el uso de los principales recursos (luz, agua y nitrógeno) y que estas eficiencias se correlacionaban con la eficiencia de crecimiento (EC). Sin embargo, Gyenge y Fernández (2014) sostienen que esta relación no es generalizada. En este caso, el gradiente de contenido de agua en el suelo afectó de manera diferente a las eficiencias en el uso de los distintos recursos (agua, N y P) y a su vez, tampoco hubo correlación

entre las mismas y la eficiencia de crecimiento (solo con inundación la mayor EC del clon A se asoció con mayor *EUN* y *EUP*). La *EUN* tuvo correlación positiva con la producción de materia seca (0,87,  $p < 0,001$ , ver Cuadro 4.11) y fue mayor a capacidad de campo en todos los clones (Cuadro 4.9) mientras que el estrés por inundación y en mayor medida la sequía, redujeron la *EUN*. En relación al comportamiento de los clones, A y R fueron más eficientes en el uso del N. Mientras que la *EUP* no tuvo un patrón definido (Cuadro 4.9).

A diferencia de la *EUN*, la eficiencia intrínseca en el uso del agua (*EUA*) fue menor en las plantas que crecieron a capacidad de campo (Cuadro 4.8). La discriminación isotópica de carbono  $^{13}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$  ‰) fue menor en los tratamientos de sequía e inundación debido a la reducción de la conductancia estomática (Figura 4.9 y 4.10). El elevado control estomático de *Populus* limita la pérdida de agua pero a su vez, reduce el ingreso de  $\text{CO}_2$  a la cavidad estomática, lo cual conduce a una menor discriminación de  $^{13}\text{C}$  durante la fotosíntesis, mayor *EUA* y una correlación negativa entre la eficiencia en el uso del agua y la productividad (Cocozza *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2005). Es decir que, en este caso, la mayor *EUA* no se relacionó con una mayor tasa de fotosíntesis sino con el cierre parcial de estomas debido a las condiciones de estrés y esto explica su correlación negativa con la producción de materia seca (-0,92,  $p < 0,001$ , Cuadro 4.11). Esto coincide con trabajos previos de *Populus* donde se ha evaluado el efecto de estrés hídrico sobre la discriminación isotópica de  $^{13}\text{C}$  en la madera (Leffler y Evans, 2001; Potts y Williams, 2004) y en las hojas (Monclus *et al.*, 2006). En el caso de la inundación, no se hallaron antecedentes en especies leñosas. Sin embargo, la similitud en la respuesta entre estrés por inundación y sequía resulta lógica si se considera que en ambos casos está asociada a la reducción de  $g_s$  que fue un síntoma común a ambos tipos de estrés. En función de este parámetro, la *EUA* fue similar entre clones frente a déficit hídrico, mientras que la inundación generó diferencias, con mayor *EUA* en C y en el otro extremo menor *EUA* del clon A, probablemente asociada a una mayor  $g_s$ . En este sentido, Waring y Maricle (2012) observaron que las especies de pastizal más tolerantes a inundación tenían mayor conductancia estomática en esta condición y una mayor discriminación isotópica de  $^{13}\text{C}$  (menor *EUA*).

#### **4.3.5. Correlación entre la producción y las características morfo-anatómicas y fisiológicas de *Populus* spp.**

El Cuadro 4.11 detalla el análisis de correlación de Pearson entre la producción de materia seca diaria ( $\text{g día}^{-1}$ ) y las variables morfo-anatómicas y fisiológicas analizadas. La producción diaria de materia seca se relacionó positivamente con la materia seca (MS) de hojas, tallo y raíz, con el índice de volumen (IV), con el área foliar (AF) y la tasa de expansión foliar diaria (EFD), con la conductancia estomática ( $g_s$ ), la conductividad hidráulica ( $kh$ ) y la conductividad hidráulica específica ( $ks$ ) del tallo, el potencial hídrico prealba ( $\psi$  prealba), la eficiencia en el uso del nitrógeno (*EUN*) y la actividad fotosintética estimada a partir de ETR. Dentro de este grupo, las variables MS raíz y EFD tuvieron los coeficientes de correlación más bajos (aprox. 0,5). Por otra parte, la producción de MS diaria tuvo alta correlación negativa con la eficiencia intrínseca en el uso del agua (*EUA*) estimada a partir de la proporción del isótopo  $^{13}\text{C}$  en la madera. El N foliar tuvo un coeficiente de correlación próximo a 0,5 pero esta correlación no fue significativa. El resto de las variables tuvo correlación muy baja (menor a 0,3) y no significativa. Las variables anatómicas ( $\delta e$ ,  $\delta v$ ,  $\Delta v$ ,  $A_v$ ), la clorofila total y el P foliar tuvieron los coeficientes de correlación más bajos de este conjunto de variables (menor a 0,09).

Cuadro 4.11. Correlación entre la producción de materia seca diaria (MS diaria) y distintas variables morfológicas, fisiológicas y de asignación de biomasa entre compartimentos de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). El coeficiente de Pearson indica el grado de correlación y el sentido (positiva o negativa) mientras que el  $p < 0,05$  indica que dicha correlación entre variables es significativa.

<i>Coefficientes de correlación de Pearson</i>			<i>Coefficientes de correlación de Pearson</i>		
<i>MS diaria vs variable:</i>			<i>MS diaria vs variable:</i>		
<i>Variable</i>	<i>Coef. Pearson</i>	<i>valor de p</i>	<i>Variable</i>	<i>Coef. Pearson</i>	<i>valor de p</i>
<i>MS hojas</i>	<b>0,83</b>	<b>&lt;0,001</b>	<i>N foliar</i>	-0,48	0,116
<i>MS tallo</i>	<b>0,76</b>	<b>&lt;0,001</b>	<i>P foliar</i>	-0,01	0,963
<i>MS raíz</i>	<b>0,51</b>	<b>0,001</b>	<i>gs</i>	<b>0,67</b>	<b>&lt;0,001</b>
<i>MS A:S</i>	-0,23	0,180	$\psi$	-0,04	0,801
<i>IV</i>	<b>0,81</b>	<b>&lt;0,001</b>	$\psi_{prealba}$	<b>0,57</b>	<b>&lt;0,001</b>
<i>AF</i>	<b>0,86</b>	<b>&lt;0,001</b>	$\psi_m$	-0,18	0,300
<i>AFI máx</i>	0,29	0,084	<i>ETR</i>	<b>0,64</b>	<b>0,024</b>
<i>AFE</i>	0,09	0,594	<i>kh</i>	<b>0,77</b>	<b>&lt;0,001</b>
<i>EFD</i>	<b>0,52</b>	<b>0,008</b>	<i>ks</i>	<b>0,6</b>	<b>0,002</b>
$\delta e$	0,09	0,774	<i>kl</i>	0,31	0,136
$\emptyset v$	0,01	0,965	<i>EC</i>	-0,14	0,430
$\delta v$	-0,05	0,876	<i>EUN</i>	<b>0,87</b>	<b>&lt;0,001</b>
<i>Av</i>	-0,05	0,882	<i>EUP</i>	-0,19	0,550
<i>Clorof. total</i>	-0,04	0,866	$\delta^{13}C$	<b>-0,92</b>	<b>&lt;0,001</b>

*Abreviaturas:* MS:materia seca; MS A:S :relación materia seca aérea:subterránea; IV: índice de volumen; AF: área foliar; AFI máx: área foliar individual máxima, AFE: área foliar específica; EFD: expansión foliar diaria;  $\delta e$ : densidad de estomas;  $\emptyset v$ : diámetro de vasos xilemáticos;  $\delta v$ : densidad de vasos xilemáticos. Av: área ocupada por el lumen de los vasos xilemáticos; *Clorof. total*: clorofila total; gs: conductancia estomática;  $\psi$ : potencial hídrico de la hoja,  $\psi_{prealba}$ : potencial hídrico prealba;  $\psi_m$ : potencial hídrico al mediodía; ETR: Tasa de transferencia de electrones; kh: conductividad hidráulica del tallo, ks: conductividad hidráulica específica; kl: conductividad foliar específica; EC: eficiencia de crecimiento, EUN: eficiencia en el uso del nitrógeno, EUP: eficiencia en el uso del fósforo,  $\delta^{13}C$ : composición isotópica del carbono en la madera.

#### 4.3.6. Síntesis del comportamiento de los clones de *Populus* spp. en los ambientes analizados

El análisis de correlación entre la producción de materia seca y distintas variables morfológicas y fisiológicas permite destacar aquellas que poseen mayor relevancia en términos generales para los ambientes evaluados. En este sentido y como era esperable, el AF y  $g_s$  se asociaron positivamente con el crecimiento (Cuadro 4.11). A su vez, también lo hicieron otras variables fisiológicas relacionadas con el balance hídrico de la planta como el  $\psi$  prealba,  $kh$  y  $ks$  y la EFD que sintetiza el efecto de las distintas estrategias de regulación del área foliar; u otras como la *EUN* asociada a un nutriente clave para el aparato fotosintético y el crecimiento de la planta. Por otra parte, la eficiencia intrínseca en el uso del agua (*EUA*) estimada a partir de  $\delta^{13}C$  ‰ fue mayor en aquellas condiciones que generaron cierre parcial de estomas y por lo tanto, tuvo correlación negativa con la producción de materia seca. Esta referencia es útil para comprender el efecto de los tratamientos; sin embargo, el análisis de las estrategias de aclimatación de cada clon requiere además interrelacionar la evolución de las características más relevantes en los distintos ambientes.

Las estrategias de aclimatación a la inundación fueron escasas. Las lenticelas hipertrofiadas y las raíces adventicias podrían explicar las diferencias a favor de los clones A y ST. La mayor porosidad de las raíces de ST también podría ser una ventaja frente a inundaciones. Por otra parte, la pérdida de AF de A y ST favoreció el balance hídrico dado que redujo la demanda de transpiración en una condición en que la resistencia al flujo de agua en el sistema radical (por los daños y el bajo  $O_2$  disponible) impide rehidratar a la planta. En el mismo sentido, la reducción del AFE y la regulación estomática fueron estrategias relevantes para evitar la deshidratación de los tejidos aunque en estos casos la respuesta fue común a todos los clones. La  $kl$  generalmente fue similar a la del tratamiento control sin embargo, considerando que la resistencia al flujo de agua en las plantas inundadas ocurrió a nivel radical, su valor en términos de aclimatación probablemente sea despreciable.

En relación a la sequía, buena parte de las estrategias de aclimatación fueron comunes a todos los clones, por ejemplo, el aumento en el contenido de N y clorofila en las hojas del tercio superior de la copa, la reducción de la EFD, y el aumento en la *EUA* intrínseca. En las relaciones hídricas sin embargo, hubo diferencias entre clones que modificaron su respuesta a la sequía.

Los clones tuvieron similar  $g_s$  pero hubo ciertas diferencias en los momentos de mayor demanda evapotranspirativa dado que A tuvo mayor  $g_s$  que el resto en condiciones de sequía ( $S_2$ ) mientras que C fue superior al resto en capacidad de campo ( $CC_2$ ). Estos patrones reflejan una respuesta puntual que está asociada a la combinación de distintas variables hídricas. El clon C tuvo mayor  $\psi$  promedio que el resto de los clones asociado a su mayor capacidad para conducir agua y abastecer a las hojas, su vulnerabilidad a la cavitación (VC) relativamente baja y buena regulación estomática. Estas características, en adición a su mayor AF y su elevada  $kl$ , podrían explicar en gran medida su mayor potencial de crecimiento en condiciones favorables. Sin embargo, el efecto de la sequía redujo  $kh$  y  $ks$  en mayor proporción que el AF y esto generó menor capacidad de abastecimiento de agua por unidad de superficie foliar ( $kl$ ) y mayor limitación para sostener sus valores de  $g_s$ . En términos relativos, éste fue el clon más afectado por la sequía. Algo similar sucede con R aunque su comportamiento fue muy variable entre años. El clon R también tuvo  $\psi$  promedio elevado asociado a mayor regulación estomática que C. Probablemente esto se relacione con su mayor VC, menor conductividad hidráulica del tallo (menor  $kh$  que C) y mayor asignación de biomasa a

área foliar que resultó en menor  $kl$ . En el Ensayo 2, R expresó mayor potencial de crecimiento asociado a niveles elevados de  $kh$  y  $ks$  pero su  $kl$  fue menor a la de C y, por otra parte, también redujo notablemente estas variables frente a la sequía. Por su parte, el clon ST tuvo baja regulación estomática a diferencia de lo esperado en función de su elevada VC que resultaría en un cierre estomático más prematuro y acoplado a la caída del  $\psi$ . Estos niveles de  $gs$  generaron un  $\psi$  promedio significativamente menor al del resto de los clones y un  $\psi$  mínimo en sequía tan negativo como el de A. La generación de embolismos a partir de este comportamiento podría explicar la baja tasa de rehidratación de las hojas al final del día en comparación con los demás clones, y en este aspecto contrasta especialmente con A, que alcanza potenciales tan negativos como ST pero se rehidrata con mayor facilidad. Asociado a su VC, la elevada conductividad hidráulica del tallo de ST se redujo notablemente frente a la sequía. El clon A por su parte, tuvo mejor desempeño que el resto en condiciones de sequía y a pesar de tener baja conductividad hidráulica del tallo aún en condiciones favorables, fue el único que no modificó significativamente su  $kh$  y  $ks$  frente a la sequía y a su vez, mantuvo un equilibrio con el AF sin modificar la capacidad de abastecimiento de agua por unidad de área foliar ( $kl$ ). Estas características ofrecen ventajas en la aclimatación a estrés hídrico y están vinculadas a su menor VC. El mayor margen de seguridad frente a fallas hidráulicas le permitió mantener los estomas abiertos sin perder la capacidad conductiva de sus tejidos a pesar de la reducción que esto generó en su  $\psi$ . El  $\psi$  promedio de A fue menor al de C y R, y a su vez, alcanzó los valores más negativos de  $\psi$  en sequía. Las características del clon A representan una ventaja para aclimatarse a condiciones de estrés manteniendo la funcionalidad de los tejidos conductivos, y una limitación menor para retomar el crecimiento frente a una mejora en las condiciones de disponibilidad hídrica; sin embargo, su baja conductividad hidráulica posiblemente haya sido una limitante para incrementar el área foliar y aprovechar en mayor medida los ambientes favorables (en 2 de los 3 tratamientos control, A tuvo menor área foliar que C y R). A pesar de ello, este clon tuvo elevada EC en general y esto podría compensar en parte las diferencias en área foliar.

Finalmente, los clones tuvieron menor capacidad de aclimatación a estrés salino que a la sequía. La relación MS aérea:subterránea fue baja frente a la salinidad severa (efecto similar a la sequía) pero relacionado principalmente a la baja producción de MS aérea. La reducción del AF, la EFD y AFImáx fue similar entre clones y podría ser una ventaja considerando que el efecto osmótico que generan las sales reduce la disponibilidad hídrica en estos tratamientos a pesar de estar conectados a la napa. En este sentido, la salinidad redujo  $gs$  aunque A tuvo mayor  $gs$  al mediodía que el resto de los clones. Esto podría relacionarse con su menor vulnerabilidad a la cavitación que le permite mantener abiertos los estomas con potencial hídrico más negativo, y por otra parte, con la mayor funcionalidad del aparato fotosintético (ETR) por aumento de la concentración de clorofila frente a ambos niveles de salinidad. Este aspecto también podría explicar la mayor EC de A frente a salinidad severa.

#### **4.3.7. Implicancias desde la perspectiva del manejo forestal y de los programas de mejoramiento genético de *Populus* spp.**

Desde la perspectiva del manejo forestal, estos resultados sugieren que el clon A sería la alternativa más viable en sitios donde la menor precipitación o el manejo inadecuado del agua generen condiciones de déficit hídrico; y a su vez, es el clon con mayor aptitud para suelos con niveles moderados de salinidad. En ambientes favorables, sin limitaciones de recursos, el clon C podría optimizar el rendimiento de las forestaciones a partir de su mayor potencial productivo. Las características de este clon

y la capacidad de aclimatación del clon A a un rango más amplio de ambientes, brindan la posibilidad de realizar manejo genotipo-sitio específico, es decir, mejorar la combinación entre genotipos de acuerdo a los ambientes definidos a nivel predial o regional. Por otra parte, dentro de este conjunto de clones, A puede ser una opción más segura para explorar la producción forestal con álamos en nuevas regiones con menor precipitación o limitaciones edáficas.

Por otra parte, en sitios con cierto riesgo de inundación o anegamiento debería evitarse la plantación de los clones C y R, principalmente por el nivel de mortalidad registrado. En condiciones de anegamiento prolongado todos los clones tienen alta probabilidad de vuelco de la planta por degradación de raíces y falta de soporte mecánico.

En ambientes con déficit hídrico, el clon ST puede ser particularmente riesgoso considerando su menor capacidad de regulación estomática y el riesgo de cavitación. Es común observar daños en la corteza de forestaciones adultas de este clon donde no se ha logrado asociar a una plaga o enfermedad en particular, y que podrían estar relacionados a un debilitamiento progresivo de los individuos ocasionado por factores ambientales que generen mayor susceptibilidad al ingreso de patógenos (CNA, 2012).

Desde la perspectiva del mejoramiento genético los aspectos evaluados también destacan a los clones A y C como material parental para realizar cruzamientos controlados considerando la capacidad de aclimatación a estrés y el potencial productivo respectivamente. Por otra parte, la información obtenida permite sugerir algunas variables que podrían incorporarse a los protocolos de selección temprana de genotipos candidatos. La elevada conductividad hidráulica del tallo es una característica deseable siempre que se combine con baja vulnerabilidad a la cavitación (combinación factible de acuerdo a los resultados) y esto le permita mantener su funcionalidad en un rango ambiental más amplio. Con la metodología disponible, estas variables (*kh*, *ks*, *kl* y *VC*) podrían evaluarse en un número relativamente acotado de genotipos y por lo tanto, deberían incorporarse luego de aplicar el proceso de selección inicial en función de las variables normalmente consideradas (enraizamiento, altura, diámetro del tallo y sanidad). El área foliar y la expansión foliar diaria también son variables importantes desde este punto de vista dado que se asocian con la productividad y son relativamente sencillas de medir.

#### 4.4. Conclusiones

Los sitios con inundación (o anegamiento) frecuente como las islas sin protección de las crecidas del río, y aquellos suelos con rasgos salinos representan una limitación importante para el crecimiento de estos genotipos de *Populus*, mientras que su tolerancia a condiciones de déficit hídrico moderado es mayor (a pesar de la pérdida de rendimiento). La caracterización ecofisiológica de estos clones permitió identificar algunos de los procesos que definen su potencial productivo y su capacidad de aclimatación a distintos tipos de estrés.

Los clones evaluados difieren en su potencial de crecimiento en ambientes favorables donde:  $C > R > A > ST$ . Sin embargo, aquel con mayor potencial de crecimiento tuvo baja capacidad de aclimatación a estrés y fue el más afectado en su producción de biomasa y supervivencia. Esto destaca la utilidad de incorporar la evaluación de los genotipos frente a distintos tipos de estrés en la etapa previa a la divulgación en el mercado. Esta información orienta la recomendación de genotipos para distintos ambientes y, a su vez, alimenta la base de datos disponible para la

identificación de características de selección temprana que se asocien con la productividad y tolerancia a estrés. Este análisis permitiría identificar clones como A que, a pesar de tener un potencial intermedio de crecimiento, tuvo mayor capacidad de aclimatación a estrés que el resto considerando que el orden de tolerancia a la sequía fue  $A > ST \approx R \approx C$ ; mientras que la tolerancia a salinidad moderada fue:  $A > R > ST > C$ ; y finalmente la tolerancia a inundación prolongada fue:  $A \approx ST > R > C$ .

La aclimatación a la sequía implicó algunas respuestas comunes a todos los clones (con ciertas diferencias en la magnitud de las mismas), como la reducción de la conductancia estomática, del área foliar y de la expansión foliar diaria, el aumento en la concentración de nitrógeno y de la clorofila en las hojas remanentes, o el aumento en la eficiencia en el uso del agua intrínseca. Entre aquellas estrategias que difieren entre clones, se destacaron las que regulan las relaciones hídricas por su relevancia en este tipo de estrés. Los cambios generados en la anatomía del xilema no modificaron la conductividad hidráulica del clon A y, a su vez, fue similar la capacidad de abastecimiento de agua por unidad de área foliar. Esto en combinación con su menor vulnerabilidad a la cavitación le permitió mantener los estomas abiertos por más tiempo sin perder la capacidad conductiva de sus tejidos a pesar de la reducción en el potencial hídrico del tallo y de las hojas. Por el contrario, en aquellos casos en que la sequía redujo la capacidad de abastecimiento de agua a las hojas, hubo mayor regulación estomática (C y R); o en su defecto, generación de embolismos y baja tasa de rehidratación de las hojas (ST).

La capacidad para mantener similar conductividad hidráulica bajo distintas condiciones ambientales facilita la aclimatación a estrés y representaría menor limitación para retomar el crecimiento frente a una mejora en las condiciones de disponibilidad hídrica. Otro aspecto a destacar, es que la conductividad hidráulica se relacionó con la productividad y no tuvo una relación directa con la vulnerabilidad a la cavitación. Es decir, que existe la posibilidad de seleccionar genotipos cuya elevada conductividad hidráulica del xilema le permita abastecer mayor área foliar y derive en mayor potencial de crecimiento sin que esto represente necesariamente mayor riesgo de cavitación y baja tolerancia a condiciones de déficit hídrico.

La salinidad también desencadenó estrategias de aclimatación comunes a todos los clones como la menor relación MS aérea:subterránea, menor área foliar y expansión foliar diaria, y la reducción de la conductancia estomática (en general con mayor magnitud que en la sequía). Sin embargo, el cierre estomático fue menor en A y esto también podría responder a la mayor capacidad para ajustar las relaciones hídricas. Por otra parte, el aumento de la concentración de clorofila en las hojas como respuesta a la salinidad derivó en mayor funcionalidad del aparato fotosintético (*ETR*).

Finalmente, los clones tuvieron cierta tolerancia a inundación durante un período corto (10 días) y luego comenzaron a expresar síntomas de estrés más severos. Las estrategias de aclimatación fueron escasas y esto derivó en baja tolerancia a la inundación prolongada. La reducción del área foliar y la capacidad de generar raíces adventicias y lenticelas hipertrofiadas, podrían ser determinantes en términos de supervivencia.

**Capítulo 5. Estabilidad productiva y plasticidad fenotípica de *Populus* spp. a lo largo de un gradiente de contenido de agua y sales en el suelo.**



## 5.1. Introducción

Las especies forestales, así como la mayor parte de las plantas, crecen en condiciones ambientales que presentan tanto heterogeneidad espacial como temporal (fluctuaciones anuales en temperatura, precipitación y fotoperíodo). Del mismo modo, enfrentan cambios en el microambiente (disponibilidad de luz, agua y nutrientes) a medida que avanzan desde los estadios iniciales hasta llegar a ser árboles adultos (Chambel *et al.*, 2005), situación propia de estas formas de vida. Así, la plasticidad fenotípica aparece como un aspecto fundamental para la aclimatación a esta heterogeneidad ambiental (Sultan, 1987), lo que también incrementa la posibilidad de sobrevivir frente a disturbios o situaciones de estrés (Sultan, 2000; Valladares *et al.*, 2002). En la actualidad, existe un interés creciente en la plasticidad fenotípica que resulta de la urgencia para predecir las posibles respuestas de las especies al cambio climático global (Aspinwall *et al.*, 2015; Rehfeldt *et al.*, 2001). Esta temática también comenzó a abordarse desde la perspectiva de la producción agrícola y forestal dado que la plasticidad fenotípica se ha considerado como un mecanismo clave para la producción sustentable en este contexto (Bloomfield *et al.*, 2014; Chambel *et al.*, 2005; Sadras *et al.*, 2009; Sambatti y Caylor, 2007; White *et al.*, 2013). Aspinwall *et al.* (2015) destacan este aspecto, y la relevancia que podría tener la variación de la plasticidad fenotípica intraespecífica en la identificación de genotipos capaces de incrementar o sostener su productividad en condiciones climáticas variables o extremas.

El análisis de la plasticidad fenotípica se basa en 3 principios propuestos por Bradshaw (1965): (i) la plasticidad de una característica es una variable independiente de dicha característica y está bajo su propio control genético. Un corolario de este principio es que la plasticidad puede ser considerada un objetivo de selección en sí mismo dentro de los programas de mejoramiento genético (Pigliucci, 2005); (ii) la plasticidad se asocia a una característica específica bajo la influencia de un ambiente en particular; y iii) existe una jerarquía de plasticidades, e.g. la estabilidad de una característica está asociada generalmente con una mayor plasticidad de las características relacionadas. En este sentido, se ha sugerido que las plantas tienen un compromiso entre niveles de organización y así, por ejemplo, que un rendimiento estable se asocia con mayor plasticidad en variables morfológicas o fisiológicas (Nicotra *et al.*, 2010; Sadras *et al.*, 2009; Zunzunegui *et al.*, 2009) o que los cambios fisiológicos mediados por el ambiente (generalmente reversibles) subyacen en la homeostasis de otras características morfológicas relevantes para la adaptación del individuo (Alpert y Simms, 2002; West-Eberhard, 2003). La plasticidad fisiológica suele considerarse como la más relevante para la aclimatación de especies leñosas a distintos tipos de estrés (Gratani *et al.*, 2003; Valladares *et al.*, 2002; Zunzunegui *et al.*, 2009).

Un requisito para los estudios de plasticidad fenotípica es que los organismos sometidos a distintos ambientes sean genéticamente idénticos. La facilidad de clonación de *Populus* es una ventaja en este sentido, y permite realizar comparaciones más precisas entre réplicas de experimentos que pueden estar separados en tiempo o espacio (Bradshaw *et al.*, 2000).

Existe extensa bibliografía que describe las respuestas de *Populus* frente a estrés abiótico de distinto origen (sequía, anegamiento, salinidad, deficiencias nutricionales, ozono, extremos térmicos entre otros) y que analiza los cambios generados en la fenología, asignación de biomasa entre compartimentos, morfología y fisiología a nivel de órgano, tejido y planta entera (Marron *et al.*, 2014). En el caso particular de la sequía, hubo grandes avances en la determinación de las bases fisiológicas que explican

la variación intraespecífica del rendimiento, y en algunos casos, se ha destacado la presencia de plasticidad fenotípica en determinadas variables y diferencias en la plasticidad fenotípica entre genotipos a lo largo de un gradiente de disponibilidad hídrica (Marron *et al.*, 2006; Monclus *et al.*, 2006; Plavcová y Hacke, 2012; Wu y Stettler, 1998). Sin embargo, son escasos los antecedentes donde la plasticidad fenotípica de *Populus* haya sido cuantificada (Bizet *et al.*, 2015; Fichot *et al.*, 2015; Funk *et al.*, 2007).

La interacción genotipo-ambiente (*GxE*) indica que existen diferencias en la plasticidad fenotípica de los genotipos pero no permite visualizar los patrones ni cuantificarla (Scheiner, 1993). Las diferencias fenotípicas suelen resumirse mediante la pendiente de las normas de reacción (Nicotra *et al.*, 2010) pero las mismas suelen ser complejas al considerar más de dos ambientes y en estos casos, se recurre a distintos índices de plasticidad fenotípica (Valladares *et al.*, 2000). Estos índices facilitan la interpretación de los resultados y la comparación entre diferentes estudios. Valladares *et al.* (2006) realizaron una recopilación de los índices más utilizados desde 1965 a 2005 y propusieron un índice alternativo (RDPI, Relative Distance Plasticity Index) que a diferencia del resto, permite realizar comparaciones estadísticas para cada variable analizada. El RDPI ha sido empleado con éxito en especies leñosas para la comparación de la plasticidad fenotípica de distintas variables morfológicas y fisiológicas en *Pinus* y *Quercus* (Baquedano *et al.*, 2008; Valladares *et al.*, 2006), en características de las hojas en 12 especies de selva tropical (Coste *et al.*, 2010), y en variables fisiológicas y características del xilema de *Prosopis* (López Lauenstein *et al.*, 2013). Por otro lado, el índice PIV (Plasticity index) se destaca por su sencillez y ha sido utilizado en gran número de trabajos de distintas disciplinas (Valladares *et al.*, 2006).

En el caso de *Populus*, el RDPI permitió estimar la plasticidad de características foliares frente a la sequía y determinar que la magnitud de la respuesta a nivel de expresión génica era mayor que en las variables macroscópicas asociadas (Bizet *et al.*, 2015). También se utilizó para estimar la plasticidad en vulnerabilidad a la cavitación de los vasos xilemáticos observándose una relación inversa con  $\psi_{PLC50}$ , es decir que los genotipos más vulnerables a la cavitación tenían mayor capacidad de aclimatación en condiciones de sequía (Fichot *et al.*, 2015). Finalmente, Funk *et al.* (2007) utilizaron el PIV para analizar la respuesta de *Populus deltoides* en un gradiente de recursos (agua y nutrientes) y encontraron que la plasticidad en las características a nivel de copa (tasas de iniciación y senescencia foliar, crecimiento relativo del tallo) tuvo mayor impacto sobre la productividad que la plasticidad a nivel de hoja (fotosíntesis, concentración de nitrógeno foliar, área foliar específica y eficiencia en el uso del agua).

Desde la perspectiva del mejoramiento genético, es importante explorar en qué medida la plasticidad en variables morfológicas y fisiológicas se relaciona con la estabilidad en el rendimiento, la capacidad de aclimatación en ambientes limitantes o el mayor potencial productivo en sitios favorables (Chambel *et al.*, 2005). Sin embargo, los estudios de estrés abiótico en el ámbito agrícola y forestal, suelen evaluar el efecto sobre el crecimiento y las respuestas fisiológicas frente a cambios ambientales pero no analizan en qué grado la plasticidad de las variables se relaciona con la productividad (Aspinwall *et al.*, 2015). En este sentido, (Sadras y Trentacoste, 2011) destacan la utilidad de realizar el análisis desde una perspectiva dual, considerando a las variables *per se* y a su plasticidad, y señalan que esta última podría explicar buena parte del efecto ambiental y brindar resultados más confiables.

**Objetivo 4:** Relacionar la plasticidad fenotípica de las variables morfo-anatómicas y fisiológicas con los mecanismos de respuesta a estrés hídrico y salino.

*Hipótesis:* “Existe una relación positiva entre el grado de plasticidad fenotípica de las variables fisiológicas y la aclimatación a estrés hídrico y salino de los genotipos de *Populus spp.*”.

**Objetivo 5:** Evaluar la magnitud de la plasticidad fenotípica y su relación con la estabilidad y capacidad productiva de los clones de *Populus spp.* frente a un gradiente en el contenido de agua y sales en el suelo.

*Hipótesis 5:* “Existe un compromiso entre la estabilidad y el potencial productivo de un clon y el mismo estará definido por la plasticidad fenotípica de las variables que tienen correlación con la producción de biomasa. Menor plasticidad en dichas variables estará asociada a mayor estabilidad productiva y menor capacidad para incrementar su crecimiento en ambientes favorables”.

## 5.2. Materiales y métodos

### 5.2.1. Descripción de los ambientes evaluados

El análisis de estabilidad productiva y plasticidad fenotípica de los clones de *Populus deltoides* ‘Australiano 129/60’ (femenino), ‘Carabelas INTA’ (masculino) y ‘Stoneville 67’ (masculino), y de *P. x canadensis* clon ‘Ragonese 22 INTA’ (masculino) (A, C, ST y R, respectivamente) se realizó considerando los 9 ambientes descritos en el apartado 4.2.1, es decir, capacidad de campo, inundación y sequía del Ensayo 1 (CC, I, S) y del Ensayo 2 (CC<sub>2</sub>, I<sub>2</sub>, S<sub>2</sub>); napa no salina a 20 cm de la superficie, napa con salinidad moderada; y napa con salinidad severa (CC<sub>n</sub>, SM, SS respectivamente).

### 5.2.2. Asignación de materia seca y variables morfológicas y fisiológicas

Las variables consideradas en el análisis de plasticidad fenotípica fueron descritas en el apartado 4.2.2 e incluyen a la producción de materia seca total (MS total, g) y diaria (MS diaria, g día<sup>-1</sup>), la MS (g) de hojas, tallo y raíz, la relación materia seca aérea:subterránea (MS A:S) y el área foliar (AF, cm<sup>2</sup>); área foliar individual máxima (AFImáx, cm<sup>2</sup>), área foliar específica (AFE, cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>), densidad de estomas ( $\delta e$ , n° mm<sup>-2</sup>), densidad de vasos xilemáticos ( $\delta v$ , n° mm<sup>-2</sup>), diámetro de vasos xilemáticos ( $\phi v$ ,  $\mu m$ ), proporción ocupada por el lumen de los vasos ( $A v$ , %), expansión foliar diaria (EFD, cm<sup>2</sup> día<sup>-1</sup>), clorofila total ( $\mu g$  cm<sup>-2</sup>), N foliar (%), P foliar (ppm), conductancia estomática ( $g_s$ , mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), potencial hídrico de la hoja ( $\psi$ , MPa), potencial hídrico prealba ( $\psi_{prealba}$ , MPa), tasa de transferencia de electrones ( $ETR$ ,  $\mu mol$  m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), conductividad hidráulica del tallo ( $kh$ , g cm s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>), conductividad hidráulica específica ( $ks$ , g cm<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>) y conductividad foliar específica ( $kl$ , g cm<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>). A excepción de la MS total y MS diaria, se clasificaron las variables en 3 grupos, morfo-anatómicas (M), fisiológicas (F) y aquellas relacionadas a la asignación de materia seca (A-MS).

### 5.2.3. Análisis de estabilidad productiva y plasticidad fenotípica

A partir de esta base de datos se evaluó la estabilidad productiva de cada clon mediante análisis de regresión (Eberhart y Russell, 1966; Finlay y Wilkinson, 1963; metodología descrita en el ítem 2.2.2). El coeficiente de regresión de cada genotipo ( $b_i$ ) se determinó de acuerdo al modelo lineal:  $y_i = a + b_i x_i + e$ , donde  $y_i$  es la producción de MS diaria (g día<sup>-1</sup>) de un clon en el ambiente  $i$ ;  $a$  es el valor de

intercepción del clon,  $x_i$  es el *índice ambiental* (promedio general de MS diaria en el ambiente  $i$ ), y  $e$  es el error. En función del esquema propuesto en la Figura 2.3 se analizó la estabilidad productiva (coeficiente de regresión  $bi$ ) en relación a la producción media de MS diaria de cada clon. De la misma manera, se relacionó  $bi$  con el crecimiento potencial diario de los clones estimado a partir de la media de los ambientes CC, CC<sub>2</sub> y CCn.

El análisis de estabilidad productiva se complementó con la estimación de la plasticidad fenotípica en la producción de MS a partir de los índices RDPIs y PIV (Valladares *et al.*, 2006) considerando que a menor plasticidad del crecimiento diario en distintos ambientes, mayor será la estabilidad productiva del genotipo. Estos mismos índices se utilizaron a su vez para evaluar la plasticidad de las variables descritas en el apartado 5.2.2.

El RDPIs (Índice de Plasticidad de Distancias Relativas simplificado) se estimó a partir de las distancias fenotípicas entre valores medios de la variable en cada ambiente y su rango es de 0 (ausencia de plasticidad) a 1 (plasticidad máxima):

$$RDPIs: [\sum (\bar{y}_i - \bar{y}_{i'}) / (\bar{y}_{i'} + \bar{y}_i)] n^{-1},$$

donde  $\bar{y}_i$  es la media de la variable analizada en el ambiente  $i$ , que es distinto de  $i'$  en cada comparación ( $i = CC, CC_2, CCn, S, S_2, I, I_2, SM, SS$ ) y  $n$  representa todas las combinaciones posibles entre ambientes, es decir, el número total de distancias que es posible estimar para cada clon. Luego se compararon los clones mediante un test de comparación de medias para cada variable (Valladares *et al.*, 2006).

El PIV, se estimó a partir del valor medio de la variable en las condiciones ambientales de ambos extremos (que pueden ser distintos en función del genotipo):

$$PIV (\%) = ((\bar{y}_{\text{máxima}} - \bar{y}_{\text{mínima}}) / \bar{y}_{\text{máxima}}) * 100,$$

siendo  $\bar{y}_{\text{máxima}}$  e  $\bar{y}_{\text{mínima}}$ , la media de la variable  $\bar{y}$  en los ambientes que tuvieron el valor máximo y mínimo respectivamente.

Por otra parte, se estimó la relevancia de cada tipo de variable en función de la plasticidad fenotípica media de los 3 grupos (morfo-anatómicas, fisiológicas y en la asignación de materia seca entre compartimentos). Finalmente, mediante un análisis multivariado de conglomerados (cluster analysis: método jerárquico de agrupamiento con distancia Euclídea promedio), se agruparon los clones en función del RDPIs de las variables analizadas. En todos los casos se utilizó el software InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2014) y el análisis de la varianza se complementó con la comparación de medias mediante el test de Duncan ( $p < 0,05$ ).

## 5.3. Resultados

### 5.3.1. Estabilidad productiva

La interacción genotipo-ambiente en la producción de MS diaria fue significativa (clon x tratamiento:  $p < 0,001$ ). En el análisis de regresión conjunta (Figura 5.1) fue posible comparar las rectas ajustadas para cada clon en función de su crecimiento en los 9 ambientes generados. El clon A fue el más estable ( $bi = 0,72$ ) y en sentido agronómico su estabilidad fue mayor a la tendencia media. Esto es coherente con el RDPIs, que indicó menor plasticidad para ese clon en la producción de materia seca diaria (Cuadro 5.1). Su aclimatación a estrés (a ambientes con bajo índice ambiental) fue mayor a la del resto de los clones.

El clon ST tuvo pendiente similar a A en el análisis de regresión conjunta (Figura 5.2) y fue más estable que C y R en función de  $bi = 0,8$ . Sin embargo, no tuvo diferencias significativas con R en función del RDPIs (Cuadro 5.1). Por otra parte, se encuentran los clones C y R, ambos inestables en relación a la media, con valores de  $bi = 1,28$  y  $1,21$  respectivamente (Figura 5.1). Estos clones tienen mejor aclimatación a ambientes más productivos (con mayor índice ambiental) y tuvieron una reducción importante del crecimiento en los ambientes más estresantes. El clon C tuvo mayor plasticidad en la producción de MS diaria que el resto aunque las diferencias con R no fueron significativas en función del RDPIs.

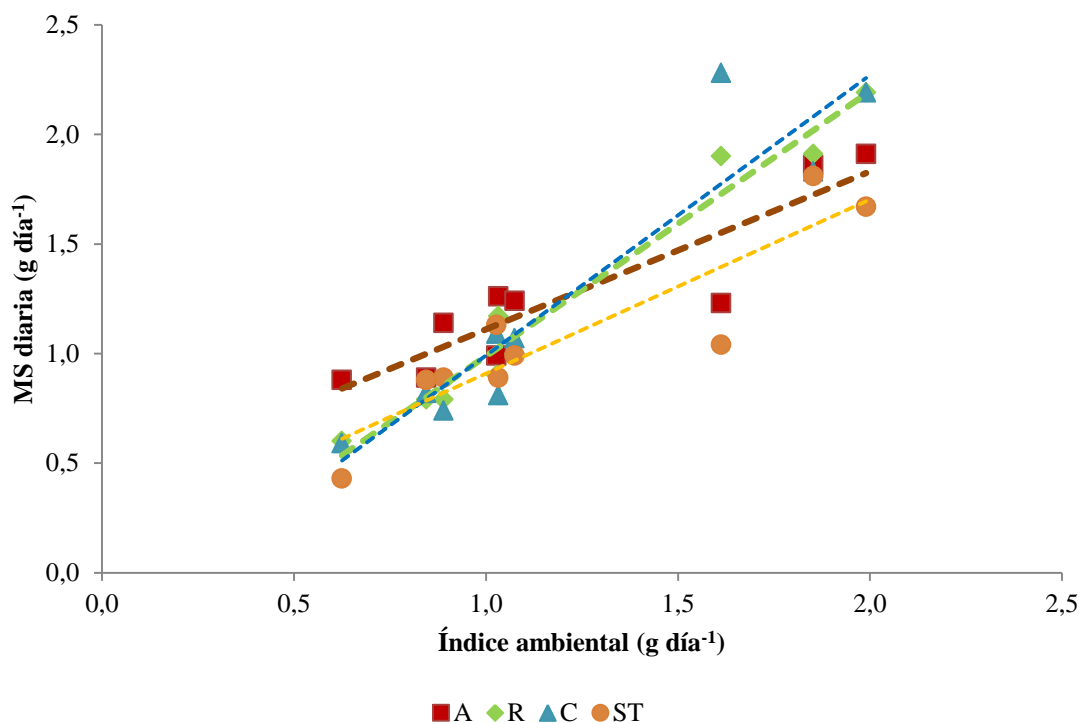


Figura 5.1. Análisis de regresión conjunta de los clones comerciales de *Populus deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en 9 ambientes con distinto contenido de agua y sales en el suelo.

En términos relativos, PIV (Cuadro 5.1), la reducción del crecimiento entre el ambiente más favorable y el más estresante fue similar en C, R y ST (73%, 73% y 76 % respectivamente) y mayor en estos clones que en el clon A (54%).

Cuadro 5.1. Índices de Plasticidad Fenotípica, RDPIs (+/- error estándar) y PIV (%) en la producción de materia seca diaria ( $\text{g día}^{-1}$ ) de los clones comerciales de *Populus deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) estimados en función de 9 ambientes con distinto contenido de agua y sales en el suelo. Letras distintas indican diferencias significativas entre clones ( $p < 0,05$ ).

Índice de Plasticidad Fenotípica	A	C	R	ST
<b>RDPIs</b>	0,16 ( $\pm 0,02$ ) <b>a</b>	0,28 ( $\pm 0,03$ ) <b>c</b>	0,26 ( $\pm 0,03$ ) <b>bc</b>	0,22 ( $\pm 0,03$ ) <b>b</b>
<b>PIv (%)</b>	54	73	73	76

En función de los parámetros  $bi$ , RDPIs y PIV, solo A conforma el conglomerado de “estables” mientras que C y R, y en menor medida ST fueron “inestables” en la producción diaria de materia seca (Figura 5.2).

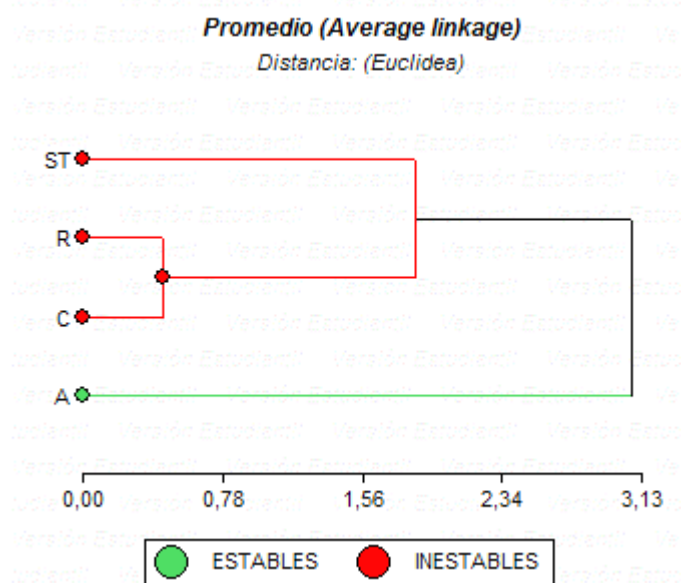


Figura 5.2. Análisis de conglomerados en función de la estabilidad en la producción de materia seca diaria ( $\text{g día}^{-1}$ ) de los clones de *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’ (A), ‘Carabelas INTA’ (C), ‘Stoneville 67’ (ST) y *P. x canadensis* ‘Ragonese 22 INTA’ (R) considerando las variables  $bi$ , PIV y RDPIs (coef. de correlación cofenética:0,913).

La producción media de MS diaria de A fue elevada a pesar de tener menor potencial de crecimiento que C y R en los ambientes más productivos (Figura 5.3). En función del esquema planteado en la Figura 2.3 y del conjunto de genotipos analizados, A es un clon estable y de alto rendimiento. En el caso de ST, la posición de la recta ajustada fue paralela e inferior a A y por ende, se ubicó en el cuadrante inferior izquierdo, fue estable pero con menor crecimiento que el resto de los clones en los ambientes considerados. Por otra parte, los clones C y R, con crecimiento medio similar a A, se ubicaron en el cuadrante superior izquierdo (inestable de alto rendimiento).

De la misma manera, se analizó la Figura 5.4, que refleja cierta relación entre el potencial productivo de los clones (producción de MS diaria solo considerando los ambientes favorables) y su estabilidad. Los clones A y ST tuvieron mayor estabilidad en el rango ambiental evaluado (los 9 ambientes) pero su capacidad para aprovechar los ambientes favorables fue menor a la de C y R. Estos últimos por otra parte, tuvieron baja tolerancia a estrés y mayor inestabilidad productiva.

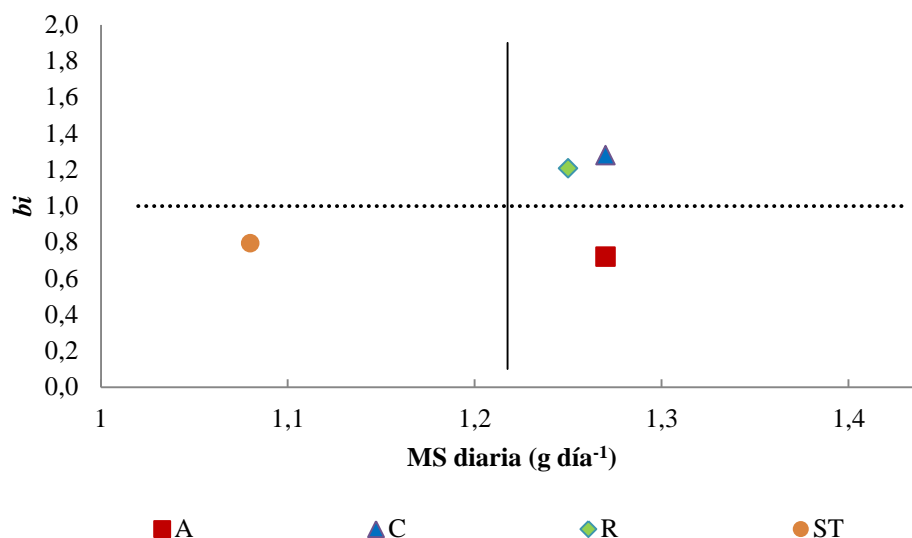


Figura 5.3 Relación entre la producción de MS diaria (g día<sup>-1</sup>) media y la pendiente de la regresión ( $bi$ ) de los clones de *P. deltooides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). La línea continua vertical representa la media general de MS diaria, mientras que la línea punteada horizontal corresponde a la pendiente media de las regresiones ( $bi = 1$ ) o estabilidad media.

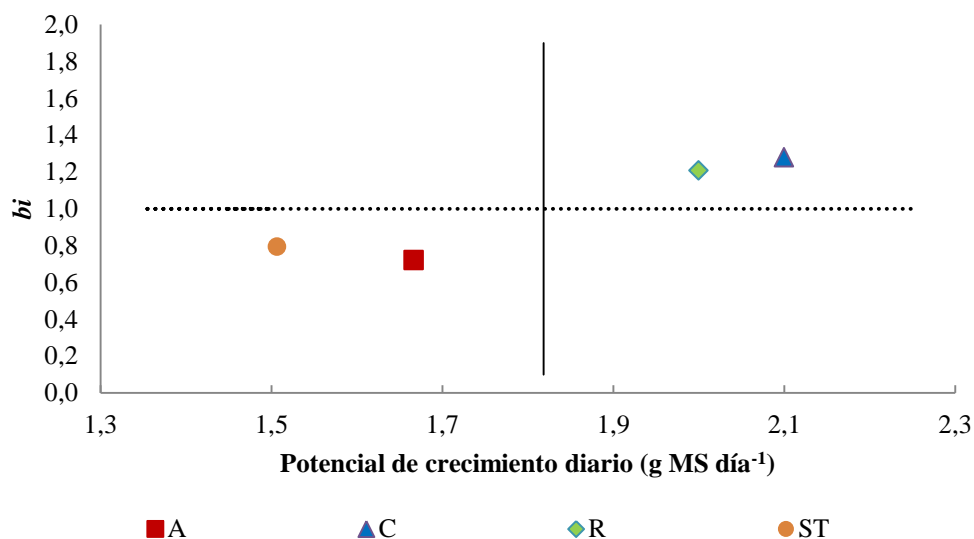


Figura 5.4 Relación entre el potencial de crecimiento diario (g MS día<sup>-1</sup>) en los ambientes favorables (CC, CC<sub>2</sub>, CCn) y la pendiente de la regresión ( $bi$ ) estimada en todo el rango ambiental de los clones de *P. deltooides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). La línea continua vertical representa la producción media de MS diaria en los tres ambientes mientras que la línea punteada horizontal corresponde a la pendiente media de las regresiones ( $bi = 1$ ) o estabilidad media de los genotipos en todo el rango ambiental.

### 5.3.2. Plasticidad fenotípica de las variables morfo-anatómicas, fisiológicas y en la asignación de materia seca entre compartimentos

Los procesos de aclimatación a estrés se asociaron a elevados índices de plasticidad en gran parte de las variables fisiológicas y de asignación de materia seca entre compartimentos (Cuadros 5.2 y 5.3). Mientras que las características morfo-anatómicas tuvieron baja plasticidad aún en el caso de  $\delta v$  que fue la variable más plástica.

Los clones tuvieron diferencias significativas en el RDPIs de distintas variables (Cuadro 5.2). La plasticidad en MS hojas y el AF fue menor en el clon A, tuvo valores intermedios en R y ST, y fue mayor en C, mientras que la relación MS aérea:subterránea tuvo menor RDPIs en R. Por otra parte, la única variable morfológica que tuvo diferencias significativas entre clones fue la densidad de estomas ( $\delta e$ ) que fue más plástica en R. La plasticidad de las variables fisiológicas tuvo diferencias entre clones en 7 variables. El clon A tuvo menor plasticidad que el resto en la concentración de N foliar,  $kh$ ,  $ks$  y  $kl$ , mientras que ST tuvo menor plasticidad en  $gs$  y mayor en  $\psi$  promedio; y finalmente, R tuvo menor plasticidad en el  $\psi_{prealba}$ .

El patrón fue similar en PIV (Cuadro 5.3), aunque se destacan algunas variables que no tuvieron diferencias significativas en el análisis de RDPIs. Entre éstas, la menor plasticidad del clon A en el contenido de clorofila total y P foliar, mayor plasticidad de de R en EFD y menor en  $Av$ , y menor plasticidad de A y ST en la ETR. La magnitud de la plasticidad fue mayor en las características MS raíz, relación MS aérea:subterránea y  $gs$  (Cuadros 5.2 y 5.3) y luego en las variables MS hojas, AF, EFD,  $\psi_{prealba}$ ,  $kh$ ,  $ks$  y  $kl$ .



Cuadro 5.2. Índices de Plasticidad Fenotípica (RDPIs) correspondientes a variables morfo-anatómicas (M), fisiológicas (F) y de asignación de materia seca entre compartimentos (A-MS) de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R). Letras distintas indican diferencias entre clones en la plasticidad fenotípica de dicha variable ( $p < 0,05$ ) y la columna valor de p corresponde a la probabilidad de error en la determinación de las diferencias entre clones mediante prueba de F (Fisher).

<i>Relative Distance Plasticity Index (RDPIs)</i>						
<i>Tipo</i>	<i>Variable</i>	<b>A</b>	<b>C</b>	<b>R</b>	<b>ST</b>	<i>valor de p</i>
	<i>MS diaria</i>	<b>0,16 a</b>	0,28 c	0,26 bc	0,22 b	<b>&lt;0,001</b>
	<i>MS total</i>	<b>0,25 a</b>	0,36 b	0,33 b	0,31 b	<b>0,001</b>
<i>A-MS</i>	<i>MS hojas</i>	<b>0,28 a</b>	<b>0,44 c</b>	0,38 b	0,36 b	<b>&lt;0,001</b>
<i>A-MS</i>	<i>MS tallo</i>	0,24	0,29	0,28	0,29	0,102
<i>A-MS</i>	<i>IV</i>	<b>0,22 a</b>	0,27 b	0,25 ab	0,28 b	<b>0,048</b>
<i>A-MS</i>	<i>MS raíz</i>	0,51	0,55	0,51	0,52	0,380
<i>A-MS</i>	<i>MS A:S</i>	0,46 b	0,46 b	<b>0,41 a</b>	0,45 b	<b>0,014</b>
<i>A-MS</i>	<i>AF</i>	<b>0,24 a</b>	<b>0,43 c</b>	0,31 b	0,32 b	<b>&lt;0,001</b>
<i>M</i>	<i>AFI máx</i>	0,11	0,11	0,13	0,11	0,222
<i>M</i>	<i>AFE</i>	0,1	0,11	0,13	0,11	0,090
<i>F</i>	<i>EFD</i>	0,19	0,23	0,24	0,21	0,268
<i>M</i>	<i>δe</i>	0,04 a	0,05 a	<b>0,17 b</b>	0,12 ab	<b>0,019</b>
<i>M</i>	<i>Øv</i>	0,06	0,03	0,07	0,05	0,138
<i>M</i>	<i>δv</i>	0,15	0,13	0,13	0,16	0,089
<i>M</i>	<i>Av</i>	0,05	0,09	0,02	0,09	0,121
<i>F</i>	<i>Clorofila total</i>	0,13	0,14	0,16	0,15	0,617
<i>F</i>	<i>N foliar</i>	<b>0,13 a</b>	0,17 ab	<b>0,21 c</b>	0,2 bc	<b>0,011</b>
<i>F</i>	<i>P foliar</i>	0,08	0,12	0,15	0,13	0,700
<i>F</i>	<i>gs</i>	0,49 ab	0,53 b	0,55 b	<b>0,43 a</b>	<b>0,003</b>
<i>F</i>	<i>ψ<sub>prealba</sub></i>	0,34 b	0,35 b	<b>0,25 a</b>	0,31 b	<b>0,003</b>
<i>F</i>	<i>ψ</i>	0,1 a	0,11 a	0,12 a	<b>0,14 b</b>	<b>0,006</b>
<i>F</i>	<i>ETR</i>	0,11	0,23	0,23	0,09	0,059
<i>F</i>	<i>kh</i>	<b>0,29 a</b>	0,42 b	0,46 b	0,48 b	<b>0,005</b>
<i>F</i>	<i>ks</i>	<b>0,19 a</b>	0,32 b	0,35 b	0,36 b	<b>0,037</b>
<i>F</i>	<i>kl</i>	<b>0,22 a</b>	0,28 ab	0,33 b	0,35 b	<b>0,019</b>

Cuadro 5.3. Índices de Plasticidad Fenotípica (PIv, %) correspondiente a las variables morfo-anatómicas (M), fisiológicas (F) y de asignación de materia seca entre compartimentos (A-MS) de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R).

Tipo	Variable	Índice de Plasticidad (PIv)			
		A	C	R	ST
	<i>MS diaria</i>	54	73	73	76
	<i>MS total</i>	79	86	86	89
A-MS	<i>MS hojas</i>	84	96	96	91
A-MS	<i>MS tallo</i>	75	75	76	85
A-MS	<i>IV</i>	68	76	74	83
A-MS	<i>MS raíz</i>	97	96	96	96
A-MS	<i>MS A:S</i>	92	93	92	93
A-MS	<i>AF</i>	78	94	86	88
M	<i>AFI máx</i>	44	40	51	48
M	<i>AFE</i>	41	43	46	38
F	<i>EFD</i>	58	64	70	58
M	$\delta e$	11	14	41	30
M	$\delta v$	17	09	20	14
M	$\delta v$	36	32	33	39
M	<i>Av</i>	14	23	05	24
F	<i>Clorofila total</i>	42	50	53	54
F	<i>N foliar</i>	33	40	48	45
F	<i>P foliar</i>	21	30	38	32
F	<i>gs</i>	97	98	98	94
F	$\Psi_{prealba}$	81	76	68	81
F	$\psi$	45	41	48	52
F	<i>ETR</i>	28	50	51	25
F	<i>kh</i>	76	93	92	90
F	<i>ks</i>	61	85	77	80
F	<i>kl</i>	63	73	77	81

Considerando las variables agrupadas en función del tipo (Cuadros 5.2 y 5.3), la magnitud de la plasticidad morfo-anatómica fue menor a la fisiológica y ambas fueron menores a la plasticidad en la asignación de materia seca tanto en PIV como en RDPIs (Cuadro 5.4,  $p < 0,001$  en ambos casos). Por otra parte, en este análisis agrupado, los clones no tuvieron diferencias en relación al orden de relevancia de estos tipos de plasticidad ( $p = 0,709$  y  $p = 0,636$  en PIV y RDPIs, respectivamente).

Cuadro 5.4. Índices de Plasticidad Fenotípica PIV y RDPIs (promedio  $\pm$  error estándar) de las variables morfo-anatómicas, fisiológicas y de asignación de materia seca entre compartimentos, descritas en los Cuadros 5.2 y 5.3. Letras distintas dentro de la columna, indican diferencias significativas en la plasticidad fenotípica media ( $p < 0,05$ ).

	PIV (%)	RDPIs
<b>Plasticidad Morfo-anatómica</b>	30 ( $\pm 0,04$ ) a	0,10 ( $\pm 0,02$ ) A
<b>Plasticidad Fisiológica</b>	63 ( $\pm 0,03$ ) b	0,27 ( $\pm 0,03$ ) B
<b>Plasticidad en Asignación de MS</b>	89 ( $\pm 0,04$ ) c	0,39 ( $\pm 0,02$ ) C

El análisis de conglomerados en función de los valores de RDPIs de las distintas variables (sin incluir MS diaria y MS total) diferenció al clon A del resto mientras que, en el segundo grupo, el clon ST se diferenció de C y R (Figura 5.5). En función de los resultados descritos en el Cuadro 5.2 es posible asociar a A con mayor estabilidad en su respuesta a lo largo de los 9 ambientes mientras que C y R en el otro extremo, se agrupan por su mayor plasticidad en buena parte de las variables evaluadas. Es notable la similitud de este patrón con aquel de estabilidad en la producción de MS diaria (Figura 5.2) debido principalmente al RDPIs de las variables fisiológicas.

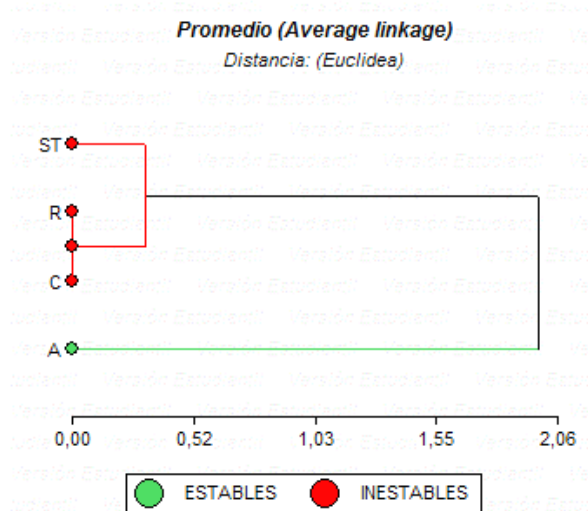


Figura 5.5. Análisis de conglomerados de los clones de *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A), 'Carabelas INTA' (C), 'Stoneville 67' (ST) y *P. x canadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R) en función del RDPIs de las variables morfo-anatómicas, fisiológicas y de asignación de materia seca descritas en el Cuadro 5.2 (coeficiente de correlación cofenética: 0,979).

#### 5.4. Discusión

La tasa de crecimiento de una especie en ambientes favorables suele tener un compromiso con su tolerancia a estrés por limitación de recursos (Lambers *et al.*, 2008). Asociado a este fenómeno se ha observado un compromiso entre la estabilidad productiva y el potencial de rendimiento en especies forestales (Koo *et al.*, 2007; Li y McKeand, 1989). Esta relación se verificó entre los clones de *Populus* al contrastar su potencial de crecimiento en ambientes favorables (CC, CC<sub>2</sub> y CC<sub>n</sub>) con el parámetro de estabilidad *bi* (Figura 5.3). Los clones C y R con mayor potencial de crecimiento fueron más inestables a lo largo de los 9 ambientes (cuadrante superior derecho), mientras que A y ST (cuadrante inferior izquierdo) tuvieron menor potencial de crecimiento y mayor estabilidad.

El análisis del parámetro *bi* y el índice RDPIs resultó en un patrón similar respecto a la estabilidad productiva de los clones, mientras que PIV solo permitió diferenciar la mayor estabilidad de A (Cuadro 5.1). En el caso de ST, el PIV sobreestimó la plasticidad dado que solo incluye 2 de los 9 ambientes en el análisis (los extremos ambientales de cada clon) y esta es una de sus mayores desventajas (Valladares *et al.*, 2006). Cabe destacar la importancia de combinar el análisis de estabilidad con el rendimiento dado que los índices y el parámetro *bi* son comparables con la pendiente de la norma de reacción pero no permiten inferir la posición de la misma (Strand y Weisner, 2004).

La estabilidad es deseable cuando deriva de un buen desempeño en ambientes de bajo rendimiento medio, pero puede ser una desventaja si está asociada con la baja capacidad para capturar los beneficios de los ambientes favorables (Aspinwall *et al.*, 2015; Sadras *et al.*, 2009). El clon A, a pesar de tener menor potencial de crecimiento que C y R (Figura 5.4) tuvo similar crecimiento medio (Figura 5.3) y esto se debe a su mejor desempeño en sitios más estresantes (Figura 5.1). El clon ST sin embargo, tuvo buena estabilidad productiva pero asociada a un menor crecimiento medio que el resto de los clones debido a su baja capacidad para aprovechar los sitios favorables y un crecimiento similar a C y R en los sitios desfavorables. Es decir, que desde la perspectiva productiva, la estabilidad será una ventaja siempre que resulte en un rendimiento medio aceptable (Sadras *et al.*, 2009). El clon A pertenece a la categoría estable de alto rendimiento y en general, esta es la opción más deseable dentro de un programa de mejoramiento genético (Li y McKeand, 1989; Yu y Pulkkinen, 2003). Por otra parte, cabe aclarar que en este análisis no se consideró la supervivencia de los distintos clones en los ambientes con estrés (donde se vieron más afectados los clones C y R).

La comprensión de las respuestas de la planta en un gradiente ambiental requiere de la disección de la variación fenotípica en tantos componentes como sea posible (Valladares *et al.*, 2006). Sin embargo, es común que se agrupen distintas características para realizar una comparación estadística entre tipos de plasticidad o evaluar cuál es más relevante en cada genotipo (Catoni *et al.*, 2015; Gratani, 2014; Gratani *et al.*, 2003; Valladares *et al.*, 2002; Zunzunegui *et al.*, 2009). En esos casos se promedian variables con distinto significado biológico y el resultado depende de las características consideradas y la forma en que se agrupan (Valladares *et al.*, 2006). A pesar de estas desventajas y la dificultad para comparar entre distintos trabajos, puede ser útil establecer en qué medida la aclimatación responde a cambios funcionales (y generalmente reversibles en el corto plazo) o a modificaciones morfológicas permanentes o con mayor plazo de recuperación (Sultan, 2004). Distintos autores, han destacado a la plasticidad fisiológica en especies leñosas como la más relevante durante

la aclimatación a estrés hídrico (Gratani *et al.*, 2003; Zunzunegui *et al.*, 2009) y en ambientes con interacción entre estrés hídrico y lumínico (Niinemets y Valladares, 2004; Valladares *et al.*, 2002). Sin embargo, en este estudio los clones tuvieron mayor plasticidad en la asignación de materia seca mientras que la plasticidad fisiológica tuvo valores intermedios (Cuadro 5.4). Esta diferencia podría asociarse con distintos factores: los grandes cambios que genera la inundación en MS raíz y en la relación MS aérea:subterránea (este ambiente no se analizó en los trabajos mencionados); las características agrupadas dentro de cada tipo de plasticidad; o las diferencias en la duración y severidad de las condiciones de estrés. Finalmente, cabe destacar que la plasticidad morfológica fue reducida aún en variables como AFE, a diferencia de lo observado por Monclus *et al.* (2006).

La estabilidad de una variable integradora como la MS total suele asociarse a una elevada plasticidad en niveles jerárquicos inferiores (Chambel *et al.*, 2005; Nicotra *et al.*, 2010; Sadras *et al.*, 2009; Zunzunegui *et al.*, 2009) y a su vez, es factible considerar que aquellas variables donde los clones difieren en su plasticidad fenotípica, sean las que expliquen en mayor medida las diferencias en la estabilidad productiva. En este sentido, la mayor parte de las características con diferencias clonales en su plasticidad fueron más estables en el clon A; solo la relación MS aérea: subterránea y el  $\psi_{\text{prealba}}$  fueron más estables en R (Cuadros 5.2 y 5.3). Estos resultados coinciden con lo esperado y es importante destacar dos aspectos: a) que la menor plasticidad en relación a los demás clones no implica que la plasticidad sea necesariamente baja y de hecho, las características MS hojas, AF, *gs*, *kh*, *ks* y *kl* se destacaron por su elevada plasticidad en este rango de ambientes, y b) es lógico que la mayor estabilidad productiva del clon A esté relacionada con una menor plasticidad en variables que tuvieron correlación positiva con la producción de biomasa (Cuadro 4.20) como la MS hojas (0,83), AF (0,86), IV (0,81), *kh* (0,77), *ks* (0,6) y *gs* (0,67). En esta misma dirección, la menor plasticidad del clon A en N foliar y *kl* implican menor variación entre ambientes en la capacidad fotosintética de la hoja (también tuvo menor PIV en clorofila total y P foliar) y similar capacidad de abastecimiento de agua por unidad de área foliar respectivamente.

El resto de las diferencias observadas en la plasticidad de los clones corresponden a características puntuales y se relacionaron en menor medida con la estabilidad productiva. En el caso de ST, su menor plasticidad en *gs* fue coherente con una mayor plasticidad en el potencial hídrico de la hoja y su baja capacidad de regulación estomática. Por el contrario, la menor plasticidad del  $\psi_{\text{prealba}}$  en R podría relacionarse con su regulación estomática y menor caída del potencial hídrico durante el día. Este clon fue menos plástico en la relación MS aérea:subterránea debido a una asignación elevada a raíces aún con buena disponibilidad hídrica. Por otra parte, tuvo mayor plasticidad en la  $\delta e$  aunque esta variable no se asoció con los procesos de aclimatación a estrés. En el caso de C, la elevada plasticidad del AF y MS de hojas se puede asociar con su inestabilidad en el desempeño entre los distintos ambientes.

En términos generales, el clon ST tuvo mayor plasticidad que A y sus índices fueron intermedios o similares a C y R (Cuadros 5.2 y 5.3). A su vez, el análisis de conglomerados en función del RDPIs de las distintas variables (Figura 5.5) distinguió al clon A del resto y dentro del segundo grupo, ST se separó de C y R. Este patrón coincide con aquel observado en el análisis de estabilidad productiva (Cuadro 5.1 y Figura 5.2) y sugiere un paralelismo entre la plasticidad productiva del clon (producción de MS) y su plasticidad media en las variables subyacentes, especialmente en aquellas

variables fisiológicas asociadas a la producción de MS que definieron en gran medida estos patrones.

## 5.5. Conclusiones

En relación a la metodología de evaluación de la estabilidad productiva es interesante combinar el análisis de regresión conjunta (que depende de la combinación de clones evaluados) con un índice como el RDPIs que permite realizar comparaciones estadísticas entre clones y se estima de manera independiente para cada clon. A su vez, este último índice fue la mejor opción para evaluar la plasticidad fenotípica de las variables fisiológicas, morfo-anatómicas y de asignación de materia seca entre compartimentos.

La estabilidad productiva de los clones de *Populus* tuvo una relación inversa con su potencial de crecimiento. Los clones C y R tuvieron gran capacidad para explotar los ambientes favorables pero fueron muy susceptibles a estrés y esto se reflejó en su inestabilidad. La estabilidad productiva es deseable cuando deriva de un buen desempeño en ambientes de bajo rendimiento medio, pero puede ser una desventaja si está asociada con la baja capacidad para capturar los beneficios de los ambientes favorables. Estas diferencias fueron claras entre los clones más estables y explicaron el mejor desempeño de A respecto a ST.

La magnitud de la plasticidad fue mayor en las variables fisiológicas y la asignación de biomasa entre compartimentos de la planta y tuvo una tendencia similar entre genotipos. La plasticidad fue elevada en gran parte de las variables correlacionadas con la productividad; sin embargo, el orden relativo de los clones parece ser el aspecto más relevante en la asociación entre estabilidad productiva y plasticidad fenotípica de las variables subyacentes. La estrategia de aclimatación del clon A en distintos ambientes compromete en menor medida las funciones de la planta, y resultó en una mayor estabilidad en gran parte de las variables analizadas. Esto es especialmente importante en características asociadas a la productividad como MS hojas, AF, IV, *kh*, *ks*, *kl*, Nfoliar donde tuvo cierta plasticidad pero menor al resto de los clones.

Desde el punto de vista del mejoramiento genético forestal, si se considera que las variables relacionadas con la capacidad productiva fueron AF, EFD, *kh*, *ks*, *gs*,  $\psi_{prealba}$ , *ETR*, *EUN* y *EUA* intrínseca (en este último caso, es negativa), mientras que en relación a la estabilidad productiva fueron principalmente la baja plasticidad en AF, *kh*, *ks*, *kl* y Nfoliar, la propuesta sería centrar la búsqueda en genotipos que maximicen el AF y las variables hidráulicas en sitios favorables y sean capaces de mantenerlas estables en el rango ambiental propuesto. Es factible que estas variables en común definan en parte el compromiso observado entre ambos objetivos y no sea posible maximizarlos en simultáneo; sin embargo, si se logra incrementar el área foliar y la conductividad hidráulica manteniendo cierta estabilidad en los ambientes desfavorables, podría incrementarse el rendimiento medio a pesar de que dicho genotipo no sea el que posee el mayor potencial de rendimiento. En este sentido, una de las claves podría ser la selección de genotipos capaces de generar tejido xilemático con elevada conductividad hidráulica pero cuyas características anatómicas no comprometan la resistencia a la cavitación. Esto resulta factible si se considera que en este conjunto de clones se verificaron desvíos de la tendencia general que propone un compromiso entre el aumento de la conductividad hidráulica (y del potencial productivo) y la vulnerabilidad a la cavitación del xilema.

## **Capítulo 6. Discusión general y consideraciones finales.**

## 6.1. Discusión general

El análisis a escala de rodal (Capítulo 3) permitió responder a un gran número de interrogantes en relación a la heterogeneidad ambiental presente en las forestaciones dentro de predios endicados a partir de los cambios en la relevancia de los flujos hidrológicos, la influencia de la sistematización, el manejo interno del agua, y el efecto de las propias forestaciones sobre la dinámica hidrológica. En primer lugar, se destaca la relevancia de las precipitaciones en estos sistemas a pesar de insertarse en una matriz regional definida por la dinámica fluvial (Malvarez, 1999). Esto se debe a la elevada tasa de consumo de agua de las forestaciones y la baja tasa del flujo fluvial subterráneo hacia el interior de las islas reflejada en el desacople entre la napa y la evolución diaria del río. Otro aspecto clave que surgió de este estudio, es la influencia de los canales internos sobre la evolución de la napa freática y la producción forestal. Los árboles que crecen asociados a los cursos de agua no solo tienen mayor crecimiento en los años secos (con precipitación acumulada menor a la media histórica) sino también mayor estabilidad interanual que resulta finalmente en mayor rendimiento medio. El mayor crecimiento en los sectores cercanos al canal se asoció con la mayor disponibilidad de agua como resultado de una elevada tasa de recarga de la napa (flujo desde el canal y mayor ascenso por precipitaciones) que la mantuvo a menor profundidad y elevó el contenido de humedad en el perfil superior del suelo a pesar del mayor consumo de agua de las forestaciones en este sector. Por otra parte, la cercanía al canal combina estas ventajas con el efecto positivo sobre la calidad de agua (menor concentración de sales) y la posibilidad de drenar los excesos con mayor facilidad.

En los sectores alejados de los canales se corroboró el efecto del estrés sobre el crecimiento y la reducción del índice de área foliar, del área foliar específica y de la conductancia estomática (estimada a partir de la menor discriminación isotópica de  $^{13}\text{C}$  en la madera). Estos síntomas de estrés se asociaron a la menor disponibilidad de agua en el perfil superior del suelo, una napa freática más profunda y mayor concentración de sales en el suelo y en la napa que reducen la proporción de agua útil para la planta. En este sentido, Ceballos (2011) sugirió un posible efecto de acumulación de sales luego del endicamiento, drenaje y forestación en reemplazo de los pajonales en esta región. Un proceso similar fue descrito por Jobbágy y Jackson (2004) por reemplazo de pastizales con forestaciones en la región Pampeana, y observado en otras regiones de Argentina por Nosetto *et al.* (2008) o en forestaciones de Australia por Heuperman (1999). Jobbágy y Jackson (2004) proponen un modelo conceptual que define tres condiciones básicas para que esto ocurra y que es factible que estén presentes en los sistemas forestales analizados en esta tesis: (a) que las forestaciones reduzcan la capacidad de recarga de la napa a partir de un balance hídrico más negativo, (b) que la textura del suelo permita que haya flujo de agua y sales disueltas hacia las raíces de los árboles, y (c) que los árboles puedan acceder a la napa freática. A su vez, la concentración de cloruros asociada a la mayor CE del agua de la napa en los sectores alejados de los cursos de agua, exige evaluar si hay un efecto fitotóxico sobre las forestaciones de álamo.

Estos resultados destacan la relevancia del contenido de agua y sales en el suelo como factores determinantes de la productividad de *Populus* y la necesidad de replantear el manejo del agua en estas forestaciones para generar condiciones óptimas más homogéneas. A su vez, es importante destacar que este efecto de la distribución espacial del agua fue significativo en el clon 'Australiano 129/60', es decir, en aquel con mayor estabilidad productiva y por lo tanto, es esperable que sea aún mayor en el resto de los clones.



Considerando estos resultados, es factible asociar la gran variabilidad en el rendimiento de los clones de *Populus* evaluados en la red de ensayos (Capítulo 2) con la elevada heterogeneidad ambiental presente en cada predio en función de la sistematización, relieve y manejo del agua que realiza el productor. La evaluación de la estabilidad productiva de los genotipos de *Populus* a escala regional permitió corroborar las observaciones empíricas y definir al clon 'Australiano 129/60' (A) como estable de alto rendimiento (esto explica que sea actualmente el más difundido en la región); en menor medida también el clon 'Stoneville 67' (ST) fue estable aunque su rendimiento fue menor a la media, mientras que 'Carabelas' (C) y 'Ragonese 22 INTA' (R) fueron inestables y se ubicaron en los extremos, C tuvo el mayor rendimiento medio mientras que R fue menor al resto.

Los resultados entre ambas escalas de análisis, a campo con 8 años de edad (Capítulo 2) vs ensayos manipulativos anuales (Capítulo 5), fueron coherentes en relación al patrón de estabilidad productiva. Las escasas diferencias se relacionaron con el clon ST que, en función de los parámetros *bi*, RDPIs y PIV, fue levemente más estable a escala regional. Sin embargo, hubo dos factores que podrían influenciar esta respuesta: el primero es la ausencia de este clon en uno de los ambientes evaluados a escala regional y el segundo es la influencia del índice PIV que no detectó correctamente el comportamiento de ST en ensayos controlados dado que su determinación solo considera dos de los nueve ambientes evaluados y difirió de *bi* y RDPIs que indicaban mayor estabilidad. La coherencia entre escalas destaca dos aspectos muy importantes, la factibilidad de realizar una evaluación temprana de la estabilidad productiva en el rango ambiental propuesto, y la posibilidad de identificar las características que la definen asumiendo que las mismas estarán asociadas a la estabilidad productiva a lo largo del ciclo forestal.

Al relacionar la estabilidad productiva con el rendimiento (*bi* vs rendimiento medio a escala regional, y *bi* vs. producción diaria de materia seca en ensayos controlados) los clones A, ST, y C fueron clasificados de la misma manera (estable de alto rendimiento, estable de bajo rendimiento e inestable de alto rendimiento respectivamente) mientras que las diferencias se encontraron en el desempeño del clon R. Este clon fue inestable con alta producción de MS en los ensayos controlados pero fue inestable de bajo rendimiento medio a campo. Las diferencias podrían asociarse a mayor asignación de MS a hojas y raíces que no se incluyeron en el rendimiento a campo donde solo se consideró el fuste. En este sentido, Borodowski *et al.* (2005) observaron que el incremento corriente anual en área basal decaía previamente en R respecto al resto de los clones (A, C y ST entre otros).

El análisis de *bi* vs potencial de crecimiento (producción de MS diaria en ambientes favorables, es decir, CC, CC<sub>2</sub> y CC<sub>n</sub>) permitió corroborar la relación inversa entre la estabilidad productiva de un genotipo y su potencial de rendimiento que ha sido observado por otros autores en distintas especies forestales (Koo *et al.*, 2007; Li y McKeand, 1989). Los clones con mayor potencial de crecimiento, C y R, fueron inestables mientras que los más estables, A y ST, tuvieron un potencial de crecimiento menor a la media. Esto sugiere un compromiso entre la capacidad de explotar los ambientes favorables y su posibilidad de mantener estable el rendimiento en todo el rango ambiental. Por otra parte, se destaca la relevancia productiva que tuvo el buen desempeño de A en ambientes desfavorables dado que le permitió elevar el rendimiento medio y ser clasificado como estable de alto rendimiento que generalmente es la opción más deseable dentro de los programas de mejoramiento genético (Li y McKeand, 1989; Yu y Pulkkinen, 2003). Esto difiere de aquellos casos donde las diferencias de

tolerancia a estrés permiten explicar la supervivencia diferencial en dichas condiciones pero implican niveles de producción muy bajos y finalmente no tienen relevancia productiva.

El análisis de los mecanismos de aclimatación a estrés y la identificación de variables relacionadas con la supervivencia y productividad de estos clones a lo largo de los 9 ambientes con distinto contenido de agua y sales en el suelo (Capítulo 4), permitió relacionar distintas variables y su plasticidad, con la capacidad y estabilidad productiva de los clones de *Populus* en este rango ambiental (Capítulo 5).

A partir de los resultados obtenidos a capacidad de campo y con napa a 20 cm de la superficie (no salina) se pudo determinar la diferencia en el potencial de crecimiento de los genotipos donde  $C > R > A > ST$ . El clon C tuvo mayor  $\psi$  promedio que el resto de los clones asociado a su mayor capacidad para conducir agua y abastecer a las hojas, vulnerabilidad a la cavitación relativamente baja y buena regulación estomática. Estas características y su mayor AF podrían explicar en gran medida su potencial de crecimiento en condiciones favorables. Por otra parte, los clones tuvieron diferencias en su capacidad de aclimatación a estrés y supervivencia. En este caso, se destacó el clon A, dado que su tolerancia fue mayor frente a los tres tipos de estrés, especialmente en sequía y salinidad, y determinó su mayor estabilidad productiva a lo largo de este rango ambiental. En el otro extremo, el clon C tuvo baja capacidad de aclimatación a estrés y fue el más afectado en términos de producción y supervivencia frente a salinidad e inundación.

En relación a los distintos tipos de estrés, los cuatro genotipos tuvieron mayor capacidad de aclimatación a la sequía. Algunos mecanismos de respuesta fueron comunes a los cuatro genotipos, como la reducción de la relación MS aérea:subterránea, la regulación del área foliar, el aumento en la concentración de N y clorofila en las hojas remanentes, así como el aumento en la EUA intrínseca, mientras que las relaciones hídricas determinaron las principales diferencias entre clones. En este sentido, el clon A, a pesar de tener baja conductividad hidráulica del tallo aún en condiciones favorables, no modificó significativamente su  $kh$  y  $ks$  frente a la sequía y a su vez, mantuvo un equilibrio con el AF sin modificar la capacidad de abastecimiento de agua por unidad de área foliar ( $kl$ ). El mayor margen de seguridad frente a fallas hidráulicas le permitió mantener los estomas abiertos (la  $gs$  de A fue mayor en momentos con alta demanda evapotranspirativa) sin perder la capacidad conductiva de sus tejidos a pesar de la reducción en su  $\psi$ . Frente a estrés salino también hubo mecanismos de aclimatación en común, como la reducción de la relación MS aérea:subterránea y la regulación del AF (efectos similares a la sequía) y las ventajas de A se asociaron a menor reducción de  $gs$  (ajuste de relaciones hídricas) y menor pérdida de funcionalidad del aparato fotosintético (*ETR*) por aumento de la concentración de clorofila en ambos niveles de salinidad. Finalmente, los clones fueron poco tolerantes a inundación y las escasas diferencias en favor de A y ST podrían relacionarse con su capacidad de generar raíces adventicias cercanas a la superficie del agua y su regulación del AF. Estos resultados difieren levemente de Luquez *et al.* (2012) quienes clasificaron a A como moderadamente tolerante a inundación mientras que C y ST fueron definidos como poco tolerantes.

El análisis de correlación entre la producción de materia seca y distintas variables morfo-anatómicas y fisiológicas permitió destacar aquellas que tuvieron mayor relevancia en los ambientes evaluados. En este sentido y como era esperable, el AF y  $gs$  se asociaron positivamente con el crecimiento. A su vez, también lo hicieron otras variables fisiológicas relacionadas con el balance hídrico de la planta como el  $\psi$  prealba,  $kh$  y  $ks$  y la EFD, que sintetiza el efecto de las distintas estrategias de

regulación del área foliar, u otras como la *EUN* asociada a un nutriente clave para el aparato fotosintético y el crecimiento de la planta. Estas características han sido reportadas por distintos autores aunque generalmente varía su relevancia o el número de variables evaluadas en cada trabajo (Ceulemans *et al.*, 1992; Dillen *et al.*, 2011; Fichot *et al.*, 2015; Hajek *et al.*, 2014; Marron *et al.*, 2005; Monclus *et al.*, 2005). Por otra parte, a partir de la relación entre la estabilidad productiva y la plasticidad fenotípica de estas características, fue posible asociar a la mayor estabilidad de A con menor plasticidad de las variables *kh*, *ks*, *kl*, AF, MS hojas y Nfoliar. Considerando que el AF, *kh* y *ks* también se asocian a la producción de MS, es factible que las mismas determinen en gran medida el compromiso entre potencial de crecimiento y estabilidad productiva. Es decir, que menor plasticidad en AF, *kh* y *ks* resulte en mayor estabilidad pero que esto implique menor capacidad para incrementar su magnitud en sitios favorables.

Desde la perspectiva del mejoramiento genético forestal, estos hallazgos destacan la importancia de evaluar estas variables, AF, *kh* y *ks*, desde una perspectiva dual, la variable *per se* y su plasticidad (Sadras y Trentacoste, 2011), para la selección temprana de genotipos estables de alto rendimiento. Si se logra incrementar el área foliar y la conductividad hidráulica del xilema manteniendo cierta estabilidad en los ambientes desfavorables, podría incrementarse el rendimiento medio a pesar de que dicho genotipo no sea el que posee el mayor potencial de rendimiento en condiciones óptimas.

## 6.2. Contraste de hipótesis

*Hipótesis 1: “El clon ‘Australiano 129/60’ tiene mayor estabilidad productiva a campo que los clones ‘Stoneville 67’, ‘Carabelas INTA’ y ‘Ragonese 22 INTA’, y esta diferencia se verá reflejada en la interacción genotipo-ambiente y en la menor pendiente de la norma de reacción a lo largo del gradiente ambiental”.*

Los resultados obtenidos a partir del análisis de la productividad de los ensayos clonales distribuidos en la región del Delta del Paraná aportan evidencias a favor de la hipótesis planteada. En la evaluación formal y cuantificación de la estabilidad productiva a campo se verificó la interacción genotipo-ambiente significativa y las diferencias clonales en el análisis de regresión conjunta y en los índices de plasticidad fenotípica donde A se destacó por su mayor estabilidad productiva. Esto permitió respaldar las observaciones empíricas y la elección de estos genotipos de *Populus* como modelo de estudio en función de su desempeño en los ambientes del Bajo Delta del Paraná. Los clones A y, en menor medida, ST fueron más estables que R y C. A su vez, la combinación de este análisis con el rendimiento medio de cada clon permitió caracterizarlos como: estable de alto rendimiento (A), estable de bajo rendimiento (ST), inestable de alto rendimiento (C) e inestable de bajo rendimiento (R).

*Hipótesis 2: “La disponibilidad hídrica en el suelo estará relacionada de manera inversa con la distancia a los cursos de agua, lo que repercutirá en una merma de la productividad de los rodales de Populus dentro de los predios endicados del Bajo Delta del Paraná”.*

Los patrones de crecimiento dentro del rodal aportaron evidencias a favor de esta hipótesis dado que los árboles que crecieron asociados a los cursos de agua tuvieron mayor rendimiento medio y crecimiento anual más estable en el tiempo. Esto se relacionó con mayor disponibilidad de agua como resultado de una elevada tasa de recarga de la napa (flujo desde el canal y mayor ascenso por precipitaciones) que la

mantuvo a menor profundidad y elevó el contenido de humedad en el perfil superior del suelo a pesar del mayor consumo de agua de las forestaciones en este sector. Por otra parte, este sector se drena con mayor facilidad en momentos con excesos hídricos. El efecto del estrés en sectores lejanos a los cursos de agua se relacionó con la menor disponibilidad de agua en el perfil superior del suelo en combinación con un aumento de la concentración de sales en el suelo y en la napa freática que elevan el potencial osmótico reduciendo la proporción de agua útil para la planta e incluso podrían tener efecto fitotóxico debido a la concentración de cloruros.

*Hipótesis 3: “Los clones difieren en su potencial de crecimiento y a su vez, presentan diferencias en los mecanismos de aclimatación y/o en la magnitud de los cambios fisiológicos y morfológicos frente a distintos niveles de contenido de agua y sales en el suelo”.*

Los resultados en condiciones semi-controladas sugieren que esta hipótesis es válida dado que el potencial de crecimiento en ambientes favorables difiere entre genotipos donde  $C > R > A > ST$ ; y por otra parte, estos clones difieren en su capacidad de aclimatación a estrés y supervivencia. En este caso, se destaca el clon A, dado que estas diferencias determinaron mayor tolerancia, especialmente frente a sequía y salinidad. En relación a la sequía, los clones tuvieron estrategias de aclimatación en común como la reducción de la relación MS aérea:subterránea, del AF y de la EFD, el aumento en la concentración de N y clorofila en las hojas remanentes y el aumento en la EUA intrínseca, mientras que las diferencias se observaron especialmente en las relaciones hídricas. El clon A, a pesar de tener baja conductividad hidráulica del tallo aún en condiciones favorables, fue el único que no modificó significativamente su  $kh$  y  $ks$  frente a la sequía y, a su vez, mantuvo un equilibrio con el AF sin modificar la capacidad de abastecimiento de agua por unidad de área foliar ( $kl$ ). El mayor margen de seguridad frente a fallas hidráulicas (menor VC) le permitió mantener los estomas abiertos sin perder la capacidad conductiva de sus tejidos a pesar de la reducción que esto generó en su  $\psi$ . La  $gs$  de A fue mayor en momentos con alta demanda evapotranspirativa y se reflejó en un  $\psi$  promedio menor al de C y R. En estos últimos, la sequía redujo  $kh$  y  $ks$  en mayor proporción que el AF y esto generó menor  $kl$  y una mayor limitación para sostener sus valores de  $gs$ . En consecuencia tuvieron mayor regulación estomática y mantuvieron su  $\psi$  promedio más elevado. Por su parte, el clon ST tuvo baja regulación estomática a diferencia de lo esperado en función de su elevada VC y estos niveles de  $gs$  generaron un  $\psi$  promedio significativamente menor al del resto de los clones. La generación de embolismos a partir de este comportamiento, explica la pérdida de  $kh$ ,  $ks$  y  $kl$  en estas condiciones y la baja tasa de rehidratación de las hojas al final del día en comparación con los demás clones. Frente a estrés salino también hubo mecanismos de aclimatación en común, como la reducción de la relación MS aérea:subterránea, regulación del AF y la EFD (efecto similar a la sequía en estas características) mientras la reducción de  $gs$  fue menor en A. Nuevamente, esto podría relacionarse con la menor vulnerabilidad a la cavitación del clon A y su capacidad de ajustar las relaciones hídricas y, por otra parte, con menor pérdida de funcionalidad del aparato fotosintético ( $ETR$ ) por aumento de la concentración de clorofila en ambos niveles de salinidad. Finalmente, los clones fueron poco tolerantes a inundación y las escasas diferencias a favor de A y ST podrían relacionarse con su capacidad de generar raíces adventicias cercanas a la superficie del agua y su regulación del AF.

*Hipótesis 4: “Existe una relación positiva entre el grado de plasticidad fenotípica de las variables fisiológicas y la aclimatación a estrés hídrico y salino de los genotipos de Populus spp.”.*

Los resultados respaldan parcialmente la esta hipótesis dado que los procesos de aclimatación a estrés se asociaron a elevados índices de plasticidad en la asignación de materia seca entre compartimentos (MS hojas, MS raíz, relación MS aérea:subterránea, AF) y en gran parte de las variables fisiológicas (EFD, Nfoliar, y las que determinan las relaciones hídricas,  $g_s$ ,  $kh$ ,  $ks$ ,  $kl$ , y  $\psi_{prealba}$ ). Considerando las variables en su conjunto la plasticidad media en la asignación de materia seca fue mayor a la plasticidad fisiológica y ambas contrastan con la baja plasticidad morfológica de estos clones. Sin embargo, solo en algunos casos la magnitud de la plasticidad en variables fisiológicas permitiría explicar las diferencias en los mecanismos de aclimatación entre clones. Acorde a lo mencionado en la hipótesis 3, la plasticidad de  $kh$ ,  $ks$  y  $kl$ , tuvo menor magnitud en el clon A (el más estable) y reflejan menor variación en funciones de la planta que están correlacionadas con la producción de biomasa. Por otra parte, las diferencias en la plasticidad de  $g_s$  y  $\psi$  reflejaron la menor capacidad de regulación estomática de ST respecto a C y R (ST tuvo menor plasticidad de  $g_s$  y mayor plasticidad en  $\psi$ ). Esto no sucedió en el caso de la concentración de clorofila y la ETR que podrían explicar las ventajas de A en condiciones salinas pero no hubo diferencias en su plasticidad. Finalmente, los mecanismos de aclimatación complementaron estas variables con otras cuya plasticidad no fue posible estimar como en vulnerabilidad a la cavitación.

*Hipótesis 5: “Existe un compromiso entre la estabilidad y el potencial productivo de un clon y el mismo estará definido por la plasticidad fenotípica de las variables que tienen correlación con la producción de biomasa. Menor plasticidad en dichas variables estará asociada a mayor estabilidad productiva y menor capacidad para incrementar su crecimiento en ambientes favorables”.*

Los resultados obtenidos respaldan la hipótesis planteada en estos clones de *Populus* y dentro del rango de ambientes evaluados. Los clones con mayor potencial productivo en ambientes favorables (C y R) tuvieron baja estabilidad productiva mientras que los más estables (A y ST) tuvieron menor capacidad para aprovechar los ambientes favorables. Por otra parte, existió cierto paralelismo entre la estabilidad productiva de un clon (producción de MS) y su plasticidad media en las variables subyacentes, principalmente definida por el AF y las variables fisiológicas  $kh$ ,  $ks$ ,  $kl$ , y Nfoliar. En este sentido, cabe destacar que el clon A (más estable debido a su aclimatación a ambientes desfavorables) tuvo cierta plasticidad en estas variables pero la misma fue menor que en el resto de los clones. Por el contrario, es la mayor plasticidad en estas variables lo que explica la capacidad de los clones C y R para incrementar su productividad en ambientes favorables.

### **6.3. Principales aportes de la tesis**

Desde un punto de vista ecológico, y específicamente relacionado a la aclimatación y adaptabilidad de las especies a distintos ambientes, la plasticidad fenotípica ha sido ampliamente explorada desde el trabajo de Bradshaw (1965) en adelante. Sin embargo, la utilidad potencial de la plasticidad fenotípica en la agricultura ha recibido menor atención y su estudio es más reciente. El análisis de la plasticidad fenotípica *intraespecífica* es un aspecto clave para reforzar la agricultura y silvicultura

en el marco de los escenarios futuros de cambio climático. Esta tesis realiza un aporte en esta dirección a partir del análisis y cuantificación de la plasticidad fenotípica en características relacionadas con la productividad y los mecanismos de aclimatación a estrés y de qué manera se relacionan dichas características con la estabilidad productiva de genotipos de *Populus*, destacando su relevancia desde la perspectiva silvícola.

En un contexto regional, esta tesis evalúa la estabilidad productiva de los genotipos de *Populus* más difundidos en el Delta del Paraná y representa el primer antecedente en esta temática para especies forestales en Argentina. Por otro lado, aporta elementos para mejorar la comprensión de la dinámica hidrológica y de las sales dentro de predios endicados del Bajo Delta del Paraná, y proponer alternativas de manejo del agua considerando a la evolución de la napa freática como un factor clave para la producción forestal. En este sentido, la tesis aporta el primer análisis de evolución de la napa freática con alta resolución horaria a lo largo de 5 períodos de crecimiento forestal. Los resultados a campo corroboran que las forestaciones pueden estar expuestas a estrés por sequía, inundación y salinidad, según la distancia a los canales de agua, la posición topográfica y las condiciones climáticas durante cada estación de crecimiento. Es así que, desde la perspectiva del mejoramiento genético, se torna importante evaluar la capacidad de aclimatación de los clones a estos diferentes estreses, a los que puede estar expuesta una misma planta a lo largo del ciclo productivo.

En relación a la tolerancia a estrés abiótico, existe una extensa bibliografía del género *Populus* de distintas regiones del mundo y los aportes más significativos de esta tesis se relacionan con la caracterización ecofisiológica de los clones más difundidos en la región del Delta del Paraná. En este sentido, se amplió la información disponible en relación a estrés por inundación y sequía, y especialmente en relación a su tolerancia a salinidad, un tema para el cual no existían antecedentes previos para ninguno de estos clones.

Las variables asociadas con la producción de materia seca, AF, EFD,  $kh$ ,  $ks$ ,  $gs$ ,  $\psi_{prealba}$ , ETR y EUN y discriminación isotópica de  $^{13}C$ , en su mayoría habían sido determinadas por otros autores aunque existen diferencias entre variables y su relevancia en cada caso. Sin embargo, no se han encontrado antecedentes que propongan variables cuya plasticidad se asocie con la estabilidad productiva en especies forestales, que en este caso fueron  $kh$ ,  $ks$ ,  $kl$ , AF y Nfoliar.

En relación al objetivo principal, esta tesis cuantifica la plasticidad fenotípica, compara distintas variables entre genotipos y relaciona explícitamente a la plasticidad fenotípica de un gran número de variables morfo-anatómicas, fisiológicas y de asignación de materia seca con la estabilidad productiva. A partir de esto propone la evaluación de un subconjunto de variables, AF,  $kh$  y  $ks$ , desde una perspectiva dual, es decir, la variable *per se* y su plasticidad dado que ambas tienen influencia en el compromiso entre estabilidad productiva y potencial de crecimiento. Este análisis podría incorporarse en la evaluación temprana de genotipos estables de alto rendimiento en el marco de los programas de mejoramiento genético forestal.

#### **6.4. Implicancias desde la perspectiva del manejo forestal y la gestión ambiental**

La ecorregión del Delta del Paraná es considerada una de las más importantes en términos de oferta de bienes y servicios ecosistémicos en Argentina (Carreño y Viglizzo, 2007). Los terraplenes y la alteración de la dinámica hidrológica generan cambios en el funcionamiento de estos humedales y pueden afectar dichos bienes y servicios (Bó *et al.*, 2010; Kandus *et al.*, 2011). Actualmente 11,6 % de esta ecorregión

se encuentra endicada principalmente con fines forestales y silvopastoriles; con tendencias crecientes a actividades agrícolas y desarrollos urbanísticos (Méndez y Blanco, 2010). En este contexto, es importante incorporar los aspectos evaluados en la elaboración de buenas prácticas forestales que aporten a la sustentabilidad de las actividades productivas en esta región.

Los resultados ofrecen información básica para innovar en el manejo del agua, en el diseño de la red de canales y restauración de cursos de agua naturales en el interior de las islas que permitan homogeneizar la disponibilidad hídrica dentro de las forestaciones. Esto sería compatible con la recuperación de cursos de agua propuesta por Fracassi *et al.* (2013) para generar corredores biológicos y garantizar la conectividad entre ambientes a escala de paisaje en función de su relevancia para la conservación de la biodiversidad. Por otra parte, el agua del río contiene cierta proporción de fósforo (Depetris y Pasquini, 2007) y el mayor ingreso de agua podría significar un aporte relevante de este elemento en el largo plazo (Ceballos, 2011).

Los patrones de respuesta productiva a campo destacan la importancia de incorporar el monitoreo de la profundidad de la napa freática en combinación con la evolución de las precipitaciones para definir el ingreso-egreso de agua especialmente en los primeros meses del ciclo productivo de las forestaciones que son críticos para el crecimiento de dicho período anual. Esto permitiría ajustar el manejo del agua en los momentos de mayor demanda o evitar la acumulación de agua en superficie y lograr mayor estabilidad en el nivel de la napa freática. A su vez, el freatómetro facilita la obtención de muestras para evaluar la calidad de agua de la napa (principalmente conductividad eléctrica y contenido de cloruros).

Los cambios ambientales y las condiciones de estrés podrían detectarse indirectamente a partir de la variación en el área foliar específica o la composición isotópica del C de la madera. Este último caso, es una herramienta útil para evaluar la existencia de condiciones de estrés en el pasado o complementar el análisis de los anillos de crecimiento.

La amplitud en el rendimiento medio y la elevada heterogeneidad ambiental del Delta del Paraná destacan la relevancia del análisis de estabilidad productiva en el marco de los programas de mejoramiento genético forestal. Este análisis podría ser fácilmente incorporado en la etapa de ensayos comparativos clonales o de parcelas productivas, dado que no requiere modificaciones importantes en los protocolos actuales de evaluación de genotipos.

En una etapa de selección avanzada (con menor número de genotipos que cumplan con los criterios actuales de selección) es factible incorporar el análisis del AF, *kh* y *ks* (y su plasticidad) en el marco de la evaluación de tolerancia a estrés y estabilidad productiva de estos genotipos lo que permitiría, además, contar con una caracterización ecofisiológica del material seleccionado al momento de su inscripción en el registro nacional de cultivares (INASE) y su posterior difusión comercial.

Desde la perspectiva del mejoramiento genético los aspectos evaluados también destacan a los clones A y C como material parental para realizar cruzamientos controlados considerando la capacidad de aclimatación a estrés y el potencial productivo respectivamente.

Finalmente, la caracterización de los clones, su potencial productivo y capacidad de aclimatación a estrés, brinda la posibilidad de proponer manejo genotipo-sitio

específico, es decir, mejorar la combinación entre genotipos de acuerdo a sus características y los ambientes definidos a nivel predial o regional.

### **6.5. Nuevos interrogantes que guiarán las futuras líneas de investigación**

*En relación a la dinámica hidrológica en forestaciones del Bajo Delta del Paraná:*

En caso de mantener el manejo del agua actual, ¿se acentuará el proceso de acumulación de sales en los sucesivos ciclos productivos? ¿El consumo de las forestaciones elevará la salinidad de la napa hasta un umbral en que la propia especie no pueda utilizarla? ¿Existe un efecto fitotóxico sobre las forestaciones por la concentración de cloruros en el perfil del suelo?

¿En que medida el flujo de agua desde los canales influye sobre la dilución y/o el lavado de sales (en los momentos de drenaje)? ¿Qué efecto tendría un aumento de la frecuencia de drenaje durante el invierno e ingreso de agua del río? ¿Los excesos hídricos favorecen la dilución de las sales y el consumo de agua de la napa? ¿De qué manera influye la textura edáfica sobre la dinámica hidrológica y de las sales?

¿Qué proporción de la evapotranspiración diaria proviene de la napa freática en sistemas forestales endicados? ¿La homogenización de la disponibilidad de agua a partir de un incremento en la densidad de canales evitaría el aumento en la concentración de sales? ¿Es factible proponer una alternativa para *Populus* sin restricción total del ingreso del río?

Considerando el efecto de la inundación sobre la mortalidad de raíces en estos clones, ¿qué efecto tiene la elevada fluctuación interanual de la napa frática sobre la producción de raíces finas? ¿qué influencia tendría el control de la napa en niveles más estables sobre el crecimiento aéreo?

¿Qué sucede con la dinámica hidrológica y de sales en los primeros años de la plantación? ¿Es factible tomar medidas de manejo del agua en dicho período que mejoren las condiciones edáficas en etapas posteriores con mayor demanda de agua?

¿Qué efecto tiene la densidad de plantación en los procesos evaluados? ¿La ocupación más temprana del sitio en plantaciones con mayor densidad (destinadas a la industria celulósica, del triturado o para bioenergía) implican un efecto anticipado y/o más acentuado sobre la dinámica hidrológica y de sales? Por el contrario, ¿cual sería el comportamiento de un sistema silvopastoril con menor densidad de árboles que los sistemas evaluados?

*En relación a estabilidad productiva y plasticidad fenotípica en especies forestales:*

Considerando la relevancia de las variables hidráulicas y de la vulnerabilidad a la cavitación en especies leñosas, ¿es posible extender los hallazgos de esta tesis a otras especies forestales y focalizar la búsqueda de genotipos estables de alto rendimiento a partir de su estabilidad en el área foliar y las características hidráulicas a lo largo de distintos gradientes ambientales?

¿Existe plasticidad en la vulnerabilidad a la cavitación en el rango de ambientes evaluados? ¿De qué manera se relaciona dicha plasticidad con los cambios en la anatomía del xilema? ¿Qué efecto tiene dicha plasticidad sobre la plasticidad en la conductividad hidráulica del tallo?

¿Qué implicancia tendría para una cuenca forestal que un genotipo estable sea reemplazado en su totalidad por un clon inestable de alto rendimiento (e.g. C en reemplazo de A en el sistema analizado)? ¿Qué efectos tendría esto en un escenario de



cambio climático con alternancia de ciclos extremos (sequía-inundación) o tendencias prolongadas de alguno de estos dos fenómenos?

¿Qué ventajas ofrecería una silvicultura sitio-genética dependiente a escala de rodal/predio considerando la dinámica de los recursos y la estabilidad productiva de los genotipos disponibles; e.g. combinar clones estables de alto rendimiento en sectores desfavorables (con acumulación frecuente de agua en superficie o distanciados de los cursos de agua en el caso de estudio) con clones que tengan mayor capacidad productiva en los sectores favorables?

## **BIBLIOGRAFIA**

- Abbott, L., Pistorale, S., 2011. Análisis de la estabilidad y adaptabilidad de caracteres de interés agronómico en genotipos de cebadilla criolla (*Bromus catharticus*). *Agriscientia* 28, 109-117.
- Abbruzzese, G., Beritognolo, I., Muleo, R., Piazzai, M., Sabatti, M., Scarascia Mugnozza, G., Kuzminsky, E., 2009. Leaf morphological plasticity and stomatal conductance in three *Populus alba* L. genotypes subjected to salt stress. *Environ. Exp. Bot.* 66, 381-388. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.04.008>
- Abe, H., Nakai, T., Utsumi, Y., Kagawa, A., 2003. Temporal water deficit and wood formation in *Cryptomeria japonica*. *Tree Physiol.* 23, 859-863.
- Abrams, M.D., Kubiske, M.E., Steiner, K.C., 1990. Drought adaptations and responses in five genotypes of *Fraxinus pennsylvanica* Marsh.: photosynthesis, water relations and leaf morphology. *Tree Physiol.* 6, 305-315.
- Ackerly, D.D., Dudley, S.A., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J.S., Linder, C.R., Sandquist, D.R., Geber, M.A., Evans, A.S., Dawson, T.E., Lechowicz, M.J., 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions. New research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *Bioscience* 50, 979-995.
- Al Afas, N., Marron, N., Ceulemans, R., 2006. Clonal variation in stomatal characteristics related to biomass production of 12 poplar (*Populus*) clones in a short rotation coppice culture. *Environ. Exp. Bot.*
- Alberts, M., 2004. Comparison of statistical methods to describe genotype x environment interaction and yield stability in multi-location maize trials. *Fac. Agric. Dep. Plant Sci. (Plant Breeding)*. University of the Free State, Bloemfontein, South Africa.
- Alpert, P., Simms, E.L., 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evol. Ecol.* 16, 285-297. <https://doi.org/10.1023/a:1019684612767>
- Alvarez, J.A., Fernández Tschider, E., Faustino, L.I., Graciano, C., Gyenge, J.E., 2014. Fluctuación de la napa freática y crecimiento de forestaciones de *Populus deltoides* en un campo endicado y drenado del Bajo Delta del Paraná, en: *Jornadas de Salicáceas 2014 y IV Congreso Internacional de Salicáceas en Argentina*. La Plata.
- Alvarez, J.A., Fernández Tschieder, E., Faustino, L.I., Ceballos, D., García Cortes, M., Graciano, C., Gyenge, J., 2015. Evaluación de limitaciones hídricas y edáficas en plantaciones de álamos endicadas y con suelos drenados en el Bajo Delta del Paraná, en: *Investigación Forestal 2011 - 2015. Los Proyectos de Investigación Aplicada*. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca - Unidad para el Cambio Rural - Proyecto Forestal BIRF 7520 AR - GEF 090118, Buenos Aires.
- Amlin, N.M., Rood, S.B., 2003. Drought stress and recovery of riparian cottonwoods due to water table alteration along Willow Creek, Alberta. *Trees* 17, 351-358. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0245-3>
- Annicchiarico, P., 2002. Genotype x environment interactions: Challenges and opportunities for plant breeding and cultivar recommendations, en: *FAO plant production and protection papers ; 174*. Roma, p. 115.
- Arend, M., Fromm, J., 2007. Seasonal change in the drought response of wood cell development in poplar. *Tree Physiol.* 27, 985-992.
- Armstrong, W., Drew, M., 2002. Root Growth and Metabolism Under Oxygen Deficiency, en: Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, U. (Eds.), *Plant Roots: The Hidden Half*. Marcel Dekker, New York y Basilea, pp. 729-761.
- Aspinwall, M.J., Loik, M.E., Resco De Dios, V., Tjoelker, M.G., Payton, P.R., Tissue, D.T., 2015. Utilizing intraspecific variation in phenotypic plasticity to bolster agricultural and forest productivity under climate change. *Plant. Cell Environ.* 38, 1752-1764. <https://doi.org/10.1111/pce.12424>
- Awad, H., Barigah, T., Badel, E., Cochard, H., Herbette, S., 2010. Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiol. Plant.* 139, 280-288. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2010.01367.x>

- Ayers, R., Westcot, D., 1994. Water quality for agriculture. FAO Irrigation and Drainage Paper 29 Rev. 1. Food and Agricultural Organization (FAO), Roma.
- Baquedano, F.J., Valladares, F., Castillo, F.J., 2008. Phenotypic plasticity blurs ecotypic divergence in the response of *Quercus coccifera* and *Pinus halepensis* to water stress. *Eur. J. For. Res.* 127, 495-506. <https://doi.org/10.1007/s10342-008-0232-8>
- Barigah, T.S., Charrier, O., Douris, M., Bonhomme, M., Herbette, S., Améglio, T., Fichot, R., Brignolas, F., Cochard, H., 2013. Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Ann. Bot.* 112, 1431-1437.
- Barnes, R., Burley, J., Gibson, G., García de León, J., 1984. Genotype-environment interactions in tropical pines and their effects on the structure of breeding populations. *Silvae Genet.* 33.
- Basford, K.E., Cooper, M., 1998. Genotype x environment interactions and some considerations of their implications for wheat breeding in Australia. *Aust. J. Agric. Res.*
- Bassman, J.H., Zwier, J.C., 1991. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* x *P. deltoides* clones. *Tree Physiol.* 8, 145-159.
- Bauder, T., Waskom, R., Sutherland, P., Davis, J., 1994. Irrigation Water Quality Criteria - 0.506, The Colorado State University Extension factsheet. Colorado State University, Colorado.
- Becker, H.C., León, J., 1988. Stability Analysis in Plant Breeding. *Plant Breed.* 101, 1-23. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1988.tb00261.x>
- Berrondo, G., 1995. Registros Pluviométricos Diarios Período 1964-1994.
- Berrondo, G., Gurini, L., 1990. Características Ecológicas del Delta del Río Paraná. Informe técnico de la Estación Experimental Delta del Paraná. INTA.
- Binkley, D., Stape, J.L., Ryan, M.G., 2004. Thinking about efficiency of resource use in forests. *For. Ecol. Manage.* 193, 5-16.
- Bizet, F., Bogeat-Triboulot, M.-B., Montpied, P., Christophe, A., Ningre, N., Cohen, D., Hummel, I., 2015. Phenotypic plasticity toward water regime: response of leaf growth and underlying candidate genes in *Populus*. *Physiol. Plant.* 154, 39-53. <https://doi.org/10.1111/ppl.12271>
- Blake, T.J., Sperry, J.S., Tschaplinski, T.J., 1996. Water relations, en: Stettler, R.F., Bradshaw, H.D.J., Heilman, P.E., Hinckley, T.M. (Eds.), *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, pp. 401-422.
- Bloomfield, J.A., Rose, T.J., King, G.J., 2014. Sustainable harvest: managing plasticity for resilient crops. *Plant Biotechnol. J.* 12, 517-533. <https://doi.org/10.1111/pbi.12198>
- Bó, R.F., Quintana, R.D., Courtalón, P., Astrada, E., Bolkovic, M.L., Lo Coco, G., Magnano, A., 2010. Efectos de los cambios en el régimen hidrológico por las actividades humanas sobre la vegetación y la fauna silvestre del Delta del Río Paraná, en: Blanco, D.E., Mendez, F.M. (Eds.), *Endicamientos y terraplenes en el Delta del Paraná*. Wetlands International, Buenos Aires, Argentina, pp. 33-63.
- Bolu, W., Polle, A., 2004. Growth and stress reactions in roots and shoots of a salt-sensitive poplar species (*Populus x canescens*). *Trop. Ecol.* 45, 161-171.
- Bonfils, C., 1962. Los suelos del Delta del río Paraná «Factores generadores, clasificación y uso». *Rev. Investig. Agrícolas XVI*, 370.
- Borodowski, E., 2009. Patrones de crecimiento estacional en clones de álamo en el Delta del Paraná y sus implicancias para el manejo, en: *Jornadas de Salicáceas 2009 y II Congreso Internacional de Salicáceas en Argentina*. Mendoza, Argentina.
- Borodowski, E., Cortizo, S., Mema, V., Landi, L., 2005. Raleo tradicional en el Delta del Paraná: implicancias en ocho clones de álamo, en: *XIX Jornadas Forestales de Entre Ríos*. INTA EEA Concordia, Concordia, Entre Ríos, Argentina.
- Borodowski, E.D., 2006. Álamos y sauces en el Delta del Paraná: situación del sector y silvicultura, en: *Jornadas de Salicáceas 2006*. Comisión Nacional del Álamo, Buenos Aires, Argentina, pp. 61-70.
- Borodowski, E.D., Signorelli, A., Battistella, A., 2014. Salicáceas en el Delta del Paraná: situación actual y perspectivas, en: *Jornadas de Salicáceas 2014 y IV Congreso Internacional de Salicáceas en Argentina*. La Plata, Argentina.

- Borodowski, E.D., Suárez, R.O., 2005. Efecto de factores microambientales en la productividad de clones de álamo, en: 3° Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Corrientes, Argentina.
- Bouyoucos, G.J., 1927. The hydrometer as a new method for the mechanical analysis of soils. *Soil Sci.* 23, 343-354.
- Braatne, J.H., Hinckley, T.M., Stettler, R.F., 1992. Influence of soil water on the physiological and morphological components of plant water balance in *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and their F1 hybrids. *Tree Physiol.* 11, 325-339.
- Bradshaw, A.D., 2006. Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? *New Phytol.* 170, 644-648. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01761.x>
- Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Adv. Genet.* 13, 115-155. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60048-6](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60048-6)
- Bradshaw, H.D., Ceulemans, R., Davis, J., Stettler, R., 2000. Emerging model systems in plant biology: Poplar (*Populus*) as a model forest tree. *J. Plant Growth Regul.* 19, 306-313. <https://doi.org/10.1007/s003440000030>
- Bremner, J.M., 1996. Nitrogen-Total, en: Sparks, D.L., Page, A.L., Helmke, P.A., Loeppert, R.H. (Eds.), *Methods of Soil Analysis Part 3° - Chemical Methods*. Soil Science Society of America, American Society of Agronomy, Madison, WI, pp. 1085-1121. <https://doi.org/10.2136/sssabookser5.3.c37>
- Brodribb, T.J., Feild, T.S., 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant. Cell Environ.* 23, 1381-1388. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00647.x>
- Busch, D.E., Smith, S.D., 1995. Mechanisms associated with decline of woody species in riparian ecosystems of the Southwestern U.S. *Ecol. Monogr.* 65, 347-370. <https://doi.org/10.2307/2937064>
- Butler, J.J., Kluitenberg, G.J., Whittemore, D.O., Loheide, S.P., Jin, W., Billinger, M.A., Zhan, X.C.W., 2007. A field investigation of phreatophyte-induced fluctuations in the water table. *Water Resour. Res.* 43, 1-12. <https://doi.org/10.1029/2005wr004627>
- Cai, J., Tyree, M.T., 2010. The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant. Cell Environ.* 33, 1059-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02127.x>
- Calderini, D., Slafer, G., 1998. Changes in yield and yield stability in wheat during the 20th Century, *Field Crops Research*. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(98\)00080-X](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(98)00080-X)
- Calderini, D.F., Slafer, G.A., 1999. Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield? *Euphytica* 107, 51-59. <https://doi.org/10.1023/a:1003579715714>
- Campbell, D., Henshall, J., 1991. Bulk density, en: Smith, K.A., Mullins, C.E. (Eds.), *Soil analysis: physical methods*. M. Dekker, New York, pp. 329-366.
- Cao, F.L., Conner, W.H., 1999. Selection of flood-tolerant *Populus deltoides* clones for reforestation projects in China. *For. Ecol. Manage.* 117, 211-220. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00465-4](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00465-4)
- Carreño, L.V., Viglizzo, E.F., 2007. *Provisión de Servicios Ecológicos y Gestión de los Ambientes Rurales en Argentina*. Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Casaubon, E., Cueto, G., Madoz, G., 2011. Comportamiento dasométrica de diferentes materiales de propagación de *Populus deltoides* `Australia 106/60´ en el Delta del Paraná, en: Comisión Nacional del Álamo (Ed.), 3° Congreso Internacional de Salicáceas en Argentina. Neuquén, Argentina, p. 8.
- Catoni, R., Gratani, L., Sartori, F., Varone, L., Granata Mirko, U., 2015. Carbon gain optimization in five broadleaf deciduous trees in response to light variation within the crown: correlations among morphological, anatomical and physiological leaf traits. *Acta Bot. Croat.* 74, 71-94. <https://doi.org/10.1515/botcro-2015-0010>
- Ceballos, D.S., 2011. El reemplazo de pastizales anegadizos por plantaciones de álamos con suelos drenados en el Bajo Delta del Río Paraná: cambios físicos y biogeoquímicos en el suelo y en el ecosistema. *Esc. para Grad. Alberto Soriano, Fac. Agron. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires*.

- Ceballos, D.S., Frangi, J., Jobbágy, E.G., 2012. Soil volume and carbon storage shifts in drained and afforested wetlands of the Paraná River Delta. *Biogeochemistry* 112, 359-372. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9731-2>
- Cerrillo, T., Alvarez, J.A., Alvarez, J.L., Battistella, A., Braccini, C., Casaubón, E., Ceballos, D., Cortizo, S., Fernandez Tschider, E., Fernandez, P., Faustino, L.I., Fracassi, N., García Cortés, M., González, A., L., G., Hemming, A., Landi, L., Mangieri, V., Mema, V., Monteverde, S., Mujica, G., Olemberg, D., 2015. La forestación de Salicáceas como aporte al desarrollo sustentable del Delta del Paraná, en: XXIX Jornadas Forestales de Entre Ríos. INTA EEA Concordia, Concordia, Entre Ríos, p. 8.
- Ceulemans, R., Scarascia-Mugnozza, G., Wiard, B.M., Braatne, J.H., Hinckley, T.M., Stettler, R.F., Isebrands, J.G., Heilman, P.E., 1992. Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. I. Clonal comparisons of 4-year growth and phenology. *Can. J. For. Res.* 22, 1937-1948. <https://doi.org/10.1139/x92-253>
- Chamaillard, S., Fichot, R., Vincent-Barbaroux, C., Bastien, C., Depierreux, C., Dreyer, E., Villar, M., Brignolas, F., 2011. Variations in bulk leaf carbon isotope discrimination, growth and related leaf traits among three *Populus nigra* L. populations. *Tree Physiol.* 31, 1076-1087.
- Chambel, M., Climent, J., Alía, R., Valladares, F., 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investig. Agrar. Sist. y Recur. For.* 14, 334-344.
- Chapman, S.C., 2008. Use of crop models to understand genotype by environment interactions for drought in real-world and simulated plant breeding trials. *Euphytica* 161, 195-208. <https://doi.org/10.1007/s10681-007-9623-z>
- Chen, H., Qualls, R.G., Blank, R.R., 2005. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. *Aquat. Bot.* 82, 250-268. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.02.013>
- Chen, S., Li, J., Fritz, E., Wang, S., Hüttermann, A., 2002. Sodium and chloride distribution in roots and transport in three poplar genotypes under increasing NaCl stress. *For. Ecol. Manage.* 168, 217-230. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00743-5](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00743-5)
- Chen, S., Polle, A., 2010. Salinity tolerance of *Populus*. *Plant Biol.* 12, 317-333. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00301.x>
- Clulow, A., Everson, C.S., Gush, M.B., 2011. The long-term impact of *Acacia mearnsii* trees on evaporation, streamflow and groundwater resources: Report to the Water Research Commission. Water Research Centre Report no. TT 505/11. Water Research Commission, South Africa.
- Cochard, H., Casella, E., Mencuccini, M., 2007. Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiol.* 27, 1761-1767.
- Cochard, H., Ridolfi, M., Dreyer, E., 1996. Responses to water stress in an ABA-unresponsive hybrid poplar (*Populus koreana* × *trichocarpa* cv. Peace) II. Hydraulic properties and xylem embolism. *New Phytol.* 134, 455-461. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04362.x>
- Cocoza, C., Giovannelli, A., Traversi, M.L., Castro, G., Cherubini, P., Tognetti, R., 2011. Do tree-ring traits reflect different water deficit responses in young poplar clones (*Populus x canadensis* Mönch 'I-214' and *P. deltoides* 'Divina')? *Trees* 25, 975-985. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0572-8>
- Comisión Nacional del Álamo, 2012. Informe de la Comisión Nacional del Álamo de Argentina. Período 2008-2011. Área de Forestación, MAGyP, Buenos Aires.
- Cooke, J.E.K., Weih, M., 2005. Nitrogen storage and seasonal nitrogen cycling in *Populus*: bridging molecular physiology and ecophysiology. *New Phytol.* 167, 19-30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01451.x>
- Cooper, D.J., D'Amico, D.R., Scott, M.L., 2003. Physiological and morphological response patterns of *Populus deltoides* to alluvial groundwater pumping. *Environ. Manage.* 31, 215-226. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2808-2>
- Corcuera, L., Maestro, C., Notivol, E., 2005. La ecofisiología como herramienta para la selección de clones más adaptados y productivos en el marco de una selvicultura clonal con chopos. *Investig. Agrar. Sist. y Recur. For.* 14, 394-407.
- Cortizo, S., 2011. Mejoramiento genético del álamo, una ciencia en apoyo a la producción forestal

- sostenible, en: 3° Congreso Internacional de las Salicáceas en Argentina. Comisión Nacional de Álamo, Neuquén, Argentina.
- Cortizo, S., 2005. Álamos en el Delta del Paraná, en: Norverto, C.A. (Ed.), Mejores árboles para más forestadores: el programa de producción de material de propagación mejorado y el mejoramiento genético en el Proyecto Forestal de Desarrollo. Secretaría Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos, Buenos Aires, pp. 137-160.
- Cortizo, S., Abbiati, N., Mema, V., 2009. Nuevas posibilidades para ampliar la diversidad clonal de las plantaciones de álamo del Delta del Paraná, en: Jornadas de Salicáceas 2009. Mendoza, Argentina.
- Cortizo, S., Cerrillo, T., Thomas, E., Monteverde, M.S., 2015. Subprograma Salicáceas (Salix y Populus), en: Domesticación y mejoramiento de especies forestales. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca - Unidad para el Cambio Rural - Proyecto Forestal BIRF 7520 AR - GEF 090118 - INTA, Buenos Aires, pp. 85-112.
- Coste, S., Roggy, J.-C., Sonnier, G., Dreyer, E., 2010. Similar irradiance-elicited plasticity of leaf traits in saplings of 12 tropical rainforest tree species with highly different leaf mass to area ratio. *Funct. Plant Biol.* 37, 342-355.
- Crossa, J., Brady, N.C., 1990. Statistical analyses of multilocation trials. *Adv. Agron.* 44, 55-85. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60818-4](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60818-4)
- Dale, J.E., 1988. The control of leaf expansion. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39, 267-295. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.39.060188.001411>
- Dawson, T.E., Ehleringer, J.R., 1991. Streamside trees that do not use stream water. *Nature* 350, 335-337.
- Depetris, P.J., Pasquini, A.I., 2007. The geochemistry of the Parana River: an overview, en: Iriondo, M.H., Paggi, J.C., Parma, M.J. (Eds.), *The Middle Parana River*. Springer, Berlin, pp. 143-174.
- Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M., 2014. InfoStat versión 2014.
- Dickmann, D.I., 2001. An overview of the genus *Populus*, en: Dickmann, D.I., Isebrand, J.G., Eckenwalde, J.E., Richardson, J. (Eds.), *Poplar Culture in North America*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, pp. 1-42.
- Dillen, S., Kasmioi, O., Marron, N., Calfapietra, C., Ceulemans, R., 2011. Poplar, en: Halford, N.G., Karp, A. (Eds.), *Energy crops*. RSC Publishing, Cambridge, pp. 275-300.
- Domec, J.-C., Schäfer, K., Oren, R., Kim, H.S., McCarthy, H.R., 2010. Variable conductivity and embolism in roots and branches of four contrasting tree species and their impacts on whole-plant hydraulic performance under future atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Tree Physiol.* 30, 1001-1015.
- Dudley, S., 2004. The functional ecology of phenotypic plasticity in plants, en: De Wit, T., Scheiner, S. (Eds.), *Phenotypic plasticity - functional and conceptual approaches*. Oxford University Press, New York, USA, pp. 151-172.
- Dunlap, J.M., Stettler, R.F., 2001. Variation in leaf epidermal and stomatal traits of *Populus trichocarpa* from two transects across the Washington Cascades. *Can. J. Bot.* 79, 528-536. <https://doi.org/10.1139/b01-029>
- Dzikiti, S., Schachtschneider, K., Naiken, V., Gush, M., Le Maitre, D., 2013. Comparison of water-use by alien invasive pine trees growing in riparian and non-riparian zones in the Western Cape Province, South Africa. *For. Ecol. Manage.* 293, 92-102. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.003>
- Eberhart, S.A., Russell, W.A., 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.* 6, 36-40. <https://doi.org/10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x>
- Elliot, E.T., Heil, J.W., Kelly, E.F., Monger, H.C., 1999. Soil structural and other physical properties, en: GP, R., DC, C., CS, B., Sollins, P. (Eds.), *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University press, New York.
- Farquhar, G.D., O'Leary, M.H., Berry, J.A., 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Funct. Plant Biol.* 9, 121-137. <https://doi.org/https://doi.org/10.1071/PP9820121>
- Farquhar, G.D., Richards, R.A., 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use

- efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Plant Physiol.* 11, 539-552.
- Fasahat, P., Rajabi, A., Mahmoudi, S., Noghabi, M., Rad, J., 2015. An overview on the use of stability parameters in plant breeding. *Biometrics Biostat. Int. J.* 2, 1-11. <https://doi.org/Biometrics and Biostatistics International Journal>
- Faustino, L.I., Rodríguez, M.E., Alvarez, J.A., Doffo, G., Cortizo, S.C., Graciano, C., 2016. Rendimiento y extracción de nutrientes en estaqueros de álamo del Delta del Paraná fertilizados con nitrógeno o fósforo. *Rev. la Fac. Agron. - UNLP* 115, 179-190.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., Graciano, C., Varela, S., Dalla Salda, G., 2010. Conductancia y conductividad hidráulica, en: Fernández, M.E., Gyenge, J. (Eds.), *Técnicas de medición en ecofisiología vegetal. Conceptos y procedimientos*. Ediciones INTA, Buenos Aires, pp. 53-68.
- Fernández Tschieder, E., Fassola, H., García Cortés, M., 2011. Ecuación de volumen total para *Populus deltoides* de plantaciones del Bajo Delta del Paraná. *Rev. Investig. Agropecu.* 37, 172-179.
- Fichot, R., Barigah, T., Chamaillard, S., Le Thiec, D., Laurans, F., Cochard, H., Brignolas, F., 2010. Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* x *Populus nigra* hybrids. *Plant. Cell Environ.* 33, 1553-1568. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02164.x>
- Fichot, R., Brignolas, F., Cochard, H., Ceulemans, R., 2015. Vulnerability to drought-induced cavitation in poplars: synthesis and future opportunities. *Plant. Cell Environ.* 38, 1233-1251. <https://doi.org/10.1111/pce.12491>
- Fichot, R., Laurans, F., Monclus, R., Moreau, A., Pilate, G., Brignolas, F., 2009. Xylem anatomy correlates with gas exchange, water-use efficiency and growth performance under contrasting water regimes: evidence from *Populus deltoides* x *Populus nigra* hybrids. *Tree Physiol.* 29, 1537-1549.
- Finlay, K.W., Wilkinson, G.N., 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Aust. J. Agric. Res.* 14, 742-754.
- Fracassi, N., Quintana, R., Pereira, J., Mujica, G., Landó, R., INTA, E., 2013. Protocolo de estrategias de conservación de la biodiversidad en bosques plantados de salicáceas del Bajo Delta del Paraná. INTA EEA Delta del Paraná, Buenos Aires.
- Fung, L.E., Wang, S.S., Altman, A., Hüttermann, A., 1998. Effect of NaCl on growth, photosynthesis, ion and water relations of four poplar genotypes. *For. Ecol. Manage.* 107, 135-146. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00328-9](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00328-9)
- Funk, J.L., Jones, C.G., Lerdau, M.T., 2007. Leaf-and shoot-level plasticity in response to different nutrient and water availabilities. *Tree Physiol.* 27, 1731-1739.
- Gebhardt, S., Fleige, H., Horn, R., 2010. Shrinkage processes of a drained riparian peatland with subsidence morphology. *J. Soil Sediments* 10, 484-493.
- George, R.J., Nulsen, R.A., Ferdowsian, R., Raper, G.P., 1999. Interactions between trees and groundwaters in recharge and discharge areas - A survey of Western Australian sites. *Agric. Water Manag.* 39, 91-113. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-3774\(98\)00073-0](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-3774(98)00073-0)
- Gielen, B., Ceulemans, R., 2001. The likely impact of rising atmospheric CO<sub>2</sub> on natural and managed *Populus*: a literature review. *Environ. Pollut.* 115, 335-358. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(01\)00226-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00226-3)
- Gil-Pelegrin, E., Peguero-Pina, J.J., Aranda, I., Vilagrosa, A., 2005. El continuo suelo-planta-atmósfera como un modelo integrador de la ecofisiología forestal. *Investig. Agrar. Sist. y Recur. For.* 14, 358-370.
- Gill, J.S., Sale, P.W.G., Peries, R.R., Tang, C., 2009. Changes in soil physical properties and crop root growth in dense sodic subsoil following incorporation of organic amendments. *F. Crop. Res.* 114, 137-146. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.07.018>
- Giménez, F., Lúquez, J., Suárez, J., 2001. Estabilidad y adaptabilidad de cultivares de soja para rendimiento en el sudeste de la provincial de Buenos Aires. *Rev. la Fac. Agron. - U.N.L.P.* 104, 93-103.
- Givnish, T.J., 2002. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evol. Ecol.* 16, 213-242. <https://doi.org/10.1023/a:1019676410041>



- Glenz, C., Schlaepfer, R., Iorgulescu, I., Kienast, F., 2006. Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. *For. Ecol. Manage.* 235, 1-13.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.065>
- Gómez, L., Alfieri, A., Angelini, M., INTA, 2006. Estudio de suelos en la Reserva de Biósfera Delta del Paraná. Documento final. Instituto de Suelos, Centro de Investigación de Recursos Naturales, INTA.
- Gratani, L., 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Adv. Bot.* 2014, 17.  
<https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Gratani, L., Meneghini, M., Pesoli, P., Crescente, M.F., 2003. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees* 17, 515-521.  
<https://doi.org/10.1007/s00468-003-0269-8>
- Gray, E., 1982. Genotype x environment interactions and stability analysis for forage Yield of orchardgrass clones. *Crop Sci.* 22, 19-23.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci1982.0011183X002200010005x>
- Gribovski, Z., Szilágyi, J., Kalicz, P., 2010. Diurnal fluctuations in shallow groundwater levels and streamflow rates and their interpretation - A review. *J. Hydrol.* 385, 371-383.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.02.001>
- Guarnaschelli, A., Garau, A., Rosas, I., Figallo, T., Cortizo, S., 2013. Comparación del comportamiento frente a la sequía de dos clones de *Populus deltoides*, en: AFOA (Ed.), 4° Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Iguazú, Misiones, Argentina, p. 10.
- Guarnaschelli, A.B., Garau, A.M., Cortizo, S., Alvarez, J., Lemcoff, J.H., 2011. Respuestas diferenciales a la sequía en clones de *Populus deltoides* cultivados en el Delta del Paraná, en: Álamo, C.N. de (Ed.), 3° Congreso Internacional de Salicáceas en Argentina. Neuquén, Argentina.
- Gueta-Dahan, Y., Yaniv, Z., Zilinskas, B.A., Ben-Hayyim, G., 1997. Salt and oxidative stress: similar and specific responses and their relation to salt tolerance in Citrus. *Planta* 203, 460-469.  
<https://doi.org/10.1007/s004250050215>
- Guo, X.-Y., Huang, Z.-Y., Xu, A.-C., Zhang, X.-S., 2011. A comparison of physiological, morphological and growth responses of 13 hybrid poplar clones to flooding. *For. An Int. J. For. Res.* 84, 1-12.
- Gyenge, J., Fernández, M.E., 2014. Patterns of resource use efficiency in relation to intra-specific competition, size of the trees and resource availability in ponderosa pine. *For. Ecol. Manage.* 312, 231-238. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.052>
- Gyenge, J.E., Dalla Salda, G., 2010. Curvas de vulnerabilidad a la cavitación, en: Fernández, M.E., Gyenge, J. (Eds.), Técnicas de medición en ecofisiología vegetal. Conceptos y procedimientos. Ediciones INTA, Buenos Aires, pp. 69-78.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K., Castro, L., 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiol.* 26, 689-701.
- Hajek, P., Leuschner, C., Hertel, D., Delzon, S., Schuldt, B., 2014. Trade-offs between xylem hydraulic properties, wood anatomy and yield in *Populus*. *Tree Physiol.* 34, 744-756.
- Harvey, H.P., van den Driessche, R., 1999. Poplar nutrient resorption in fall or drought: influence of nutrient status and clone. *Can. J. For. Res.* 29, 1916-1925. <https://doi.org/10.1139/x99-170>
- Harvey, H.P., van den Driessche, R., 1997. Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar. *Tree Physiol.* 17, 647-654. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.10.647>
- Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J.-K., Bohnert, H.J., 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51, 463-499.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.51.1.463>
- Heuperman, A., 1999. Hydraulic gradient reversal by trees in shallow water table areas and repercussions for the sustainability of tree-growing systems. *Agric. Water Manag.* 39, 153-167.  
[https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-3774\(98\)00076-6](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-3774(98)00076-6)
- Hill, J., 1975. Genotype-environment interaction - a challenge for plant breeding. *J. Agric. Sci.* 85, 477-493. [https://doi.org/Doi: 10.1017/s0021859600062365](https://doi.org/Doi:10.1017/s0021859600062365)

- Hinckley, T., Ceulemans, R., Dunlap, J., Figliola, A., Heilman, P., Isebrands, J., Scarascia-Mugnozza, G., Schulte, P., Smit, B., Stettler, R., Van Volkenburgh, E., Wiard, B., 1989. Physiological, morphological and anatomical components of hybrid vigor in *Populus*, en: Kreeb, K.H., Richter, H., Hinckley, T.M. (Eds.), *Structural and functional responses to environmental stresses*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp. 199-217.
- Horton, J.L., Kolb, T.E., Hart, S.C., 2001. Responses of riparian trees to interannual variation in ground water depth in a semi-arid river basin. *Plant. Cell Environ.* 24, 293-304. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00681.x>
- Hubbard, R.M., Ryan, M.G., Stiller, V., Sperry, J.S., 2001. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant, Cell Environ.* 24, 113-121.
- Ibrahim, L., Proe, M.F., Cameron, A.D., 1998. Interactive effects of nitrogen and water availabilities on gas exchange and whole-plant carbon allocation in poplar. *Tree Physiol.* 18, 481-487.
- Imada, S., Yamanaka, N., Tamai, S., 2009. Effects of salinity on the growth, Na partitioning, and Na dynamics of a salt-tolerant tree, *Populus alba* L. *J. Arid Environ.* 73, 245-251. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.10.006>
- Inskeep, W.P., Bloom, P.R., 1985. Extinction coefficients of Chlorophyll a and b in N,N-Dimethylformamide and 80% Acetone. *Plant Physiol.* 77, 483-485.
- Isebrands, J.G., Ceulemans, R., Wiard, B., 1988. Genetic variation in photosynthetic traits among *Populus* clones in relation to yield. *Plant Physiol. Biochem.* 26, 427-437.
- Isik, K., Kleinschmit, J., 2003. Stability-related parameters and their evaluation in a 17-year old Norway spruce clonal test series. *Silvae Genet.* 52, 133-138.
- Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2004. Groundwater use and salinization with grassland afforestation. *Glob. Chang. Biol.* 10, 1299-1312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00806.x>
- Jones, C., Jacobsen, J., 2005. *Plant nutrition and soil fertility. Nutrient Management Module No. 2.* Montana State University, Montana, USA.
- Kandus, P., Quintana, R.D., Minotti, P., Oddi, J., Baigún, C., González Trilla, G., Ceballos, D.S., 2011. Ecosistemas de Humedal y una perspectiva hidrogeomórfica como marco para la valoración ecológica de sus bienes y servicios, en: Laterra, P., Jobbágy, E., Paruelo, J. (Eds.), *Valoración de servicios ecosistémicos*. Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina, pp. 265-290.
- Keunen, E.L.S., Peshev, D., Vangronsveld, J., Van Den Ende, W.I.M., Cuypers, A.N.N., 2013. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept. *Plant. Cell Environ.* 36, 1242-1255. <https://doi.org/10.1111/pce.12061>
- Koo, Y.B., Yeo, J.K., Woo, K.S., Kim, T.S., 2007. Selection of superior clones by stability analysis of growth performance in *Populus davidiana* Dode at age 12. *Silvae Genet.* 56, 93-101.
- Kozłowski, T.T., 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Monograph.*
- Kozłowski, T.T., Kramer, P.J., Pallardy, S.G., 1991. Chapter 6 - Soil Properties and Mineral Nutrition, en: *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego, pp. 212-246. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-424160-2.50010-0>
- Kranjcec, J., Mahoney, J.M., Rood, S.B., 1998. The responses of three riparian cottonwood species to water table decline. *For. Ecol. Manage.* 110, 77-87.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L., 2008. *Plant Physiological Ecology*, 2.<sup>a</sup> ed. Springer-Verlag, New York, USA. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>
- Lautz, L.K., 2008. Estimating groundwater evapotranspiration rates using diurnal water-table fluctuations in a semi-arid riparian zone. *Hydrogeol. J.* 16, 483-497. <https://doi.org/10.1007/s10040-007-0239-0>
- Le Maitre, D.C., Scott, D.F., Colvin, C., 1999. Review of information on interactions between vegetation and groundwater. *Water SA* 25, 137-152.
- Leffler, A.J., Evans, A.S., 2001. Physiological variation among *Populus fremontii* populations: short- and long-term relationships between  $\delta^{13}C$  and water availability. *Tree Physiol.* 21, 1149-1155.
- Leffler, A.J., Evans, A.S., 1999. Variation in carbon isotope composition among years in the riparian tree *Populus fremontii*. *Oecologia* 119, 311-319.

- Li, B., McKeand, S.E., 1989. Stability of loblolly pine families in the southeastern US. *Silvae Genet.* 38, 96-101.
- Li, C., 1999. Carbon isotope composition, water-use efficiency and biomass productivity of *Eucalyptus microtheca* populations under different water supplies. *Plant Soil* 214, 165-171.  
<https://doi.org/10.1023/a:1004708815973>
- Li, C., Yin, C., Liu, S., 2004. Different responses of two contrasting *Populus davidiana* populations to exogenous abscisic acid application. *Environ. Exp. Bot.* 51, 237-246.
- Li, S., Pezeshki, S.R., Shields, F.D., 2006. Partial flooding enhances aeration in adventitious roots of black willow (*Salix nigra*) cuttings. *J. Plant Physiol.* 163, 619-628.  
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.06.010>
- Lite, S.J., Stromberg, J.C., 2005. Surface water and ground-water thresholds for maintaining *Populus-Salix* forests, San Pedro River, Arizona. *Biol. Conserv.* 125, 153-167.
- Liu, Z., Dickmann, D.I., 1996. Effects of water and nitrogen interaction on net photosynthesis, stomatal conductance, and water-use efficiency in two hybrid poplar clones. *Physiol. Plant.* 97, 507-512.  
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1996.tb00510.x>
- Liu, Z., Dickmann, D.I., 1993. Responses of two hybrid *Populus* clones to flooding, drought, and nitrogen availability. II. Gas exchange and water relations. *Can. J. Bot.* 71, 927-938.  
<https://doi.org/10.1139/b93-104>
- Liu, Z., Dickmann, D.I., 1992. Responses of two hybrid *Populus* clones to flooding, drought, and nitrogen availability. I. Morphology and growth. *Can. J. Bot.* 70, 2265-2270.
- Loheide, S.P., Butler, J.J., Gorelick, S.M.C.W., 2005. Estimation of groundwater consumption by phreatophytes using diurnal water table fluctuations: A saturated-unsaturated flow assessment. *Water Resour. Res.* 41, 1-14. <https://doi.org/10.1029/2005wr003942>
- López Lauenstein, D.A., Fernández, M.E., Verga, A.R., 2013. Drought stress tolerance of *Prosopis chilensis* and *Prosopis flexuosa* species and their hybrids. *Trees* 27, 285-296.  
<https://doi.org/10.1007/s00468-012-0798-0>
- Luquez, V.M.C., Achinelli, F.G., Cortizo, S., 2012. Evaluation of flooding tolerance in cuttings of *Populus* clones used for forestation at the Paraná River Delta, Argentina. *South. For.* 74, 61-70.
- MAGyP, 2012. Elaboración de un mapa de plantaciones forestales (MPF) de la República Argentina de actualización Permanente [WWW Document].
- Maherali, H., Moura, C.F., Caldeira, M.C., Willson, C.J., Jackson, R.B., 2006. Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant. Cell Environ.* 29, 571-583. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01433.x>
- Malvarez, A.I., 1999. El Delta del Río Paraná como macromosaico de humedales, en: Malvarez, A.I. (Ed.), *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. UNESCO, Montevideo, Uruguay, pp. 35-54.
- Mancuso, S., Shabala, S., 2010. *Waterlogging signalling and tolerance in plants*. Springer Verlag, Berlin.
- Marron, N., Bastien, C., Sabatti, M., Taylor, G., Ceulemans, R., 2006. Plasticity of growth and sylleptic branchiness in two poplar families grown at three sites across Europe. *Tree Physiol.* 26, 935-946.
- Marron, N., Delay, D., Petit, J.-M., Dreyer, E., Kahlem, G., Delmotte, F.M., Brignolas, F., 2002. Physiological traits of two *Populus x euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp, during a water stress and re-watering cycle. *Tree Physiol.* 22, 849-858.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/22.12.849>
- Marron, N., Dreyer, E., Boudouresque, E., Delay, D., Petit, J.-M., Delmotte, F.M., Brignolas, F., 2003. Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus x canadensis* (Moench) clones, «Dorskamp» and «Luisa\_Avanzo». *Tree Physiol.* 23, 1225-1235.
- Marron, N., Gielen, B., Brignolas, F., Jian, G., Jhonson, J., Karnosky, D., Polle, A., Scarascia-Mugnozza, G., Schroeder, W., Ceulemans, R., 2014. Abiotic stresses, en: Isebrands, J.G., Richardson, J. (Eds.), *Poplars and Willows: Trees for Society and the Environment*. FAO - CABI, pp. 337-454.

- Marron, N., Villar, M., Dreyer, E., Delay, D., Boudouresque, E., Petit, J.-M., Delmotte, F.M., Guehl, J.-M., Brignolas, F., 2005. Diversity of leaf traits related to productivity in 31 *Populus deltoides* x *Populus nigra* clones. *Tree Physiol.* 25, 425-435.
- Martínez Pastur, G., Buduba, C., Boyeras, F., Abedini, W., Beltrano, J., 1994. Cyclophysis and topophysis influence in *Populus deltoides* Bartr from cutting-source formation to commercial plantation. *For. Syst.* Vol 3, No 2 (1994)DO - 10.5424/526 .
- Méndez, F.M., Blanco, D.E., 2010. Endicamientos y terraplenes en el Delta del Paraná: Situación, efectos ambientales y marco jurídico. *Wetlands International*, Buenos Aires.
- Mirck, J., Zalesny, R.S., 2015. Mini-review of knowledge gaps in salt tolerance of plants applied to willows and poplars. *Int. J. Phytoremediation* 17, 640-650. <https://doi.org/10.1080/15226514.2014.950414>
- Miyazawa, S.-I., Livingston, N.J., Turpin, D.H., 2006. Stomatal development in new leaves is related to the stomatal conductance of mature leaves in poplar (*Populus trichocarpa* x *P. deltoides*). *J. Exp. Bot.* 57, 373-380.
- Mohn, C.A., Randall, W.K., 1973. Interaction of Cottonwood Clones with Site and Planting Year. *Can. J. For. Res.* 3, 329-332. <https://doi.org/10.1139/x73-047>
- Monclus, R., Dreyer, E., Delmotte, F.M., Villar, M., Delay, D., Boudouresque, E., Petit, J.-M., Marron, N., Bréchet, C., Brignolas, F., 2005. Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltoides* x *P. nigra* clones. *New Phytol.* 167, 53-62. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01407.x>
- Monclus, R., Dreyer, E., Villar, M., Delmotte, F.M., Delay, D., Petit, J.M., Barbaroux, C., Le Thiec, D., Bréchet, C., Brignolas, F., 2006. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* x *Populus nigra*. *New Phytol.* 169, 765-777.
- Munns, R., 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol.* 167, 645-663. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01487.x>
- Neuman, D., Wagner, M., Braatne, J., Howe, J., 1996. Stress physiology - Abiotic, en: Stettler, R.F., Bradshaw, H.D.J., Heilman, P.E., Hinckey, T.M. (Eds.), *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. NRC Research Press, Ottawa, Canadá, pp. 423-458.
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci.* 15, 684-692.
- Nicotra, A.B., Davidson, A., 2010. Adaptive phenotypic plasticity and plant water use. *Funct. Plant Biol.* 37, 117-127. <https://doi.org/10.1071/FP09139>
- Niinemets, ü., Valladares, F., 2004. Photosynthetic Acclimation to Simultaneous and Interacting Environmental Stresses Along Natural Light Gradients: Optimality and Constraints. *Plant Biol.* 6, 254-268. <https://doi.org/10.1055/s-2004-817881>
- Nosetto, M.D., Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., Sznajder, G.A., 2009. Reciprocal influence of crops and shallow ground water in sandy landscapes of the Inland Pampas. *F. Crop. Res.* 113, 138-148. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.04.016>
- Nosetto, M.D., Jobbágy, E.G., Tóth, T., Jackson, R.B., 2008. Regional patterns and controls of ecosystem salinization with grassland afforestation along a rainfall gradient. *Global Biogeochem. Cycles* 22, 1-12. <https://doi.org/10.1029/2007gb003000>
- O'Brien, A.L., 1982. Rapid water table rise. *JAWRA J. Am. Water Resour. Assoc.* 18, 713-715. <https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1982.tb00056.x>
- Pansu, M., Gautheyrou, J., 2006. *Handbook of soil analysis: Mineralogical, organic and inorganic methods*. Springer, The Netherlands.
- Passioura, J.B., 2002. Environmental biology and crop improvement. *Funct. Plant Biol.* 29, 537-546. <https://doi.org/10.1071/fp02020>
- Pataki, D.E., Bush, S.E., Gardner, P., Solomon, D.K., Ehleringer, J.R., 2005. Ecohydrology in a Colorado river riparian forest: implications for the decline of *Populus fremontii*. *Ecol. Appl.* 15, 1009-1018. <https://doi.org/10.1890/04-1272>

- Pellis, A., Laureysens, I., Ceulemans, R., 2004. Growth and production of a short rotation coppice culture of poplar I. Clonal differences in leaf characteristics in relation to biomass production. *Biomass and Bioenergy* 27, 9-19. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2004.11.010>
- Pereira, J.S., Kozłowski, T.T., 1977. Variations among woody angiosperms in response to flooding. *Physiol. Plant.* 41, 184-192. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1977.tb05555.x>
- Pereyra, F.X., Baumann, V., Altinier, V., Ferrer, J., Tchilinguirian, P., 2004. Génesis de suelos y evolución del paisaje en el delta del río Paraná. *Rev. la Asoc. Geológica Argentina* 59, 229-242.
- Pigliucci, M., 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends Ecol. Evol.* 20, 481-486. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>
- Plavcová, L., Hacke, U.G., 2012. Phenotypic and developmental plasticity of xylem in hybrid poplar saplings subjected to experimental drought, nitrogen fertilization, and shading. *J. Exp. Bot.* 63, 6481-6491.
- Polle, A., Altman, A., Jiang, X., 2006. Towards genetic engineering for drought tolerance in trees, en: Fladung, M., Ewald, D. (Eds.), *Tree Transgenesis: Recent Developments*. Springer Science & Business Media, Heidelberg, Germany, pp. 275-297.
- Ponton, S., Dupouey, J.-L., Bréda, N., Dreyer, E., 2002. Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype x environment interactions. *Tree Physiol.* 22, 413-422.
- Poorter, H., Nagel, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Funct. Plant Biol.* 27, 1191. [https://doi.org/https://doi.org/10.1071/PP99173\\_CO](https://doi.org/https://doi.org/10.1071/PP99173_CO)
- Potts, D.L., Williams, D.G., 2004. Response of tree ring holocellulose d13C to moisture availability in *Populus fremontii* at perennial and intermittent stream reaches. *West. North Am. Nat.* 64, 27-37.
- Pryor, L.D., Willing, R.R., 1982. *Growing and breeding poplar in Australia*. Canberra Publishing and Printing Co, Canberra, Australia.
- Raman, A., Ladha, J., Kumar, V., Sharma, S., Piepho, H.-P., 2011. Stability analysis of farmer participatory trials for conservation agriculture using mixed models, *Field Crops Research*. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.02.001>
- Rehfeldt, G.E., Wykoff, W.R., Ying, C.C., 2001. Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Clim. Change* 50, 355-376. <https://doi.org/10.1023/a:1010614216256>
- Rengasamy, P., 2010. Soil processes affecting crop production in salt-affected soils. *Funct. Plant Biol.* 37, 613-620. <https://doi.org/https://doi.org/10.1071/FP09249>
- Ridge, C.R., Hinckley, T.M., Stettler, R.F., Van Volkenburgh, E., 1986. Leaf growth characteristics of fast-growing poplar hybrids *Populus trichocarpa* x *P. deltoides*. *Tree Physiol.* 1, 209-216.
- Riemenschneider, R., Stanton, B., Vallée, G., Périnet, P., 2001. Poplar breeding strategies, en: Dickmann, D., National Research Council, C., Poplar Council of, C., Poplar Council of the United, S. (Eds.), *Poplar Culture in North America*. NRC Research Press, Ottawa, Canadá, pp. 43-76.
- Ripullone, F., Grassi, G., Lauteri, M., Borghetti, M., 2003. Photosynthesis - nitrogen relationships: interpretation of different patterns between *Pseudotsuga menziesii* and *Populus x euroamericana* in a mini-stand experiment. *Tree Physiol.* 23, 137-144. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.2.137>
- Robinson, T.W., 1958. *Phreatophytes*. Geological Survey Water-Supply Paper 1423. US Government Printing Office, Washington DC.
- Rodríguez, M.E., 2014. Respuestas fisiológicas y bioquímicas a la inundación en álamo (*Populus* spp.). *Fac. Ciencias Nat. y Mus. Universidad de La Plata*.
- Romagosa, I., Eeuwijk, F.A. van, Thomas, W.T.B., 2009. Statistical Analyses of Genotype by Environment Data BT - Cereals, en: Carena, M.J. (Ed.), . Springer US, New York, NY, pp. 291-331. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-72297-9\\_10](https://doi.org/10.1007/978-0-387-72297-9_10)
- Rood, S.B., Ball, D.J., Gill, K.M., Kaluthota, S., Letts, M.G., Pearce, D.W., 2013. Hydrologic linkages between a climate oscillation, river flows, growth, and wood d13C of male and female cottonwood trees. *Plant. Cell Environ.* 36, 984-993. <https://doi.org/10.1111/pce.12031>

- Rood, S.B., Braatne, J.H., Hughes, F.M.R., 2003. Ecophysiology of riparian cottonwoods: stream flow dependency, water relations and restoration. *Tree Physiol.* 23, 1113-1124.
- Rood, S.B., Patiño, S., Coombs, K., Tyree, M.T., 2000. Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees* 14, 248-257. <https://doi.org/10.1007/s004680050010>
- Rosado, A.M., Rosado, T.B., Alves, A., Galveas Laviola, B., Lopes Bhering, L., 2012. Seleção simultânea de clones de eucalipto de acordo com produtividade, estabilidade e adaptabilidade. *Pesqui. Agropecuária Bras.* 47, 964-971.
- Rowland, D.L., Biagini, B., Evans, A.S., 2000. Variability among five riparian cottonwood (*Populus fremontii* Wats) populations: an examination of size, density and spatial distribution. *West. North Am. Nat.* 60, 384-393.
- Sadras, V.O., Reynolds, M.P., de la Vega, A.J., Petrie, P.R., Robinson, R., 2009. Phenotypic plasticity of yield and phenology in wheat, sunflower and grapevine. *F. Crop. Res.* 110, 242-250. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.09.004>
- Sadras, V.O., Trentacoste, E.R., 2011. Phenotypic plasticity of stem water potential correlates with crop load in horticultural trees. *Tree Physiol.* 31, 494-499.
- Sambatti, J.B.M., Caylor, K.K., 2007. When is breeding for drought tolerance optimal if drought is random? *New Phytol.* 175, 70-80. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02067.x>
- Santini, A., Pecori, F., Pepori, A.L., Ferrini, F., Ghelardini, L., 2010. Genotype x environment interaction and growth stability of several elm clones resistant to Dutch elm disease. *For. Ecol. Manage.* 260, 1017-1025. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.025>
- Savouré, A., Thorin, D., Davey, M., Hua, X.-J., Mauro, S., Van Montagu, M., Inzé, D., Verbruggen, N., 1999. NaCl and CuSO<sub>4</sub> treatments trigger distinct oxidative defence mechanisms in *Nicotiana plumbaginifolia* L. *Plant. Cell Environ.* 22, 387-396. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00404.x>
- Saxton, K.E., Rawls, W.J., 2006. Soil water characteristic estimates by texture and organic matter for hydrologic solutions. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 70, 1569-1578. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0117>
- Scanlon, B.R., Healy, R.W., Cook, P.G., 2002. Choosing appropriate techniques for quantifying groundwater recharge. *Hydrogeol. J.* 10, 18-39. <https://doi.org/10.1007/s10040-001-0176-2>
- Scaracia-Mugnozza, G.E., Ceulemans, R., Heilman, P.E., Isebrands, J.G., Stettler, R.F., Hinckley, T.M., 1997. Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. II. Biomass components and harvest index of hybrid and parental species clones. *Can. J. For. Res.* 27, 285-294. <https://doi.org/10.1139/x96-180>
- Scheiner, S.M., 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24, 35-68. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000343>
- Schilling, K.E., Li, Z., Zhang, Y.-K., 2006. Groundwater-surface water interaction in the riparian zone of an incised channel, Walnut Creek, Iowa. *J. Hydrol.* 327, 140-150. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.11.014>
- Schilling, K.E., Zhang, Y.K., Drobney, P., 2004. Water table fluctuations near an incised stream, Walnut Creek, Iowa. *J. Hydrol.* 286, 236-248. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2003.09.017>
- Schlichting, C.D., 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17, 667-693. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.003315>
- Schulte, P.J., Hinckley, T.M., 1987. Abscisic acid relations and the response of *Populus trichocarpa* stomata to leaf water potential. *Tree Physiol.* 3, 103-113.
- Schulte, P.J., Hinckley, T.M., Stettler, R.F., 1987. Stomatal responses of *Populus* to leaf water potential. *Can. J. Bot.* 65, 255-260. <https://doi.org/10.1139/b87-036>
- Schume, H., Grabner, M., Eckmüllner, O., 2004. The influence of an altered groundwater regime on vessel properties of hybrid poplar. *Trees* 18, 184-194. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0294-7>
- Scott, M.L., Shafroth, P.B., Auble, G.T., 1999. Responses of riparian cottonwoods to alluvial water table declines. *Environ. Manage.* 23, 347-358. <https://doi.org/10.1007/s002679900191>
- Simmonds, N.W., 1991. Selection for local adaptation in a plant breeding programme. *Theor. Appl.*

- Genet. 82, 363-367. <https://doi.org/10.1007/BF02190624>
- Sixto, H., Aranda, I., Grau, J.M., 2006. Assessment of salt tolerance in *Populus alba* clones using chlorophyll fluorescence. *Photosynthetica* 44, 169-173. <https://doi.org/10.1007/s11099-006-0002-0>
- Sixto, H., Gil, P., Ciria, P., Camps, F., Sánchez, M., Cañellas, I., Voltas, J., 2014. Performance of hybrid poplar clones in short rotation coppice in Mediterranean environments: analysis of genotypic stability. *GCB Bioenergy* 6, 661-671. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12079>
- Sixto, H., Grau, J.M., Alba, N., Alía, R., 2005. Response to sodium chloride in different species and clones of genus *Populus* L. *For. An Int. J. For. Res.* 78, 93-104.
- Smedema, L.K., Vlotman, W.F., Rycroft, D., 2004. *Modern land drainage: planning, design and management of agricultural drainage systems*. CRC Press.
- Smith, S.D., Wellington, A.B., Nachlinger, J.L., Fox, C.A., 1991. Functional responses of riparian vegetation to stream flow diversion in the eastern Sierra Nevada. *Ecol. Appl.* 1, 89-97. <https://doi.org/10.2307/1941850>
- Snyder, K.A., Williams, D.G., 2000. Water sources used by riparian trees varies among stream types on the San Pedro River, Arizona. *Agric. For. Meteorol.* 105, 227-240. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(00\)00193-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0168-1923(00)00193-3)
- Sparks, J.P., Black, R.A., 1999. Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. *Tree Physiol.* 19, 453-459.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R., Comstock, J.P., 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell Environ.* 25, 251-263.
- Sperry, J.S., Meinzer, F.C., McCulloh, K.A., 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant. Cell Environ.* 31, 632-645.
- Stanton, B.J., Neale, D.B., Li, S., 2010. *Populus* breeding: From the classical to the genomic approach, en: Jansson, S., Bhalerao, R., Groover, A. (Eds.), *Genetics and Genomics of Populus*. Springer-Verlag New York, NY, pp. 309-348. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-1541-2>
- Stape, J.L., 2002. *Production ecology of clonal Eucalyptus plantations in northeastern Brazil*. Dep. For. Sci. . Colorado State University, Fort Collins, Colorado.
- Stape, J.L., Binkley, D., Ryan, M.G., 2004. Eucalyptus production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. *For. Ecol. Manage.* 193, 17-31.
- Stephens, W., Tyrrel, S.F., Tiberghien, J.E., 2000. Irrigating short rotation coppice with landfill leachate: constraints to productivity due to chloride. *Bioresour. Technol.* 75, 227-229. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(00\)00065-1](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0960-8524(00)00065-1)
- Strand, J.A., Weisner, S.E.B., 2004. Phenotypic plasticity – contrasting species-specific traits induced by identical environmental constraints. *New Phytol.* 163, 449-451. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01144.x>
- Stromberg, J.C., Patten, D.T., 1990. Riparian vegetation instream flow requirements: A case study from a diverted stream in the Eastern Sierra Nevada, California, USA. *Environ. Manage.* 14, 185-194. <https://doi.org/10.1007/bf02394035>
- Sultan, S.E., 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6, 227-233. <https://doi.org/https://doi.org/10.1078/1433-8319-00082>
- Sultan, S.E., 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci.* 5, 537-542. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01797-0](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)
- Sultan, S.E., 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants, en: Hecht, M.K., Wallace, B., Prance, G.T. (Eds.), *Evolutionary Biology: Volume 21*. Springer US, Boston, MA, pp. 127-178. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6986-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6986-2_7)
- Taboada, M.A., Lavado, R.S., Rubio, G., Cosentino, D.J., 2001. Soil volumetric changes in natric soils caused by air entrapment following seasonal ponding and water table rises. *Geoderma* 101, 49-64. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(00\)00089-6](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0016-7061(00)00089-6)
- Taylor, G., 2002. *Populus: Arabidopsis for forestry*. Do we need a model tree? *Ann. Bot.* 90, 681-689.

<https://doi.org/10.1093/aob/mcf255>

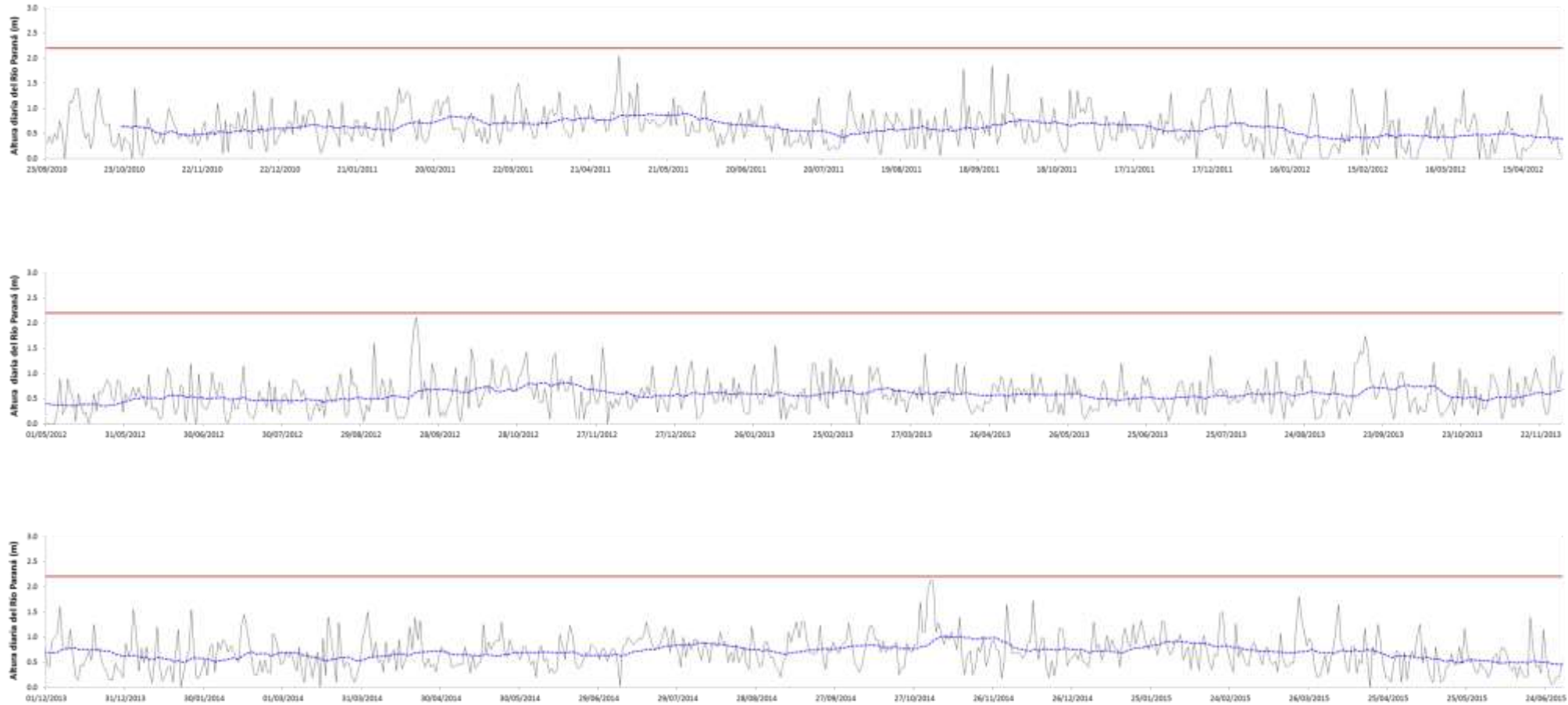
- Thomas, G.W., 1996. Soil acidity and soil pH, en: Sparks, S.L., Page, A.L., Helmke, P.A., Loeppert, R.H., Soltanpour, P.N., Tabaitabai, M.A. (Eds.), *Methods of Soil Analysis - Part 3 Chemical Methods*. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, USA, pp. 475-490.
- Trebreedex Workshop Organizers, 2008. Conclusions of Madrid «Adaptation and Plasticity» Workshop , en: Trebreedex. *Workshop on Plasticity and Adaptation in Forest Trees*. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA), Madrid, España.
- Tschaplinski, T., Tuskan, G., Gunderson, C., 1994. Water-stress tolerance of black cottonwood and eastern cottonwood clones and four of their hybrid progeny. I. Growth, water relations and gas exchange. *Can. J. For. Res.* 24, 364–371.
- Tschaplinski, T.J., Tuskan, G.A., Gebre, G.M., Todd, D.E., 1998. Drought resistance of two hybrid *Populus* clones grown in a large-scale plantation. *Tree Physiol.* 18, 653-658.
- Tyree, M.T., Alexander, J., Machado, J.-L., 1992. Loss of hydraulic conductivity due to water stress in intact juveniles of *Quercus rubra* and *Populus deltoides*. *Tree Physiol.* 10, 411-415.
- Tyree, M.T., Kolb, K.J., Rood, S.B., Patiño, S., 1994. Vulnerability to drought-induced cavitation of riparian cottonwoods in Alberta: a possible factor in the decline of the ecosystem? *Tree Physiol.* 14, 455-466.
- Tyree, M.T., Sperry, J.S., 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a Model. *Plant Physiol.* 88, 574-580. <https://doi.org/10.1104/pp.88.3.574>
- United States Environmental Protection Agency, 1992. SW-846 Test Method 1311: Toxicity characteristic leaching procedure. Washington, DC.
- Valladares, F., Chico, J., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E., Dreyer, E., 2002. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees* 16, 395-403. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0184-4>
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J. Ecol.* 94, 1103-1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Valladares, F., Wright, S.J., Lasso, E., Kitajima, K., Pearcy, R.W., 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81, 1925-1936. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1925:pprtlo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1925:pprtlo]2.0.co;2)
- Van Volkenburgh, E., Taylor, G., 1996. Leaf growth physiology, en: Stettler, R., Bradshaw, T., Heilman, P., Hinckley, T. (Eds.), *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. NRC Research Press, Ottawa, Canadá, pp. 283-300. <https://doi.org/doi:10.1139/9780660165066>
- Vander Willigen, C., Pammenter, N.W., 1998. Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of *Eucalyptus* spp. at contrasting sites. *Tree Physiol.* 18, 595-600.
- Vertessy, R., Connell, L., Morris, J., Silberstein, R., Heuperman, A., Feikema, P., Mann, L., Komarzynski, M., Collopy, J., Stackpole, D., 2000. Sustainable Hardwood Production in Shallow Watertable Areas Edited by. RIRDC Publ. 00-163.
- Waring, E.F., Maricle, B.R., 2012. Photosynthetic variation and carbon isotope discrimination in invasive wetland grasses in response to flooding. *Environ. Exp. Bot.* 77, 77-86. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.10.013>
- Waring, R.H., Thies, W.G., Muscato, D., 1980. Stem growth per unit of leaf area: a measure of tree vigor. *For. Sci.* 26, 112-117.
- West-Eberhard, M.J., 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, New York.
- Westcott, B., 1986. Some methods of analysing genotype[mdash]environment interaction. *Heredity* (Edinb). 56, 243-253.
- White, P.J., Broadley, M.R., 2001. in soils and its uptake and movement within the plant: A review. *Ann. Bot.* 88, 967-988.
- White, T., Davis, J., Gezan, S., Hulcr, J., Jokela, E., Kirst, M., Martin, T.A., Peter, G., Powell, G., Smith,



- J., 2013. Breeding for value in a changing world: past achievements and future prospects. *New For.* 45, 301-309. <https://doi.org/10.1007/s11056-013-9400-x>
- White, T.L., Adams, W.T., Neale, D.B., 2007. *Forest genetics*. CABI Publishing, Cambridge, MA.
- Wikberg, J., Ögren, E., 2004. Interrelationships between water use and growth traits in biomass-producing willows. *Trees* 18, 70-76. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0282-y>
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.
- Wu, R., Stettler, R.F., 1998. Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. III. Phenotypic plasticity of crown structure and function. *Heredity* (Edinb). 81, 299-310.
- Wu, R., Stettler, R.F., 1997. Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. II. The partitioning of genotype [times] environment interaction in stem growth. *Heredity* (Edinb). 78, 124-134.
- Yates, F., Cochran, W.G., 1938. The analysis of groups of experiments. *J. Agric. Sci.* 28, 556-580. [https://doi.org/Doi: 10.1017/s0021859600050978](https://doi.org/Doi:10.1017/s0021859600050978)
- Yin, C., Wang, X., Duan, B., Luo, J., Li, C., 2005. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environ. Exp. Bot.* 53, 315-322. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.04.007>
- Yu, Q., Pulkkinen, P., 2003. Genotype x environment interaction and stability in growth of aspen hybrid clones. *For. Ecol. Manage.* 173, 25-35. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00819-2](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00819-2)
- Zalesny, J.A., Zalesny, R.S., Wiese, A.H., Sexton, B., Hall, R.B., 2008. Sodium and chloride accumulation in leaf, woody, and root tissue of *Populus* after irrigation with landfill leachate. *Environ. Pollut.* 155, 72-80. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.10.032>
- Zeng, F., Yan, H., Arndt, S.K., 2009. Leaf and whole tree adaptations to mild salinity in field grown *Populus euphratica*. *Tree Physiol.* 29, 1237-1246.
- Zhang, X., Wu, N., Li, C., 2005. Physiological and growth responses of *Populus davidiana* ecotypes to different soil water contents. *J. Arid Environ.* 60, 567-579. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.07.008>
- Zhu, J.-K., 2001. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci.* 6, 66-71. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01838-0](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01838-0)
- Zsuffa, L., Giordano, E., Pryor, L.D., Stettler, R.F., 1996. Trends in poplar culture: some global and regional perspectives, en: Stettler, R., Bradshaw, T., Heilman, P., Hinckley, T. (Eds.), *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. NRC Research Press, Ottawa, Canadá, pp. 515-539.
- Zunzunegui, M., Ain-Lhout, F., Barradas, M.C.D., Álvarez-Cansino, L., Esquivias, M.P., García Novo, F., 2009. Physiological, morphological and allocation plasticity of a semi-deciduous shrub. *Acta Oecologica* 35, 370-379. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.02.004>

## APÉNDICES

Anexo 3.1. Altura del Río Paraná de las Palmas en el Puerto de Campana. Período 2010-2015. *Referencias:* nivel diario del río (línea continua negra); tendencia del río con media móvil  $n=30$  (línea punteada azul); nivel de alerta 2,2 m (línea roja continua) que corresponde al nivel en que el río alcanza el borde natural de las islas.



## Anexo 3.2. Características edáficas de las transectas A-A', M-M' y O-O'.

Muestra	Profundidad (cm)	Características físicas			Salinidad y sodicidad		
		Textura	Dap (g cm <sup>-3</sup> )	Agua útil (cm cm <sup>-1</sup> )	RAS (%)	PSI (%)	CE (dS m <sup>-1</sup> )
M 1	0-14	Arcillo limoso	1,08	0,12	2,0	1,7	0,26
M 2	14-19	Franco Limoso	1,46	0,17	2,4	2,2	0,19
M 3	19-35	Franco arcillo limoso	1,31	0,17	1,8	1,4	0,48
M 4	35-57	Franco limoso	1,53	0,17	2,1	1,8	0,60
M 5	57-120	Franco limoso	1,55	0,17	2,0	1,7	0,98
M'1	0-13	Franco arcillo limoso	1,04	0,18	1,3	0,7	0,20
M'2	13-27	Franco	1,11	0,18	1,3	0,6	0,08
M'3	27-40	Franco arenoso	1,62	0,08	1,2	0,5	0,04
M'4	40-85	Franco arenoso	1,63	0,06	1,4	0,8	0,05
M'5	85-120	Franco arenoso	1,62	0,09	4,5	5,0	0,86
O 1	0-15	Franco Limoso	0,77	0,27	1,3	0,7	0,33
O 2	15-35	Limoso	1,56	0,25	4,0	4,4	0,85
O 3	35-65	Franco	1,56	0,13	4,3	4,8	0,98
O 4	65-95	Franco arenoso	1,61	0,12	5,6	6,5	1,00
O 5	95-120	Franco arenoso	1,61	0,12	3,4	3,6	0,57
O'1	0-14	Franco limoso	0,86	0,23	1,34	0,71	0,27
O'2	14-45	Franco limoso	1,52	0,2	2,62	2,50	0,47
O'3	45-65	Franco arcillo arenoso	1,61	0,1	2,75	2,67	0,51
O'4	65-85	Franco arenoso	1,61	0,08	3,51	3,68	0,53
O'5	85-120	Franco arenoso	1,62	0,1	3,93	4,33	0,72
A 1	0-25	Franco arcillo limoso	0,96	0,19	1,15	0,43	0,4
A 2	25-45	Franco limoso	1,31	0,2	2,7	2,66	0,34
A 3	45-75	Franco limoso	1,59	0,17	4,39	4,96	0,87
A 4	75-120	Franco	1,62	0,16	6,51	7,7	1,08
A'1	0-15	Franco Limoso	1,06	0,2	3,34	3,54	0,32
A'2	15-35	Franco Limoso	1,47	0,2	2,06	1,74	0,35
A'3	35-65	Franco Limoso	1,56	0,18	2,93	2,97	0,7
A'4	65-85	Franco Limoso	1,53	0,17	4,38	4,94	1,1
A'5	85-120	Franco	1,62	0,11	3,93	4,34	1,27

**Abreviaturas.** RAS: Relación de absorción de sodio; PSI: porcentaje de sodio intercambiable; CE: Conductividad eléctrica del suelo, Dap: densidad aparente del suelo

Anexo 4.1. Características del sustrato utilizado en los ensayos semi-controlados con distintos contenidos de agua y sales. Determinación en el laboratorio de *LANAIS N-15* (CONICET-UNS).

### *Ensayo N° 1*

Fertilidad				Nutrientes totales (ppm)						CIC y CI (cmol kg <sup>-1</sup> )				
C (%)	Nt (%)	Pe (ppm)	pH	Na	Ca	Mg	P	S	K	CIC	Na	Ca	Mg	K
9,6	0,73	37	5,1	404	5025	4377	767	756	8813	26,1	0,26	15,7	5,8	1,2

Salinidad y sodicidad			Textura del suelo: Franco		
CE (dS m <sup>-1</sup> )	RAS	PSI	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
1,3	0,7	1,0	38,1	34,8	27,1

### *Ensayo N° 2*

Fertilidad				Nutrientes totales (ppm)						CIC y CI (cmol kg <sup>-1</sup> )				
C (%)	Nt (%)	Pe (ppm)	pH	Na	Ca	Mg	P	S	K	CIC	Na	Ca	Mg	K
9,01	0,69	38	5,0	381	4575	4485	697	695	9124	28,6	0,3	19,9	6,3	1,1

Salinidad y sodicidad			Textura del suelo: Franco		
CE (dS m <sup>-1</sup> )	RAS	PSI	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
1,4	0,56	1,01	35,8	38,6	25,6

### *Ensayo N° 3*

Fertilidad				Nutrientes totales (ppm)						CIC y CI (cmol kg <sup>-1</sup> )				
C (%)	Nt (%)	Pe (ppm)	pH	Na	Ca	Mg	P	S	K	CIC	Na	Ca	Mg	K
6,03	0,37	45	5,0	362	3106	3664	303	446	7886	25,1	0,2	13,1	4,5	0,6

Salinidad y sodicidad			Textura del suelo: Franco arenoso		
CE (dS m <sup>-1</sup> )	RAS	PSI	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
1,01	0,6	1,0	53,2	29,6	17,3

*Nt*: nitrógeno total, *Pe*: fósforo extraíble, *C*: carbono orgánico, *C.I.C.*: capacidad de intercambio catiónico, *C.I.*: complejo iónico, *CE*: conductividad eléctrica en el sustrato del suelo, *R.A.S.*: relación de absorción de sodio, *P.S.I.*: porcentaje de sodio intercambiable.

Anexo 4.2. Condiciones climáticas y contenido de humedad del suelo (promedio +/- desvío estándar) en los Ensayos 1 y 2 durante los días de medición de conductancia estomática ( $g_s$ ) y potencial hídrico ( $\psi$ ) a lo largo del día.

	<i>Ensayo 1</i>	<i>Ensayo 2</i>
<b>Humedad volumétrica (CC)</b>	0,32 ( $\pm$ 0,05)	0,43 ( $\pm$ 0,04)
<b>Humedad volumétrica (I)</b>	0,52 ( $\pm$ 0,11)	0,58 ( $\pm$ 0,06)
<b>Humedad volumétrica (S)</b>	0,17 ( $\pm$ 0,04)	0,22 ( $\pm$ 0,01)
<b>Temperatura media (8-18 h)</b>	25 °C	27 °C
<b>Humedad Relativa</b>	49 %	50 %
<b>DPV media (8-18 h)</b>	1,8 kPa	1,9 kPa
<b>DPV máx (kPa)</b>	2,6 kPa	2,6 kPa