



**Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA**

**Respuesta ecofisiológica al estrés hídrico de clones de *Populus* en la
provincia de Mendoza: análisis a escala de rodal y en condiciones
experimentales controladas**

Tesis para optar por el título de Doctora de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la
Universidad Nacional de La Plata

Ing. Agr. Elisa Akemi Rovida Kojima

Director de tesis: Dr. Ignacio A. Mundo
Codirectora de tesis: Dra. Carla V. Giordano
Asesor Académico: Ing. Ftal. Juan F. Goya

2022

Agradecimientos

La realización de esta tesis doctoral fue posible gracias al apoyo y la colaboración de muchas personas. Por eso, deseo expresar mi sincero agradecimiento:

A mi director, el Dr. Ignacio A. Mundo, por haberme brindado la oportunidad de realizar mi doctorado y haberme guiado con paciencia, bondad y generosidad durante todos estos años. A mi codirectora, la Dra. Carla V. Giordano, por integrarme a su grupo de investigación, por haberme enseñado el camino de la investigación con generosidad y dedicación.

A mi asesor académico, el Ing. Ftal. Juan Goya, por la predisposición y dedicación para revisar mi trabajo y por sus valiosos aportes.

A los miembros de la Comisión de Evaluación, la Dra. Claudia F. Martinez, la Dra. Corina Graciano y el Dr. Javier E. Gyenge por su tiempo y dedicación para leer y revisar la Tesis, por las sugerencias aportadas para mejorar el trabajo realizado.

A mis compañeras de grupo y amigas queridas, la Dra. Aranzazú Guevara, la Dra. Carina González y la Dra. Lucia Biruk. Por haberme acompañado desde el inicio de mi doctorado, por colaborar con este trabajo, por sus consejos y por su amistad. Las estimo y admiro mucho.

A los productores forestales, Silvia Petkovic, Ricardo Carleti, Jorge Clement y a las empresas Carleti SA y CuyoPlacas SA por permitir la realización de los muestreos en sus propiedades.

A la Dra. Valérie Daux, Monique Pierre, Michel Stievenard, por recibirme en el Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement (LSCE, Gif-sur-Yvette, Cedex, Francia) y por la capacitación en las determinaciones isotópicas en los anillos de crecimiento de mis muestras.

A mis compañeros de oficina Federico Peralta, Liliana Ramos y Macarena Peña por los momentos compartidos, por las charlas y los consejos.

A mis queridos amigos Hugo DeBandi y Diego Zeverini, por colaborar en experimentos de invernáculo y campo. Por las buenas charlas acompañadas de café. Por su bondad, amistad y cariño.

A Juan Carlos Gómez, José Novielli y Diego Gómez por haberme recibido con tanto cariño en la carpintería, por su amistad y bondad. Por todos los lindos momentos compartidos con cafés y tortitas de por medio.

A Alejandra Medero, Gualberto Zalazar y Henrique Mas por su colaboración, dedicación y predisposición en ayudar en las actividades experimentales de invernáculo, campo y laboratorio.

Al Dr. Ricardo Villalba y la Dra. Ana Srur, por su amabilidad y predisposición en brindar ayuda, por sus valiosos aportes y sugerencias enriquecieron tanto mi trabajo.

A la Ing. Agr. Silvia Cortizo del Vivero de Salicáceas de la EEA INTA Delta del Paraná y a la cátedra de Dasonomía de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cuyo por la provisión de las estacas de los diferentes clones que se evaluaron en este estudio

A todos los pasantes, Clara Stinga, Gabriel Zalazar, Juan Fretes, Nicolás Giuffre, Sergio Alesci por contribuir en las actividades experimentales relacionadas a esta tesis doctoral.

A la Universidade Estadual de Maringá, por formarme como Ingeniera Agrónoma. A la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad Nacional de La Plata, por brindarme la oportunidad de realizar un doctorado de excelente calidad y de forma gratuita. Asimismo, al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por otorgarme una beca doctoral destinada a mi formación profesional. Por último, al Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA) y al Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), ambas unidades ejecutoras en el CCT CONICET Mendoza, por proporcionarme gran apoyo logístico en todas las actividades experimentales y de laboratorio relacionadas a mi tesis doctoral.

Al Ministerio de Agroindustria de la Nación, a través del Proyecto de Investigación Aplicada PIA 14004, que financió la construcción el invernáculo y compra de equipamiento para llevar a cabo los ensayos de mi tesis doctoral, además de garantizar los fondos para los viajes de campo que posibilitaron los muestreos en plantaciones.

A mis amigas Amanda Rovida, Andressa Galbiate, Bruna Bittencurt, Camilla de Oliveira, Eloisa Ornelas, Fiana Peña, Silvina Yark y Sofia Pigionico por su presencia y apoyo durante los

momentos de frustración y llanto. Pero también por compartir los momentos de alegría, por festejar mis logros como si fuesen suyos, por el amor que me brindan cada día.

A mi madre Lenir y a mi novio Mauricio, por demostrar su amor y apoyo incondicional todos los días.

Publicaciones y participación en eventos científicos

Publicación derivada de esta tesis

Rovida Kojima EA, González CV, Mundo IA, Guevara A, Biruk LN, Giordano CV (2022). Differential responses of *Populus deltoides* and *Populus × canadensis* clones to short-term water deficit. *New Forests*. <https://doi.org/10.1007/s11056-022-09929-7>

Otras publicaciones logradas durante la formación doctoral

Mundo IA, Rovida Kojima EA & Aschero V (2019). Ajuste de modelos de volumen de fuste para *Populus x canadensis* ‘Conti 12’ y ‘Guardi’ en plantaciones irrigadas de Mendoza, Argentina. *Bosque (Valdivia)*, 40(2), 217-226.

Biruk LN, Fernández ME, González CV, Guevara A, Rovida-Kojima EA, Giordano CV (2022). High and diverse plastic responses to water availability in four desert woody species of South-America. *Trees*. <https://doi.org/10.1007/s00468-022-02335-8>

Trabajos presentados en Reuniones Científicas:

Rovida Kojima EA, Guevara A, González CV, Mundo IA, Giordano CV. Response to short-term water stress in 8 *Populus sp.* Clones: height growth, sensitivity and drought avoidance mechanisms. XIII Summer Colloquium on Plant Ecophysiology. Chile, 2018. Modalidad: Oral, comunicaciones cortas.

Rovida Kojima EA, Guevara A, González CV, Mundo IA, Giordano CV. Ensayo de estrés hídrico de corta duración en distintos clones de *Populus spp* en invernáculo. Jornadas de Salicáceas – V Congreso Internacional de Salicáceas – Talca, Chile, noviembre 2017. Autora. N° ISSN. 1850 – 3543: 371 – 378. Modalidad: Trabajo extendido – Póster.

Mundo IA, Rovida-Kojima EA & Aschero V. Ecuaciones de volumen total para *Populus x canadensis* Conti 12 y Guardi correspondiente a plantaciones irrigadas del valle de Uco, Mendoza. Jornadas de Salicáceas – V Congreso Internacional de Salicáceas – Talca, Chile,

noviembre 2017. Coautora. N° ISSN. 1850 – 3543: 318 – 326. Modalidad: Trabajo extendido – Poster.

Rovida Kojima EA, Guevara A, González CV, Mundo IA, Giordano CV. Estrés hídrico de corta duración en distintos clones de *Populus* spp. XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica – Mendoza, septiembre 2017. Autora. Bol. Soc. Argent. Bot. 52 (Supl.) 2017: 211- 212. Modalidad: Resumen – Oral, sesión libre.

Resumen

Respuesta ecofisiológica al estrés hídrico de clones de *Populus* en la provincia de Mendoza: análisis a escala de rodal y en condiciones experimentales controladas

La actividad forestal en la provincia de Mendoza se centra en el género *Populus*, el cual incluye especies arbóreas de crecimiento rápido, pero vulnerables al déficit hídrico. En Mendoza, el riego es una práctica fundamental para el desarrollo de cualquier cultivo debido al clima árido con precipitaciones de 250 mm.año⁻¹. Desde hace aproximadamente 12 años, la provincia viene enfrentando una crisis hídrica que ha afectado el caudal de sus ríos y la consecuente disponibilidad de agua para el riego. A pesar de ello, y de la importancia del género *Populus* en la actividad forestal de Mendoza, aún no se han realizado estudios que evalúen el efecto de la reducción en la disponibilidad de agua en el desarrollo de los macizos forestales de álamo en el contexto actual.

El objetivo general de esta tesis es determinar los efectos de la sequía sobre la productividad de las plantaciones en macizo de los clones de *Populus* con mayor superficie cultivada en los oasis irrigados de la provincia de Mendoza, y de otros aún no implantados en la región. Los objetivos particulares son: 1) Describir las características estructurales al momento de la corta, de macizos de los dos clones de *Populus* más cultivados en el Valle de Uco, manejados con riego tradicional; 2) reconstruir la evolución temporal de los incrementos medio anual (IMA) y corriente anual (ICA) en área basal individual a lo largo de la historia de cada plantación antes de su corta; 3) relacionar las posibles diferencias de crecimiento y de rendimiento entre sitios con parámetros edáficos y con el agua potencialmente disponible para el riego; 4) determinar en forma retrospectiva, si los individuos de una plantación de álamo bajo riego en la provincia de Mendoza han sufrido períodos de estrés hídrico a través del análisis de la composición isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) de los anillos de crecimiento; 5) caracterizar espacialmente dentro del macizo forestal, las variaciones isotópicas anuales, de manera de inferir el grado de afectación por estrés hídrico; 6) evaluar el crecimiento de ocho clones comerciales bajo estrés hídrico de corto plazo, como un monitoreo inicial para determinar qué clones serían los más adecuados para la silvicultura bajo un sistema de riego inestable; 7) entender los mecanismos que determinan su crecimiento bajo

estrés hídrico a corto plazo, como su capacidad para sostener el crecimiento del área foliar y para controlar la transpiración a través del cierre de las estomas; 8) Explorar la relación entre la estabilidad de crecimiento bajo estrés hídrico y los mecanismos de tolerancia al déficit hídrico de cada clon; 9) evaluar el efecto de la restricción hídrica de larga duración en condiciones experimentales semi-controladas (invernáculo) sobre clones de *Populus deltoides* y *Populus × canadensis* tradicionalmente cultivados en la provincia y otros comercialmente disponibles; 10) clasificar los distintos clones de *Populus* en el continuum entre los comportamientos isohídrico y anisohídrico; 11) definir la resistencia a la cavitación de los distintos clones de *Populus* analizados; y 12) evaluar la capacidad de ajuste en las relaciones hídricas foliares y en la eficiencia en el uso de agua de los distintos clones de *Populus* evaluados bajo condiciones de restricción hídrica de larga duración.

En primer lugar, se caracterizó el estado actual de plantaciones cerca del turno de corte en el Valle de Uco. Para ello, se evaluaron las características estructurales y edáficas de cinco plantaciones de *Populus × canadensis* ‘Conti 12’ y ‘Guardi’. Las plantaciones presentaron heterogeneidad estructural intra macizo, con gradientes en parámetros de rendimiento, como área basal y altura media dominante, asociados con la ubicación geográfica del ingreso del agua de riego. Adicionalmente, algunos sitios presentaron una anticipación en la edad en la cual los árboles alcanzaron el máximo incremento en área basal (BAI). En estos sitios, tal momento coincidió con el inicio de la emergencia hídrica en la provincia de Mendoza y la reducción del caudal del río Tunuyán. A modo de demostrar que la anticipación del momento del máximo BAI de los álamos estuvo relacionado a la reducción del agua de riego y que los árboles estuvieron sometidos a períodos de estrés hídrico, se seleccionó una plantación y en ella se estudió el efecto de las variables hidrometeorológicas (temperatura media, precipitación, índice estandarizado de precipitación- evapotranspiración (SPEI) y caudal del río Tunuyán) correspondientes al período primavera-verano. Allí se reconstruyó la historia de vida de los árboles a través del incremento en área basal, composiciones isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$), discriminación del ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$) y eficiencia intrínseca en el uso de agua (iWUE) a partir de los anillos de crecimiento. El $\delta^{13}\text{C}$ se asoció negativamente con el crecimiento radial y positivamente con el $\delta^{18}\text{O}$ de los

anillos de crecimiento indicando que los árboles experimentaron condiciones de estrés hídrico durante su ciclo de vida. Asimismo, los índices de correlación mostraron que el $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, $\Delta^{13}\text{C}$ e $i\text{WUE}$ se asociaron significativamente con el caudal del río Tunuyán durante la estación de crecimiento. Esto sugiere que el $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, $\Delta^{13}\text{C}$ e $i\text{WUE}$ son indicadores de la variación en la disponibilidad de agua para el riego durante la estación de crecimiento.

En forma experimental, se evaluó el comportamiento de clones *Populus deltoides* y *Populus × canadensis* bajo estrés hídrico de corto y largo plazo en condiciones semi-controladas (invernáculo). Para este análisis comparativo se seleccionaron cuatro clones de *Populus × canadensis* ('Conti 12', 'Guardi', 'I-214' and 'I45/51') y cuatro clones de *Populus deltoides* ('Stoneville 67', 'Catfish 2', 'Dvina' and 'Australiano 129/60'). En primer lugar, y para la simulación del estrés hídrico de corto plazo, se impusieron tres tratamientos hídricos a plantas de 6 meses de edad: bien regadas (WW, acrónimo del inglés *Well-watered*), 5 días de retirada de riego seguidos de un nuevo riego (-5+RW), y 9 días de retirada de riego seguidos de un nuevo riego (-9+RW). Los clones presentaron diferentes estrategias para afrontar el déficit hídrico, lo que dio lugar a efectos variables en el crecimiento de la planta. El clon de hoja pequeña 'Australiano 129/60' mostró un fuerte control estomático y mantuvo un elevado incremento del área foliar durante el periodo de déficit hídrico. Estas estrategias se asociaron con un alto crecimiento relativo bajo ambos tratamientos de escasez de agua. Adicionalmente, para la evaluación del efecto del estrés hídrico de largo plazo se impusieron tres tratamientos hídricos en plantas de 1 mes de edad durante 5 meses: Bien regadas (WW) en que las plantas fueron mantenidas cerca de la capacidad de campo, con contenido de agua en el suelo (SWC) de ~30%; restricción hídrica moderada (RM) en que las plantas crecieron en condiciones de SWC ~20%; y restricción hídrica severa (RS), con SWC ~10%. Los clones presentaron un continuum de comportamientos hídricos y distintos mecanismos de resistencia al déficit hídrico. Los clones de comportamiento más cercano al anisohidrismo ('I-214', 'I45/51', 'Guardi' y 'Australiano 129/60') presentaron mayor resistencia a la cavitación y mayor acumulación de biomasa bajo condiciones de déficit hídrico. La capacidad de ajuste de las relaciones hídricas foliares (regulación osmótica y del módulo de elasticidad la pared celular) y la $i\text{WUE}$ no estuvieron

asociadas a la tasa de crecimiento bajo condiciones de baja disponibilidad de agua o al comportamiento hídrico. ‘Australiano 129/60’ presentó un comportamiento más anisohídrico asociado a una moderada resistencia a la cavitación y una alta acumulación de biomasa bajo condiciones óptimas de disponibilidad de agua. Además, bajo condiciones de restricción hídrica este clon presentó un crecimiento moderado, capacidad de ajuste osmótico y aumento de la WUE.

Los resultados encontrados en esta tesis emergen como un acercamiento inicial en la búsqueda de genotipos más aptos para las condiciones ambientales de cultivo en Cuyo. El clon *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’ presentó una variedad de mecanismos de resistencia a la sequía que lo ayudaron a sobrellevar las condiciones de restricción hídrica y que podrían brindar a este clon un mejor desempeño en los macizos forestales bajo riego de la provincia de Mendoza. Cabe resaltar la necesidad de la realización de estudios que evalúen el comportamiento de los clones en condiciones de campo. Estos resultados, y la necesidad de contar con clones resistentes a la sequía para establecer plantaciones más sostenibles, ponen de manifiesto la necesidad de seguir investigando y de considerar clones de álamo alternativos a los que se utilizan en la actualidad en la provincia de Mendoza.

Palabras clave: clones de álamo, déficit hídrico, resistencia a la sequía, composición isotópica de la madera, silvicultura bajo riego

Abstract

Ecophysiological response to water stress of *Populus* clones in Mendoza province: analysis at stand scale and under controlled experimental conditions.

Forestry activity in the province of Mendoza is mainly focused on the *Populus* genus, which includes fast-growing tree species that are vulnerable to water deficits. Poplar cultivation in regions with high evaporative demand and low annual rainfall, like Mendoza, is dependent on irrigation. For approximately 12 years, the province has been in a water emergency situation due to the reduction in the amount of snowfall and the consequent decrease in the streamflow of the rivers that originate in the Andes and from which the irrigation system of the productive oases is provided. Despite this and the importance of the *Populus* genus in forestry in Mendoza, no studies have yet been carried out to assess the effect of the reduction in water availability on the development of poplar forest stands in the current context.

The general objective of this thesis is to determine the effects of drought on the productivity of the most widely cultivated *Populus* clones in the irrigated oasis of Mendoza province, and others not yet planted in the region. The particular objectives are: 1) To describe the structural characteristics at the time of cutting, of clumps of the two most cultivated *Populus* clones in the Uco Valley, managed under traditional irrigation; 2) to reconstruct the temporal evolution of mean annual increment (MAI) and current annual increment (CAI) in the individual basal area throughout the history of each plantation before felling; 3) to relate possible differences in growth and yield between sites to edaphic parameters and the water potentially available for irrigation; 4) to retrospectively determine whether individuals in an irrigated poplar plantation in Mendoza province have suffered periods of water stress through the analysis of the isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) of the growth rings; 5) to spatially characterise the annual isotopic variations within the forest massif, to infer the degree of water stress affectation; 6) to evaluate the growth of 8 commercial clones under short-term water stress, as initial monitoring to determine which clones would be most suitable for rainfed forestry under an unstable irrigation system;. 7) to understand the mechanisms that determine their growth under short-term water stress, such as

their ability to sustain leaf area growth and to control transpiration through stomatal closure; 8) To explore the relationship between growth stability under water stress and water deficit tolerance mechanisms of each clone.; 9) to evaluate the effect of long-term water restriction under semi-controlled experimental conditions (greenhouse) on cultivated and other commercially available *Populus deltoides* and *Populus × canadensis* clones; 10) to classify the different *Populus* clones on the continuum between isohydric and anisohydric behaviour; 11) to define the cavitation resistance of the different *Populus* clones tested; and 12) to evaluate the adjustment capacity in leaf water relations and water use efficiency of the different *Populus* clones evaluated under long-term water restriction conditions.

Firstly, the current state of block plantations near the rotation time in the Uco Valley was characterised. For this purpose, the structural and edaphic characteristics of five block plantations of *Populus × canadensis* 'Conti 12' and 'Guardi' were evaluated. The plantations presented intra-stand structural heterogeneity, with gradients in yield parameters, such as basal area and mean dominant height, associated with the geographical location of irrigation water entry. Additionally, some sites showed an anticipation at the moment of maximum basal area increment (BAI) that coincided with the beginning of the water emergency in the province of Mendoza and the reduction of the Tunuyán river streamflow. To demonstrate that the peak in BAI of poplars was related to the reduction of irrigation water and that the trees were subjected to periods of drought, a plantation was selected and the effect of hydrometeorological variables (mean temperature, precipitation, Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index (SPEI) and Tunuyán river streamflow) corresponding to the spring-summer period on the development of the poplars was studied. The life history of the trees was reconstructed through the BAI, isotopic compositions of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and oxygen ($\delta^{18}\text{O}$), ^{13}C discrimination ($\Delta^{13}\text{C}$) and intrinsic water use efficiency (iWUE) in tree rings. The $\delta^{13}\text{C}$ was negatively associated with radial growth, and positively associated with $\delta^{18}\text{O}$ in tree rings, indicating that the trees experienced water stress conditions during their life cycle. Correlation indices also showed that $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, $\Delta^{13}\text{C}$ and iWUE were significantly associated with the Tunuyán river streamflow during the growing season. This

suggests that $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, $\Delta^{13}\text{C}$ and iWUE are indicators of variation in water availability for irrigation during the poplar growing season.

The behaviour of *Populus deltoides* and *Populus × canadensis* under short and long-term water stress in semi-controlled conditions (greenhouse), was evaluated experimentally. Four *Populus × canadensis* clones ('Conti 12', 'Guardi', 'I-214' and 'I45/51') and four *Populus deltoides* clones ('Stoneville 67', 'Catfish 2', 'Dvina' and 'Australiano 129/60') were selected for this comparative analysis. First, for the simulation of short-term water stress, three water treatments were imposed on 6-month-old plants for 28 days: well-watered (WW), 5 days of irrigation withdrawal followed by re-watering (-5+RW), and 9 days of irrigation withdrawal followed by re-watering (-9+RW). The clones exhibited different strategies to cope with water deficit, which resulted in variable effects on plant growth. The small-leaved clone 'Australiano 129/60' showed strong stomatal control and maintained a high increase in leaf area during the water deficit period. These strategies were associated with high relative growth under both water scarcity treatments. The clone 'Australiano 129/60' proved to be a drought-resistant clone with the highest growth under both water scarcity treatments, appearing to be a promising clone for afforestation in environments prone to short-term water stress. Additionally, to the evaluation of the effect of long-term water stress three water treatments were imposed on 1-month-old plants for five months: Well-watered (WW) where plants were maintained close to field capacity, with soil water content (SWC) of ~30%; moderate water restriction (RM) where plants were grown under SWC ~20%; and severe water restriction (RS), with SWC ~10%. Clones showed a continuum of water behaviour and different mechanisms of resistance to water deficit. Clones with a near-anisohydric behaviour ('I-214', 'I45/51', 'Guardi' and 'Australiano 129/60') showed higher resistance to cavitation and higher biomass accumulation under water deficit conditions. The ability to adjust water relations of leaves (osmotic regulation and cell wall modulus of elasticity) and iWUE were not associated with a growth rate under conditions of low water availability. 'Australiano 129/60' showed a near-anisohydric behaviour associated with moderate cavitation resistance and high biomass accumulation under optimal water availability conditions. In addition, under water

restriction conditions, this clone showed a moderate growth, osmotic and iWUE adjustment capacity.

The results found in this thesis emerge as an initial approach in the search for genotypes more suitable for the growing conditions of Cuyo region. The clone *P. deltoides* 'Australian 129/60' showed a variety of drought resistance mechanisms that helped it to cope with water-restricted conditions and that could give this clone a better performance in irrigated forest stands in Mendoza province. It is worth highlighting the need for further studies to evaluate the behaviour of the clones under field conditions. The results obtained, and the need for drought-resistant clones to establish sustainable forestry plantations, highlight the need for further research and the need to consider alternative poplar clones to those currently use in the province of Mendoza.

Key words: poplar clones, water deficit, drought resistance, wood isotopic composition, irrigated forestry.

Índice	
Agradecimientos	i
Publicaciones y participación en eventos científicos	iii
Resumen	v
Abstract	ix
Capítulo 1: Introducción general	1
1.1. Marco teórico	1
1.1.1. Características del género <i>Populus</i> y su cultivo en Mendoza	1
1.1.2. El estrés hídrico y la resistencia a la sequía en zonas áridas	7
1.1.3. Los anillos de crecimiento y los isotopos estables como herramienta de estudio del estrés hídrico	10
1.2. Objetivos e Hipótesis	14
1.2.1. Objetivo general	14
1.2.2. Objetivos específicos e Hipótesis asociadas a cada capítulo de esta tesis	14
1.2.2.1 Capítulo 2	14
1.2.2.2 Capítulo 3	14
1.2.2.3 Capítulo 4	15
1.2.2.4 Capítulo 5	15
1.3. Organización de la tesis	16
1.4. Bibliografía	17
Capítulo 2: Plantaciones de álamo en macizos en el Valle de Uco, provincia de Mendoza: análisis del rol de los diferentes factores de la producción en un sistema bajo riego al momento del turno comercial de corta	27
2.1. Introducción	27
2.2. Objetivos e hipótesis	28
2.2.1. Objetivos	28
2.2.2. Hipótesis	29
2.3 Materiales y Métodos	29
2.2.3.1 Sitios de muestreo	29
2.3.2 Medición de características estructurales y de crecimiento de las plantaciones	31
2.3.4 Relevamiento de características ambientales	34
2.3.5 Análisis estadísticos	35
2.4. Resultados	36
2.4.1 Datos estructurales de los macizos y comparación inter-sitio	36
2.4.2 Análisis espacial intra-sitio	39
2.4.3 Rendimiento comparativo, relación con variables ambientales y turno teórico de corta	41
2.5 Discusión	46

2.6. Bibliografía	50
Capítulo 3: Impacto del estrés hídrico en una plantación de <i>Populus × canadensis</i> inferido a través del contenido de isótopos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) en los anillos de crecimiento	56
3.1. Introducción	56
3.2. Objetivo e hipótesis	60
3.2.1. Objetivo	60
3.2.2. Hipótesis	60
3.3. Materiales y Métodos	61
3.3.1. Área de estudio	61
3.3.2. Muestreo y procesamiento del material	61
3.3.3. Extracción de α -celulosa	61
3.3.4. Relevamiento de características ambientales	66
3.3.5. Análisis estadísticos	66
3.4. Resultados	67
3.5. Discusión	76
3.6. Bibliografía	79
Capítulo 4: Respuestas diferenciales de clones de <i>Populus deltoides</i> y <i>Populus × canadensis</i> al déficit hídrico de corta duración	86
4.1. Introducción	86
4.2. Objetivos e hipótesis	88
4.2.1. Objetivos	88
4.2.2. Hipótesis	89
4.3. Materiales y métodos	89
4.3.1. Condiciones de crecimiento y diseño experimental	89
4.3.2. Mediciones morfológicas y fisiológicas	92
4.3.3. Análisis estadístico	93
4.4. Resultados	95
4.5. Discusión	103
4.6. Bibliografía	107
Capítulo 5: Crecimiento, comportamiento isohídrico-anisohídrico y mecanismos de resistencia al déficit hídrico de larga duración en clones de <i>Populus deltoides</i> y <i>Populus × canadensis</i>	113
5.1. Introducción	113
5.2.1. Objetivos	117
5.2.2. Hipótesis	117
5.3. Materiales y métodos	117
5.3.1. Material vegetal	117
5.3.2. Tratamientos	118

5.3.3. Diseño experimental	119
5.3.4. Determinaciones morfológicas y fisiológicas	119
5.3.5. Análisis estadísticos	122
5.4. Resultados	123
5.5. Discusión	137
5.6. Bibliografía	143
Capítulo 6: Discusión general	152
6.1. Contrastación de hipótesis	152
6.2. Integración de resultados	155
6.3. Interrogantes pendientes: investigaciones futuras	158
6.4. Bibliografía	161

Capítulo 1

Introducción general

1.1. Marco teórico

1.1.1. Características del género *Populus* y su cultivo en Mendoza

El género *Populus* incluye 29 especies divididas en 6 secciones: Abaso, Leuce, Tacamahaca, Aigeiros, Leucoides y Turanga (Eckenwalder 1996). Las diversas especies del género crecen en una gran variedad de hábitats que van desde lugares cálidos y áridos hasta bosques alpinos o boreales (Eckenwalder 1996; Dickmann 2001; Cronk 2005). Son especies de rápido crecimiento y un ciclo de vida relativamente corto que no sobrepasan los 100 - 120 años de edad. Entre las especies del género *Populus* existe una gran diversidad de características morfológicas. Son plantas deciduas o semiperennes, con copa globosa, oblonga o piramidal. Aquellas especies con porte de árbol son de hábito caduco, con hojas simples, alternas, pecioladas y con estípulas. La forma y tamaño de las hojas resultan muy variables dentro de cada especie e incluso en un mismo individuo debido a dos fuentes de heteromorfismo del desarrollo: la heterofilia, es decir, las diferencias en las características de las hojas entre árboles jóvenes y adultos; y la heteroblastia, debido a la presencia de hojas preformadas y neoformadas que difieren sustancialmente (Eckenwalder 1996). Son especies diclino-dioicas, con pequeños frutos en capsulas dehiscentes cubiertas por pelos. En general, florecen antes de la foliación en primavera a partir de yemas especializadas.

Los álamos presentan una alta tasa de crecimiento que conlleva a un alto rendimiento al momento del aprovechamiento forestal. Esto puede ser parcialmente explicado por las altas tasas de fotosíntesis, el eficiente desarrollo del área foliar y la producción de ramas silépticas, que resulta en una mayor exposición de las hojas y, en consecuencia, en una mayor captación de la radiación solar (Ceulemans et al. 1992; Scarascia-Mugnozza et al. 1999; Marron et al. 2006; Marron et al. 2007; Rae et al. 2008; Dillen et al. 2009). Las especies del género *Populus* también presentan una gran capacidad de hibridación, que posiblemente haya desempeñado un rol importante en la evolución de las actuales especies (Eckenwalder 1996). Además de esas

características, la facilidad de propagación vegetativa, rápido crecimiento juvenil y alta plasticidad a los cambios ambientales ha convertido al álamo en una de las especies forestales más cultivados en plantaciones alrededor del mundo (Dillen et al. 2010).

El cultivo de *Populus* ha sido incorporado bajo los sistemas de manejo tradicionales, en los cuales la densidad del macizo (i.e. área forestada con una distribución uniforme de individuos sobre el terreno) puede variar entre 277 y 1143 plantas ha⁻¹. También se lo maneja bajo el sistema de rotación corta (SRC), que se basa en el corte y rebrote de plantas a densidades superiores a 10000 árboles ha⁻¹ (Sims et al. 2001; Amico 2002; Keoleian & Volk 2005). Bajo SRC, los costos de implantación son drásticamente reducidos y los rendimientos pueden superar las 20 t ha⁻¹año⁻¹ bajo condiciones óptimas, característica que los convierten en sistemas de muy alto rendimiento para la producción de biomasa (Kauter et al. 2003; Dillen et al. 2010). En Argentina, los álamos se cultivan principalmente en sistemas silvícolas tradicionales en el delta del río Paraná y otras regiones de la provincia de Buenos Aires y Santa Fe; así como en valle del río Negro y en Mendoza. En esta última, las plantaciones se manejan bajo riego (Borodowski 2017). En el país se registran alrededor de 31000 ha de álamos en macizos y 16000 km de cortinas forestales (i.e. plantaciones de árboles en líneas simples o múltiples, con el objetivo de alterar el flujo de viento y el microclima alrededor de cierta superficie) distribuidas en zonas de cultivos agrícolas.

En la provincia de Mendoza, el primer censo forestal del año 1985 desarrollado por el Departamento de Forestación de la Dirección de Bosques y Parques Provinciales de Mendoza, estimaba una superficie forestada con este género de 14000 ha (González Vidal 1988). De esta superficie, alrededor del 40 al 50% correspondía a cortinas con función de protección de los cultivos aledaños (mayormente frutícolas) y la generación de un ingreso adicional y oportunista por la venta de madera. La mitad restante se asociaba a plantaciones en macizo cuyo destino principal era la obtención de madera para aserrado o triturado (Calderón 2010). Durante la aplicación de la ley 25.080 de inversión en bosques cultivados desde el año 2000 hasta el 2016, se forestaron alrededor de 4.600 ha en Mendoza (Dirección de Producción Forestal-Min. Agr. Gan. y Pesca de la Nación). El último censo de plantaciones forestales, publicado en el año 2017, informó la presencia de 6200 ha plantadas en forma de macizo en la provincia de Mendoza

distribuidas de la siguiente manera: 1015.1 ha (16.4%) en el oasis norte, 3699.3 ha (59.7%) en el oasis centro o Valle de Uco y 1482.9 ha (23.9%) en el oasis sur (Ministerio de Agroindustria 2018) (Fig. 1.1).

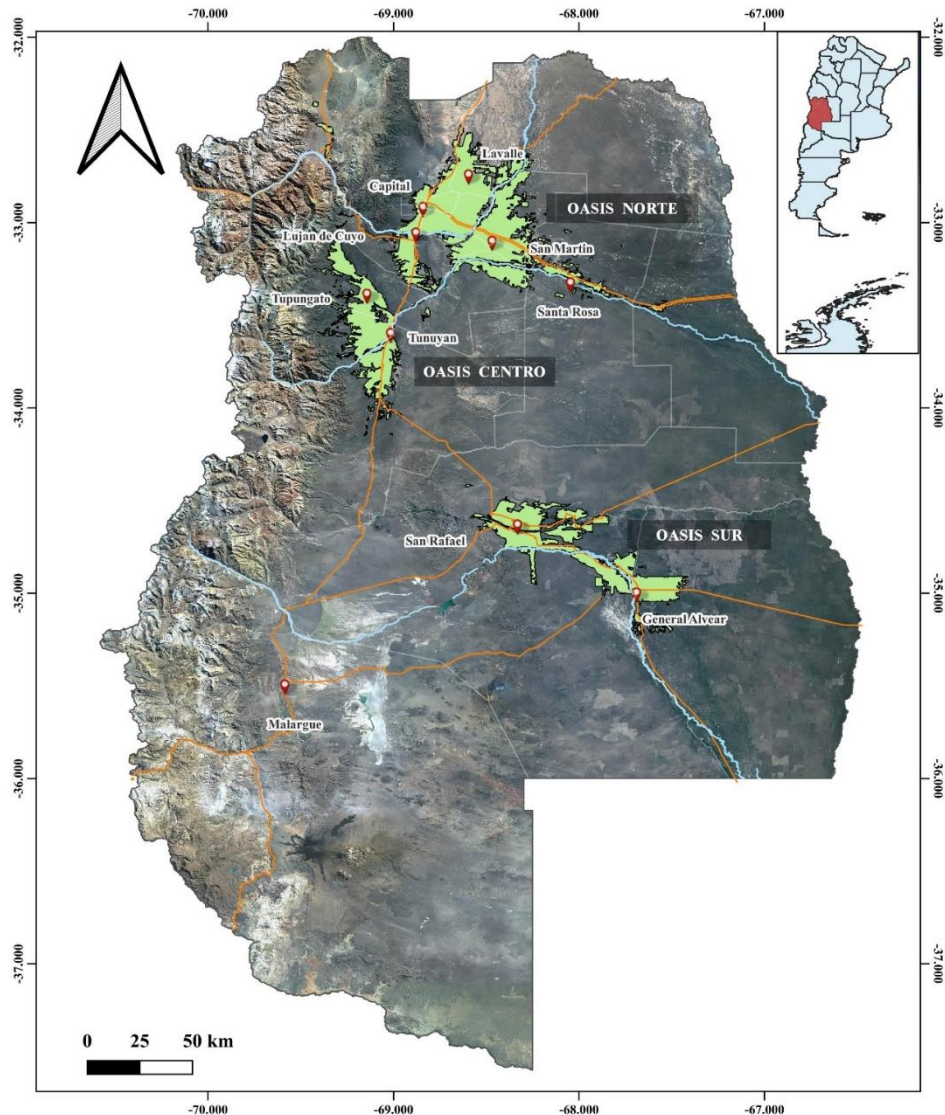


Figura 1.1. Localización de los oasis productivos de la provincia de Mendoza en donde se encuentran las mayores superficies de plantaciones forestales de clones del género *Populus*.

Los clones que han sido más difundidos a nivel comercial en la región de Cuyo son *P. × canadensis* ‘I-214’, ‘Conti 12’ y ‘Guardi’ (Calderón et al. 2005). En menor porcentaje también se han cultivado clones de *Populus deltoides* (‘Catfish 2’, ‘Catfish 5’, ‘Harvard’ y ‘Alton’) y *Populus nigra* cv. ‘Italica’; siendo este último utilizado principalmente en cortinas forestales. Tradicionalmente la plantación se realiza principalmente con estacas o con barbados de 1 o 2 años. El distanciamiento de plantas de álamo varía de acuerdo con el destino del producto forestal:

de altas densidades (2×2 m), cuando el objetivo es producir biomasa para molienda (para tableros o pasta celulósica), hasta marcos de plantación 6×6 m para producir madera en piezas aserradas (Calderón 2010). Sin embargo, los productores forestales en Mendoza prefieren generalmente distancias entre filas de 5 a 6 m que permiten las labores culturales (conservación de surcos y desmalezado con tractores), siguiendo la tradición del manejo de montes frutales en la provincia. Las plantaciones forestales de la región de Cuyo se encuentran mayormente distribuidas en pequeñas y medianas explotaciones, y se caracterizan por ser una actividad alternativa a otras producciones agrícolas consideradas primarias, como por ejemplo los viñedos y cultivos frutícolas. En Mendoza, el turno de corta comercial para los macizos forestales de álamo varía entre 10 y 15 años (Calderón 2006). El rendimiento promedio es de 250 t ha^{-1} , cuyo destino es principalmente el aserrado o triturado (Ministerio de Agroindustria 2014).

La provincia de Mendoza presenta un clima árido con escasas, discretas y poco predecibles precipitaciones (250 mm anuales), una alta demanda evaporativa (altas temperaturas y baja humedad relativa), y suelos poco formados, pobres en nutrientes (entisoles) y con baja capacidad para retener humedad (Maffei & Bueno 2011; Dirección de Agricultura y Contingencias Climáticas 2017). Debido a estas características climáticas, la agricultura es altamente dependiente del riego. Las recomendaciones de riego son establecidas por la DGI en base a una frecuencia temporal y no en base a una cantidad efectiva de agua demandada por el cultivo. En el caso de los macizos de álamo, se recomienda regarlos con una frecuencia semanal o de quince días según el momento y condiciones edafoclimáticas (Amico 2002; Calderón 2010). Sin embargo, en las plantaciones forestales se utiliza principalmente el riego tradicional por surcos con intervalos de riego de 21 días (Riu et al. 2008). Se utiliza el agua de los ríos cuyo caudal proviene del deshielo de las precipitaciones nivas de la cordillera de los Andes. El agua de deshielo recarga las napas de agua subterránea, alimenta los ríos y posteriormente llega a las tierras agrícolas a través de un sistema de canales de riego (Fig. 1.2a). En general, los establecimientos de la provincia no cuentan con caudalímetros que registren la cantidad de agua que ingresa en los mismos durante cada turno de riego, de modo que la cantidad efectiva de agua utilizada en los turnos de riego es desconocida. Adicionalmente, este sistema de riego presenta

dos inconvenientes principales. Por un lado, los defectos de nivelación del terreno generan una distribución heterogénea del agua entre y dentro de las masas forestales (Fig. 1.2b). Por otro lado, la disponibilidad de agua en los establecimientos agrícolas no es constante y depende del calendario de riego establecido en función del caudal de los ríos que alimentan la red de riego. En los años secos, la disponibilidad de agua para el riego es menor y los intervalos entre turnos de riego son mayores. Aun así, las plantaciones de álamo tienen carácter de actividad agrícola/económica alternativa, de modo que, en los meses de mayor demanda evaporativa, el manejo del riego en los macizos de álamo puede verse limitada por el requerimiento de agua de los cultivos de mayor importancia económica, por ej. los cultivos de frutales.



Figura 1.2. Plantación de álamo cerca del turno de corte en Mendoza.

En los últimos años, se ha producido una disminución de la oferta de agua como consecuencia del cambio climático. A partir del año 2007, la frecuencia e intensidad de los eventos de sequía en la región de los Andes centrales de Argentina ha ido en aumento (Rivera et al. 2017). Esto llevó a que, en el año 2010, a través del decreto n°2379/10, la Secretaría General de la Gobernación de la provincia de Mendoza (<http://www.epas.mendoza.gov.ar>) declarase la emergencia hídrica en la provincia ya que las nevadas acumuladas en alta montaña eran inferiores a los niveles históricos. Esta situación persiste hasta la actualidad (Rivera et al. 2017; Departamento General de Irrigación 2021; Rivera et al. 2021). Además, el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático predice que la tendencia actual de reducción de las nevadas continuará en los próximos años (IPCC 2019). Este escenario conlleva a que las plantaciones de *Populus* estén experimentando condiciones de estrés hídrico, de duración y severidad variables. Por lo tanto, resulta de vital importancia la búsqueda de los clones más aptos para estas condiciones de sequía que podrían agudizarse a futuro.

El género *Populus* se encuentran entre las especies forestales más vulnerables a la sequía (Tschaplinski et al. 1994). El cambio climático y el incremento del estrés hídrico ha sido el responsable por la reducción del crecimiento y la mortalidad en las plantaciones de álamo en muchas regiones del mundo (Worrall et al. 2013; Hogg & Michaelian 2015; FAO 2016; Ji et al. 2020). No obstante, no hay estudios que indiquen el efecto del cambio climático y la reducción de la disponibilidad de agua en el desarrollo de las plantaciones de álamo bajo riego de la provincia de Mendoza. Adicionalmente, los clones de *P. × canadensis*, de mayor difusión comercial en Mendoza, fueron seleccionados en Europa en base a su productividad sin restricción de agua (Monclus et al. 2006). Sin embargo, se espera que los genotipos de climas áridos puedan presentar mayor resistencia y mejor desempeño en condiciones ambientales como las de Mendoza. Por ejemplo, los genotipos de *P. deltoides*, que son originarios de climas semiáridos (Rood et al. 2000), se encuentran disponibles comercialmente en el país y podrían ser una propuesta factible para su cultivo en la zona. Aun así, para el género *Populus*, se ha reportado una amplia variación en caracteres fisiológicos y morfológicos asociados a la resistencia a la sequía que incentivan la selección de genotipos con mejores respuestas ecofisiológicas al déficit hídrico

que los clones actualmente utilizados en la provincia (Liu & Dickmann 1992; Ibrahim et al. 1997; Tschaplinski et al. 1998; Monclus et al. 2005; Guarnaschelli et al. 2011; Luquez et al. 2012; Gortari et al. 2021).



Figura 1.3. a) Sistema de riego por surcos utilizado para la distribución de agua en tierras agrícolas. b) Distribución irregular del agua en un macizo forestal causada por defectos en la nivelación del terreno.

1.1.2. El estrés hídrico y la resistencia a la sequía en zonas áridas

La aridez, condición ambiental caracterizada por la falta de humedad, es una situación hidrológica y climática basada en las condiciones medias de una región. Por lo tanto, la aridez es una característica climática de largo plazo (Maliva et al. 2012; Zarch et al. 2015). Los ecosistemas áridos se caracterizan por presentar un aporte de agua proveniente de las precipitaciones anuales menor a la pérdida potencial por evapotranspiración (Thornthwaite 1948; D’Odorico et al. 2012; Bastin et al. 2017). Adicionalmente, la disponibilidad de agua en los ambientes áridos es discontinua, ocurriendo en pulsos discretos intercalados entre largos periodos de escasez (Schwinning et al. 2004). Por otro lado, la sequía es un término meteorológico que se caracteriza como un periodo, de meses o años, en que el aporte de agua es inferior al registrado normalmente para una región (Van Lanen & Tallaksen 2007). Periodos de sequía pueden ocurrir tanto

ecosistemas áridos como húmedos. Asimismo, su definición debe considerar la naturaleza del déficit hídrico que puede estar asociada, por ejemplo, a una reducción en las precipitaciones, caudal de los ríos, humedad del suelo, entre otras. Se puede decir que la naturaleza de la sequía de mayor importancia es la que produce un mayor impacto en la actividad del hombre (Dracup et al. 1980). A modo de ejemplo, en Mendoza los parámetros de suministro de agua de mayor de importancia son la precipitación nival y el caudal de los ríos ya que ambos definen la cantidad de agua disponible en la región. Asimismo, debido al clima árido de Mendoza, el desarrollo de los cultivos depende del riego, de este modo, los períodos de escasez de riego pueden caracterizarse como eventos de sequía, ya que hay un aporte de agua menor que lo habitual.

Eventos de sequía o de escasez de agua para riego producen una reducción en el potencial hídrico del suelo que hace que el agua esté menos disponible para las plantas. En la medida en que la transpiración que ocurre en las hojas supere la reposición del agua a través del xilema, las plantas experimentan estrés hídrico. La forma o mecanismo por el que se establece el estrés hídrico depende de procesos fisiológicos de las plantas que ocurren como respuesta al déficit de agua. Estos procesos pueden afectar todos los aspectos del crecimiento, modificando la anatomía, la morfología, la fisiología y la bioquímica de las plantas. El crecimiento se reduce debido a una disminución en la turgencia y en la extensibilidad de las paredes celulares que limitan el alargamiento y la división celular (Kozlowski & Pallardy 1997), y debido al cierre estomático que limita la fotosíntesis. Adicionalmente, los procesos fisiológicos de las plantas también son afectados a través de cambios en la concentración de solutos, desnaturalización de las proteínas, alteración de la integridad de la membrana y del sistema hidráulico (Tyree & Sperry 1989; Lenz et al. 2006; Fichot et al. 2010; Basu et al. 2016). El estrés hídrico a menudo afecta la respiración, la fotosíntesis y la distribución de fotoasimilados. De hecho, la división de la materia seca entre las raíces y los brotes suele alterarse significativamente bajo un estrés hídrico moderado, con un mayor crecimiento de la raíz en relación con el crecimiento del vástago (Kozlowski & Pallardy 1997).

Aunque las especies varían en su sensibilidad y respuesta a la sequía, se puede decir que todas las plantas terrestres han desarrollado una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas

y bioquímicas para lidiar con las fluctuaciones en la disponibilidad de agua (Bohnert et al. 1995). La resistencia a la sequía puede ser dividida en tres estrategias diferentes: escape, evitación y tolerancia (Levitt 1980). El escape a la sequía ocurre en plantas que completan su ciclo de vida cuando las condiciones climáticas son favorables, de modo que no llegan a experimentar situaciones de estrés hídrico. La evitación a la sequía ocurre cuando una serie de respuestas permiten evitar que se manifieste el déficit hídrico en la planta. Esta estrategia se fundamenta en el mantenimiento de la hidratación celular a través de la reducción de la transpiración o del aumento de la absorción por las raíces (Levitt 1980). Los principales mecanismos asociados a esta estrategia son la regulación estomática, presencia de hojas pequeñas, extensión del sistema radical y alta capacidad de transporte de agua de las raíces a las hojas (Basu et al. 2016). La tercera estrategia de resistencia es la tolerancia a la sequía, que ocurre cuando la planta experimenta déficit hídrico. La misma está basada en la capacidad de las plantas de desarrollar mecanismos que permitan soportar un bajo contenido de agua en los tejidos. Esto puede ser logrado, por ejemplo, a través del aumento del refuerzo estructural de la madera, aumento en la elasticidad de la pared celular, alta la resistencia a la cavitación, ajuste osmótico (Levitt 1980).

La capacidad de regular el potencial hídrico de la hoja (Ψ_H) puede ser clasificada en el continuum de comportamientos entre el isohidrismo y el anisohidrismo (Tardieu & Simonneau 1998; Martínez-Vilalta & Garcia-Forner 2017). Las plantas isohídricas se caracterizan por presentar respuestas asociadas a la evitación del déficit hídrico. A través del cierre estomático, estas plantas minimizan la transpiración y mantienen el potencial agua mediodía ($\Psi_{H MD}$) relativamente constante. Esto mantiene la integridad de la columna de agua en el xilema al limitar la disminución del potencial hídrico. Sin embargo, cuando el período de déficit hídrico perdura en el tiempo, este comportamiento puede causar una eventual inanición de carbono, ya que el cierre estomático detiene la fotosíntesis, mientras que los costos de la respiración continúan agotando las reservas de carbono. Por otro lado, el comportamiento anisohídrico presenta respuestas asociadas a la tolerancia del déficit hídrico. Las plantas anisohídricas se caracterizan por permitir fluctuaciones en el Ψ_H en respuesta a la demanda evaporativa y a la disponibilidad de agua en el suelo (Tardieu & Simonneau 1998; Martínez-Vilalta & Garcia-Forner 2017). Para

ello, mantienen los estomas abiertos por más tiempo durante la disminución del potencial hídrico del suelo, de modo que la transpiración continúa a tasas relativamente altas. Esto se traduce en una ganancia continua de carbono, pero puede resultar en un mayor riesgo de embolia y cavitación (McDowell et al. 2008). Aunque la muerte por inanición de carbono suele estar asociada al comportamiento isohídrico, mientras que el riesgo de embolia y cavitación se asocia mayormente al comportamiento anisohídrico, estas respuestas no son mutuamente excluyentes (Sevanto et al. 2014; Adams et al. 2017).

En resumen, el estrés hídrico en las plantas puede provocar la reducción del crecimiento, o en casos más extremos, la muerte de toda la planta. Por esas razones, el estrés hídrico es el principal factor ambiental limitante de la productividad de los cultivos (Bray 1997). En sistemas productivos propensos a períodos de estrés hídrico, el compromiso entre resistencia y productividad es esencialmente importante para el éxito de la actividad forestal. En general, los mecanismos de resistencia a la sequía pueden conllevar a una reducción en la productividad. Sin embargo, existe una variedad de mecanismos diferentes para evitar o tolerar la sequía cuyo efecto en el rendimiento puede no necesariamente ser negativo, permitiendo la selección de genotipos para sistemas agrícolas más adaptados a la restricción hídrica (Zhang et al. 2004; Blum 2009, 2009; Marron et al. 2006; Monclus et al. 2005, 2006; Guarnaschelli et al. 2011; Attia et al. 2015; Basu et al. 2016; Luquez et al. 2012; Gortari et al. 2021).

1.1.3. Los anillos de crecimiento y los isótopos estables como herramienta de estudio del estrés hídrico

Los anillos de crecimiento de un árbol están formados por tipos celulares correspondientes al xilema secundario y que resultan de la actividad estacional del cámbium vascular. En gimnospermas y angiospermas con porosidad circular y semicircular, las células formadas a principios de la temporada de crecimiento (primavera) tienen lúmenes más grandes y paredes más finas (leño temprano) en comparación con las células producidas hacia el final de la misma (leño tardío). El cambio abrupto en diferentes parámetros, dependiendo de la especie, entre el leño tardío un año y el leño temprano del siguiente produce un límite nítido que define el anillo de

crecimiento (Fritts 1976). Variaciones ambientales como la disponibilidad de agua, temperatura, luz, dióxido de carbono y oxígeno afectan el crecimiento vegetal y se ven reflejadas en los anillos de crecimiento. En ese sentido, a través de la correcta datación de los anillos de crecimiento en plantas leñosas es posible derivar información ambiental del pasado que permite la reconstrucción de la historia de vida de los árboles en relación a su ambiente con resolución anual e intra-anual (Fritts 1976; Fritts & Swetnam 1989).

Por otro lado, cabe destacar el potencial de los anillos de crecimiento como registros del carbono y oxígeno extraídos del ambiente durante el período de activo crecimiento vegetal. Las relaciones isotópicas en la biomasa vegetal proporcionan información sobre las condiciones ambientales y ecofisiológicas en las que se han desarrollado las plantas (Gessler et al. 2014; Lavergne et al. 2016; 2017; Penchenat et al. 2022). La proporción de isótopos de carbono (C), descrita como $\delta^{13}\text{C}$ (relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), registrada en los anillos de crecimiento es resultado de distintos procesos de fraccionamiento (cambio en la proporción ^{13}C y ^{12}C entre la fuente y el producto). Por un lado, este índice isotópico refleja la variación en la captación de CO_2 durante la fotosíntesis debido a los dos procesos de fraccionamiento debido a la difusión estomática y a la carboxilación, y por la consecuente discriminación por la enzima Rubisco debido a las variaciones en la relación entre la concentración de CO_2 interna de la hoja y la del ambiente (relación c_i/c_a) (Farquhar et al. 1982; Gessler et al. 2014). Por lo tanto, el $\delta^{13}\text{C}$ de los fotoasimilados termina siendo controlado principalmente por la conductancia estomática (g_s) y la tasa de carboxilación o asimilación neta de CO_2 (A) (Farquhar et al. 1989). Asimismo, el $\delta^{13}\text{C}$ de la hoja puede pasar por sutiles modificaciones antes que sea utilizado para la formación de la madera. Esto se debe a procesos de fraccionamiento post fotosintéticos relacionados al metabolismo y transporte, como las variaciones diurnas y nocturnas de $\delta^{13}\text{C}$ como consecuencia del almacenamiento transitorio y la removilización del almidón, la mezcla del pool de azúcares durante el transporte en el floema, removilización de reservas en los períodos de mayor demanda por recursos para la expansión celular y engrosamiento de la pared celular, entre otras (Gessler et al. 2014). Aunque, tales procesos pueden resultar en el desacoplamiento parcial del $\delta^{13}\text{C}$ con las variables climáticas, en muchos estudios el $\delta^{13}\text{C}$ de los anillos de crecimiento mostró un gran

potencial como indicador de los procesos fotosintéticos en las plantas y de cómo las mismas responden a los forzantes ambientales (Srur et al. 2008; Lavergne et al. 2016, 2017; Belmecheri & Lavergne 2020; Vadeboncoeur et al. 2020). En consecuencia, los isótopos del C pueden utilizarse para evaluar rasgos que covarían con el intercambio de gases, la ganancia de C y las relaciones hídricas, incluyendo la eficiencia en el uso del agua (WUE, del acrónimo en inglés *water use efficiency*) (Farquhar & Richards 1984; Ehleringer et al. 1993).

La definición de eficiencia en el uso de agua depende de la escala a la cual es analizada. La WUE de la productividad (WUE_p) puede ser estimada por la relación entre la ganancia en biomasa y la pérdida de agua, la cual puede referirse a la transpiración total solamente, o incluir la evaporación del suelo. Por otro lado, la WUE fotosintética (WUE_f) es definida a través de la relación entre la ganancia de carbono en la fotosíntesis (A) y la pérdida de agua en la transpiración (E), A/E . Mientras que la WUE intrínseca ($iWUE$) es la relación entre la fotosíntesis y la conductancia foliar al vapor de agua (g_s), A/g_s (Lambers et al. 2008). La composición en isótopos de carbono de los tejidos vegetales proporciona una medida integrada de la WUE fotosintética o, más precisamente, $iWUE$ durante el período de formación del tejido vegetal (Farquhar & Richards 1984; Seibt et al. 2008; Vadeboncoeur et al. 2020). No obstante, la primera medida responde tanto a las variaciones g_s , como a la concentración de vapor de agua en la atmósfera, modulada por la temperatura. Por otro lado, la variación de la $iWUE$ se debe a la forma en que las plantas controlan sus estomas (Farquhar & Richards 1984; Bacon 2009), razón por la cual resulta un mejor indicador de la WUE fisiológica de una planta.

Durante períodos de restricción hídrica las plantas tienden a cerrar sus estomas (en menor o mayor medida según su comportamiento más anisohídrico o más isohídrico) lo que resulta en un incremento en la $iWUE$. Por eso, la $iWUE$ suele ser considerada como un indicador de utilidad para la evaluación de la resistencia a la sequía, ya que su combinación una alta productividad supondría una ventaja considerable como, por ejemplo, para el cultivo del álamo en zonas propensas a la sequía. Además, a través de la $iWUE$ se puede inferir las condiciones ambientales experimentadas por el árbol durante la formación del tejido vegetal evaluado. El $\delta^{13}C$ del follaje proporciona una estimación de la $iWUE$ durante la temporada de crecimiento, mientras que el

$\delta^{13}\text{C}$ en la secuencia de anillos en la madera sirve como indicador de la *iWUE* durante toda la vida del árbol. Es por ello que el análisis del $\delta^{13}\text{C}$ en la materia orgánica de los árboles proporciona una medida integrada del metabolismo de la planta y del ambiente externo que influyen en el intercambio de gases durante el tiempo en que se ha fijado carbono a través de la fotosíntesis (McCarroll & Loader 2004; Lavergne et al. 2017).

La composición isotópica de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$, relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) de los tejidos vegetales refleja la composición isotópica del agua del suelo, el enriquecimiento en ^{18}O del agua foliar durante la transpiración y el intercambio isotópico de los átomos de oxígeno de las moléculas orgánicas con el agua en el mesófilo de las hojas (Farquhar & Lloyd 1993; Barbour et al. 2004). A diferencia del $\delta^{13}\text{C}$, el $\delta^{18}\text{O}$ de la biomasa vegetal no está modulado por la tasa de asimilación de CO_2 . El enriquecimiento en ^{18}O en las hojas es una consecuencia de la variación de la g_s y del déficit de presión de vapor, ambos relacionados con la humedad relativa (McCarroll & Loader 2004). La respuesta de la conductancia estomática a la baja humedad puede afectar tanto a la discriminación de ^{13}C de la hoja como al enriquecimiento de ^{18}O del agua de la hoja, lo que conduce a la covariación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en la biomasa vegetal. En ese sentido, la utilización del $\delta^{18}\text{O}$ en conjunto con el $\delta^{13}\text{C}$ en estudios ecofisiológicos pueden ayudar a determinar si el enriquecimiento en ^{13}C es resultado de diferencias en la tasa de asimilación de CO_2 o en la g_s (Scheidegger et al. 2000). Cuando las variaciones en g_s son el principal impulsor de los cambios en *iWUE*, el $\delta^{18}\text{O}$ y el $\delta^{13}\text{C}$ deberían estar significativa y positivamente correlacionados (Lavergne et al. 2017)

La utilización de las series de los anillos de crecimiento en combinación con la composición de isótopos estables supone una ventaja considerable ya que permite reconstruir la historia de vida de los árboles en relación a su ambiente con resolución anual (Hartl-Meier et al. 2014; Porter et al. 2014; Lavergne et al. 2016, 2017; Belmecheri & Lavergne 2020; Penchenat et al. 2022). A través de la reconstrucción temporal cuantificada por el contenido de isótopos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) en los anillos de crecimiento es posible obtener información sobre la dinámica pasada de la conductancia estomática, la tasa de transpiración de la copa, la capacidad fotosintética e incluso

la profundidad y la estacionalidad de la captación de agua del suelo que ayudarían a entender si las plantaciones de álamo en Mendoza han experimentado periodos estrés hídrico.

1.2. Objetivos e Hipótesis

1.2.1. Objetivo general

Determinar los efectos de la sequía sobre la productividad de las plantaciones en macizo de los clones de *Populus* con mayor superficie cultivada en los oasis irrigados de la provincia de Mendoza, y otros clones aún no implantados en la región. Los resultados obtenidos permitirán proponer nuevas bases para el manejo forestal sustentable en la región y definir los genotipos más aptos para las condiciones ambientales de cultivo en Cuyo.

1.2.2. Objetivos específicos e Hipótesis asociadas a cada capítulo de esta tesis

1.2.2.1 Capítulo 2

Objetivos específicos

Describir las características estructurales al momento de la corta, de macizos de los dos clones de *Populus* más cultivados en el Valle de Uco, manejados con riego tradicional.

Reconstruir la evolución temporal de los incrementos medio anual (IMA) y corriente anual (ICA) en área basal individual a lo largo de la historia de cada plantación antes de su corta.

Relacionar las posibles diferencias de crecimiento y de rendimiento entre sitios con parámetros edáficos y con el agua potencialmente disponible para el riego.

Hipótesis:

Debido a la alta susceptibilidad al estrés hídrico y a la situación de emergencia hídrica que ha estado afectando a la provincia de Mendoza durante los últimos años, las plantaciones de álamo presentan una reducción de su crecimiento y del rendimiento al momento de la corta.

1.2.2.2 Capítulo 3

Objetivos específicos

Determinar en forma retrospectiva, si los individuos de una plantación de álamo bajo riego en la provincia de Mendoza han sufrido períodos de estrés hídrico a través del análisis de la composición isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) de los anillos de crecimiento.

Caracterizar espacialmente dentro del macizo forestal, las variaciones isotópicas anuales, de manera de inferir el grado de afectación por estrés hídrico

Hipótesis:

El incremento radial y el contenido isotópico de los anillos de crecimiento de árboles en un macizo forestal presentan variabilidad debido a la heterogénea disponibilidad de agua para el riego a lo largo del ciclo productivo (variación temporal) y a su distribución en relación a la distancia al punto de ingreso del agua de riego (variación espacial).

1.2.2.3 Capítulo 4

Objetivos específicos:

Evaluar el crecimiento de clones comerciales bajo estrés hídrico de corto plazo, como un monitoreo inicial para determinar qué clones serían los más adecuados para la silvicultura bajo un sistema de riego inestable.

Entender los mecanismos que determinan su crecimiento bajo estrés hídrico a corto plazo, como su capacidad para sostener el crecimiento del área foliar y para controlar la transpiración a través del cierre de las estomas.

Explorar la relación entre la estabilidad de crecimiento bajo estrés hídrico y los mecanismos de tolerancia al déficit hídrico de cada clon.

Hipótesis:

El cierre estomático pronunciado y la capacidad de sostener un área foliar elevada son los principales factores asociados a una alta tasa de crecimiento bajo estrés hídrico de corta duración.

1.2.2.4 Capítulo 5

Objetivos específicos:

Evaluar el efecto de la restricción hídrica de larga duración en condiciones experimentales semi-controladas sobre clones de *Populus deltoides* y *Populus × canadensis* cultivados y otros comercialmente disponibles.

Clasificar los distintos clones de *Populus* en el continuum entre los comportamientos isohídrico y anisohídrico.

Definir la resistencia a la cavitación de los distintos clones de *Populus* analizados.

Evaluar la capacidad de ajuste en las relaciones hídricas foliares y en la eficiencia en el uso de agua de los distintos clones de *Populus* evaluados bajo condiciones de restricción hídrica de larga duración.

Hipótesis:

Los clones de *Populus* comercialmente disponibles, que producen mayor biomasa de fuste con menor disponibilidad de agua durante su crecimiento, presentan un comportamiento más cercano al tipo anisohídrico, asociado a una baja vulnerabilidad a la cavitación, capacidad de regulación osmótica y de modificación del módulo de elasticidad de la pared celular. Bajo una disponibilidad de agua limitada los clones con comportamiento del tipo isohídrico presentan menor crecimiento, a la vez que muestran una mayor eficiencia en el uso del agua.

1.3. Organización de la tesis

La presente tesis se encuentra organizada en seis capítulos. El Capítulo 1 contiene el marco teórico general en donde se inserta la problemática abordada por la presente tesis doctoral, además de los objetivos e hipótesis de la misma. En el Capítulo 2 se presenta la caracterización del estado actual de las plantaciones forestales de *Populus × canadensis* ‘Conti 12’ y ‘Guardi’ al momento del turno comercial de corta en la provincia de Mendoza. En el Capítulo 3 se demuestra el estrés hídrico experimentado por una plantación de álamo del clon *Populus × canadensis* ‘Guardi’ a través de la reconstrucción de las series temporales de ancho de anillo, de la composición de isótopos estables de carbono y oxígeno, de la discriminación isotópica de la Rubisco y eficiencia intrínseca en el uso de agua. En el Capítulo 4, se evalúan los mecanismos subyacentes a la tolerancia al estrés hídricos de corta duración en ocho clones de álamos en condiciones semi-

controladas. En el Capítulo 5, se analiza el comportamiento hídrico (isohídrico/anisohídrico), resistencia a la cavitación inducida por estrés hídrico, eficiencia en el uso de agua a través de la concentración de isotopos estables de carbono en hojas y las relaciones hídricas celulares de ocho clones de álamos bajo restricción hídrica crónica. Finalmente, en el capítulo 6 se integran los resultados de los capítulos previos a modo de discusión general en función de las hipótesis planteadas, generándose nuevas preguntas a resolver y futuras líneas de investigación sobre la temática.

1.4. Bibliografía

- Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Hartmann H, Landhäusser SM, Tissue DT, ... Allen CD (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution*, 1(9), 1285–1291. doi:10.1038/s41559-017-0248-x
- Amico I (2002). Viverización y cultivo de álamos y sauces. *E.E.A. Esquel*, 1–48. https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-manual_salix.pdf
- Arneith A, Denton F, Agus F, Elbehri A, Erb K, Elasha BO, Rahimi M, Rounsevell M, Spence A, Valentini R (2019). Framing and context. *Framing and Context. In: Climate Change and Land: An IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land Degradation, Sustainable Land Management, Food Security, and Greenhouse Gas Fluxes in Terrestrial Ecosystems*, 46–54. <https://doi.org/10.2307/j.ctvr43k9j.13>
- Attia Z, Domec JC, Oren R, Way DA, Moshelion M (2015) Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *J Exp Bot* 66:4373–4381. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv195>
- Bacon M. (Ed.). (2009). *Water use efficiency in plant biology*. John Wiley & Sons.
- Barbour MM, Roden JS, Farquhar GD, Ehleringer JR (2004). Expressing leaf water and cellulose oxygen isotope ratios as enrichment above source water reveals evidence of a Péclet effect. *Oecologia*, 138(3), 426–435. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1449-3>
- Bastin JF, Berrahmouni N, Grainger A, Maniatis D, Mollicone D, Moore R, Patriarca C, Picard N, Sparrow B, Abraham ME, Aloui K, Atesoglu A, Attore F, Bassüllü Ç, Bey A, Garzuglia

- M, García-Montero LG, Groot N, Guerin G, Laestadius L, Lowe A, Mamane B, Marchi G, Patterson P, Rezende M, Ricci S, Salcedo I, Sanchez-Diaz Paus A, Stolle F, Surappaeva V & Castro R (2017) The extent of forest in dryland biomes. *Science* 356(6338): 635-638.
- Basu S, Ramegowda V, Kumar A, Pereira A (2016). Plant adaptation to drought stress [version 1; referees: 3 approved]. *F1000Research*, 5, 1–10. <https://doi.org/10.12688/F1000RESEARCH.7678.1>
- Belmecheri S & Lavergne A (2020). Compiled records of atmospheric CO₂ concentrations and stable carbon isotopes to reconstruct climate and derive plant ecophysiological indices from tree rings. *Dendrochronologia* 63 (125748) <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125748>
- Biondi, F., & Qeadan, F. (2008). A Theory-Driven Approach to Tree-Ring Standardization: Defining the Biological Trend from Expected Basal Area Increment Author (s) : : *Tree-Ring Research*, 64(2), 81–96.
- Blum A (2009). Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research*, 112(2–3), 119–123. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.03.009>
- Bohnert H, Nelson D, Jensen R (1995). Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell*, 7(7), 1099–1111. <https://doi.org/10.2307/3870060>
- Borodowski ED (2017). Situación actual del cultivo y uso de las Salicáceas en Argentina. *V Congreso Internacional de Salicáceas 2017*.
- Bray EA (1997). Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science*, 2(2), 48–54. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(97\)82562-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(97)82562-9)
- Calderón AD (2010). *Forestación Con Álamos Para La Obtención De Madera De Calidad*. Cátedra de Dasonomía - Facultad de Ciencias Agrarias, UNCuyo, Mendoza.
- Calderón AD (2006). Silvicultura y situación de los álamos en Cuyo. *Actas Jornadas de Salicáceas*, 378–383.
- Calderón AD, Settepani V, Bustamante J, Riu N (2005). Comparación De Materiales Y Comparison of Material and Planting Season for *Populus Sp* . *Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias Universidad Nacional de Cuyo Mendoza, Argentina, XXXVI*, 61–66.

- Ceulemans R, Carascia-Mugnozza G, Wiard B, Braatne J, Hinckley T, Stettler R (1992). Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. I. Clonal comparisons of 4-year growth and phenology. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(12), 1937–1948. <https://doi.org/10.1139/x92-253>
- Cronk QCB (2005). Plant eco-devo: The potential of poplar as a model organism. *New Phytologist*, 166(1), 39–48. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01369.x>
- Dickmann DI (2001) An overview of the genus *Populus*. In: Dickmann DI, Isebrands JG, Eckenwalder JE, Richardson J (eds) *Poplar Culture in North America*. NRC Research Press, Ottawa.
- Dillen S, Rood S, Ceulemans R (2010). In: *Growth and physiology*. In: Jansson S, Bhalerao R, Groover A, editors. *Genetics and genomics of Populus*. (Vol. 8). Springer.
- Dillen SY, Storme V, Marron N, Bastien C, Neyrinck S, Steenackers M, Ceulemans R, Boerjan W (2009). Genomic regions involved in productivity of two interspecific poplar families in Europe. 1. Stem height, circumference and volume. *Tree Genetics and Genomes*, 5(1), 147–164. <https://doi.org/10.1007/s11295-008-0175-8>
- Dirección de Agricultura y Contingencias Climáticas (2017). Informe Año 2017 y Avance de temporada 2017/2018 Provincia de Mendoza. Disponible en: <http://www.contingencias.mendoza.gov.ar/web1/pdf/Informe%202017%20y%20Avance%20de%20Temporada%2017-18.pdf>
- Dracup JA, Lee KS, Paulson EG Jr. (1980). On the definition of drought. *Water Resources Research*, 16, 297–302.
- D'Odorico P, Porporato A & Runyan C (2012) Ecohydrology of arid and semiarid ecosystems: An introduction. In: *Dryland Ecohydrology*, 2nd Edition. Eds: Paolo D'Odorico P, Porporato A & Wilkinson Runyan C. Springer, Dordrecht 1: 1-27.
- Eckenwalder JE (1996) Systematics and evolution of *Populus*. In: Stettler RF, Bradshaw HD, Heilman PE, Hinckley TM (eds) *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*. NRC Research Press, Ottawa, Canada, pp. 7–32.
- Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD (eds) (1993) *Stable isotopes and plant carbon–water*

- relations. Academic Press, New York, p 555.
- Farquhar GD & Lloyd J (1993). Carbon and Oxygen Isotope Effects in the Exchange of Carbon Dioxide between Terrestrial Plants and the Atmosphere. *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*, 47–70. <https://doi.org/10.1016/b978-0-08-091801-3.50011-8>
- Farquhar GD, Hubick KT, Condon AG, Richards RA (1989). Carbon Isotope Fractionation and Plant Water-Use Efficiency. In *Stable isotopes in ecological research*. Springer, New York, NY (pp. 21–40). https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3498-2_2
- Farquhar GD & Richards R (1984). Isotopic Composition of Plant Carbon Correlates With Water-Use Efficiency of Wheat Genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 11(6), 539. doi:10.1071/pp9840539
- Fichot R, Barigah TS, 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* × *Populus nigra* hybrids. *Plant, Cell and Environment*, 33(9), 1553–1568. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02164.x>
- Food and Agricultural Organization (FAO) (2016). Poplars and other fast-growing trees - renewable resources for future green economies. Synthesis of Country Progress Reports. In *25th Session of the International Poplar Commission* (Issue October, pp. 26–30). <http://www.fao.org/3/a-mt504e.pdf>
- Fritts HC (1976). Tree rings and climate. New York: Academic Press. 1991. Reconstructing large-scale climatic patterns from tree-ring data: A diagnostic analysis. Tucson: University of Arizona Press.
- Fritts HC & Swetnam TW (1989). Dendroecology: A tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances in Ecological Research* 19:111-188.
- Gessler A, Ferrio JP, Hommel R, Treydte K, Werner RA, Monson RK (2014). Stable isotopes in tree rings: Towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree Physiology*, 34(8), 796–818. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu040>
- González Vidal EO (1988). Manual de bosques implantados. Hemisferio Sur, Buenos Aires.

- Guarnaschelli AB, Garau AM, Cortizo S, Alvarez J, Lemcoff JH (2011). Respuestas diferenciales a la sequía en clones de *Populus deltoides* cultivados en el Delta del Paraná. *Tercer Congreso Internacion de Salicaceas En Argentina*, 9.
- Hartl-Meier C, Zang C, Büntgen ULF, Esper JAN, Rothe A, Göttelein A, Dirnböck T, Treydte K (2014), Uniform climate sensitivity in tree-ring stable isotopes across species and sites in a mid-latitude temperate forest, *Tree Physiol.*, 35(1), 4–15, doi:10.1093/treephys/tpu096.
- Hogg EH & Michaelian M (2015). Factors affecting fall down rates of dead aspen (*Populus tremuloides*) biomass following severe drought in west-central Canada. *Global Change Biology*, 21(5), 1968–1979. <https://doi.org/10.1111/gcb.12805>
- Gortari F, Martínez Alonso S, Guiamet JJ, Graciano C (2021). Interaction effects of water supply and artificial defoliation in autumn on growth, biomass and nutrient accumulation in *Populus deltoides*. *New Forests*, 52(6), 1037-1054.
- Ibrahim L, Proe MF, Cameron AD (1997). Main effects of nitrogen supply and drought stress upon whole-plant carbon allocation in poplar. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(9), 1413–1419. <https://doi.org/10.1139/x97-080>
- Ji Y, Zhou G, Li Z, Wang S, Zhou H, Song X (2020). Triggers of widespread dieback and mortality of poplar (*Populus* spp.) plantations across northern China. *Journal of Arid Environments*, 174(October 2019), 104076. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104076>
- Kauter D, Lewandowski I, Claupein W (2003). Quantity and quality of harvestable biomass from *Populus* short rotation coppice for solid fuel use - A review of the physiological basis and management influences. *Biomass and Bioenergy*, 24(6), 411–427. [https://doi.org/10.1016/S0961-9534\(02\)00177-0](https://doi.org/10.1016/S0961-9534(02)00177-0)
- Keoleian GA & Volk TA (2005). Renewable energy from willow biomass crops: Life cycle energy, environmental and economic performance. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 24(5–6), 385–406. <https://doi.org/10.1080/07352680500316334>
- Kozłowski TT & Pallardy SG (1997). *Physiology of woody plants*. Tercera edición, Elsevier.
- Kramer P. 2012. *Physiology of woody plants*. Elsevier
- Lambers H, Chapin FS, & Pons TL (2008). *Plant physiological ecology* (Vol. 2, pp. 11-99). New

York: Springer.

- Lavergne A, Daux V, Villalba R, Pierre M, Stievenard M, Vimeux F, Srur AM (2016). Are the oxygen isotopic compositions of *Fitzroya cupressoides* and *Nothofagus pumilio* cellulose promising proxies for climate reconstructions in northern Patagonia?. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 121(3), 767-776.
- Lavergne A, Daux V, Villalba R, Pierre M, Stievenard M, Srur AM (2017). Improvement of isotope-based climate reconstructions in Patagonia through a better understanding of climate influences on isotopic fractionation in tree rings. *Earth and Planetary Science Letters*, 459, 372–380. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2016.11.045>
- Levitt J (1980) Responses of plants to environmental stresses. Vol.II. Water, radiation, salt, other stresses. 2nd Ed. Academic Press Inc., NY, USA, 607 pp.
- Lenz TI, Wright IJ, Westoby M (2006). Interrelations among pressure-volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiologia Plantarum*, 127(3), 423–433. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00680.x>
- Liu Z & Dickmann DI (1992). Abscisic acid accumulation in leaves of two contrasting hybrid poplar clones affected by nitrogen fertilization plus cyclic flooding and soil drying. *Tree Physiology*, 11(2), 109–122. <https://doi.org/10.1093/treephys/11.2.109>
- Luquez VMC, Achinelli FG, Cortizo S (2012). Evaluation of flooding tolerance in cuttings of *Populus* clones used for forestation at the Paraná River Delta, Argentina. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 74(1), 61–70. doi:10.2989/20702620.2012.686214
- Maffei JA & Bueno L (2011) SUELOS Y FERTILIZACION. Buenos Aires, Buenos Aires: INTA. Disponible en: https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-capitulo_7.pdf
- Maliva R & Missimer T (2012). Arid lands water evaluation and management. Springer Science & Business Media.
- Marron N, Bastie 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 Physiology*, 26(7), 935–946. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.7.935>
- Marron N, Dillen SY, Ceulemans R (2007). Evaluation of leaf traits for indirect selection of high

- yielding poplar hybrids. *Environmental and Experimental Botany*, 61(2), 103–116.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.04.002>
- Martínez-Vilalta J & Garcia-Forner N (2017). Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, cell & environment*, 40(6), 962-976.
- McCarroll D & Loader NJ (2004). Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews*, 23(7–8), 771–801. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.06.017>
- Ministerio de Agroindustria (2014). *Boletín - Sector Forestal 2014*.
<http://forestoindustria.magyp.gob.ar/archivos/estadisticas/sector-forestal/sector-forestal-2014.pdf>
- Ministerio de Agroindustria (2018). *Lineamientos estratégicos para una gestión integral de riesgos del sector Agropecuario de la Provincia de Mendoza para el sector Agroalimentario de la Provincia de Mendoza*.
https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/girsar_plan_provincial_mendoza_16-04-2018.pdf
- Monclus R, Dreyer E, Delmotte FM, Villar M, Delay D, Boudouresque E, Petit JM, Marron N, Bréchet C, Brignolas F (2005). Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltoides* x *P. nigra* clones. *New Phytologist*, 167(1), 53–62.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01407.x>
- Monclus R, Dreyer E, Villar M, Delmotte FM, Delay D, Petit JM, 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 Phytologist*, 169(4), 765–777.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01630.x>
- Porter TJ, Pisaric MFJ, Field RD, Kokelj SV, Edwards TWD, DeMontigny P, Healy R, LeGrande AN (2014). Spring-summer temperatures since AD 1780 reconstructed from stable oxygen isotope ratios in white spruce tree-rings from the Mackenzie Delta, northwestern Canada, *Clim. Dyn.*, 42, 771–785.
- Penchenat T, Vimeux F, Daux V, Cattani O, Viale M, Villalba R, ... & Outrequin C (2020).

- Isotopic equilibrium between precipitation and water vapor in Northern Patagonia and its consequences on $\delta^{18}\text{O}$ cellulose estimate. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 125(3), e2019JG005418.
- Rae AM, Pinel MPC, Bastien C, Sabatti M, Street NR, Tucker J, Dixon C, Marron N, Dillen SY, Taylor G (2008). QTL for yield in bioenergy *Populus*: Identifying G×E interactions from growth at three contrasting sites. *Tree Genetics and Genomes*, 4(1), 97–112. <https://doi.org/10.1007/s11295-007-0091-3>
- Riu NE, Sanjurjo V, Settepani V (2008). Requerimiento Hídrico En Álamos De 6 Años Six Years Poplar Response To Different Irrigation Regimes. *Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias*, 2, 19–24.
- Rivera JA, Penalba OC, Villalba R, Araneo DC (2017). Spatio-temporal patterns of the 2010–2015 extreme hydrological drought across the Central Andes, Argentina. *Water (Switzerland)*, 9(9), 1–18. <https://doi.org/10.3390/w9090652>
- Rood SB, Patiño S, Coombs K, Tyree MT (2000). Branch sacrifice: Cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees - Structure and Function*, 14(5), 248–257. <https://doi.org/10.1007/s004680050010>
- Scarascia-Mugnozza GE, Hinckley TM, Stettler RF, Heilman PE, Isebrands JG (1999). Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. III. Seasonal carbon allocation patterns from branches. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(9), 1419–1432. <https://doi.org/10.1139/x99-094>
- Scheidegger Y, Saurer M, Bahn M, Siegwolf R (2000). Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: A conceptual model. *Oecologia*, 125(3), 350–357. <https://doi.org/10.1007/s004420000466>
- Schwinning, S., Sala, O. E., Loik, M. E., & Ehleringer, J. R. (2004). Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141, 191–193.
- Seibt U, Rajabi A, Griffiths H, Berry JA (2008). Carbon isotopes and water use efficiency: Sense and sensitivity. *Oecologia*, 155(3), 441–454. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0932-7>

- Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT (2014). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, cell & environment*, 37(1), 153-161.
- Sims REH, Maiava TG, Bullock BT (2001). Short rotation coppice tree species selection for woody biomass production in New Zealand. *Biomass and Bioenergy*, 20(5), 329–335. [https://doi.org/10.1016/S0961-9534\(00\)00093-3](https://doi.org/10.1016/S0961-9534(00)00093-3)
- Srur A, Villalba R, Villagra PE, Hertel D (2008). Influencia de las variaciones climáticas y la concentración de CO₂ en el crecimiento y la eficiencia en el uso del agua de *Nothofagus pumilio* en un gradiente altitudinal en la Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81, 239–256.
- Tardieu F & Simonneau T (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49(Special), 419–432. https://doi.org/10.1093/jxb/49.special_issue.419
- Thornthwaite CW (1948). An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, 38(1), 55–94.
- Tschaplinski TJ, Tuskan GA, Gebre GM, Todd DE (1998). Drought resistance of two hybrid *Populus* clones grown in a large-scale plantation. *Tree Physiology*, 18(10), 653–658. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.10.653>
- Tschaplinski T, Tuskan G, Gunderson C (1994). Water-stress of black and eastern cottonwood clones and four hybrid progeny. I. Growth, water relations, and gas exchange. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 364–371. <https://doi.org/doi:10.1139/x94-049>
- Tyree MT & Sperry JS (1989). Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40(1), 19–38. <https://doi.org/doi:10.1146/annurev.pp.40.060189>
- Vadeboncoeur MA, Jennings KA, Ouimette AP, Asbjornsen H (2020). Correcting tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ time series for tree-size effects in eight temperate tree species. *Tree Physiology*, 40(3), 333-349.

- Van Lanen HAJ, Tallaksen L (2007) Hydrological drought, climate variability and change. In: Third international conference on climate and water, Helsinki, pp 488–493
- Worrall JJ, Rehfeldt GE, Hamann A, Hogg EH, Marchetti SB, Michaelian M, Gray LK (2013). Recent declines of *Populus tremuloides* in North America linked to climate. *Forest Ecology and Management*, 299, 35–51. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.033>
- Zhang X, Zang R, Li C (2004). Population differences in physiological and morphological adaptations of *Populus davidiana* seedlings in response to progressive drought stress. *Plant Science*, 166(3), 791–797. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.11.016>
- Zarch MAA, Sivakumar B, Sharma A (2015) Droughts in a warming climate: a global assessment of Standardized precipitation index (SPI) and reconnaissance drought index (RDI). *J Hydrol* 526:183–195

Capítulo 2

Plantaciones de álamo en macizos en el Valle de Uco, provincia de Mendoza: análisis del rol de los diferentes factores de la producción en un sistema bajo riego al momento del turno comercial de corta

2.1. Introducción

La determinación del momento óptimo de corta de un rodal forestal es una decisión clave y de central preocupación para un administrador de un establecimiento forestal. El momento en que se realiza el corte de la masa forestal es uno de los aspectos más significativos que influyen en la rentabilidad de la actividad productiva de una empresa forestal (Coronel de Renolfi 2015). El período de años necesario para que un rodal crezca hasta una condición específica de madurez (técnica, económica o biológica) se conoce como rotación o turno (Smith et al. 1996). Sin embargo, existen diversas maneras para calcular el momento preciso para realizar la rotación. Por ejemplo, una rotación técnica es el período necesario para producir un determinado tipo de producto forestal o cierto nivel de rendimiento expresado mayormente en volumen. Un turno económico corresponde al período en el que se maximiza el rendimiento medio anual de la inversión (Faustmann 1849, Díaz-Balteiro 1997). Por otra parte, en el manejo de bosques nativos se puede considerar una rotación ecológica, que correspondería al período necesario para que un sitio determinado, gestionado con cierto tipo de tecnología, vuelva a la condición ecológica anterior a la cosecha ya sea en términos de sucesión ecológica (Kimmins 1972; Kimmins 1973) y/o de capital de nutrientes del sitio (Kimmins 1974). Generalmente, los turnos o rotaciones de plantaciones forestales se definen en base a criterios técnicos y económicos.

En Argentina, los turnos de corta para los macizos forestales de álamo varían entre 10 y 15 años, de acuerdo con la región y la densidad del rodal (Amico 2002; Calderón 2006). En la pampa húmeda, plantaciones de *P. × canadensis* 'Conti 12' presentaron aproximadamente 22 m de altura y 23 cm de diámetro a 1.3 m de altura (DAP) a los 10 años de edad, en distanciamientos de 2.8 x 3.5 m (Monteoliva & Senisterra 2008; Barotto 2012; Heinzle 2020). Sin embargo, se sabe que el rendimiento de una plantación forestal de *Populus* está íntimamente regulado por la

disponibilidad de agua (Tschaplinski et al. 1994). De hecho, el riego de una plantación forestal es un tratamiento silvícola intermedio que modula la expresión de los factores determinantes de la producción forestal, tales como la calidad de sitio, el material genético, las técnicas de establecimiento, el turno y la densidad inicial (Daniel et al. 1982). A modo de ejemplo, la irrigación de una plantación de ‘Conti 12’ en una zona árida de San Juan con un distanciamiento de 2.5 x 5 m permitió alcanzar alturas promedio y DAP similares (20 m y 23.5 cm, respectivamente) a la misma edad (Bustamante & Perez 2008). En el caso de las plantaciones de álamo de la provincia de Mendoza, los turnos de corta utilizados son variables de acuerdo con el destino de la madera y a las necesidades económicas de cada empresa o productor. Sin embargo, como término medio más común se estipulan turnos de 10 a 12 años (Calderón 2006).

En base a lo anteriormente planteado, cabe preguntarse cómo se relacionan los diferentes factores de la producción con el rendimiento al turno de las plantaciones de álamo en la provincia de Mendoza, sistema fuertemente dependiente del agua disponible para el riego y de su distribución dentro del establecimiento. También vale la pena saber si estas plantaciones de álamo al momento de corta presentan distribuciones diamétricas y de alturas homogéneas dentro de un mismo macizo forestal, concordante con lo esperado por la naturaleza clonal de las mismas (Bonnin et al. 2020) y con una distribución homogénea del agua de riego. Por último, considerando el rol clave del agua en la producción forestal y en particular para el cultivo del álamo en esta zona, resultaría esperable que la emergencia hídrica desde el año 2010 en la provincia de Mendoza, debido a la reducción en las precipitaciones níveas, haya impactado, a través del agua potencialmente disponible para el riego, en las tasas de crecimiento, en el momento del turno teórico o técnicamente óptimo de corta y en el rendimiento de las plantaciones de álamo.

2.2. Objetivos e hipótesis

2.2.1. Objetivos

Describir las características estructurales al momento de la corta, de macizos de los dos clones de *Populus* más cultivados en el Valle de Uco, manejados con riego tradicional.

Reconstruir la evolución temporal de los incrementos medio anual (IMA) y corriente anual (ICA) en área basal individual a lo largo de la historia de cada plantación antes de su corta.

Relacionar las posibles diferencias de crecimiento y de rendimiento entre sitios con parámetros edáficos y con el agua potencialmente disponible para el riego.

2.2.2. Hipótesis

Debido a la alta susceptibilidad al estrés hídrico y a la situación de emergencia hídrica que ha estado afectando a la provincia de Mendoza durante los últimos años, las plantaciones de álamo presentan una reducción de su crecimiento y del rendimiento al momento de la corta.

2.3 Materiales y Métodos

2.2.3.1 Sitios de muestreo

Los muestreos se realizaron en el Valle de Uco, área que se encuentra al norte del río Tunuyán y forma parte de los departamentos de Tupungato, Tunuyán y San Carlos. Esta zona concentra el 59.7% de la superficie de plantaciones de álamo de la provincia de Mendoza (Ministerio de Agroindustria, 2018). Dentro de esta gran área productiva, se hizo foco en las plantaciones de *P. × canadensis* ‘Conti 12’ y ‘Guardi’, clones con la mayor representación histórica y área plantada en la actualidad. Se seleccionaron cinco plantaciones forestales en macizo con edades cercanas al turno de corta normalmente sugerido en la provincia (10-12 años *sensu* Calderón 2006), cuyos propietarios permitieron la realización de mediciones y muestreos.

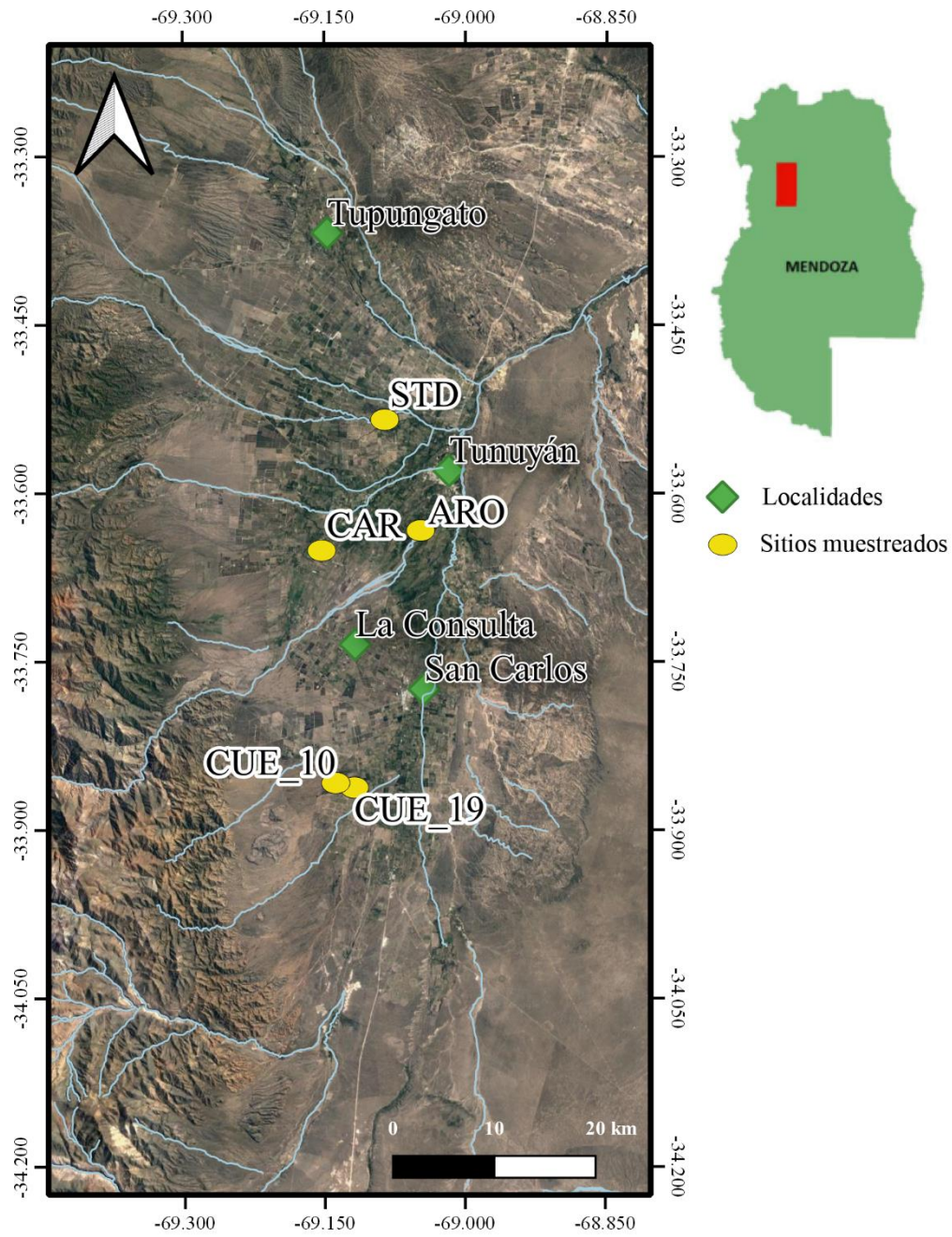


Figura 2.1. Localización de las plantaciones de clones de *Populus* × *canadensis* muestreados en el Valle de Uco, provincia de Mendoza.



Fig. 2.2. Fotografías de los macizos de *Populus × canadensis* ‘Conti 12’ (paneles de la izquierda) y ‘Guardi’ (paneles de la derecha) muestreados en el Valle de Uco, provincia de Mendoza.

2.3.2 Medición de características estructurales y de crecimiento de las plantaciones

En cada sitio, se instalaron parcelas de forma rectangular con un número total de 20 árboles con una disposición sistemática tratando de cubrir la variabilidad espacial en las características estructurales de los macizos y evitando los bordes. El número de parcelas fue diferente para cada macizo (Tabla 2.1) y, debido a los diferentes marcos de plantación encontrados entre los sitios considerados, la intensidad de muestreo (relación entre el área muestreada y el área total del

macizo) varió entre 1.0 y 6.0%. En cada parcela, se determinaron las coordenadas geográficas, orientación y altitud con una unidad portátil de GPS. Además, se registró el diámetro a 1.3 m de altura (DAP), la altura total (con clinómetro) y la condición (vivo o muerto) de cada uno de los árboles incluidos dentro de la parcela. Además, se contabilizó la cantidad de individuos faltantes por parcela que se consideraron como fallas de la plantación (en porcentaje). Se elaboraron histogramas por clase diamétrica y de altura para la comparación de frecuencias por categoría entre parcelas y sitios. Además, a partir del DAP y de la altura de los árboles se calculó el volumen individual y luego la sumatoria por parcela mediante las ecuaciones de volumen de fuste individual ajustadas por Mundo et al. (2019) para ‘Conti 12’ y ‘Guardi’ provenientes de plantaciones irrigadas de Mendoza tal como se presenta a continuación:

$$V_{\text{Conti 12}} = 1.161 \times \text{DAP}^{2.196} \times H^{0.705}$$

$$V_{\text{Guardi}} = 0.061 \times \text{DAP}^{1.649} \times H^{1.368}$$

donde V es volumen individual de fuste con corteza (m³), DAP corresponde al diámetro a 1.30 m de altura (m) y H a la altura total (m) del individuo.

Tabla 2.1. Ubicación geográfica, datos de plantación e información de muestreo de los sitios de *Populus × canadensis* ‘Conti 12’ y ‘Guardi’ analizados en el Valle de Uco, provincia de Mendoza.

Clon	Código del sitio	Coordenadas			Marco de plantación				Muestreo*		
		Latitud	Longitud	Altitud (msnm)	Sup. (ha)	Dist. c/hilcras	Dist. c/arboles	Dens. Plantación (ind/ha)	Sup. Parcela (m ²)	n. de parcelas	Intens.
‘Conti 12’	STD	-33.5347	-69.0857	934	2.0	8	1.5	833	240	5	6.0%
	ARO	-33.6332	-69.0475	906	6.3	6	2.00	833	240	6	2.3%
	CAR	-33.6515	-69.1528	985	3.14	6	2.00	833	240	6	4.2%
‘Guardi’	CUE10	-33.8587	-69.1374	1030	27.7	5	2.25	889	225	11	1.0%
	CUE19	-33.8626	-69.1182	1026	17.1	5	2.25	889	225	8	1.1%

*Las parcelas rectangulares de tamaño variable quedaron definidas por un número fijo de individuos (n=20). Se dispusieron con su eje mayor paralelo a las hileras de manera de incluir 10 árboles de una hilera y 10 de la hilera contigua.

Dado que generalmente se acepta que la altura media dominante (AMD) corresponde a los 100 árboles/ha más gruesos (Cailliez 1980), en este caso, y en función del tamaño de las parcelas, se utilizó el promedio de altura de los dos árboles más altos por parcela o unidad de muestreo para estimar este parámetro. Con el objetivo de visualizar el patrón espacial de la AMD y el área basal en cada sitio, se generaron mapas a partir de la interpolación tipo Kriging de los valores

registrados en cada parcela mediante el uso del software QGIS (QGIS versión 3.22.0, QGIS Association).

En cada parcela, se seleccionó un árbol-sitio (el árbol con mayor altura total como expresión del máximo potencial productivo, registrados previamente para la determinación de la AMD) y se le extrajeron dos tarugos con barrenos de incrementos a 0.3 m de altura. Los tarugos fueron montados, pulidos y fechados visualmente siguiendo la metodología clásica en Dendrocronología (Stokes y Smiley 1968). Se garantizó la correcta asignación calendaría de los anillos, principio del cofechado (del inglés *crossdating*), mediante la comparación visual de cada una de las muestras bajo lupa binocular (50 x) por el método de la lista (Yamaguchi 1991). Los anillos anuales fueron asignados al año de comienzo de la formación del leño siguiendo la convención de Schulman (1956) para el hemisferio sur. De esta forma, y a modo de ejemplo, un anillo asignado al año 2010 corresponde a la banda de xilema secundario producida durante la estación de crecimiento comprendida entre octubre de 2010 y marzo de 2011. Luego, se realizó la medición del ancho de los anillos. A partir de esta variable de crecimiento radial, se reconstruyó el área basal individual de cada árbol durante su vida en el macizo. De esta forma, se obtuvo el área basal individual a la edad de referencia de 10 años ($AB_{i\ 10\ años}$), que permite la comparación entre individuos a la misma edad. También se calcularon las series temporales del incremento corriente anual (ICA) e incremento medio anual (IMA) del área basal individual mediante las siguientes ecuaciones:

$$ICA = \pi (r_t^2 - r_{t-1}^2)$$

$$IMA = \pi (r_t^2) / t$$

donde r_t corresponde al ancho de anillo del año t . A partir de las series ICA y IMA del área basal individual se ajustaron curvas del tipo spline de 10 años para cada variable con el programa ARSTAN 4.0c (Cook 1985). El turno teórico de corta o técnicamente óptimo (“*biological rotation age*” *sensu* Bettinger et al. 2017) es definido como el tiempo necesario para que el rodal alcance el máximo incremento medio anual. El turno teórico de corta representa el momento de mayor productividad biológica y se alcanza cuando el incremento corriente anual (ICA) iguala al incremento medio anual (IMA). En este estudio se obtuvieron las curvas del ICA e IMA a través

del área basal individual (López et al. 2013). Cabe aclarar que, aunque generalmente se prefiera el volumen como variable por excelencia para el cálculo del turno teórico de corte o técnicamente óptimo (Bettinger et al. 2017), en este caso se utilizó el área basal individual ya que se no se cuenta con las mediciones de altura a lo largo de la vida de cada individuo (análisis de fuste) y la ecuación ajustada por Mundo et al. (2019) requiere de ambos parámetros para el cálculo del volumen individual de *P. × canadensis* ‘Guardi’ y ‘Conti 12’ en plantaciones de la región. Por otra parte, se puede asumir que la utilización de curvas de IMA e ICA del área basal individual permite comparar las diferentes plantaciones analizadas.

2.3.4 Relevamiento de características ambientales

Con el objetivo de relacionar las posibles diferencias de crecimiento entre sitios con los parámetros edáficos, en cada sitio se analizaron las características físicas (densidad aparente (Densidad), resistencia mecánica a la penetración (Resistencia), volumen de sedimentación (VS)) y químicas (potencial hidrogeno (pH), conductividad eléctrica (CE), porcentaje de materia orgánica (MO), relación carbono/nitrógeno (C/N), nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K)) de los suelos en las parcelas de mayor y menor AMD de cada macizo forestal. La resistencia a la penetración fue evaluada con un penetrómetro dinámico de cono mediante la metodología desarrollada por Herrick & Jones (2002). Sobre la hilera de plantación, al norte y sur (equidistante con los individuos vecinos) del árbol-sitio de mayor y menor altura (dos individuos por macizo o cuadro), se contabilizó el número de golpes necesario para lograr que el penetrómetro ingrese una profundidad 20 cm en el suelo. En función de la ecuación presentada por Herrick & Jones (2002) el número de golpes se convirtió en la variable resistencia a la penetración (J/cm). Para estimar la densidad aparente, se tomó una muestra de suelo con un barreno de doble cilindro a profundidades de 0-20 y 20-40 cm bajo la proyección de la copa del árbol-sitio en las parcelas de mayor y menor AMD de cada macizo forestal. En el campo, se pesaron cada una de las muestras mediante el empleo de una balanza portátil. Posteriormente se calculó el contenido de humedad gravimétrico. Estas muestras de suelo, luego de ser homogenizadas, fueron enviadas al Laboratorio de Suelos y Riego de la EEA INTA Mendoza para la determinación del volumen de sedimentación, pH en

pasta, salinidad (conductividad eléctrica), N total por el método Kjeldahl (Pearcy et al.1989), P- H_2CO_3 1:10, K intercambiable en acetato de amonio 1N pH7 y materia orgánica por el método Walkley & Black (1934).

Debido a la falta de registros de la cantidad de agua que efectivamente ingresa en cada establecimiento forestal (i.e. caudalímetros), se consideró el caudal del río Tunuyán como un indicador representativo a escala de la cuenca del agua potencialmente disponible para el riego de los cultivos. A los efectos de comparar las series temporales de crecimiento con el agua potencialmente disponible para el riego, se analizaron los caudales promedio del río Tunuyán (estación 1419) entre los años 1985 a 2020 disponibles a través del Sistema Nacional de Información Hídrica (<https://snih.hidricosargentina.gob.ar/>). Se consideraron los caudales correspondientes a la estación de crecimiento de los árboles (seis meses entre octubre y marzo correspondientes a las estaciones de primavera y verano). Al caudal medio mensual de la estación de crecimiento se le asignó el año siguiendo la convención de Schulman (1956) para el hemisferio sur tal como fue explicado previamente para los anillos de crecimiento de los árboles.

2.3.5 Análisis estadísticos

Con el objetivo de evaluar el efecto de parámetros ambientales en el AB_i 10 años, se ajustaron modelos lineales generales (MLG) considerando al sitio como efecto fijo del modelo. Para evaluar los cambios temporales del caudal del río Tunuyán durante la estación de crecimiento de los árboles, se dividió la serie temporal de 36 años en 3 períodos de 12 años: de 1985 a 1996 (P1), de 1997 a 2008 (P2) y de 2009 a 2020 (P3). Se ajustó el caudal utilizando un MLG considerando al período como efecto fijo. Se consideró un nivel de significancia (α) igual a 0.05. La homocedasticidad y la normalidad de los residuos del modelo fue evaluada en forma visual a partir de gráficos del tipo Q-Q plot. Para corregir la heterocedasticidad, se modeló la estructura de la varianza (Zuur et al. 2009) utilizando la función varIdent. Además, se evaluó la bondad de ajuste por medio del criterio de información de Akaike y Bayesiano para la elección del modelo que mejor se ajustaba a la variable. Por último, se usó la prueba DGC como post-test para comparar las medias (Di Rienzo et al. 2002). En todos estos análisis se utilizó el software Infostat

versión 2018 (Di Rienzo et al. 2018) y su interfaz con R (R versión 3.6.1 software, R Core Team, Vienna, Austria).

La correlación lineal entre la distancia de las parcelas del surco derivador de agua del riego y las variables estructurales (AMD y área basal) se evaluaron a través del coeficiente de Pearson ($p < 0.05$). Adicionalmente, para entender cómo las variables edáficas se asocian con el crecimiento de los árboles de los sitios estudiados, se realizó un análisis de correlación entre el $AB_{i\ 10\ años}$ con las diferentes propiedades físicas y químicas del suelo. Primeramente, se evaluó la normalidad de las diferentes variables a través de pruebas de Shapiro Wilk y en forma visual a partir de gráficos del tipo Q-Q plot. Dado que las variables CE y Resistencia a la penetración no presentaron una distribución normal, se calculó el coeficiente de correlación de Spearman entre todas las variables. Este tipo de estadístico no-paramétrico permite el uso de variables que no cumplen con los supuestos de normalidad ya que los datos son ordenados y reemplazados por su respectivo orden. Además, se calculó el R^2 que permite inferir el porcentaje de variación en $AB_{i\ 10\ años}$ explicada por cada parámetro.

2.4. Resultados

2.4.1 Datos estructurales de los macizos y comparación inter-sitio

Los datos estructurales de los diferentes sitios demuestran una gran variabilidad de estructuras inter e intra-sitio (Tabla 2.2). Los macizos forestales analizados en este estudio presentaron distintas edades, con un rango entre 10 a 13 años. Los sitios CUE10 y CUE19 presentaron mortalidad en las parcelas. CUE10 presentó un 12% de mortalidad, mientras que en el caso de CUE19 un 57% los individuos plantados inicialmente se encontraban muertos al momento de realizar las mediciones. El porcentaje de fallas en los distintos macizos también fue distinto entre sitios. Los sitios ARO y CUE19 presentaron los menores valores (1% y 3%, respectivamente), seguidos por STD, CAR y CUE10 con una falla promedio de 8,3%. Los valores promedios de AB, AMD y volumen de todos los sitios fueron $20.35 \pm 1.41\ m^2/ha$, $20.73 \pm 0.80\ m$ y $186.99 \pm 66.54\ m^3/ha$, respectivamente. CAR y CUE19 fueron los sitios que presentaron los máximos y mínimos valores de estas variables de rendimiento forestal, respectivamente.

Tabla 2.2. Resumen de las características estructurales promedio de los sitios/macizos analizados.

Código de sitio	Edad (años)	Densidad (ind/ha)		Fallas	AB (m ² /ha)			AMD (m)	Volumen (m ³ /ha)
		vivos	muertos		viva	muerta	Total		
STD	13	767 ± 39	0 ± 0	8% ± 5%	22.02 ± 1.94	0.00 ± 0.00	22.02 ± 1.94	24.2 ± 1.7	207.28 ± 28.50
ARO	12	819 ± 10	7 ± 8	1% ± 1%	21.46 ± 2.19	0.00 ± 0.00	21.46 ± 2.19	23.8 ± 1.1	207.21 ± 36.49
CAR	13	764 ± 23	0 ± 0	8% ± 2%	29.58 ± 0.98	0.00 ± 0.00	29.58 ± 0.98	26.5 ± 0.6	311.85 ± 12.91
CUE10	10	715 ± 51	97 ± 59	9% ± 2%	20.86 ± 1.44	1.86 ± 0.78	22.72 ± 1.13	17.3 ± 0.4	158.30 ± 13.85
CUE19	12	400 ± 89	467 ± 87	3% ± 2%	10.84 ± 3.53	8.81 ± 2.28	19.66 ± 2.53	16.6 ± 1.3	86.98 ± 36.06

AB= Área basal; AMD= Altura media dominante.

El análisis comparativo de las estructuras de clases diamétricas promedio por sitio demostró una gran dispersión debido a la variabilidad en el crecimiento en diámetro dentro de cada macizo forestal analizado (Fig. 2.3). CAR fue el sitio con estructura diamétrica más homogénea, con una frecuencia de ~90% de los árboles en la clase diamétrica entre 20 y 25 cm. Por el contrario, los sitios STD y CUE19 presentaron las distribuciones más extendidas en clases diamétricas y mayor heterogeneidad.

La frecuencia por clases de altura (solamente evaluada en los individuos vivos) demostró aún más claramente la dispersión presente dentro de cada macizo forestal (Fig. 2.4). Nuevamente CAR fue el sitio que presentó mayor homogeneidad en la altura de sus individuos, con ~77% de sus árboles con alturas entre 24 y 26 m. Los sitios CUE10 y ARO presentaron distribuciones con tendencia al tipo normal. Por otra parte, los sitios STD y CUE19 presentaron mayor dispersión y asimetría en la distribución de las alturas totales de sus individuos.

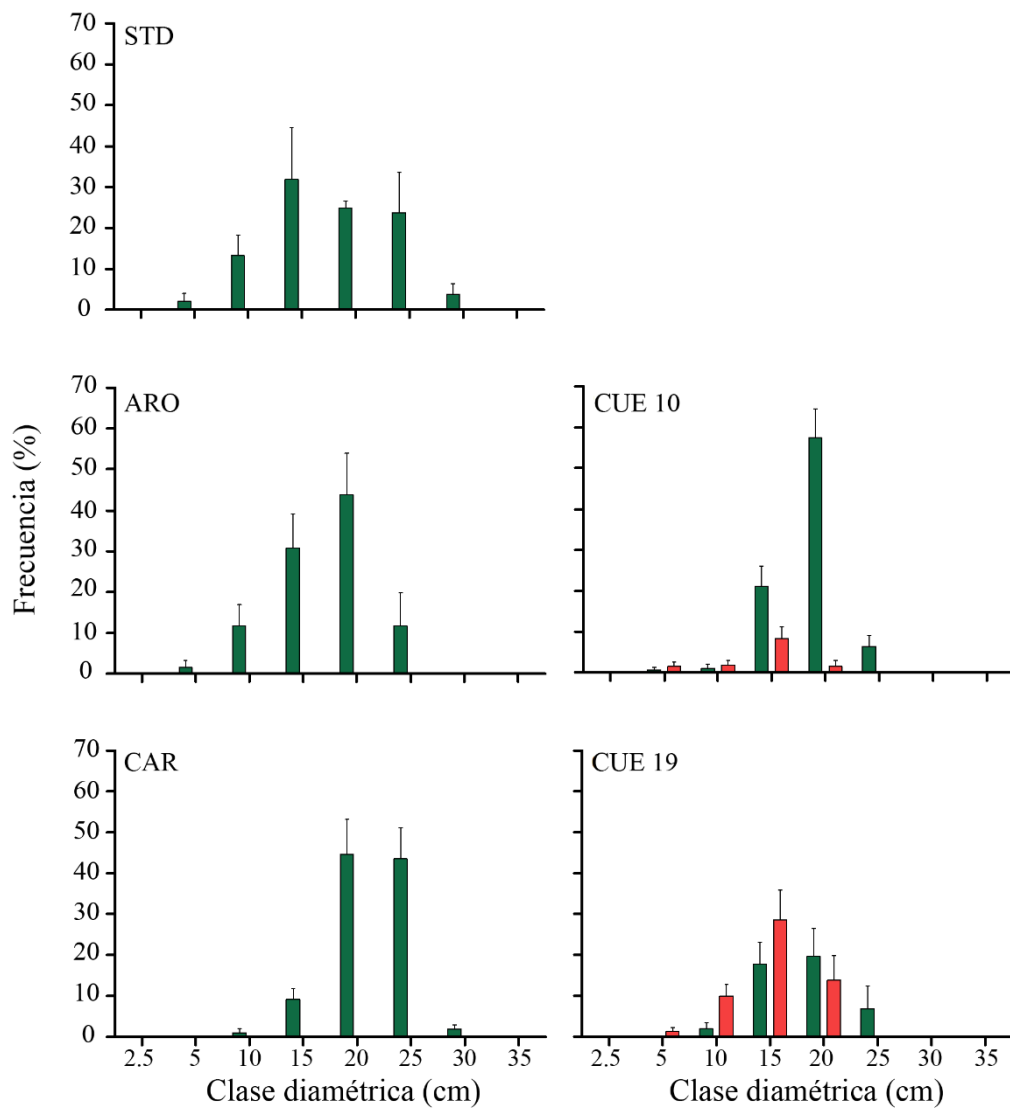


Figura 2.3. Distribuciones de los individuos por clases diamétricas promedio para los diferentes sitios analizados. Las barras indican el valor medio por clase \pm error estándar (SE). Las barras verdes representan la frecuencia de individuos vivos mientras que las rojas corresponden a los individuos muertos.

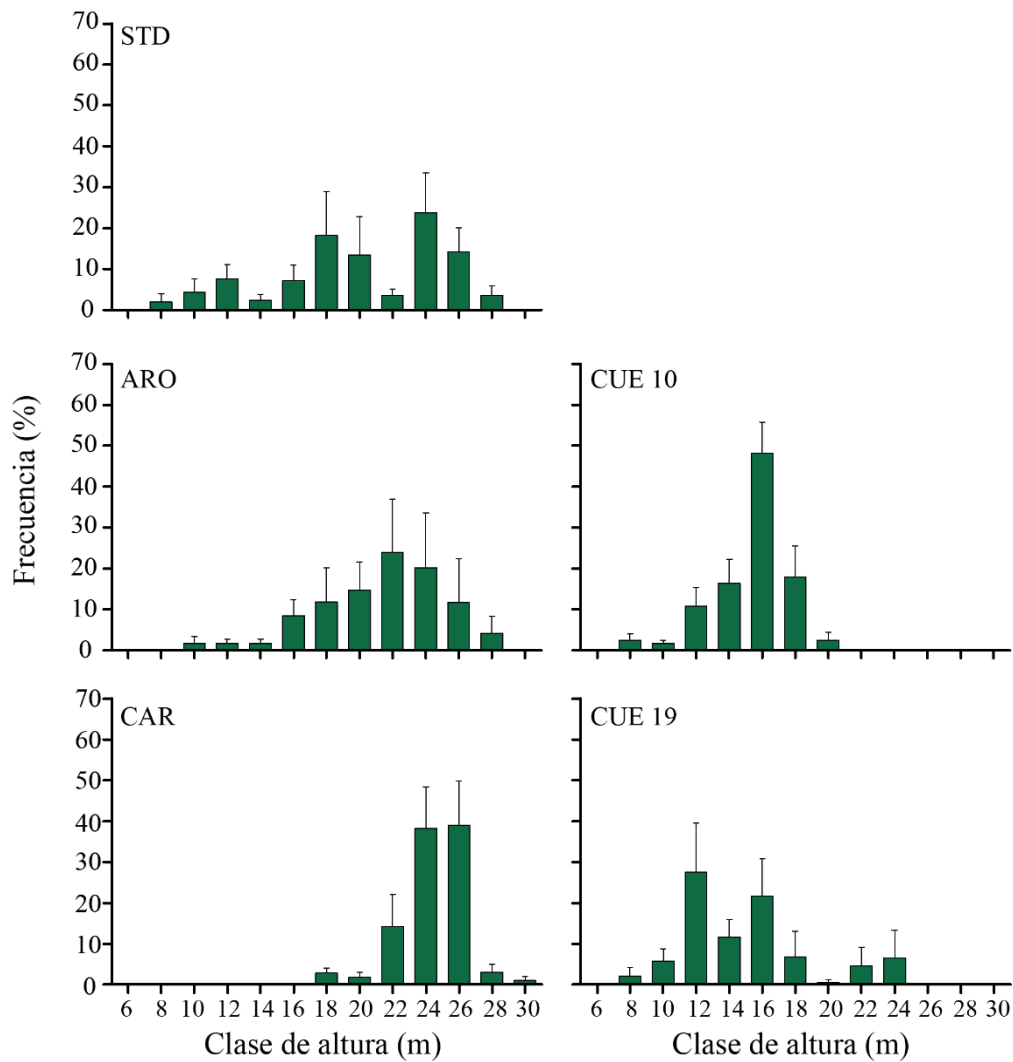


Figura 2.4. Distribuciones por clases de altura promedio para los diferentes sitios analizados. Las barras indican el valor medio por clase \pm error estándar (SE).

2.4.2 Análisis espacial intra-sitio

Los patrones generados a partir de la interpolación de las variables AMD y AB por el método de Kriging evidenció variabilidad espacial y gradientes intra-sitios (Fig. 2.5). CAR fue el macizo con mayor homogeneidad espacial tanto en AMD como en AB. En los otros sitios, se observaron marcados gradientes de estas variables de rendimiento forestal. En el caso de STD, se observó una gradual disminución de la AMD y del AB de oeste a este. En ARO, la tendencia de reducción en estas variables fue de sur a norte mientras que en CUE10, solamente se visualizó una disminución del AB de oeste a este. En el sitio CUE19 se distinguió una diagonal de menor

crecimiento que incluyó las parcelas 5 y 7. Por otra parte, en ese sitio se destacaron los mayores valores de AMD y AB en la parcela 6. Todos los gradientes mencionados presentaron sus mayores valores próximos a los puntos de ingreso del agua o surcos derivadores de riego de los macizos. Adicionalmente, se encontró una correlación negativa y significativa entre la distancia de las parcelas del surco derivador de agua y las variables estructurales de los macizos, indicando que las parcelas más distantes del surco derivador de riego presentaron menor crecimiento (Fig. 2.6).

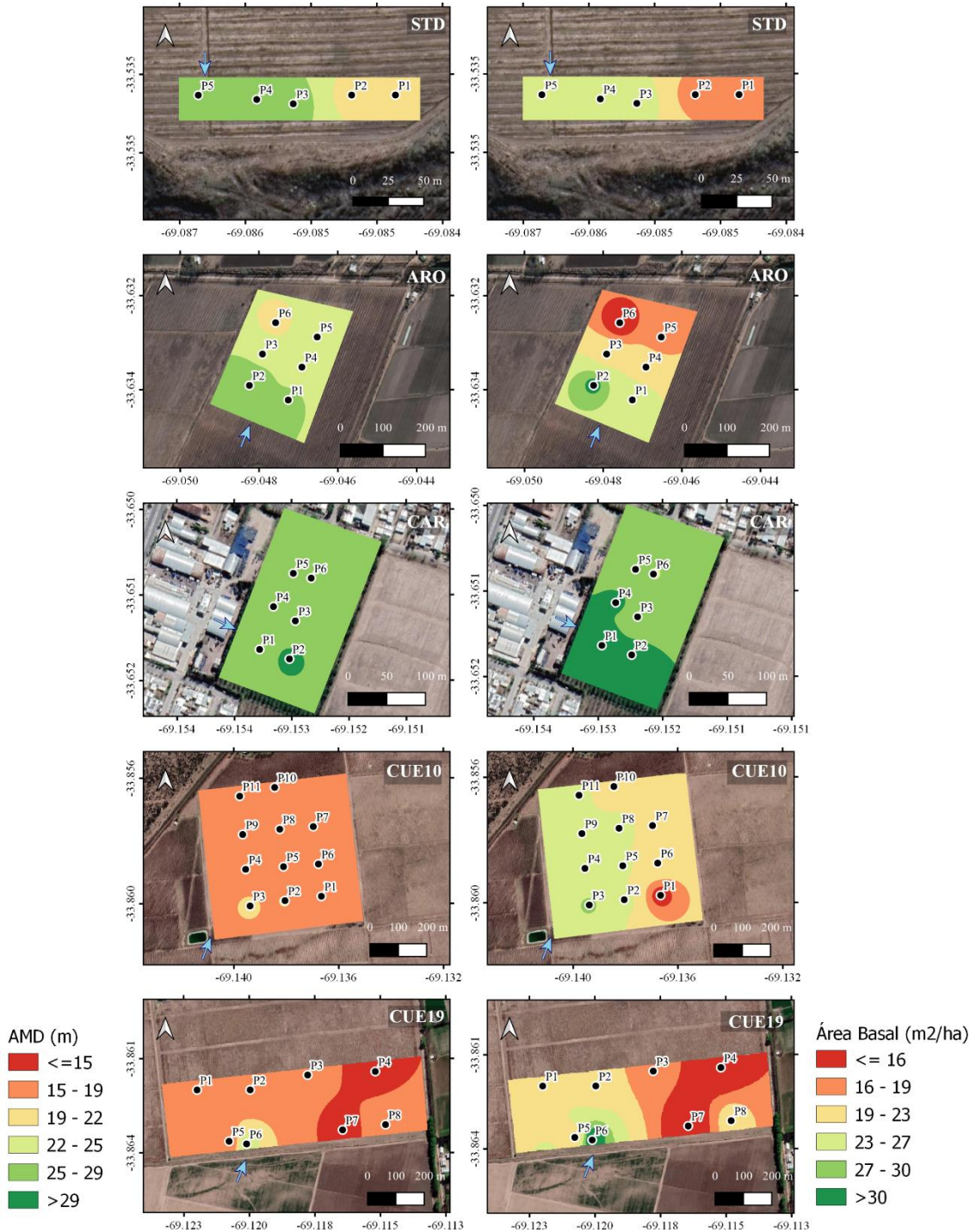


Figura 2.5. Mapas de la variación espacial de altura media dominante (AMD, paneles de la izquierda) y área basal (AB, paneles de la derecha) de los distintos sitios de muestreo ordenados latitudinalmente. La interpolación de los datos de AMD y AB se realizó mediante el método Kriging. En cada panel se visualiza el área total del macizo y los puntos correspondientes a las parcelas (identificados con su respectivo número). En el fondo de cada panel se visualizan imágenes satelitales en combinación de color real. Las flechas celestes indican el punto por donde el agua ingresa al cuadro. Las escalas de distancia se visualizan en la esquina inferior derecha de cada panel.

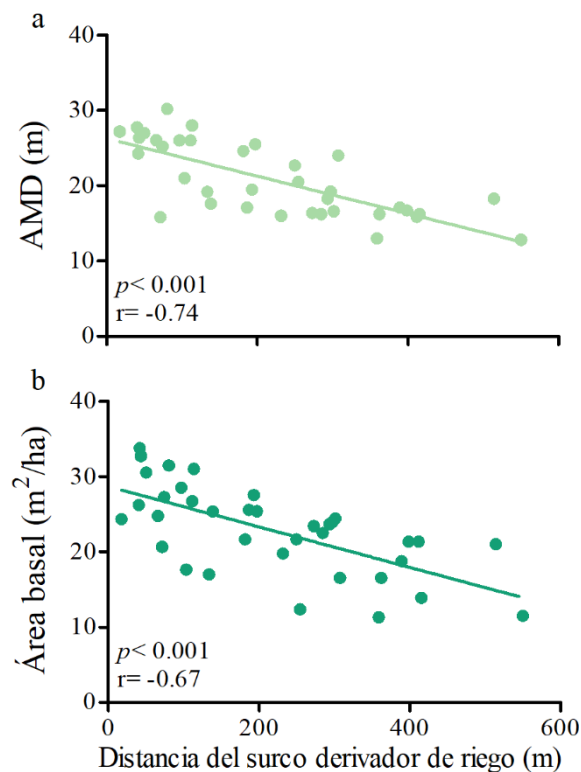


Figura 2.6. Correlación entre la distancia de las parcelas con el surco derivador de riego y las variables estructurales de los macizos: a) Altura media dominante (AMD, m). b) Área basal (m²/ha).

2.4.3 Rendimiento comparativo, relación con variables ambientales y turno teórico de corta

Al analizar el AB individual a los 10 años entre sitios, se encontraron diferencias significativas, distinguiéndose dos grupos de rendimiento (Fig. 2.7). STD, ARO, CAR y CUE10 formaron el grupo de mayor AB individual con un promedio de $324.2 \pm 15.9 \text{ cm}^2$. Por otra parte, CUE19 se distinguió de los otros sitios por presentar el menor AB individual ($230.3 \pm 16.1 \text{ cm}^2$).

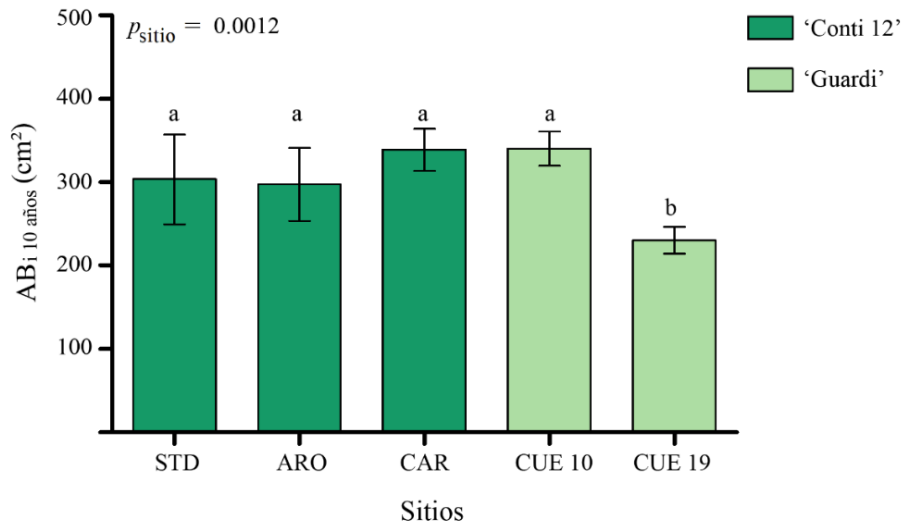


Figura 2.7. Área basal individual a la edad de referencia (10 años) de los distintos sitios de muestreo. Las barras indican la media \pm error estándar (SE). Los datos fueron analizados usando los MLG y DGC como post-test. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias.

Con el objetivo de relacionar las diferencias de rendimiento entre sitios, en primer lugar, se analizó la características físico-químicas de los suelos en cada sitio analizado (Tabla 2.3). La clasificación textural de los sitios varió de arenosa a franco limosa. Los sitios presentaron una amplia variación en los valores de resistencia a la penetración (0.46 a 2.08) y salinidad simple. En relación a esta última variable, ARO presentó valores de CE superiores a 4.5, lo que representa una salinidad muy alta. STD y CAR presentaron una salinidad media, mientras CUE10 y CUE19 presentaron una salinidad baja. Todos los sitios presentaron pH alcalino, siendo CUE10 y CUE19 los sitios con los mayores valores (> 8.5). El porcentaje de materia orgánica de los sitios fue variable. Merecen atención los bajos valores presentes en los sitios CUE10 y CUE19. Los sitios ARO y CAR presentaron los mayores valores de la relación C/N, indicando que tienen mayor potencialidad para transformar la materia orgánica en N mineral. Los sitios STD y CAR presentaron mayor homogeneidad interna en base a las características físico-químicas de sus suelos.

Tabla 2.3. Variables físico-químicas del suelo de las parcelas de mayor y menor AMD (dos puntos de muestreo) correspondientes a los macizos analizados. Conductividad eléctrica (CE), potencial hidrogeno (pH), relación carbono/nitrógeno (Relación C/N), nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K). Los coeficientes de variación (%) intra-sitio de cada una de las variables están indicados entre paréntesis.

Parcela	STD1	STD4	ARO2	ARO6	CAR 2	CAR 3	CUE10-2	CUE10-6	CUE19-6	CUE19-7
AMD (m)	19.2	27.8	16.0	19.6	29.1	25.0	19.2	16.7	24.3	13.0
Propiedades físicas										
Vol. de Sedimentación (cm ³ /g)	84	92 (6.43)	96	94 (1.49)	108	104 (2.7)	74	78 (3.7)	96	84 (9.43)
Calificación Textural	Franco Arenoso	Franco Arenoso	Franco	Franco	Franco Limoso	Franco	Arenoso	Arenoso	Franco	Franco Arenoso
Densidad aparente	1.24	1.16 (4.7)	1.09	1.08 (0.6)	1.03	1.08 (13.3)	1.47	1.34 (6.5)	1.31	1.51 (10.0)
Resistencia a la penetración	1.00	1.19 (12.3)	1.10	2.08 (43.6)	1.16	0.92 (19.31)	0.92	0.46 (47.1)	1.16	0.92 (16.3)
Salinidad Simple										
CE (dS/m)	0.95	1.34 (24.1)	4.5	8.2 (41.2)	1.09	1.73 (32.1)	0.14	0.16 (9.4)	0.37	0.15 (59.8)
pH	7.69	7.93 (2.2)	7.08	7.28 (2.0)	7.25	7.54 (2.8)	8.67	8.58 (0.74)	8.62	8.67 (0.41)
Fertilidad Completa										
N Total (mg/kg)	1176	1390 (11.8)	1390	1268 (6.5)	1762	1656 (4.4)	640	749 (11.1)	1142	666 (37.2)
P (mg/kg)	22.3	29.2 (18.9)	18.0	8.1 (53.6)	31.07	24.11 (17.8)	12.2	17.2 (24.1)	6.9	10.6 (29.9)
K (mg/kg)	885	1100 (15.3)	322	320 (0.4)	674	660 (1.5)	382	532 (23.2)	748	376 (46.8)
Mat. Orgánica (g ^o /g)	1.97	2.26 (9.7)	3.03	2.35 (17.9)	3.36	3.23 (2.8)	0.94	0.47 (47.1)	1.41	0.47 (70.7)
Relación C/N	9.7	9.4 (2.2)	12.6	10.8 (10.9)	11.06	11.33 (1.7)	8.5	3.6 (57.3)	7.2	4.1 (38.8)

En la matriz de correlación entre las variables edáficas y el área basal individual media de la parcela a la edad de referencia (10 años), se observó la asociación significativa entre diversas variables edáficas (Tabla 2.4). Sin embargo, ninguna de ellas estuvo asociada significativamente con el AB_{i 10 años} (Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Matriz de correlación entre el área basal individual a los 10 años (AB_{i 10 años}) y las diferentes variables edáficas medidas: Densidad aparente (Densidad), resistencia mecánica a la penetración (Resistencia), volumen de sedimentación (VS), conductividad eléctrica (CE), potencial hidrogeno (pH), porcentaje de materia orgánica (MO), relación carbono/nitrógeno (C/N), nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K). Los valores del índice de correlación que resultaron significativos se presentan en negrita ($\alpha= 0.05$).

Variables	Densidad	Resistencia	VS	CE	pH	N	P	K	MO	C/N	AB _{i10 años}	R ²
Densidad	1	-0.609	-0.793	-0.855	0.900	-0.912	-0.491	-0.018	-0.942	-0.818	-0.333	0.111
Resistencia		1	0.480	0.622	-0.451	0.482	0.025	0.135	0.512	0.382	0.215	0.046
VS			1	0.652	-0.694	0.853	0.341	0.104	0.847	0.695	-0.006	0.000
CE				1	-0.863	0.784	0.273	-0.152	0.790	0.794	0.067	0.004
pH					1	-0.848	-0.486	0.134	-0.869	-0.869	-0.134	0.018
N						1	0.705	0.237	0.939	0.802	0.201	0.040
P							1	0.491	0.590	0.491	0.333	0.111
K								1	0.067	-0.127	0.006	0.000
MO									1	0.924	0.292	0.085
C/N										1	0.152	0.023
AB _{i10 años}											1	

Los valores en negrita son diferentes de 0 con un nivel de significación $\alpha=0.05$

Con el objetivo de reconstruir la evolución temporal del crecimiento en cada sitio, se graficaron los IMA e ICA del área basal individual para cada sitio analizado (Fig. 2.8). Se verificó que STD y CAR presentaron un el máximo incremento medio anual a los 12 años. Sin embargo, este momento se adelantó para ARO, CUE10 y CUE19. En el caso de ARO el máximo IMA fue

alcanzado a los 9 años, mientras que para CUE10 y CUE19 ese momento ocurrió a los 6 años de la implantación del macizo. A pesar de la heterogeneidad de condiciones de cultivos entre STD, CAR, CUE10 y CUE19 estos sitios presentaron una marcada reducción en el incremento corriente anual en el año 2009.

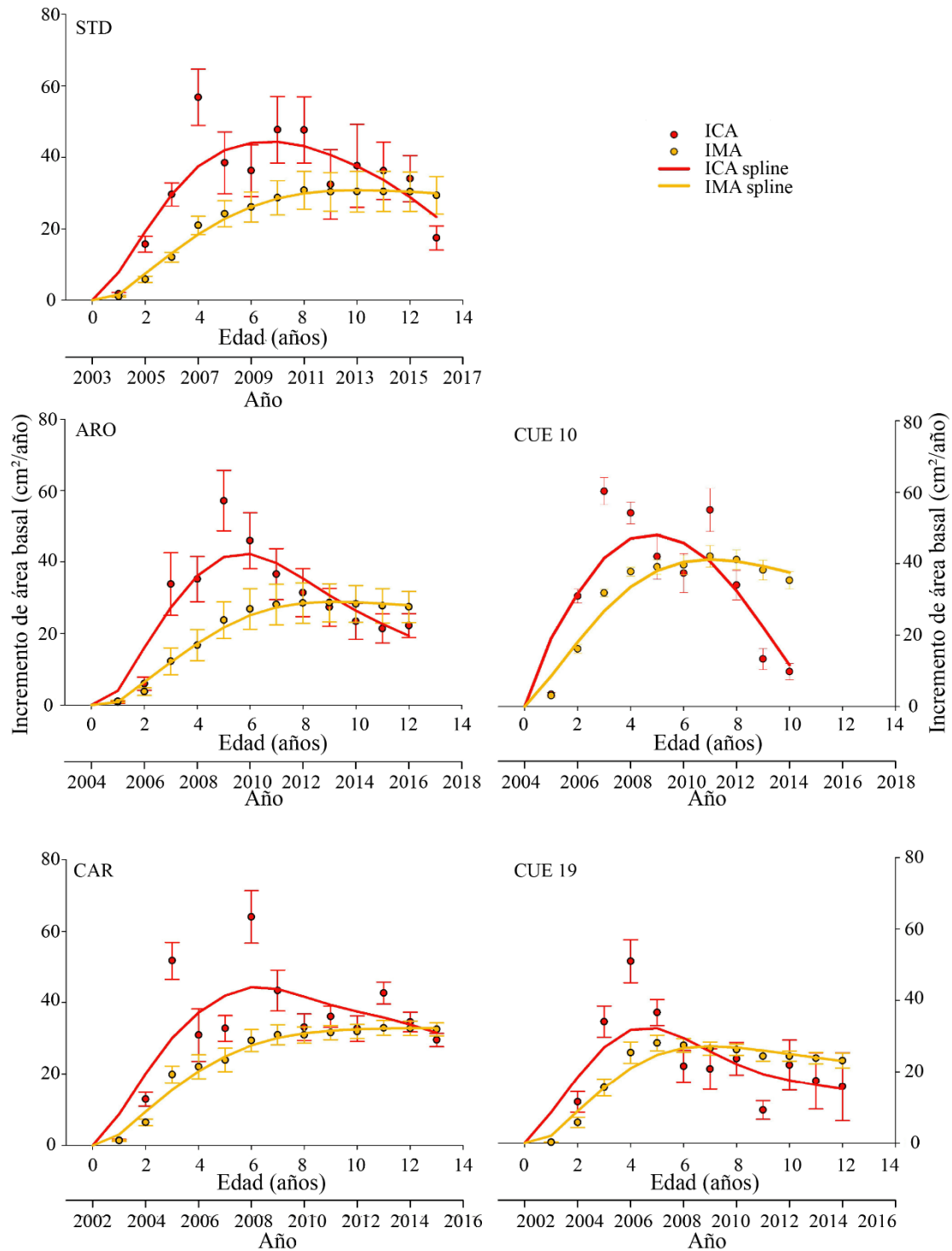


Figura 2.8. Evolución temporal de los incrementos medio anual (IMA) y corriente anual (ICA) del área basal individual de los distintos sitios de muestreo.

Por último, a los efectos de vincular las variaciones del crecimiento radial entre sitios con el agua potencialmente disponible para el riego, se analizó la evolución temporal de caudales del río Tunuyán, como patrón representativo del agua disponible para el riego en cada cuadro (Fig. 2.9). Esta serie temporal de caudales de primavera-verano entre los años 1985 y 2020 mostró una reducción paulatina del agua transportada y disponible en la zona. La serie temporal de caudal presentó una gran variabilidad interanual, con valores por encima y por debajo de la media de los últimos 36 años. Sin embargo, a partir del año 2009 el caudal promedio durante la estación de crecimiento de los árboles no ha superado el caudal promedio histórico de primavera-verano de los últimos 36 años ($40 \text{ m}^3/\text{s}$). El caudal promedio del período correspondiente a los últimos 12 años (P3) resultó significativamente menor en comparación con los periodos que lo antecedieron. En relación al P3, para los años 2015 y 2016 se registró un pequeño incremento en el caudal en comparación con los 5 años previos. Sin embargo, en los años siguientes los caudales fueron aún menores evidenciando un agravamiento de la emergencia hídrica en la provincia.

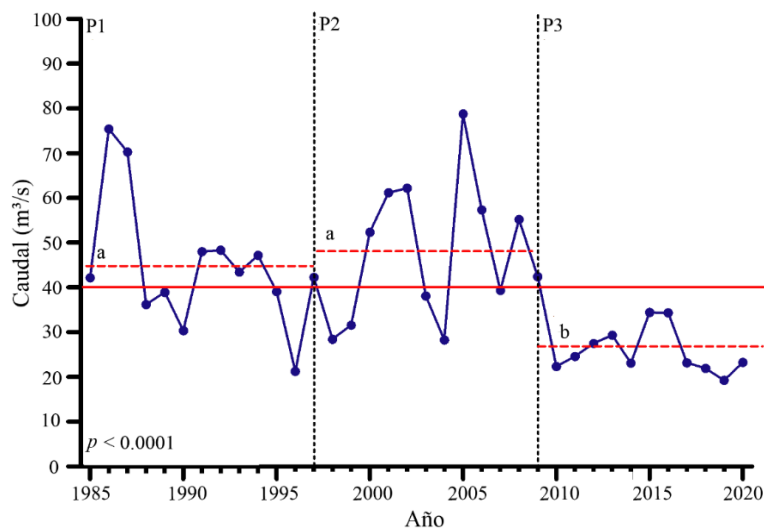


Figura 2.9. Serie temporal del caudal (m^3/s) promedio de la cuenca del río Tunuyán durante los meses de crecimiento activo de las plantas (primavera-verano) entre los años 1985 y 2020. Los puntos indican el caudal promedio de cada año. La línea roja indica el caudal promedio de los últimos 36 años. Las líneas rojas punteadas indican las medias por sub-períodos de 12 años (P1:

1985-1996; P2: 1997-2008; y P3: 2009-2020). Los datos fueron analizados usando los MLG y DGC como post-test. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias.

2.5 Discusión

Las plantaciones de *P. × canadensis* ‘Conti 12’ y ‘Guardi’ establecidas en el Valle de Uco, provincia de Mendoza, presentan una gran heterogeneidad estructural entre ellas como así también variabilidad interna asociada a la distancia de la parcela con el surco derivador de riego. Además, algunos de los sitios de muestreo presentaron una alta tasa de mortalidad. A pesar de la variabilidad en los valores medios de las características físicas y químicas del suelo, estas no pudieron explicar las variaciones del crecimiento de los árboles en las plantaciones analizadas. A esto se suma que algunos de los sitios presentaron una anticipación en la edad de máximo incremento en área basal que coincide con el inicio de la emergencia hídrica en la provincia de Mendoza. Estos resultados sugieren que la heterogeneidad intra-macizos forestales en el Valle de Uco podría deberse a que las plantaciones han sufrido parcialmente estrés hídrico. Posiblemente la reducción del caudal del río Tunuyán en primavera-verano durante los últimos años no alcanzó para proveer el agua suficiente a cada macizo y, en consecuencia, la distribución del agua de riego terminó siendo heterogénea.

Aunque el marco de plantación ha sido distinto entre los sitios considerados en este estudio, la densidad de los macizos está de acuerdo con los que se plantea para forestaciones destinadas a madera en la región (Calderón 2006). La AMD de las plantaciones de ‘Conti 12’ tuvo valores dentro del rango esperado para la edad (Tabla 2.2), ya que como fuera descrito en la introducción, el mismo clon cultivado bajo riego en la provincia de San Juan con un distanciamiento de 2.5×5 m presentó una altura promedio de 20 m a los 10 años de edad (Bustamante & Perez 2008). Sin embargo, el volumen de los sitios analizados en este capítulo fue menor en comparación con la misma plantación de San Juan, cuyo rendimiento fue de $340 \text{ m}^3/\text{ha}$ (Bustamante & Perez 2008). En relación a esta referencia, se desconoce el método utilizado para la cuantificación del volumen por lo que las diferencias podrían también deberse al método

empleado. Por otra parte, las dos plantaciones de ‘Guardi’ (sitios CUE10 y CUE19) analizadas en este capítulo presentaron menores AMD y volumen total en comparación con los sitios de ‘Conti 12’ (sitios STD, ARO y CAR), a pesar de que ambos clones han sido descritos como de crecimiento similar (Calderón 2006).

La variabilidad evidenciada por la amplitud de las distribuciones diamétricas y de alturas en la mayoría de los sitios analizados no son las esperables para plantaciones monoclonales (Fig. 2.3 y 2.4). Aun así, a través de los mapas de variación espacial de AMD y AB se pudo detectar que los sitios presentaron un gradiente de disminución en el crecimiento en altura y en diámetro definido por la distancia de los árboles con la línea de distribución o punto de ingreso del agua de riego a los diferentes macizos (Fig. 2.5 y 2.6). Esto sugiere que la falta de homogeneidad del sitio se debería a la distribución heterogénea e ineficiente del agua de riego debido a una incorrecta nivelación del terreno o por un manejo inadecuado del agua dentro de los macizos. Esta deficiencia pudo haber generado diferencias en la disponibilidad de agua intra-sitio, de forma que porciones de los macizos hayan sido expuestas a periodos de estrés hídrico durante su ciclo de crecimiento. La reducción en el crecimiento y acumulación de biomasa en respuesta al déficit hídrico ha sido ampliamente relatada para este género (Yin et al. 2005, 2009; Guidi & Labrecque 2010; Cañete-Salinas et al. 2019). Además, la respuesta al estrés hídrico puede variar según genotipo (Yin et al. 2009; Guidi & Labrecque 2010). Así, las diferencias en el crecimiento entre los sitios de ‘Conti 12’ y ‘Guardi’ podrían deberse a diferencias en la sensibilidad al estrés (Guidi & Labrecque 2010; Barigah et al. 2013). Sin embargo, el análisis comparativo del AB_i 10 años muestra que el cuadro CUE10, plantado con el clon ‘Guardi’, presentó un crecimiento similar a los cuadros de ‘Conti 12’ a la misma edad, sugiriendo que las diferencias encontradas en variables estructurales al momento de la corta final, así como la heterogeneidad espacial, se deberían a diferencias en el manejo y/o magnitud del déficit hídrico experimentado por los distintos macizos (Fig. 2.7).

A pesar de la variabilidad en la fertilidad de suelo entre los sitios de muestreo, las concentraciones de los principales macronutrientes (N, P, K) se ubicaron dentro del rango encontrado por Valenzuela & Erquiaga (1997) para suelos de la provincia de Mendoza en donde

se desarrollan cultivos agrícolas con fertilización de siembra y mantenimiento (Tabla 2.3). Además, un estudio de Heras et al. (1987) realizado en cinco localidades de Mendoza reportó valores de pH y salinidad similares a los valores encontrados en los macizos de *Populus* evaluados en este trabajo. Por otro lado, en ese estudio los valores de la relación C/N fueron más altos que los encontrados en los sitios de muestreo evaluados en este capítulo. Particularmente, para el cultivo de álamos se recomienda suelos con pH próximo a la neutralidad (entre 6 y 8), con contenidos en materia orgánica superiores al 2% y ausencia de salinidad (Calderón 2010). La mayoría de los sitios analizados cumplió con estas recomendaciones, excepto por CUE10 y CUE19 que presentaron pH ligeramente superiores. Estos sitios también presentaron bajos porcentajes de MO. A pesar de que algunos sitios no presentaban las condiciones ideales de suelo, las mismas variables edáficas no parecieron ser la principal limitación para el crecimiento de los árboles, ya que el AB_i 10 años no estuvo correlacionado significativamente con ninguno de los parámetros físico-químicos analizados (Tabla 2.4).

El máximo incremento medio en área basal fue alcanzado entre los 6 y 12 años de edad en los distintos macizos analizados (Fig. 2.8). La anticipación del máximo incremento medio en área basal en ARO, CUE10 y CUE19 sería consecuencia de una muy notable reducción en el ICA a partir el quinto y séptimo año de vida de la plantación lo que generó que el momento de mayor productividad biológica (máximo IMA) se produjera a una edad más temprana que la esperada. El crecimiento acumulado luego de los seis años de vida de esas plantaciones fue muy reducido en comparación con la etapa inicial como consecuencia de la anticipada reducción del ICA. Esto indica que los sitios sufrieron un efecto común que perjudicó el crecimiento radial de los árboles.

El inicio de la emergencia hídrica en la provincia de Mendoza coincidió con el inicio del patrón común de merma en el crecimiento radial de los sitios descrito anteriormente. Durante el sub-período P3 (2009-2020) del registro de caudales del río Tunuyán, la cuenca presentó una significativa reducción del agua transportada, que resultó en una disminución del agua potencialmente disponible para el riego de los cultivos en la región (Fig. 2.9). Según Rivera et al. (2017; 2021), eventos de sequías significativos se han registrado en el área central de la cordillera de los Andes en Argentina desde 2007 y persisten hasta la actualidad. Durante los años 2015 y

2016, se registró un incremento significativo en la precipitación nival en la cordillera vinculado a la ocurrencia de la fase positiva de El Niño Oscilación Sur (ENOS), i.e. un evento Niño (Rivera et al. 2017; Rivera et al. 2021) que generalmente se traduce el aumento de las precipitaciones en la región. Como consecuencia, los caudales medios del río Tunuyán presentaron una pequeña recuperación. Sin embargo, el aumento en el caudal no fue suficiente para superar el valor medio de los últimos 36 años. A esto se sumó que en los años siguientes los caudales registrados fueron aún más bajos, especialmente para el año 2019 que, según Rivera (2021), fue marcado por la sequía hidrológica más severa de los últimos 50 años. Por otra parte, el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC) de las Naciones Unidas predijo que la tendencia actual de reducción de las nevadas continuará en los próximos años (IPCC 2019). Este escenario pone en riesgo las actividades económicas en la provincia que dependen del agua para su desarrollo. A pesar de ello, pocos son los estudios sobre su efecto en la agricultura en Mendoza y aquellos que lo han analizado, lo han hecho en forma exclusiva para la viticultura, principal actividad agrícola de la provincia (Agosta et al. 2012; Cabré & Nuñez 2020).

Los resultados aquí presentados abren interrogantes sobre la factibilidad de la actividad forestal con el manejo tradicional del riego en un escenario climático cada vez menos favorable en términos de reducción del agua precipitada en la cordillera de los Andes. Es por ello que se requiere del análisis de la respuesta ecofisiológica de los árboles a la situación actual y real en plantación. En ese sentido, la utilización de las series de los anillos de crecimiento supone una ventaja considerable ya que permite reconstruir la historia de vida de los árboles en relación a su ambiente con resolución anual y, en algunos casos, intra-anual (Fritts 1976; Fritts & Swetnam 1989). Específicamente, los cambios en la composición isotópica de las series de anillos de crecimiento reflejan las fluctuaciones ambientales que rigen los procesos fisiológicos implicados en la xilogénesis (McCarroll & Loader 2004; Gessler et al. 2014). Por ejemplo, las modificaciones en las relaciones isotópicas del carbono en los anillos de crecimiento se han relacionado con el estrés por sequía de los árboles (Leavitt & Long 1989) y con el estado de humedad del suelo (Stewart et al. 1995). Por lo tanto, esta información podría superar la limitación de la inexistencia de los registros de agua efectivamente utilizada para el riego de las plantaciones, ayudando en la

comprensión del impacto de la emergencia hídrica en el crecimiento radial de los álamos durante los últimos años. Esta evaluación se desarrollará en el capítulo siguiente (3).

2.6. Bibliografía

- Agosta E, Canziani P, Cavagnaro M (2012). Regional climate variability impacts on the annual grape yield in Mendoza, Argentina. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 51(6), 993–1009. <https://doi.org/10.1175/JAMC-D-11-0165.1>
- Amico I (2002). Viverización y cultivo de álamos y sauces. E.E.A. Esquel, 1–48. https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-manual_salix.pdf
- Arneth A, Denton F, Agus F (2019) Framing and context. In *Climate change and land: An IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems* (pp. 1-98). Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC).
- Barigah TS, 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. *Annals of Botany*, 112(7), 1431–1437. <https://doi.org/10.1093/aob/mct204>
- Barotto AJ (2012). Efecto de distintos marcos de plantación en la conformación de la relación diámetro a la altura del pecho-altura total en parcelas de *Populus × canadensis* 'Conti 12' de 9 años de edad. Trabajo de conclusión de curso. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP. [oai:sedici.unlp.edu.ar:10915/66798](https://oai.sedici.unlp.edu.ar:10915/66798)
- Bettinger P, Boston K, Siry JP, Grebner DL (2017). *Forest management and planning*. Nueva York: Elsevier
- Bonnin SM, Faustino LI, Alvarez JA, Graciano C (2020). ¿La combinación de clones posee alguna ventaja sobre los sistemas monoclonales? *Revista de la Facultad de Agronomía*, 119(2), 051. <https://doi.org/10.24215/16699513e051>
- Bustamante JA, Perez SA (2008). Behaviour of poplar clones in Barreal, San Juan, Argentina. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias*, 40(1), 73-77.

- Cabré F, Nuñez M (2020). Impacts of climate change on viticulture in Argentina. *Regional Environmental Change*, 20(1). <https://doi.org/10.1007/s10113-020-01607-8>
- Cailliez F (1980). Forest volume estimation and yield prediction V1 - Volume estimation; V2 - Yield prediction. In *FAO Forestry Paper* (Issue No. 22). <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19810668731>
- Calderón AD (2010). Forestación con álamos para la obtención de madera de calidad. Cátedra de Dasonomía - Facultad de Ciencias Agrarias, UNCuyo, Mendoza.
- Calderón AD (2006). Silvicultura y situación de los álamos en Cuyo. *Actas Jornadas de Salicáceas*, 378–383.
- Calderón AD, Settepani V, Bustamante J, Riu N (2005). Comparación De Materiales Y Comparison of Material and Planting Season for *Populus* Sp . *Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias Universidad Nacional de Cuyo Mendoza, Argentina*, XXXVI, 61–66.
- Cañete-Salinas P, Zamudio F, Yáñez M, Gyenge J, Valdés H, Espinosa C, Jara-Rojas F, Venegas J, Retamal L, Acevedo-Opazo C (2019). Responses in growth and physiological traits in two *Populus × canadensis* clones ('I-214' and 'I-488') submitted to different irrigation frequencies in central Chile. *Forest Ecology and Management*, 449(July), 117455. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117455>
- Coronel de Renolfi M (2015). Determinación del turno forestal: bases teóricas y aplicaciones prácticas EDUNSE, Santiago del Estero. 112 pp.
- Cook E (1985). A time series analysis approach to tree ring satandardization. University of Arizona, School of Renewable Natural Resources, Tucson.
- Daniel T, Helms J, Backer F (1982). *Principios de Silvicultura*. Ed. McGraw-Hill. 611 México. 492 pp.
- Decreto N° 2379 (2010). Declaración de "emergencia hídrica" ante el pronóstico de caudales del período 2010-2011. Mendoza: Ministerio Secretaría General de la Gobernación. 2010. Disponible en:
- Departamento General de Irrigación (2021). Informe de caudales 2021-2022. Disponible en: <https://www.irrigacion.gov.ar/web/2021/03/01/descargar-boletin/>

- Dirección de Agricultura y Contingencias Climáticas (2017). Informe Año 2017 y Avance de temporada 2017/2018 Provincia de Mendoza. Disponible en: <http://www.contingencias.mendoza.gov.ar/web1/pdf/Informe%202017%20y%20Avance%20de%20Temporada%2017-18.pdf>
- Di Rienzo JA, Guzmán AW, Casanoves F (2002). A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 7(2), 129–142. <https://doi.org/10.1198/10857110260141193>
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2018). Infostat versión 2018. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- Díaz-Balteiro L (1997). Turno forestal económicamente óptimo: Una revisión. *Economía Agraria*, 180: 181-224.
- Faustmann M (1849): Reimpreso en: Calculation of the value which forest land an immature stands possess for forestry. *Journal of Forest Economics*, 1 (1): pp. 7-44, (1995).
- Fritts HC (1976). *Tree rings and climate*. New York: Academic Press. 1991. Reconstructing large-scale climatic patterns from tree-ring data: A diagnostic analysis. Tucson: University of Arizona Press.
- Fritts HC & Swetnam TW (1989). Dendroecology: A tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances in Ecological Research* 19:111-188.
- Gessler A, Ferrio JP, Hommel R, Treydte K, Werner R, Monson RK (2014). Stable isotopes in tree rings: toward a mechanistic understanding of fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree Physiol.* 34, 796–818.
- Guidi W & Labrecque M (2010). Effects of high water supply on growth, water use, and nutrient allocation in willow and poplar grown in a 1-year pot trial. *Water, Air, and Soil Pollution*, 207(1–4), 85–101. <https://doi.org/10.1007/s11270-009-0121-x>
- Heras SG, Nijensohn L, Olmos FS (1987). Nitrogeno potencialmente mineralizable de cinco tipos de suelos regadios de Mendoza. *Ciencia Del Suelo*, 5(2), 142–149.
- Heinze FG (2020). Estabilidad fenotípica de *Populus × canadensis* 'Conti 12' en diferentes

- marcos de plantación. Trabajo de conclusión de curso. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP. oai:sedici.unlp.edu.ar:10915/104785
- Herrick JE & Jones TL (2002). A dynamic cone penetrometer for measuring soil penetration resistance. *Soil Science Society of American Journal*, 66, 1320–1324. <https://doi.org/10.2136/sssaj2002.1320>
- Kimmins JP (1972). The ecology of forestry: the ecological role of man, the forester, in forest ecosystems. *Forest. Chron.* 48:301-307.
- Kimmins JP (1973). Forest ecology: the biological basis for the management of renewable forest resources. *Forest. Chron.* 49:25-30.
- Kimmins JP (1974). Sustained yield, timber mining, and the concept of ecological rotation; a British Columbian view. *The Forestry Chronicle* 50 (1): 26-31
- Leavitt SW & Long A (1986). Influence of site disturbance on $\delta^{13}\text{C}$ isotopic time series from tree rings. In: *Proceedings of the International Symposium of Ecological Aspects of Tree-Ring Analysis*, 17–21 August. Tarrytown: US Department of Energy/US Environmental Protection Agency/US Department of Agriculture. p. 119–29
- López L, Villalba R, Bravo F (2013). Cumulative diameter growth and biological rotation age for seven tree species in the Cerrado biogeographical province of Bolivia. *Forest Ecology and Management*, 292, 49–55. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.011>
- McCarroll D & Loader NJ (2004). Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews* 23:771–801
- Ministerio de Agroindustria (2014). Boletín - Sector Forestal 2014. <http://forestindustria.magyp.gob.ar/archivos/estadisticas/sector-forestal/sector-forestal-2014.pdf>
- Ministerio de Agroindustria (2018). Lineamientos estratégicos para una gestión integral de riesgos del sector Agropecuario de la Provincia de Mendoza para el sector Agroalimentario de la Provincia de Mendoza. https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/girsar_plan_provincial_mendoza_16-04-2018.pdf

- Monteoliva S & Senisterra G (2008). Efecto del sitio, el origen y el clon sobre el crecimiento y propiedades de la madera de *Populus*. *Investigacion Agraria Sistemas y Recursos Forestales*, 17(3), 261–270. <https://doi.org/10.5424/srf/2008173-01040>
- Mundo IA, Rovida-Kojima EA, Aschero V (2019). Ajuste de modelos de volumen de fuste para *Populus x canadensis* ‘Conti 12’ y ‘Guardi’ en plantaciones irrigadas de Mendoza, Argentina. *Bosque*, 40(2), 217–226. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002019000200217>
- Pearcy RW, Ehleringer JR, Mooney HA, Rundel PW, Brinkley D, Vitousek P (1989) Soil Nutrient Availability, *Plant Physiological Ecology*, Springer, Netherlands 75-96.
- Rivera JA, Otta S, Lauro C, Zazulie N (2021). A Decade of Hydrological Drought in Central-Western Argentina. *Frontiers in Water*, 3(April), 1–20. <https://doi.org/10.3389/frwa.2021.640544>
- Rivera JA, Penalba OC, Villalba R, Araneo DC (2017). Spatio-temporal patterns of the 2010-2015 extreme hydrological drought across the Central Andes, Argentina. *Water (Switzerland)*, 9(9), 1–18. <https://doi.org/10.3390/w9090652>
- Schulman E (1956). *Dendroclimatic changes in semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson. Servicio Meteorológico Nacional. (2014). *Información Meteorológica de Interés. Granizo*. Available at: <http://www.smn.gov.ar/?mod=biblioteca&id=31>. Last accessed 8 May 2014.
- Smith DM, Larson BC, Kelty MJ, Ashton MS (1996). *The Practice of Silviculture: Applied Forest Ecology*. Wiley (9th Edition), 560 pp.
- Stewart GR, Turnbull MH, Schmidt S, P. D. Erskine PD (1995). ¹³C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology* 22:51–55
- Stokes M & Smiley T (1968). *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press, Chicago
- Tschaplinski TJ, Tuskan GA, Gunderson CA (1994). Water-stress of black and eastern cottonwood clones and four hybrid progeny. I. Growth, water relations, and gas exchange. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 364–371. <https://doi.org/doi:10.1139/x94-049>

- Valenzuela BRP, Erquiaga J (1997). Manejo y rendimiento del tomate. Evaluación edáfica en Agrelo (Mendoza, Argentina). *Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias*, 2(5505), 1–10.
- Yamaguchi DK (1991). A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Can. J. For. Res.*, 21, 414–446. <https://doi.org/10.1139/x91-053>
- Yin C, Pang X, Chen K (2009). The effects of water, nutrient availability and their interaction on the growth, morphology and physiology of two poplar species. *Environmental and Experimental Botany*, 67(1), 196–203. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.06.003>
- 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. *Environmental and Experimental Botany*, 53(3), 315–322. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.04.007>
- Walkley A & Black IA (1934). An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.* 37:29-38.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.

Capítulo 3

Impacto del estrés hídrico en una plantación de *Populus × canadensis* inferido a través del contenido de isótopos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) en los anillos de crecimiento

3.1. Introducción

La variabilidad climática inter e intra-anual afecta la formación de los anillos de crecimiento de un árbol. En cada año, los nuevos elementos celulares del xilema secundario, formados por el cámbium, reflejan las condiciones ambientales para el crecimiento de los árboles. El carbono y el oxígeno son algunos de los principales elementos que constituyen la madera. En la naturaleza, estos elementos están presentes como diferentes isótopos estables. El carbono (C), por ejemplo, está presente en las formas ^{12}C y ^{13}C , mientras que el oxígeno (O) puede ser encontrado en tres formas isotópicas diferentes (^{18}O , ^{17}O y ^{16}O). Sin embargo, tradicionalmente en los estudios fisiológicos se utiliza la relación entre el ^{18}O y ^{16}O . Los isótopos más pesados son menos abundantes en la naturaleza que los más livianos. La composición isotópica (δ) corresponde a las proporciones isotópicas absolutas del isótopo minoritario respecto al isótopo mayoritario ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, por ejemplo) referida a un estándar y expresada por partes por mil (‰). En los tejidos vegetales, la composición de isótopos estables es dependiente de una serie de procesos de fraccionamiento. Es decir, depende de las fluctuaciones en las proporciones de isótopos de carbono como resultado de procesos bioquímicos naturales, en función de su masa atómica. Asimismo, el fraccionamiento isotópico es determinado en parte por las condiciones ambientales (McCarroll & Loader 2004; Gessler et al. 2014). Esto puede resultar en el enriquecimiento o empobrecimiento del isótopo pesado en los tejidos vegetales, lo cual se traduce en un incremento o reducción de la composición isotópica, respectivamente. En consecuencia, la composición isotópica de la madera puede ser utilizada como un indicador de los procesos ecofisiológicos asociados a las condiciones climáticas a las cuales los árboles estuvieron expuestos durante su ciclo de crecimiento (McCarroll & Loader 2004; Lavergne et al. 2016; 2017; Vadeboncoeur et al. 2020; Penchenat et al. 2022).

En particular, la composición isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) de la materia orgánica puede utilizarse como indicador de cambios en la conductancia estomática (g_s) y en las tasas fotosintéticas, reflejando así las variaciones en el contenido de agua del suelo y la demanda evaporativa de los árboles (Farquhar et al. 1989). Esto se debe al vínculo entre el fraccionamiento isotópico del carbono fotosintético y la relación entre la concentración de CO_2 interna de la hoja (c_i) y la del ambiente (c_a) (Farquhar et al. 1982; Gessler et al. 2014). El fraccionamiento del carbono ocurre debido a la discriminación fotosintética de la Rubisco en contra del ^{13}C , junto con la rápida difusión del $^{12}\text{CO}_2$ desde el ambiente hacia la cámara subestomática en comparación con el $^{13}\text{CO}_2$. Estos procesos resultan en una menor composición isotópica de carbono en los tejidos producidos en años de condiciones climáticas normales (Fig. 3.1a). Sin embargo, durante el estrés por sequía, las plantas controlan la tasa de transpiración a través del cierre estomático (Bréda et al. 2006). En tales condiciones la concentración foliar interna de CO_2 se reduce, conllevando a una reducción en la discriminación de la Rubisco en contra del ^{13}C (Fig. 3.1b), lo que resulta en un enriquecimiento isotópico (incremento del $\delta^{13}\text{C}$) en los anillos de crecimiento formados en años de restricción hídrica (Farquhar et al. 1982, 1989; McCarroll & Loader 2004). Asimismo, a través del $\delta^{13}\text{C}$ se puede calcular las variaciones en la discriminación isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) y la eficiencia intrínseca del uso del agua ($i\text{WUE}$) (Farquhar & Richards 1984; Seibt et al. 2008; Vadeboncoeur et al. 2020). Ante la reducción o limitación de agua disponible, las plantas reducen su conductancia estomática para evitar la falla hidráulica y, en última instancia, su muerte. Esto reduce la tasa fotosintética (A) e induce cambios en $i\text{WUE}$ y en c_i , con variaciones en el CO_2 asimilado y, en consecuencia, en la composición isotópica del carbono fijado en las plantas (Seibt et al. 2008; Maseyk et al. 2011).

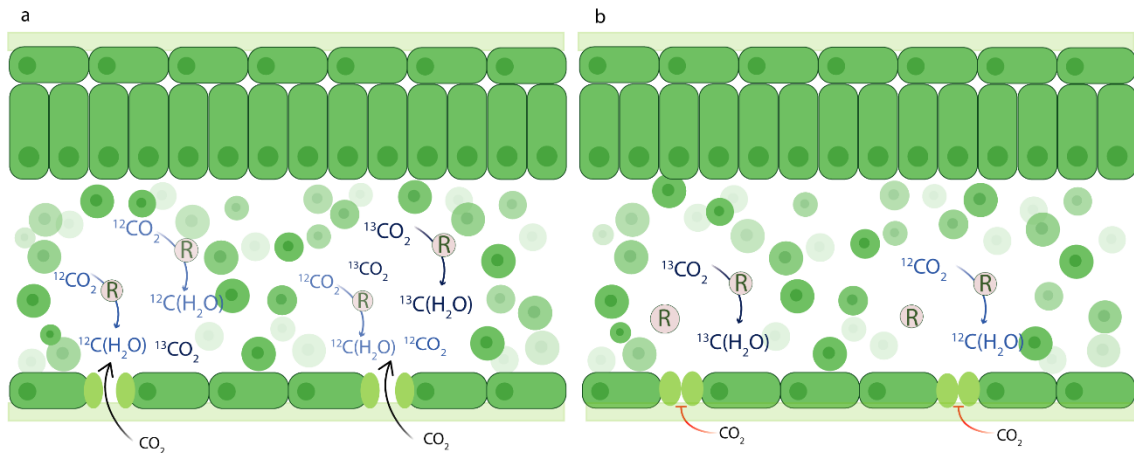


Figura 3.1. El efecto de la conductancia estomática en el fraccionamiento isotópico de carbono en los tejidos. a) Alta conductancia estomática: el CO_2 se difunde fácilmente desde el ambiente hacia la cámara subestomática. La alta concentración intercelular de CO_2 no limita la actividad de la Rubisco, por lo tanto, se potencia la discriminación en contra del ^{13}C . b) Baja conductancia estomática: la concentración de CO_2 es reducida en interior de la hoja, lo que limita la fotosíntesis. La discriminación fotosintética de la Rubisco en contra del ^{13}C se reduce. R: Rubisco.

Por otra parte, la composición isotópica del oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) en las plantas es afectada por diversas condiciones ambientales, entre ellas la temperatura y la humedad relativa (Farquhar & Lloyd 1993; Barbour et al. 2004; Lavergne et al. 2016; Penchenat et al. 2022). La evaporación promueve el enriquecimiento en ^{18}O en el agua del suelo ya que los isótopos más ligeros (^{16}O) se evaporan con más facilidad hacia la atmósfera. Esto afecta la señal isotópica original de las precipitaciones y genera gradientes en profundidad del suelo, con mayores $\delta^{18}\text{O}$ en las capas superiores. Por eso, el enriquecimiento del agua del suelo debido a la evaporación se ve afectado por el tiempo de permanencia del agua en el suelo (Moreno-Gutiérrez et al. 2012). Una vez que el agua ingresa a las raíces, la misma es conducida por el tejido xilemático hacia los órganos en donde ocurren la fotosíntesis y la transpiración. En la hoja, el fraccionamiento es crítico ya que la transpiración promueve un enriquecimiento de hasta un 20% en ^{18}O (Saurer et al. 1998). El $\delta^{18}\text{O}$ en el agua de la hoja brinda información sobre el déficit de presión de vapor de agua (DPV) en el aire alrededor de la planta, la fuente de agua que está siendo utilizada y los procesos fisiológicos que gobiernan la pérdida de agua en la hoja, como los movimientos estomáticos y la transpiración. Por ejemplo, a medida que aumenta el DPV (es decir, a medida que las condiciones ambientales se vuelven más secas), se produce una mayor evaporación y, por tanto, un enriquecimiento

evaporativo en ^{18}O del agua foliar, ya que el H_2^{16}O más ligero se evapora más fácilmente que el H_2^{18}O más pesado. Esto hace que el H_2O restante en los lugares de evaporación se enriquezca en ^{18}O . Inicialmente se ha utilizado este modelo, desarrollado para los océanos por Craig y Gordon (1965), para conocer las condiciones de evaporación y la fisiología de las hojas. Sin embargo, el modelo Craig-Gordon, adaptado a las plantas por Dongmann et al. (1974), dio lugar a sobrestimaciones del enriquecimiento en H_2^{18}O del agua de las hojas porque no tenía en cuenta el agua menos enriquecida que fluye desde los haces vasculares de las hojas hacia los lugares de evaporación (cavidad subestomática). Esta sobreestimación afecta en gran medida a la interpretación de $\delta^{18}\text{O}$ como indicador de las condiciones de evaporación en las que creció la planta, así como a la fisiología de la hoja. En respuesta a esta sobreestimación, Farquhar & Lloyd (1993) propusieron el efecto Péclet que establece que el agua enriquecida de los sitios de evaporación por transpiración se empobrece por la difusión posterior del agua que llega empobrecida en esos sitios. En otras palabras, el efecto Péclet describe la mezcla del agua procedente del xilema (empobrecida en ^{18}O) y de los lugares de evaporación (enriquecida en ^{18}O). Así, el enriquecimiento real de agua en la hoja (que luego se ve reflejado en el $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa de la madera) estaría inversamente correlacionado con las tasas de transpiración (Farquhar y Lloyd 1993).

La utilización del $\delta^{13}\text{C}$ y del $\delta^{18}\text{O}$ se ha convertido en una técnica dendrocronológica ampliamente utilizada para la reconstrucción de la variabilidad climática del pasado (Hartl-Meier et al. 2014; Porter et al. 2014; Lavergne et al. 2016, 2017; Belmecheri & Lavergne 2020; Penchenat et al. 2022). Desde un punto de vista fisiológico, el uso combinado de las relaciones isotópicas de carbono y oxígeno de los anillos de los árboles puede proporcionar información sobre la dinámica pasada de la conductancia estomática, la tasa de transpiración de la copa, la capacidad fotosintética e incluso la profundidad y la estacionalidad en la captación de agua del suelo (Scheidegger et al. 2000). Varios estudios han mostrado correlaciones entre la composición de isótopos y características ambientales, incluyendo la disponibilidad de agua en el suelo, la precipitación y el déficit de presión de vapor (Dawson et al. 2002; Lavergne et al. 2016, 2017; Penchenat et al. 2022). A pesar de la importancia de los álamos como especie leñosa de interés

forestal productivo, todavía son pocos los estudios que evalúan la composición isotópica de la madera de estos árboles (Arend & Fromm 2007; Giovannelli et al. 2007). Aun así, estudios en especies del género *Populus* indicaron una correlación negativa entre la disponibilidad de agua y la composición isotópica de carbono (Leffler & Evans 1999; Leffler & Evans 2001; Chamailard et al. 2011; Coccozza et al. 2011; Meyer et al. 2018; Friedman et al. 2019). Por el contrario, la composición isotópica de oxígeno en los anillos de crecimiento de álamo en respuesta a las fluctuaciones climáticas aún no es del todo clara (Meyer et al. 2018). No obstante, Singer et al. (2012) encontró que el enriquecimiento en ^{18}O en los anillos de crecimiento de *P. nigra* estuvo asociado a los periodos más secos en una serie temporal de 50 años. A su vez, en ese mismo estudio se observó una correlación negativa entre el $\delta^{18}\text{O}$ y el incremento en área basal.

Tomando como base los hallazgos del Capítulo 2 y la reducción en el agua potencialmente disponible para el riego en la provincia de Mendoza, vale preguntarse si las series temporales de anillos de crecimiento de los árboles en estas plantaciones, como un registro de las condiciones ambientales a las que estuvieron sometidos estos individuos, poseen características isotópicas singulares que permitirían reconstruir el estado hídrico de las plantas a lo largo de su vida e indirectamente conocer el nivel de agua de riego que efectivamente recibieron.

3.2. Objetivo e hipótesis

3.2.1. Objetivo

Determinar en forma retrospectiva, si los individuos de una plantación de álamo bajo riego en la provincia de Mendoza han sufrido períodos de estrés hídrico a través del análisis de la composición isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) de los anillos de crecimiento.

Caracterizar espacialmente dentro del macizo forestal, las variaciones isotópicas anuales, de manera de inferir el grado de afectación por estrés hídrico.

3.2.2. Hipótesis

El incremento radial y el contenido isotópico de los anillos de crecimiento de árboles en un macizo forestal presentan variabilidad debido a la heterogénea disponibilidad de agua para el

riego a lo largo del ciclo productivo (variación temporal) y a su distribución en relación a la distancia al punto de ingreso del agua de riego (variación espacial).

3.3. Materiales y Métodos

3.3.1. Área de estudio

En el capítulo 2 de la presente tesis se hipotetizó que la anticipación del máximo incremento en área basal presentado por algunos sitios de muestreo estaría asociado a la reducción de la disponibilidad de agua debido a la emergencia hídrica que ha tenido lugar últimos años en la provincia de Mendoza y a un manejo irregular del riego. Por eso, entre los sitios con esa característica, se eligió el macizo forestal CUE10 (finca El Cepillo de la empresa Cuyo Placas SA, departamento de San Carlos, Oasis centro o Valle de Uco, pcia. de Mendoza) como sitio de estudio. Esta plantación forestal corresponde al clon *P. × canadensis* 'Guardi', tiene una superficie de 24.7 ha y un marco de plantación de 5×2.25 m, fue implantada a partir de estacas en el año 2005 (Tabla 2.1).

3.3.2. Muestreo y procesamiento del material

Las muestras analizadas corresponden a las secciones descriptas y analizadas en el Capítulo 2 para la medición del ancho de anillo e inferencia de tasas de crecimiento. Tal como fuera indicado en la sección 2.3.2, el muestreo, acondicionamiento de las muestras, fechado y medición de anillos se realizó siguiendo la metodología estándar en Dendrocronología (Stokes y Smiley 1968). Se procesó una muestra por cada árbol seleccionado.

3.3.3. Extracción de α -celulosa

El procesamiento de los anillos de crecimiento de cada muestra para la determinación de la relación isotópica de oxígeno y carbono en forma anual se realizó en el Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement (LSCE, Gif-sur-Yvette, Cedex, Francia) en el grupo GLACCIOS perteneciente a la Université de Versailles Saint-Quentin-en-Yvelines, CEA (Commissariat à l'Énergie Atomique et aux Énergies Alternatives) y CNRS (Centre National de

la Recherche Scientifique) durante una estancia de investigación realizada en junio de 2019. Como primer paso, los anillos de crecimiento de cada muestra fueron separados utilizando un bisturí. Previamente, se garantizó que las muestras de madera estuvieran libres de marcas de grafito (generalmente realizadas durante la datación y conteo de anillos) y pegamento que pudieran interferir en la determinación de los isotopos estables. Se trituró y se molió la madera proveniente de cada anillo de crecimiento con un molinillo IKA A11 basic (IKA-Werke GmbH & Co. KG, Staufen, Alemania). Luego, se acondicionaron las muestras en bolsas de teflón (Fig. 3.2).

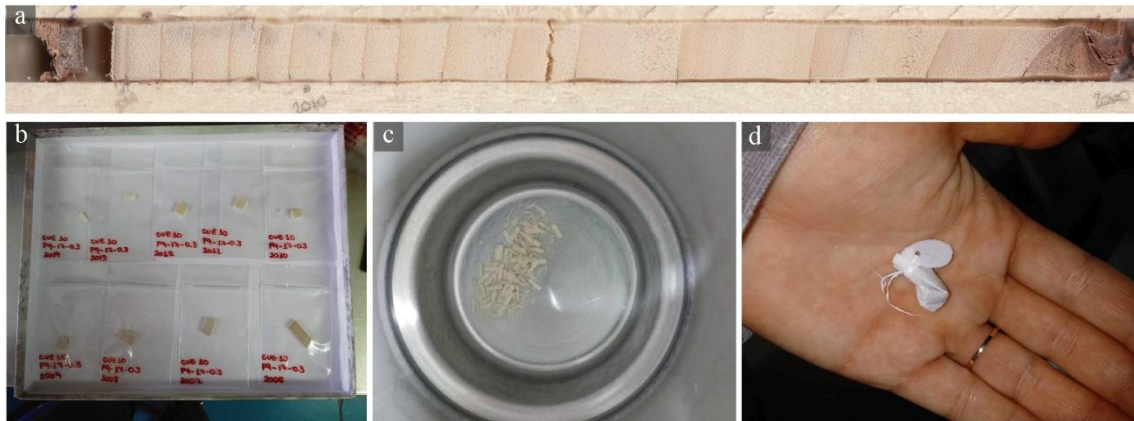


Figura 3.2. Acondicionamiento de muestras de anillos de crecimiento para la extracción de α -celulosa. a) Muestra de madera cofechada mediante el método de la lista. b) Anillos de crecimiento anuales. c) Anillos de crecimiento molidos. d) Muestras acondicionadas en bolsas de teflón.

La α -celulosa de la madera fue extraída de acuerdo con el método químico SOXHLET derivado de Leavitt & Danzer (1993). El proceso consiste en la eliminación de grasas y resinas, moléculas hidrosolubles, lignina y hemicelulosa, como se describe a continuación:

- 1) **Eliminación de grasas y resinas:** Se acondicionaron entre 25 a 30 bolsas por SOXHLET. Se preparó una solución de 70% de tolueno y 30% de etanol. Se agregó 150 ml de la solución en el balón y 60 ml en el SOXHLET. Los balones se calentaron a 70-80°C durante 10 horas. Luego, se eliminaron los solventes y se agregó etanol (150 ml en el balón y 60 ml en el SOXHLET) (Fig. 3.3a).

- 2) **Eliminación de moléculas hidrosolubles (sales inorgánicas, polisacáridos livianos, gomas y resinas):** Las muestras se colocaron en un matraz de Erlenmeyer con un litro de agua destilada y se hirvieron por 6 horas.
- 3) **Eliminación de la lignina:** Las muestras se transfirieron a un matraz Erlenmeyer con 700 ml de agua destilada, 7 g de NaClO₂ y 1 ml de ácido acético y se calentaron por 70°C durante toda la noche (Fig. 3.3b). En el día siguiente, se realizaron 3 adiciones sucesivas de 7 g de NaClO₂ + 1 ml de ácido acético a cada 2 horas. Después de la última adición, se calentaron las muestras en la solución a 70 – 80°C por 4 horas. Posteriormente, las muestras se transfirieron a un vaso de precipitado con agua destilada y se colocaron en un baño ultrasónico por 30 minutos (Fig. 3.3c). Se cambió el agua y se repitió el proceso por 7 veces.
- 4) **Eliminación de la hemicelulosa:** Las muestras fueron colocadas en una solución de NaOH 17% por una hora. Luego, fueron enjuagadas con agua destilada y se colocaron en un baño ultrasónico por 30 minutos (proceso repetido 6 veces). Se sumergieron las muestras en ácido acético 10% durante 10 minutos y posteriormente se las enjuagó con agua destilada por 8 veces en un baño ultrasónico (Fig. 3.3c). Por último, las muestras fueron retiradas del agua y colocadas en estufa a 70°C por 2 días.

Una vez realizado este procedimiento, la α -celulosa fue homogenizada ultrasónicamente con un sonotrodo (Fig. 3.3e y f) y luego se la liofilizó. Alrededor de 0.10 mg de celulosa de cada anillo de crecimiento fueron acondicionados en cápsulas de aluminio. Las relaciones $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de cada anillo fueron determinados con un analizador elemental (EA NC2500, Carlo Erba, Milán, Italia) acoplado con un espectrómetro de masa (MAT 252, Thermo Finnigan, San Francisco, EEUU; Fig. 3.3h). La desviación estándar (SD) fue 0.1‰ para el carbono y 0.2‰ para oxígeno.



Figura 3.3. Extracción de la α -celulosa de la madera de acuerdo con el método químico SOXHLET. a) Muestras en el equipo SOXHLET para la eliminación de grasas y resinas. b) Proceso de extracción de lignina. c) Baño ultrasónico. d) Muestras luego de la extracción de la α -celulosa. e y f) homogeneización de la α -celulosa a través de un sonotrode. g) α -celulosa homogeneizada y liofilizada. f) analizador elemental acoplado con el espectrómetro de masa.

La composición isotópica de los anillos de crecimiento fue expresada por la notación:

$$\delta^n X (\text{‰}) = (R_{\text{muestra}} / R_{\text{estándar}} - 1) \times 1000$$

en donde $\delta^n X$ corresponde a la composición isotópica referida a un estándar expresada por mil (‰), mientras que R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ representan las proporciones isotópicas absolutas del isótopo $^n X$ (^{13}C y ^{18}O , por ejemplo) respecto al isótopo mayoritario (^{12}C y ^{16}O). El estándar usado para el carbono fue el “Vienna- PDB”. En el caso del oxígeno se utilizó el estándar “Viena-Snow” (Coplen 1996).

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los anillos de crecimiento ($\delta^{13}\text{C}_{\text{raw}}$) se corrigieron de la influencia antropogénica a través de la eliminación de la firma isotópica preindustrial (-6.4, AD 1850; Saurer et al. 1997; Belmecheri & Lavergne 2020) del $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$ atmosférico actual (para cada año), a través de la siguiente ecuación:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{raw}} - (\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}} + 6.4)$$

A partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ de los anillos de crecimiento se calculó la concentración intracelular de CO_2 (C_i) y el $\Delta^{13}\text{C}$ mediante las ecuaciones propuestas por Francey & Farquhar (1982):

$$C_i = C_a (\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{atm}} + a) / (a - b)$$

$$\Delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = a + (b - a)(C_i / C_a)$$

en donde $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$ se refiere a la relación de los isótopos de carbono atmosférico, ‘a’ corresponde a la discriminación de $^{13}\text{CO}_2$ durante la difusión de CO_2 a través de los estomas (4,4‰) y ‘b’ a la discriminación asociada con la carboxilación enzimática (27‰). Luego, se calculó la eficiencia intrínseca en el uso del agua (iWUE) mediante la siguiente ecuación:

$$iWUE = (C_i - C_a) / 1.6$$

Como último paso y con el objetivo de reconstruir el patrón de temporal de las variables obtenidas a través de los anillos de crecimiento, se generaron las cronologías del valor medio (a partir de las series temporales individuales de cada muestra) de las siguientes variables: incremento en área basal (BAI), composición isotópica de carbono corregido ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$), discriminación de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$), eficiencia intrínseca en el uso de agua (iWUE) y composición isotópica de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$).

3.3.4. Relevamiento de características ambientales

Los caudales promedio del río Tunuyán, la temperatura máxima y la precipitación de la estación hidrometeorológica Valle de Uco (número 1419) de la Subsecretaría de Recursos Hídricos de la Nación para el período 2005-2014 se obtuvieron a través del Sistema Nacional de Información Hídrica (<https://snih.hidricosargentina.gob.ar/>). Además, también se obtuvo el Índice Estandarizado de Precipitación-Evapotranspiración (SPEI) para el sitio de estudio a través de la base de datos global grillada (Global SPEI database; <https://spei.csic.es/>). El SPEI fue desarrollado a través de datos de precipitación y evapotranspiración potencial en escalas temporales de 1 a 48 meses y puede ser utilizado para determinar el inicio, duración y magnitud de las condiciones de sequía respecto a condiciones normales (Vicente-Serrano et al. 2010). Se seleccionaron los índices con escala temporal de 3 meses (SPEI3), debido a que las escalas temporales cortas están relacionadas principalmente con el contenido de agua del suelo y la descarga de los ríos en las zonas de cabecera. También se utilizó el SPEI del mes de marzo con escala temporal de 6 meses como indicador del SPEI de la estación de crecimiento, para la creación del perfil de evolución temporal de las variables hidrometeorológicas referentes para el período 2006 - 2014. Luego, se generaron los perfiles de la evolución temporal del valor medio de cada una de las variables hidrometeorológicas referentes a la estación de crecimiento (primavera-verano) para el intervalo 2006 - 2014 y se los comparó con los valores medios históricos correspondientes al período 1985 – 2020 (36 años). Estos valores medios de caudal, temperatura máxima, precipitación y SPEI3 para la estación de crecimiento fueron asignados calendariamente al año de inicio de las estaciones de crecimiento siguiendo la convención de Schulman (1956) para el hemisferio sur de manera de hacerlos directamente comparables con las series temporales de los anillos de crecimiento. Este procedimiento fue explicado en la sección 2.3.2 del Capítulo 2 de esta tesis.

3.3.5. Análisis estadísticos

Con el objetivo de evaluar el grado de asociación entre las distintas variables obtenidas a partir de los anillos de crecimiento (BAI, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$), se confeccionó una matriz

de correlación de Spearman. Se consideraron asociaciones significativas a aquellas correlaciones con un $p \leq 0.05$. Por otra parte, a los efectos de comparar las series temporales de crecimiento, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, $i\text{WUE}$ y $\delta^{18}\text{O}$ con las variables hidrometeorológicas, se emplearon funciones de correlación según Blasing (1984). Las funciones de correlación se calcularon entre las cronologías de los diferentes parámetros medidos a partir de los anillos de crecimiento (BAI , $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, $i\text{WUE}$ y $\delta^{18}\text{O}$) y los valores mensuales de las variables hidrometeorológicas (temperatura, precipitación, SPEI, caudal del río Tunuyán) analizadas en períodos de 20 meses entre septiembre del año anterior y abril correspondiente al final de la estación de crecimiento.

Además, también se reconstruyó el grado de afectación por estrés hídrico en forma espacial dentro del macizo a lo largo de cada año vida de la plantación. Para eso, se generaron figuras para representar el patrón espacial de los valores de BAI , $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, $i\text{WUE}$ y $\delta^{18}\text{O}$ para cada año. El macizo fue dividido en celdas correspondiente a las 11 parcelas de estudio al cual se le asignó el valor registrado en la variable de interés analizada en el árbol muestreado. Para cada variable, se utilizó una clasificación por colores en función de distribución en los 10 percentiles, correspondiendo el color azul al percentil mínimo (10) y rojo al mayor (90), pasando por el blanco asociado al percentil 50.

3.4. Resultados

En la matriz de correlación de Spearman, se observó que el $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$ e $i\text{WUE}$ se asociaron significativamente (Tabla 3.1). Estas variables no son independientes, ya que el $\Delta^{13}\text{C}$ e $i\text{WUE}$ fueron calculados a partir de $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$. Como resultado, las asociaciones entre estas variables presentaron altos niveles en sus coeficientes de correlación (cerca de 1) indicando un alto grado de similitud entre ellas. $\Delta^{13}\text{C}$ se asoció negativamente con $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ e $i\text{WUE}$, mientras que la asociación entre $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ e $i\text{WUE}$ fue positiva. Aun así, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ e $i\text{WUE}$ también presentaron una asociación significativa y positiva con $\delta^{18}\text{O}$, mientras que esta última variable de oxígeno se asoció negativamente con $\Delta^{13}\text{C}$. El BAI , por su parte, resultó positivamente asociado al $\Delta^{13}\text{C}$ y negativamente con $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, indicando que una relación inversa entre el crecimiento radial y la composición de ^{13}C en la madera (i.e. mayor crecimiento radial-menor composición de ^{13}C).

Tabla 3.1. Matriz de correlación de Spearman: Incremento en área basal (BAI), composición isotópica de carbono corregida ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$), discriminación isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$), eficiencia intrínseca del uso de agua (iWUE) y composición isotópica de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$). Los valores son los coeficientes de Spearman para cada correlación (n=99). Los valores significativos se presentan en negrita ($p < 0.05$).

Variables	BAI	$\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$	$\Delta^{13}\text{C}$	iWUE	$\delta^{18}\text{O}$
BAI	1	-0.750	0.750	-0.683	-0.500
$\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$		1	-1.000	0.983	0.850
$\Delta^{13}\text{C}$			1	-0.983	-0.850
iWUE				1	0.883
$\delta^{18}\text{O}$					1

A partir de las cronologías de BAI, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$ se pudo observar la evolución temporal del valor medio de cada parámetro con su intervalo de confianza (Fig. 3.4). El BAI y el $\Delta^{13}\text{C}$ presentaron un patrón temporal similar, mientras que el $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$ presentaron una variación completamente antagónica u opuesta con las dos primeras variables, aunque muy similar entre ellas. En los años 2010, 2013 y 2014 los árboles presentaron los menores valores de discriminación isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$), mientras que en $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$ se registraron los valores máximos. El BAI presentó una reducción a partir del año 2008 y un incremento en el grado de dispersión a partir del 2009, indicando que a partir de ese año los árboles comenzaron a presentar mayor variabilidad en los patrones de crecimiento radial. Esto fue coincidente con una disminución en la discriminación isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) hasta el año 2010 (aumento de $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, iWUE) e incremento de $\delta^{18}\text{O}$. A partir de 2011 y hasta el 2012, los árboles presentaron una recuperación en el incremento en área basal en asociación con un aumento en $\Delta^{13}\text{C}$ (disminución $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, iWUE) y reducción en $\delta^{18}\text{O}$. A partir del año 2012, y hasta el final del período analizado, la reducción del crecimiento radial, medida a través del BAI, descendió a valores medios de 13.5 cm²/año. Esto fue exactamente coincidente con una reducción en la $\Delta^{13}\text{C}$ y aumento del $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ y iWUE. En el caso del $\delta^{18}\text{O}$ el aumento se produjo entre el año 2012 y 2013, alcanzando su máximo en este año. En el año 2014, esta variable descendió levemente a su nivel del año 2012.

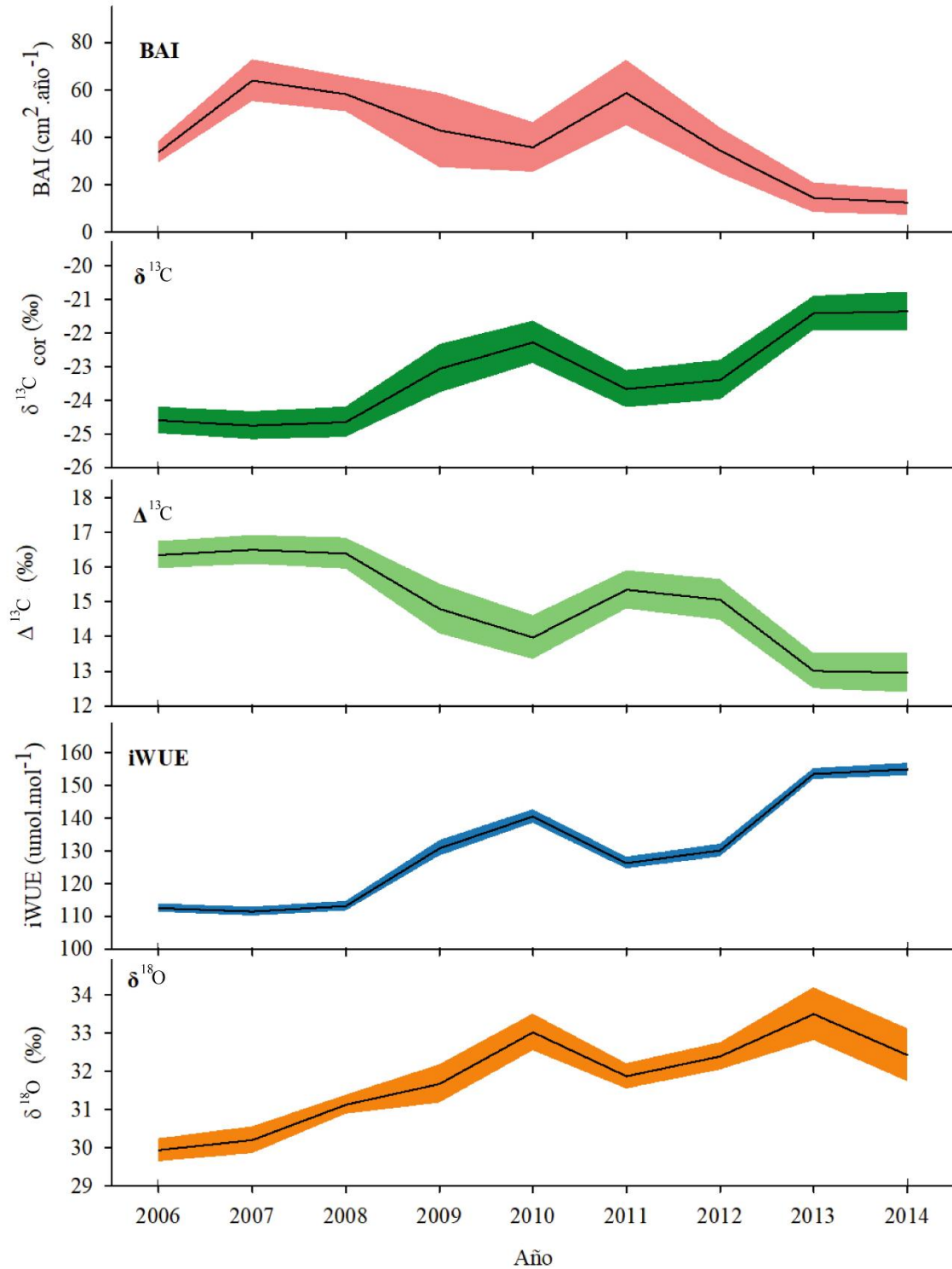


Figura 3.4. Evolución temporal del valor medio e intervalo de confianza del incremento en área basal (BAI), composición isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$), discriminación de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$), eficiencia intrínseca en el uso de agua (iWUE) y composición isotópica de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) para el período de 2006 a 2014.

Para conocer las condiciones ambientales a las cuales los árboles estuvieron expuestos durante su crecimiento, se generaron los perfiles de la evolución temporal (desde el 2006 al 2014) de diferentes variables hidrometeorológicas correspondientes a la estación hidrometeorológica Valle de Uco (caudal del río Tunuyán, temperatura máxima, precipitación) e índice estandarizado de precipitación-evapotranspiración (SPEI6) para los 6 meses correspondientes a la estación de crecimiento (primavera-verano; Fig. 3.5). Se pudo observar que los árboles del sitio CUE10 estuvieron expuestos a temperaturas máximas superiores a la media histórica (25.5°C; indicada con líneas cortadas) con excepción del año 2010, cuya temperatura máxima fue de 25.3°C durante la estación de crecimiento. Los años 2009 y 2011 presentaron las mayores temperaturas máximas, con valores medios entre 27.7 y 27.5°C, respectivamente. En el caso de la precipitación, su perfil temporal muestra una reducción sostenida desde al año 2008 respecto a la media histórica (277 mm). En el año 2009, la precipitación alcanzó su mínimo para el período de estudio, con una reducción de 60% respecto a los valores históricos. En la figura de evolución temporal del SPEI6, se puede observar que los años 2010 y 2012 fueron los únicos que presentaron valores superiores a la media histórica. Los años más secos, según este índice, fueron 2009, 2013 y 2014. La serie temporal de caudales del río Tunuyán muestra valores inferiores a la media histórica de primavera-verano (40 m³/s) a partir de 2009. Los años 2010 y 2014 presentaron los menores valores del periodo evaluado con reducciones de casi 50% en el caudal (22 y 23 m³/s, respectivamente).

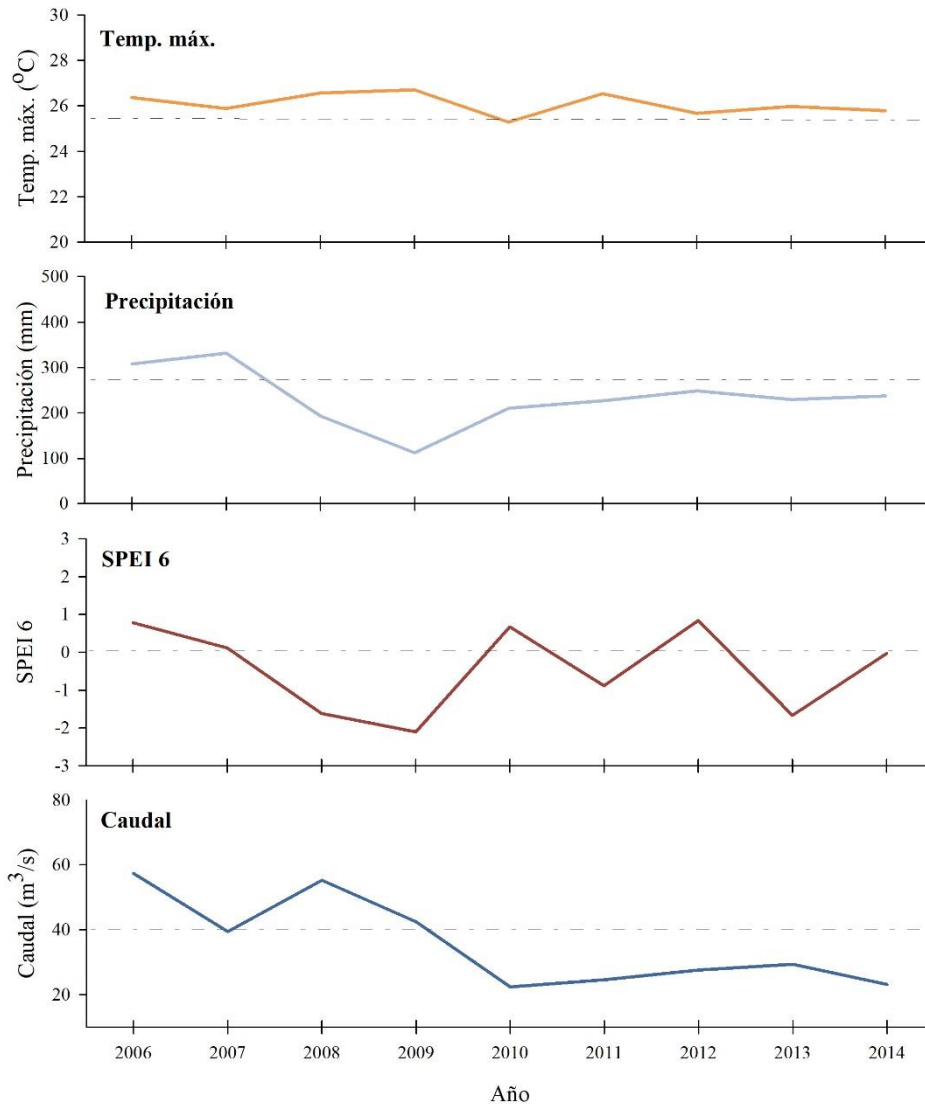


Figura 3.5. Evolución temporal del valor medio de las variables hidrometeorológicas referentes a la estación de crecimiento (primavera-verano) para el período de 2006 a 2014: temperatura máxima (Temp. máx.), precipitación, índice estandarizado de Precipitación-Evapotranspiración en la escala de 6 meses (SPEI6; mes de marzo) y caudal del río Tunuyán. En cada panel, las líneas punteadas representan el promedio histórico de los últimos 36 años para cada una de las variables hidrometeorológicas.

A través de las funciones de correlación mensuales (Fig. 3.6), se observó que la similitud descripta previamente para las $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$ e $i\text{WUE}$ (Tabla 3.1) resultó en patrones similares de asociación de estas variables con las variables hidrometeorológicas en las respectivas funciones de correlación. $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$ e $i\text{WUE}$ presentaron correlaciones significativas con el caudal del río Tunuyán durante la estación de crecimiento y con algunos meses del año anterior. Estas variables también se asociaron significativamente con el SPEI3 principalmente en los meses que marcan el

inicio de la estación de crecimiento (entre agosto y octubre) y con el mes de septiembre del año anterior. $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ e $i\text{WUE}$ resultaron negativamente asociadas con el caudal del río Tunuyán y SPEI3, mientras que $\Delta^{13}\text{C}$ estuvo positivamente asociado con estas variables hidrometeorológicas. Además, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$ e $i\text{WUE}$ también presentaron una asociación significativa con temperatura máxima y precipitación para el mes de febrero de la estación de crecimiento. La asociación también fue significativa entre $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ y $\Delta^{13}\text{C}$ con la precipitación correspondiente al mes de marzo del año anterior. En el caso del $\delta^{18}\text{O}$, el análisis de correlación indicó una asociación negativa con el caudal del río Tunuyán durante la estación de crecimiento y con el caudal de los meses de septiembre a febrero del año anterior. El $\delta^{18}\text{O}$ también presentó una asociación significativa y negativa con el SPEI3 del mes de septiembre de la estación de crecimiento y del año anterior. Además, las funciones de correlación también indicaron una asociación significativa entre $\delta^{18}\text{O}$ y la precipitación del mes de marzo de la estación de crecimiento. En el caso del BAI, las asociaciones significativas con las variables hidrometeorológicas no mostraron un patrón claro para la comprensión sobre su impacto en el crecimiento de los árboles. Esta variable de crecimiento radial resultó asociada positiva y significativamente con el caudal del mes de septiembre del año anterior, con el SPEI 3 del mes de agosto, con la precipitación del mes de julio y con la temperatura máxima de febrero durante la estación de crecimiento.

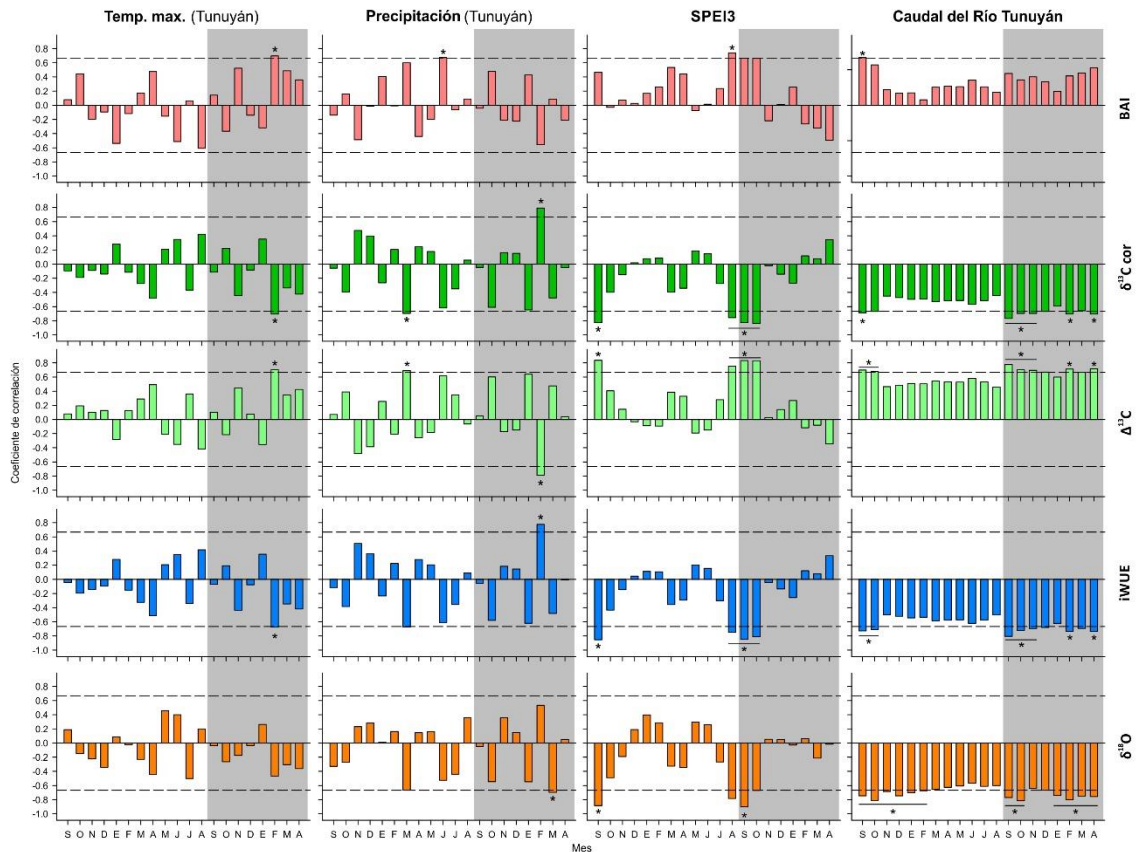


Figura 3.6. Coeficientes de correlación entre las variables hidrometeorológicas (temperatura máxima, precipitación media, SPEI3 y caudal del río Tunuyán) y las series temporales de crecimiento y variables derivadas de los análisis isotópicos de la madera: Incremento en área basal (BAI), composición isotópica de carbono corregida ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$), discriminación isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$), eficiencia intrínseca del uso de agua (iWUE) y composición isotópica de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$). El área en gris corresponde a la estación de crecimiento (septiembre – abril) y las líneas cortadas representan los niveles de significancia para $\alpha \leq 0.05$. Las barras corresponden a los coeficientes de correlación y los asteriscos indican correlaciones significativas.

A través de los patrones espaciales generados a partir de la clasificación por colores en función de la distribución en 10 percentiles del BAI, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$, se pudo observar la evolución en el tiempo y en el espacio de cada una de estas variables, a través de los años, para el período 2006 – 2014, en un reticulado o grillado dentro del macizo (Fig. 3.7). En los años de 2006, 2007 y 2008, las variables BAI, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$ presentaron valores homogéneos distribuidos en el macizo, con excepción de la variabilidad observada para BAI en el 2006. A partir del año 2009, comenzó a distinguirse mayor dispersión (heterogeneidad espacial) en los valores de BAI, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$ correspondientes a los árboles muestreados en

las 11 parcelas. Los menores BAI y $\Delta^{13}\text{C}$ correspondieron a las parcelas ubicadas a noreste (parcelas 6, 7, 8, 9, 10 y 11), indicando menor crecimiento radial y discriminación isotópica en esa sub-área del macizo durante el año 2009. Por otra parte, en esas mismas parcelas se registraron los percentiles más altos de $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$, indicando un enriquecimiento en ^{13}C y ^{18}O en la madera producida en ese año en comparación con las parcelas ubicadas al suroeste (1, 2, 3, 4 y 5). Esta variación o heterogeneidad intra macizo se extendió hasta el año 2012 tanto en los valores de BAI como en $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$. Sin embargo, en el año 2011 y 2012, en todas las variables se observaron valores más cercanos al percentil 50 (color blanco) indicando una leve mejoría y homogeneidad en las condiciones de crecimiento y estado hídrico de las plantas, aunque con un leve empeoramiento hacia el 2012. A pesar de esta situación transitoria, en los años 2013 y 2014 los árboles muestreados presentaron los valores más bajos de BAI y $\Delta^{13}\text{C}$, y los más altos en $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$ de forma homogénea dentro del macizo, indicando que la restricción hídrica fue más severa y generalizada para todas las parcelas.

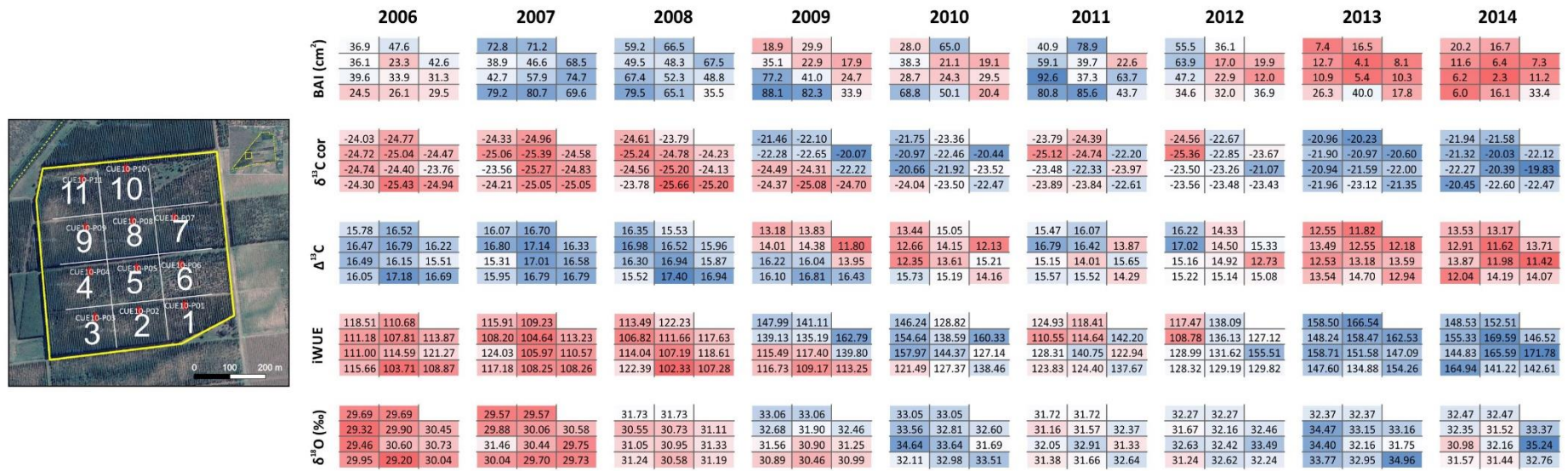


Figura 3.7. Representación de la evolución del déficit hídrico en el sitio CUE10. A la izquierda se visualiza el área total del macizo y los puntos correspondientes a las parcelas (identificadas con su respectivo número). A la derecha se visualiza el patrón espacial de las series temporales (de cada año en particular) de las variables derivadas de los anillos de crecimiento: Incremento en área basal (BAI), composición isotópica de carbono corregida ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$), discriminación isotópica de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$), eficiencia intrínseca del uso de agua (iWUE) y composición isotópica de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$). Las variables se clasificaron por colores en función de distribución en los 10 percentiles, el color azul corresponde al percentil mínimo (10), el blanco al percentil medio (50) y rojo al máximo (90).

3.5. Discusión

En este capítulo, se pudo comprobar que los individuos de *P. × canadensis* 'Guardi' del macizo forestal CUE10 ubicado en el valle de Uco, provincia de Mendoza, atravesaron períodos de estrés hídrico en base al análisis de las series temporales isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) de sus anillos de crecimiento. La variable de crecimiento radial analizada, BAI, resultó significativamente asociada con variables isotópicas de carbono: en forma negativa con $\delta^{13}\text{C}$ y positiva con $\Delta^{13}\text{C}$. De esta forma, años en los que los árboles sufrieron estrés hídrico (situación inferida por una disminución en la discriminación de ^{13}C , aumento en la eficiencia en el agua intrínseca y aumento de $\delta^{18}\text{O}$), se asociaron con una reducción en el crecimiento radial. Por otra parte, la asociación positiva entre $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ indica que los árboles aumentaron la *iWUE* a través del cierre estomático. Aun así, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, *iWUE* y $\delta^{18}\text{O}$ se asociaron significativamente con el caudal del río Tunuyán correspondiente al período primavera-verano, lo que sugiere que estas variables son indicadores de la variación en la disponibilidad de agua disponible para el riego durante la estación de crecimiento de los álamos. Por otra parte, dentro del macizo se detectaron patrones espaciales diferentes en relación a los indicadores de estrés hídrico: desde la completa afectación por sequía hasta la situación opuesta pasando por gradientes de intensidad.

La composición isotópica del carbono ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$) medida en la celulosa de los anillos de crecimiento es comúnmente utilizada en estudios ecofisiológicos como indicador de las condiciones climáticas a las cuales los árboles estuvieron expuestos año tras año (McCarroll & Loader 2004; Srur et al. 2008; Lavergne et al. 2017; Belmecheri & Lavergne 2020; Vadeboncoeur et al. 2020). En este capítulo, el $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ de los anillos de crecimiento presentó una amplia variación inter-anual. Esto podría atribuirse a diferencias en la demanda de CO_2 durante la asimilación de carbono (aumento de la capacidad fotosintética) o variaciones en la g_s que limita el suministro de CO_2 (Farquhar & Richards 1984; Bacon 2009). Como el $\delta^{18}\text{O}$ no está modulado por la capacidad fotosintética, la información sobre el enriquecimiento en ^{18}O en el material vegetal puede ser útil para distinguir la causa de las variaciones del $\delta^{13}\text{C}$ (Scheidegger et al. 2000; Roden & Siegwolf 2012). Los resultados hallados en este capítulo muestran una correlación positiva y significativa entre el $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ y $\delta^{18}\text{O}$ indicando que el cierre estomático fue el principal impulsor del

enriquecimiento isotópico de carbono en la madera (Lavergne et al. 2017). Además, el enriquecimiento en ^{13}C (aumento del $\delta^{13}\text{C}$) en los anillos de crecimiento estuvo asociado a una reducción en el incremento en área basal (BAI), sugiriendo una menor asimilación de carbono debido a la reducción en la conductancia estomática inducida por la sequía. La relación negativa entre el $\delta^{13}\text{C}$ y el crecimiento ha sido reportada para genotipos de *P. × canadensis* y *P. deltoides* bajo condiciones de estrés hídrico (Cocozza et al. 2011). Adicionalmente, la reducción de la discriminación de la Rubisco en detrimento del ^{13}C (menor $\Delta^{13}\text{C}$) y el aumento de la eficiencia intrínseca en el uso de agua (iWUE) en los años marcados por la reducción del BAI, reafirman este resultado y apoyan la hipótesis.

El $\delta^{18}\text{O}$ en los tejidos vegetales refleja la composición isotópica del agua de origen utilizada para el crecimiento de los árboles que, a su vez, es fuertemente afectada por el tiempo de permanencia del agua en el suelo (Tang & Feng 2001; Brooks et al. 2009). Es decir, a mayor permanencia del agua en el suelo, mayor el enriquecimiento en ^{18}O . En este capítulo, los anillos de crecimiento presentaron variación inter-anual en la composición isotópica de oxígeno. El sistema de riego por surcos tradicionalmente utilizado en la provincia de Mendoza suele presentar largos intervalos entre los turnos de riego (de hasta 21 días *sensu* Riu et al. 2008). Esto podría estar contribuyendo al fraccionamiento por evaporación, resultando en el aumento de la composición isotópica del H_2O del suelo y, en consecuencia, en la producción de madera enriquecida en ^{18}O (Barnes & Allison 1983; English et al. 2007). Asimismo, posiblemente este efecto se haya agudizado desde el inicio de la emergencia hídrica, dado que los intervalos entre riegos fueron mayores y la cantidad de agua aplicada fue menor según lo relatado por el encargado de la plantación (Luis Leiva com. pers.). En un sistema de riego por surcos, Wu et al. (2016) encontró que en un suelo de textura franco a franco-arenosa a 60% de la capacidad de campo, la aplicación de un nuevo riego produjo un efecto de dilución en la composición isotópica de oxígeno (enriquecido durante el intervalo entre riegos). No obstante, a partir del tercer día el $\delta^{18}\text{O}$ volvió a aumentar gradualmente, hasta que en el séptimo día el $\delta^{18}\text{O}$ del agua del suelo era similar al medido inicialmente. Esto sugiere que, en un suelo arenoso como el presente en el sitio CUE10, el enriquecimiento isotópico del agua del suelo ocurre a mayores velocidades y sería un proceso

inherente al sistema de riego tradicionalmente utilizado en Mendoza. Por otro lado, los procesos a nivel del dosel también afectan la señal isotópica del agua de origen. El enriquecimiento isotópico en oxígeno observado en los anillos de crecimiento puede reflejar la variación en la conductancia estomática en respuesta a la reducción en la disponibilidad de agua. Durante un periodo de déficit hídrico, uno de los principales mecanismos de resistencia a la sequía empleado por los álamos es el cierre estomático (Chen et al. 1997; Silim et al. 2009; Urban et al. 2017). Cuando esto ocurre se produce una reducción de la dilución del agua foliar enriquecida que luego se refleja en el aumento del $\delta^{18}\text{O}$ de la madera (Farquhar & Lloyd 1993; Barbour et al. 2004). Para determinar cuál de los procesos de fraccionamiento isotópico afectaron mayormente las variaciones en el $\delta^{18}\text{O}$ en los anillos de crecimiento de los álamos sería necesario el registro del $\delta^{18}\text{O}$ en el agua del suelo como lo propuesto por Barbour et al. (2004). Independientemente de la causa del fraccionamiento isotópico del oxígeno (sea por la evaporación del agua del suelo o por la transpiración foliar), el enriquecimiento en ^{18}O observado en este capítulo indica que los álamos del sitio CUE10 experimentaron periodos de déficit hídrico y apoya la hipótesis.

En la literatura los reportes indican que las concentraciones isotópicas de la madera son mayormente sensibles a la temperatura, humedad relativa y disponibilidad de agua (Leavitt & Lara 1994; Roden & Ehleringer 1999; Srur et al. 2008). Entre las variables climáticas evaluadas en este trabajo, el caudal del río Tunuyán de la estación de crecimiento de los álamos, mostró ser la variable mejor asociada a la composición isotópica de la madera ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$), $\Delta^{13}\text{C}$ e iWUE. Esto indica que puede ser considerado como un indicador confiable del agua efectivamente disponible para el riego de los establecimientos agrícolas de Mendoza. Adicionalmente, estos resultados sugieren que las series temporales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los anillos de crecimiento de los álamos podrían ser utilizados para inferir la disponibilidad de agua de la cuenca en el pasado.

Además, la heterogeneidad en los patrones espaciales en BAI, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, iWUE y $\delta^{18}\text{O}$ intra macizo indican una distribución irregular del riego. Esto resalta las limitaciones del sistema de riego tradicionalmente utilizado en la provincia. A modo de ejemplo, los gradientes de crecimiento radial y de afectación del estrés hídrico observados en el año 2009 muestran que las parcelas ubicadas al oeste tuvieron una mayor tasa de crecimiento y menor déficit hídrico en

comparación con las del este. Esto podría asociarse con la ubicación de la hijuela de riego a partir de la cual se distribuye el agua de riego (ver figura 2.5 del capítulo 2). Aunque, el sistema de riego por surcos se encuentre entre los sistemas más utilizados para el cultivo del álamo en zonas áridas alrededor del mundo (Xi et al. 2021), su eficiencia es altamente dependiente de una correcta nivelación del terreno. Asimismo, la experiencia del personal designado a la distribución del agua intra macizo es especialmente importante para evitar fallas de riego en las áreas más distantes del canal principal. En el caso de una correcta nivelación y distribución de riego, el efecto la reducción de la disponibilidad de agua en una plantación de origen clonal como la del sitio de estudio debería ser homogéneo.

Por otra parte, el mayor crecimiento observado en el año 2011 asociado a condiciones de buena provisión de agua o falta de estrés hídrico, a pesar de coincidir con una estación de crecimiento con bajo caudal del río Tunuyán y precipitaciones por debajo de la media, podría estar reflejando condiciones del manejo del agua de riego diferencial en ese año. El encargado de fincas (Luis Leiva) comunicó que, al inicio del período de emergencia hídrica, la empresa decidió priorizar este cuadro en detrimento de otros para la asignación de agua de riego. Por lo tanto, las mejores respuestas observadas en los anillos de crecimiento en ese año sería consecuencia de esta decisión de manejo particular para ese momento.

3.6. Bibliografía

- Arend M & Fromm J (2007). Seasonal change in the drought response of wood cell development in poplar. *Tree Physiology* 27, 985–992.
- Bacon M. (Ed.). (2009). *Water use efficiency in plant biology*. John Wiley & Sons.
- Barbour MM, Roden JS, Farquhar GD, Ehleringer JR (2004). Expressing leaf water and cellulose oxygen isotope ratios as enrichment above source water reveals evidence of a Péclet effect. *Oecologia*, 138(3), 426–435. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1449-3>
- Barnes CJ & Allison GB (1983). The distribution of deuterium and ^{18}O in dry soils. 3. Theory for non-isothermal water movement. *Journal of Hydrology*, 74(1–2), 119–135. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(84\)90144-6](https://doi.org/10.1016/0022-1694(84)90144-6)

- Belmecheri S & Lavergne A (2020). Compiled records of atmospheric CO₂ concentrations and stable carbon isotopes to reconstruct climate and derive plant ecophysiological indices from tree rings. *Dendrochronologia* 63 (125748) <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125748>
- Biondi, F., & Qeadan, F. (2008). A Theory-Driven Approach to Tree-Ring Standardization: Defining the Biological Trend from Expected Basal Area Increment Author (s) : : *Tree-Ring Research*, 64(2), 81–96.
- Blasing TA, Solomon A, Duvick D. (1984) Response function revisited. *Tree-Ring Bulletin* 44:1-15.
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6), 625–644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- Brooks RJ, Barnard HR, Coulombe R, McDonnell JJ (2009). Ecohydrologic separation of water between trees and streams in a Mediterranean climate. *Nature Geoscience*, 3(2), 100–104. doi:10.1038/ngeo722
- 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 Physiology*, 31(10), 1076–1087. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr089>
- Chen S, Wang S, Altman A, Hüttermann A (1997). Genotypic variation in drought tolerance of poplar in relation to abscisic acid. *Tree Physiology*, 17(12), 797–803. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.12.797>
- Cocoza C, Giovannelli A, Traversi ML, Castro G, Cherubini P, Tognetti R (2011). Do tree-ring traits reflect different water deficit responses in young poplar clones (*Populus × canadensis* Mönch “I-214” and *P. deltoides* ‘Dvina’)? *Trees - Structure and Function*, 25(6), 975–985. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0572-8>
- Coplen TB (1996) New guidelines for reporting stable hydrogen, carbon, and oxygen isotope-ratio data. *Geochim Cosmochim Acta* 60:3359–3360.

- Craig H & Gordon LI (1965) Deuterium and oxygen-18 variations in the ocean and the marine atmosphere. In *Proceeding of the Conference on Stable Isotopes in Oceanographic Studies and Palaeotemperatures*, Spoleto, Italy (ed. T. Tongiorgi), pp. 9–130. V. Lishi e F., Pisa, Italy.
- Dawson TE, Mambelli S, Plamboeck AH, Templer PH, Tu KP (2002). Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 507–559. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095451>
- Dongmann G, Nurnberg HW, Forstel H, Wagener K (1974) On the enrichment of H₂¹⁸O in the leaves of transpiring plants. *Radiation and Environmental Biophysics* 11, 41–52.
- Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD (eds) (1993) Stable isotopes and plant carbon–water relations. Academic Press, New York, p 555.
- English NB, Dettman DL, Sandquist DR, Williams DG (2007). Past climate changes and ecophysiological responses recorded in the isotope ratios of saguaro cactus spines.
- Farquhar GD & Lloyd J (1993). Carbon and Oxygen Isotope Effects in the Exchange of Carbon Dioxide between Terrestrial Plants and the Atmosphere. *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*, 47–70. <https://doi.org/10.1016/b978-0-08-091801-3.50011-8>
- Oecologia*, 154(2), 247–258. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0832-x>
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubic KT (1989). Carbon isotope discrimination and Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 40, 503–537.
- Farquhar GD & Richards R (1984). Isotopic Composition of Plant Carbon Correlates With Water-Use Efficiency of Wheat Genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 11(6), 539. doi:10.1071/pp9840539
- Farquhar GD, O’Leary MH, Berry JA (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9(2), 121–137. <https://doi.org/10.1071/PP9820121>
- Francey RJ & Farquhar GD (1982). An explanation of ¹³C/¹²C variations in tree rings. *Nature*, 297(5861), 28–31. <https://doi.org/10.1038/297028a0>

- Friedman JM, Stricker CA, Csank AZ, Zhou H (2019). Effects of age and environment on stable carbon isotope ratios in tree rings of riparian *Populus*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 524(March), 25–32. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.03.022>
- Gessler A, Ferrio JP, Hommel R, Treydte K, Werner RA, Monson RK (2014). Stable isotopes in tree rings: Towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree Physiology*, 34(8), 796–818. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu040>
- Giovannelli A, Deslauriers A, Fragnelli G, Scaletti L, Castro G, Rossi S, Crivellaro A (2007). Evaluation of drought response of two poplar clones (*Populus* × *canadensis* Mönch ‘I-214’ and *P. deltoides* Marsh. ‘Dvina’) through high resolution analysis of stem growth. *Journal of Experimental Botany*, 58(10), 2673–2683.
- Hartl-Meier C, Zang C, Büntgen ULF, Esper JAN, Rothe A, Göttelein A, Dirnböck T, Treydte K (2014). Uniform climate sensitivity in tree-ring stable isotopes across species and sites in a mid-latitude temperate forest, *Tree Physiol.*, 35(1), 4–15, doi:10.1093/treephys/tpu096.
- Lavergne A, Daux V, Villalba R, Pierre M, Stievenard M, Srur AM (2017). Improvement of isotope-based climate reconstructions in Patagonia through a better understanding of climate influences on isotopic fractionation in tree rings. *Earth and Planetary Science Letters*, 459, 372–380. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2016.11.045>
- Lavergne A, Daux V, Villalba R, Pierre M, Stievenard M, Vimeux F, Srur AM (2016). Are the oxygen isotopic compositions of *Fitzroya cupressoides* and *Nothofagus pumilio* cellulose promising proxies for climate reconstructions in northern Patagonia?. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 121(3), 767–776
- Leavitt SW & Lara A (1994). South American tree rings show declining $\delta^{13}\text{C}$ trend. *Tellus B*, 46(2), 152–157. <https://doi.org/doi:10.1034/j.1600-0889.1994.t01-1-00007.x>
- Leavitt SW & Danzer SR (1993). Method for Batch Processing Small Wood Samples to Holocellulose for Stable-Carbon Isotope Analysis. *Analytical Chemistry*, 65(1), 87–89. <https://doi.org/10.1021/ac00049a017>

- Leffler AJ & Evans AS (2001). Physiological variation among *Populus fremontii* populations: Short-and long-term relationships between $\delta^{13}\text{C}$ and water availability. *Tree Physiology*, 21(15), 1149–1155. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.15.1149>
- Leffler AJ & Evans AS (1999). Variation in carbon isotope composition among years in the riparian tree *Populus fremontii*. *Oecologia*, 119(3), 311–319. <https://doi.org/10.1007/s004420050791>
- Maseyk K, Hemming D, Angert A, Leavitt SW, Yakir D (2011). Increase in water-use efficiency and underlying processes in pine forests across a precipitation gradient in the dry Mediterranean region over the past 30 years. *Oecologia*, 167(2), 573–585.
- McCarroll D & Loader NJ (2004). Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews*, 23(7–8), 771–801. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.06.017>
- Meyer M, Krabel D, Kniesel B, Helle G (2018). Inter-annual variation of tree-ring width, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in juvenile trees of five plantation poplar cultivars (*Populus* spp.). *Dendrochronologia*, 51(July), 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.07.002>
- Moreno-Gutiérrez C, Dawson TE, Nicolás E, Querejeta JI (2012). Isotopes reveal contrasting water use strategies among coexisting plant species in a mediterranean ecosystem. *New Phytologist*, 196(2), 489–496. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04276.x>
- Penchenat T, Vimeux F, Daux V, Cattani O, Viale M, Villalba R, ... & Outrequin C (2020). Isotopic equilibrium between precipitation and water vapor in Northern Patagonia and its consequences on $\delta^{18}\text{O}$ cellulose estimate. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 125(3), e2019JG005418.
- Porter TJ, Pisaric MFJ, Field RD, Kokelj SV, Edwards TWD, DeMontigny P, Healy R, LeGrande AN (2014). Spring-summer temperatures since AD 1780 reconstructed from stable oxygen isotope ratios in white spruce tree-rings from the Mackenzie Delta, northwestern Canada, *Clim. Dyn.*, 42, 771–785.
- Riu NE, Sanjurjo V, Settepani V (2008). Requerimiento Hídrico En Álamos De 6 Años Six Years Poplar Response To Different Irrigation Regimes. *Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias*, 2, 19–24.

- Roden JS & Ehleringer JR (1999). Hydrogen and oxygen isotope ratios of tree-ring cellulose for riparian trees grown long-term under hydroponically controlled environments. *Oecologia*, *121*, 467–477. <https://doi.org/10.1007/s004420050953>
- Roden JS & Siegwolf R (2012). Is the dual-isotope conceptual model fully operational? *Tree Physiology*, *32*(10), 1179–1182. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps099>
- Saurer M, Borella S, Schweingruber F, Siegwolf R (1997). Stable carbon isotopes in tree rings of beech: Climatic versus site-related influences. *Trees - Structure and Function*, *11*(5), 291–297. <https://doi.org/10.1007/s004680050087>
- Saurer M, Robertson I, Siegwolf R, Leuenberger M (1998). Oxygen Isotope Analysis of Cellulose: An Interlaboratory Comparison. *Analytical Chemistry*, *70*(10), 2074–2080. <https://doi.org/10.1021/ac971022f>
- Scheidegger Y, Saurer M, Bahn M, Siegwolf R (2000). Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: A conceptual model. *Oecologia*, *125*(3), 350–357. <https://doi.org/10.1007/s004420000466>
- Schulman E (1956). Dendroclimatic changes in semiarid America. University of Arizona Press, Tucson. Servicio Meteorológico Nacional. (2014). Información Meteorológica de Interés. Granizo. Available at: <http://www.smn.gov.ar/?mod=biblioteca&id=31>. Last accessed 8 May 2014.
- Seibt U, Rajabi A, Griffiths H, Berry JA (2008). Carbon isotopes and water use efficiency: sense and sensitivity. *Oecologia*, *155*(3), 441–454.
- Silim S, Nash R, Reynard D, White B, Schroeder W (2009). Leaf gas exchange and water potential responses to drought in nine poplar (*Populus* spp.) clones with contrasting drought tolerance. *Trees - Structure and Function*, *23*(5), 959–969. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0338-8>
- Singer MB, Stella JC, Dufour S, Piégay H, Wilson RJS, Johnstone L (2012). Contrasting water-uptake and growth responses to drought in co-occurring riparian tree species. *Ecohydrology*, *6*(3), 402–412. <https://doi.org/10.1002/eco.1283>
- Srur A, Villalba R, Villagra PE, Hertel D (2008). Influencia de las variaciones climáticas y la

- concentración de CO₂ en el crecimiento y la eficiencia en el uso del agua de *Nothofagus pumilio* en un gradiente altitudinal en la Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81, 239–256.
- Tang K & Feng X (2001). The effect of soil hydrology on the oxygen and hydrogen isotopic compositions of plants' source water. *Earth and Planetary Science Letters*, 185(3–4), 355–367. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(00\)00385-X](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(00)00385-X)
- Vadeboncoeur MA, Jennings KA, Ouimette AP, Asbjornsen H (2020). Correcting tree-ring δ ¹³C time series for tree-size effects in eight temperate tree species. *Tree Physiology*, 40(3), 333–349.
- Urban J, Ingwers MW, McGuire MA, Teskey RO (2017). Increase in leaf temperature opens stomata and decouples net photosynthesis from stomatal conductance in *Pinus taeda* and *Populus deltoides* x *nigra*. *Journal of experimental botany*, 68(7), 1757–1767.
- Vicente-Serrano SM, Beguería S, López-Moreno JI (2010). A multiscalar drought index sensitive to global warming: The standardized precipitation evapotranspiration index. *Journal of Climate*, 23(7), 1696–1718. <https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1>
- Wu Y, Du T, Li F, Li S, Ding R, Tong L (2016). Quantification of maize water uptake from different layers and root zones under alternate furrow irrigation using stable oxygen isotope. *Agricultural Water Management*, 168, 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.01.013>
- Xi B, Clothier B, Coleman M, Duan J, Hu W, Li D, Di N, Liu Y, Fu J, Li J, Jia L, Fernández JE (2021). Irrigation management in poplar (*Populus* spp.) plantations: A review. *Forest Ecology and Management*, 494(April). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119330>

Capítulo 4

Respuestas diferenciales de clones de *Populus deltoides* y *Populus* × *canadensis* al déficit hídrico de corta duración

4.1. Introducción

En el género *Populus* se ha reportado la existencia de genotipos con un rango variable de resistencia a la sequía lo cual se traduce en diferentes tasas de crecimiento bajo disponibilidad de agua subóptima (Chen et al. 1997; Monclus et al. 2005; Bogeat-Triboulot et al. 2007; Giovannelli et al. 2007; Guarnaschelli et al. 2011). Esto es consecuencia, en parte, de la hibridación intra y entre las secciones y especies de *Populus* que ha resultado en la producción de clones muy variables en las características morfológicas, anatómicas y fisiológicas. En este capítulo, se hará referencia a la "resistencia a la sequía" de los clones de álamo en relación con su capacidad para limitar las reducciones del crecimiento en altura bajo un suministro de agua limitante.

Las plantas afrontan el déficit hídrico reduciendo la transpiración, principalmente mediante el cierre estomático. Esto mantiene la turgencia celular, el crecimiento de la hoja, el metabolismo y evita la cavitación del xilema (Chen et al. 1997; Sparks & Black 1999; Raven 2002). Sin embargo, el cierre de estomático también reduce el crecimiento limitando la asimilación de CO₂. Por lo tanto, las plantas deben equilibrar la pérdida de agua y la asimilación de CO₂ de tal manera que no mueran por deshidratación o por inanición de carbono (McDowell et al. 2008). En clones de álamo el cierre estomático ha sido ampliamente reportado como uno de los mecanismos empleados en respuesta a la reducción de la disponibilidad de agua (Chen et al. 1997; Marron et al. 2003; Luquez et al. 2012). Por otro lado, también se ha reportado que bajo estrés clones de *P. deltoides* pudieron mantener la conductancia estomática similar a plantas bajo buena disponibilidad de agua (Gortari et al. 2021). El efecto del control estomático en el crecimiento bajo déficit hídrico depende de las respuestas estomáticas de la planta (magnitud del cierre estomático, sensibilidad estomática, entre otros) y de la duración e intensidad del déficit hídrico (McDowell 2011).

La diversidad en la resistencia a la sequía en las especies e híbridos de álamo está mediada por una variedad de respuestas en las relaciones hídricas. Algunos estudios muestran que los clones más resistentes a la sequía en el campo (es decir, aquellos con menor reducción en el crecimiento bajo condiciones de déficit hídrico), cierran gradualmente sus estomas en respuesta a una disminución de la disponibilidad de agua en el suelo, concomitantemente con una disminución del potencial hídrico de la hoja. En el mismo sentido, los genotipos más sensibles (es decir, aquellos con mayor reducción en el crecimiento bajo en condiciones de déficit hídrico) cierran los estomas más rápidamente, manteniendo un mayor potencial hídrico foliar, pero reduciendo la captación de CO₂ y el crecimiento (Braatne et al. 1992; Silim et al. 2009). Sin embargo, otros estudios relacionan la mayor resistencia al déficit hídrico con la capacidad de cerrar los estomas rápidamente en respuesta a la disminución de la disponibilidad de agua en el suelo, evitando así la defoliación y su impacto negativo en el crecimiento (Chen et al. 1997). También se han reportado diversos resultados sobre el impacto del estrés hídrico en el crecimiento de las hojas y la defoliación en los álamos. Algunos genotipos mantienen su crecimiento foliar durante la sequía, manteniendo así el crecimiento de toda la planta, mientras que otros pierden sus hojas, reduciéndolo en mayor medida (Giovannelli et al. 2007; Xu et al. 2008; Gortari et al. 2021). La productividad del álamo está positivamente asociada al área foliar total de la planta, de modo que la magnitud de la disminución del área foliar total de la planta es un buen predictor de la magnitud de la disminución de la biomasa (Roden et al. 1990; Marron et al. 2005; Monclus et al. 2005). Monclus et al. (2005) encontró que, entre 29 genotipos evaluados, la mayoría de los clones productivos mostraban un bajo nivel de resistencia a la sequía (es decir, una gran reducción de la biomasa), mientras que los genotipos menos productivos presentaban un gran rango de resistencia a la sequía.

El cultivo de álamos en Mendoza se centra en los clones *P. × canadensis* 'Conti 12' y 'Guardi'. A través del análisis de las series temporales de incremento en área basal (BAI) y de la composición isotópica de carbono y oxígeno de los anillos de crecimiento (capítulo 3), se demostró que individuos de *Populus* en macizos forestales sufrieron períodos de estrés hídrico, asociados a la reducción del agua potencialmente disponible para el riego. El intervalo entre riegos

tradicionalmente utilizado en las plantaciones de álamo de la provincia podrían producir eventos transitorios de sequía. La severidad de estos eventos, así como su efecto en el crecimiento de las plantas puede variar con la época del año, el material genético utilizado y la edad de los individuos. Es posible que existan genotipos más aptos para resistir eventos transitorios de sequía que los actualmente plantados en la región. Esto podría verse reflejado en el empleo de mecanismos dinámicos que permitan sobrellevar el periodo de déficit hídrico y restablecer rápidamente el crecimiento a través del aprovechamiento de los pulsos de agua. Se espera que los genotipos de climas áridos presenten mayor resistencia y mejor desempeño en condiciones como las de Mendoza. Por ejemplo, los genotipos de *P. deltoides*, que generalmente se desarrollan en climas semiáridos (Rood et al. 2000), se encuentran disponibles comercialmente en el país y podrían ser propuestos para su cultivo en la región de Cuyo. Esto es especialmente importante durante el establecimiento del rodal, ya que las plantas no tienen un sistema radical completamente desarrollado.

4.2. Objetivos e hipótesis

4.2.1. Objetivos

Evaluar el crecimiento de los clones más utilizados en la región y de otros clones comerciales reportados como resistentes a la sequía en la bibliografía (Tabla 4.1) bajo estrés hídrico de corta duración, como un monitoreo inicial para determinar qué clones serían los más adecuados para la silvicultura bajo un sistema de riego inestable.

Entender algunos de los mecanismos que determinan su rendimiento bajo estrés hídrico a corto plazo, como su capacidad para sostener el crecimiento del área foliar y para controlar la transpiración mediante el cierre estomático.

Explorar la relación entre la estabilidad de crecimiento bajo estrés hídrico y los mecanismos de tolerancia al déficit hídrico de cada clon.

4.2.2. Hipótesis

El cierre estomático pronunciado y la capacidad de sostener un área foliar elevada son los principales factores asociados a una alta tasa de crecimiento bajo estrés hídrico de corta duración.

4.3. Materiales y métodos

4.3.1. Condiciones de crecimiento y diseño experimental

Se analizaron en forma experimental y comparativa cuatro clones comerciales de *Populus* × *canadensis* ('Conti 12', 'Guardi', 'I-214' e 'I45/51') y cuatro clones de *Populus deltoides* ('Stoneville 67', 'Catfish 2', 'Dvina' y 'Australiano 129/60'; Tabla 4.1). Se incluyó a 'Conti 12' y 'Guardi' debido a su amplia utilización en los macizos forestales de la región. Por otro lado, se eligieron los clones comercialmente disponibles en Argentina en base a la evidencia bibliográfica que sugiere resistencia al déficit hídrico. Se enraizaron estacas de 0.30 m de longitud en macetas de 2 l utilizando un sustrato comercial a base de turba (Dynamix 3, Agriservise; Buenos Aires, Argentina). Después de la brotación, las plantas se redujeron a un solo brote y se transfirieron a macetas de 20 l con una mezcla 3:2 v/v de arena y un sustrato comercial a base de turba (Dynamix 5). Las plantas fueron suplementadas con 2.5 g de Hydrocomplex (12-11-18 NPK y micronutrientes; Yara; Buenos Aires, Argentina) por maceta semanalmente. Se las regó con un sistema de riego por goteo automatizado y se mantuvo la capacidad de campo hasta el inicio del experimento de restricción hídrica.

Tabla 4.1. Especie/híbrido, clon, origen de la selección y referencias bibliográficas.

Especie/híbrido	Clon	Origen	Referencia
<i>P. × canadensis</i>	🍇 'Conti 12'	Italia	Calderón (2010)
<i>P. × canadensis</i>	🍌 'Guardi'	Italia	Calderón (2010)
<i>P. × canadensis</i>	🍷 'I-214'	Italia	Giovannelli et. al (2007)
<i>P. × canadensis</i>	🍊 'I45/51'	Italia	Monclus et. al (2006)
<i>P. deltoides</i>	🌲 'Australiano 129/60'	Australia	Guarnaschelli et. al (2011)
<i>P. deltoides</i>	🌲 'Stoneville 67'	E.E.U.U.	Guarnaschelli et. al (2011)
<i>P. deltoides</i>	🌲 'Catfish 2'	E.E.U.U.	Marlats et. al (2009)
<i>P. deltoides</i>	🍷 'Dvina'	Italia	Giovannelli et. al (2007)

Después de que las estacas crecieran durante seis meses, se impusieron tres tratamientos hídricos diferenciales. Los tratamientos se denominaron: Bien regado (WW, acrónimo del inglés *Well-watered*), 5 días de suspensión de riego + rehidratación (-5+RW, acrónimo del inglés *re-watered*), 9 días de suspensión de riego + rehidratación (-9+RW, acrónimo del inglés *re-watered*). En el tratamiento WW, las plantas se regaron hasta la saturación del sustrato para garantizar que las macetas se mantuvieran cerca de la capacidad de campo durante todo el período experimental. Los tratamientos -5+RW y -9+RW consistieron en aplicar un estrés hídrico transitorio a través de la suspensión del riego durante 5 y 9 días, respectivamente. Así, hasta el día 5, las plantas en -5+RW y -9+RW se mantuvieron en condiciones similares de contenido de agua en el suelo (SWC, acrónimo del inglés *Soil water content*; Fig. 4.2). Después del día 5, las macetas del tratamiento -5+RW fueron regadas para alcanzar un SWC similar al del tratamiento WW; a partir de este momento, comenzó lo que se denominó el período de recuperación del tratamiento -5+RW (Fig. 4.2). La suspensión del riego de las plantas -9+RW se mantuvo hasta el día 9, cuando estas plantas alcanzaron los valores mínimos de SWC, diferenciándose de los otros dos tratamientos (Fig. 4.2). Al final del día 9, se restauró el riego hasta alcanzar valores de SWC similares a los del tratamiento WW. A partir de este momento, comenzó lo que se denominó el periodo de recuperación del tratamiento -9+RW. Durante el periodo de recuperación, las plantas WW, -5+RW y -9+RW se mantuvieron en condiciones de alta disponibilidad de agua hasta el final del experimento (Fig. 4.2). Se eligieron estos periodos de retirada de riego para simular situaciones frecuentes de interrupción del riego por escorrentía superficial o de espaciamiento de los horarios de riego (comunicación personal de los productores forestales locales). El experimento se realizó en un invernáculo en el predio del CCT CONICET - Mendoza, Argentina (32°53'49" S, 68°52'23" O; 770 m s.n.m.; Fig. 4.1b) durante el verano de 2017. El período de retención del riego más la reanudación del mismo duró un total de 28 días.

Las unidades experimentales (plantas individuales en una maceta) se dispusieron sistemáticamente en el invernadero de acuerdo con las restricciones impuestas por el sistema de riego de manera que los tratamientos y las especies se distribuyeron homogéneamente y sin sesgos

espaciales (Fig. 4.1a). Se utilizaron diez réplicas independientes ($n=10$) para cada celda del experimento factorial (clon x tratamiento) con un número total de 240 plantas ($N=240$).

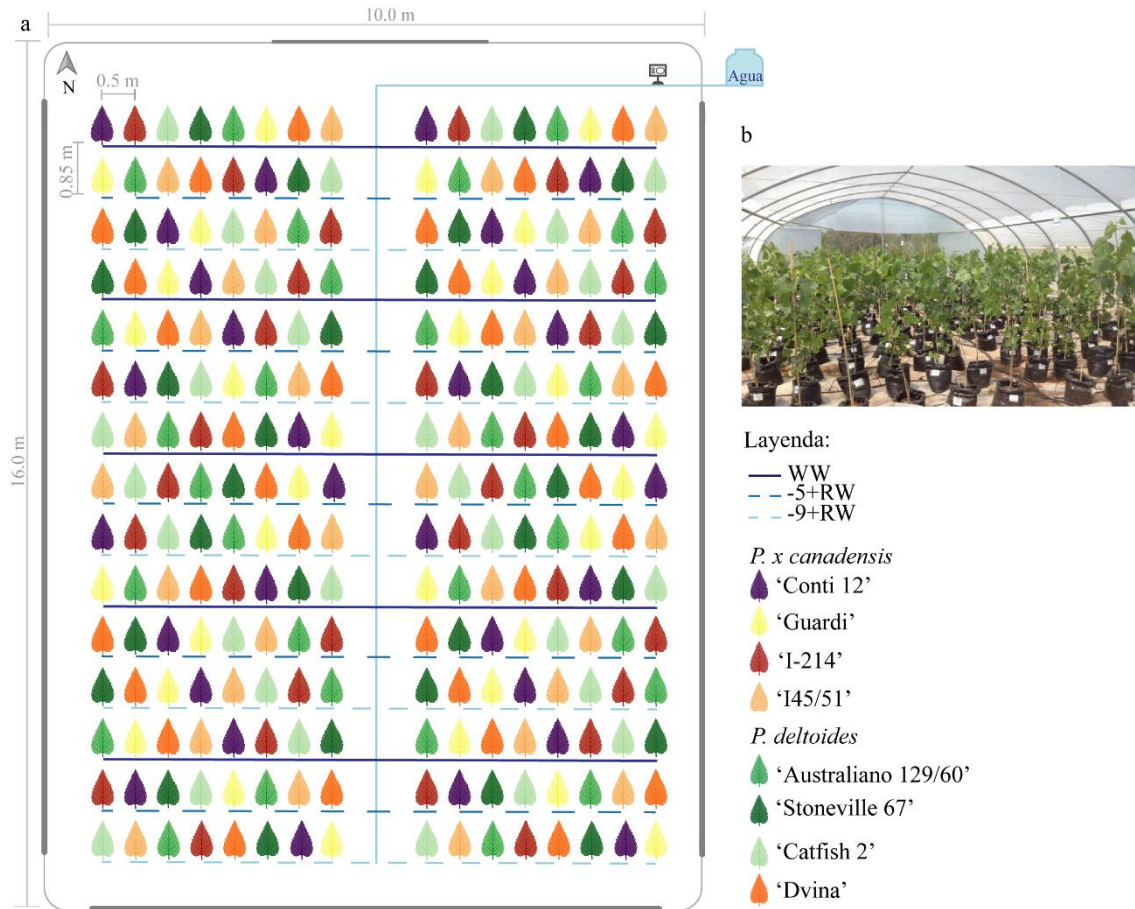


Figura 4.1. Diseño experimental. a) Distribución espacial sistemática de las plantas bajo tratamientos de restricción hídrica dentro del invernáculo. b) Vista norte del experimento dentro del invernáculo.

Se midió el contenido volumétrico de agua del suelo (SWC, % v/v) de todas las macetas ($n=10$) con sensores de humedad del suelo (ECH2O 10HS; Decagon Devices, Pullman, USA) en los días 0, 5, 9, 15 y 28. Para determinar la disponibilidad de agua en el suelo bajo los diferentes tratamientos, se evaluó el potencial hídrico de las hojas antes del amanecer (Ψ_{HPA}) como medida indirecta del máximo potencial hídrico del suelo en la maceta (Ψ_S) en los días 5 para las plantas de los tratamientos WW y -5+RW y 9 para los tratamientos WW y -9+RW. Para ello, se seleccionaron hojas completamente expandidas de 3 plantas por clon y por tratamiento al final del período de riego diferencial ($n=3$), se cubrieron con bolsas de nylon para evitar la

transpiración de las hojas, el Ψ_{LPA} fue medido ~2 horas antes del amanecer con una cámara de presión (Modelo 2.5 + 10, Bio-Control, Buenos Aires, Argentina) basada en Scholander (1965).

La densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD, 400 - 700 nm) media del mediodía dentro del invernadero durante el experimento fue $\approx 920 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La PPFD se midió con un sensor hemisférico Skye SKP 215 acoplado a un SpectroSense+2 (Skye Instruments Ltd, Powys, Reino Unido). La temperatura del aire y la humedad relativa (HR) se registraron en el interior del invernadero cada 30 minutos mediante registradores Hygro Button (iButton DS 1923; <https://www.maximintegrated.com/en.html>). Se utilizaron las mediciones de la temperatura del aire y la HR para calcular el déficit de presión de vapor (DPV, kPa) (Ewers & Oren 2000).

4.3.2. Mediciones morfológicas y fisiológicas

El crecimiento de las plantas se midió registrando la altura (H, mm; n=10) y el área foliar total por planta (AF; n=10). La altura de las plantas se midió con una cinta métrica. El área foliar total por planta se calculó sumando las áreas individuales de todas las hojas verdes completamente expandidas. El área foliar individual (AF individual) se estimó utilizando una ecuación que relacionaba el área foliar con el ancho de la hoja. Las ecuaciones exponenciales se ajustaron linealmente ($r^2=0.96$, $p<0.05$) utilizando los datos del ancho de hoja y del área foliar individual (n=100) medidos con un medidor de área portátil LI-3100C (LI-COR Biosciences, Lincoln, Nebraska, EE.UU.).

Se calculó el crecimiento de H y LA de los distintos genotipos bajo los diferentes tratamientos de forma relativa. El incremento relativo porcentual en H (ΔH), y en AF (ΔAF) se calcularon como:

$$[\text{Valor final (día 28)} - \text{Valor inicial (día 0)} / \text{Valor inicial (día 0)}] \times 100$$

Al final del periodo experimental, se evaluó el número total de hojas contando todas las hojas de cada unidad experimental y el AF individual del tratamiento WW, midiendo el área de 10 hojas totalmente expandidas por unidad experimental (n=10). La sensibilidad a la sequía se calculó como la diferencia media de ΔH entre el tratamiento WW y los tratamientos -5+RW y -9+RW para aquellos clones que disminuyeron significativamente el ΔH en los tratamientos de

restricción de agua. La sensibilidad se consideró nula para los clones que no redujeron la ΔH bajo los tratamientos -5+RW y -9+RW.

La conductancia estomática (g_s , mmol de vapor de agua $m^{-2} s^{-1}$) fue medida con un porómetro (SC-1, Decagon Devices, Pullman, WA, USA). Para conseguir un gran número de mediciones en poco tiempo, se midió g_s sólo en la superficie abaxial de las hojas completamente expandidas (que presentaban los valores más altos de conductancia estomática) de 4 unidades experimentales por clon y tratamiento ($n=4$). Las mediciones se realizaron a media mañana ($\sim 10:30$ am) en los días 0, 5, 9, 15 y 28. Para determinar la respuesta estomática de las plantas al déficit hídrico, se calculó la reducción de la g_s en los días de máximo estrés para cada tratamiento. Sin embargo, como la conductancia estomática depende del DPV y en este experimento el DPV en los días 0 (todas las plantas sin estrés hídrico), 5 y 9 fueron muy diferentes (Fig. 4.2), el cálculo de la reducción relativa de la g_s no se pudo realizar en las mismas unidades experimentales dentro de cada tratamiento. Por eso, se decidió calcular la diferencia relativa porcentual cierre estomático ($|\Delta g_s|$) comparando la reducción de la g_s de las unidades experimentales para los tratamientos -5+RW y -9+RW con respecto a la g_s promedio de las plantas control en el día 5 y 9, respectivamente. El $|\Delta g_s|$ fue calculado de la siguiente manera:

$$|\Delta g_s| = [(g_s_{RH} - g_s_{WW \text{ promedio}}) / g_s_{WW \text{ promedio}}] \times 100$$

donde $|\Delta g_s|$ es la diferencia relativa porcentual cierre estomático, g_s_{RH} es el valor de g_s registrado por las plantas de los tratamientos de restricción hídrico en el día de máximo estrés para cada tratamiento (5 y 9) y $g_s_{WW \text{ promedio}}$ es el valor medio de g_s registrado en el tratamiento WW en los días 5 o 9 respectivamente.

Una vez que los valores de g_s de las plantas estresadas alcanzaron los valores de las plantas del tratamiento WW, se decidió finalizar el experimento (Fig. 4.9).

4.3.3. Análisis estadístico

ΔH , ΔAF , $|\Delta g_s|$ y $\Psi_{H \text{ PA}}$ se analizaron ajustando modelos lineales generales (MLG), considerando los clones (clon) y los tratamientos (trat) como factores fijos, probando también la significación de su interacción. AF individual se analizó ajustando modelos lineales generales

(MLG), considerando los clones (clon) como factores fijos. Se utilizaron modelos lineales mixtos (MLM) de medidas repetidas en el tiempo para analizar el SWC y el g_s particionado por clon. En el análisis de g_s se consideraron los tratamientos (trat) y los días (día) como factores fijos adicionales de los modelos, probando también la significación de su interacción (trat \times día), mientras que en el análisis de SWC el clon (clon), los tratamientos (trat) y los días (día) fueron tratados como factores fijos adicionales del modelo, probando también la significación de sus interacciones (clon \times trat, clon \times día, trat \times día y clon \times trat \times día). En ambos modelos lineales mixtos para medidas repetidas en el tiempo se utilizó la unidad experimental como efecto aleatorio. La homocedasticidad y la normalidad de los residuos del modelo fue evaluada en forma visual a partir de gráficos del tipo Q-Q plot. En aquellos casos donde el supuesto de homocedasticidad no se cumplió, se modeló la estructura de la varianza (Zuur et al. 2009) utilizando la función varIdent. Además, se evaluó la bondad de ajuste por medio del criterio de información de Akaike y Bayesiano para la elección del modelo que mejor se ajustaba a la variable. Por último, se usó la prueba DGC como post-test para comparar las medias (Di Rienzo et al. 2002). En todos estos análisis se utilizó el software Infostat versión 2018 (Di Rienzo et al. 2018) y su interfaz con R (R versión 3.6.1 software, R Core Team, Vienna, Austria). La correlación lineal entre el AF individual y el número total de hojas se evaluó con el coeficiente de correlación de Pearson. Para determinar las variables más correlacionadas con ΔH , se realizó una matriz de correlación de Pearson para cada tratamiento de restricción hídrica utilizando los valores medios de ΔH , ΔAF , AF individual, $|\Delta g_s|$ de cada de cada tratamiento de restricción hídrica, ΔH bajo el tratamiento WW (ΔH bajo WW) y la sensibilidad al estrés por sequía. Se utilizaron los valores medios de cada variable porque se quería evaluar la sensibilidad al estrés hídrico que se obtuvo a través de la diferencia entre el crecimiento de los clones bajo los tratamientos de restricción hídrica con respecto al crecimiento bajo el tratamiento WW, resultando en un único valor para cada clon. Así, debido al bajo tamaño de la muestra ($n=8$) se consideró la significación de las correlaciones de Pearson a un $p \leq 0.05$ (**) y $0.05 < p \leq 0.1$ (*).

4.4. Resultados

La evolución del contenido de agua del suelo (SWC) cambió con el tiempo en función del tratamiento (Fig. 4.2). Los efectos del clon y la interacción entre clon y tratamiento no resultaron significativos. En el tratamiento WW, el SWC se mantuvo alrededor del 20% durante todo el período experimental. La retirada del riego durante 5 y 9 días resultó en una disminución del SWC a ~15% y ~8%, respectivamente (Fig. 4.2). Una vez restaurado el riego, el contenido de agua del suelo aumentó hasta valores similares a los del tratamiento control (WW) en los días 9 y 15 respectivamente (Fig.4.2). Considerando el SWC de los días de máximo estrés para cada tratamiento (días 5 y 9), sólo se detectó un efecto significativo para el tratamiento, no siendo el SWC diferente entre clones. En línea con los resultados del SWC, el potencial hídrico foliar antes del amanecer ($\Psi_{H\ PA}$ que es un proxy del potencial hídrico del suelo) varió debido a los tratamientos, pero no entre genotipos: a mayor cantidad de días de suspensión del riego, mayor fue el estrés hídrico (Fig. 4.3).

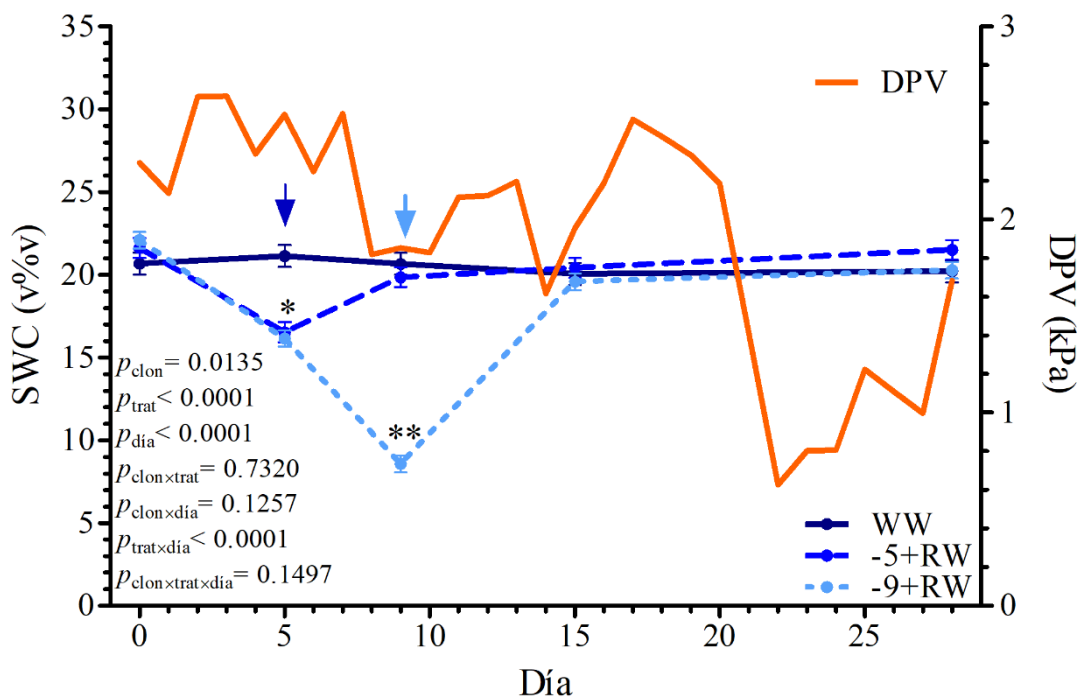


Figura 4.2. Progresión del contenido de agua en el sustrato (SWC) de los diferentes tratamientos de restricción hídrica y déficit de presión de vapor diario (DPV) durante el periodo experimental. Las flechas indican el momento en que se restableció el riego en los tratamientos -5+RW y -9+RW. Las plantas bien regadas (WW) se mantuvieron en la capacidad de retención de agua del

sustrato ($\approx 20\%$). Los puntos representan la media \pm SE ($n = 10$). Los datos se analizaron mediante un MLM seguido de una prueba posterior de DGC. Los asteriscos indican diferencias significativas entre las medias de los tratamientos.

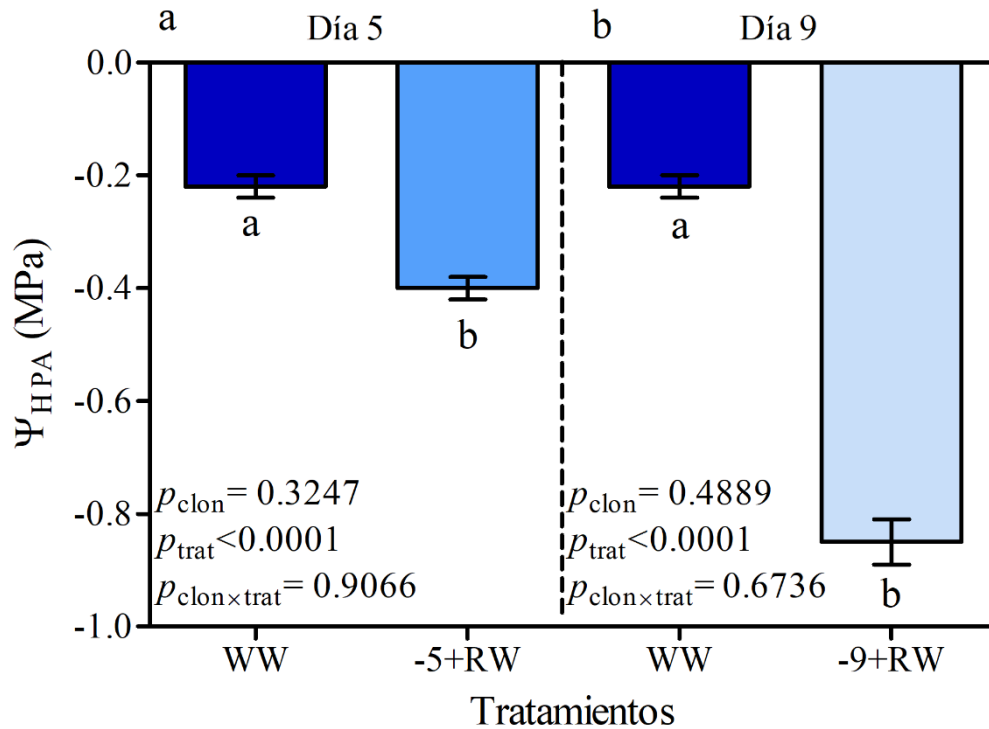


Figura 4.3. Potencial hídrico foliar pre amanecer ($\Psi_{H\ PA}$) de las plantas cultivadas bajo: a) tratamientos WW y -5+RW en el día 5. b) tratamientos WW y -9+RW en el día 9. Las barras representan la media \pm SE ($n = 3$). Los datos se analizaron mediante un MLG seguido de una prueba posterior DGC. Las letras indican diferencias significativas entre las medias de los tratamientos.

El ΔH de los clones fue afectado de forma diferencial por los tratamientos de riego (Fig. 4.4). En el tratamiento WW, los clones se dividieron en tres grupos de ΔH . ‘Stoneville 67’, ‘Australiano 129/60’, ‘Catfish 2’ y ‘Guardi’ tuvieron el mayor crecimiento en altura, seguidos por ‘Dvina’ con un crecimiento intermedio en altura, y luego por los clones ‘I45/51’, ‘Conti 12’ e ‘I-214’, que fueron los menos productivos bajo el tratamiento WW (Fig. 4.4). Todos los clones que tuvieron un ΔH intermedio y bajo con alta disponibilidad de agua (‘Dvina’, ‘I45/51’, ‘Conti 12’ e ‘I-214’), no tuvieron su crecimiento en altura reducido por los períodos de restricción hídrica de corta duración (Fig. 4.4). Los clones que fueron sensibles a ambos tratamientos de escasez de agua tuvieron el mayor crecimiento en altura bajo el tratamiento WW (‘Stoneville 67’, ‘Catfish

2' y 'Guardi'; Fig. 4.4). El único clon con un alto crecimiento en altura bajo el tratamiento WW que no fue afectado significativamente por los tratamientos restricción hídrica de corta duración en el corriente experimento fue el 'Australiano 129/60' (Fig.4.4). En consecuencia, bajo los tratamiento -5+RW y -9+RW los clones se separaron en tres grupos de ΔH : 'Australiano 129/60' con el mayor crecimiento en altura en ambos tratamientos temporales de restricción hídrica, seguido de 'Guardi', 'Stoneville 67', 'Catfish 2' y 'Dvina' con un crecimiento en altura intermedio, y por 'I45/51', 'I-214' y 'Conti 12' con el menor crecimiento en altura.

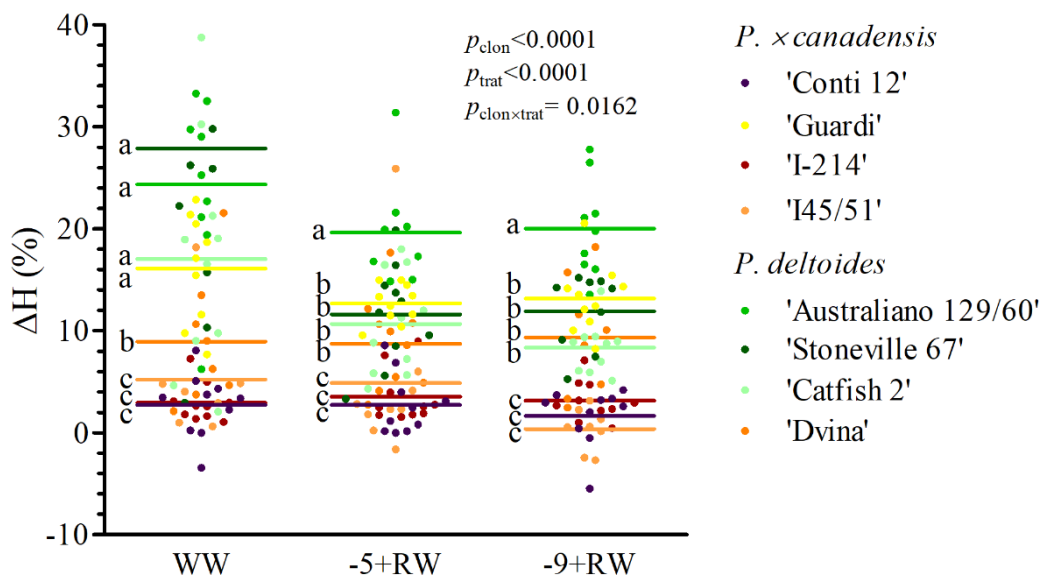


Figura 4.4. Incremento relativo porcentual en altura (ΔH) al final del periodo experimental de los clones *Populus* cultivados bajo diferentes tratamientos de escasez hídrica (WW: bien regado; -5+RW: 5 días de suspensión del riego + rehidratación; -9+RW: 9 días de suspensión del riego + rehidratación). Las líneas horizontales corresponden a la media ($n = 10$) y los puntos representan los valores de cada unidad experimental. En el eje horizontal, la variación en la posición de los puntos tiene la función de evitar superposición. Los datos se analizaron mediante un MLG seguido de un post-test DGC. Las letras indican diferencias significativas entre las medias de los grupos de clones \times tratamientos.

El incremento relativo porcentual en área foliar (ΔAF) de los clones fue afectada de forma diferencial por los tratamientos de restricción hídrica (Fig. 4.5). Bajo el tratamiento WW, los clones se separaron en tres grupos según su ΔAF . Los que más aumentaron su ΔAF durante el periodo experimental fueron 'Australiano 129/60' y 'Stoneville 67', seguidos de 'Conti 12', 'Catfish 2' y 'Guardi'. Por el contrario, 'Dvina', 'I45/51' e 'I-214' mostraron el menor ΔAF en

condiciones de buena disponibilidad de agua (Fig. 4.5). De la comparación de la Fig. 4.4 y la Fig. 4.5, se encontró que ‘Conti 12’, a pesar de ser uno de los clones que tuvieron mayor ΔAF , no estuvo entre los que presentaron mayor ΔH . En cuanto a la inversión en área foliar durante el periodo de restricción hídrica (-5+RW, -9+RW), los clones ‘Guardi’, ‘Dvina’, ‘I-214’, e ‘I45/51’, mantuvieron la misma ΔAF en todos los tratamientos. Por el contrario, ‘Australiano 129/60’, ‘Stoneville 67’, y ‘Catfish 2’ presentaron una disminución de su ΔAF bajo ambos tratamientos de restricción hídrica, siendo ‘Stoneville 67’ el más sensible en esta variable (Fig. 4.5). ‘Conti 12’ sólo presentó una disminución de su ΔAF en el tratamiento de restricción hídrico más severo. ‘Australiano 129/60’ y ‘Guardi’ fueron los clones con mayor ΔAF en ambos tratamientos de restricción hídrica.

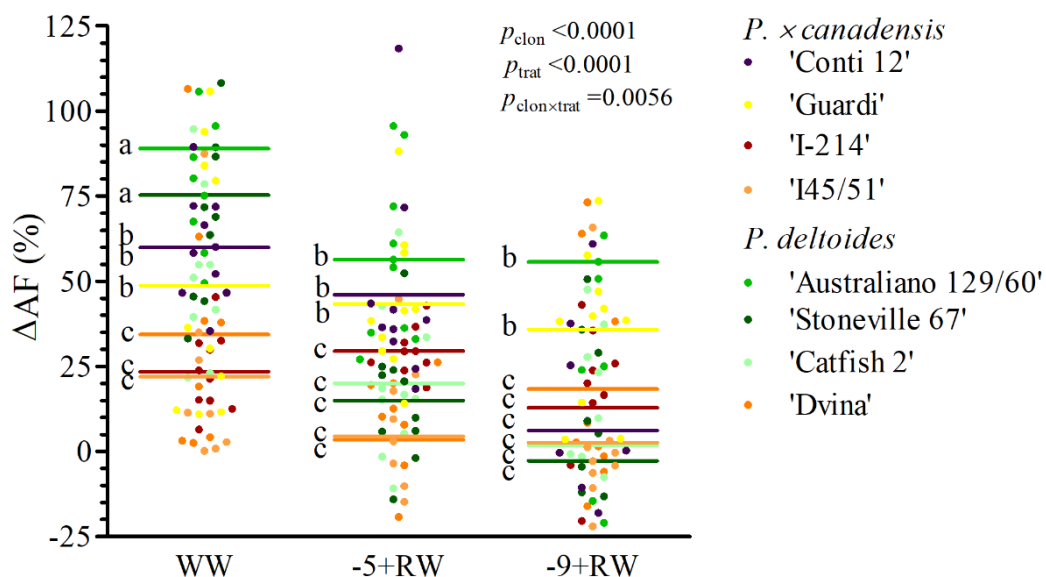


Figura 4.5. Incremento relativo porcentual en área foliar (ΔAF) al final del periodo experimental de clones de *Populus* cultivados bajo diferentes tratamientos de restricción hídrica (WW: bien regado; -5+RW: 5 días de suspensión del riego + rehidratación; -9+RW: 9 días de suspensión del riego + rehidratación). Las líneas horizontales corresponden a la media ($n=10$) y los puntos a los valores de cada unidad experimental. En el eje horizontal, la variación en la posición de los puntos tiene la función de evitar superposición. Los datos se analizaron mediante un MLG seguido de un post-test DGC. Las letras indican diferencias significativas entre las medias de los grupos de clones \times tratamientos.

La variación del área foliar depende tanto del número total de hojas como del tamaño de las mismas. El área foliar individual (AF individual) varió entre los clones (Fig. 4.6). Bajo

condiciones de alta disponibilidad de agua, 'Dvina', 'I45/51', 'Stoneville 67', 'Guardi' y 'Catfish 2' tuvieron los mayores tamaños de hoja; seguidos por 'I-214', con un tamaño de hoja intermedio, mientras que 'Conti 12' y 'Australiano 129/60' tuvieron hojas con la menor AF individual (Fig. 4.6).

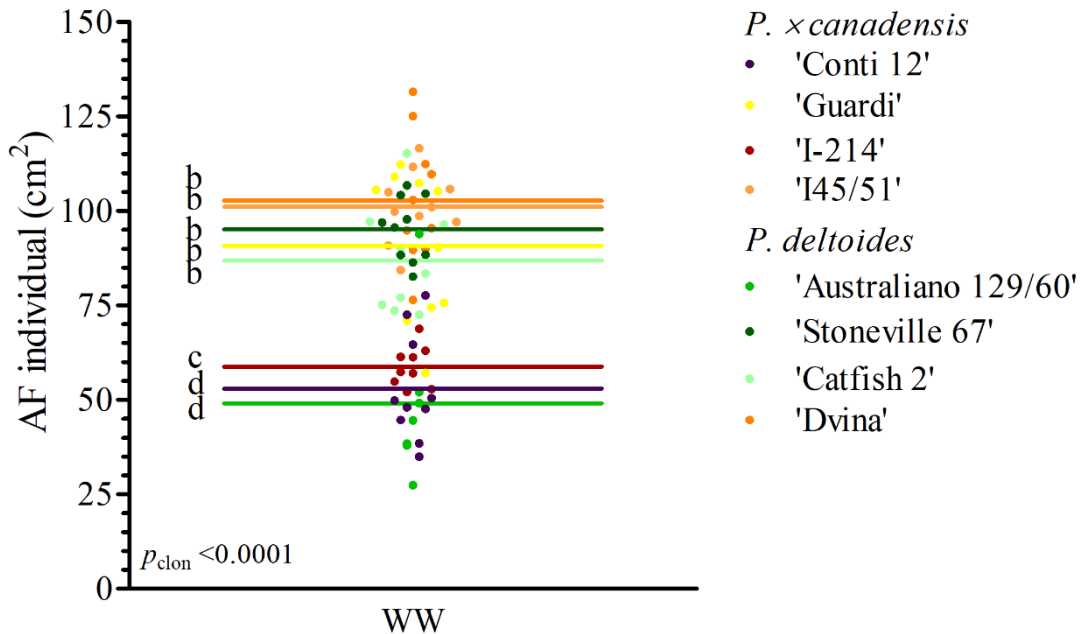


Figura 4.6. Área foliar individual (AF individual) al final del periodo experimental de los clones de *Populus* cultivados bajo el tratamiento WW (bien regado); Las líneas horizontales corresponden a la media (n=10) y los puntos representan los valores de cada unidad experimental. En el eje horizontal, la variación en la posición de los puntos tiene la función de evitar superposición. Los datos se analizaron mediante MLG seguido de una prueba posterior de DGC. Las letras indican diferencias significativas entre las medias de los grupos de clones × tratamientos.

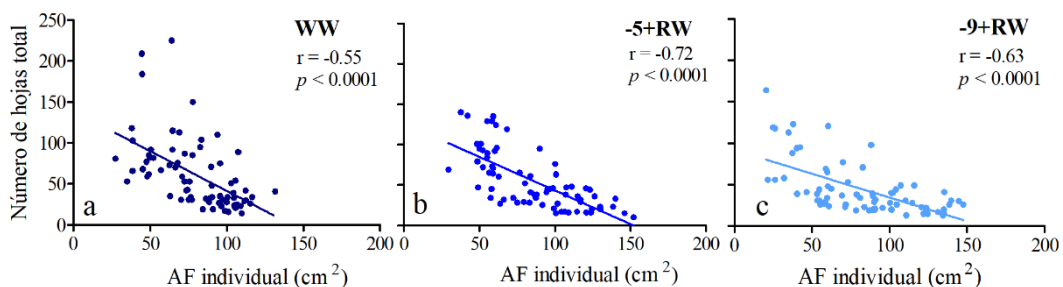


Figura 4.7. Correlación entre el área foliar individual (AF individual) y el número de hojas total. Los puntos representan los valores de cada unidad experimental. a) WW (n=80); b) -5+RW (n = 80) y c) -9+RW (n = 80).

Los clones tuvieron diferentes respuestas estomáticas a los tratamientos de restricción hídrica (Fig. 4.8). Bajo -5+RW, 'Australiano 129/60' tuvo el mayor cierre estomático ($|\Delta g_s|$) en el día 5, seguido de 'Guardi', 'I-214', 'Stoneville 67', 'Catfish 2' y 'Dvina'. 'Conti 12' e 'I45-51' tuvieron el menor control estomático en este tratamiento al tener los valores más bajos de $|\Delta g_s|$. Todos los clones en el tratamiento -9+RW tuvieron un fuerte cierre estomático, excepto 'Catfish 2'. Tal clon tuvo el menor control estomático en este tratamiento manteniendo un $|\Delta g_s|$ similar al tratamiento -5+RW (Fig. 4.8).

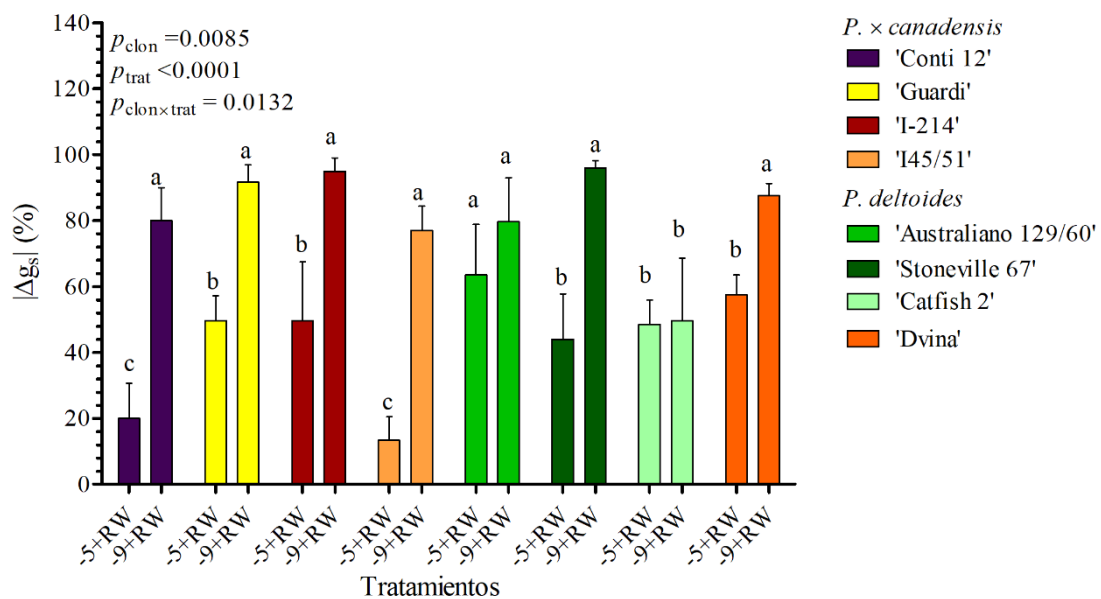


Figura 4.8. Diferencia relativa porcentual de la conductancia estomática ($|\Delta g_s|$) de los clones de *Populus* en el momento de máximo estrés hídrico de cada uno de los tratamientos de restricción hídrica con respecto al tratamiento bien regado (-5+RW: 5 días de suspensión del riego + rehidratación; -9+RW: 9 días de suspensión del riego + rehidratación). Las barras corresponden a la media \pm SE (n = 4). Los datos se analizaron mediante un MLG seguido de un post-test DGC. Las letras indican diferencias significativas entre las medias de los grupos de clones \times tratamientos.

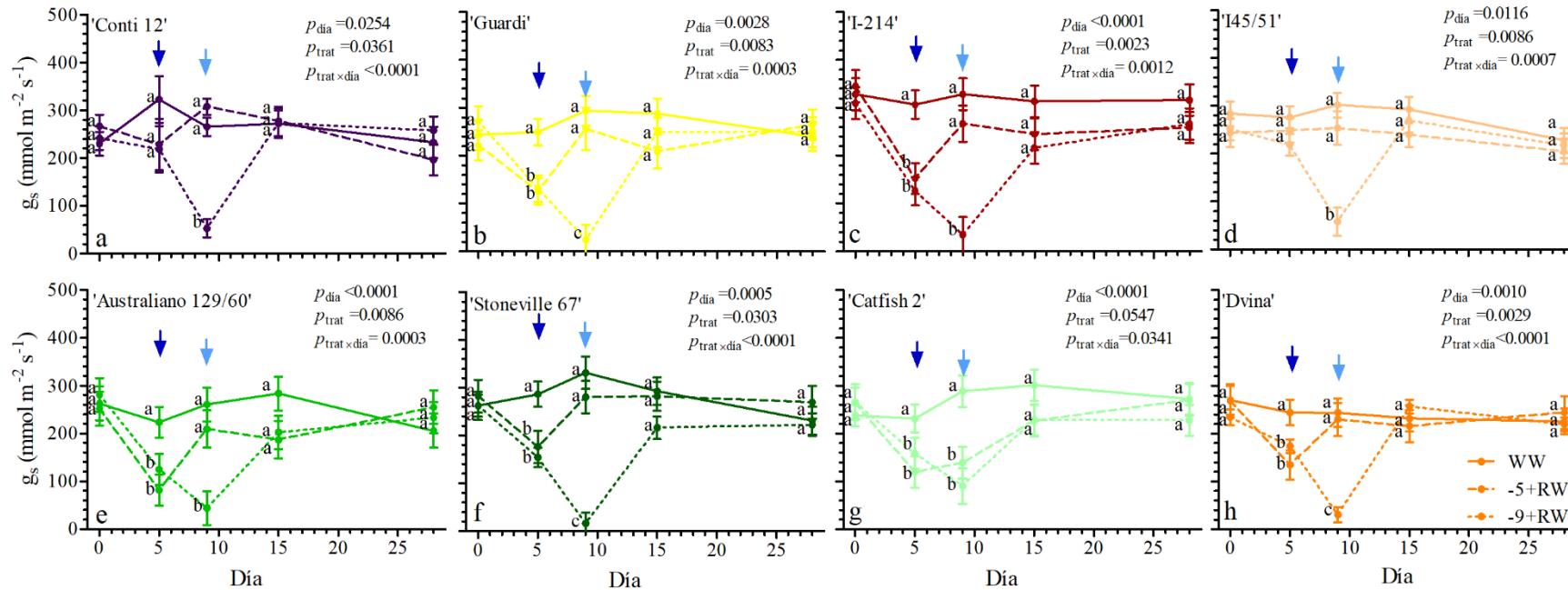


Figura 4.9. Progresión de la conductancia estomática (g_s) de los clones de *Populus* cultivados bajo diferentes tratamientos de restricción hídrica (-5+RW: 5 días de suspensión del riego + rehidratación; -9+RW: 9 días de suspensión del riego + rehidratación). a) *P. × canadensis* 'Conti 12'. b) *P. × canadensis* 'Guardi'. c) *P. × canadensis* 'I-214'. d) *P. × canadensis* 'I45/51'. e) *P. deltoides* 'Australiano 129/60'. f) *P. deltoides* 'Stoneville 67'. g) *P. deltoides* 'Catfish 2'. h) *P. deltoides* 'Dvina'. Las flechas indican el momento en que se reanudó el riego en los tratamientos -5+RW y -9+RW. Los puntos representan la media \pm SE ($n=4$). Los datos se analizaron mediante un MLM seguido de un post-test DGC. Las letras indican diferencias significativas entre las medias de los grupos de día \times tratamiento.

Para entender el comportamiento estomático de cada clon, también se analizó el perfil de g_s bajo los tres tratamientos de agua a lo largo del experimento (Fig. 4.9). A través de esta partición fue posible distinguir cuatro patrones diferentes de respuesta estomática. Un tipo de control estomática fue la mostrado por ‘Conti 12’ e ‘I45/51’, que no cerraron sus estomas bajo una restricción hídrica moderada, sino sólo bajo el tratamiento de restricción hídrica más intensa (Fig. 4.9a y d). Por otro lado, ‘Guardi’, ‘Stoneville 67’ y ‘Dvina’ cerraron sus estomas gradualmente en respuesta a ambos tratamientos de restricción hídrica: el cierre estomático aumentó según el nivel de estrés hídrico (Fig. 4.9b, f y h). Por el contrario, ‘I-214’ y ‘Australiano 129/60’ presentaron el mismo tipo de comportamiento estomático en el que los valores de g_s alcanzados por cada clon el día 5 fueron similares a los alcanzados el día 9 (Fig. 4.9c y e). Por último, ‘Catfish 2’ que presentó valores de g_s similares en el día 5 y 9, pero no recuperó rápidamente la g_s tras un estrés hídrico moderado, ya que las plantas del tratamiento -5 +RW permanecieron con sus estomas cerrados en el día 9 a pesar de que el riego había sido restaurado en el día 5 (Fig. 4.9g).

Tabla 4.2. Matriz de correlación del tratamiento -5+RW (5 días de suspensión del riego + rehidratación): incremento relativo porcentual en altura bajo el tratamiento WW (ΔH bajo WW), incremento relativo porcentual en altura del tratamiento -5+RW (ΔH), incremento relativo porcentual en área foliar (ΔAF), diferencia relativa porcentual de la conductancia estomática ($|\Delta g_s|$), área foliar individual (AF individual) y sensibilidad, evaluada como la diferencia de ΔH entre el tratamiento WW y el -5+RW. Los valores corresponden al coeficiente de Pearson ($n=8$).

Variable	ΔH bajo WW	ΔH	AF individual	ΔAF	Sensibilidad	$ \Delta g_s $
ΔH bajo WW	1.00	0.84*	0.04	0.03	0.75*	0.42
ΔH		1.00	0.03	0.27	0.32	0.66*
AF individual			1.00	-0.70**	0.14	-0.41**
ΔAF				1.00	-0.24	0.53**
Sensibilidad					1.00	0.03
$ \Delta g_s $						1.00

Los valores significativos se presentan en negrita ($p < 0.05^{**}$, $0.05 < p < 0.1^*$)

Para entender cómo las variables medidas se correlacionaron con el crecimiento de las plantas, se realizó un análisis de la matriz de correlación de Pearson para cada tratamiento de restricción hídrica, considerando las siguientes variables: ΔH , ΔAF , $|\Delta g_s|$, AF individual de los tratamientos de restricción hídrica, ΔH bajo WW y sensibilidad (Tablas 4.2 y 4.3). Bajo el tratamiento -5+RW, se encontró una correlación significativa y positiva entre el crecimiento (ΔH y ΔAF) con $|\Delta g_s|$,

indicando que la capacidad de mantener un alto crecimiento en altura y área foliar está relacionada con un mayor control estomático (Tabla 4.2). Además, el ΔAF también se correlacionó negativamente con el AF individual, indicando que un alto crecimiento del área foliar bajo estrés hídrico moderado fue sostenido por hojas más pequeñas (Tabla 4.2). Además, las plantas con un mayor ΔH bajo WW, mostraron el mayor ΔH en estrés hídrico moderado a pesar de mostrar la mayor sensibilidad (Tabla 4.2). En el tratamiento -9+RW, las relaciones entre las variables medidas cambiaron. En este tratamiento, las plantas más productivas en WW continuaron siendo las más sensibles al estrés hídrico. Sin embargo, las variables de crecimiento (ΔH y ΔLA) no se correlacionaron con el ajuste estomático, posiblemente porque en este tratamiento ya no había un gradiente de cierre estomático como en el tratamiento -5+RW, sino que todos los clones mostraron un cierre máximo similar (Fig. 4.8).

Tabla 4.3. Matriz de correlación del tratamiento -9+RW (9 días de suspensión del riego + rehidratación): incremento relativo porcentual en altura bajo el tratamiento WW (ΔH bajo WW), incremento relativo porcentual en altura del tratamiento -9+RW (ΔH), incremento relativo porcentual en área foliar (ΔAF), Diferencia relativa porcentual de la conductancia estomática ($|\Delta g_s|$), área foliar individual (AF individual) y sensibilidad, evaluada como la diferencia de ΔH entre el tratamiento WW y el -9+RW. Los valores corresponden al coeficiente de Pearson (n=8).

Variable	ΔH bajo WW	ΔH	AF individual	ΔAF	Sensibilidad	$ \Delta g_s $
ΔH bajo WW	1.00	0.65	-0.03	0.20	0.78*	0.35
ΔH		1.00	0.12	0.59*	0.14	0.43
AF individual			1.00	-0.38	0.17	0.26
ΔAF				1.00	-0.41	0.45
Sensibilidad					1.00	0.04
$ \Delta g_s $						1.00

Los valores significativos se presentan en negrita ($p < 0.05^{**}$, $0.05 < p < 0.1^*$).

4.5. Discusión

Los clones de *P. deltoides* y *P. × canadensis* estudiados aquí tuvieron diferencias en su ΔH bajo estrés hídrico de corta duración (Fig. 4.4). En términos generales, los clones con mayor ΔH bajo el tratamiento WW presentaron la mayor sensibilidad a los tratamientos de restricción hídrica. La capacidad de mantener el crecimiento en altura y en área foliar bajo el estrés hídrico de corta duración se asoció a una rápida reducción de la conductancia estomática (en el día 5).

Aunque *Populus* esté entre uno de los géneros forestales de crecimiento rápido más vulnerables a la sequía, en este capítulo se encontraron diferencias en el grado de resistencia a la sequía. ‘Australiano 129/60’ mostró ser un clon de crecimiento rápido y resistente a la sequía con el mayor crecimiento en altura bajo ambos tratamientos de restricción hídrica. Estas características señalan a ‘Australiano 129/60’ como un genotipo potencialmente adecuado para la producción forestal bajo condiciones de riego en ambientes áridos, lo que amerita su selección para estudios de campo.

En condiciones óptimas de disponibilidad de agua, los clones tuvieron diferentes ΔH , el clon más productivo (‘Stoneville 67’) tuvo un crecimiento en altura casi un 90% mayor que el clon menos productivo (‘Conti 12’). En ambos tratamientos de restricción hídrica, los clones sensibles (*P. × canadensis* ‘Guardi’ y los *P. deltoides* ‘Stoneville 67’ y ‘Catfish 2’) tuvieron reducciones en el ΔH de hasta el 16% con respecto al tratamiento WW. Estudios anteriores mostraron que bajo un Ψ_s mínimo de -0.60 MPa, clones de *P. × canadensis* redujeron su altura en un 15% en condiciones de campo (Monclus et al. 2005). Por otra parte, en un experimento en maceta, las plantas de *P. × canadensis* cultivadas al 30% de la capacidad de campo redujeron su altura en un 30% (Guo et al. 2010). Asimismo, clones de *P. deltoides* de 3 meses de edad cultivados en macetas mostraron una reducción de ~ 40% en la altura cuando fueron sometidos a estrés hídrico con Ψ_s entre -1.25 y -1.80 MPa (Guarnaschelli et al. 2011). Aunque las reducciones reportadas en los experimentos en maceta son mayores que las encontradas en el presente experimento, en esos estudios las plantas fueron sometidas a un estrés hídrico más intenso y a un periodo de restricción hídrica más largo. Bajo ambos tratamientos ‘Australiano 129/60’ tuvo el mayor crecimiento en altura, sugiriendo una mayor estabilidad en el crecimiento que podría justificar la utilización de este clon en entornos o periodos desfavorables. Este resultado es consistente con el estudio de Álvarez et al. (2020), que evaluó la estabilidad del rendimiento de cuatro clones *P. deltoides* en cinco sitios con distintas condiciones ambientales en el Delta del río Paraná. En tal estudio, ‘Australiano 129/60’ fue clasificado como un clon estable de elevado rendimiento. Por otro lado, en divergencia con los resultados de este manuscrito, el clon ‘Stoneville 67’ fue clasificado como un clon estable de bajo rendimiento (Álvarez et al. 2020).

Bajo el tratamiento de estrés hídrico más severo (9 días), en el que el ajuste estomático fue máximo para la mayoría de los clones, aquellos que tuvieron un mayor crecimiento en altura fueron los que mantuvieron un alto crecimiento del área foliar. Este resultado apoya la hipótesis propuesta. Un fuerte cierre estomático contribuye a mantener un alto potencial hídrico foliar, manteniendo así la expansión de la hoja, conservando el agua y evitando la defoliación (Chen et al. 1997; Marron et al. 2003). Esto es positivo a corto plazo, siempre que el estrés sea transitorio, ya que en periodos más largos el cierre estomático puede llevar a una reducción del crecimiento debido a la falta de carbono (McDowell 2011). En el caso de este estudio, los clones que más crecieron bajo estrés hídrico transitorio mostraron estas respuestas.

Los diferentes clones tuvieron tamaños de hoja variables con una correlación negativa con el número total de hojas. La presencia de hojas pequeñas, presentes en ‘Australiano 129/60’ y ‘Conti 12’, generalmente se asocia con una mayor densidad de venas principales y conductividad foliar, lo que puede proporcionar mejor irrigación foliar (McKown et al. 2010; Attia et al. 2015). Esta característica podría explicar la aptitud de ‘Australiano 129/60’ para aumentar aún más la superficie foliar total por planta, especialmente bajo estrés hídrico. Además, Scoffoni et al. (2011) sugiere que una mayor densidad de nervaduras y un menor tamaño de hoja están asociados a la reducción de la vulnerabilidad hidráulica de la hoja, resultando en una mayor resistencia a la sequía de toda la planta. Esto se demostró con una correlación positiva entre el tamaño de la hoja y la vulnerabilidad a la cavitación del xilema en un estudio con cinco híbridos de *Populus* (Schreiber et al. 2016). Además, las hojas pequeñas minimizan la resistencia de la capa límite, facilitando la disipación de energía proporcionando ventajas adicionales para el crecimiento bajo sequía (Pallardy 2008; Scoffoni et al. 2011). Por lo tanto, una elevada área foliar total formada por hojas pequeñas podría ser una respuesta adaptativa y de aclimatación a los ambientes xéricos (Dunlap et al. 1995; Pearce et al. 2005).

En cuanto a la conductancia estomática, en el tratamiento -5+RW, $|\Delta g_s|$ se correlacionó positivamente con ΔH , por lo que resulta coherente con la hipótesis planteada, ya que las plantas con un alto crecimiento en altura tendieron a presentar un fuerte control estomático. Los clones que tuvieron un fuerte cierre estomático al inicio del periodo de restricción hídrica fueron capaces

de mantener el crecimiento en altura durante todo el experimento. El control estomático es una respuesta adaptativa de las plantas expuestas al estrés por sequía que resulta en una reducción de los impactos negativos del déficit hídrico en las plantas a través de la regulación de la pérdida de agua a nivel foliar hacia la atmósfera (Franks et al. 2007). La limitación del suministro de CO₂ mediante el cierre estomático puede dar lugar a un aumento de la eficiencia en el uso del agua de las plantas, lo que a su vez puede traducirse en un alto potencial de rendimiento y una alta productividad (Blum 2005). Además, $|\Delta g_s|$ también se asoció positivamente con el ΔAF y negativamente con el AF individual, indicando que posiblemente cuando el agua estuvo limitada, los clones con una elevada área foliar compuesta por hojas pequeñas mostraron un control estomático más estricto para proteger sus tejidos de la deshidratación, permitiendo que las plantas eviten otros procesos costosos, como la defoliación (Chen et al. 1997). Por lo tanto, una vez que los niveles de g_s se recuperaron tras el periodo de restricción hídrica, la fotosíntesis no estuvo limitada por el área fotosintética, dando lugar a una mayor tasa fotosintética y a una mayor capacidad de crecimiento. Cuando el agua fue limitante, ‘Australiano 129/60’ cerró rápidamente sus estomas, probablemente manteniendo la tensión del xilema dentro del margen de seguridad hidráulica. Este comportamiento evita la formación de embolias que conducen a la cavitación, preservando de esta forma la integridad de la columna de agua del xilema (Fichot et al. 2010; Fichot et al. 2015). Por otro lado, ‘Catfish 2’ presentó un nivel de cierre estomático similar y moderado para -5+RW y -9+RW en el momento de máximo estrés de cada tratamiento. Sin embargo, sus estomas no se cerraron totalmente bajo ambos tratamientos de restricción hídrica, lo que podría estar asociado con el momento y el patrón de producción de ABA en respuesta al inicio de la escasez de agua. Las variaciones en los patrones de producción de ABA se asociaron con diferentes respuestas estomáticas inducidas por el estrés hídrico en genotipos de *Populus* (Chen et al. 1997). Además, ‘Catfish 2’ presentó una lenta recuperación de g_s tras el restablecimiento del riego, quizás debido a la formación de embolias en su sistema hidráulico en respuesta al incremento del déficit hídrico.

La alta tasa de crecimiento y el alto rendimiento de biomasa son algunas de las principales características que han hecho del género *Populus* uno de los más cultivados en el mundo. En este

experimento, los clones estudiados tuvieron diferencias en su crecimiento en altura. Los tratamientos de escasez de agua condujeron a una disminución diferencial del crecimiento de algunos clones, indicando diferencias en la resistencia a la sequía. En términos generales, se encontró que los clones más sensibles son aquellos con mayor capacidad de crecimiento en condiciones óptimas de disponibilidad de agua. Estos clones fueron el *P. × canadensis* ‘Guardi’ y los *P. deltoides* ‘Stoneville 67’ y ‘Catfish 2’. Por el contrario, los clones con menor capacidad de crecimiento sin restricción hídrica fueron los más resistentes al estrés hídrico. Sin embargo, ‘Australiano 129/60’ reunió dos características deseables desde el punto de vista productivo, ya que demostró ser un clon de rápido crecimiento y resistente a la sequía. Bajo la disminución del contenido de agua en el suelo, este clon redujo rápidamente la conductancia estomática y fue capaz de mantener el crecimiento de la altura y del área foliar durante todo el período experimental. Estos mecanismos de adaptación a la sequía y el pequeño tamaño de las hojas de este clon parecen haber contribuido a superar el evento de escasez hídrica a corto plazo sin afectar su crecimiento. Además, su alta velocidad de crecimiento puede proporcionar una ventaja competitiva sobre las malezas durante la plantación y el establecimiento de una plantación forestal. Sin embargo, se necesitan más estudios para determinar si este clon puede ser recomendado para una plantación comercial en la provincia de Mendoza, ya que aún faltan estudios relacionados con el manejo silvícola, los riesgos de plagas y la calidad de sus productos de madera. Estos resultados y la necesidad de contar con material genético resistente a la sequía para establecer plantaciones más sostenibles ponen de manifiesto la necesidad de seguir investigando y considerando clones de álamo alternativos a los actualmente plantados en la provincia de Mendoza.

4.6. Bibliografía

- Alvarez JA, Cortizo SC, Gyenge JE (2020). Yield stability and phenotypic plasticity of *Populus* spp. clones growing in environmental gradients: I-yield stability under field conditions. *Forest Ecology and Management*, 463, 117995.
- Attia Z, Domec JC, Oren R, Way DA, Moshelion M (2015) Growth and physiological responses

- of isohydric and anisohydric poplars to drought. *J Exp Bot* 66:4373–4381.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erv195>
- Bogeat-Triboulot MB, Brosché M, Renaut J, Jouve L, Le Thiec D, Fayyaz P, Vinocur B, Witters E, Laukens K, Teichmann T, Altman A, Hausman JF, Polle A, Kangasjärvi J, Dreyer E (2007) Gradual soil water depletion results in reversible changes of gene expression, protein profiles, ecophysiology, and growth performance in *Populus euphratica*, a poplar growing in arid regions. *Plant Physiol* 143:876–892.
<https://doi.org/10.1104/pp.106.088708>
- Blum A (2005). Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*, 56(11), 1159-1168.
- Braatne JH, Hinckley TM, Stettler RF (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.
<https://doi.org/10.1093/treephys/11.4.325>
- Chen S, Wang S, Altman A, Hüttermann A (1997) Genotypic variation in drought tolerance of poplar in relation to abscisic acid. *Tree Physiol* 17:797–803.
<https://doi.org/10.1093/treephys/17.12.797>
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2018) Infostat versión 2018. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Di Rienzo JA, Guzmán AW, Casanoves F (2002) A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *J Agric Biol Environ Stat* 7:129–142.
<https://doi.org/10.1198/10857110260141193>
- Dunlap JM, Stettler RF, Heilman PE (1995) Genetic variation and productivity of *Populustrichocarpa* and its hybrids. VIII. Leaf and crown morphology of native *P. trichocarpa* clones from four river valleys in Washington. *Can J For Res* 25:1710–1724.
<https://doi.org/doi:10.1139/x95-185>

- Ewers BE & Oren R (2000) Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. *Tree Physiol* 20:579–589. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.9.579>
- Fichot R, Barigah TS, Chamaillard S, Le Thiec D, Laurans F, Cochard H, Brignoulas F (2010) Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids. *Plant, Cell Environ* 33:1553–1568. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02164.x>
- Fichot R, Brignoulas 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>
- Franks PJ, Drake PL, Froend RH (2007). Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell & Environment*, 30(1), 19-30.
- Giovannelli A, Deslauriers A, Fragnelli G, Scaletti L, Castro G, Rossi S, Crivellaro A (2007) Evaluation of drought response of two poplar clones (*Populusx canadensis* Mönch “I-214” and *P. deltoides* Marsh. ‘Dvina’) through high resolution analysis of stem growth. *J Exp Bot* 58:2673–2683. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm117>
- Gortari F, Martínez Alonso S, Guiamet JJ, Graciano C (2021). Interaction effects of water supply and artificial defoliation in autumn on growth, biomass and nutrient accumulation in *Populus deltoides*. *New Forests*, 52(6), 1037-1054
- Guarnaschelli B, Garau M, Cortizo S, Alvares J, Lemcoff JH (2011) Respuestas diferenciales a la sequía en clones de *Populus deltoides* cultivados en el Delta del Paraná. *Terc Congr Int Salicaceas en Argentina* 9
- Guo XY, Zhang XS and Huang ZY (2010) Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. *J Plant Ecol* 3:79–87. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq007>
- Luquez VMC, Achinelli FG, Cortizo S (2012). Evaluation of flooding tolerance in cuttings of *Populus* clones used for forestation at the Paraná River Delta, Argentina. *Southern Forests:*

- a Journal of Forest Science, 74(1), 61–70. doi:10.2989/20702620.2012.686214
- Marlats RM, Senisterra GE, Marquina JL, Ciocchini GR (2009) *Populus* spp.: Supervivencia y crecimiento en clones implantados en Buenos Aires, Argentina. Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias 41(1):77–84
- Marron N, Dreyer E, Boudouresque E, Delay D, Petit JM, Delmotte FM, 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. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.18.1225>
- Marron N, Villar M, Dreyer E, Delay D, Boudouresque E, Petit JM, Delmotte FM, Guehl JM, Brignolas F (2005) Diversity of leaf traits related to productivity in 31 *Populus deltoides* x *Populus nigra* clones. Tree Physiol 25:425–435. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.4.425>
- McDowell NG, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG et al. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytologist 178: 719–739
- McDowell NG (2011) Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. Plant physiology, 155(3), 1051-1059.
- McKown AD, Cochard H, Sack L (2010) Decoding leaf hydraulics with a spatially explicit model: Principles of venation architecture and implications for its evolution. Am Nat 175:447–460. <https://doi.org/10.1086/650721>
- Monclus R, Dreyer E, Delmotte FM, Villar M, Delay D, Boudouresque R, Petit JM, 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 FM, Delay D, Petit JM, Barbaroux C, Le Thiec D, Brechet 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(4):765–777. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01630.x>

- Pallardy SG (2008) physiology of Woody plants
- Pearce DW, Millard S, Bray DF, Rood SB (2005) Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiol* 26:211–218. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.2.211>
- Raven JA (2002) Selection pressures on stomatal evolution. *New Phytol.* 153, 371.
- Roden J, Van Volkenburgh E, Hinckley TM (1990) Cellular basis for limitation of poplar leaf growth by water deficit. *Tree Physiol* 6:211–219. <https://doi.org/https://10.1093/treephys/6.2.211>
- Rood SB, Patiño S, Coombs K, Tyree MT (2000) Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees* 14, 248–257.
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* (80-) 148:339–346. <https://doi.org/10.1126/science.148.3668.339>
- Schreiber SG, Hacke UG, Chamberland S, Lowe CW, Kamelchuk D, Bräutigam K, Campbell MM, ThomasBR (2016) Leaf size serves as a proxy for xylem vulnerability to cavitation in plantation trees. *Plant Cell Environ* 39:272–281. <https://doi.org/10.1111/pce.12611>
- Scoffoni C, Rawls M, Mckown A, Cochard H, Sack L (2011) Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: Relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiol* 156:832–843. <https://doi.org/10.1104/pp.111.173856>
- Silim S, Nash R, Reynard D, White B, Schroeder W (2009) Leaf gas exchange and water potential responses to drought in nine poplar (*Populus* spp.) clones with contrasting drought tolerance. *Trees - Struct Funct* 23:959–969. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0338-8>
- Sparks JP & Black RA (1999) Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. *Tree physiology*, 19(7), 453-459.
- Xu X, Yang FAN, Xiao X et al (2008) Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures. *Plant Cell Environ* 31:850–860. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01799.x>
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009). Mixed effects models and

extensions in ecology with R. Springer, New York

Capítulo 5

Crecimiento, comportamiento isohídrico-anisohídrico y mecanismos de resistencia al déficit hídrico de larga duración en clones de *Populus deltoides* y *Populus* × *canadensis*

5.1. Introducción

El agua suele ser el factor ambiental más crítico que afecta el crecimiento y la supervivencia de los árboles (Bréda et al. 2006; McDowell et al. 2008). Las plantas pueden mostrar varias respuestas que actúan en el mantenimiento de un status hídrico favorable en condiciones de déficit hídrico (Levitt 1980; Maseda & Fernández 2006). Tales respuestas no son mutuamente excluyentes ya que pueden ocurrir simultáneamente o en diferentes momentos durante una sequía. En el capítulo 4 de esta tesis doctoral se demostró que el cierre estomático al principio del periodo de déficit hídrico es un mecanismo eficiente por parte de los clones de *Populus* para reducir la transpiración frente a eventos de sequía transitorios. Adicionalmente, este mecanismo permitió a los clones mantener el área foliar total y retomar el crecimiento luego de la reanudación del riego. Sin embargo, cuando el período de restricción hídrica se extiende, el ajuste de los caracteres fisiológicos, anatómicos y morfológicos puede tener efectos diversos en los tejidos vegetales formados durante el evento de sequía.

Las plantas pueden regular la apertura estomática de modo a controlar la pérdida de agua por transpiración y reducir las fluctuaciones en el estado hídrico de los tejidos vegetales en respuesta a los constantes cambios en la demanda evaporativa y de disponibilidad de agua en el suelo. La forma en que las plantas regulan el potencial hídrico foliar (Ψ_H) a través del control estomático puede clasificarse en el continuum entre los comportamientos “Isohidrismo” y “Anisohidrismo” (Tardieu & Simonneau 1998; Martínez-Vilalta & Garcia-Forner 2017). A través de la relación entre el potencial hídrico foliar al mediodía (Ψ_{HMD}) y el pre amanecer (Ψ_{HPA}) es posible definir el grado de Iso/anisohidrismo de las plantas. En ese sentido, relaciones entre Ψ_{HMD} y Ψ_{HPA} con pendientes más planas definen comportamientos más isohídricos (Martínez-Vilalta & Garcia-Forner 2017). Adicionalmente, los comportamientos hídricos y estomáticos también

pueden verse reflejados en la eficiencia intrínseca en el uso del agua (iWUE). Dado que, la iWUE es la relación entre la ganancia de carbono en la fotosíntesis (A) y la conductancia foliar para el vapor de agua (g_s), A/g_s (Farquhar & Richards 1984; Bacon 2009), la reducción de la apertura estomática conlleva a una maximización de la iWUE. Por lo que se espera una elevada iWUE asociada al comportamiento más cercano al isohídrico. Como se ha descrito en la sección 1.3.3 del Capítulo 1 de esta tesis, la eficiencia en el uso del agua tiene una estrecha relación con la composición isotópica de carbono en los tejidos foliares ($\delta^{13}\text{C}$), lo que posibilita la utilización del $\delta^{13}\text{C}$ para inferir la iWUE durante o el crecimiento. El género *Populus* presenta una amplia variabilidad en la WUE, además no existe una asociación clara entre la WUE y la productividad en distintos clones de álamos (Zhang et al. 2004; Marron et al. 2005; Monclus et al. 2005, 2006). Esto sugiere la posibilidad de combinación entre alta productividad y alta eficiencia en el uso del agua, lo que supondría una ventaja considerable para el cultivo del álamo en zonas propensas a la sequía.

Durante períodos de alta demanda evaporativa y/o reducción en la disponibilidad de agua, el control estomático puede no ser suficiente para evitar las fluctuaciones en el potencial hídrico de las plantas. Esto puede resultar en un aumento de la tensión a la cual el agua se encuentra en el xilema y, eventualmente, en la formación de burbujas de aire en el xilema, proceso conocido como cavitación (Tyree & Sperry 1989). A su vez, la cavitación puede resultar en la reducción de la conductividad hidráulica por embolismo que tiene como efecto la caída del potencial hídrico de la hoja, pérdida de turgencia y cierre estomático, con el consiguiente deterioro de la fotosíntesis y la productividad (Nardini et al. 2011). A través de las “curvas de vulnerabilidad” (CV) se puede conocer el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica en función de la tensión del xilema. Uno de los parámetros más importantes obtenidos a través de las CV es el potencial agua que produce 50% de pérdida en la conductividad hidráulica del tallo (P_{50}). Plantas con mayor vulnerabilidad a la cavitación presentan el 50% de pérdida en la conductividad hidráulica a potenciales hídricos menos negativos que aquellas que con una mayor resistencia a la cavitación. El proceso de reparación de la cavitación ha sido ampliamente discutido en la comunidad científica. Diversos estudios sugieren que la formación de una presión radical positiva generada

durante la noche o bajo condiciones de buena disponibilidad de agua puede actuar en la reparación de la cavitación del xilema de algunas especies (Vogt 2001; Hao et al., 2013). Adicionalmente, también ha sido reportada la reparación de la cavitación del xilema bajo tensión. En tal caso, el proceso estaría modulado por un gradiente de agua, azúcares e iones creado entre las células del xilema y del floema (Nardini et al. 2011; Konrade et al. 2019). En álamos se ha sugerido que la reparación de la cavitación ocurre mediante el reabastecimiento de los vasos con el agua proveniente de las células del parénquima circundante (Secchi & Zwieniecki 2010; Secchi et al. 2011). A pesar de que las especies de *Populus* estén entre los árboles de crecimiento rápido más vulnerables a la cavitación inducida por el estrés hídrico, existen reportes que indican una amplia variabilidad inter e intraespecífica para la resistencia a la cavitación (Cochard et al. 2007; Fichot et al. 2010; 2015). En distintos genotipos de *Populus*, el xilema con menor vulnerabilidad a la cavitación se asoció a un comportamiento más cercano al anisohídrico, posiblemente estas características permitieron a las plantas mantener la integridad de la columna de agua en el xilema en respuesta las fluctuaciones del Ψ_H en condiciones de déficit hídrico (Attia et al. 2015; Zhang et al. 2020).

El ajuste osmótico y la modificación de la elasticidad de la pared celular son otras formas en que las especies vegetales pueden responder a la sequía y evitar potenciales hídricos críticamente bajos. El ajuste osmótico, en particular, se refiere a la acumulación de compuestos osmóticamente activos que reducen el potencial osmótico celular, y, en consecuencia, el potencial hídrico. El ajuste osmótico conlleva una mayor turgencia cuando las células están totalmente hidratadas y la pérdida de turgencia a un potencial hídrico más negativo. Como resultado, ocurre un aumento del margen de Ψ_H en el cual las hojas mantienen la turgencia, lo que permite la continuada captación de agua por la planta aun con la reducción del potencial hídrico del suelo (Bartlett et al. 2012; Vilagrosa et al. 2012; Basu et al. 2016). La elasticidad de la pared celular, a su vez, define la medida en que las células pueden disminuir su potencial hídrico hasta alcanzar el punto de pérdida de turgencia. Una mayor elasticidad de la pared le confiere a la célula la capacidad de almacenar más agua cuando se encuentra en estado de plena turgencia, por lo que su volumen puede disminuir más antes de alcanzar el punto de pérdida de turgencia (Bartlett et

al. 2012). Tanto el ajuste osmótico como los cambios en la elasticidad de la pared celular son reconocidos como moduladores del potencial agua en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP}). Usualmente, se utiliza el Ψ_{TLP} para evaluar la tolerancia a la sequía de las plantas, ya que porque una Ψ_{TLP} más negativa amplía el rango de Ψ_H en el que la hoja permanece turgente y mantiene su función (Lenz et al. 2006). Debido a la correlación entre Ψ_{TLP} y $\Psi_{H PA}$, se propone que la plasticidad en las respuestas estomáticas a la Ψ_H es más probable que ocurra en especies anisohídricas, ya que muestran mayores variaciones estacionales en las relaciones hídricas foliares que las especies isohídricas (Nolan et al. 2017).

La actividad forestal en la provincia de Mendoza es altamente dependiente del riego, como se detalló en los capítulos anteriores. Asimismo, el agua potencialmente disponible para el riego (evaluado a través del caudal de los principales ríos de Mendoza) de los últimos 12 años fue menor que la media histórica lo que condujo a la declaración de emergencia hídrica a nivel provincial, fenómeno ya descrito previamente. Esto pone en riesgo la actividad forestal de Mendoza y resalta la importancia en la búsqueda de genotipos más resistentes a la sequía. En general, los mecanismos de resistencia a la sequía pueden conllevar a una reducción en la productividad. Por ejemplo, la limitación de la pérdida de agua por el cierre estomático disminuye la asimilación de CO_2 . También, la mayor asignación de carbono para la formación de un xilema más resistente a la cavitación podría resultar en un menor crecimiento. Sin embargo, algunos mecanismos asociados a la resistencia a la sequía pueden no afectar la productividad, por ejemplo, la WUE y osmorregulación (Zhang et al. 2004; Blum 2005; Marron et al. 2005; Monclus et al. 2005, 2006). Aun así, la variabilidad en respuestas adaptativas presentes en *Populus* pone en evidencia la posibilidad de selección de genotipos con mayor resistencia a la sequía que los clones actualmente utilizados en la provincia.

5.2. Objetivos e hipótesis

5.2.1. Objetivos

Evaluar el efecto de la restricción hídrica de larga duración en condiciones experimentales semi-controladas (invernáculo) sobre clones de *Populus deltoides* y *Populus × canadensis* cultivados y otros comercialmente disponibles.

Clasificar los distintos clones de *Populus* en el continuum entre los comportamientos isohídrico y anisohídrico.

Definir la resistencia a la cavitación de los distintos clones de *Populus* analizados.

Evaluar la capacidad de ajuste en las relaciones hídricas foliares y en la eficiencia en el uso de agua de los distintos clones de *Populus* evaluados bajo condiciones de restricción hídrica de larga duración.

5.2.2. Hipótesis

Los clones de *Populus* comercialmente disponibles que producen mayor biomasa de fuste con menor disponibilidad de agua durante su crecimiento presentan comportamiento más cercano al anisohídrico asociado a una baja vulnerabilidad a la cavitación, capacidad de regulación osmótica y de modificación del módulo de elasticidad de la pared celular. Por otro lado, bajo una disponibilidad de agua limitada los clones con comportamiento más isohídrico presentan menor crecimiento, a la vez que muestran una mayor eficiencia intrínseca en el uso del agua.

5.3. Materiales y métodos

5.3.1. Material vegetal

Se estudió el efecto del estrés crónico en el crecimiento de los mismos clones evaluados en el capítulo 4: *Populus × canadensis* ('Conti 12', 'Guardi', 'I-214' e 'I45/51') y *Populus deltoides* ('Stoneville 67', 'Catfish 2', 'Dvina' y 'Australiano 129/60'). La propagación de los clones fue realizada de la misma manera que en el experimento descrito en el Capítulo 4 de esta tesis (ver la sección 4.3 para más detalles). Después de la brotación, las plantas se redujeron a un solo brote y se transfirieron a macetas de 20 l con una mezcla 2:1 v/v de sustrato comercial a base de turba

(KEKKILÄ professional, <https://www.kekkilaprofessional.com/>) y de arena. Las plantas fueron suplementadas con 2.5 g de Hydrocomplex (12-11-18 NPK y micronutrientes; Yara; Buenos Aires, Argentina) en forma individual semanalmente. Cada individuo fue regado a través un sistema de riego por goteo automatizado y se mantuvieron a capacidad de campo hasta el comienzo de este experimento de déficit hídrico.

5.3.2. Tratamientos

En noviembre de 2017, en la temporada de crecimiento siguiente en la cual se realizó el experimento descrito en el capítulo 4, se aplicaron 3 tratamientos hídricos durante 5 meses: *i*) Bien regado (WW, acrónimo del inglés *Well-watered*), en el cual las plantas fueron regadas frecuentemente de manera de mantener el contenido volumétrico de agua del sustrato (SWC, acrónimo del inglés *Soil water content*) próximo a la capacidad de campo ($\approx 30\%$ v/v); *ii*) restricción hídrica moderada (RM), en el cual se mantuvo el SWC cercano a 18% v/v; *iii*) restricción hídrica severa RS, manteniendo el SWC cercano a 10% v/v. Se eligieron estos tratamientos de riego para simular la actual reducción en el agua disponible para el riego de las plantaciones de álamo (evaluada en el Capítulo 2 y 3 a través del caudal del río Tunuyán). Se controló el contenido volumétrico de agua del sustrato con sensores de humedad de suelo ECH₂O 10HS (Decagon Devices, Pullman, USA) conectados a un “data logger” Em50 (Decagon Devices).



Figura 5.1. a) Vista norte del experimento en el interior del invernáculo. b) Crecimiento de los clones bajo los tres tratamientos hídricos.

Las condiciones ambientales dentro del invernáculo durante el período experimental fueron: temperatura media cercana a los 27.4 °C, (máxima: 55.5 °C y mínima: 4.6 °C); humedad relativa media de 39.9 % (máxima: 99.8 % y mínima: 4.9 %), medidas a cada 30 minutos con sensores Hygro Button (iButton DS 1923; <https://www.maximintegrated.com/en.html>) ubicado en el centro del invernáculo a 2.0 m del piso. Además, la intensidad de la radiación solar (densidad del flujo de fotones fotosintéticamente activos, 400 - 700 nm) al mediodía solar dentro del invernáculo fue de 920 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ medida con un sensor hemisférico Skye SKP 215 conectado un SpectroSense+2 (Skye Instruments Ltd, Powys, UK).

5.3.3. Diseño experimental

Se empleó un diseño experimental factorial con dos factores (clon y restricción hídrica) con ocho y tres niveles, respectivamente. Las plantas (unidad experimental) se dispusieron en forma sistemática dentro del invernáculo de la misma manera que en el experimento descrito en el Capítulo 4 de esta tesis (ver la sección 4.3.1. “Condiciones de crecimiento y diseño experimental” y Fig. 4.1 para más detalles).

5.3.4. Determinaciones morfológicas y fisiológicas

Se midió el potencial hídrico de las hojas antes del amanecer ($\Psi_{H\ PA}$) de todos los tratamientos en el día 30, como una medida indirecta del máximo potencial hídrico del suelo en la maceta (Ψ_S). También se midió el $\Psi_{H\ PA}$ y el potencial hídrico de las hojas al mediodía ($\Psi_{H\ MD}$) en el día 120 para evaluar la habilidad de regulación del potencial hídrico foliar de los diferentes clones (clasificación iso/anisohídrica). Para ello, se seleccionó una hoja completamente expandida por clon para cada tratamiento ($n = 5$). Las hojas fueron cubiertas con bolsas de nylon para evitar la transpiración de las mismas. Medimos el $\Psi_{H\ PA}$ ~2 horas antes del amanecer y $\Psi_{H\ MD}$ en el mediodía solar (momento en que el sol alcanza su máxima altura en el cielo) con una cámara de presión (Modelo 2.5 + 10, Bio-Control, Buenos Aires, Argentina) basada en Scholander et al. (1965).

La respuesta elástica de la hoja y la osmorregulación fueron evaluadas a partir de la construcción de curvas de presión-volumen (P-V) por el método de transpiración libre (Tyree & Hammel 1972) entre los meses de febrero y marzo de 2018 (días 100 hasta 130). Para ello, se utilizó una hoja completamente expandida por clon para cada tratamiento ($n = 5$). Las hojas fueron colocadas en agua destilada y se las dejó hidratar en oscuridad (cubiertas por bolsas negras) por ~2 horas, con el fin de alcanzar la turgencia completa. Las mediciones del contenido relativo de agua (CRA) fueron realizadas a diferentes valores de Ψ_H (Tyree & Richter 1982) a medida que cada hoja se deshidratava libremente en el laboratorio. Después de las mediciones, las hojas se secaron en estufa a 65°C durante 48 horas para calcular el CRA. Se ajustaron curvas de Ψ_H vs. CRA y se calculó el potencial osmótico a plena turgencia ($\pi_{o\ SAT}$), el potencial agua en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{tp}), el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA_{tp}), la fracción simplástica (V_s), y el módulo de elasticidad (ϵ_{max}).

El crecimiento de todas las plantas ($n=10$) fue registrado a través de la medición del diámetro de la base del brote en la inserción con la estaca (DAB) y de la altura (H) al final del ensayo. Se midió el área foliar total (AF) y se cosechó la biomasa de hojas y de tallo (considerando el tallo principal y todas las ramas laterales) de 5 plantas por clon por cada tratamiento al final del ensayo (día 150). Esta biomasa fue secada en estufa a 65°C para la obtención del peso seco. A través del área foliar total y la biomasa de hojas se determinó el área foliar específica (SLA, del acrónimo en inglés *Specific Leaf Area*). La composición isotópica del carbono ($\delta^{13}C$) en las hojas fue considerada como una medida indirecta de la eficiencia intrínseca en el uso del agua (iWUE) de los distintos clones (Farquhar et al. 1989). Para ello, se molieron las hojas con un molinillo IKA A11 basic (IKA-Werke GmbH & Co. KG, Staufen, Alemania) y se determinaron las relaciones $^{13}C/^{12}C$ en el laboratorio del Instituto de Isótopos Estables en Ciencias Ambientales (LIECA) a través de un espectrómetro Thermo Scientific DELTA V Advantage acoplado a través de la interfase ConFlo IV a un Analizador Elemental Flash 2000. Luego, se calculó el $\delta^{13}C$ tal como fue descrito en la sección de “Materiales y Métodos – Extracción de α -celulosa” del Capítulo 3 de la presente tesis.

Los tallos de plantas WW (n= 4) fueron cosechados y luego acondicionados en agua destilada con hipoclorito de sodio en la heladera. Se eliminaron los brotes laterales y las superficies expuestas fueron selladas con pegamento instantáneo (La gotita; Alkapol S.A., Buenos Aires, Argentina). El largo de los segmentos de tallo fue determinado a través de la medición previa del largo máximo de vaso de cada clon siguiendo los procedimientos de Brodribb & Feild (2000). Los tallos fueron cortados bajo agua para evitar la introducción de émbolos adicionales y luego fueron conectados a una fuente de agua presurizada (perfusionador de alta presión; Fernández & Gyenge 2010) con agua destilada (Fig. 5.2a y b). Se generó una presión de 0.01 MPa durante 10 minutos para establecer el flujo de agua por el tallo. Para asegurar que el material estaba libre de cualquier embolismo, se aplicó una presión de 0.1 MPa por 1 minuto seguido de 5 minutos a una presión de 0.01MPa, repitiendo esta operación tres veces. Luego, se generaron "curvas de vulnerabilidad a la cavitación" (CV) a través de los procedimientos descritos por Salleo et al. (1992) y Sperry & Saliendra (1994). Para ello, se realizaron pequeños cortes en la corteza para aumentar el ingreso de aire al sistema vascular (Sperry & Saliendra 1994). Se introdujeron los segmentos de tallo en una cámara de doble entrada (Sperry & Saliendra 1994) y se conectaron sus extremos basales al perfusionador de alta presión (Fig. 5.2c y d). Se generó una presión de 0.05 MPa en la cámara para evitar la pérdida de agua del xilema por los cortes de la corteza, dejando que el caudal se equilibrara durante 10 minutos. Se determinó la conductividad inicial, para ello se aumentó el flujo de agua a 0.01 MPa y, se colectó el agua que fluyó a través del segmento de madera en tubos con papel absorbente previamente pesados. Después de la medición inicial, se redujo el flujo de agua y se aumentó la presión del aire de la cámara en incrementos preestablecidos (aproximadamente 0.25 MPa), dejando que se equilibrara durante 10 minutos. Luego, se redujo la presión de la cámara a 0.05 MPa, se aumentó el flujo de agua, y se volvió a medir la conductancia. Este proceso fue repetido hasta que la conductancia del segmento resultó insignificante.

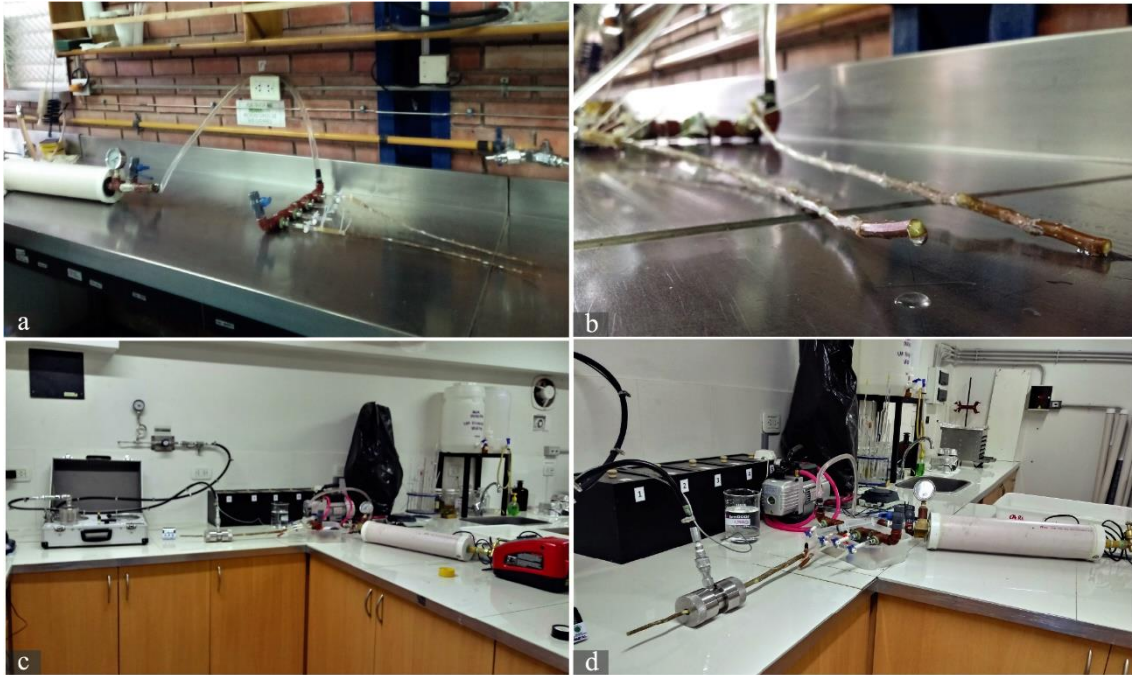


Figura 5.2. a y b). Segmentos de tallo conectados al perfusionador de alta presión. c y d). Segmentos de tallo conectados al perfusionador e introducidos a la cámara de doble entrada para la realización de la curva de presión volumen.

5.3.5. Análisis estadísticos

El ajuste de las curvas de vulnerabilidad se realizó en R (R Development Core Team, 2014) utilizando el paquete *fitplc* (Duursma & Choat 2017) a través de la función de Weibull reparametrizada por Ogle et al. (2009), a partir de la cual se calcularon los valores de 12%, 50% y 80% de la pérdida de conductividad (P_{12} , P_{50} y P_{88} , respectivamente) para cada la curva de cada uno de los segmentos de tallos. Luego, las variables P_{12} , P_{50} y P_{88} se ajustaron utilizando modelos lineales generales considerando clon (clon), potencial del xilema provocando la pérdida de conductividad hidráulica (pot) y la interacción (clon \times pot) como efectos fijos del modelo. La misma variable también se ajustó considerando especie/híbrido ($n=16$) como efecto fijo del modelo. Las variables altura (H), diámetro de la base (DAB), SWC, Ψ_{HPA} , biomasa de tallo, área foliar total, SLA y los parámetros de las curvas de presión- volumen (π_{0SAT} , Ψ_{TLP} , CRA_{TLP} , V_s y ϵ_{max}) se ajustaron utilizando modelos lineales generales considerando clon (clon), tratamiento (trat) y la interacción (clon \times trat) como efectos fijos adicionales del modelo. Se utilizó el software Infostat versión 2018 (Di Rienzo et al. 2018) y su interfaz con R (R versión 3.6.1 software, R

Core Team, Vienna, Austria). Todas las pruebas estadísticas se consideraron significativas a un nivel de $p \leq 0.05$. La homocedasticidad y la normalidad de los residuos en los modelos seleccionados fueron testeadas a través del análisis visual de los gráficos. En aquellos casos donde el supuesto de homocedasticidad no se cumplió, se modeló la estructura de la varianza (Zuur et al. 2009) utilizando la función varIdent. Se evaluó la bondad de ajuste por medio del criterio de información de Akaike y Bayesiano para la elección del modelo que mejor se ajustaba para cada una de las variables. Se usó la prueba DGC como post test para comparar las medias (Di Rienzo et al. 2002).

La capacidad de regular el potencial hídrico de la hoja y, por tanto, los diferentes grados de isohidrismo entre los clones de *Populus*, se evaluaron mediante regresiones lineales entre el $\Psi_{H_{PA}}$ y $\Psi_{H_{MD}}$ de cada clon bajo los tres tratamientos hídricos. Vale recordar que pendientes planas indican comportamientos isohídricos (Martínez-Vilalta & Garcia-Forner 2017). También se evaluó las correlaciones entre de la biomasa del tallo y el área foliar total, Ψ_{TLP} y $\pi_{0_{SAT}}$, y entre el Ψ_{TLP} y ϵ_{max} . Las correlaciones lineales se evaluaron con el coeficiente de correlación de Pearson ($p < 0.05$).

5.4. Resultados

El contenido volumétrico de agua del sustrato (SWC) fue diferente entre los tratamientos (Fig. 5.3a). El tratamiento bien regado (WW) presentó valores de SWC de ~30%, mientras que en restricción hídrica moderada (RM) el SWC fue de ~20% y en restricción hídrica severa (RS) de ~10%. Los valores de SWC resultaron en valores de $\Psi_{H_{PA}}$ diferentes para los distintos tratamientos (Fig. 5.3b). Las plantas del tratamiento WW estuvieron sometidas a $\Psi_{H_{PA}}$ de -0.22 ± 0.01 MPa, mientras que bajo los tratamientos RM y RS el $\Psi_{H_{PA}}$ presentado por las plantas fue de -0.43 ± 0.02 MPa y -0.88 ± 0.04 MPa, respectivamente.

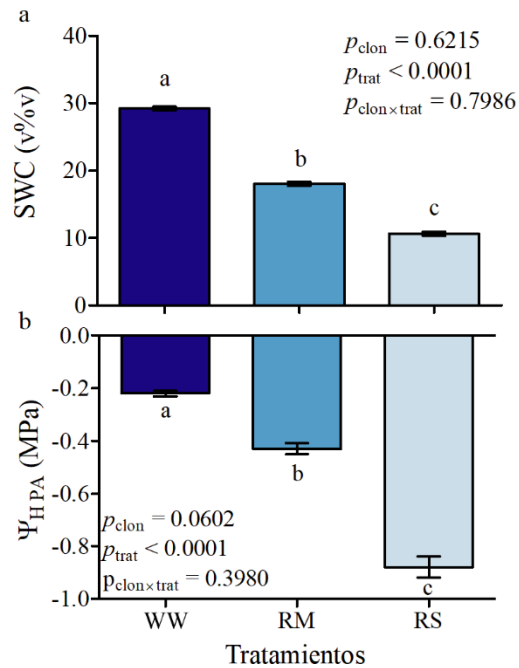


Figura 5.3. a) Contenido volumétrico de agua del sustrato (SWC) de plantas bajo los tratamientos Bien regado (WW), Restricción hídrica moderada (RM) y Restricción hídrica severa (RS). B) Potencial hídrico foliar pre amanecer de plantas bajo los tratamientos WW, RM y RS. Las barras representan media \pm SE (n=5). Los datos fueron analizados usando los MLG y DGC como post-test. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias.

La producción de biomasa de tallo de los distintos clones fue afectada diferencialmente por los tratamientos de restricción hídrica (Fig. 5.4a). Se consideró a la biomasa de tallo como la variable que representa el crecimiento acumulado efectivo del tallo, ya que refleja tanto el incremento en altura como en DAB. Bajo el tratamiento WW los clones se dividieron en tres grupos de crecimiento (Fig. 5.4a). *P. × canadensis* ‘Guardi y *P. deltoides* ‘Stoneville 67’ y ‘Australiano 129/60’ presentaron el mayor crecimiento (Fig. 5.4a). Estos clones fueron seguidos por *P. × canadensis* ‘I45/51’, ‘I-214’ y *P. deltoides* ‘Dvina’ en el segundo grupo de crecimiento intermedio, y luego por *P. × canadensis* ‘Conti 12’ y *P. deltoides* ‘Catfish 2’ en el grupo de menor crecimiento. Los clones de mayor crecimiento (‘Guardi’, ‘Stoneville 67’ y ‘Australiano 129/60’) superaron por el doble a los más lentos (‘Conti 12’ y ‘Catfish 2’). Como se esperaba, bajo los tratamientos de restricción hídrica todos los clones redujeron la acumulación de biomasa (Fig. 5.4a). Los clones *P. × canadensis* ‘I45/51’ e ‘I-214’ presentaron el mayor crecimiento bajo RM. Estos clones fueron seguidos por *P. × canadensis* ‘Guardi y *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’, y

luego por 'Conti 12', 'Stoneville 67' y 'Dvina'. 'Catfish2' presentó el menor valor de biomasa de tallo bajo el tratamiento RM. En el tratamiento RM con respecto al tratamiento WW, los clones presentaron reducciones de biomasa de tallo entre 74% y 90% presentando la siguiente clasificación de menor a mayor sensibilidad al estrés hídrico: 'I45/51', 'I-214', 'Australiano 129/60', 'Guardi', 'Stoneville 67', 'Dvina', 'Conti 12' y 'Catfish 2'. Bajo el tratamiento RS todos los clones presentaron un crecimiento similar, con reducciones que variaron de 87% a 97% respecto las plantas WW (Fig. 5.4a). El crecimiento en altura (H) y en diámetro (DAB) de los distintos clones fueron afectados diferencialmente por los tratamientos de restricción hídrica (Fig. 5.4b y c). Bajo los tratamientos de restricción hídrica todos los clones redujeron H y DAB. El efecto de los tratamientos hídricos en el crecimiento en H y DAB de los distintos clones fue similar al efecto observado en la acumulación de biomasa de tallo. Sin embargo, la magnitud de reducción de biomasa bajo los tratamientos RM y RS con respecto al tratamiento WW fue mayor en esta variable que en las variables H y DAB.

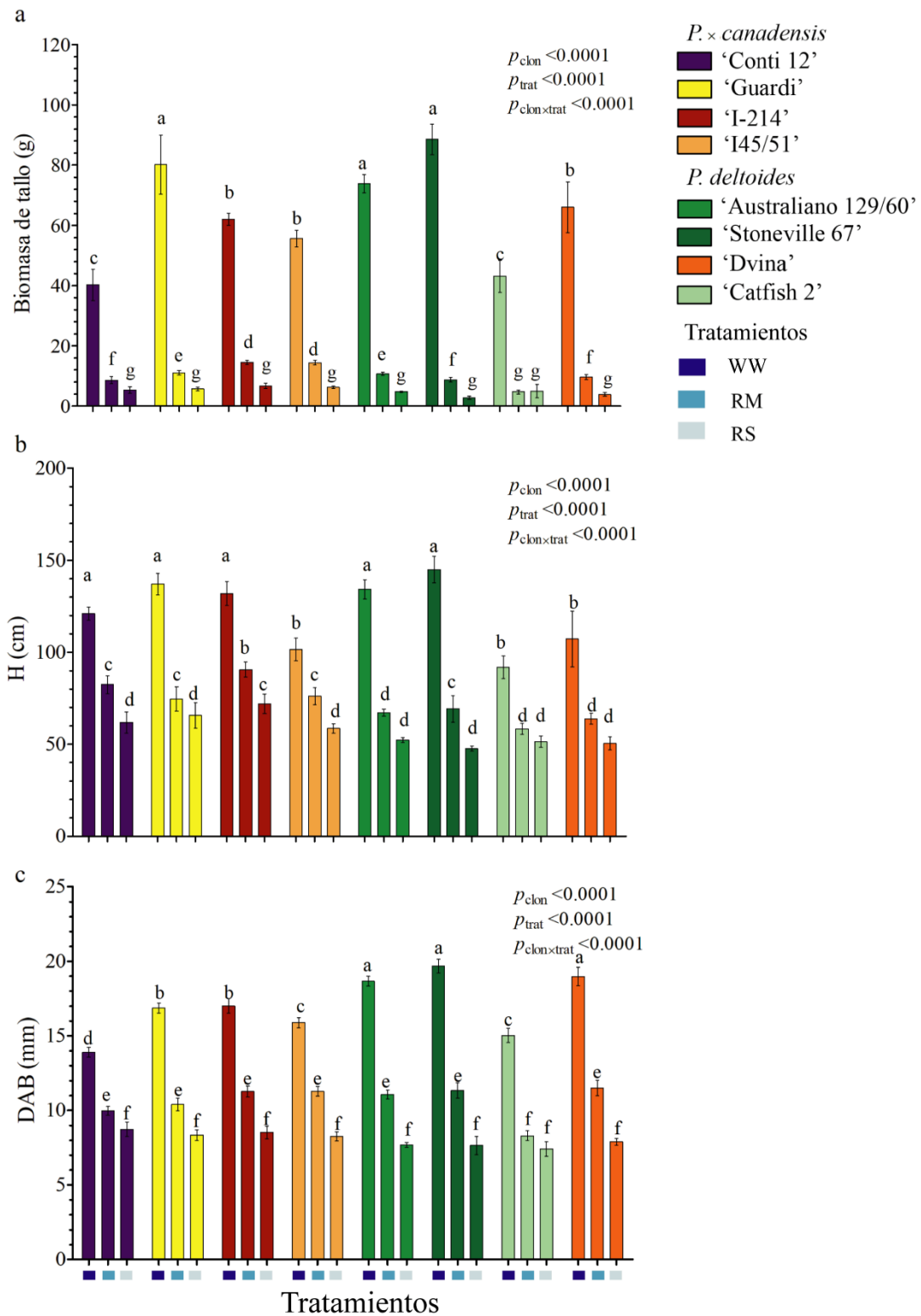


Figura 5.4. Crecimiento acumulado de los diferentes parámetros analizados en los distintos clones bajo los tratamientos Bien regado (WW), Restricción hídrica moderada (RM) y Restricción hídrica severa (RS): a) Biomasa de tallo. B) Altura final (H). c) Diámetro a la altura de la base (DAB). Las barras representan media \pm SE (H y DAB n=10; Biomasa de tallo n=5). Los datos

fueron analizados usando los MLG y DGC como post-test. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias.

El área foliar total de los distintos clones fue afectada diferencialmente por los tratamientos de restricción hídrica (Fig. 5.5a). Bajo el tratamiento WW, los clones se dividieron en tres grupos de área foliar total. ‘Guardi’ y ‘Australiano 129/60’ presentaron los mayores valores, seguidos de ‘Conti 12’, ‘I-214’ y ‘Stoneville 67’ en el grupo intermedio, e ‘I45/51’, ‘Dvina’ y ‘Catfish 2’ en el grupo con los menores valores. Bajo el tratamiento RM, los clones se separaron en dos grupos: ‘Australiano 129/60’, ‘Conti 12’, ‘I-214’ y ‘Stoneville 67’ presentaron los mayores valores de área foliar, mientras que ‘Catfish2’, ‘Guardi’, ‘I45/51’ y ‘Dvina’ mostraron los mínimos. Bajo el tratamiento RS, todos los clones presentaron áreas foliares similares. La biomasa de tallo se correlacionó positivamente con el área foliar total desarrollada por los individuos ($r = 0.7$, $p < 0.05$). El área foliar específica (SLA) de los distintos clones resultó afectada diferencialmente por los tratamientos de restricción hídrica (Fig. 5.5b). Bajo el tratamiento WW, los clones se dividieron en dos grupos de SLA: ‘Conti 12’, ‘I-214’, ‘Australiano 129/60’, ‘Stoneville 67’ y ‘Dvina’ presentaron los mayores SLA mientras que ‘Guardi’, ‘I45/51’ y ‘Catfish 2’ presentaron los menores valores. Los tratamientos de restricción hídrica afectaron al SLA de los *P. × canadensis* ‘Guardi’ e ‘I45/51’, y de los *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’, ‘Stoneville 67’ y ‘Dvina’ en relación con el tratamiento WW. Los *P. × canadensis* aumentaron el SLA, mientras que los *P. Deltoides* la redujeron. ‘Guardi’ aumentó el SLA bajo el tratamiento RS, mientras que ‘I45/51’ lo aumentó bajo RM y RS. ‘Australiano 129/60’ incrementó el SLA bajo los dos tratamientos de restricción hídrica, mientras que ‘Stoneville 67’ y ‘Dvina’ lo hicieron bajo el tratamiento RS (Fig. 5.5).

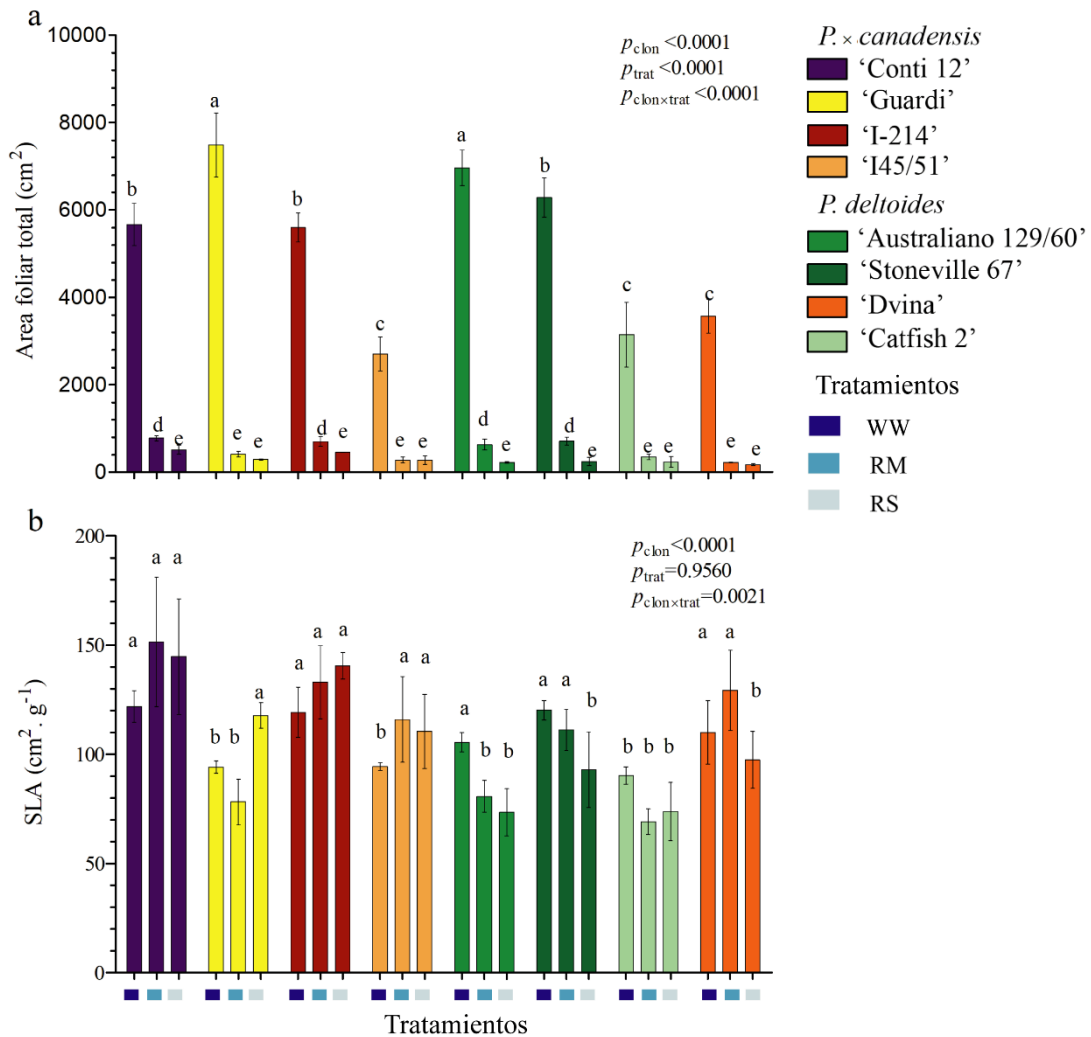





















Figura 5.5. Crecimiento de hojas de los distintos clones bajo los tratamientos Bien regado (WW), Restricción hídrica moderada (RM) y Restricción hídrica severa (RS). A) Área foliar total. b) Área foliar específica (SLA). Barras representan media \pm SE (n=5). Los datos fueron analizados usando los MLG y DGC como post-test. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias.

El $\delta^{13}\text{C}$ de hojas fue diferente entre los tratamientos y entre los clones (Tabla 5.1). El aumento de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (valores menos negativos) indicó un enriquecimiento en ^{13}C en los tejidos vegetales y un aumento de la eficiencia intrínseca en el uso del agua (iWUE). Entre los clones, el $\delta^{13}\text{C}$ osciló entre -31.03 ± 0.3 y -29.33 ± 0.3 . El *P. × canadensis* 'Conti 12' presentó los menores valores de $\delta^{13}\text{C}$, demostrando ser el clon con menor iWUE entre los clones estudiados. En el segundo grupo, se agruparon *P. × canadensis* 'I214' y *P. deltoides* 'Catfish 2', que fueron seguidos por 'Dvina', 'Stoneville 67', 'Guardi', 'I45/51' y 'Australiano 129/60'. El estrés hídrico generó un enriquecimiento en el contenido del isótopo pesado en las hojas,

indicando que las plantas cerraron los estomas. Para entender como los clones se clasifican según la $iWUE$ bajo las distintas disponibilidades de agua particionamos los valores de $\delta^{13}C$ por tratamiento (Fig. 5.6). En los 3 tratamientos el $\delta^{13}C$ varió entre los clones. Bajo el tratamiento WW, el $\delta^{13}C$ indica la $iWUE$ inherente de cada clon, así el orden de clasificación de menor a mayor eficiencia en el uso de agua inherente de los clones fue ‘Conti 12’, ‘Catfish 2’, ‘I214’, ‘Dvina’, ‘Australiano 129/60’ ‘I45/51’, ‘Stoneville 67’ y ‘Guardi’ (Fig. 5.6a). Con el incremento del estrés hídrico el orden de clasificación de los clones según el $\delta^{13}C$ varió (Fig. 5.6b y c). Bajo el tratamiento RM, ‘Dvina’ y ‘Australiano 129/60’ pasaron a clasificarse entre los clones con mayor eficiencia en el uso de agua. Por otro lado, ‘Stoneville 67’ estuvo entre los clones con menor $iWUE$ (Fig. 5.6b). Bajo el tratamiento RS, ‘Australiano 129/60’, ‘I45/51’ y ‘Dvina’ fueron los clones que presentaron los menores valores de $\delta^{13}C$ (Fig. 5.6c). En todos los tratamientos ‘Conti 12’ y ‘I-214’ fueron los clones con mayor valor de $\delta^{13}C$.

Tabla 5.1. Composición isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) en hojas en función del clon y el tratamiento y su interacción. Los valores indican las medias \pm SE (n=5). Los datos fueron analizados usando los MLG y DGC como post-test. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los clones y entre los tratamientos.

		$\delta^{13}\text{C}$	
Clon \times Tratamiento		$p_{\text{clon} \times \text{trat}} = 0.3174$	
	'Conti 12'	WW	-31.12 \pm 0.47
		RM	-29.74 \pm 0.47
		RS	-29.23 \pm 0.61
	'Guardi'	WW	-28.86 \pm 0.47
		RM	-27.70 \pm 0.53
		RS	-26.43 \pm 0.61
	'I-214'	WW	-30.14 \pm 0.47
		RM	-29.12 \pm 0.47
		RS	-28.73 \pm 0.61
	'I45/51'	WW	-29.22 \pm 0.47
		RM	-27.46 \pm 0.47
		RS	-26.28 \pm 0.53
	'Australiano 29/60'	WW	-29.88 \pm 0.47
		RM	-29.96 \pm 0.47
		RS	-25.86 \pm 0.47
	'Stoneville 67'	WW	-28.90 \pm 0.47
		RM	-26.70 \pm 0.75
		RS	-28.46 \pm 0.47
	'Catfish 2'	WW	-30.32 \pm 0.47
		RM	-29.19 \pm 0.47
		RS	-26.70 \pm 0.61
	'Dvina'	WW	-29.92 \pm 0.47
		RM	-27.94 \pm 0.47
		RS	-26.40 \pm 0.53
Clon	$p_{\text{clon}} < 0.0001$		
	'Conti 12'	-30.03 \pm 0.30	a
	'Guardi'	-27.66 \pm 0.31	c
	'I-214'	-29.33 \pm 0.30	b
	'I45/51'	-27.65 \pm 0.28	c
	'Australiano 129/60'	-27.57 \pm 0.27	c
	'Stoneville 67'	-28.02 \pm 0.33	c
	'Catfish 2'	-28.71 \pm 0.30	b
	'Dvina'	-28.09 \pm 0.28	c
Tratamiento	$p_{\text{trat}} < 0.0001$		
	WW	-29.80 \pm 0.17	a
	RM	-28.31 \pm 0.17	b
	RS	-27.04 \pm 0.21	c

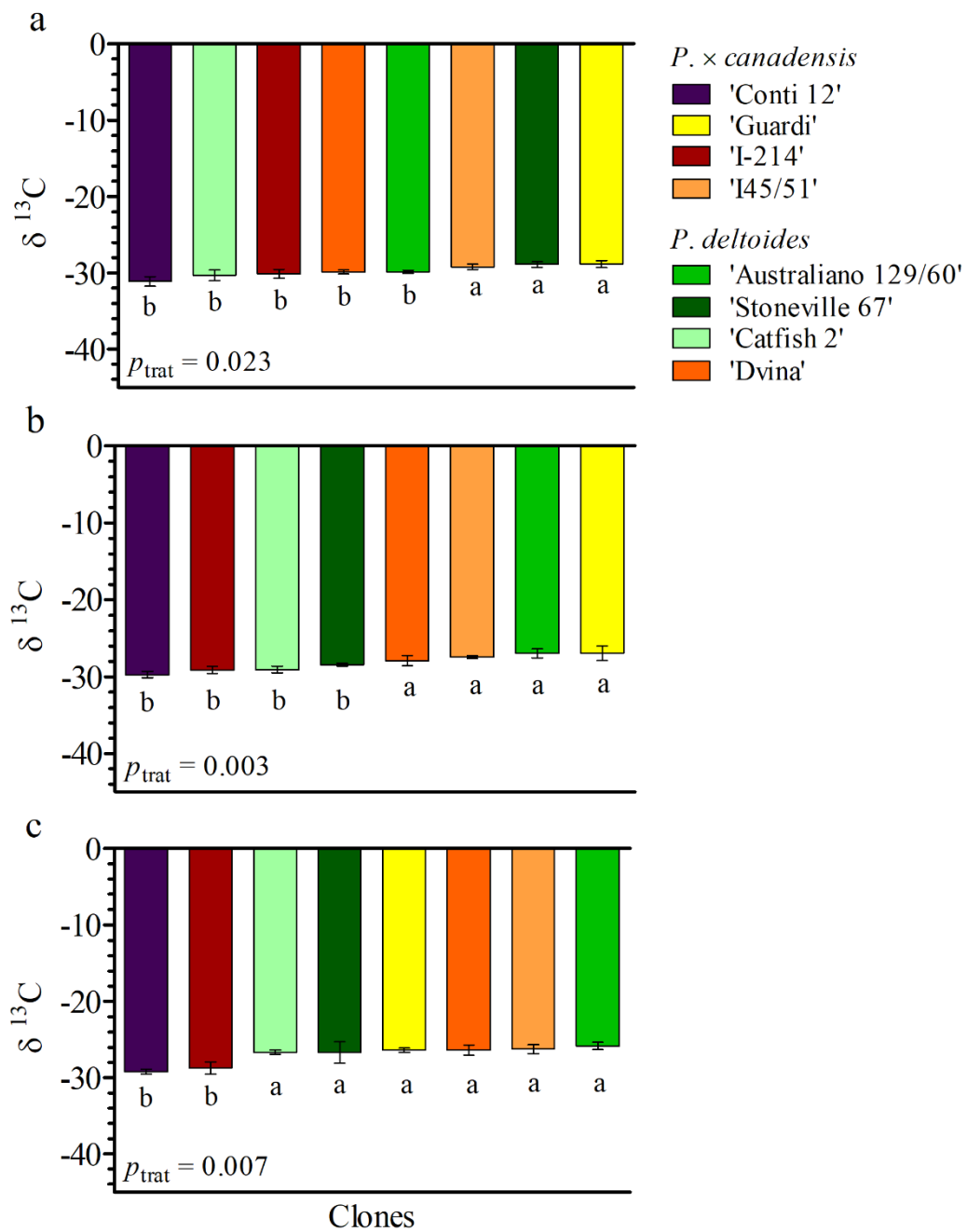


Figura 5.6. Composición isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) en hojas de los clones en función del tratamiento: a) Bien regado (WW), b) Restricción hídrica moderada (RM) y c) Restricción hídrica severa (RS). Las barras indican las medias \pm SE ($n=5$). Los datos fueron analizados ajustando MLG y DGC como post-test. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los clones.

Tabla 5.2. Parámetros estimados a partir de las curvas de PV: potencial agua en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP} , acrónimo del inglés *Turgor Loss Point*), potencial osmótico a saturación ($\pi_{o SAT}$), módulo de elasticidad de la pared celular a plena turgencia (ϵ_{max}), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA_{TLP}) y volumen de agua simplástica (V_s) en función de clon, tratamiento y su interacción. Los valores indican las medias \pm SE (n=5). Los datos fueron analizados tras el ajuste de MLG y DGC como post-test. Letras diferentes indican diferencias significativas.

		Ψ_{TLP} (MPa)	$\pi_{o SAT}$ (MPa)	ϵ_{max} (MPa)	CRA_{TLP}	V_s
Clon \times Tratamiento		$p_{clon \times trat} = 0.02$	$p_{clon \times trat} = 0.03$	$p_{clon \times trat} = 0.02$	$p_{clon \times trat} = 0.009$	$p_{clon \times trat} = ns$
🟪 ‘Conti 12’	WW	-1.41 \pm 0.06 a	-1.16 \pm 0.08 a	12.96 \pm 1.39 a	0.93 \pm 0.01 a	0.35 \pm 0.05
	RM	-1.46 \pm 0.06 a	-1.19 \pm 0.1 a	13.85 \pm 1.39 a	0.92 \pm 0.01 a	0.43 \pm 0.05
	RS	-1.34 \pm 0.06 a	-1.06 \pm 0.1 a	13.45 \pm 1.39 a	0.93 \pm 0.01 a	0.29 \pm 0.05
🟨 ‘Guardi’	WW	-1.41 \pm 0.11 a	-1.19 \pm 0.08 a	18.22 \pm 1.39 a	0.94 \pm 0.01 a	0.31 \pm 0.05
	RM	-1.64 \pm 0.11 a	-1.36 \pm 0.1 a	11.2 \pm 1.55 b	0.9 \pm 0.01 a	0.36 \pm 0.06
	RS	-1.59 \pm 0.11 a	-1.3 \pm 0.1 a	11.66 \pm 1.39 b	0.92 \pm 0.01 a	0.35 \pm 0.05
🔴 ‘I-214’	WW	-1.34 \pm 0.1 a	-1.13 \pm 0.08 a	16.87 \pm 1.39 a	0.93 \pm 0.01 a	0.35 \pm 0.05
	RM	-1.56 \pm 0.09 a	-1.15 \pm 0.1 a	9.83 \pm 1.39 b	0.89 \pm 0.01 a	0.41 \pm 0.05
	RS	-1.64 \pm 0.09 a	-1.23 \pm 0.11 a	10.1 \pm 1.39 b	0.89 \pm 0.01 a	0.36 \pm 0.05
🟠 ‘I45/51’	WW	-1.52 \pm 0.12 a	-1.31 \pm 0.08 a	13.76 \pm 1.39 a	0.91 \pm 0.01 a	0.41 \pm 0.05
	RM	-1.5 \pm 0.12 a	-1.23 \pm 0.1 a	14.25 \pm 1.39 a	0.93 \pm 0.02 a	0.37 \pm 0.05
	RS	-1.57 \pm 0.12 a	-1.16 \pm 0.11 a	14.41 \pm 1.39 a	0.92 \pm 0.01 a	0.31 \pm 0.06
🟢 ‘Australiano 29/60’	WW	-1.59 \pm 0.16 a	-1.36 \pm 0.08 a	14.58 \pm 1.39 a	0.92 \pm 0.01 a	0.41 \pm 0.05
	RM	-2.1 \pm 0.16 b	-1.8 \pm 0.11 b	14.88 \pm 1.39 a	0.89 \pm 0.01 a	0.47 \pm 0.05
	RS	-2.1 \pm 0.16 b	-1.71 \pm 0.1 b	15.74 \pm 1.39 a	0.92 \pm 0.01 a	0.44 \pm 0.06
🟢 ‘Stoneville 67’	WW	-1.41 \pm 0.14 a	-1.22 \pm 0.08 a	14.6 \pm 1.55 a	0.93 \pm 0.01 a	0.38 \pm 0.05
	RM	-1.43 \pm 0.14 a	-1.19 \pm 0.1 a	10.84 \pm 1.39 b	0.89 \pm 0.01 a	0.37 \pm 0.06
	RS	-2.08 \pm 0.16 b	-1.51 \pm 0.1 b	9.35 \pm 1.55 b	0.85 \pm 0.01 b	0.48 \pm 0.07
🟢 ‘Catfish 2’	WW	-1.66 \pm 0.08 a	-1.24 \pm 0.08 a	13.91 \pm 1.39 a	0.9 \pm 0.02 a	0.44 \pm 0.05
	RM	-2.06 \pm 0.08 b	-1.62 \pm 0.11 b	14.53 \pm 1.39 a	0.88 \pm 0.01 a	0.53 \pm 0.05
	RS	-1.99 \pm 0.08 b	-1.67 \pm 0.1 b	13.07 \pm 1.39 a	0.84 \pm 0.01 b	0.65 \pm 0.06
🔴 ‘Dvina’	WW	-1.36 \pm 0.09 a	-1.16 \pm 0.08 a	13.74 \pm 1.39 a	0.92 \pm 0.01 a	0.41 \pm 0.05
	RM	-1.78 \pm 0.08 b	-1.26 \pm 0.1 a	9.76 \pm 1.39 b	0.86 \pm 0.02 b	0.5 \pm 0.05
	RS	-1.77 \pm 0.09 b	-1.14 \pm 0.11 a	10.97 \pm 1.55 b	0.85 \pm 0.01 b	0.42 \pm 0.06
Clon	$p_{clon} < 0.0001$	$p_{clon} < 0.0001$	$p_{clon} = 0.03$	$p_{clon} < 0.0001$	$p_{clon} = 0.0003$	
🟪 ‘Conti 12’	-1.4 \pm 0.04 a	-1.14 \pm 0.05 a	13.42 \pm 0.8 a	0.92 \pm 0.01 a	0.36 \pm 0.03 b	
🟨 ‘Guardi’	-1.55 \pm 0.06 b	-1.28 \pm 0.05 a	13.69 \pm 0.83 a	0.92 \pm 0.01 a	0.34 \pm 0.03 b	
🔴 ‘I-214’	-1.51 \pm 0.05 b	-1.17 \pm 0.06 a	12.27 \pm 0.8 b	0.9 \pm 0.01 a	0.38 \pm 0.03 b	
🟠 ‘I45/51’	-1.53 \pm 0.07 b	-1.23 \pm 0.06 a	14.14 \pm 0.8 a	0.92 \pm 0.01 a	0.36 \pm 0.03 b	
🟢 ‘Australiano 129/60’	-1.93 \pm 0.09 c	-1.62 \pm 0.06 b	15.07 \pm 0.8 a	0.91 \pm 0.01 a	0.44 \pm 0.03 b	
🟢 ‘Stoneville 67’	-1.64 \pm 0.09 b	-1.31 \pm 0.05 a	11.59 \pm 0.86 b	0.89 \pm 0.01 a	0.41 \pm 0.03 b	
🟢 ‘Catfish 2’	-1.9 \pm 0.05 c	-1.51 \pm 0.06 b	13.84 \pm 0.8 a	0.88 \pm 0.01 b	0.54 \pm 0.03 a	
🔴 ‘Dvina’	-1.64 \pm 0.05 b	-1.19 \pm 0.06 a	11.49 \pm 0.83 b	0.88 \pm 0.01 b	0.44 \pm 0.03 b	
Tratamiento	$p_{trat} < 0.0001$	$p_{trat} = 0.006$	$p_{trat} = 0.0006$	$p_{trat} < 0.0001$	$p_{trat} = ns$	
🟦 WW	-1.46 \pm 0.04 a	-1.22 \pm 0.03 a	14.83 \pm 0.50 a	0.92 \pm 0.004 a	0.38 \pm 0.02	
🟦 RM	-1.69 \pm 0.04 b	-1.35 \pm 0.04 b	12.39 \pm 0.50 b	0.89 \pm 0.005 b	0.41 \pm 0.02	
🟦 RS	-1.76 \pm 0.04 b	-1.35 \pm 0.04 b	12.34 \pm 0.51 b	0.89 \pm 0.006 b	0.43 \pm 0.02	

Los clones modificaron los parámetros estimados a partir de las curvas de PV (Ψ_{TLP} , $\pi_{o SAT}$, ϵ_{max} y CRA_{TLP}) diferencialmente por los tratamientos de restricción hídrica (Tabla 5.2). Los *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’, ‘Catfish 2’ y ‘Dvina’ ajustaron sus valores de Ψ_{TLP} bajo los tratamientos RM y RS presentando valores más negativos cuando la disponibilidad de agua fue limitada. El *P. deltoides* ‘Stoneville 67’ también ajustó el Ψ_{TLP} , aunque, sólo bajo el tratamiento

RS. Los *P. deltooides* ‘Australiano 129/60’, ‘Catfish 2’ y ‘Stoneville 67’ redujeron el Ψ_{TLP} a través de la reducción del $\pi_{o SAT}$. Mientras que ‘Dvina’ lo hizo a través de la reducción de ε_{max} , que resultó en una mayor elasticidad en la pared celular. Además de ‘Dvina’, el *P. deltooides*, ‘Stoneville 67’ y los *P. × canadensis* ‘Guardi’ y ‘I214’ también ajustaron el módulo de elasticidad bajo los tratamientos RM y RS, aunque la reducción de ε_{max} no resultó en cambios en el Ψ_{TLP} de estos clones. *P. deltooides* ‘Dvina’ redujo el CRA_{TLP} bajo los tratamientos RM y RS, mientras que ‘Catfish 2’ y ‘Stoneville 67’ lo redujeron bajo el tratamiento RS. El V_s fue diferente entre los clones (Tabla 5.2). El *P. deltooides* ‘Catfish 2’ presentó los valores más altos de V_s . A pesar de que la interacción de clon y tratamiento no fue significativa, este clon presentó una tendencia de aumento en V_s con el incremento del estrés hídrico, indicando que las plantas perdieron agua apoplástica en favor del agua simplástica. Comparando ε_{max} y $\pi_{o SAT}$, esta segunda variable mostró ser un predictor de mayor poder explicativo del Ψ_{TLP} (Fig. 5.7). Para todos los tratamientos la reducción del $\pi_{o SAT}$ resultó en una disminución en el Ψ_{TLP} (Fig. 5.7b). ε_{max} y Ψ_{TLP} no presentaron una correlación significativa en ninguno de los tratamientos (Fig. 5.7b).

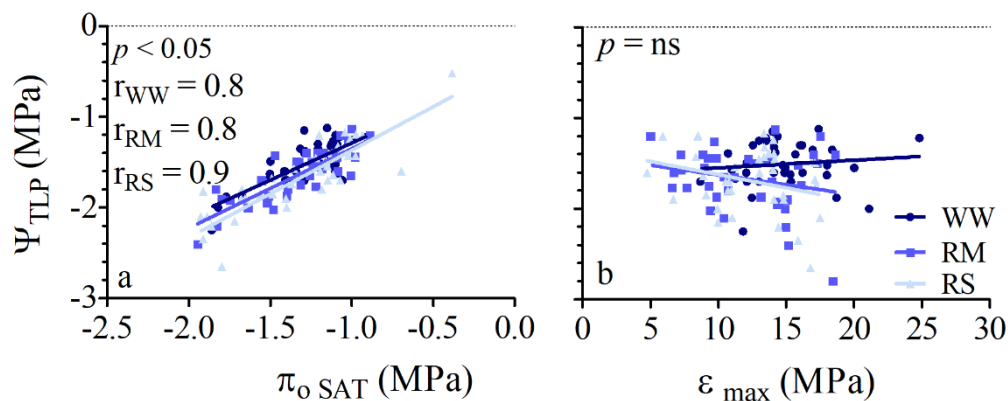


Figura 5.7. Correlación entre parámetros estimados a partir de las curvas de PV: a) potencial agua en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP}) y potencial osmótico a saturación ($\pi_{o SAT}$), y b) potencial agua en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP}) y módulo de elasticidad de la pared celular a plena turgencia (ε_{max}). Los puntos representan las unidades experimentales ($n = 120$).

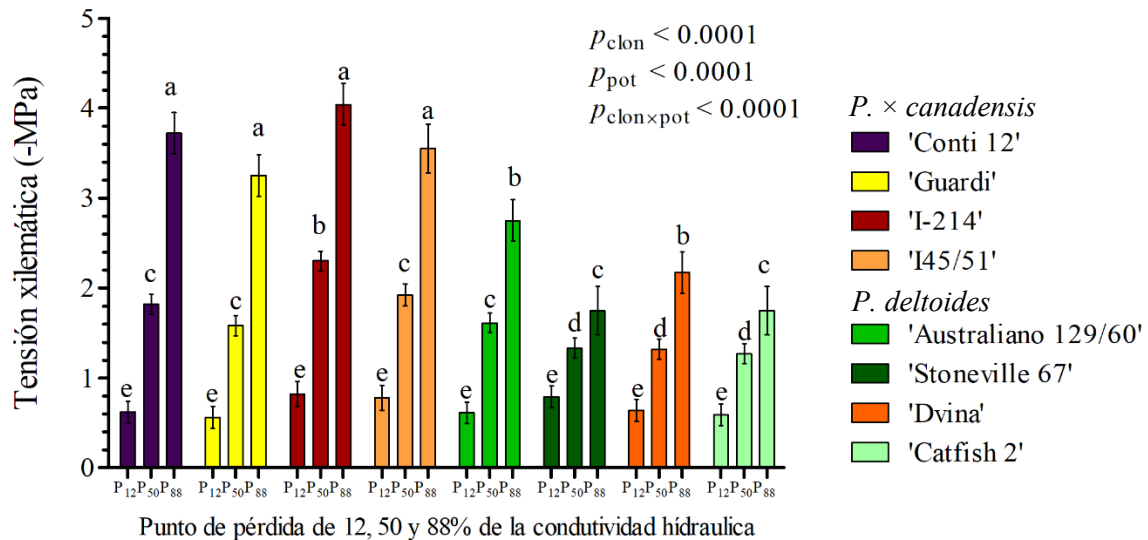


Figura 5.8. Variación en la resistencia a la cavitación (evaluado a través del P_{12} , P_{50} y P_{88} de tallo) de clones de *Populus × canadensis* y *Populus deltoides* bajo el tratamiento WW. Las barras indican las medias \pm SE (n=4). Los datos fueron ajustados mediante MLG y DGC como post-test. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los clones.

La resistencia a la cavitación fue evaluada a través del potencial agua del xilema que produce 50% de pérdida en la conductividad hidráulica del tallo (P_{50}). El P_{50} fue diferente entre los clones (Fig. 5.8). Los clones se dividieron en tres grupos de resistencia a la cavitación. Los *P. × canadensis* 'I214' e 'I45/51' presentaron los mayores valores de P_{50} (-Mpa), formando el grupo con mayor resistencia a la cavitación. Estos clones fueron seguidos por los *P. × canadensis* 'Conti 12', 'Guardi' y el *P. deltoides* 'Australiano 129/60' en el grupo intermedio de resistencia y luego por los *P. deltoides* 'Stoneville 67', 'Dvina' y 'Catfish 2' como los clones más susceptibles a la cavitación del sistema hidráulico. Es importante notar, que los clones *P. deltoides* presentaron los menores valores de P_{50} excepto por 'Australiano 129/60' que presentó valores similares a los *P. × canadensis*. El P_{50} fue diferente entre los *P. × canadensis* y *P. deltoides* (Fig. 5.9). Los *P. × canadensis* presentaron mayor resistencia a la cavitación ($P_{50} = 1.88$, -MPa) que *P. deltoides* ($P_{50} = 1.32$, -MPa; Fig. 5.9a y b). Como complemento, se estimó el umbral de tensión del xilema correspondiente al inicio de la cavitación (P_{12}) y tensión del xilema que induce el fallo hidráulico total puede estimarse de forma similar en el otro extremo de la CV y corresponde numéricamente a la tensión del xilema que provoca el 88% de pérdida de conductividad (P_{88}). Los clones presentaron valores similares de P_{12} , mientras que el P_{88} fue variable para los clones de *P.*

deltoides y *P. × canadensis*. Los *P. × canadensis* ('Conti 12', 'Guardi', 'I-214' e 'I45/51') presentaron los valores más altos de P_{88} , seguidos por 'Australiano 129/60' y 'Dvina' presentaron los valores intermedios, mientras que 'Catfish2' y 'Stoneville 67' presentaron los menores valores de P_{88} .

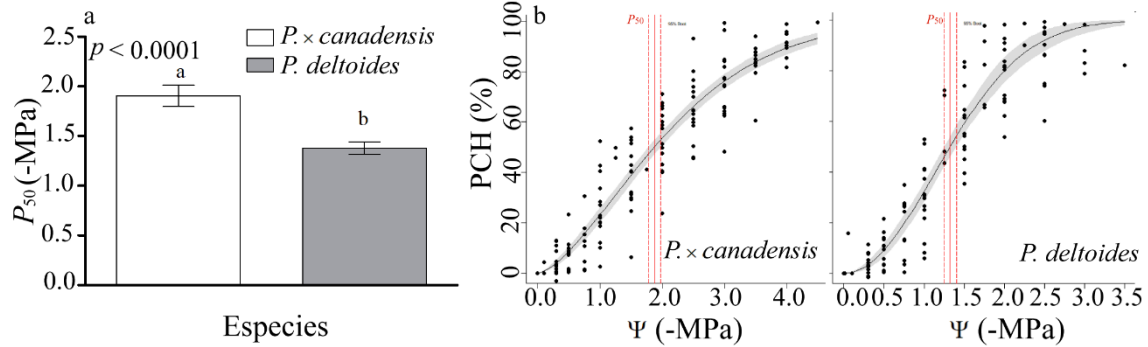


Figura 5.9. a) Variación en la resistencia a la cavitación (evaluado a través del P_{50} de tallo) de *P. × canadensis* ('Conti 12', 'Guardi', 'I-214' e 'I45/51') y *P. deltoides* ('Stoneville 67', 'Australiano 129/60', 'Catfish 2' y 'Dvina) del tratamiento WW. Las barras indican las medias \pm SE (n=16). Los datos fueron analizados usando los MLG y DGC como post-test. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies; b) Curvas de vulnerabilidad a la cavitación del xilema (pérdida porcentual de conductancia hidráulica – PCH (%) - versus la tensión del xilema; -MPa) de *P. × canadensis* ('Conti 12', 'Guardi', 'I-214' e 'I45/51') y *P. deltoides* ('Stoneville 67', 'Australiano 129/60', 'Catfish 2' y 'Dvina) ajustada por la función de Weibull re-parametrizada (n= 16).

La disminución del $\Psi_{H PA}$ resultó en una disminución del $\Psi_{H MD}$ para todos los clones (Fig. 5.10), excepto para el *P. deltoides* 'Catfish 2', cuya regresión del $\Psi_{H PA}$ versus $\Psi_{H MD}$ no fue significativa de modo que no se pudo asignar una clasificación en el continuum de comportamientos iso/anisohídrico para ese clon (Fig. 5.10a). La relación entre $\Psi_{H PA}$ y $\Psi_{H MD}$ entre los distintos clones presentó distintas pendientes. En el continuo de distintos grados de comportamientos entre el iso y el anisohídricismo el orden de los clones fue: 'Dvina', 'Stoneville 67', 'Conti 12', 'I45/51' 'I214' 'Australiano 129/60' y 'Guardi'. Es importante señalar que los clones más isohídricos ('Dvina', 'Stoneville 67') fueron también los que presentaron menor resistencia a la cavitación (Fig. 5.8 y Fig. 5.10a, b y c). Por otro lado, los clones más anisohídricos ('Australiano 129/60' y 'Guardi') mostraron una alta acumulación de biomasa bajo el tratamiento WW y una moderada resistencia a la cavitación (Fig. 5.4a, Fig. 5.8 y Fig. 5.10f y g).

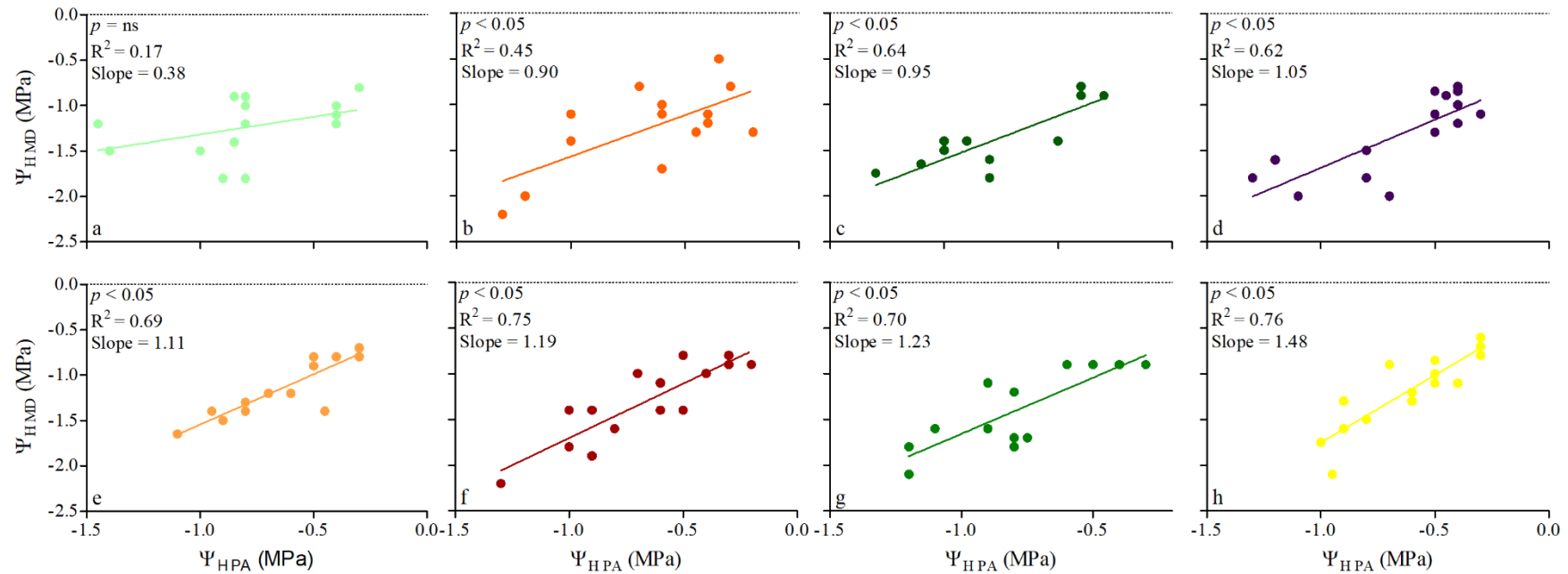


Figura 5.10. Relación entre la potencia hídrica antes del amanecer (Ψ_{HPA}) y al mediodía (Ψ_{HMD}) de clones de *Populus* bajo los tratamientos hídricos. a) *P. deltoides* 'Catfish 2'; b) *P. deltoides* 'Dvina'; c) *P. deltoides* 'Stoneville 67'; d) *P. × canadensis* 'Conti 12'; e) *P. × canadensis* 'I45/51'; f) *P. × canadensis* 'I214'; g) *P. deltoides* 'Australiano 129/60'; h) *P. × canadensis* 'Guardi'. Los puntos representan las unidades experimentales (n = 15).

5.5. Discusión

Los clones comerciales de *P. × canadensis* y *P. deltoides* presentaron continuum de comportamientos hídricos y distintos mecanismos de resistencia al déficit hídrico. Los clones de comportamiento más cercano al anisohidrisismo ('I-214', 'I45/51', 'Guardi' y 'Australiano 129/60') presentaron mayor resistencia a la cavitación y mayor acumulación de biomasa bajo condiciones de déficit hídrico prolongado, lo cual coincide con la hipótesis planteada que se puso a prueba con este experimento. La capacidad de ajuste de las relaciones hídricas celulares (regulación osmótica y del módulo de elasticidad la pared celular) e *iWUE* no estuvieron asociadas a la tasa de crecimiento bajo condiciones de baja disponibilidad de agua o con el comportamiento hídrico de los clones. 'Australiano 129/60' presentó un comportamiento cercano al anisohídrico asociado a una moderada resistencia a la cavitación y una alta tasa de crecimiento bajo condiciones óptimas de disponibilidad de agua. Además, bajo condiciones de restricción hídrica este clon presentó una moderada tasa de crecimiento asociada a la capacidad de ajuste osmótico y de la *iWUE*. Estas características destacan al 'Australiano 129/60' como una opción más adecuada para la actividad forestal bajo riego en zonas áridas y semi-áridas.

Los tratamientos hídricos alcanzaron valores de $\Psi_{H\ PA}$ y SWC similares a los observados en el experimento descrito en el Capítulo 4 (Fig. 5.3 y Fig. 4.3). No obstante, los dos experimentos fueron variables en su duración. Por esto, el efecto de la restricción hídrica en el crecimiento de los clones de *Populus* fue mayor en las plantas evaluadas en el experimento descrito en el presente capítulo ya que estuvieron expuestas a un periodo más extenso de restricción hídrica. Bajo el tratamiento WW los clones presentaron crecimiento (biomasa de tallo) variable que estuvo positivamente asociado al área foliar total, tal como se ha reportado en otros estudios (Larson & Isebrands 1972; Isebrands & Nelson 1982; Pellis et al. 2004; Rae et al. 2004; Marron et al. 2007). Bajo el tratamiento RM el crecimiento de los clones fue afectado diferencialmente. Sin embargo, bajo el tratamiento de RS todos los clones presentaron una severa reducción en el crecimiento acumulado. Esto reafirma la alta sensibilidad a la sequía relatada para las especies del género *Populus* (Hacke & Sauter 1996; Chen et al. 1997; Brignolas et al. 2000; Rood et al. 2000). Además, los tratamientos de restricción hídrica afectaron más a la acumulación

de biomasa de tallo que el H y DAB. Esta diferencia posiblemente se debe a que se consideró la biomasa total de tallo, incluyéndose las ramas laterales producidas durante la estación de crecimiento. Este hecho podría estar indicando una reducción en la producción de ramas o mismo la pérdida de las ramas producidas, un proceso que se denomina “sacrificio de ramas” (Rood et al. 2000). Tal proceso promueve la reducción de la demanda de transpiración y permite que los brotes restantes mantengan un balance hídrico favorable. Según los autores, la muerte de ramas es resultado de una alta vulnerabilidad a la cavitación y pueden proporcionar a las plantas una estrategia para hacer frente al estrés por sequía, siendo considerado como una forma más extrema de evitar el estrés que la abscisión de las hojas.

El SLA suele ser usado para inferir las características foliares, como la densidad y espesor de las hojas, en respuesta a las condiciones ambientales. En este experimento, los clones presentaron distintos comportamientos en relación al SLA en respuesta a los tratamientos hídricos, lo que sugiere que la plasticidad en el espesor de las hojas en respuesta a la disponibilidad de agua es dependiente del genotipo tal como fuera demostrado por Monclus et al. (2005). La reducción del SLA evidenciada por ‘Australiano 129/60’, ‘Stoneville 67’ y ‘Dvina’ sugiere una disminución relativa de la superficie foliar, y una consecuente reducción de la pérdida de agua hacia la atmósfera. Adicionalmente la reducción de la superficie foliar resulta en la reducción de la capa límite que, durante períodos de restricción hídrica, permite a las plantas desprenderse del calor mediante el fenómeno conocido como pérdida de calor sensible (reducción de la temperatura de la superficie foliar debido a la circulación del aire alrededor de la hoja) (Yates et al. 2010; Scoffoni et al. 2011). Por otro lado, el aumento del SLA bajo tratamientos de restricción hídrica como fue demostrado por los clones ‘Guardi’ e ‘I45/51’, ha sido reportado para clones *P. × canadensis* (Marron et al. 2002) y *P. deltoides* (Gortari et al. 2021). Este comportamiento podría sugerir la removilización de los compuestos de las hojas maduras durante la sequía.

En este experimento, los *P. × canadensis* presentaron mayor resistencia a la cavitación que los *P. deltoides* con diferencias de P_{50} que alcanzaron los 0.56 MPa (Fig. 5.9). Los valores de P_{50} encontrados para los clones están en el rango de valores previamente reportados para álamo y confirman la alta vulnerabilidad del género a la cavitación inducida por la sequía (Lo Gullo &

Salleo 1992; Hacke & Sauter 1996; Cochard et al. 2007; Fichot et al. 2010, 2015; Guet et al. 2015). Aun así, se encontraron diferencias significativas entre los clones intra-especie/híbrido (Fig. 5.8). Por ejemplo, entre los *P. deltoides*, ‘Australiano 129/60’ fue el clon con mayor resistencia a la cavitación. Mientras que entre los *P. × canadensis*, ‘I-214’ presentó mayor resistencia a la cavitación que los clones ‘Conti 12’, ‘Guardi’ e ‘I45/51’. Estos resultados indican la existencia de cierto grado de variación genética en la plasticidad fenotípica intra-especie/híbrido, en concordancia con estudios previos (Cochard et al. 2007; Fichot et al. 2010; Schreiber et al. 2011). La alta vulnerabilidad a la cavitación presentada por *P. deltoides* ‘Catfish 2’ apoya la hipótesis planteada en el Capítulo 4 de que la lenta recuperación de g_s presentadas por este clon tras la aplicación de los tratamientos de restricción hídrica y el restablecimiento del riego (Fig. 4.8 y 4.9g) podría estar asociada a la formación de embolias en su sistema hidráulico en respuesta al incremento del déficit hídrico. Adicionalmente, aunque el P_{12} de los diferentes clones resultaron similares, el P_{88} fue mayor para los *P. × canadensis*, intermedio para los *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’ y ‘Dvina’, y menor para ‘Stoneville 67’ y ‘Catfish 2’ indicando que los clones operan a distintos márgenes de seguridad. Cabe resaltar que la variación en la resistencia a la cavitación se tradujo en diferentes crecimientos. Por ejemplo, bajo WW, los clones con mayor resistencia a la cavitación presentaron moderado crecimiento. Por otro lado, entre los clones de moderada resistencia a la cavitación, el *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’ y el *P. × canadensis* ‘Guardi’ presentaron alto crecimiento, mientras que ‘Conti 12’ estuvo entre los clones con menor crecimiento acumulado. Bajo RM, la resistencia a la cavitación y el crecimiento parecieron estar aún más fuertemente asociados, ya que *P. × canadensis*, ‘I-214’ e ‘I45/51’, ambos clones de mayor resistencia a la cavitación presentaron la mayor tasa de crecimiento. Asimismo, el *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’ y el *P. × canadensis* ‘Guardi’ estuvieron en el segundo grupo de resistencia a la cavitación y de tasa de crecimiento. Este resultado es opuesto a la suposición de que una mayor resistencia a la cavitación resulta en menores rendimientos de biomasa debido a la mayor asignación de carbono para la formación de madera más densa (Hacke et al. 2001). En concordancia con estudios previos, los resultados hallados en este capítulo sugieren que la

relación entre la resistencia a la cavitación y el crecimiento no es clara (Cochard et al. 2007; Schreiber et al. 2011; Fichot et al. 2010, 2015; Guet et al. 2015).

Las plantas pueden diferir sustancialmente en respecto al potencial agua en respuesta a la reducción de la disponibilidad de agua en el ambiente. En este experimento los distintos clones presentaron un continuum de comportamientos hídricos que permitió comparar los distintos grados de iso/anisohidrismo presentados por los clones analizadas, más que clasificar estas plantas entre dos comportamientos hídricos extremos y opuestos. Los clones más isohídricos presentaron una baja resistencia a la cavitación inducida por el déficit hídrico, y las menores tasas de crecimiento bajo restricción hídrica moderada ('Stoneville 67' y 'Dvina'; Fig. 5.3a, 5.7 y 5.9). Para estos clones, la capacidad para mantener un equilibrio hídrico favorable evitó la reducción del Ψ_H debajo de los límites de seguridad del xilema. Por un lado, este comportamiento puede ser considerado como una ventaja en ambientes en que la disponibilidad de agua sufre grandes fluctuaciones ya que las plantas evitan la disfunción de su sistema hidráulico. Sin embargo, el mantenimiento del Ψ_H generalmente se alcanza a través del control estomático de modo que se reduce la capacidad de fijar carbono y de mantener el crecimiento. En situaciones en que el déficit hídrico perdura en el tiempo, el comportamiento isohídrico puede conllevar a la muerte de la planta por inanición (McDowell et al. 2008; McDowell 2011). Por otro lado, los clones más anisohídricos ('Guardi' y 'Australiano 129/60') presentaron una moderada resistencia a la cavitación y tasa de crecimiento bajo RM. Al alcanzar un Ψ_H más bajo, estos clones mantuvieron la fuerza motriz del flujo de agua hacia las hojas (Sade & Moshelion 2014). Ese comportamiento permite el mantenimiento de la fotosíntesis, pero expone el sistema hidráulico a potenciales más negativos. De esta manera, una mayor resistencia a la cavitación o una alta capacidad de recuperación de los embolismos, a través de la restauración de la columna de agua en el xilema, resultan necesarias para la supervivencia de las plantas en periodos de baja disponibilidad de agua en el suelo.

La eficiencia intrínseca en el uso de agua (iWUE) es un rasgo dinámico que refleja principalmente la economía del intercambio de gases de las hojas dentro de los límites funcionales. Los valores de $\delta^{13}C$ presentados por los clones en este estudio son similares a los

reportados previamente para el género *Populus* (Zhang et al. 2004; Cao et al. 2011). *P. × canadensis* ‘Conti 12’ presentó el valor más negativo de $\delta^{13}\text{C}$, indicando ser el clon con menor *iWUE*. Este resultado es consistente con el comportamiento estomático demostrado en el Capítulo 4. En tal experimento, ‘Conti 12’ presentó un reducido cierre estomático ante condiciones de $\Psi_{\text{H PA}}$ de ~ 0.4 MPa (tratamiento -5+RW; Fig. 4.8 y 4.9a.). El hecho de que ‘Conti 12’ mantenga sus estomas abiertos por más tiempo durante el déficit hídrico conlleva a una alta discriminación de la Rubisco contra el ^{13}C , resultando en valores más negativos del $\delta^{13}\text{C}$ en los tejidos vegetales y una menor *iWUE*. Aun así, los tratamientos de restricción hídrica generaron un enriquecimiento de ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$ menos negativo) en las hojas (Tabla 5.1), indicando un aumento en la *iWUE*. Los clones de *P. × canadensis* y *P. deltoides* presentaron una *iWUE* variable, con diversa capacidad para modificarla bajo los tratamientos de restricción hídrica, en consonancia con estudios previos (Marron et al. 2005; Monclus et al. 2005, 2006). La *iWUE* no estuvo asociada al continuum de comportamientos entre el isohidrismo y anisohidrismo. El desacoplamiento de la *iWUE* y el comportamiento hídrico de los clones puede ser resultado de la variación en la capacidad fotosintéticas entre los diferentes clones, dado que *iWUE* refleja tanto variaciones en *A* como en *g_s*. Además, para algunos genotipos la *iWUE* estuvo asociada a la tasa de crecimiento. Por ejemplo, bajo WW, ‘Australiano 129/60’ y ‘Guardi’ presentaron alta tasa de crecimiento y alta *iWUE*, indicando un potencial en la selección de clones de álamo con una mayor *iWUE* sin que esto resulte en la reducción en la productividad. Por otro lado, ‘Conti 12’ y ‘Catfish 2’ presentaron el comportamiento opuesto en relación al crecimiento y *iWUE*. Aun así, bajo RM ‘I45/51’, ‘Guardi’ y ‘Australiano 129/60’ de alta y moderada tasa de crecimiento, respectivamente, presentaron alta *iWUE*.

En el presente estudio, algunos clones presentaron ajuste osmótico, otros presentaron ajuste en el módulo de la elasticidad de la pared celular, mientras que algunos no fueron capaces de modificar las relaciones hídricas celulares en respuesta a los tratamientos. El ajuste del Ψ_{TLP} en respuesta a los tratamientos se vio únicamente en clones de *P. deltoides* (‘Australiano 129/60’, ‘Stoneville 67’, ‘Catfish 2’ y ‘Dvina’). Los clones *P. deltoides*, con excepción del clon ‘Australiano 129/60’, presentaron un comportamiento más cercano al isohidrismo. Dado que se

postuló que el ajuste osmótico se asociaría al comportamiento más cercano al anisohidrismo, los resultados contrastan parcialmente con la hipótesis propuesta en este capítulo. Por otro lado, los resultados sugieren una mayor capacidad de ajuste osmótico en genotipos provenientes de biomas secos, ya que los clones *P. deltoides* suelen desarrollarse en ambientes semi áridas (Rood et al. 2000). Tal resultado, concuerda con el estudio de Bartlett et al. 2014, en el cual se sugiere una correlación entre la plasticidad en Ψ_{TLP} y la disponibilidad de agua en el suelo, observándose un mayor rango estacional en Ψ_{TLP} en especies de biomas secos en comparación con biomas húmedos. La reducción del Ψ_{TLP} amplía el rango de Ψ_H en el que la hoja permanece turgente y mantiene su función, ayudando el mantenimiento del crecimiento y supervivencia en ambientes propensos a la reducción del potencial hídrico del suelo (Lenz et al. 2006). Adicionalmente, todos los clones que presentaron una reducción en el $\pi_{o\ SAT}$ pudieron modificar el Ψ_{TLP} , resultando en una mayor turgencia de las células cuando se encuentran completamente hidratadas y un potencial hídrico al cual las células pierden turgencia es más negativo (Bartlett 2012). A su vez, ‘Dvina’ fue el único clon que pudo modificar el Ψ_{TLP} a través de la reducción de ϵ_{max} , el aumento de la elasticidad de la pared celular permite a la célula mantener la presión de turgencia y seguir creciendo, a pesar de la reducción del volumen por la pérdida de agua (Tabla 5.2). La capacidad de ajuste osmótico y del módulo de elasticidad de la pared celular dentro del género *Populus* ha sido reportada para clones de *P. trichocarpa* × *P. deltoides*, *P. deltoides* × *P. nigra*, *P. trichocarpa* y *P. deltoides* (Tschaplinski et al. 1994; Gebre et al. 1998; Guarnaschelli et al. 2011; Zhang et al. 2012). No obstante, en este estudio, el análisis de correlación comparativo entre ϵ_{max} y $\pi_{o\ SAT}$ con Ψ_{TLP} demostró que la segunda variable fue el predictor más fuertemente asociado al Ψ_{TLP} (Fig. 5.7). Estos resultados coinciden con los reportes sobre el ajuste en las relaciones hídricas celulares bajo distintas disponibilidades hídricas (Bartlett et al. 2012; Lenz et al. 2006). Además de los cambios en el Ψ_{TLP} , $\pi_{o\ SAT}$ y ϵ_{max} , también se encontraron modificaciones en el CRA_{TLP} . Los *P. deltoides* ‘Dvina’, ‘Catfish 2’ y ‘Stoneville 67’ redujeron el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia. La asociación de un menor valor de CRA_{TLP} con $\pi_{o\ SAT}$ más negativo y/o un menor ϵ_{max} , indican que las células pueden perder mayor contenido de agua antes de que el punto de pérdida de turgencia sea alcanzado (Lenz et al. 2006). En relación al Vs, ‘Catfish 2’

presentó el mayor valor para ese parámetro. Asimismo, ese clon mostró una tendencia en aumentar V_s con el incremento de la restricción hídrica. Este comportamiento podría estar indicando un retraso el punto de pérdida de turgencia hasta que se alcancen potenciales hídricos más negativos. Resultados similares han sido encontrados en estudios previos sobre las relaciones hídricas de las células de vegetaciones bajo distintas disponibilidades hídricas y para el cultivo de olivo bajo restricción hídrica (Dichio et al. 2003; Lenz et al. 2006).

A modo de síntesis, los clones *P. × canadensis* presentaron mayor resistencia a la cavitación y mayor grado de anisohidrismo. Por otra parte, los clones de *P. deltoides* fueron capaces de modificar las relaciones hídricas celulares (regulación osmótica y del módulo de elasticidad la pared celular) en respuesta a la restricción hídrica. En relación a la WUE, se observó una amplia variabilidad intra-especie/híbrido. Esta variable parece estar no asociada a la tasa de crecimiento de los clones, emergiendo como un importante componente del rendimiento bajo estrés y de la resistencia a la sequía. El *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’ demostró un comportamiento más anisohídrico asociado a una moderada resistencia a la cavitación, juntamente con capacidad de ajuste osmótico y de una alta WUE. Los resultados encontrados resaltan la adaptabilidad de este clon para el cultivo bajo riego en ambientes áridos y semi áridos.

5.6. Bibliografía

- Attia Z, Domec JC, Oren R, Way DA, Moshelion M (2015). Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *Journal of Experimental Botany*, 66(14), 4373–4381. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv195>
- Bacon M. (Ed.). (2009). Water use efficiency in plant biology. John Wiley & Sons.
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5), 393–405. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>
- Basu S, Ramegowda V, Kumar A, Pereira A (2016). Plant adaptation to drought stress [version 1; referees: 3 approved]. *F1000Research*, 5, 1–10. <https://doi.org/10.12688/F1000RESEARCH.7678.1>

- Blum A (2005). Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential - Are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*, 56(11), 1159–1168. <https://doi.org/10.1071/AR05069>
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6), 625–644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- Brignolas F, Thierry C, Guerrier G, Boudouresque É (2000). Compared water deficit response of two *Populus x euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp. *Annals of Forest Science*, 57(3), 261–266. <https://doi.org/10.1051/forest:2000117>
- Brodribb TJ & Feild TS (2000). Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: Evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell and Environment*, 23(12), 1381–1388. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00647.x>
- Cao X, Jia JB, Li H, Li MC, Luo J, Liang ZS, Liu TX, Liu WG, Peng CH, Luo ZB (2011). Photosynthesis, water use efficiency and stable carbon isotope composition are associated with anatomical properties of leaf and xylem in six poplar species. *Plant Biology*, 14(4), 612–620. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00531.x>
- Chen S, Wang S, Altman A, Hüttermann A (1997). Genotypic variation in drought tolerance of poplar in relation to abscisic acid. *Tree Physiology*, 17(12), 797–803. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.12.797>
- Cochard H, Casella E, Mencuccini M (2007). Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiology*, 27(12), 1761–1767. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.12.1761>
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini M, Gonzalez L, Tablada M, Robledo C (2018). *Infostat versión 2018*. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo JA, Guzmán AW, Casanoves F (2002). A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *Journal of Agricultural, Biological,*

- and *Environmental Statistics*, 7(2), 129–142. <https://doi.org/10.1198/10857110260141193>
- Dichio B, Xiloyannis C, Angelopoulos K, Nuzzo V, Bufo SA, Celano G (2003). Drought-induced variations of water relations parameters in *Olea europaea*. *Plant and Soil*, 257(2), 381–389. <https://doi.org/10.1023/A:1027392831483>
- Duursma R & Choat B (2017). fitplc - an R package to fit hydraulic vulnerability curves. *Journal of Plant Hydraulics*, 4, e002. <https://doi.org/10.20870/jph.2017.e002>
- Farquhar GD, Ehleringer, JR, Hubic KT (1989). CARBON ISOTOPE DISCRIMINATION AND PHOTOSYNTHESIS. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Bioi*, 40, 503–537.
- Farquhar GD, Hubick KT, Condon AG, Richards RA (1989). Carbon Isotope Fractionation and Plant Water-Use Efficiency. In *Stable isotopes in ecological research*. Springer, New York, NY (pp. 21–40). https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3498-2_2
- Farquhar GD & Richards R (1984). Isotopic Composition of Plant Carbon Correlates With Water-Use Efficiency of Wheat Genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 11(6), 539. doi:10.1071/pp9840539
- Fernández ME & Gyenge JE (2010). Técnicas de Medición en Ecofisiología Vegetal Conceptos y Procedimientos. In *Técnicas de Medición en Ecofisiología Vegetal*.
- Fichot R, Barigah TS, 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* × *Populus nigra* hybrids. *Plant, Cell and Environment*, 33(9), 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 and Environment*, 38(7), 1233–1251. <https://doi.org/10.1111/pce.12491>
- Gebre M, Tschaplinski T, Tuskan G, Todd D (1998). Clonal and seasonal differences in leaf osmotic potential and organic solutes of five hybrid poplar clones grown under field conditions. *Tree Physiology*, 18(10), 645–652. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.10.645>
- Gortari F, Martínez Alonso S, Guiamet JJ, Graciano C (2021). Interaction effects of water supply and artificial defoliation in autumn on growth, biomass and nutrient accumulation

- in *Populus deltoides*. *New Forests*, 52(6), 1037-1054
- Guarnaschelli AB, Garau AM, Cortizo S, Alvarez J, Lemcoff JH (2011). Respuestas diferenciales a la sequía en clones de *Populus deltoides* cultivados en el Delta del Paraná. *Tercer Congreso Internacion de Salicaceas En Argentina*, 9.
- Guet J, Fichot R, Lédée C, Laurans F, Cochard H, Delzon S, Bastien C, Brignolas F (2015). Stem xylem resistance to cavitation is related to xylem structure but not to growth and water-use efficiency at the within-population level in *Populus nigra* L. *Journal of Experimental Botany*, 66(15), 4643–4652. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv232>
- Hacke UG, Stiller V, Sperry JS, Pittermann J, McCulloh KA (2001). Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiology*, 125(2), 779–786. <https://doi.org/10.1104/pp.125.2.779>
- Hacke U & Sauter JJ (1996). Xylem dysfunction during winter and recovery of hydraulic conductivity in diffuse-porous and ring-porous trees. *Oecologia*, 105(4), 435–439. <https://doi.org/10.1007/BF00330005>
- Hao GY, Wheeler JK, Holbrook MN, Goldstein G. 2013. Investigating xylem embolism formation, refilling and water storage in tree trunks using frequency domain reflectometry. *Journal of Experimental Botany* 64: 2321–2332.
- Isebrands JG & Nelson ND (1982). Crown architecture of short-rotation, intensively cultured *Populus* II. Branch morphology and distribution of leaves within the crown of *Populus* “Tristis” as related to biomass production. *Canadian Journal of Forest Research*, 12(4), 853–864. <https://doi.org/doi:10.1139/x82-127>
- Konrad W, Katul G, Roth-Nebelsick A, Jensen KH (2019). Xylem functioning, dysfunction and repair: a physical perspective and implications for phloem transport. *Tree physiology*, 39(2), 243-261
- Larson P & Isebrands J (1972). The Relation Between Leaf Production and Wood Weight in First-Year Root Sprouts of Two *Populus* Clones. *Canadian Journal of Forest Research*, 2(2), 98–104. <https://doi.org/doi:10.1139/x72-020>
- Levitt J (1980) Responses of plants to environmental stresses. Vol.II. Water, radiation, salt, other

- stresses. 2nd Ed. Academic Press Inc., NY, USA, 607 pp.
- Lenz TI, Wright IJ, Westoby M (2006). Interrelations among pressure-volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiologia Plantarum*, 127(3), 423–433.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00680.x>
- Lo Gullo M & Salleo S (1992). Water storage in the wood and xylem cavitation in 1-year-old twigs of *Populus deltoides* Bartr. *Plant, Cell & Environment*, 15(4), 431–438.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb00993.x>
- Marron N, Dillen SY, Ceulemans R. 2007. Evaluation of leaf traits for indirect selection of high yielding hybrid poplars. *Environmental and Experimental Botany* 61: 103–116.
- Marron N, Villar M, Dreyer E, Delay D, Boudouresque E, Petit JM, Delmotte FM, Guehl JM, Brignolas F (2005). Diversity of leaf traits related to productivity in 31 *Populus deltoides* x *Populus nigra* clones. *Tree Physiology*, 25(4), 425–435.
<https://doi.org/10.1093/treephys/25.4.425>
- Marron N, Delay D, Petit JM, Dreyer E, Kahlem G, Delmotte FM, Brignolas F (2002). Physiological traits of two *Populus* × *euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp, during a water stress and re-watering cycle. *Tree Physiology*, 22(12), 849–858.
- Maseda PH & Fernández RJ (2006). Stay wet or else: Three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany*, 57(15), 3963–3977.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erl127>
- Martínez-Vilalta J & Garcia-Forner N (2017). Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, cell & environment*, 40(6), 962–976.
- McDowell NG (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155(3), 1051–1059.
<https://doi.org/10.1104/pp.110.170704>
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yezzer EA (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*,

- 178(4), 719–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- Monclus R, Dreyer E, Delmotte FM, Villar M, Delay D, Boudouresque E, Petit JM, Marron N, Bréchet C, Brignolas F (2005). Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltoides* x *P. nigra* clones. *New Phytologist*, 167(1), 53–62. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01407.x>
- Monclus R, Dreyer E, Villar M, Delmotte FM, Delay D, Petit JM, 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 Phytologist*, 169(4), 765–777. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01630.x>
- Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S. 2011. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? *Plant Science* 180: 604–611.
- Nolan RH, Tarin T, Santini NS, McAdam SA, Ruman R, Eamus D (2017). Differences in osmotic adjustment, foliar abscisic acid dynamics, and stomatal regulation between an isohydric and anisohydric woody angiosperm during drought. *Plant, cell & environment*, 40(12), 3122–3134.
- Ogle K, Barber JJ, Willson C, Thompson B (2009). Hierarchical statistical modeling of xylem vulnerability to cavitation: Methods. *New Phytologist*, 182(2), 541–554. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02760.x>
- 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(1), 9–19.
- Rae AM, Robinson KM, Street N, Taylor G. 2004. Morphological and physiological traits influencing biomass productivity in short-rotation coppice poplar. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1488–1498.
- Rood SB, Patiño S, Coombs K, Tyree MT (2000). Branch sacrifice: Cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees - Structure and Function*, 14(5), 248–257. <https://doi.org/10.1007/s004680050010>
- Sade N & Moshelion M (2014). The dynamic isohydric-anisohydric behavior of plants upon fruit

- development: Taking a risk for the next generation. *Tree Physiology*, 34(11), 1199–1202.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpu070>
- Salleo S, Hinckley TM, Kikuta SB, Lo Gullo MA, Weilgony P, Yoon TM, Richter H (1992). A method for inducing xylem emboli in situ: experiments with a field-grown tree. *Plant, Cell & Environment*, 15(4), 491–497. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb01001.x>
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148(3668), 339–346. <https://doi.org/10.1126/science.148.3668.339>
- Schreiber SG, Hacke UG, Hamann A, Thomas BR (2011). Genetic variation of hydraulic and wood anatomical traits in hybrid poplar and trembling aspen. *New Phytologist*, 190(1), 150–160. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03594.x>
- Scoffoni C, Rawls M, Mckown A, Cochard H, Sack L (2011) Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: Relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiol* 156:832–843. <https://doi.org/10.1104/pp.111.173856>
- Secchi F & Zwieniecki MA (2010). Patterns of PIP gene expression in *Populus trichocarpa* during recovery from xylem embolism suggest a major role for the PIP1 aquaporin subfamily as moderators of refilling process. *Plant, Cell & Environment* 33, 1285–1297.
- Secchi F, Gilbert ME, Zwieniecki MA (2011). Transcriptome response to embolism formation in stems of *Populus trichocarpa* provides insight into signaling and the biology of refilling. *Plant Physiology* 157, 1419–1429.
- Sperry JS & Saliendra NZ (1994). Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell & Environment*, 17(11), 1233–1241.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1994.tb02021.x>
- Tardieu F & Simonneau T (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49(Special), 419–432.
https://doi.org/10.1093/jxb/49.special_issue.419
- Tschapinski T, Tuskan G, Gunderson C (1994). Water-stress of black and eastern cottonwood clones and four hybrid progeny. I. Growth, water relations, and gas exchange. *Canadian*

- Journal of Forest Research*, 24(2), 364–371. <https://doi.org/doi:10.1139/x94-049>
- Tyree MT & Hammel HT (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany*, 23(1), 267–282. <https://doi.org/10.1093/jxb/23.1.267>
- Tyree MT & Sperry JS (1989). Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40(1), 19–38. <https://doi.org/doi:10.1146/annurev.pp.40.060189>
- Tyree MT & Richter H (1982). Alternate methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. II. Curvilinearity in water potential isotherms. *Canadian Journal of Botany*, 60(6), 911–916. <https://doi.org/10.1139/b82-117>
- Vilagrosa A, Chirino E, Peguero-Pina J, Barigah T, Cochard H, Gil-Pelegrin E (2012). Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems. In *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features* (pp. 1–466). <https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0>
- Vogt UK (2001) Hydraulic vulnerability, vessel refilling, and seasonal courses of stem water potential of *Sorbus aucuparia* L. and *Sambucus nigra* L. *J Exp Bot* 52:1527–1536.
- Yates MJ, Verboom GA, Rebelo AG, Cramer MD (2010) Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic region. *Funct Ecol* 24: 485–492
- Zhang L, Liu L, Zhao H, Jiang Z, Cai J (2020). Differences in near isohydric and anisohydric behavior of contrasting poplar hybrids (I-101 (*Populus alba* L.) x 84K (*Populus alba* L. x *Populus glandulosa* Uyeki) under drought-rehydration treatments. *Forests*, 11(4). <https://doi.org/10.3390/F11040402>
- Zhang S, Chen L, Duan B, Korpelainen H, Li C (2012). *Populus cathayana* males exhibit more efficient protective mechanisms than females under drought stress. *Forest Ecology and Management*, 275, 68-78.
- Zhang X, Zang R, Li C (2004). Population differences in physiological and morphological adaptations of *Populus davidiana* seedlings in response to progressive drought stress. *Plant Science*, 166(3), 791–797. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.11.016>

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York.

Capítulo 6

Discusión general

En esta tesis se pudo demostrar el efecto del déficit hídrico en el crecimiento de los álamos en condiciones reales a escala de rodal y en situación experimental en macetas, en condiciones semi-controladas en invernáculo. A partir de la caracterización de la situación actual de las plantaciones de álamo en el valle de Uco, se pudo identificar una anticipación del máximo en el incremento en área basal y una heterogeneidad estructural intra macizo con un gradiente de crecimiento asociado a la distancia de los individuos con la línea de distribución del riego (Capítulo 2). La reconstrucción de las series temporales de crecimiento y de la composición isotópica en los anillos de crecimiento permitió demostrar que la reducción en el crecimiento y la heterogeneidad estructural de los individuos de *Populus × canadensis* 'Guardi' de un macizo forestal estuvo asociado al déficit hídrico experimentado a partir del año 2009 (Capítulo 3). Adicionalmente, los experimentos en condiciones semi-controladas indicaron la variabilidad en los mecanismos de resistencia a la sequía utilizados por los clones comerciales de *Populus × canadensis* y *Populus deltoides*. Bajo un estrés hídrico de corta duración, el mantenimiento del crecimiento se dio en aquellos clones que presentaron una reducción de la conductancia estomática al principio del periodo de restricción hídrica (Capítulo 4). Bajo un estrés hídrico a largo plazo, se encontró que los clones de mayor crecimiento presentaron un comportamiento más cercano al anisohídrico asociado a un xilema más resistente a la cavitación (Capítulo 5).

6.1. Contrastación de hipótesis

A través de la hipótesis del capítulo 2 se planteó que “debido a la alta susceptibilidad al estrés hídrico y a la situación de emergencia hídrica que ha estado afectando a la provincia de Mendoza durante los últimos años, las plantaciones de álamo presentan una reducción de su crecimiento y de su rendimiento al momento de la corta”. Las plantaciones de álamo del Valle de Uco, presentaron una reducción del crecimiento de los árboles que culminó en la anticipación del

máximo en el incremento en área basal (BAI). A partir del año 2009, se pudo observar una merma en el crecimiento de los individuos de los sitios CUE10, CUE19 y STD, que coincide con la reducción del caudal del río Tunuyán (el cual puede considerarse como un indicador del agua potencialmente disponible para el riego). Adicionalmente, las plantaciones presentaron heterogeneidad estructural intra macizo con un gradiente de crecimiento radial asociado a la línea principal de distribución de riego. Estos resultados indican que la disponibilidad de agua habría sido el factor limitante para el desarrollo de los macizos evaluados en el capítulo 2. En consecuencia, se concluye que las evidencias encontradas apoyan esta hipótesis.

La hipótesis del capítulo 3 postuló que “el incremento radial y el contenido isotópico de los anillos de crecimiento de árboles en un macizo forestal presentan variabilidad debido a la heterogénea disponibilidad de agua para el riego a lo largo del ciclo productivo (variación temporal) y a su distribución en relación a la distancia al punto de ingreso del agua de riego (variación espacial)”. En los años marcados por la reducción del caudal del río Tunuyán, los anillos de crecimiento registraron un aumento en el $\delta^{13}\text{C}$ y una reducción del $\Delta^{13}\text{C}$. Adicionalmente, se encontró una asociación negativa entre el BAI y el $\delta^{13}\text{C}$, indicando un aumento en la *iWUE*. Por otra parte, la asociación significativamente positiva entre $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ evidenció que el principal impulsor del aumento de la *iWUE* fue el cierre estomático, demostrando que los individuos transitaron periodos de estrés hídrico. Por otra parte, la heterogeneidad en los patrones espaciales de BAI, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, *iWUE* y $\delta^{18}\text{O}$ intra-macizo hacen suponer una distribución irregular del riego. Además, a través de la evolución temporal de los patrones espaciales de los indicadores de estrés hídrico se pudo demostrar el incremento del estrés hídrico a lo largo de los años. En los primeros años de la plantación, tanto BAI, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, *iWUE* como $\delta^{18}\text{O}$ presentaron patrones homogéneos en sus valores dentro del macizo. Con el inicio del período de emergencia hídrica (años 2009 y 2010), se encontró heterogeneidad en los valores de estas variables intra macizo. Los gradientes observados en estas variables (generalmente de decrecimiento en el crecimiento o de aumento en el estrés hídrico en el sentido suroeste a noreste) se podrían explicar por la ubicación del punto de ingreso de agua en el vértice suroeste del macizo. Con el incremento del estrés hídrico se alcanzó la completa afectación del

área de la plantación, de modo que BAI, $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$, $\Delta^{13}\text{C}$, $i\text{WUE}$ y $\delta^{18}\text{O}$ volvieron a presentar valores homogéneos, pero con valores opuestos a la situación inicial. Estos resultados apoyan la hipótesis propuesta en el capítulo 3.

La hipótesis del capítulo 4 se postuló que “el cierre estomático pronunciado y la capacidad de sostener un área foliar elevada son los principales factores asociados a una alta capacidad de crecimiento bajo déficit hídrico”. En este experimento de simulación de estrés hídrico de corta duración se observó que los clones que presentaron un cierre estomático al principio del periodo de escasez hídrica evitaron de la deshidratación de sus tejidos y mantuvieron el crecimiento en altura y en área foliar durante el periodo analizado. A través de la reducción de la pérdida de agua hacia la atmósfera por el control estomático, las plantas pudieron evitar otros procesos costosos como la defoliación que afecta el crecimiento de toda la planta y la reducción del área fotosintética. Por lo tanto, los resultados apoyan a esta hipótesis.

Por último, a través de la hipótesis del capítulo 5, se postuló que “los clones de *Populus* comercialmente disponibles que producen mayor biomasa de fuste con menor disponibilidad de agua durante su crecimiento presentan comportamiento más cercano al anisohídrico asociado a una baja vulnerabilidad a la cavitación, capacidad de regulación osmótica y de modificación del módulo de elasticidad de la pared celular. Bajo una disponibilidad de agua limitada los clones con comportamiento más isohídrico presentan menor crecimiento, a la vez que muestran una mayor eficiencia en el uso del agua”. En este experimento de simulación de estrés hídrico de larga duración se encontró que los clones de comportamiento más cercano al anisohidrismo (‘I-214’, ‘I45/51’, ‘Guardi’ y ‘Australiano 129/60’) presentaron mayor resistencia a la cavitación y mayor acumulación de biomasa bajo condiciones de déficit hídrico, lo cual coincide con lo propuesto en la hipótesis. Los clones ‘I-214’, ‘I45/51’ y ‘Guardi’ modificaron el módulo de elasticidad de la pared celular, mientras que el ‘Australiano 129/60’ presentó capacidad de regulación osmótica bajo los tratamientos de restricción hídrica. Por otro lado, ‘I45/51’ no presentó ajuste en las relaciones hídricas celulares en respuesta a la restricción hídrica. Los clones más isohídricos (‘Dvina’, ‘Stoneville 67’ y ‘Conti 12’) presentaron menor crecimiento bajo una disponibilidad de agua limitada. Sin embargo, la $i\text{WUE}$ no presentó una asociación clara con el comportamiento

hídrico o con el crecimiento. Por lo tanto, se concluye que los resultados apoyan parcialmente la hipótesis.

6.2. Integración de resultados

En la Fig. 6.1 se presenta un modelo esquemático del enfoque analizado en esta tesis doctoral. Tal como se explicó en los capítulos anteriores, los clones actualmente utilizados en las plantaciones de la provincia (*P. × canadensis* ‘Conti 12’ y ‘Guardi’) mostraron sensibilidad al estrés hídrico en condiciones reales de macizos forestales. La reducción en la disponibilidad de agua conllevó a una reducción en el crecimiento radial de los árboles durante los últimos años. Asimismo, la limitación del agua disponible para el riego agravó el efecto de la distribución irregular de agua intra macizo, que mostró ser el factor responsable de la heterogeneidad estructural en las plantaciones de álamos en la provincia de Mendoza (Capítulos 2 y 3). El adelantamiento del máximo en el incremento en área basal (BAI) encontrado en algunos de los sitios de estudio de este manuscrito genera interrogantes sobre la factibilidad del manejo de las plantaciones de álamo en zonas áridas con un sistema de riego inestable como el tradicional por surcos. A pesar de ello, cabe destacar la importancia de los macizos de álamos en la provincia de Mendoza ya sea tanto para la producción de productos forestales asociados mayormente a la cajonería de frutas y triturado para tableros como para la utilización de ciertas áreas de los oasis productivos consideradas impropias para el desarrollo de otros cultivos agrícolas. En ese sentido, la producción de álamos emerge como una actividad secundaria y alternativa que promueve un mejor aprovechamiento del terreno agrícola y que genera ingresos adicionales a los productores.

A través de los experimentos de estrés hídrico a corto y largo plazo en condiciones semi-controladas se encontraron clones con una alta tasa de crecimiento asociada a una mayor resistencia a la sequía que los clones actualmente utilizados en la provincia. *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’ presentó un fuerte control estomático al principio del período de escasez hídrico de corto plazo. A través de este comportamiento, este clon evitó la defoliación y fue capaz de mantener el crecimiento luego de que el riego fuera reanudado. Aun así, ‘Australiano 129/60’ presentó capacidad de ajuste osmótico, comportamiento más cercano al anisohídrico asociado a

un xilema más resistente a la cavitación que otros clones de *P. deltoides*. Este clon también presentó capacidad para modificar la WUE bajo los tratamientos de restricción hídrica sin una clara asociación con el crecimiento. Esto podría indicar una gran aptitud para su cultivo bajo condiciones de baja disponibilidad de agua.

Los mecanismos de resistencia a la sequía presentados por ‘Australiano 129/60’ podrían mitigar el efecto de la reducción de la disponibilidad de agua y de la distribución irregular del riego en el desarrollo de las plantaciones forestales. La reducción de la pérdida de agua hacia la atmósfera a través del cierre estomático le permitiría sobrellevar el período entre los riegos sin el empleo de otros mecanismos costosos como la defoliación. El mantenimiento del área foliar y, en consecuencia, del área fotosintética le permitiría a este clon aprovechar los pulsos de agua de riego para la acumulación de biomasa. Asimismo, el efecto del agravamiento del estrés hídrico en severidad o en duración, podría ser suavizado por la capacidad de ajuste osmótico. Esto permitiría el mantenimiento de la captación de agua a potenciales hídricos del suelo más bajos y el mantenimiento de la integridad de la columna de agua en el xilema debido a su menor vulnerabilidad a la cavitación.

Factores de la producción forestal

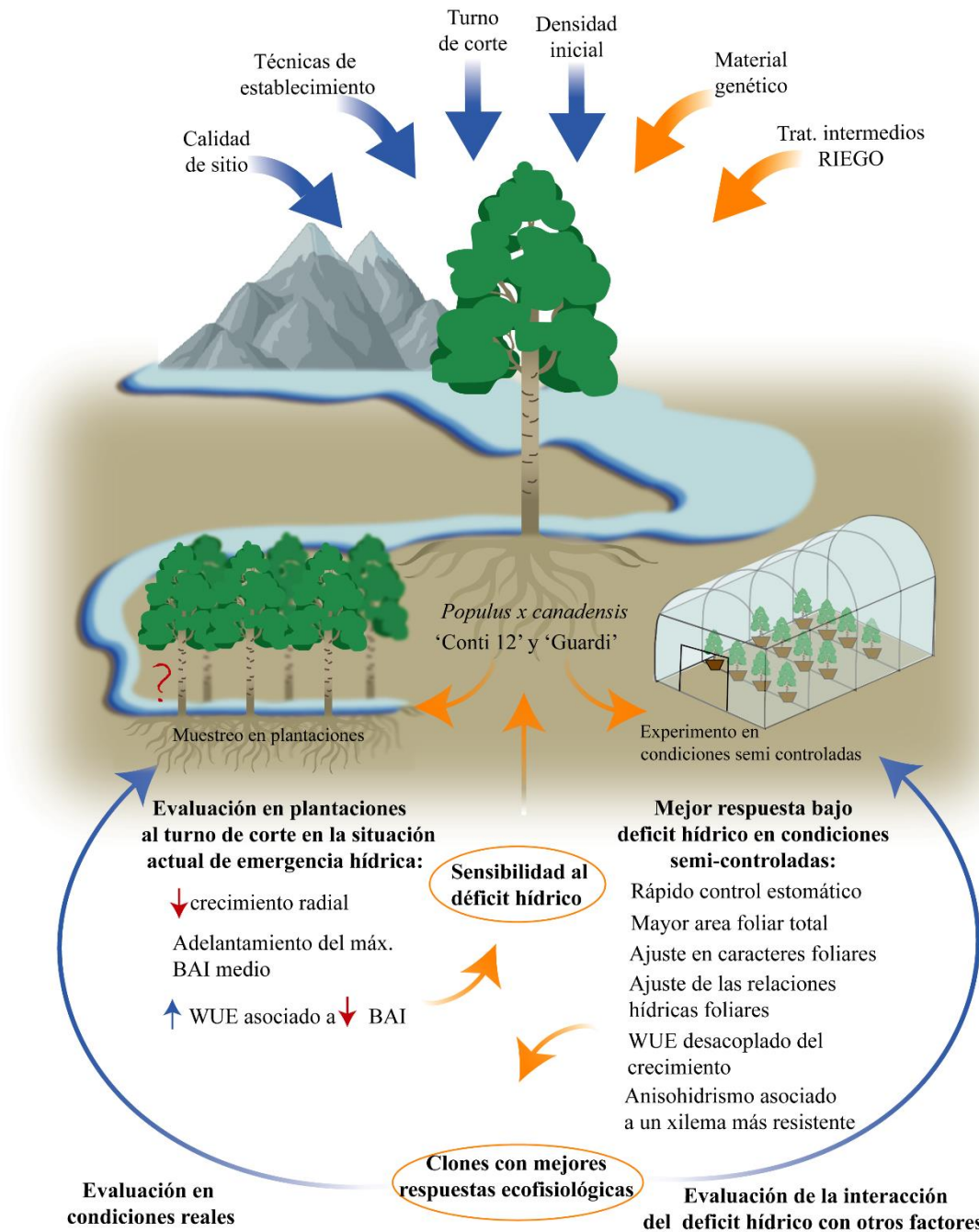


Figura 6.1. Modelo esquemático del efecto del déficit hídrico en el crecimiento de individuos de *Populus* en condiciones reales de rodal y en condiciones semi-controladas. Las flechas anaranjadas representan variables analizadas en esta tesis. Las flechas azules reflejan las variables que deberían ser analizadas en el futuro. Las elipses representan los resultados encontrados en los ensayos de campo e invernáculo.

En ambos experimentos de déficit hídrico bajo condiciones semi controladas (invernáculo), el clon *P. deltoides* 'Australiano 129/60' presentó una variedad de mecanismos de resistencia a la sequía que lo ayudaron a sobrellevar las condiciones de restricción hídrica, variables en

duración y en severidad, establecidas en los experimentos reportados en esta tesis doctoral. Estas respuestas podrían brindar a este clon un mejor desempeño en los macizos forestales bajo riego en zonas áridas y semi-áridas que los clones actualmente utilizados en la provincia de Mendoza. No obstante, los resultados obtenidos bajo invernáculo deben tratarse con precaución ya que los clones pueden presentar comportamientos distintos en condiciones reales de campo, como reportado para ‘Australiano 129/60’ y ‘Stoneville 67’ bajo tratamientos de inundación en experimentos en invernáculo y campo (Cortizo et al. 2009; Luquez et al. 2012). Por eso, ensayos en condiciones de campo, así como la evaluación de otras variables resultan fundamentales para definir si este clon es el indicado para el cultivo en macizos forestales de *Populus* en la provincia de Mendoza.

6.3. Interrogantes pendientes: investigaciones futuras

En función de los resultados hallados en esta tesis surgen interrogantes sobre el cultivo de álamos en zonas áridas y semi-áridas y que puedan resultar en nuevas bases para el desarrollo de una actividad forestal sustentable en la provincia y en futuras líneas de investigación.

Los genotipos actualmente utilizados en la región muestran sensibilidad al estrés hídrico lo que ha conllevado a una reducción en el crecimiento y una heterogeneidad estructural en los macizos cerca de la edad del turno teórico de corte. Entre los genotipos de *P. × canadensis* y *P. deltoides* estudiados en condiciones experimentales, se encontraron otros clones que, a través de una variedad de mecanismos de resistencia a la sequía, mostraron ser mejores opciones (como por ej. ‘Australiano 129/60’) para su cultivo con baja e irregular disponibilidad de agua en comparación con los actualmente elegidos para las plantaciones forestales de la provincia. Futuras investigaciones deberían analizar si el comportamiento de estos clones en condiciones de campo en Mendoza es similar a los resultados encontrados en forma experimental en esta tesis. Para definir si estos genotipos pueden efectivamente ser recomendados para su cultivo comercial en la provincia, se deberían evaluar sus repuestas ecofisiológicas a lo largo del ciclo de una plantación forestal. Resulta de vital importancia analizar el crecimiento durante los primeros dos años de la implantación del macizo ya que esta etapa resulta crítica para la supervivencia de las plantas.

Además, se debería evaluar el rendimiento al turno de corta de estas plantaciones, el cual debería definirse en base a un tamaño deseado por la industria forestal o por edad en la que se maximiza el incremento medio en volumen. Cabe resaltar que en los experimentos en invernáculo se evaluaron las respuestas de los distintos genotipos de *P.× canadensis* y *P. deltoides* únicamente frente a condiciones de diferentes disponibilidades de agua. Resta aún la evaluación de la interacción de la disponibilidad de agua con otros factores como, por ejemplo, la deficiencia nutricional, presencia patógenos y contingencias climáticas simuladas, como el granizo, el cual tiene una gran incidencia en la región y es conocido por su impacto en la disminución del rendimiento en cultivos agrícolas. Tales evaluaciones deberían realizarse tanto en invernáculo como en condiciones de cultivo a campo. En este último, caso también deberían evaluarse otros factores de la producción como, por ejemplo, la densidad, marco de plantación, tratamientos intermedios (podas, raleos).

Por otro lado, debido al efecto de la distancia del surco derivador de riego con el crecimiento de los árboles, la implementación de un manejo policlonal podría ser una buena opción para aprovechar con mayor eficiencia los recursos, aumentar la complejidad del sistema debido al incremento de la variabilidad genética del macizo y posiblemente aumentar el rendimiento (Bonnin et al. 2020). Para eso, sería recomendable evaluar la estabilidad productiva de los distintos clones y la ubicación de los clones en relación a la posición del surco de riego en condiciones reales de campo. Por ejemplo, clones con un mayor potencial de crecimiento y menor estabilidad podrían ser ubicados cerca del surco, mientras que clones con una mayor estabilidad podrían ser ubicados a mayores distancias del surco.

En Mendoza, las plantaciones de álamo son mayormente irrigadas a través de una red de surcos. Ese sistema se encuentra entre los más utilizados para el cultivo de álamo en zonas áridas alrededor del mundo y consiste en la utilización de una gran cantidad de agua y una baja frecuencia de riego (Xi et al. 2021). Adicionalmente, en las plantaciones de álamos evaluadas en este trabajo, se encontró heterogeneidad estructural espacial que sería resultado de una distribución despareja del agua de riego dentro de los macizos. En ese sentido, la utilización de un sistema de riego más eficiente, como el de goteo, podría garantizar la distribución homogénea

del agua a todos los individuos en el macizo. Aun así, el empleo de sistemas más eficientes puede resultar en la reducción de la cantidad de agua utilizada para atender la demanda del cultivo. Esto último es especialmente importante en el contexto actual del cambio climático ya que, según el IPCC, la tendencia actual de reducción precipitación en forma de nieve en la región continuará en los próximos años (IPCC 2019). La cantidad de agua disponible estará cada vez más limitada y su uso eficiente será cada vez más importante para el mantenimiento de la actividad agrícola en este tipo de zonas áridas. Sin embargo, es importante tener presente que este tipo de sistema de riego tiene un elevado valor de instalación y mantenimiento. Cabría, por lo tanto, realizar estudios que evalúen la viabilidad económica de su utilización en las plantaciones forestales de álamo, así como la respuesta de los distintos clones creciendo en macizos con distintos sistemas de riego, variables en cantidad de agua aplicada y frecuencia de riego.

A pesar de la amplia utilización del $\delta^{13}\text{C}$ y del $\delta^{18}\text{O}$ para la reconstrucción de la variabilidad climática en distintas especies, estos indicadores isotópicos todavía no han sido ampliamente empleados en el género *Populus* (Giovannelli et al. 2007; Arend & Fromm 2007). Si bien, trabajos previos que analizaron $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de crecimiento han mostrado una asociación significativa entre este índice isotópico con la disponibilidad de agua, en el caso del $\delta^{18}\text{O}$, la asociación entre medida de esta proporción de isótopos estables de oxígeno con variables hidroclimáticas o con el $\delta^{13}\text{C}$ no ha sido homogénea (Leffler & Evans 1999; Leffler & Evans 2001; Chamaillard et al. 2011; Coccozza et al. 2011; Singer et al. 2012; Meyer et al. 2018; Friedman et al. 2019). Los resultados encontrados en esta tesis muestran una significativa asociación del $\delta^{18}\text{O}$ con la disponibilidad de agua y la composición isotópica de carbono en los anillos de crecimiento para el *P. × canadensis* ‘Guardi’. Sin embargo, el género *Populus* presenta una amplia la variabilidad en las respuestas frente al déficit hídrico, como reportados en la literatura (Tschaplinski et al. 1994; Marron et al. 2005; Monclus et al. 2005, 2006; Monclus et al. 2009) y obtenidos en este trabajo, que pueden resultar en diferencias en las relaciones isotópicas de la madera intra e interespecíficas. De este modo, resulta imperioso extender el estudio de la composición isotópica a otros clones de *Populus* para mejorar el entendimiento del fraccionamiento isotópico en sus tejidos y su asociación con variaciones hidrometeorológicas.

6.4. Bibliografía

- Arend M & Fromm J (2007). Seasonal change in the drought response of wood cell development in poplar. *Tree Physiology* 27, 985–992.
- Arneth A, Denton F, Agus F, Elbehri A, Erb K, Elasha BO, Rahimi M, Rounsevell M, Spence A, Valentini R (2019). Framing and context. *Framing and Context. In: Climate Change and Land: An IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land Degradation, Sustainable Land Management, Food Security, and Greenhouse Gas Fluxes in Terrestrial Ecosystems*, 46–54. <https://doi.org/10.2307/j.ctvr43k9j.13>
- Bonnin SM, Faustino LI, Alvarez JA, Graciano C (2020). ¿La combinación de clones posee alguna ventaja sobre los sistemas monoclonales? *Revista de la Facultad de Agronomía*, 119(2), 051. <https://doi.org/10.24215/16699513e051>
- 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 Physiology*, 31(10), 1076–1087. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr089>
- Cocozza C, Giovannelli A, Traversi ML, Castro G, Cherubini P, Tognetti R (2011). Do tree-ring traits reflect different water deficit responses in young poplar clones (*Populus × canadensis* Mönch ‘I-214’ and *P. deltoides* ‘Dvina’)? *Trees - Structure and Function*, 25(6), 975–985. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0572-8>
- Cortizo S, Abbiatti M, Mema V. 2009. Nuevas posibilidades para ampliar la diversidad clonal de las plantaciones de álamo del Delta del Paraná. *Actas de las Jornadas de Salicáceas Mendoza 2009*. Disponible en: <http://64.76.123.202/new/0-0/reforestacion/bilos/JS%202009Mejoramiento%20y%20Conservaci%F3n%de%20Recursos/Cortizo1.pdf>.
- Friedman JM, Stricker CA, Csank AZ, Zhou H (2019). Effects of age and environment on stable carbon isotope ratios in tree rings of riparian *Populus*. *Palaeogeography*,

- Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 524(March), 25–32.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.03.022>
- Giovannelli A, Deslauriers A, Fragnelli G, Scaletti L, Castro G, Rossi S, Crivellaro A (2007). Evaluation of drought response of two poplar clones (*Populus x canadensis* Mönch “I-214” and *P. deltoides* Marsh. ‘Dvina’) through high resolution analysis of stem growth. *Journal of Experimental Botany*, 58(10), 2673–2683. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm117>
- Leffler AJ & Evans AS (2001). Physiological variation among *Populus fremontii* populations: Short-and long-term relationships between $\delta^{13}\text{C}$ and water availability. *Tree Physiology*, 21(15), 1149–1155. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.15.1149>
- Leffler AJ & Evans AS (1999). Variation in carbon isotope composition among years in the riparian tree *Populus fremontii*. *Oecologia*, 119(3), 311–319.
<https://doi.org/10.1007/s004420050791>
- Luquez, VMC; Achinelli, FG; Cortizo, S (2012). Evaluation of flooding tolerance in cuttings of *Populus* clones used for forestation at the Paraná River Delta, Argentina. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 74(1), 61–70. doi:10.2989/20702620.2012.686214
- Marron N, Villar M, Dreyer E, Delay D, Boudouresque E, Petit JM, Delmotte FM, Guehl JM, Brignolas F (2005). Diversity of leaf traits related to productivity in 31 *Populus deltoides x Populus nigra* clones. *Tree Physiology*, 25(4), 425–435.
<https://doi.org/10.1093/treephys/25.4.425>
- Meyer M, Krabel D, Kniesel B, Helle G (2018). Inter-annual variation of tree-ring width, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in juvenile trees of five plantation poplar cultivars (*Populus* spp.). *Dendrochronologia*, 51(July), 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.07.002>
- Monclus R, Villar M, Barbaroux C, Bastien C, Fichot R, Delmotte FM, Delay D, Petit JM, Brchet C, Dreyer E, Brignolas F (2009). Productivity, water-use efficiency and tolerance to moderate water deficit correlate in 33 poplar genotypes from a *Populus deltoides* \times *Populus trichocarpa* F1 progeny. *Tree Physiology*, 29(11), 1329–1339.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpp075>
- Monclus R, Dreyer E, Delmotte FM, Villar M, Delay D, Boudouresque E, Petit JM, Marron N,

- Bréchet C, Brignolas F (2005). Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltoides* x *P. nigra* clones. *New Phytologist*, 167(1), 53–62. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01407.x>
- Monclus R, Dreyer E, Villar M, Delmotte FM, Delay D, Petit JM, 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 Phytologist*, 169(4), 765–777. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01630.x>
- Singer MB, Stella JC, Dufour S, Piégay H, Wilson RJS, Johnstone L (2012). Contrasting water-uptake and growth responses to drought in co-occurring riparian tree species. *Ecohydrology*, 6(3), 402–412. <https://doi.org/10.1002/eco.1283>
- Tschaplinski T, Tuskan G, Gunderson C (1994). Water-stress of black and eastern cottonwood clones and four hybrid progeny. I. Growth, water relations, and gas exchange. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 364–371. <https://doi.org/doi:10.1139/x94-049>
- Xi B, Clothier B, Coleman M, Duan J, Hu W, Li D, Di N, Liu Y, Fu J, Li J, Jia L, Fernández JE (2021). Irrigation management in poplar (*Populus* spp.) plantations: A review. *Forest Ecology and Management*, 494(April). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119330>