



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales

**Plantaciones clonales mixtas de *Populus* spp. como alternativa
silvicultural en el Delta del Paraná: crecimiento, uso de
recursos y tolerancia a estreses abióticos**

*Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Facultad de
Ciencias Agrarias y Forestales*

Ing. Ftal. Sebastián Martín Bonnin

Directora: Dra. Ing. Ftal. Corina Graciano

Lugar de trabajo: EEA Delta del Paraná (INTA)

La Plata, 2023.

“Lo esencial acaba siempre
por arrebatarse la batalla
a lo efímero”

Stefan Zweig

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis es el resultado del trabajo, el esfuerzo y la dedicación de un gran grupo de personas que la hicieron posible. A todos ellos y ellas, de corazón, muchas gracias.

A mi familia y amigos por estar siempre al pie del cañón. A mi familia, por darme la posibilidad de estudiar y elegir libremente mis sueños, y a mis amigos por ser el cable a tierra y el abrazo más sincero.

A mi directora, Corina Graciano, por confiar en mi para este proyecto; por su acompañamiento profesional y personal; por su dedicación y su contención; por el amor, el compromiso y la generosidad; por ser la guía que toda persona en esta etapa necesita.

A Javier Alvarez y Laura Faustino, amigos y compañeros que fueron el soporte diario. Gracias por el tiempo y los mates; por estar siempre dispuestos a escuchar dudas, soportar reclamos y medir innumerables ensayos; por guiarme en lo profesional y contenerme en lo personal; por hacer del lugar de trabajo un espacio agradable y de compañerismo.

A los compañeros y compañeras de INTA Delta por hacer posible este proyecto; por dedicarle tiempo, brindar apoyo y comprometerse con sus objetivos. Al director, Darío Ceballos, por la confianza y el pleno apoyo institucional. A Manuel García Cortez y Sergio Rossi por haber dispuesto de los recursos necesarios para llevar adelante este trabajo.

A las y los colegas del INFIVE que aportaron ideas y sugerencias en los seminarios. En especial a Flavia Olguin, Ana Paula Moretti y Diego Fanello por las campañas de medición de ensayos en INTA Delta.

Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el financiamiento de la beca doctoral que hizo realidad este proyecto. Al INTA por los proyectos 1.6.2.1.PE.I016, 1.6.2.3.PD.I060 y 1.6.2.6.PE.I146; al CONICET por el proyecto PIP N° 112-201701-00392; a la Agencia I+D+i por el proyecto PICT 2017-1424; a la Universidad Nacional de La Plata (UNLP) por el subsidio I+D 16/A290.

A la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad Nacional de La Plata por mi formación de grado y posgrado de forma libre y gratuita.

PUBLICACIONES EMERGENTES DE ESTA TESIS

Publicaciones en revistas con referato

Bonnin, S., Faustino, L., Alvarez, J., Graciano, C. (2020). *¿La combinación de clones posee alguna ventaja sobre los sistemas monoclonales? Posibles alternativas silviculturales para las Salicáceas, a partir de la revisión de experiencias previas*. Revista de La Facultad de Agronomía, 119(2), 1–11. <https://doi.org/10.24215/16699513e051>

Presentaciones en congresos y conferencias

Bonnin, S., Faustino, L., Alvarez, J., Graciano, C. (2018). *Uso de luz y agua de clones comerciales de álamo para la diversificación de las plantaciones del Delta del Paraná*. XXVIII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata, Argentina.

Bonnin, S., Faustino, L., Alvarez, J., Graciano, C. (2019). *Morphological and physiological variability between poplar clones: relationship with tolerance to soil water deficit and salinity*. International Conference “adapting forest ecosystems and wood products to biotic and abiotic stress”, San Carlos de Bariloche, Argentina.

Bonnin, S., Faustino, L., Alvarez, J., Graciano, C. (2021). *Influencia de la mezcla de clones de álamo en la descomposición de la hojarasca*. XXIX Reunión Argentina de Ecología, Tucumán, Argentina.

Bonnin, S., Faustino, L., Alvarez, J., Graciano, C. (2021). *Large root dry weight is relevant to mitigate the effect of drought in stem growth in poplars*. 26^a Session of the International Commission on Poplars and other fast growing trees sustaining people and the environment, Roma, Italia.

Bonnin, S., Faustino, L., Alvarez, J., Graciano, C. (2022). *Morphological and physiological stability in two Populus deltoides commercial clones: identification of different acclimation strategies*. IUFRO - VIII International Poplar Symposium, Novi Sad, Serbia.

Bonnin, S., Faustino, L., Alvarez, J., Graciano, C. (2023). *Plantaciones clonales mixtas como alternativa silvicultural y de diversificación: el ejemplo de los álamos en el Delta del Río Paraná*. VIII Congreso Forestal Latinoamericano y V Congreso Forestal Argentino, Mendoza, Argentina.

Bonnin, S., Faustino, L., Alvarez, J., Graciano, C. (2023). *Diferencias entre los clones Populus deltoides 'Australiano 129/60' y Populus deltoides 'Hovyú INTA' en la exclusión del sodio ante estrés salino*. VIII Congreso Forestal Latinoamericano y V Congreso Forestal Argentino, Mendoza, Argentina.

Plantaciones clonales mixtas de *Populus* spp. como alternativa silvicultural en el Delta del Paraná: crecimiento, uso de recursos y tolerancia a estreses abióticos

RESUMEN

El Delta del Río Paraná es uno de los humedales más grandes del mundo y se caracteriza por ser un ecosistema muy diverso, con gran heterogeneidad de ambientes, en el cual se desarrollan diferentes actividades productivas agropecuarias y forestales. Las plantaciones de álamos se concentran en el Bajo Delta, en una región conocida como Zona Núcleo Forestal y alcanzan aproximadamente 14.500 ha. Allí se cultivan clones de las especies *Populus deltoides* y *Populus x canadensis*. El cultivo de álamos se realiza mediante silvicultura clonal debido a la fácil multiplicación vegetativa de las especies. Es decir, los rodales están compuestos por individuos genéticamente idénticos. En el Bajo Delta, se planta mayoritariamente el clon *P. deltoides* 'Australiano 129/60', a pesar de estar disponibles en el mercado una docena de genotipos seleccionados para la producción. Esto determina una gran superficie forestada con baja variabilidad genética, tanto a nivel predial como a escala de paisaje.

Debido a la elevada heterogeneidad de ambientes, en la región pueden presentarse condiciones de estrés abiótico que van desde el exceso al déficit hídrico, sumados a la posibilidad de la presencia de sales en el suelo y en la napa freática. En este contexto, el establecimiento de plantaciones forestales poco diversificadas en grandes superficies puede traer aparejado problemas desde los puntos de vista ecológicos y productivos. El surgimiento de plagas y enfermedades, o la aparición de situaciones de estrés abiótico, pueden afectar el sistema de forma generalizada. De hecho, en la región hay antecedentes de epifitias que han derivado en que los productores dejen de utilizar ciertos clones. Por otro lado, el empleo de un mismo genotipo en diferentes ambientes

impide la optimización de las interacciones genotipo-ambiente, y deriva en rendimientos por debajo del óptimo productivo de cada clon.

La amplia diversidad de especies que conforman el género *Populus* y la elevada variabilidad intraespecífica que las caracteriza, determinan que puedan identificarse diferencias en el uso de los recursos y niveles variables de tolerancia a estreses abióticos, incluso entre genotipos que pertenecen a la misma especie. Es decir, es posible identificar atributos morfo-fisiológicos y mecanismos de aclimatación que difieran entre clones, sean complementarios y reduzcan los niveles de competencia intra-específica en sistemas mixtos, en comparación con rodales monoclonales. La mezcla de especies se basa en interacciones benéficas que pueden desencadenarse dentro del rodal: partición de los recursos, efectos de selección y facilitación. Estas interacciones es probable que se desarrollen en plantaciones clonales mixtas, aunque los árboles que compongan el rodal estén genéticamente emparentados. De este modo, se pueden emplear conceptos generalmente asociados a plantaciones de especies mixtas como abordaje de los problemas relacionados a las plantaciones monoclonales.

El objetivo principal de esta tesis es generar conocimiento sobre la variación morfo-fisiológica de clones de *Populus* spp. y discutir sus implicancias para el desarrollo de plantaciones clonales mixtas de manera de contribuir a la propuesta de alternativas productivas más sustentables a la actual producción forestal monoclonal en el Delta del Paraná. Para ello, se evaluaron 10 clones de álamo disponibles comercialmente para su cultivo en el Bajo Delta. Para determinar diferencias clonales en la partición de los recursos y en los efectos de selección, se realizaron tres ensayos en condiciones semicontroladas con plantas en macetas y un ensayo a campo, en el que se plantaron parcelas monoclonales y parcelas mixtas. Los análisis se basaron en la evaluación de variables relacionadas con el uso de la luz (fotosíntesis, área foliar específica, concentración de clorofilas, duración del área foliar), el agua (conductancia

estomática, consumo de agua, conductividad hidráulica de tallos y hojas) y los nutrientes (concentración y contenido de nitrógeno y fósforo en hojas, tallos, raíces) para identificar variabilidad entre clones. Se evaluó el impacto de la sequía, la salinidad y la inundación en el crecimiento y en la fisiología; y la variabilidad genética en la plasticidad fenotípica, la estabilidad productiva y los mecanismos de aclimatación ante variaciones en las condiciones de crecimiento. Es decir, se abordaron aspectos relacionados con las posibles interacciones que podrían ocurrir si diferentes clones se plantan en rodales mixtos.

En el capítulo 1 se observó que los clones poseen diferencias morfológicas y fisiológicas en aspectos relacionados a la fotosíntesis, días con hojas, expansión del área foliar, capacidad de conducir agua en tallos y hojas, y partición de nitrógeno y fósforo. Se identificaron las principales variables morfo-fisiológicas que se relacionan con el crecimiento, el consumo de agua, la eficiencia global de acumulación de materia seca por unidad de área foliar, y la acumulación de nitrógeno y fósforo. De este modo, se verificó que existe variabilidad en el uso de la luz, el agua y los nutrientes y se identificaron las principales variables morfo-fisiológicas que explican dicha variabilidad. Esta variabilidad determina que los clones que se combinen en rodales clonales mixtos puedan tener una partición de los recursos diferencial tanto en términos temporales como espaciales.

En los capítulos 2 y 3 se observó que los clones evaluados poseen diferentes grados de tolerancia a la sequía, salinidad e inundación. Se identificaron las principales variables morfológicas y fisiológicas que explican la estabilidad en el crecimiento ante cada estrés. Las respuestas de cada clon fueron diferentes frente a cada tipo de estrés. Se observó que clones que poseen similitudes en la respuesta morfológica al estrés, difieren en las respuestas fisiológicas, y viceversa. En general, los clones más estables en crecimiento frente a la salinidad, fueron los que mantuvieron las variables morfológicas en magnitudes más cercanas a los controles, y todos los clones modificaron las

variables fisiológicas en magnitud similar. En cuanto a la sequía, los clones más estables en el crecimiento fueron los que menos modificaron las variables fisiológicas, mientras que los cambios morfológicos no se relacionaron con la reducción en el crecimiento. En las plantas bajo inundación, los clones que menos redujeron el crecimiento son los que mantuvieron las variables morfológicas similares a las plantas no estresadas, y la magnitud de las modificaciones fisiológicas no se relacionó con la estabilidad en el crecimiento. Es decir, se verificó que existen diferencias entre clones en las respuestas a los estreses abióticos y se pudieron identificar los posibles efectos de selección, tanto positiva como negativa, que se desencadenarían en un rodal clonal mixto según los clones que se planten y los estreses que surjan en el sitio.

En el capítulo 4 se verificó variabilidad clonal en la estabilidad en la producción de materia seca y en la plasticidad de diferentes variables morfológicas y fisiológicas. Se determinó que la estabilidad en la producción de la materia seca se relaciona positivamente con la plasticidad de algunas variables (e.g. fotosíntesis) y negativamente con la plasticidad de otras (e.g. área foliar). Por último, en el capítulo 5 se encontraron indicios de que las plantaciones clonales mixtas pueden crecer igual o más que las monoclonales. Además, se evidenció que los clones *P. deltoides* 'Australiano 129/60' y *P. deltoides* 'Hovyú INTA' poseen claras diferencias en la tolerancia a la salinidad. Mientras que *P. deltoides* 'Australiano 129/60' es capaz de evitar que gran parte del sodio presente en el suelo llegue al follaje, *P. deltoides* 'Hovyú INTA' es más susceptible y alcanza concentraciones elevadas de sodio en las hojas.

Los estudios realizados han permitido identificar el gradiente de variabilidad entre los clones comerciales de álamo. Esta variabilidad se da tanto en caracteres fisiológicos, como en aspectos de la morfología que pueden definir los patrones de ocupación del sitio. Se han verificado diferencias sustanciales entre clones en aspectos relacionados con la partición de los recursos y los efectos de selección. Además, se han descripto los posibles procesos de

facilitación ante la combinación de clones contrastantes. En resumen, se ha analizado un gran número de clones y se obtuvo evidencia de su complementariedad en el uso de los recursos, como así también se realizó una primera evaluación a campo de rodales clonales mixtos. Las plantaciones clonales mixtas son una forma de abordaje de la heterogeneidad ambiental presente en la región, y demandan el conocimiento de las condiciones de sitio y de los requerimientos y limitantes para el crecimiento de los genotipos.

A partir de la información recabada, se han realizado diferentes propuestas de combinaciones de clones en rodales mixtos. Se describió complementariedad a partir de diferencias en la funcionalidad entre clones. Esta información es relevante para las Salicáceas en general y establece un antecedente para buscar complementariedad funcional en genotipos de otras especies forestales. Es decir, el enfoque de esta tesis es importante para la región de estudio, dada su historia de silvicultura clonal y sistemas monoclonales, y para otras regiones forestales del país en las que se adopte la silvicultura clonal. Genera un antecedente de abordaje de la problemática derivada de sistemas poco diversos: los conceptos de ecología generalmente asociados a plantaciones de especies mixtas o bosques nativos se pueden aplicar a la silvicultura tradicional de especies cultivadas. Se puede emplear una silvicultura novedosa capaz de maximizar las interacciones positivas entre árboles, como la complementariedad y la selección, y las interacciones genotipo-ambiente para que deriven en un mayor crecimiento. Además, la diversificación de los rodales forestales puede tener otros beneficios asociados a procesos ecológicos y mejorar la percepción social respecto de las plantaciones. Es importante señalar que cuanto mayor sea la diferencia en caracteres funcionales entre clones, mayores serán las probabilidades de obtener un sistema más productivo. Por lo tanto, el aumento de la diversidad genética es un aspecto clave para el futuro de la producción forestal y las plantaciones clonales mixtas se establecen como una alternativa de diversificación aplicable a gran escala.

Mixed clonal plantations of *Populus* spp. as a silvicultural alternative in the Delta del Río Paraná: growth, resource use and tolerance to abiotic stresses

ABSTRACT

The Paraná River Delta is one of the largest wetlands in the world and it is a very diverse ecosystem, with a great heterogeneity of environments, where different agricultural and forest productions are developed. Poplar plantations cover approximately 14,500 ha. They are primarily established in the 'Lower Delta', in a region known as the 'Zona Núcleo Forestal'. Poplar plantations are managed through clonal silviculture due to the easy vegetative multiplication of the species from unrooted cuttings. In other words, stands are composed of genetically identical individuals. The main clones planted correspond to the species *Populus deltoides* and the hybrids *Populus x canadensis*. In the 'Bajo Delta', *P. deltoides* 'Australiano 129/60' is the most widely planted clone, despite about twelve genotypes are available for forest production. This results in a large forested area with low genetic variability, both at the farm and landscape scales.

Abiotic stresses can occur in the region due to the high heterogeneity of the environments. Water availability can range from excess to deficit. In addition, excess of salts can accumulate in the soil and in the water table. In this context, the establishment of poorly diversified forest plantations over large areas can lead to ecological and productive problems. For example, the emergence of pests and diseases, or the appearance of abiotic stresses, can affect the whole system. On the other hand, the use of the same genotype in different environments avoids the optimization of the genotype-environment interactions, resulting in yields below the optimum of each clone.

The genus *Populus* is known to represent a wide diversity of species and to have high intraspecific variability. Then, differences in resource use and in the levels of tolerance to abiotic stresses can be identified, even among genotypes that belong to the same species. In other words, it is possible to

identify morpho-physiological attributes and acclimation mechanisms that differ between clones and are complementary, reducing the levels of intra-specific competition in mixed stands compared to monoclonal stands. Species mixing relies on beneficial interactions that can be triggered within the stand: resource partitioning, selection effects, and facilitation effects. These interactions are likely to develop in mixed clonal plantations, even if the trees are genetically related. Thus, concepts generally associated with mixed-species plantations can be used to address the problems associated with monoclonal systems.

The main objective of this thesis is to generate knowledge regarding the morpho-physiological variation of *Populus* spp. clones and discuss their implications for the development of mixed clonal plantations. This research aims to contribute to the proposal of alternative productions to the current monoclonal silviculture in the Delta del Río Paraná. To determine clonal differences in resource partitioning and selection effects, three experiments with semicontrolled conditions and one under field conditions were conducted. The analyses were based on the evaluation of traits related to light use (photosynthesis, specific leaf area, chlorophyll concentration, leaf area duration), water use (stomatal conductance, water consumption, stems and leaves hydraulic conductivity), and nutrients use (nitrogen and phosphorus concentration and contents in leaves, stems, roots). Besides, the impact of drought, salinity, and flooding on growth and physiology were evaluated, as well as clonal variability in phenotypic plasticity, productive stability, and acclimation mechanisms. In other words, aspects related to the possible interactions that could occur if different clones are combined in mixed stands were evaluated.

In Chapter 1, it was observed that clones have morphological and physiological differences in aspects related to photosynthesis, days with leaves, leaf area expansion, stems and leaves capacity to conduct water, and nitrogen

and phosphorus accumulation and partitioning. Water consumption, global efficiency of dry matter accumulation per unit leaf area, and nitrogen and phosphorus accumulation were identified as the main morpho-physiological traits related to growth. It was verified that there is variability in the use of light, water and nutrients. This variability determines that clones combined in mixed clonal stands may have a differential resource partitioning both in temporal and spatial terms.

In Chapters 2 and 3, it was observed that the clones have different degrees of tolerance to drought, salinity, and flooding. The main morphological and physiological variables that explain growth stability to variable environmental conditions were identified. The similarities among clones in stress responses were different for each type of stress, so acclimation is clone and stress-specific. It was observed that clones with similarities in morphological responses to stress differed in physiological responses, and vice versa. Under salinity, the most stable clones were those that maintained morphological variables in magnitudes closer to the controls, and all clones modified physiological traits in similar magnitude. Regarding drought conditions, the most stable clones in growth were the ones that least modified the physiological variables, while morphological changes were not related to the reduction in growth. In plants under flooding, the clones with the least growth reduction were those that maintained morphological variables similar to unstressed plants, and the magnitude of physiological modifications was not related to growth stability. In other words, it was verified that there are differences among clones in the responses to abiotic stresses and that it is possible to identify the selection effects, both positive and negative, that would be triggered in a mixed clonal stand depending on the clones planted and the stresses to which they are subjected.

In Chapter 4, clonal variability in the stability of dry matter production and in morphological and physiological traits plasticity were evaluated. The

stability in dry matter production is positively related to the plasticity of some variables (e.g. photosynthesis) and negatively related to the plasticity of others (e.g. leaf area). Finally, in Chapter 5 it was demonstrated that mixed clonal plantations can grow as well as or better than monoclonal plantations. In addition, it was found that clones *P. deltoides* 'Australiano 129/60' and *P. deltoides* 'Hovyú INTA' have clear differences in salinity tolerance. While *P. deltoides* 'Australiano 129/60' can prevent the sodium present in the soil to reach the leaves and to cause damage, *P. deltoides* 'Hovyú INTA' is more susceptible and accumulates high sodium concentrations in the leaves.

It was possible to identify the gradient of variability among commercial poplar clones. This variability occurs both in physiological traits and in morphological traits that define site-occupation patterns. Substantial differences among clones have been verified in aspects related to resource partitioning and selection effects. In addition, the possible facilitation processes that would occur with the combination of contrasting clones have been described. In summary, a large number of clones were analyzed and evidence of their complementarity in resource use was obtained, as well as a first field evaluation of mixed clonal plantations was conducted. Mixed clonal plantations are a way of dealing with the great environmental heterogeneity present in the region, and require knowledge about the site conditions and the genotype requirements and limitations for growth.

Based on the information collected, different proposals for clone combinations in mixed stands have been made. Complementarity was described based on differences in functionality among clones. This information is relevant for Salicaceae and sets a precedent for searching for functional complementarity in genotypes of other commercial forest species. In other words, the approach of this thesis is important for the Delta del Río Paraná, given its history of clonal silviculture and monoclonal systems, and for other forest regions where clonal silviculture is adopted. It generates a precedent for

approaching the problems derived from low-diverse systems: the concepts of ecology generally associated with mixed species plantations or native forests can be applied to the traditional silviculture of cultivated species. Novel silviculture can be employed to maximize positive interactions between trees, such as complementarity and selection, and genotype-environment interactions to lead to better yields. In addition, the diversification of forest stands can have other benefits associated with ecological processes and improve the social perception of plantations. It is important to note that the greater the difference in functional traits between clones, the greater the probability of obtaining a more productive system. Therefore, increasing genetic diversity is a key aspect for the future of forest production and mixed clonal plantations are a large-scale diversification alternative.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Agradecimientos.....	i
Publicaciones emergentes de esta tesis.....	ii
Resumen	iv
Abstract	ix
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
0.1 - La actividad forestal en el delta del río paraná.....	2
0.2 - Estréses abióticos típicos en la región.....	5
0.3 - Crecimiento y variabilidad en el uso de los recursos.....	6
0.4 - Respuestas fisiológicas de los álamos a los estrésés abióticos	9
0.5 - Problemas asociados a sistemas monoclonales.....	14
0.6 - Plantaciones clonales mixtas como alternativa	16
OBJETIVO GENERAL	21
OBJETIVOS PARTICULARES E HIPÓTESIS	21
CAPÍTULO 1: Evaluación del uso de los recursos (luz, agua y nutrientes) de diez clones comerciales de <i>Populus</i> spp. en condiciones controladas	23
1.1 - Introducción	24
1.2 - Materiales y métodos	27
1.3 - Resultados.....	37
1.4 - Discusión.....	56
1.4.1 - Contraste de hipótesis.....	64
CAPÍTULO 2: Evaluación de la tolerancia a la salinidad y sequía de los clones de álamo candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos	65
2.1 - Introducción	66
2.2 - Materiales y métodos	69
2.3 - Resultados.....	77
2.4 - Discusión.....	94
2.4.1 - Contraste de hipótesis.....	98

CAPÍTULO 3: Evaluación de la tolerancia a la inundación de los clones de álamo candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos.....	99
3.1 - Introducción	100
3.2 - Materiales y métodos	103
3.3 - Resultados.....	110
3.4 - Discusión.....	122
3.4.1 - Contraste de hipótesis.....	125
CAPÍTULO 4: Evaluación de la estabilidad clonal y plasticidad fenotípica de los clones de álamo candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos	126
4.1 - Introducción	127
4.2 - Materiales y métodos	131
4.3 - Resultados.....	136
4.4 - Discusión.....	148
4.4.1 - Contraste de hipótesis.....	152
CAPÍTULO 5: Plantaciones clonales mixtas como alternativa silvicultural para reducir el impacto del estrés salino	153
5.1 - Introducción	154
5.2 - Materiales y métodos	157
5.3 - Resultados.....	167
5.4 - Discusión.....	185
5.4.1 - Contraste de hipótesis.....	190
CAPÍTULO 6: Consideraciones finales y aportes de la tesis.....	191
6.1 - Consideraciones finales	192
6.3 - Aportes de la tesis.....	200
6.2 - Lineamientos futuros	202
REFERENCIAS.....	205
ANEXO.....	234

INTRODUCCIÓN GENERAL

0.1 – LA ACTIVIDAD FORESTAL EN EL DELTA DEL RÍO PARANÁ

El Delta del Río Paraná es uno de los humedales más grandes del mundo y uno de los ecosistemas más complejos y diversos de Sudamérica (Kandus y Quintana, 2016). Está formado por un conjunto de islas que se extienden desde la ciudad de Diamante (Entre Ríos), hasta la desembocadura de los ríos Paraná y Uruguay en el Río de la Plata, y abarca alrededor de 1.700.000 ha (Malvárez, 1999). Además, se puede dividir en 4 regiones geomorfológicas: Predelta, Delta Antiguo, Bajíos Ribereños y Bajo Delta (Bonfils, 1962) (Figura 0.1). Desde el punto de vista climático la región se caracteriza por un clima templado con lluvias todo el año, con precipitación total anual de aproximadamente 1000 mm. La temperatura media es de 22,6 °C en verano, 10,5 °C en invierno y la media anual es de 16,3 °C (Garau *et al.*, 2000).

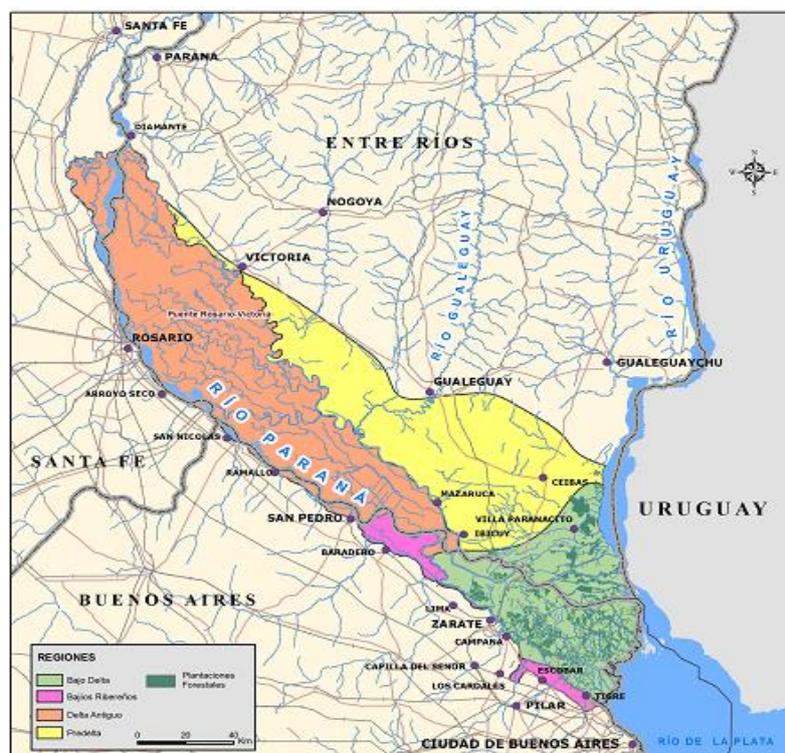


Figura 0.1. Regiones geomorfológicas del Delta del Río Paraná: Predelta (amarillo), Delta Antiguo (naranja), Bajíos Ribereños (rosa) y Bajo Delta (verde) según Bonfils (1962). Elaborado por: EEA Delta del Paraná (INTA).

El Bajo Delta se trata de una zona factible de inundaciones debido a las crecidas de los ríos y el efecto que provoca la Sudestada (Escobar *et al.*, 2004). Este fenómeno suele elevar el nivel del Río de La Plata, y restringe el flujo normal de los ríos Paraná y Uruguay hacia su desembocadura. Si bien la topografía de las islas varía a lo largo de toda la extensión del humedal - definido como un mosaico de ambientes por Malvárez (1999)- en el Bajo Delta el relieve suele tener el patrón de albardones y bajos. Los albardones son zonas más elevadas en los márgenes de las islas y hacia el interior se ubican los sectores más bajos, con una proporción aproximada del 20% de superficie ocupada por albardones y 80% por bajos (Kalesnik *et al.*, 2011).

Las plantaciones forestales se concentran en el Bajo Delta, en una región conocida como Zona Núcleo Forestal, comprendida por sectores de islas pertenecientes principalmente a los municipios de Zárate, Campana y San Fernando (Buenos Aires). Entre álamos (*Populus* spp.) y sauces (*Salix* spp.) rondan las 60.000 ha que constituyen la principal actividad productiva de la región y representan la mayor superficie forestada con Salicáceas de la Argentina (Dirección Nacional de Desarrollo Foresto Industrial, 2022). Los sauces ocupan la mayor proporción y los álamos abarcan una porción minoritaria de aproximadamente 14.500 ha. (Borodowski, 2014).

Los álamos son un grupo de árboles del género *Populus* conformados por numerosas especies y con amplia distribución geográfica (Farmer, 1996; FAO, 2014). *Populus deltoides* es una especie de álamo originaria de los Estados Unidos y Canadá, conocido popularmente como álamo carolino, que se distribuye en un amplio rango latitudinal y de ambientes. Por otro lado, *Populus nigra* es una especie originaria de Europa, el norte de África y Asia Central y, al igual que el álamo carolino, tiene una distribución geográfica muy amplia (FAO, 2014). *Populus x canadensis* es el híbrido entre *P. deltoides* y *P. nigra*, también conocido como *P. x euroamericana*. Este híbrido puede ser de origen natural, debido a la facilidad de hibridación de las especies, o generado en cruzamientos

controlados. Actualmente es el cultivar con mayor cantidad de registros en la Comisión Internacional del Álamo (IPC, por sus siglas en inglés). Cuando se emplean en programas de mejoramiento genético, *P. deltoides* es generalmente utilizado como madre, ya que el cruzamiento a la inversa no suele ser exitoso (FAO, 2014). En este sentido, el desarrollo de híbridos es un aspecto muy relevante en programas de mejoramiento genético de álamos, debido a que un gran número desarrolla heterosis o vigor híbrido, característica por la cual un híbrido posee mejores atributos que sus genotipos parentales (Zanewich *et al.*, 2018).

Al igual que en la gran mayoría de las plantaciones de álamos a nivel mundial, en el Bajo Delta se cultiva predominantemente *Populus deltoides* y los híbridos *P x canadensis*, destinados a las industrias del aserrado, debobinado y en menor medida a la celulósico-papelera (Borodowski, 2006; Cortizo *et al.*, 2017). Actualmente, en Argentina hay registrados un total de 27 clones de álamo en el Registro Nacional de Cultivares del Instituto Nacional de Semillas (INASE), de los cuales 12 fueron introducidos y/o desarrollados para el Bajo Delta (INASE, 2022). El principal Programa de Mejoramiento Genético de Salicáceas del país es llevado adelante por la Estación Experimental Agropecuaria Delta del Paraná (EEA Delta) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Por lo tanto, la actividad forestal y científica en el Bajo Delta es de suma importancia para el desarrollo local y regional, y posee un enorme potencial de expansión en otras regiones del país dada la amplia variedad de materiales genéticos con los que se cuenta. Además del aspecto productivo, el sector forestal de esta región es una fuente de conocimiento y base de un gran número de investigaciones en materia de genética, silvicultura y ecofisiología.

0.2 – ESTRESSES ABIÓTICOS TÍPICOS EN LA REGIÓN DE ESTUDIO

El estrés en general, y abiótico en particular, se define de varias maneras, pero se puede resumir como condiciones desfavorables que afectan el crecimiento, metabolismo o desarrollo de las plantas, y alteran la condición de equilibrio en su funcionamiento (Kranner *et al.*, 2010). En la región del Bajo Delta del Río Paraná pueden presentarse condiciones de estrés abiótico que van desde el exceso al déficit hídrico, sumados a la posibilidad de la presencia de sales en el suelo y/o en la napa freática (Alvarez, 2018; Bó *et al.*, 2021).

Los períodos de anegamiento prolongado e inundaciones son frecuentes y están determinados por la influencia de los ríos Paraná, Uruguay y el estuario del Río de la Plata (Kalesnik y Quintana, 2006). Además, en los campos protegidos por terraplenes en su perímetro pueden ocurrir inundaciones debido a lluvias locales. Los terraplenes impiden la entrada de agua cuando se eleva el nivel del río, pero también obstaculizan la salida luego de una lluvia. Por otro lado, las islas presentan un relieve irregular, con sectores bajos donde se acumula el agua y/o la napa fluctúa cercana a la superficie (Alvarez, 2018; Malvárez, 1999). La combinación de estos factores característicos de la región genera que las condiciones de anegamiento del suelo sean uno de los estreses abióticos a los que pueden estar sometidas las plantaciones forestales.

Por otro lado, debido a que los humedales de esta región son ecosistemas muy heterogéneos (Malvárez, 1999; Kandus y Quintana, 2016), pueden sucederse a los períodos de anegamiento momentos de déficit hídrico. Las sequías son frecuentes en verano (Kalesnik *et al.*, 2011), especialmente en aquellos campos protegidos por terraplenes que impiden el ingreso del agua del río. La frecuencia e intensidad de los períodos de sequía ha aumentado en los últimos años, registrándose uno de los momentos más críticos entre 2019 y 2021 (Naumann *et al.*, 2022). Debido a esto, la sequía toma particular relevancia para las producciones que se llevan a cabo en las islas.

Otro de los procesos que se ha reportado es la presencia de sales que puede reducir la productividad de las plantaciones (Alvarez, 2018; Bonfils, 1962). La forestación de pastizales en ambientes con napa cercana a la superficie y escaso drenaje, puede originar procesos de salinización a partir de los cambios que genera en el balance hídrico y la exclusión selectiva de sales (Jobbágy y Jackson, 2004). Este es un mecanismo mediante el cual los árboles excluyen de la absorción algunos iones, y evitan que ingresen junto con los demás solutos a las raíces, y los iones excluidos se acumulan cerca de las raíces, en el horizonte cercano a la freática. Las características de la especie y su nivel de tolerancia a la salinidad van a determinar hasta qué punto se saliniza el suelo, dado que a medida que la salinidad se acerca al umbral de tolerancia, el consumo de agua de la napa se reduce, y con ello también la exclusión y concentración de sales (Nosetto *et al.*, 2008).

En resumen, en el Bajo Delta pueden presentarse distintos tipos de estreses abióticos que afectan el desarrollo de la principal actividad económica de la región. Debido a las características particulares del humedal, en especial la elevada heterogeneidad a nivel de micro-sitios, estos estreses pueden darse de forma simultánea o alternada, y definen limitantes ambientales concomitantes y difíciles de distinguir entre sí.

0.3 – CRECIMIENTO Y VARIABILIDAD DE LOS ÁLAMOS EN EL USO DE LOS RECURSOS

El crecimiento de los árboles es una función de la disponibilidad de recursos (luz, temperatura, agua y nutrientes), la proporción que son capaces de capturar y la eficiencia que poseen para emplearlos en la fijación de carbono para la generación de materia seca (Binkley *et al.*, 2004). Las diferentes especies del género *Populus* spp. se caracterizan por su amplia diversidad genética, y poseen atributos fisiológicos y morfológicos diferentes, incluso entre individuos

de una misma especie (Dillen *et al.*, 2010). Por lo tanto, es relevante describir el uso de los recursos de genotipos de álamos comerciales para comprender el funcionamiento que explica las diferencias entre clones de la misma especie.

Por lo general, el crecimiento se relaciona positivamente con la fotosíntesis (Kruger y Volin, 2006; Cao *et al.*, 2012), aunque una tasa fotosintética elevada no necesariamente determina altas tasas de crecimiento. Esto se debe a que la capacidad fotosintética de la planta está dada por la integración de todo su aparato fotosintético, y no solo por la fotosíntesis medida por unidad de área o peso foliar (Marron *et al.*, 2007). Entonces, el crecimiento será producto de la fotosíntesis neta medida en las hojas, pero también del tamaño y grosor de las mismas (Stratton y Goldstein, 2001; Marron *et al.*, 2007), la duración del período de crecimiento y de la partición de fotoasimilados a órganos no fotosintéticos y procesos catabólicos. Además, el contenido de nitrógeno en estas hojas será fundamental para definir la capacidad de realizar fotosíntesis, ya que es un componente importante de la enzima catalizadora Rubisco y otras enzimas involucradas en la fijación de carbono (Larcher, 2003; Shang *et al.*, 2018). De esta forma, se pueden identificar clones con elevada capacidad fotosintética integral pero diferentes características foliares, debido a que en los álamos existe gran variabilidad en estos aspectos (Ceulemans *et al.*, 1988; Marron *et al.*, 2005).

Los patrones de asignación de la materia seca entre compartimentos, expresada en índices como la relación tallo/raíz, también pueden ser determinantes en el crecimiento (Tschaplinski y Blake, 1989; Warren y Adams, 2005). Una mayor partición a raíz puede ser un patrón conservado a partir del lugar de origen de los genotipos, si alguno de ellos proviene de ambientes más secos (Warren y Adams, 2005). La mayor expansión de las raíces deriva en mayor exploración del suelo, y definen un sistema radical capaz de captar agua en momentos de déficit. Por otra parte, una mayor proporción de hojas aumenta la capacidad de interceptar la luz y, de este modo, impacta positivamente en la tasa de crecimiento relativo (Walters *et al.*, 1993; Cornelissen

et al., 1996). En el género *Populus*, existe una gran variabilidad intra e inter específica respecto de la morfología foliar (Marron *et al.*, 2005), pero también en relación a la concentración de nutrientes en las hojas y la hojarasca (Fortier *et al.*, 2017). Si a esta condición se suma la posible disparidad entre clones en la tasa de retranslocación o en el uso de los nutrientes (Faustino *et al.*, 2016), podrían encontrarse diferencias sustanciales en el ciclado de nutrientes (Lü *et al.*, 2013) de las plantaciones forestales, según el clon utilizado.

El uso del agua puede evaluarse mediante la caracterización de los órganos que intervienen en la absorción, el transporte y la transpiración. La relación entre el área transpirante (hojas) y el sistema conductivo que abastece de agua a esas hojas es fundamental en la regulación del consumo de agua y la capacidad de mantener los estomas abiertos en situaciones de elevada demanda evapotranspirativa (Carter y White 2009). Por lo tanto, es importante describir las características conductivas, ya que la arquitectura hidráulica puede variar si hay diferencias en las capacidades de conducir agua en raíces, tallos y hojas. Es decir, diferente conductividad hidráulica entre clones, podría determinar diferencias en el consumo de agua (Maherali y DeLucia, 2000; Gleason *et al.*, 2012) y tener impacto en el rendimiento, debido a la relación positiva existente entre la conductividad hidráulica y el crecimiento (Hajek *et al.*, 2014). Otros de los atributos que influyen de forma significativa en la transpiración son la densidad de estomas y la conductancia estomática de las hojas, aspectos que guardan una importante relación con la capacidad de crecimiento de los álamos (Al Afas *et al.*, 2006).

Por otro lado, el lugar de origen de los materiales genéticos puede influir en variables relacionadas al crecimiento, como la partición de la materia seca (Warren y Adams, 2005), y en aquellas relacionadas con la fenología de los árboles, como la fecha de brotación (Pellis *et al.*, 2004; Azad, 2012). A pesar de que la mayoría de los clones utilizados en el Bajo Delta provienen de latitudes similares (Luquez *et al.*, 2012), diferentes fechas de brotación y abscisión foliar

podrían determinar diferente duración de la temporada de crecimiento. Además, tanto el comienzo como el final de la temporada de crecimiento, son momentos importantes respecto de la movilización de nutrientes. El proceso de direccionamiento de las reservas hacia las yemas en el comienzo de la primavera (Millard *et al.*, 2006), así como la retranslocación hacia el tallo o las raíces en el otoño (Maillard *et al.*, 2015), determinan diferencias en la retención y reciclado de los nutrientes. Es así que se pueden encontrar diferencias en el uso de los recursos, ya sea por diferentes escalas espaciales (*i.e.* exploración del suelo, captación de la luz) o temporales (*i.e.* momentos de brotación y abscisión foliar).

0.4 – RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE LOS ÁLAMOS A LOS ESTRESSES ABIÓTICOS

Debido a que los álamos constituyen una de las principales especies forestales de interés comercial a escala mundial, se han desarrollado un gran número de investigaciones que identifican las respuestas de estos árboles ante la aparición de estreses abióticos. Además, los álamos constituyen un modelo para el estudio de las bases moleculares de este tipo de respuestas (Estravis-Barcala *et al.*, 2020), ya que el primer genoma de una especie forestal secuenciado completamente fue de *Populus trichocarpa* (Harfouche *et al.*, 2014). Sin embargo, la amplia diversidad de especies que conforman el género *Populus* y la elevada variabilidad intraespecífica observada en numerosos estudios (Dillen *et al.*, 2010), determinan que puedan identificarse niveles variables de tolerancia a la sequía, la inundación y la salinidad (Guarnaschelli *et al.*, 2011, Luquez *et al.*, 2012, Alvarez *et al.*, 2015, Doffo *et al.*, 2017). Además, los mecanismos de aclimatación ante el surgimiento de una situación de estrés ambiental también pueden variar, tanto en el tipo de respuesta como en la intensidad y efectividad de la misma (Suzuki *et al.*, 2014). Por lo tanto, el

análisis de estas respuestas y mecanismos toma gran relevancia para un abordaje integral de la respuesta de los clones de álamos al ambiente.

Frente a estreses que alteran los procesos fisiológicos, las plantas resistentes pueden responder con mecanismos que van desde la tolerancia a la evitación (Lambers *et al.*, 2008). Las plantas tolerantes mantendrán los procesos fisiológicos relativamente estables -aún en la condición de estrés-, mientras que las evitadoras utilizarán recursos para salir de dicha condición de estrés (Joly y Crawford, 1982; Lopez y Kursar, 1999). No obstante, estas estrategias no son necesariamente excluyentes entre sí y las plantas pueden combinar diferentes tipos de respuestas (Chaves *et al.*, 2003). En general, los primeros síntomas de respuesta a la sequía en álamos son el menor crecimiento celular y la regulación de la conductancia estomática (Blake *et al.*, 1996). Además, puede reducirse la capacidad de los tallos para conducir agua de los árboles bajo estrés hídrico debido a la elevada vulnerabilidad a la cavitación del género (Tyree *et al.*, 1994), y a su vez, al menor crecimiento celular que genera vasos de menor diámetro que en condiciones óptimas de crecimiento (Arend y Fromm, 2007).

Por otro lado, en casos de inundación o encharcamiento, la saturación con agua de los espacios porosos del suelo genera condiciones de hipoxia o anoxia por la baja solubilidad y difusión del O₂ en el agua (Mancuso y Shabala, 2010) y puede, además, originar la acumulación de elementos tóxicos en la rizósfera (Armstrong y Drew, 2002). Los síntomas de estrés por inundación registrados en *Populus* spp. incluyen reducción del crecimiento y del área foliar (abscisión; menor cantidad y tamaño de las hojas), cierre estomático y menor desarrollo de las raíces (Cao y Conner, 1999; Luquez *et al.*, 2012). Además, los mecanismos de aclimatación típicos incluyen la generación de raíces adventicias, aerénquimas y lenticelas hipertrofiadas (Rodríguez y Luquez, 2016).

Por su parte, la salinidad altera la homeostasis tanto a nivel celular como de la planta entera, y provoca daño celular, detención del crecimiento e incluso

la muerte en los casos más severos (Zhu, 2001; Munns y Gilliam, 2015). En los álamos, los síntomas son similares a aquellos originados en condiciones de déficit hídrico ya que las sales disueltas en el suelo disminuyen el potencial osmótico de la solución y dificultan la absorción de agua por parte de las plantas. Si la absorción de sales no puede evitarse, el exceso conduce a la desorganización de las membranas y toxicidad a nivel celular (Hasegawa *et al.*, 2000; Zhu, 2001). Esta toxicidad genera un daño característico a partir de la necrosis de las células marginales de la lámina foliar y se observa como un borde quemado (Beritognolo *et al.*, 2007). No obstante, los árboles poseen diferentes estrategias de respuesta ante la absorción de iones que son dañinos en altas concentraciones. Por ejemplo, hay individuos que pueden mantener los iones en las raíces, excluyéndolos del flujo xilemático que llega a la copa, mientras otros pueden recircular aquellos iones no deseados desde las hojas hacia el tallo vía floema (Zeng *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2019; Godfrey *et al.*, 2019). Estas estrategias son importantes para determinar los niveles de tolerancia a la salinidad y el impacto que este estrés puede tener en el desarrollo de las plantas.

A modo de resumen, se enumeran las respuestas generales de los álamos a la sequía, salinidad e inundación en los principales atributos morfológicos y fisiológicos que definen el uso de los recursos y los mecanismos de aclimatación (Tabla 0.1). Los tres tipos de estreses reducen el crecimiento, alteran los patrones de partición de la materia seca, disminuyen la capacidad de intercambio gaseoso y reducen los niveles de fotosíntesis respecto de situaciones libres de estrés. La mayor variabilidad de respuestas se encuentra en los contenidos de clorofila y carotenoides ante situaciones de estrés hídrico: hay reportes que muestran tanto una disminución como un aumento de ambos pigmentos ante la sequía. Además, en todos los casos cambian las características morfológicas de las hojas. Respecto de los aspectos fisiológicos que determinan el transporte de agua en los álamos, cabe mencionar que son más frecuentes los

estudios de variables hidráulicas ante el estrés por sequía que bajo condiciones de salinidad o inundación. Hay reportes tanto de sostenimiento como de caída de la conductividad hidráulica del tallo ante los 3 estreses. En relación a la conductancia hidráulica de la hoja, hay antecedentes similares a los reportados para la conductividad del tallo bajo sequía, pero no hemos encontrado reportes de esta variable ante situaciones de salinidad o inundación (Tabla 0.1).

Tabla 0.1. Resumen de los efectos provocados por los estreses abióticos (sequía, salinidad e inundación) en las principales características morfológicas y fisiológicas de los álamos. Se señala si la característica aumenta (>) o disminuye (<), se mantiene relativamente constante (≈) o si no hay reportes al respecto (-). En caso de ser necesario, se incluye más de un símbolo.

Característica	Sequía	Salinidad	Inundación
Crecimiento	<	<	<
<i>Referencias</i>	Blake <i>et al.</i> , 1996 Chen <i>et al.</i> , 2020	Zalesny <i>et al.</i> , 2008 Chen y Polle, 2010	Luquez <i>et al.</i> , 2012 Rodríguez <i>et al.</i> , 2020
Relación vástago-raíz	≈ ; <	≈ ; < ; >	≈ ; >
<i>Referencias</i>	Brunner <i>et al.</i> , 2015 Meyer <i>et al.</i> , 2021	Chen <i>et al.</i> , 2003 Li <i>et al.</i> , 2016	Cao y Conner, 1999 Peng <i>et al.</i> , 2013
Conduct. estomática	<	<	<
<i>Referencias</i>	Monclus <i>et al.</i> , 2006 Xu <i>et al.</i> , 2008	Abbruzzese <i>et al.</i> , 2009 Yang <i>et al.</i> , 2009	Guo <i>et al.</i> , 2011 Rodríguez <i>et al.</i> , 2020
Área foliar	<	<	<
<i>Referencias</i>	Marron <i>et al.</i> , 2003 Xu <i>et al.</i> , 2008	Chen <i>et al.</i> , 2002 Sharmin <i>et al.</i> , 2021	Rood <i>et al.</i> , 2010 Rodríguez y Luquez, 2016
Área foliar específica	≈ ; <	≈ ; <	<
<i>Referencias</i>	Monclus <i>et al.</i> , 2006 Xu <i>et al.</i> , 2008	Zeng <i>et al.</i> , 2009 Thomas <i>et al.</i> , 2017	Liu y Dickmann, 1992 Rodríguez y Luquez, 2016
Fotosíntesis	< ; >	<	<
<i>Referencias</i>	Yin <i>et al.</i> , 2006 Gortari <i>et al.</i> , 2021	Fung <i>et al.</i> , 1998 Yang <i>et al.</i> , 2009	Rood <i>et al.</i> , 2010 Du <i>et al.</i> , 2012
Clorofila	< ; >	<	≈ ; <
<i>Referencias</i>	Xiao <i>et al.</i> , 2008 Yi <i>et al.</i> , 2020	Yang <i>et al.</i> , 2009 Chen <i>et al.</i> , 2010	Du <i>et al.</i> , 2012 Rodríguez <i>et al.</i> , 2015
Carotenoides	< ; >	<	<
<i>Referencias</i>	Lei <i>et al.</i> , 2006 Xiao <i>et al.</i> , 2008	Singh <i>et al.</i> , 1999 Gao <i>et al.</i> , 2021	Kreuzwieser <i>et al.</i> , 2002 Yang <i>et al.</i> , 2011
Conductividad tallo	≈ ; <	≈ ; <	≈ ; <
<i>Referencias</i>	Hajek <i>et al.</i> , 2014 Alvarez, 2018	Junghans <i>et al.</i> , 2006 Rajput <i>et al.</i> , 2016	Alvarez, 2018
Conductancia hoja	≈ ; <	-	-
<i>Referencias</i>	Attia <i>et al.</i> , 2015 Trifilò <i>et al.</i> , 2021		

Como quedó expuesto anteriormente, las características fisiológicas y morfológicas de los álamos pueden variar ante cambios en las condiciones de crecimiento. Algunos de estos cambios son producto del daño generado por el estrés, pero otros representan la habilidad de un organismo de cambiar como respuesta a un estímulo desde el ambiente y constituyen lo que se define como plasticidad fenotípica (West-Eberhard, 2008). Cuando un atributo morfológico o fisiológico varía ante los cambios ambientales se lo considera plástico, mientras que aquellos que se mantienen relativamente constantes, a pesar de las variaciones ambientales, se definen como estables (Silva *et al.*, 2022). La plasticidad fenotípica es un aspecto importante ya que tiene impacto en las posibilidades de éxito de los sistemas forestales, en el contexto de variaciones climáticas que ocasionan estreses que se dan con diferente intensidad y frecuencia (Aspinwall *et al.*, 2015). Para mantener las tasas de crecimiento y sostener la producción, se necesiten sistemas capaces de responder y aclimatarse a las variaciones ambientales. Por lo tanto, para obtener sistemas más estables en rendimiento (Reckling *et al.*, 2021) es necesario que los árboles posean elevada plasticidad fenotípica (Nicotra *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2022).

0.5 – PROBLEMAS ASOCIADOS A PLANTACIONES MONOCLONALES

Además de las condiciones ambientales particulares del Delta del Paraná, el hecho de que las plantaciones se realicen con Salicáceas incluye otra particularidad: la reproducción vegetativa del material de plantación. Los álamos se cultivan mediante silvicultura clonal, debido a la facilidad con la que se obtienen nuevas plantas desde estacas (Dillen *et al.*, 2010). A pesar de estar disponibles en el mercado una docena de clones de álamo, viables para la producción en términos de sanidad y rendimiento (Cortizo, 2005; Cortizo *et al.*, 2017), la mayor superficie plantada en el Bajo Delta corresponde a un solo clon (*P.deltoides* 'Australiano 129/60'). La elección de un solo clon para ser plantado

en grandes superficies determina una gran superficie forestada con baja variabilidad genética, que trae aparejado un riesgo productivo: la aparición de una enfermedad, plaga o situación climática extrema podría tener efectos devastadores en toda la región (Larjavaara, 2008). El riesgo se debe a que la dinámica de las poblaciones de plagas depende de la diversidad de los rodales (Staab y Schuldt, 2020) y, cuanto menos diverso es el sistema, más generalizados pueden ser los disturbios. Esta problemática ha tenido ejemplos evidentes a lo largo de la historia forestal del Delta, ya que en más de una oportunidad hubo clones que se dejaron de plantar debido al ataque generalizado de patógenos y/o plagas. A mediados del siglo XIX se instalaron las primeras plantaciones con *Populus deltoides* subesp. *angulata* cv. *carolinensis*, pero hacia comienzos del siglo XX sufrieron severos ataques de roya (*Melampsora* spp.) y el clon fue abandonado por los productores. Varios clones de *Populus x euroamericana* fueron difundidos con posterioridad y manifestaron susceptibilidad a enfermedades y plagas, principalmente cancrisis (*Septoria musiva*) por lo que nuevamente la región debió realizar una reconversión de sus forestaciones. También puede hacerse mención a los clones “Catfish 2” y “Catfish 5”, los más plantados en la década del 80, que fueron devastados por la roya y debieron ser reemplazados (Cortizo, 2005). Además, en los últimos años ha habido una creciente aparición de ataques de taladrillo grande de los forestales (*Megaplatypus mutatus*) y escarabajos de ambrosía (*Xyleborus* spp.) (Casabón y Madoz, 2014). Teniendo en cuenta estos antecedentes, y las posibilidades de aparición de estreses abióticos descritos anteriormente, queda de manifiesto que las plantaciones de álamo del Bajo Delta son un sistema en riesgo desde el punto de vista ecológico y productivo, debido a su escasa diversidad genética.

0.6 – PLANTACIONES CLONALES MIXTAS COMO ALTERNATIVA

El establecimiento de rodales mixtos es una de las estrategias para mejorar los indicadores de biodiversidad de las plantaciones forestales (Kelty, 2006; Ammer, 2019) y obtener sistemas más resilientes y multifuncionales (Messier et al., 2021). En Argentina existen experiencias en distintas regiones en la conformación de rodales de plantaciones de especies mixtos (Barth *et al.*, 2008; Montagnini *et al.*, 2009; Cubbage *et al.*, 2010), pero aún no hay reportes sobre proyectos forestales que se lleven adelante con combinación de clones o genotipos de una misma especie. La mezcla de especies se basa en principios ecológicos y en interacciones benéficas que pueden desencadenarse dentro del rodal (Forrester y Bauhus, 2016; Grossiord, 2019): 1- partición de los recursos; 2- facilitación y 3- efecto de selección. La partición de los recursos refiere a las diferencias en características funcionales, que disminuyen la competencia por los mismos (*e.g.* diferente profundidad de raíces, consumo de agua o arquitectura de copa). La facilitación hace alusión a los mecanismos que ocurren cuando un individuo tiene un efecto positivo sobre sus vecinos (*e.g.* mediante la capacidad de redistribuir agua desde la napa hacia horizontes superficiales más secos, brindar cobertura, la simbiosis con fijadores de nitrógeno, o la capacidad de oxigenar suelos anegados mediante la formación de aerénquimas). Finalmente, el efecto de selección se relaciona con los procesos selectivos que determinan la dominancia de individuos con características particulares (*e.g.* frente a estreses bióticos y abióticos, dominarán los genotipos más tolerantes).

A pesar de que la mayoría de los clones corresponde a la misma especie, y que con el avance de los programas de mejoramiento se reduce la variabilidad genética entre los materiales seleccionados (Wright, 1976), es posible encontrar diferencias en el uso de los recursos, partición de la materia seca o adaptabilidad a condiciones de estrés (Marron *et al.*, 2005; Al Afas *et al.*, 2006; Luquez *et al.*, 2012; Faustino *et al.*, 2016; Doffo *et al.*, 2017; Rodríguez *et al.*, 2018).

Esto se debe a que las especies forestales en general, y las Salicáceas en particular, poseen una gran variabilidad inter e intraespecífica (Boyden *et al.*, 2008; Dillen *et al.*, 2010). Estas diferencias se expresan tanto a nivel morfológico como a nivel fisiológico (*i.e.* diferencias en características fenotípicas). A su vez, la variabilidad genética entre individuos de una misma especie tiene implicancias ecológicas (Fischer *et al.*, 2017). Por lo tanto, las interacciones benéficas descritas anteriormente, pueden desarrollarse en plantaciones clonales mixtas, aunque los árboles que compongan el rodal sean de la misma especie. No obstante, si los individuos se diferencian fenotípicamente, pero esto no deriva en una ocupación de nicho ecológico diferencial, los mecanismos de complementariedad son menos probables (Fischer *et al.*, 2017). La generación de información ecofisiológica de los materiales genéticos disponibles, es importante ya que este tipo de diferencias en la morfología, fisiología y fenología de los árboles es determinante para el desarrollo de mecanismos de complementariedad (Ashton *et al.*, 2010; Forrester y Bauhus, 2016).

Detectar la variabilidad existente entre clones en estas características, permite adaptar conceptos ecológicos de las plantaciones mixtas de especies, a los rodales clonales mixtos. Por otra parte, la complementariedad en el uso de los recursos puede derivar en mayores rendimientos debido a una menor competencia dentro del rodal (Boyden *et al.*, 2008; Elferjani *et al.*, 2014; Moghaddam, 2014). Es posible entonces, que la mezcla de clones se traduzca en diferencias en la captación de luz, la dinámica hídrica de los árboles y el ciclado de nutrientes en el sistema. A su vez, estas diferencias pueden derivar en la generación de distintos microambientes dentro del rodal, por lo que sería esperable que varíe tanto la cantidad y calidad de refugios y alimentos para la micro, meso y macrofauna (Sarandón, 2020), como la composición florística del sotobosque en comparación con los rodales monoclonales. Por ejemplo, si la arquitectura de copa de los clones que se combinan fuese tan diferente que influyera en la cantidad de luz que penetra el dosel, la comunidad herbácea

bajo dosel podría modificarse en relación a un rodal monoclonal. A su vez, los cambios en la composición florística del bajo dosel podrían derivar en otros cambios en la continuidad de la cadena trófica. Es decir, si varían las plantas que componen el estrato herbáceo, probablemente se observen cambios en los polinizadores y microorganismos asociados a ellas (Hanula *et al.*, 2016). Por otra parte, si los clones que se mezclan poseen hojas con distintas concentraciones de nutrientes al momento de la abscisión, la composición de la hojarasca será diferente a aquella obtenida en rodales monoclonales (Hoeber *et al.*, 2020). Esto, a su vez, podría impactar en la comunidad de microorganismos y artrópodos asociados a la descomposición de la hojarasca. Otro ejemplo podría ser la mezcla de clones con diferentes patrones de distribución de raíces finas y gruesas (Donnelly *et al.*, 2016). De este modo, la porosidad del suelo podría variar con relación a un rodal con una matriz radical homogénea e impactar en las comunidades y procesos de incorporación de materia orgánica del suelo. Por lo tanto, las plantaciones clonales mixtas dan la posibilidad de encontrar las mejores interacciones genotipo-ambiente (y entre genotipos), y de esta forma establecer plantaciones forestales que sean altamente productivas, pero con mejores indicadores de biodiversidad.

El aumento de la diversidad genética de las plantaciones forestales, mediante la combinación de distintos materiales genéticos, tiene un valor intrínseco en sí mismo (Figura 0.2). Pero si además de diversificar, se logra establecer una mezcla de clones que hagan un uso complementario de los recursos, el concepto de diversificación es optimizado. Por un lado, mejora la biodiversidad dentro de los rodales, y por el otro permite que se capturen más eficientemente los recursos. Así, se evita que la mezcla derive en el establecimiento de rodales heterogéneos respecto del tamaño individual de los árboles o en pérdidas en el rendimiento. Este punto es de interés para los productores y es importante tenerlo en cuenta al momento de proponer alternativas al sistema forestal convencional. Al respecto, puede suceder que la

producción total de los rodales multiclones o clones mixtos sea principalmente aportada por pocos genotipos, y que otros árboles tengan menor tamaño y se produzcan rodales altamente heterogéneos (Sharma *et al.*, 2008; Donnelly *et al.*, 2017). Debido a esto es deseable que la propuesta de plantaciones clones mixtas busque realizar una mezcla direccionada de clones para tener rodales homogéneos desde el punto de vista del tamaño individual de los árboles, pero con variabilidad en el funcionamiento fisiológico y las características morfológicas de estos individuos. La obtención de rodales homogéneos, con árboles similares en términos de su tamaño, podrían facilitar la adopción de las plantaciones clones mixtas por parte de los productores. De este modo, sería posible compatibilizar los objetivos productivos de las plantaciones con el aumento de la biodiversidad (*e.g.* diferencias en las cadenas tróficas, más diversidad en la composición del sotobosque, más variabilidad en los microorganismos del suelo) y establecer sistemas forestales menos vulnerables al ataque de plagas, más resilientes ante la aparición de estreses abióticos y con una captura más eficientes de los recursos. En esta tesis se aborda el estudio de la variabilidad morfofisiológica entre clones de *Populus* sp en relación con el uso de recursos y la resistencia a distintos factores de estrés abiótico, y se discuten las implicancias que dichas diferencias podrían tener para el desarrollo de plantaciones clones mixtas. Asimismo, se realiza un primer ensayo a campo donde se validan algunas de las propuestas surgidas de los ensayos en condiciones controladas.

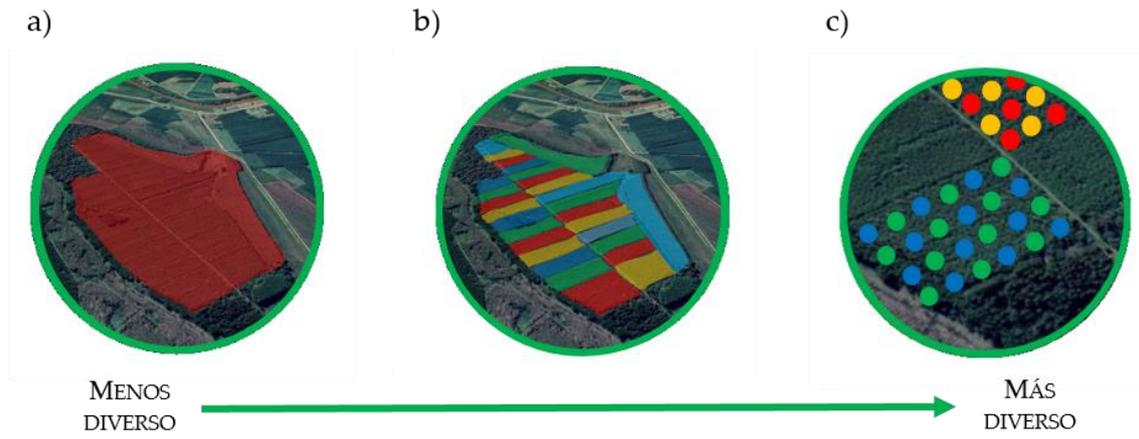


Figura 0.2. Niveles para la diversificación de una cuenca forestal: a) predio monoclonal; b) predio policlonal con rodales monoclonales; c) combinación de clones en un rodal (plantación clonal mixta) (Bonnin *et. al.*, 2020).

OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de esta tesis es generar conocimiento sobre la variación morfo-fisiológica de clones de *Populus* spp. y discutir sus implicancias para el desarrollo de plantaciones clonales mixtas de manera de contribuir a la propuesta de alternativas productivas más sustentables a la actual producción forestal monoclonal en el Delta del Paraná, Argentina.

OBJETIVOS PARTICULARES E HIPÓTESIS

Objetivo 1: Evaluar el uso de recursos (luz, agua y nutrientes) de diferentes clones de álamo de manera de seleccionar candidatos a ser utilizados en la instalación de rodales clonales mixtos en base a su potencial complementariedad.

Hipótesis 1: Debido a que los clones poseen diferencias morfológicas y fisiológicas, existe complementariedad entre los clones, que implica un uso diferencial en tiempo y/o espacio de la luz, el agua y los nutrientes.

Objetivo 2: Evaluar la tolerancia a la sequía y a la salinidad de los clones de álamos candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos.

Hipótesis 2: Los clones poseen diferentes mecanismos de aclimatación a la sequía y a la salinidad, por lo tanto, los crecimientos similares bajo estrés que se buscan al mezclar clones pueden lograrse con mecanismos diferenciales de tolerancia o evitación.

Objetivo 3: Evaluar la tolerancia a la inundación de los clones de álamos candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos.

Hipótesis: Los clones poseen diferentes mecanismos de aclimatación a la inundación, por lo tanto, los crecimientos similares bajo estrés que se buscan al mezclar clones pueden lograrse con mecanismos diferenciales de tolerancia o evitación.

Objetivo 4: Evaluar la estabilidad en la producción de materia seca total y del tallo, y la plasticidad fenotípica en variables morfo-fisiológicas de los clones de álamo candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos, ante sequía, salinidad e inundación.

Hipótesis 4: Los clones más estables en generación de materia seca son los más plásticos en aspectos fisiológicos y morfológicos.

Objetivo 5: Evaluar el efecto del estrés salino sobre el crecimiento de una plantación clonal mixta e identificar si existen estrategias diferenciales y complementarias entre clones que optimicen la productividad del rodal en comparación con rodales monoclonales.

Hipótesis 5: Los sitios de plantación presentan parches salinos que producen diferente intensidad de estrés por salinidad en árboles del mismo rodal. El clon *P. deltoides* 'Australiano 129/60' expuesto a salinidad presenta menor impacto general y menor daño foliar que el clon *P. deltoides* 'Hovyú INTA' que es incapaz de evitar que el sodio se acumule en sus hojas.

CAPÍTULO 1

Evaluación del uso de los recursos (luz, agua y nutrientes) de diez clones comerciales de *Populus* spp. en condiciones semicontroladas

1.1 – INTRODUCCIÓN

Las plantaciones de álamos en el Bajo Delta del Río Paraná se establecen con una finalidad productiva, por lo que la tasa de crecimiento de los clones es una característica fundamental en las decisiones de los productores. Es así que conocer aquellas variables fisiológicas que explican el crecimiento de los distintos clones puede resultar de sumo interés. A su vez, la caracterización morfo-fisiológica de los genotipos permite establecer tanto relaciones entre el crecimiento y las variables medidas, como entre cada una de ellas. Esta información es útil para determinar diferencias clonales en el funcionamiento y encontrar combinaciones de clones que hagan un uso complementario de los recursos (Ashton *et al.*, 2010). Por ejemplo, un clon puede tener altos valores de fotosíntesis neta por unidad de área o peso foliar –debido a una gran concentración de nitrógeno- y que esto defina un gran crecimiento, mientras otro clon logra resultados similares por tener hojas grandes que compensan valores bajos de fotosíntesis por unidad de área foliar. Fenómenos similares se pueden dar en otros aspectos fisiológicos, y establecer mecanismos complementarios que reduzcan los niveles de competencia entre genotipos cuando son combinados en un rodal mixto (Boyden *et al.*, 2008; Elferjani *et al.*, 2014).

Los experimentos en macetas son una herramienta útil porque pueden realizarse mediciones de forma directa sin la distorsión que pueden generar factores ambientales no controlados (Kawaletz *et al.*, 2014). Además, se pueden emplear para aplicar de forma generalizada y pareja determinadas condiciones de crecimiento (Kohout *et al.*, 2011). Por otro lado, se puede llevar a cabo un muestreo destructivo para separar correctamente los compartimentos de la materia seca (tallo, hojas y raíces). La posibilidad de separar el sistema radical completo es un punto relevante, ya que en especies forestales el muestreo de raíces a campo es complejo. Por esta razón, hay disponible mayor cantidad de

estudios de la parte aérea que de la materia seca subterránea (Dillen *et al.*, 2010). Además, los ensayos controlados permiten tener en un espacio reducido un gran número de plantas, y aseguran la homogeneidad ambiental y las repeticiones de cada una de las variables medidas. No obstante, esta metodología puede tener limitaciones, por ejemplo, derivadas del tamaño del contenedor (Poorter *et al.*, 2012). Por lo tanto, no siempre es posible extrapolar lo observado en estos experimentos a los cultivos a campo, pero permiten realizar comparaciones entre genotipos que crecen bajo distintas condiciones.

Para realizar una caracterización integral de los genotipos de interés, es importante contar con mediciones de variables que representen tanto el uso de diferentes recursos, como la asignación de la materia seca entre los distintos compartimentos. Es por ello que en el presente trabajo se incluyen mediciones de características que engloban el uso de la luz (*e.g.* fotosíntesis), del agua (*e.g.* conductividad hidráulica) y los nutrientes (*e.g.* concentración de nitrógeno); y que permiten determinar el crecimiento y proporción de raíces, tallos y hojas de cada uno de los clones evaluados. Es decir, la capacidad de conducir agua de los tallos, la proporcionalidad de raíces y el tamaño y características de las hojas, por ejemplo, son variables que en conjunto definen el uso de los recursos que realiza cada clon. La alta variabilidad descrita en los álamos en características morfológicas y fisiológicas (Al Afas *et al.*, 2006; Dillen *et al.*, 2010; Guarnaschelli *et al.*, 2011; Schreiber *et al.*, 2011; Faustino *et al.*, 2016) permite pensar que el uso de los recursos puede ser complementario.

Debido a que el crecimiento está influenciado por las condiciones ambientales, pero además tiene un importante componente genético (Villar *et al.*, 2004), se evalúan 8 clones comerciales de *P. deltoides* y 2 de *P. x canadensis*. De este modo está representada gran parte de la diversidad de genotipos disponibles para el establecimiento de forestaciones en la región del Delta del Paraná.

Objetivo: Evaluar el uso de recursos (luz, agua y nutrientes) de diferentes clones de álamo de manera de seleccionar candidatos a ser utilizados en la instalación de rodales clonales mixtos en base a un potencial uso complementario.

Hipótesis: Debido a que los clones poseen diferencias morfológicas y fisiológicas, existe complementariedad entre los clones, que implica un uso diferencial en tiempo y/o espacio de la luz, el agua y los nutrientes.

1.2 – MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo fue instalado en la Estación Experimental Agropecuaria Delta del Paraná (EEA Delta) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en Campana, Buenos Aires ($34^{\circ}10'34''S$, $58^{\circ}51'48''O$). Los 10 clones seleccionados para evaluar son clones comerciales disponibles para productores y viveristas, que representan 10 de los 12 clones de la región inscriptos en el INASE y la totalidad de los genotipos que actualmente se comercializan (Tabla 1.1). El ensayo se estableció a cielo abierto en macetas de polietileno de 21 L de capacidad, rellenas con suelo de la isla. Se plantaron 20 estacas de cada clon, una estaca por maceta. Se utilizaron estacas de 30 cm de longitud que fueron plantadas dejando 15 cm sobre la superficie. Este material fue obtenido de guías de un año de edad, de los viveros de la EEA Delta. Una vez establecidas las plantas, aproximadamente 2 meses después de la plantación, se realizó una poda para dejar un solo tallo por estaca. Las plantas se mantuvieron libres de enfermedades y las macetas fueron regadas periódicamente para mantener el suelo a capacidad de campo (Figura 1.1).

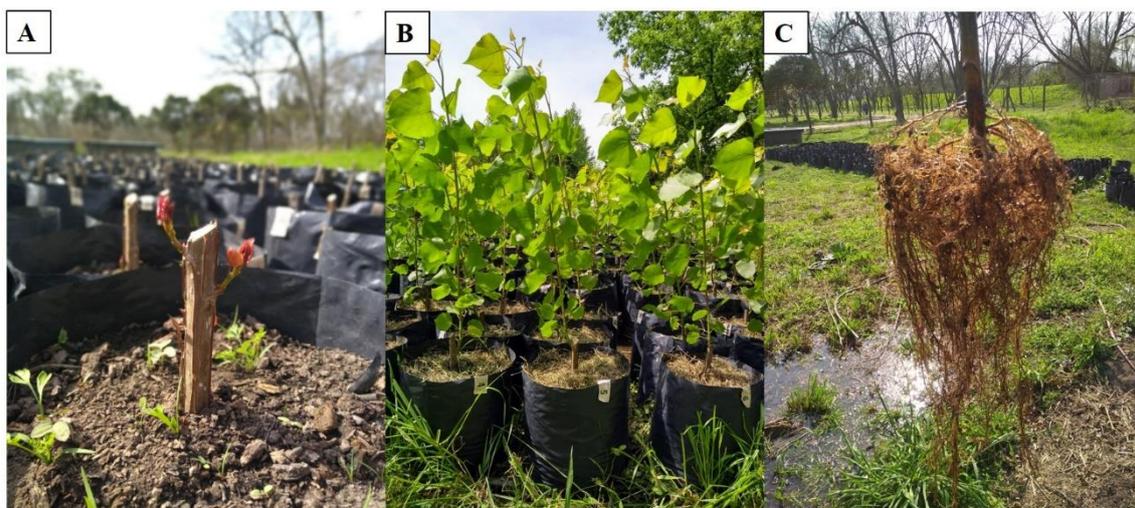


Figura 1.1. Imágenes del ensayo en condiciones semi-controladas. A) Estaca de álamo brotando en primavera. B) Plantas de álamo de 3 meses de edad. C) Raíces lavadas luego del muestreo destructivo de verano.

Tabla 1.1. Descripción de los genotipos utilizados en el ensayo. Entre paréntesis se indica la abreviatura que se utilizará en adelante. Sexo: masculino (M) y femenino (F). Madre – Padre: características del cruzamiento que dio origen a los clones. Año: año en el que comenzaron a plantarse a gran escala en la región. Esta información fue compilada a partir de la base de datos de la EEA Delta, encuentros con productores forestales y lo reportado por Fossati *et al.* (2005) y Luquez *et al.* (2012).

Clones evaluados	Sexo	Madre - Padre	Año
<i>P. deltooides</i> 'Australiano 129/60' (A129)	F	Selecta – Polinización abierta	1990s
<i>P. deltooides</i> 'Carabelas INTA' (CAR)	M	Selecta – Polinización abierta	2008
<i>P. deltooides</i> 'Guayracá INTA' (GUA)	M	Selecta – Polinización abierta	2015
<i>P. deltooides</i> 'Hovyú INTA' (HOV)	F	Selecta – Polinización abierta	2016
<i>P. deltooides</i> 'Nandi INTA' (NAN)	F	Selecta – Polinización abierta	2017
<i>P. deltooides</i> 'Ñacurutú INTA' (ÑAC)	F	Selecta – Polinización abierta	2015
<i>P. deltooides</i> 'Paycarabí INTA' (PAY)	F	Selecta – Polinización abierta	2016
<i>P. deltooides</i> 'Pyta INTA' (PYT)	M	Selecta – Polinización abierta	2017
<i>P. x canadensis</i> 'Ragonese 22 INTA' (R22)	M	A129 - <i>P. nigra</i> var. Itálica	1990s
<i>P. x canadensis</i> 'Triplo' (TRI)	M	Desconocido	1990s

1.2.1. Crecimiento: El ensayo se dividió en 2 momentos de muestreo: verano e invierno. En ambos momentos, se midió el diámetro a la altura del cuello (DAC, mm), considerado como la inserción de la rama del año en la estaca, y la altura total (H, m) de todas las plantas con calibre digital y cinta métrica, respectivamente. Se empleó como indicador del volumen del tallo el índice volumétrico ($IV_{\text{tallos}}, \text{cm}^3$) = $\text{DAC}^2 * H$. Se registró la fecha de brotación en todas las plantas, y la de abscisión foliar en aquellas que completaron la temporada de crecimiento.

1.2.2. Materia seca (MS, g): 8 plantas de cada clon fueron cortadas a fines de diciembre (muestreo de verano) y las 12 restantes continuaron creciendo hasta el final de la temporada de crecimiento (muestreo de invierno). Se separó la materia seca (MS) en 3 compartimentos: tallos (MS_{tallo}), hojas (MS_{hojas}) y raíces ($MS_{\text{raíces}}$). A su vez, las raíces fueron separadas en finas ($\varnothing < 2$ mm) y gruesas ($\varnothing \geq 2$ mm). La MS de cada compartimento fue secada en estufa a 60°C hasta peso constante. Se determinó el peso seco con balanza de 0,001g de precisión. La suma de los 3 compartimentos fue considerada como la materia seca total (MS_{total}). En invierno, la MS_{total} fue la suma de tallo y raíces. Se calculó la relación tallo-raíz (RTR) como el cociente entre la MS_{tallo} y $MS_{\text{raíces}}$.

1.2.3. Nutrientes: Para cada compartimento de la materia seca (tallos, hojas y raíces), se conformaron 3 muestras compuestas por clon. Cada muestra fue hecha a partir de tallos, hojas o raíces, según corresponda, de 3 a 4 individuos del mismo clon. Se determinó la concentración de fósforo (P, ppm) y nitrógeno (N, %) para cada compartimento (N_{tallo} , N_{hojas} , $N_{\text{raíces}}$, P_{tallo} , P_{hojas} y $P_{\text{raíces}}$). La determinación de P se hizo mediante digestión ácida de la muestra y posterior lectura por espectrometría de emisión por plasma inducido. La concentración de N se determinó por el método semi-micro Kjeldahl. Ambas determinaciones fueron realizadas por el Laboratorio de Servicios Analíticos de Suelos, Plantas y Ambiente (CERZOS-CONICET, Bahía Blanca, Argentina). Estas determinaciones se realizaron en ambos momentos de muestreo. Previo al muestreo de invierno, se recolectaron hojas senescentes para incluirlas en los análisis de nutrientes. Para cada muestreo, se multiplicó la concentración de P y N de cada compartimento por la MS (g) correspondiente, para determinar el contenido de P (g) y el contenido de N (g) de cada compartimento. Se sumó el contenido de P de cada compartimento para determinar el contenido total de fósforo (CTP, g), y el contenido de N de cada compartimento para determinar el contenido total de nitrógeno (CTN, g). En el muestreo de invierno solo fueron

considerados los contenidos de P y N del tallo y las raíces, ya que las hojas senescentes no forman parte de la materia seca total al final de la temporada. Se determinó la eficiencia en el uso del P (Eficiencia P) y la eficiencia en el uso del N (Eficiencia N) a partir del cociente entre la MS_{total} de invierno ($MS_{tallos} + MS_{raíces}$) y los valores de CTP y CTN (Eficiencia P = MS_{total}/CTP ; Eficiencia N = MS_{total}/CTN). Además, se calculó el cociente entre la MS_{tallos} (g) al final de la temporada y los valores de CTP y CTN para calcular las respectivas eficiencias en generación de tallo (tallos/CTP; tallos/CTN).

1.2.4. Densidad estomática (n° estomas mm^{-2}): Se determinó el número de estomas en la hoja superior, completamente expandida, de 5 plantas por clon. Para ello se realizaron improntas con esmalte transparente y se observaron al microscopio con aumento 100x (Motic DMB1, Estados Unidos). Se obtuvieron 5 imágenes de cada impronta con el software Motic Images plus 2.0 ML (Motic, Estados Unidos). Se contó el número de estomas (n° estomas) y se determinó el área (mm^2) que ocupaba cada imagen para calcular la densidad estomática.

1.2.5. Área foliar específica (AFE, $cm^2 g^{-1}$): En el muestreo de verano, se determinó el área foliar (cm^2) mediante la toma de imágenes y el procesamiento con ImageJ 1.52a (NIH, Estados Unidos) de 5 hojas de distintas posiciones de la copa, de 8 plantas de cada clon. Posteriormente fueron llevadas a estufa para determinar peso seco (g) y calcular el área foliar específica (AFE,) de cada hoja según la siguiente fórmula: $AFE (cm^2 g^{-1}) = AF (cm^2) / Peso seco (g)$

1.2.6. Tamaño medio de la hoja (tamaño hoja, cm^2): se calculó como el promedio del tamaño de las hojas muestreadas para calcular el AFE.

1.2.7. Área foliar total (AF, cm²): En el muestro destructivo de verano, el AF de cada planta se estimó mediante la multiplicación de la MS_{hojas} por el AFE (AF verano). En las determinaciones de consumo de agua, el área foliar total se calculó como la multiplicación entre el número de hojas de cada planta por el tamaño medio de la hoja del clon.

1.2.8. Duración de área foliar (DAF, m² día): Finalizada la estación de crecimiento, se calculó la DAF. Se consideró la fecha de brotación y abscisión de cada clon, fechas en las que se consideró área foliar igual a cero. A lo largo de la estación de crecimiento se contó con el área foliar en 4 fechas: 3 correspondientes a la medición de consumo de agua, y otra correspondiente al muestreo destructivo de verano. Se graficó área foliar en función de los días. La duración de área foliar para cada clon es el área debajo de la curva. Para determinar la eficiencia foliar (EF, g m⁻² día⁻¹), la MS_{total} (g) al final de la temporada se dividió por la DAF (m² día). La eficiencia foliar en la generación de tallo (EF_t, g m⁻² día⁻¹) se calculó como el cociente entre la MS_{tallo} (g) en el invierno y la DAF (m² día).

1.2.9. Intercambio gaseoso foliar: se midió la tasa fotosintética a saturación lumínica (Asat, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), en 5 plantas por clon, a 25 °C y 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) y 360 ppm de CO₂, con un Analizador de Gases por Infrarrojo (IRGA) (Ciras 2, PPSYSTEM, Amesbury, Estados Unidos). Además, se registró el valor de conductancia estomática (gs, $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y de eficiencia intrínseca en el uso del agua (WUE_i) durante el mediodía.

1.2.10. Clorofila y carotenoides: Se tomó un disco de 5 mm de diámetro, de hojas completamente expandidas, de 3 o 4 plantas por clon para estimar la concentración de clorofila (clorofila total, $\mu\text{g ml}^{-1}$) y de carotenoides

(carotenoides, $\mu\text{g ml}^{-1}$) mediante extracción con 1 ml de N,N- dimetilformamida durante 48 horas en oscuridad, y lectura por espectrofotometría (Wellburn, 1994). Luego se estimó la concentración de clorofila según las siguientes fórmulas:

$$Cla\ a\ (\mu\text{g ml}^{-1}) = (11,65 A_{664} - 2,69 A_{647})$$

$$Clb\ (\mu\text{g ml}^{-1}) = (20,81 A_{647} - 4,53 A_{664})$$

$$\text{Clorofila total}\ (\mu\text{g ml}^{-1}) = cla + clb$$

$$\text{Carotenoides}\ (\mu\text{g ml}^{-1}) = ((1000 A_{480} - 0,89 Cla - 52,02 Clb)/245)$$

Donde A_{647} , A_{664} y A_{480} es la absorbancia en las longitudes de onda de 647 nm (máxima absorbancia de la clorofila a), 664 nm (máxima absorbancia de la clorofila b) y 480 nm respectivamente; Cla y Clb es la concentración de clorofila a ($\mu\text{g ml}^{-1}$) y clorofila b ($\mu\text{g ml}^{-1}$) respectivamente. La concentración de clorofila se expresó en base al área foliar ($\mu\text{g cm}^{-2}$).

1.2.11. Consumo de agua (consumo H₂O, kg): Se determinó el consumo de agua en 5 plantas de cada clon en 3 momentos distintos de la estación de crecimiento. Las mediciones fueron en noviembre de 2017 (plantas pequeñas), marzo de 2018 (plantas grandes) y abril de 2018 (comienzo de senescencia). Para determinar el consumo de agua se procedió a regar hasta capacidad de campo las macetas, embolsarlas para disminuir al mínimo posible la evaporación directa desde el suelo y dejarlas sin riego durante 72hs. Luego del riego, se registró el peso de cada planta y maceta con una balanza de precisión de 0,1 kg (P1). Una vez transcurridas las 72 hs sin riego se volvieron a pesar (P2). La diferencia entre P2 y P1 representa el agua consumida en ese período de tiempo. Para poder estimar el área foliar de cada planta, se registró el número de hojas de cada planta y se lo multiplicó por el tamaño medio de hoja (cm^2) promedio de cada clon. Se determinó el consumo de agua horario (kg h^{-1}) y la tasa transpiratoria ($\text{kg cm}^{-2} \text{h}^{-1}$). Se graficó el consumo de agua a lo largo de los días, y se asumió un incremento lineal entre fechas de medición para

determinar el consumo de agua acumulado (consumo H₂O, kg) durante la temporada de crecimiento. Se relacionó la MS_{total} en el invierno por el consumo H₂O, para determinar la eficiencia en el uso del agua (WUE).

1.2.12. Conductividad hidráulica del tallo (kh, g cm s⁻¹ MPa⁻¹): Se determinó la kh con un perfusor multicanal según la metodología descrita por Fernández *et al.* (2010), en ambos momentos de muestreo y en la totalidad de plantas muestreadas (kh verano y kh invierno). Se utilizaron segmentos de tallo de 14 cm de longitud, tomados a 5 cm de la inserción en la estaca y obtenidos a partir de cortes bajo el agua para evitar la formación de nuevos embolismos por entrada de aire. La longitud del segmento duplica el largo máximo de vasos estimado (Brodrigg y Feild, 2000). La perfusión se realizó con agua destilada mediante un conductímetro multicanal con un gradiente de presión (ΔP) de 0,00981 MPa generado a partir de una columna de agua de 1 m. Los tallos se conectaron al perfusor y se utilizó teflón para evitar pérdidas en la unión y, luego de la estabilización del flujo de agua, se recolectó el agua que perfundió de cada tallo durante 1 minuto. El agua recolectada en cada medición se pesó con una balanza de precisión 0,001 g. Finalmente, se estimó la kh mediante la siguiente fórmula: $kh \text{ (g cm s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}) = Q L / \Delta P$, donde L es la longitud del segmento de tallo, Q es el volumen que lo atraviesa por unidad de tiempo y ΔP es, como se mencionó anteriormente, la diferencia de potencial generado por la columna de agua entre ambos extremos del sistema. Luego, kh se estandarizó dividiéndola por la sección transversal del tallo (AT, m²) para calcular la conductividad específica (ks verano y ks invierno), y por el área foliar de la planta (AF, cm²) para calcular la conductividad foliar específica (kl verano) según las siguientes ecuaciones: $ks \text{ (g cm}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}) = kh / AT$; $kl \text{ (g cm}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}) = kh / AF$.

Para estimar la superficie conductiva del tallo, AT, se midió el diámetro sin corteza en dos posiciones perpendiculares entre sí en cada extremo y se

promediaron ambos extremos del segmento de tallo. Se descontó la superficie ocupada por la médula dado que no es conductiva y su influencia puede ser relevante en tallos anuales.

1.2.13. Conductancia hidráulica de la hoja (K_{hoja} , $\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$): Se determinó la K_{hoja} de 3 hojas completamente expandidas de plantas distintas de cada clon durante el muestreo de verano. Esto se realizó con el método de flujo hidráulico por caída de presión (Melcher *et al.*, 2012). Este método consiste en la generación de un gradiente de presión, el paso de agua a través de un sistema de un conducto con resistencia conocida y el registro de la presión antes y luego de la resistencia conocida. En primera instancia se registra la presión de agua que tiene el sistema cuando está desconectado de la hoja a medir, para luego registrar la presión de agua con el sistema conectado al extremo del pecíolo. Como la hoja tiene un potencial negativo, aumenta el flujo a través la resistencia conocida hacia la hoja, y la presión a la salida de la resistencia disminuye. Una vez que se midieron las presiones, se midió el potencial hídrico de la hoja (Ψ) con una cámara de presión tipo Schölander (BioControl, Buenos Aires, Argentina). De este modo, se puede conocer la conductancia hidráulica (K) de la hoja. Los valores de K_{hoja} fueron estandarizados por el peso seco ($PS_{\text{lámina}}$) y área de la lámina foliar ($AF_{\text{lámina}}$) medida con fotografías digitales que fueron analizadas con el programa CMEIAS- Image Tool. Así se obtuvieron los cocientes $K_{\text{hoja}} (\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1})/PS_{\text{lámina}} (\text{kg})$ y $K_{\text{hoja}} (\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1})/AF_{\text{lámina}} (\text{cm}^2)$.

1.2.14. Modelos de regresión lineal múltiple: Para determinar las relaciones entre distintas variables medidas durante el ensayo y poder explicar el funcionamiento ecofisiológico de los álamos, se desarrollaron modelos de regresión lineal múltiple para las variables índice volumétrico (IV_{tallo} , cm^3), consumo de agua acumulado (consumo H_2O , kg), contenido total de nitrógeno (CTN, g), contenido total de fósforo (CTP, g) y eficiencia foliar (EF , $\text{g m}^{-2} \text{día}^{-1}$),

todas las variables al final de la temporada de crecimiento. Para cada modelo, se incluyeron como regresoras las medias por clon de 6 a 10 variables que se enumeran a continuación junto con la abreviatura utilizada para cada una:

Para la variable respuesta *índice volumétrico* (cm^3), fueron incluidas como regresoras aquellas variables que permiten integrar los conceptos de uso del agua, uso de la luz y uso de los nutrientes: 1- AF verano, 2- WUE, 3- consumo H_2O , 4- K_{hoja} , 5- clorofila total, 6- Asat, 7- días con hojas, 8- kh invierno, 9- N_{hojas} y 10- P_{hojas} .

Para la variable respuesta *consumo de agua acumulado* (kg) fueron incluidas en el modelo variables que expresan características morfológicas y fisiológicas de los órganos de absorción y transpiración de agua: 1- tamaño hoja, 2- n° estomas, 3- DAF, 4- $MS_{raíces}$, 5- K_{hoja} , 6- kh invierno y 7- gs.

Para predecir los contenidos totales de N y P, fueron incorporadas a los modelos como regresoras las variables relacionadas con los compartimentos de la materia seca y la actividad fotosintética. Para determinar la relación entre ambos nutrientes, cuando el contenido de uno era la variable respuesta, el contenido del otro fue incluido como variable regresora. *Contenido total de nitrógeno* (g): 1- DAF, 2- IV_{tallo} invierno, 3- $MS_{raíces}$, 4- días con hojas, 5- CTP, 6- Asat. *Contenido total de fósforo* (g): 1- DAF, 2- IV_{tallo} en invierno, 3- $MS_{raíces}$, 4- días con hojas, 5- CTN, 6- Asat.

Para expresar 2 de las funciones fundamentales de las hojas, cuando se modeló la respuesta de la *eficiencia foliar* ($g\ m^{-2}\ día^{-1}$), se incorporaron al modelo aquellas variables relacionadas con el aparato fotosintético y la transpiración: 1- clorofila total, 2- N_{hojas} , 3- P_{hojas} , 4- gs, 5- consumo H_2O , 6- kl verano, 7- RTR.

Se corrieron 50 modelos que fueron ordenados según AIC (Akaike Information Criterion). Se seleccionaron 2 modelos para cada variable estimada: el mejor modelo según el ranking de menor AIC y el mejor modelo con menor cantidad de variables regresoras posible. Para este segundo modelo, se tuvo en cuenta que el R^2 sea similar al del mejor modelo del ranking de AIC.

1.2.15. Análisis estadístico: Los datos se analizaron mediante análisis de varianza (ANOVA factorial), y se consideró como factor de clasificación al clon. En el caso de encontrarse diferencias significativas, las medias se contrastaron con el test de comparación de medias Tukey ($p \leq 0,05$). Todos los análisis se realizaron con el software InfoStat versión 2020 (Di Renzo *et. al.*, 2020).

1.3 – RESULTADOS

El resumen de todas las variables medidas en este capítulo se reporta en el anexo ([Tabla A.1](#)). Allí se informa el número total de observaciones (N); la media y desvío estándar (D.E.); el mínimo (Min) y máximo (Máx); y los estadísticos F y *p-valor* para cada variable.

Se observaron diferencias entre clones en altura y DAC, tanto en el muestreo de verano, como al final de la temporada de crecimiento (invierno). El clon de mayor altura y DAC en invierno fue el A129. El ritmo de crecimiento a lo largo de la temporada fue variable, evidenciándose clones con alta tasa de crecimiento inicial, que luego disminuye en meses posteriores, y clones con un comportamiento inverso. TRI es el clon con mayor DAC y uno de los más altos al finalizar el muestreo de verano. Sin embargo, finaliza la temporada como el clon con menor DAC. Por otra parte, el clon CAR tiene un crecimiento inicial moderado, pero termina la temporada dentro de los clones más altos. Otros clones sostienen un ritmo de crecimiento homogéneo (e.g. NAN, HOV, PAY) (Tabla 1.2).

Tabla 1.2. Valores promedios de diámetro a la altura del cuello (DAC, mm), altura (H, m) y de la diferencia en el índice volumétrico (ΔIV_{tallo} , cm³) entre los muestreos de verano e invierno, para los 10 clones analizados. Los valores entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones.

Clon	Verano		Invierno		ΔIV_{tallo}
	DAC	H	DAC	H	
A129	14,03 ($\pm 1,19$) cd	1,90 ($\pm 0,15$) e	20,90 ($\pm 2,24$) b	2,73 ($\pm 0,31$) d	832
CAR	12,24 ($\pm 0,95$) ab	1,52 ($\pm 0,18$) ab	18,18 ($\pm 1,74$) a	2,45 ($\pm 0,11$) bc	584
GUA	12,82 ($\pm 0,96$) abcd	1,78 ($\pm 0,11$) cde	17,85 ($\pm 0,62$) a	2,38 ($\pm 0,14$) bc	466
HOV	12,57 ($\pm 0,53$) abcd	1,39 ($\pm 0,08$) ab	18,80 ($\pm 1,30$) ab	2,06 ($\pm 0,17$) a	516
NAN	12,06 ($\pm 0,73$) a	1,42 ($\pm 0,15$) ab	17,86 ($\pm 1,69$) a	1,88 ($\pm 0,20$) a	403
ÑAC	13,76 ($\pm 1,16$) bcd	1,68 ($\pm 0,07$) bcd	17,64 ($\pm 1,73$) a	2,05 ($\pm 0,30$) a	331
PAY	13,05 ($\pm 1,36$) abcd	1,63 ($\pm 0,12$) bcd	17,50 ($\pm 1,41$) a	2,01 ($\pm 0,18$) a	343
PYT	13,14 ($\pm 0,85$) abcd	1,41 ($\pm 0,08$) a	18,16 ($\pm 1,17$) a	2,00 ($\pm 0,10$) a	417
R22	12,93 ($\pm 0,77$) abcd	1,84 ($\pm 0,09$) de	18,72 ($\pm 2,98$) ab	2,68 ($\pm 0,28$) cd	676
TRI	14,22 ($\pm 0,75$) d	1,72 ($\pm 0,08$) cde	17,06 ($\pm 1,77$) a	2,01 ($\pm 0,18$) a	249
<i>F</i>	4,73	20,41	4,73	25,36	
<i>p</i>	0,0001	<0,0001	0,0001	<0,0001	

La materia seca de tallos, hojas y raíces fue significativamente diferente entre los clones, en ambos muestreos. También se observó variabilidad entre clones en el cociente entre la MS_{tallos} y la $MS_{\text{raíces}}$ (RTR). Los clones HOV y PAY poseen la mayor proporción de raíces respecto del tallo, mientras que el clon CAR se encuentra en el otro extremo con un sistema radical menos desarrollado (Figura 1.2).

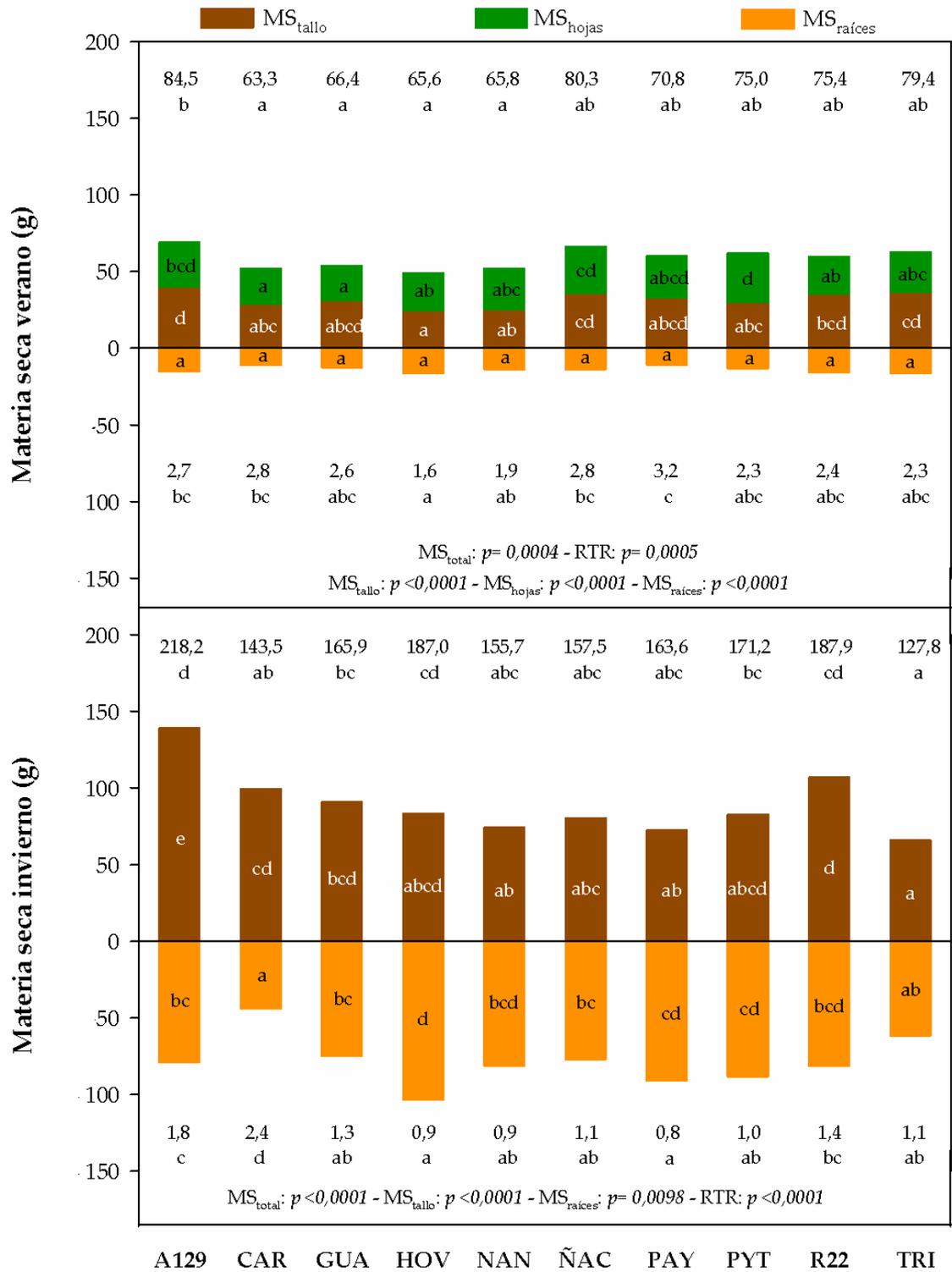


Figura 1.2. Materia seca total (MS_{total}) y por compartimentos (MS_{tallos}, MS_{hojas} y MS_{raíces}) para los muestreos de verano (arriba) e invierno (abajo). Los números en los márgenes superiores indican el valor de MS_{total} (g). Los números en los márgenes inferiores indican el valor del índice RTR. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones para un mismo muestreo.

Al realizar los modelos de regresión múltiple para estimar el índice volumétrico (IV_{tallo} , cm^3), se observó que el mejor modelo según AIC incluía todas las variables, excepto WUE y K_{hoja} . Al observar el mejor modelo con menor número de variables regresoras posible, se determinó que el IV_{tallo} en el invierno se relaciona positivamente con el área foliar del verano (AF verano), la fotosíntesis neta (Asat), los días con hojas y la concentración de nitrógeno en las hojas (N_{hojas}). Por otro lado, la correlación fue negativa con el consumo de agua acumulado a lo largo de la temporada (consumo H_2O), la WUE y la clorofila total (Tabla 1.3). Cabe mencionar que al ordenarlos según AIC, no se identificaron modelos con menos de 7 variables dentro de los primeros 20 del ranking.

Tabla 1.3. Modelo de regresión múltiple para la estimación del índice volumétrico de tallo (IV_{tallo} , cm^3) al final de la temporada de crecimiento. Se presenta el mejor de 50 modelos según orden por menor AIC (1°) y el mejor modelo con menor cantidad de variables regresoras posible (5°). Las unidades en que se expresa cada variable se presentan en la [Tabla A.1](#).

Orden	Modelo	AIC	R ²	F	p
1°	$IV_{\text{tallo}} (\text{cm}^3) =$ -11355,23 + 0,69 (AF verano) - 26,04 (consumo H_2O) - 59,50 (clorofila total) + 78,73 (Asat) + 23,56 (días con hojas) + 8,52 (kh invierno) + 2568,42 (N_{hojas}) + 0,6 (P_{hojas}) <i>Variables excluidas: WUE y K_{hoja}</i>	64,23	1,00	887	0,026
5°	$IV_{\text{tallo}} (\text{cm}^3) =$ - 10262,76 + 0,38 (AF verano) - 1069635 (WUE) - 20,24 (consumo H_2O) + 97,36 (Asat) + 35,84 (días con hojas) - 41,51 (clorofila total) + 1808,79 (N_{hojas})	89,36	0,99	134	0,007

La duración de la temporada de crecimiento fue diferente para cada clon: el clon CAR tuvo menor cantidad de días con hojas (260 días) y el A129 tuvo mayor duración de la temporada de crecimiento (283 días) (Figura 1.3). Se observó gran amplitud en los valores de duración del área foliar (DAF) media que varió entre 59 m² día y 108 m² día para el clon CAR y PYT, respectivamente (Figura 1.4). Por otra parte, en el verano se observaron diferencias entre clones en el área foliar específica (AFE) y área foliar total (AF): el clon R22 tuvo mayor AFE y el clon PYT tuvo mayor AF. La relación entre la materia seca al final de la temporada con la DAF, fue expresada como eficiencia foliar (EF) y varió entre 1,59 g m⁻² día⁻¹ y 2,61 g m⁻² día⁻¹ (Tabla 1.4). La concentración de clorofila total en hojas durante el verano varió entre 15,45 µg cm⁻² y 27,83 µg cm⁻², correspondientes a los clones CAR y TRI respectivamente. No hubo diferencias significativas en la concentración de carotenoides, ni en la relación entre clorofila a y clorofila b (Tabla 1.5).

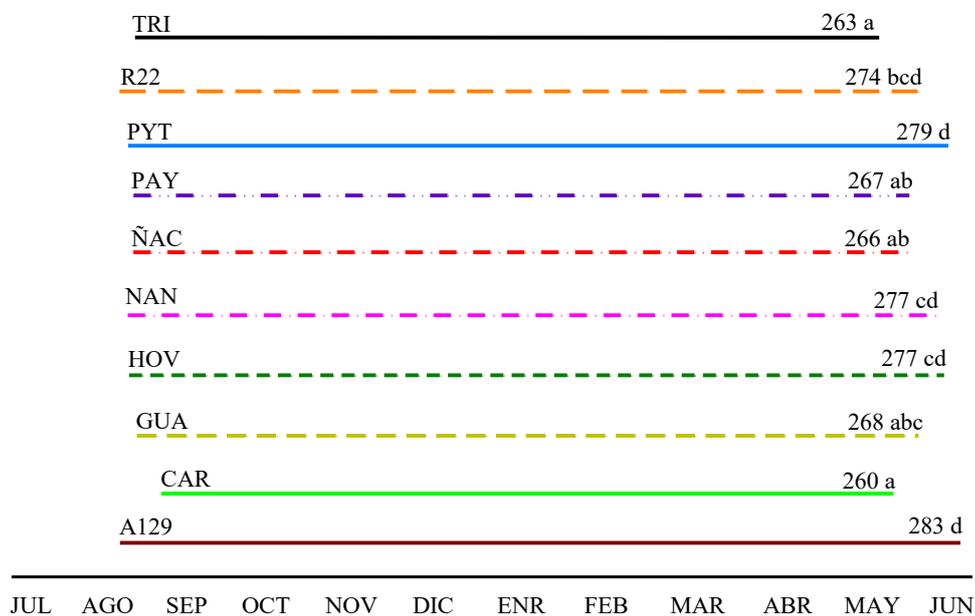


Figura 1.3. Línea de tiempo representativa de los días con hojas correspondientes a cada clon. Los números sobre las líneas representan el promedio de días comprendidos entre la fecha de brotación y la fecha de abscisión foliar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones.

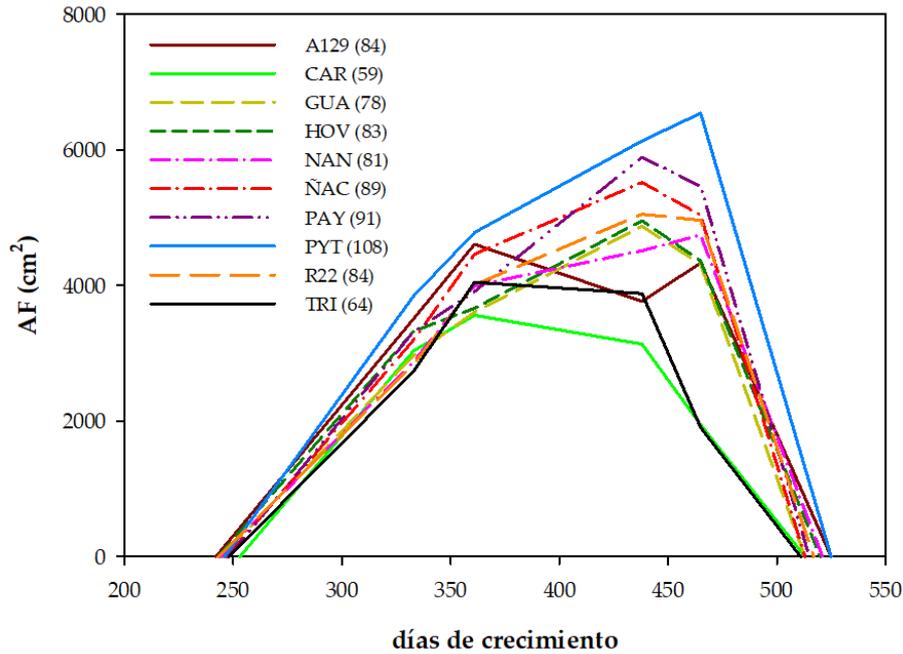


Figura 1.4. Desarrollo del área foliar (AF) en cm^2 a lo largo de la temporada de crecimiento (días) para cada uno de los clones evaluados. Los números entre paréntesis representan el área debajo de la curva ($\text{m}^2 \text{ día}$) que corresponde a la duración del área foliar (DAF) media de cada clon.

Tabla 1.4. Valores medios de área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) y área foliar (AF verano, cm^2) durante el muestreo de verano para los 10 clones evaluados. Los valores entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones. La eficiencia foliar (EF, $\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) es la relación entre la MS_{total} media al final de la temporada y la DAF, y eficiencia foliar en la generación de tallo (EF_t , $\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) es el cociente entre la MS_{tallos} media al final de la temporada y la DAF, para cada clon.

Clon	AFE	AF verano	EF	EF_t
A129	157 (± 7) ab	4138 (± 670) bc	2,61	1,66
CAR	152 (± 2) ab	3167 (± 495) a	2,45	1,69
GUA	157 (± 6) ab	3162 (± 391) a	2,14	1,17
HOV	148 (± 11) a	3257 (± 528) a	2,27	1,01
NAN	151 (± 11) ab	3544 (± 518) abc	1,92	0,92
ÑAC	146 (± 10) a	3944 (± 306) abc	1,76	0,90
PAY	145 (± 12) a	3438 (± 545) ab	1,80	0,80
PYT	149 (± 11) ab	4314 (± 576) c	1,59	0,77
R22	165 (± 10) b	3646 (± 360) abc	2,25	1,28
TRI	153 (± 11) ab	3631 (± 179) abc	2,00	1,03
F	2,69	5,36		
p	0,0097	<0,0001		

Tabla 1.5. Valores medios de concentración de clorofila total ($\mu\text{g cm}^{-2}$) y carotenoides ($\mu\text{g cm}^{-2}$), y de la relación entre clorofila a y clorofila b, en hojas de verano para cada uno de los clones evaluados. Los valores entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones.

Clon	Clorofila total	Carotenoides	Clorofila a / Clorofila b
A129	20,39 ($\pm 7,51$) ab	2,69 ($\pm 1,05$) a	2,16 ($\pm 0,26$) a
CAR	15,45 ($\pm 8,25$) a	2,70 ($\pm 1,27$) a	2,20 ($\pm 0,32$) a
GUA	25,87 ($\pm 1,75$) ab	4,00 ($\pm 0,21$) a	2,28 ($\pm 0,10$) a
HOV	19,70 ($\pm 6,72$) ab	3,06 ($\pm 1,09$) a	2,01 ($\pm 0,20$) a
NAN	15,47 ($\pm 5,99$) a	2,59 ($\pm 0,96$) a	2,17 ($\pm 0,33$) a
ÑAC	20,58 ($\pm 6,97$) ab	3,13 ($\pm 0,93$) a	2,27 ($\pm 0,24$) a
PAY	18,14 ($\pm 3,61$) ab	3,23 ($\pm 0,96$) a	2,47 ($\pm 0,22$) a
PYT	15,94 ($\pm 5,02$) ab	2,54 ($\pm 0,96$) a	2,20 ($\pm 0,34$) a
R22	25,10 ($\pm 4,39$) ab	3,37 ($\pm 0,92$) a	2,35 ($\pm 0,17$) a
TRI	27,83 ($\pm 5,05$) b	4,13 ($\pm 0,84$) a	2,28 ($\pm 0,07$) a
<i>F</i>	2,96	1,72	1,33
<i>p</i>	0,0085	0,1157	0,2515

La fotosíntesis neta a saturación lumínica (A_{sat}) ($\text{PAR}=1500 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) fue significativamente diferente entre clones, con un rango de variación entre $7,78 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $15,27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El menor valor corresponde al clon ÑAC, mientras que el máximo al clon R22, y los demás clones tienen valores intermedios que no difieren de ninguno de los dos. La eficiencia intrínseca en el uso del agua (WUE_i) y la conductancia estomática (g_s) no fueron significativamente diferentes entre clones (Tabla 1.6).

Tabla 1.6. Valores medios de fotosíntesis neta a saturación lumínica (Asat, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), conductancia estomática (gs, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y eficiencia intrínseca en el uso del agua (WUEi, $\text{mmol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$), para cada uno de los clones evaluados. Los valores entre paréntesis corresponden al desvío. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones.

Clon	gs	Asat	WUEi
A129	176 (± 124) a	12,89 ($\pm 4,63$) ab	5,12 ($\pm 1,16$) a
CAR	133 (± 80) a	9,75 ($\pm 4,75$) ab	3,97 ($\pm 1,60$) a
GUA	148 (± 84) a	12,05 ($\pm 3,82$) ab	4,64 ($\pm 1,34$) a
HOV	187 (± 106) a	12,82 ($\pm 3,60$) ab	4,87 ($\pm 1,55$) a
NAN	171 (± 83) a	11,17 ($\pm 1,77$) ab	3,83 ($\pm 1,12$) a
ÑAC	122 (± 86) a	7,78 ($\pm 5,73$) a	3,87 ($\pm 1,89$) a
PAY	124 (± 80) a	10,49 ($\pm 5,79$) ab	4,48 ($\pm 1,52$) a
PYT	141 (± 58) a	9,85 ($\pm 1,82$) ab	4,17 ($\pm 1,58$) a
R22	195 (± 110) a	15,27 ($\pm 4,13$) b	5,24 ($\pm 1,24$) a
TRI	143 (± 113) a	10,48 ($\pm 6,42$) ab	4,40 ($\pm 1,41$) a
<i>F</i>	0,82	2,27	1,28
<i>p</i>	0,5976	0,0236	0,2568

La eficiencia foliar (EF) fue explicada por un importante número de variables y el mejor modelo según menor AIC determinó que la conductividad hidráulica foliar específica en el verano (k_l verano) y la concentración de N en hojas del mismo momento, fueran excluidas. Con el 2º mejor modelo (menor cantidad de variables regresoras) ($p \leq 0,05$) fue posible determinar la relación positiva de la EF con la fotosíntesis neta a saturación (Asat) y la concentración de fósforo en las hojas del verano (P_{hojas}). Además, se determinó que la conductancia estomática (gs) y el consumo hídrico acumulado (consumo H_2O) se relacionan negativamente con la EF. Con este modelo el R^2 es también muy alto, pero se logra un p-valor menor y apenas un punto de caída en el AIC, lo que lo vuelve más parsimonioso que el anterior (Tabla 1.7).

Tabla 1.7. Modelo de regresión múltiple para la estimación de la eficiencia foliar en la fijación de materia seca al final de la temporada de crecimiento. Se presenta el mejor de 50 modelos según orden por AIC (1°) y el mejor modelo del ranking, con menor cantidad de variables regresoras (2°).

Orden	Modelo	AIC	R ²	F	p
1°	Eficiencia foliar (g m⁻² día⁻¹) = 4,82 +0,16 (Asat) -0,02 (clorofila total) +0,0018 (P _{hojas}) -0,02 (gs) -0,03 (Consumo H ₂ O) -0,29 (RTR) <i>Variables excluidas: kl enero, N hojas.</i>	-4,46	0,92	5,70	0,0907
2°	Eficiencia foliar (g m⁻² día⁻¹) = 3,43 +0,09 (Asat) +0,0012 (P _{hojas}) -0,01 (gs) -0,02 (consumo H ₂ O)	-3,44	0,87	8,14	0,0205

La conductancia hidráulica de las hojas (K_{hoja}) en verano fue significativamente diferente entre los clones TRI, NAN, HOV y el clon PYT. No se encontraron diferencias en la relación entre K_{hoja} y el tamaño de las hojas, pero se encontraron diferencias al relacionar K_{hoja} con el peso seco de dichas hojas. HOV y NAN fueron los clones con valores más altos, mientras que el mínimo fue para R22, mientras que el resto de los clones tuvieron valores intermedios que no difieren con esos tres clones (Tabla 1.8).

Tabla 1.8. Valores medios de conductancia hidráulica de hojas (K_{hoja} , $\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) en verano y de la relación entre la conductancia hidráulica con el área ($AF_{\text{lámina}}$, cm^2) y peso seco de la lámina foliar ($PS_{\text{lámina}}$, kg). Los valores entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones.

Clon	K_{hoja}	$K_{\text{hoja}} / AF_{\text{lámina}}$	$K_{\text{hoja}} / PS_{\text{lámina}}$
A129	4 E-06 ($\pm 1\text{E-06}$) ab	2 E-04 ($\pm 1\text{E-04}$) a	5 E-03 ($\pm 7\text{E-04}$) ab
CAR	4 E-06 ($\pm 9\text{E-07}$) ab	3 E-04 ($\pm 1\text{E-04}$) a	5 E-03 ($\pm 1\text{E-04}$) ab
GUA	4 E-06 ($\pm 2\text{E-06}$) ab	3 E-04 ($\pm 1\text{E-04}$) a	4 E-03 ($\pm 2\text{E-03}$) ab
HOV	2 E-06 ($\pm 5\text{E-07}$) a	1 E-04 ($\pm 2\text{E-05}$) a	2 E-03 ($\pm 3\text{E-04}$) a
NAN	2 E-06 ($\pm 6\text{E-07}$) a	1 E-04 ($\pm 5\text{E-05}$) a	2 E-03 ($\pm 8\text{E-04}$) a
ÑAC	4 E-06 ($\pm 1\text{E-06}$) ab	2 E-04 ($\pm 8\text{E-05}$) a	3 E-03 ($\pm 8\text{E-05}$) ab
PAY	3 E-06 ($\pm 7\text{E-07}$) a	2 E-04 ($\pm 7\text{E-05}$) a	3 E-03 ($\pm 7\text{E-04}$) ab
PYT	7 E-06 ($\pm 3\text{E-06}$) b	3 E-04 ($\pm 2\text{E-04}$) a	5 E-03 ($\pm 2\text{E-03}$) ab
R22	4 E-06 ($\pm 2\text{E-07}$) ab	4 E-04 ($\pm 5\text{E-05}$) a	1 E-02 ($\pm 9\text{E-04}$) b
TRI	3 E-06 ($\pm 2\text{E-07}$) a	2 E-04 ($\pm 3\text{E-05}$) a	3 E-03 ($\pm 5\text{E-04}$) ab
<i>F</i>	3,27	2,04	3,60
<i>p</i>	0,0131	0,0891	0,0081

Tanto la conductividad hidráulica del tallo (kh), como la conductividad hidráulica específica (ks) y conductividad hidráulica foliar específica (kl) fueron significativamente diferente ($p \leq 0,05$) entre clones, para ambos momentos de muestreo (Tabla A.2). Los valores de kh en el verano fueron desde $37,9 \text{ g cm s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ correspondiente al clon NAN, hasta $82,6 \text{ g cm s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ del clon TRI. En el muestreo de invierno se determinaron valores de kh entre $20,2 \text{ g cm s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ (clon R22) y $86,3 \text{ g cm s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ (clon TRI) (Figura 1.5). Algunos clones tuvieron diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre kh durante el verano y kh al final de la temporada de crecimiento. En estos casos, la conductividad siempre fue menor luego de la abscisión foliar que durante el verano. Los valores de ks en el verano variaron entre un mínimo de $50 \text{ g cm}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ y un máximo de $93,7 \text{ g cm}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, correspondientes a los clones A129 y HOV respectivamente (Figura 1.5). Todos los clones disminuyeron significativamente la conductividad hidráulica específica hacia el muestreo de invierno (Tabla A.2).

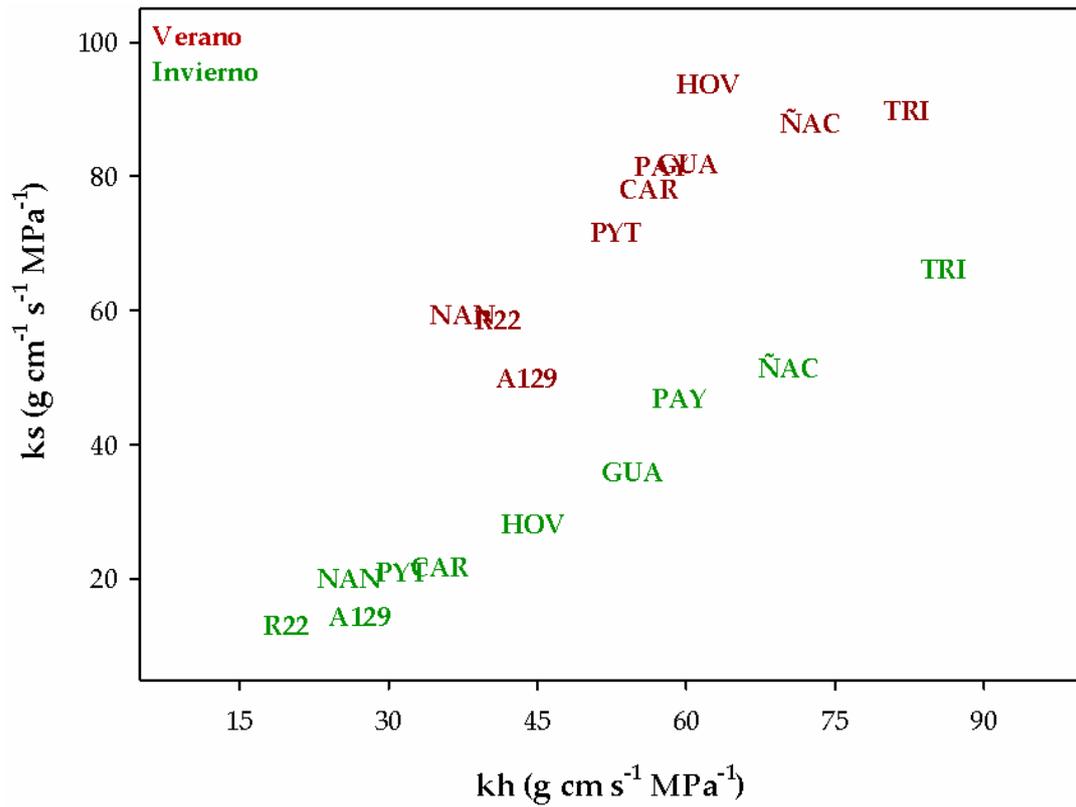


Figura 1.5. Relación entre la conductividad hidráulica (kh , $g\ cm\ s^{-1}\ MPa^{-1}$) y la conductividad hidráulica específica (ks , $g\ cm^{-1}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$) del tallo, para los 10 clones evaluados en los muestreos de verano e invierno.

El consumo de agua varió significativamente entre clones: el clon que más agua consumió a lo largo de la temporada de crecimiento fue R22 (156 kg) mientras que el de menor consumo fue TRI (129 kg) (Figura 1.6).

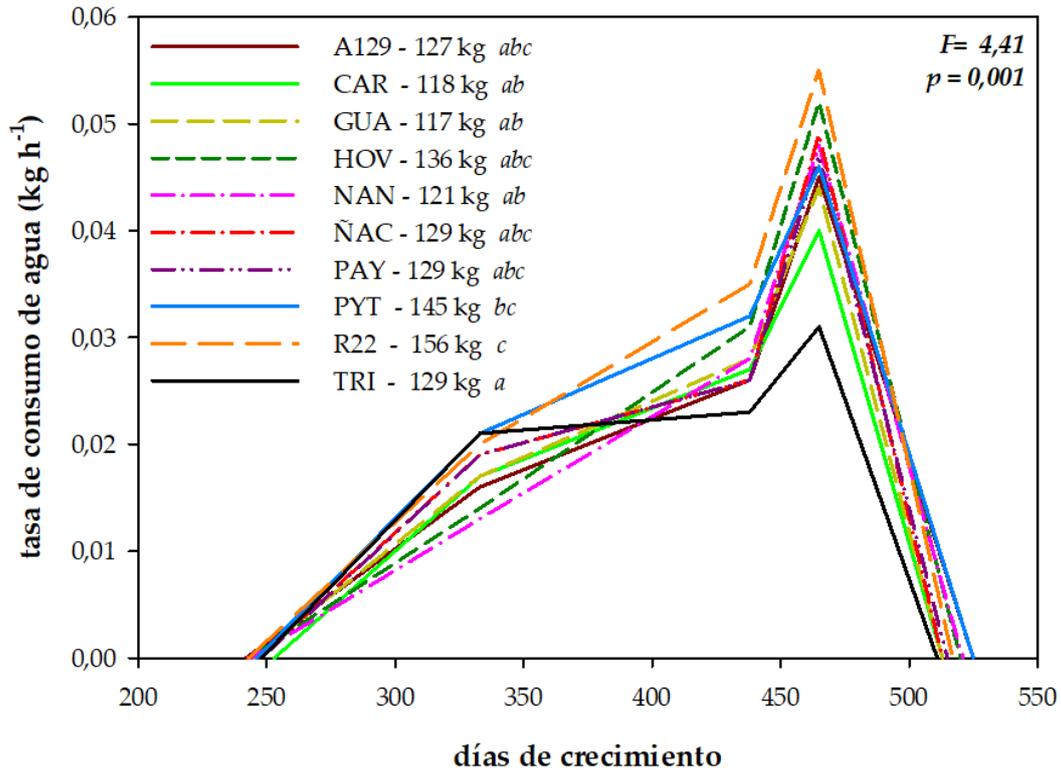


Figura 1.6. Curvas de consumo de agua a lo largo de la temporada de crecimiento. Los valores en el gráfico representan el consumo de agua acumulado durante la temporada de crecimiento, correspondiente al área bajo cada una de las curvas, para los 10 clones evaluados. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones.

Para estimar el consumo de agua acumulado (kg) a lo largo de la temporada, tanto el mejor modelo según menor AIC (1°), como el modelo con menor número de regresoras posibles (11°) fueron significativos ($p \leq 0,05$). El consumo hídrico se relacionó positivamente con la capacidad de conducir agua de las hojas, expresada en la variable conductancia hidráulica (K_{hoja}). Además, se determinó que a mayor materia seca de raíces ($MS_{raíces}$), mayor fue el consumo de agua, a pesar de que en el primer modelo el $MS_{raíces}$ fue excluido del análisis. Por otro lado, el tamaño de la hoja se relacionó de forma negativa con el consumo hídrico, determinando que hojas más grandes derivan en un menor consumo. Cabe mencionar que, al seleccionar el 11° modelo se obtiene un modelo más simple con apenas 3 variables regresoras (Tabla 1.9).

Tabla 1.9. Modelo de regresión múltiple para la estimación del consumo de agua acumulado a lo largo de la temporada de crecimiento. Se presenta el mejor de 50 modelos según orden por AIC (1°) y el mejor modelo con menor cantidad de variables regresoras (11°).

Orden	Modelo	AIC	R ²	F	<i>p</i>
1°	<p>Consumo de agua (kg) = 81,71 - 0,27 (tamaño hoja) + 0,71 (DAF) + 4218722,52 (K_{hoja}) -0,19 (kh invierno) + 0,04 (gs) <i>Variables excluidas: n° estomas,</i> <i>MS_{raíces}.</i></p>	65,24	0,94	11,72	0,0167
11°	<p>Consumo de agua (kg) = 106,48 -0,32 (tamaño hoja) + 9687824,63 (K_{hoja}) + 0,44 (MS_{raíces})</p>	70,78	0,83	10,05	0,0094

La concentración de nitrógeno (%) en hojas, tallos y raíces no varió entre clones durante el muestreo de verano. La concentración en los tallos tampoco varió entre clones en el invierno. Sin embargo, se observaron diferencias en las hojas senescentes y en las raíces al final de la temporada de crecimiento. El clon CAR fue el que mayor concentración de N en hojas senescentes tuvo (1,47%) y los clones NAN, ÑAC, PAY, PYT y TRI tuvieron los menores valores con un promedio de 1,04%. La concentración de nitrógeno en raíces fue similar para todos los clones en el verano, con valores entre 1,06% y 1,29%. Para el invierno, las raíces tenían entre 0,87% y 1,28%, con diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones ([Tabla A.3](#)).

Al comparar los momentos de muestreos, se observó una disminución en la concentración de nitrógeno en hojas senescentes en todos los clones, con un rango de variación entre -28% y -49% respecto de la concentración en verano. A su vez, los clones tuvieron un aumento en la concentración de N en tallos en el

invierno, a excepción del clon HOV que mantuvo valores similares al verano. Los clones HOV, NAN, PAY y PYT tuvieron menor concentración de N en raíces en el invierno, en comparación con el verano, mientras el resto de los clones mantuvo concentraciones similares en ambos momentos ([Tabla A.3](#)).

El contenido total de nitrógeno (CTN, g) al final de la temporada de crecimiento fue variable entre clones. El A129 presentó los mayores valores de captura de nitrógeno en el tallo y las raíces (2,55 g), mientras que el TRI tuvo un contenido total de 1,40 g en el mismo período de crecimiento. Además, hubo diferencias en la compartimentalización de dicho nitrógeno. El clon CAR tuvo el menor contenido de N en raíces y uno de los valores más altos de contenido de N en tallo. El A129 se destaca sobre el resto en la captura de N en el tallo, pero no se diferencia de los demás clones en el contenido de N en raíces (Figura 1.7).

Se determinó la relación del contenido de nitrógeno al final de la temporada de crecimiento con distintas variables: la relación es positiva con el índice volumétrico de tallo al finalizar la temporada (IV_{tallo}), la duración del área foliar (DAF), la materia seca de raíces ($MS_{\text{raíces}}$) y los días de duración de la temporada (días con hojas), mientras que es negativa con la fotosíntesis neta a saturación lumínica (Asat). Al analizar el modelo con menor número de regresoras, se mantienen la relación positiva del contenido de N con el IV_{tallo} y el peso de raíces al fin de la temporada, y la relación negativa con Asat. Si bien este último posee una importante diferencia en AIC respecto del primero, mantiene un alto nivel de ajuste y reduce a la mitad las variables regresoras (Tabla 1.10).

Tabla 1.10. Modelo de regresión múltiple para la estimación del contenido total de nitrógeno inmovilizado en el tallo y raíces al final de la temporada. Se presenta el mejor de 50 modelos según orden por AIC (1°) y el mejor modelo con menor cantidad de variables regresoras (5°).

Orden	Modelo	AIC	R ²	F	<i>p</i>
1°	<p>Contenido total nitrógeno (g)= -0,66 +0,0017 (IV_{tallo}) +0,0025 (DAF) +0,0034 (MS_{raíces}) +0,0042 (días con hojas) -0,03 (Asat) -0,72 (CTP) <i>Todas las variables fueron incluidas</i></p>	-54,67	1	874	0,0001
5°	<p>Contenido total nitrógeno (g)= 0,60 +0,0016 (IV_{tallo}) +0,01 (MS_{raíces}) -0,04 (Asat)</p>	-36,24	0,99	302	<0,0001

La concentración de fósforo en el verano fue similar para todos los clones en cada compartimento. Las hojas verdes tuvieron entre 1600 y 2400 ppm de fósforo; los tallos entre 1800 y 2600 ppm, y las raíces entre 1200 y 1650 ppm. A pesar de la amplitud de estos rangos, las diferencias no fueron significativas ($p \geq 0,05$) entre clones. Al final de la temporada de crecimiento, variaron las concentraciones de fósforo en hojas senescentes y raíces, entre algunos clones. El clon PYT fue el de menor concentración de P en hojas senescentes con 1195 ppm, mientras que los clones TRI, ÑAC y R22 tuvieron entre 2100 y 2600 ppm de fósforo en sus hojas, durante la abscisión foliar. Los clones con concentraciones más bajas de P en las raíces, al final de la temporada, fueron GUA, PAY y ÑAC, con 1260, 1294 y 1304 ppm respectivamente. R22 fue el clon con valores más altos de concentración de P en raíces al final de la temporada

(2172 ppm). Por otra parte, los tallos presentaron valores en un rango entre 1000 y 2000 ppm, sin diferencias significativas entre clones ([Tabla A.4](#)).

La concentración de fósforo en las hojas senescentes se mantuvo en valores similares al de las hojas verdes del verano, a excepción de los clones NAN y PYT que la redujeron significativamente hacia el invierno. Los clones HOV, NAN, PAY y TRI tuvieron una disminución en la concentración de fósforo en el tallo en el invierno al compararlo con el muestreo de verano. No obstante, en los 6 clones restantes no hubo diferencias en la concentración de fósforo en el tallo entre ambos momentos de muestreo. Las raíces al final de la temporada de crecimiento tuvieron una concentración de P similar al verano ([Tabla A.4](#)).

El contenido total de fósforo (CTP, g), luego de la abscisión foliar, fue muy variable entre clones. Esto se verifica al analizar tanto los valores de retención de P en el tallo, como en las raíces y en la suma de ambos. Los clones R22 y A129 fueron los que mayor cantidad de P retuvieron al final de la temporada con 0,39 g y 0,36 g respectivamente. Por otra parte, el clon TRI, retuvo apenas 0,17 g de fósforo en el tallo y las raíces. Al igual que con el nitrógeno, se observaron diferencias en la compartimentalización del fósforo: los clones R22 y A129 no difirieron en el contenido total de fósforo, pero son diferentes en el fósforo retenido en las raíces, y es el R22 el que mayor valor adquiere. El clon TRI está en el extremo opuesto al A129 en cuanto al contenido total de P. Sin embargo, no son significativamente diferentes en los valores de contenido de P en las raíces (Figura 1.7).

Los dos modelos de regresión múltiple elegidos fueron significativos ($p \leq 0,05$) para determinar el contenido de fósforo al final de la temporada de crecimiento a partir de las variables incluidas. El mejor modelo según AIC, establece que el mismo se relaciona positivamente con la DAF, el índice volumétrico del tallo (IV_{tallo}), la materia seca de raíces en el invierno ($MS_{\text{raíces}}$) y la duración de la temporada expresada en días (días con hojas). Sin embargo, se

relaciona negativamente con el contenido de N en el invierno. El modelo con menor cantidad de variables determina que el contenido de P será mayor cuanto mayor sea la DAF, el IV_{tallo} y la fotosíntesis neta a saturación lumínica (Asat) (Tabla 1.11).

Tabla 1.11. Modelo de regresión múltiple para la estimación del contenido total de fósforo inmovilizado en el tallo y raíces al final de la temporada. Se presenta el mejor de 50 modelos según orden por AIC (1°) y el mejor modelo con menor cantidad de variables regresoras (5°).

Orden	Modelo	AIC	R ²	F	p
1°	<p>Contenido total fósforo (g)= -1,39 +0,0019 (DAF) + 0,00092 (IV_{tallo}) +0,001 ($MS_{\text{raíces}}$) +0,01 (días con hojas) -0,47 (CTN)</p> <p><i>Variable excluida: Asat</i></p>	-39,90	0,95	14,68	0,0111
9°	<p>Contenido total fósforo (g)= -0,24 +0,0026 (DAF) +0,00023 (IV_{tallo}) +0,01 (Asat)</p>	-35,22	0,88	14,25	0,0039

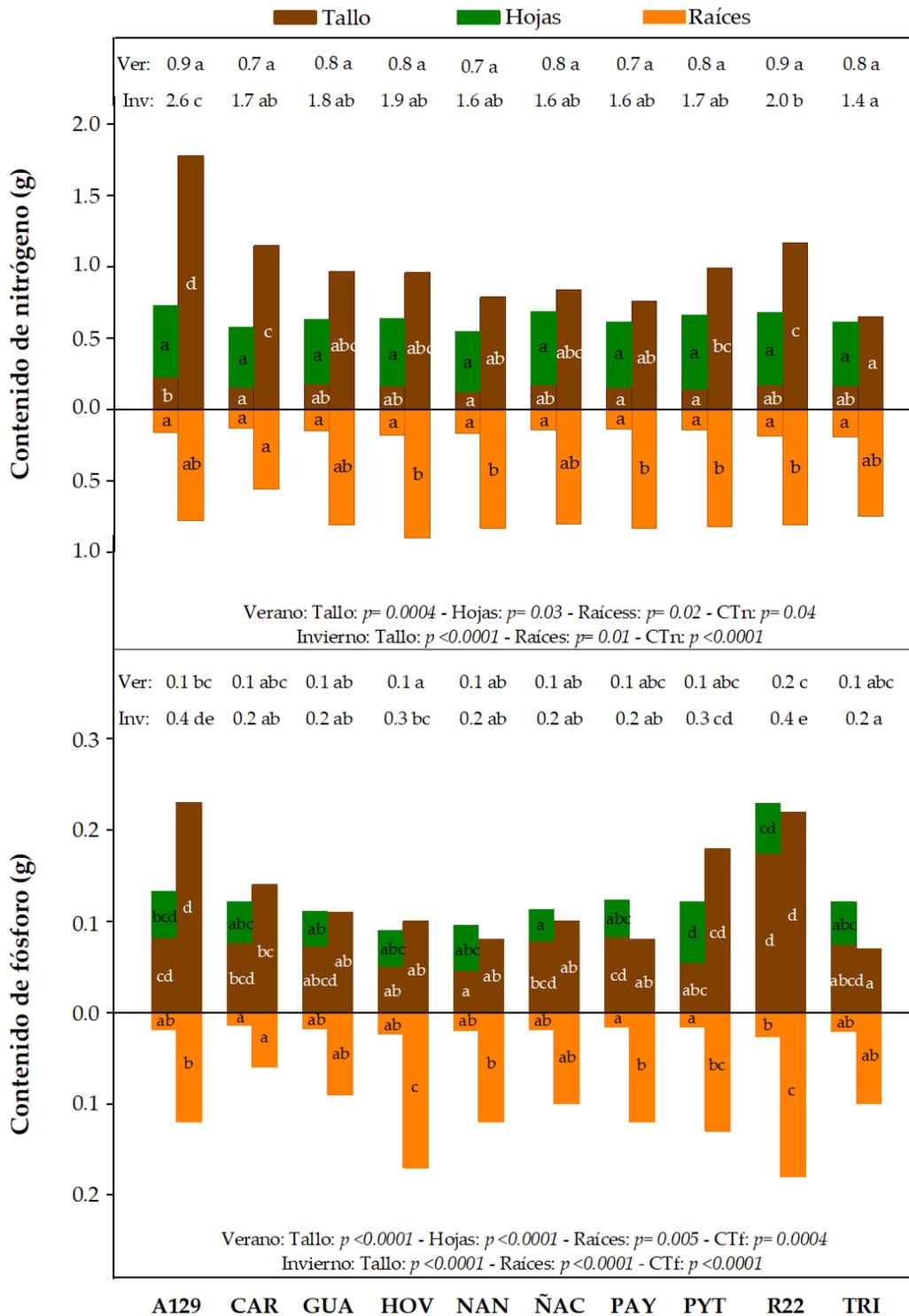


Figura 1.7. Contenido de nitrógeno (arriba) y fósforo (abajo) en tallos, raíces y hojas en el verano; y tallos y raíces en el invierno. En cada clon, la barra de la izquierda representa el muestro de verano (ver), mientras que la de la derecha representa el muestreo de invierno (inv). Los números en los márgenes superiores indican los valores de contenido total de nitrógeno (CTN) y contenido total de fósforo (CTP), para cada clon en ambos muestreos. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones para un mismo muestreo.

Se determinaron las eficiencias en el uso del nitrógeno y el uso del fósforo para los 10 clones y se observaron diferencias significativas ($p \leq 0,05$) para ambas variables. Los clones PYT y PAY se destacan sobre el resto por la eficiencia en el uso del N con valores similares para ambos. Sin embargo, difieren entre ellos, y con los demás clones, en la eficiencia en el uso del P. En este caso, el clon PAY es también uno de los más eficientes junto con el clon GUA. Por su parte, los clones A129 y R22 son dos de los menos eficientes en el uso de ambos nutrientes. Respecto de la eficiencia en la generación de tallo a partir del nitrógeno capturado (tallo/CTN), el clon CAR es el más eficiente. En el extremo opuesto se encuentran los clones NAN y PAY. Por otro lado, la relación tallo/CTP determina que el clon CAR es el más eficiente en la generación de tallo por unidad de P retenida en la materia seca, al igual que sucede con el nitrógeno. El clon R22 es poco eficiente en la generación de tallo a partir del P capturado, como lo es en la producción de materia seca total (Tabla 1.12).

Tabla 1.12. Eficiencias en el uso del nitrógeno (Eficiencia N) y fósforo (Eficiencia P), y relaciones entre la MS_{tallo} al final de la temporada de crecimiento y el contenido total de N y P (eficiencia en la generación de tallo). Los valores entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones.

Clon	Eficiencia N	Eficiencia P	tallo /CTN	tallo/CTP
A129	87 (± 6) ab	622 (± 64) b	55 (± 6) ab	395 (± 60) bc
CAR	84 (± 7) ab	723 (± 111) bcd	58 (± 6) b	500 (± 81) d
GUA	94 (± 8) abc	828 (± 75) d	52 (± 6) ab	456 (± 70) cd
HOV	102 (± 14) bc	697 (± 34) bc	46 (± 13) ab	312 (± 53) ab
NAN	96 (± 5) abc	762 (± 60) cd	46 (± 4) a	364 (± 64) abc
ÑAC	96 (± 6) abc	807 (± 65) cd	49 (± 5) ab	410 (± 54) cd
PAY	104 (± 10) c	832 (± 102) d	46 (± 4) a	369 (± 56) abc
PYT	104 (± 30) c	616 (± 142) b	51 (± 18) ab	306 (± 94) ab
R22	95 (± 5) abc	492 (± 67) a	54 (± 6) ab	281 (± 53) a
TRI	92 (± 12) abc	748 (± 84) cd	47 (± 10) ab	389 (± 85) bc
<i>F</i>	3,72	18,53	2,78	11,49
<i>p</i>	0,0004	<0,0001	0,0058	<0,0001

1.4 – DISCUSIÓN

El objetivo principal de este capítulo es caracterizar, en términos morfofisiológicos, 10 clones de álamos comerciales del Bajo Delta del Río Paraná, para determinar cuáles realizan un potencial uso complementario de los recursos (luz, agua y nutrientes). Este conocimiento permite ser más eficientes en los efectos de la combinación de clones en el sitio: no solo se diversifica el rodal, sino que se combinan clones con estrategias ecofisiológicas diferenciales. El sentido de la combinación de clones no es solo la diversificación en términos de tener distintos productos o responder diferencialmente ante plagas o enfermedades, sino también para el uso complementario de los recursos (Kelty, 2006) y las interacciones benéficas que puedan desencadenarse (Forrester y Bauhus, 2016; Grossiord, 2019). Por eso, es importante entender el funcionamiento de cada uno de los clones para evitar que la combinación sea contraproducente (disminuya el rendimiento en comparación con rodales puros) o sin cambios relevantes respecto del uso de los recursos. Por ejemplo, el clon R22 posee varias características similares al A129: crecimiento, área foliar, relación tallo/raíz, materia seca de raíces y clorofila total. La mezcla de A129 con R22 permitiría la diversificación genética del rodal –que posee un valor intrínseco-, pero no tendría mayores efectos en la ocupación del sitio. No harían un uso complementario de los recursos, por lo que la competencia dentro del rodal sería similar a un rodal puro. No obstante, la posibilidad de obtener rodales mixtos con rendimientos similares a rodales puros es una muy buena opción (Ammer, 2019).

Las diferencias entre clones son más o menos marcadas, dependiendo de las variables que se consideren. Si se toma en cuenta la partición de materia seca, se pueden identificar gran variabilidad entre clones. Los clones HOV y PAY desarrollan sistemas radicales grandes, tanto en relación al tallo que generan, como en términos absolutos. Por otra parte, CAR es el clon con menor

proporción de raíces en relación al tallo, y con el menor peso seco de raíces. Una mayor partición a raíces podría asociarse con la aclimatación a períodos de baja disponibilidad hídrica (Warren y Adams, 2005) o con una mayor capacidad de absorción de agua y nutrientes, a través de la exploración del suelo (Lawlor, 2002; Donnelly *et al.*, 2016). De hecho, los clones con mayor consumo de agua a lo largo de la estación de crecimiento son los que poseen mayor materia seca de raíces (Tabla 1.9). Sin embargo, podría indicar una menor eficiencia de su sistema radical: estos clones demandan altas inversiones en materia seca de raíces para obtener los recursos necesarios, mientras que el clon CAR logra mejores resultados en altura, con un sistema radical más acotado y con menor consumo de nutrientes, tal como lo demuestra la elevada eficiencia en el uso del N y P en relación a la materia seca total y de tallo (Tabla 1.12). Aunque por otro lado, un sistema radical poco desarrollado podría ser contraproducente en momentos de restricciones hídricas (Costa E Silva *et al.*, 2004), aspecto que se analizará en el capítulo 3.

Teniendo en cuenta que A129 es uno de los clones con mejores rendimientos, no es casual que sea el clon más difundido en la región del Bajo Delta (Cortizo, 2005). Este clon desarrolla materia seca radical similar a otros clones, pero tiene un gran crecimiento en tallo. Esto determina que en la relación tallo/raíz sea el que más se asemeje al CAR, pero en términos absolutos tenga más raíces. Es decir, el crecimiento del tallo se debe a una gran inversión en materia seca en otros compartimentos: desarrolla un importante sistema radical para la exploración del suelo y es, además, uno de los clones con mayor área foliar. Al relacionar la DAF o la $MS_{raíces}$ con el tallo generado, se observan indicadores de eficiencia similares al CAR, pero la vía por la que cada clon llega a dicho indicador es claramente distinta. Ambos clones pueden considerarse competitivos, desde el punto de vista productivo, pero con un patrón de exploración del suelo diferente. Este desarrollo radical diferencial podría considerarse como complementario en un rodal mixto: el clon A129 exploraría

más suelo, sin entrar en competencia con el CAR que posee un sistema radical menos desarrollado. Por otro lado, las diferencias sustanciales en la extracción de nitrógeno y fósforo que hay entre CAR y A129 (Figura 1.7), evidencian que la presencia del primero (menor extracción) dejaría disponible mayor cantidad de nutrientes para el segundo (mayor extracción). Además, al final de la primera temporada, ambos clones habrían logrado un crecimiento en altura relativamente homogéneo (Tabla 1.2). De este modo, se evitaría que uno de los dos colonice primero el sitio y el segundo quede relegado en la competencia por luz. Más aún, A129 brota más temprano en la primavera y abscinde sus hojas más tarde que CAR (Figura 1.3) y desarrolla mayor área foliar (Figura 1.4), por lo que ambos clones se diferencian también en la distribución de la parte aérea de la planta.

El mismo criterio podría aplicarse a la combinación entre HOV y CAR, ya que representan los valores máximo y mínimo de peso seco de raíces, respectivamente. Pero en este caso, el crecimiento en altura tiene diferencias más marcadas al finalizar el primer año. Si las diferencias en la cantidad de raíces se tradujeran en patrones de exploración del suelo claramente diferentes respecto de la profundidad que alcanza cada clon, se lograría una exploración del suelo complementaria, pero una colonización del sitio más heterogénea en cuanto al perfil vertical del dosel. De todos modos, hay que tener en cuenta el distanciamiento entre plantas para determinar el verdadero impacto de las diferencias en crecimiento en el primer año (DeBell y Harrington, 1997). Además, es importante considerar que las características competitivas del sistema radical no estarán únicamente definidas por la cantidad de raíces, sino también por su patrón de distribución espacial y de partición entre raíces finas y gruesas (Donnelly *et al.*, 2016). Por lo tanto, la complementariedad entre clones en la exploración del suelo debe buscarse a partir de un análisis integral del sistema radical.

Así como se evidencian diferencias en la asignación de la materia seca, se observan diferencias clonales en variables relacionadas con el uso de la luz. El clon CAR es uno de los clones con menor área foliar, el de menor duración de la temporada de crecimiento (días con hojas) y, por ende, el de menor DAF. A pesar de tratarse de clones originarios de latitudes similares (Luquez *et al.*, 2012), se observan diferencias en las fechas de brotación y abscisión foliar. Sin embargo, a pesar de que CAR tiene 24 días menos de duración de la temporada que A129 y al escaso desarrollo radical descrito anteriormente, se desempeña como uno de los clones con mayor crecimiento en altura. De este modo, se lo puede calificar como uno de los clones más eficientes en el uso de los recursos, en condiciones de buena disponibilidad hídrica. En el otro extremo, el clon TRI posee valores elevados de área foliar y la más alta concentración de clorofila en sus hojas. Sin embargo, resulta el clon con menor rendimiento al final de la temporada, y evidencia una baja eficiencia en el uso de los recursos. Respecto del consumo de agua, TRI es el clon con menores valores en la temporada, pero en este caso no se debe a una alta eficiencia, sino a una baja tasa de crecimiento.

Ha quedado evidenciada la alta variabilidad existente entre clones, aún entre aquellos de la misma especie. Esto se corresponde con trabajos previos en otras especies que también verifican variabilidad clonal (Boyden *et al.*, 2008; Stovall *et al.*, 2012; Donnelly *et al.*, 2016). Sin embargo, es llamativo el comportamiento similar que tienen algunos clones a pesar de tratarse de especies distintas. En algunas variables, se asemeja más un clon *P. xcanadensis* a un clon *P. deltoides*, que a otro de la misma especie. Por ejemplo, el clon GUA comparte muchas características morfológicas y fisiológicas con el clon R22: altura y DAC en verano e invierno, relación tallo/raíz, días con hojas, área foliar e indicadores de eficiencia foliar. También es similar el contenido total de nitrógeno al finalizar el primer año. Esto también ha sido mencionado anteriormente respecto de la similitud en el uso de los recursos entre R22 y A129. Sin embargo, GUA y R22 tienen diferencias significativas en el consumo

hídrico a lo largo de la temporada y el contenido de fósforo al final. Es así que, a pesar de ser parecidos en un número importante de variables, las diferencias mencionadas permiten nuevamente pensar en un uso complementario de los recursos. En este caso, la plantación mixta compatibilizaría clones altamente productivos, pero con distintos niveles de consumo hídrico. Además, la mezcla R22-GUA permitiría reducir la extracción de fósforo en comparación con un rodal monoclonal de R22. Esto resulta de gran interés en una región donde los suelos suelen tener altas concentraciones de fósforo total, pero el fósforo disponible puede ser limitante debido a diferentes factores edáficos. La disminución de la competencia por recursos limitantes puede determinar mejoras en los rendimientos (Boyden *et al.*, 2008; Elferjani *et al.*, 2014, Moghaddam, 2014). Si esto se logra mediante la combinación de clones, no serían necesarias otras prácticas como, por ejemplo, la aplicación de fertilizantes.

Es importante resaltar que los materiales genéticos utilizados en los ensayos son clones comerciales. Es decir, han sido ponderados por su elevada productividad y seleccionados en programas de mejoramiento. A pesar de ello, mantienen una alta tasa de variabilidad, en términos morfológicos y fisiológicos, que sirve de insumo para buscar un mejor uso de los recursos. El establecimiento de rodales mixtos resulta una alternativa de diversificación, no solo compatible con un uso complementario de los recursos, sino también con el mantenimiento o mejora de los niveles de rendimiento (Carter *et al.*, 2020).

La medición y estimación de un número tan significativo de variables morfológicas y fisiológicas hace extenso su análisis por separado. Los modelos de regresión lineal múltiple permiten establecer relaciones entre una variable de interés (*e.g.* índice volumétrico de tallo, consumo de agua) y variables regresoras. A partir de los datos obtenidos en los 10 clones evaluados, se pueden encontrar relaciones que permitan identificar las variables más relacionadas con una respuesta determinada, y posiblemente extrapolarlas a

otros materiales genéticos. En términos generales, el IV_{tallo} obtenido al final de la estación de crecimiento se relacionó positivamente con su capacidad fotosintética, expresada en el área foliar, la fotosíntesis neta y el tiempo que se mantuvieron las hojas durante la temporada. Además, fue positiva la relación con las concentraciones de nitrógeno y fósforo en sus hojas. Esto se condice con lo reportado para varias especies, incluidos los álamos, respecto de la relación positiva entre la concentración foliar de estos nutrientes y el crecimiento (Cooke *et al.*, 2005; Novaes *et al.*, 2009; Sardans y Peñuelas, 2013; Netzer *et al.*, 2019). Sin embargo, se contradice con lo reportado para especies del género *Populus* por Zanewich *et al.* (2018), quien determinó una relación negativa entre la producción de tallo y el nitrógeno foliar. No obstante, el autor lo asocia a la condición limitante del N en su estudio. Además, la relación positiva entre el área foliar y el crecimiento en altura y producción de materia seca fue reportada para varias especies de álamos (Ceulemans *et al.*, 1992; Rae *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2004; Rovida Kojima *et al.*, 2022).

Los genotipos más productivos suelen estar asociados a una mayor transpiración (Zhang *et al.*, 2004), y pueden ser también los más eficientes en el uso del agua (González-González *et al.*, 2017). Sin embargo, en este estudio se observa una relación negativa entre el consumo de agua y la producción de tallo. Es decir, se trata de una especie que en general consume mucha agua, pero esto no necesariamente impacta en el crecimiento (Rovida Kojima *et al.*, 2022). Debido a esto se pueden identificar clones que son más conservadores respecto del consumo hídrico, sin penalidad en el rendimiento. En resumen, aquellos clones que posean más área foliar y mayores niveles de concentración de N en hojas tendrán potencialmente mayor rendimiento en volumen de tallo. Sin embargo, la mayor área foliar no implica necesariamente mayor consumo de agua, de manera que la alta capacidad fotosintética está relacionada positivamente con el volumen de tallo producido, pero esto puede lograrse con bajo consumo de agua.

Respecto de la eficiencia foliar (*i.e.* la MS total producida al final de la temporada en relación a la duración del área foliar), resultan determinantes variables como la capacidad fotosintética de las hojas, expresada en los valores de fotosíntesis neta a saturación, y la concentración de P en las mismas. Al igual que en el caso del volumen, la mayor eficiencia se logra con bajo consumo de agua y conductancia estomática. Esta relación es importante porque, así como para lograr más volumen se requiere más área foliar (más hojas u hojas más grandes) y N foliar, la eficiencia de esas hojas en producir materia seca, está dada por la elevada tasa fotosintética de cada hoja y la concentración de fósforo. Esto es consistente con trabajos previos que reportan la importancia del P en la definición de la capacidad fotosintética y la producción de materia seca (Lewis *et al.*, 2010). Estas dos relaciones indican que, en lo referente al uso de luz, el mayor volumen no está relacionado con la mayor eficiencia foliar y por lo tanto podrían buscarse materiales que maximicen ambas características. Sin embargo, mayor volumen y mayor eficiencia foliar se logran siempre que haya menor consumo de agua.

El agua que consume un clon a lo largo de la temporada puede ser una variable de mucho interés, pero difícil de determinar si no se establecen ensayos en condiciones controladas o si se trata de plantaciones a campo. Encontrar diferencias clonales en el consumo hídrico sería valioso para el establecimiento de rodales mixtos. Los modelos presentados permiten acercarse a estas variables de interés: realizar un muestreo de raíces y determinar la conductancia hidráulica de la hoja y el tamaño de la hoja, permitiría estimar el consumo de agua. Estas relaciones son importantes, especialmente si no es posible determinar el consumo hídrico de forma directa (*e.g.* pesando las macetas con plantas pequeñas o determinando el flujo de savia en árboles adultos). De este modo, se puede ver cómo la variabilidad fenotípica existente entre clones no es solo variabilidad morfológica sino también variabilidad fisiológica. El consumo de agua se relacionó positivamente con la conductancia

hidráulica de las hojas y la materia seca de raíces, y negativamente con el tamaño de las hojas. De nuevo, esta relación indica que el área foliar total de la planta no es fundamental en definir el consumo de agua, sino que lo es la capacidad de explorar el suelo y dos características a nivel de hoja individual: su tamaño y su capacidad de conducir agua en estado líquido. La importancia de las propiedades hidráulicas de las hojas (Flexas *et al.*, 2013) y la expansión del sistema radical (Prieto *et al.*, 2012; Donnelly *et al.*, 2016) en el abastecimiento de agua es una cuestión ampliamente reportada para varias especies. Debido a que el índice volumétrico se relaciona con el área foliar, pero el consumo de agua no, podría lograrse un volumen de tallo elevado con clones con elevada área foliar y bajo consumo de agua, si se escoge bien las características deseables en las hojas: hojas grandes de baja conductancia hidráulica.

Como se mencionó anteriormente, la dinámica de nutrientes también es variable entre clones. Así es que se pueden encontrar clones similares en términos productivos, pero sustancialmente distintos en el uso de los nutrientes. Para encontrar diferencias en el nitrógeno o fósforo que extraiga del sitio un determinado clon, se debería determinar cuál es su capacidad fotosintética o la duración del área foliar. Además, aquellos genotipos que particionen más a raíces, extraerían más nitrógeno del suelo. Esto es consistente con la caracterización de la superficie radical como uno de los factores determinantes en la captura de N, además de la abundancia y actividad de transportadores específicos (Rennenberg *et al.*, 2010; Gan *et al.*, 2015). Por otro lado, los clones que tengan más duración del área foliar, serían los más “costosos” en términos de extracción de fósforo. Esto se puede dar por tener valores elevados de área foliar, o por tener una temporada de crecimiento más extensa que otros. Trabajos previos han caracterizado las hojas como el compartimento de mayor acumulación de fósforo en Salicáceas (Da Ros *et al.*, 2018), lo que permite pensar en un retorno al suelo luego de la abscisión otoñal. Es decir, las fechas de brotación y abscisión junto con el área foliar, podrían

indicarnos diferencias funcionales en el ciclo del fósforo. La mayor extracción de N y P se dará en los clones que produzcan mayor volumen. Sin embargo, los clones que tengan mayor peso de raíces y menor tasa fotosintética extraerán más nitrógeno, y los clones que tengan mayor DAF y tasa fotosintética extraerán más fósforo.

Este tipo de información es relevante al momento de optimizar el concepto de diversificación. El conocimiento de la variabilidad funcional hace posible una diversificación más inteligente: no solo se combinan clones en un rodal, sino que se mezclan genotipos con diferentes relaciones con el entorno. Esto es lo que permite un uso complementario y más adecuado de los recursos, mejorar los indicadores de biodiversidad y mantener o aumentar la productividad. En este sentido, se cumplió con el objetivo de evaluar el uso de recursos (luz, agua y nutrientes) de diferentes clones de álamo de manera de seleccionar candidatos a ser utilizados en la instalación de rodales clonales mixtos en base a un potencial uso complementario.

1.4.1. Contraste de hipótesis

En función de los resultados reportados y los antecedentes recabados, se encontró evidencia a favor de la hipótesis “debido a que los clones poseen diferencias morfológicas y fisiológicas, existe complementariedad entre los clones, que implica un uso diferencial en tiempo y/o espacio de la luz, el agua y los nutrientes”.

CAPÍTULO 2

**Evaluación de la tolerancia a la salinidad y sequía
de los clones de álamo candidatos a ser utilizados
en rodales clonales mixtos**

2.1 – INTRODUCCIÓN

La sequía es uno de los principales problemas para los cultivos en el mundo y puede deberse a la falta de agua, la acumulación de sales en el suelo y/o fluctuaciones extremas en temperaturas (Farooqi *et al.*, 2020). En general, puede inducir una reducción del crecimiento y desarrollo de las hojas, alterar la concentración de clorofila y causar el cierre estomático, que reduce la transpiración y limita la fotosíntesis (Jaleel *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2020). Por otro lado, la salinidad representa otro de los fenómenos de relevancia en términos de impacto en los sistemas productivos a escala global (Zhang *et al.*, 2019). Generalmente sus efectos son similares a los generados por la sequía, sumados a la toxicidad que trae aparejada la acumulación de ciertos iones en los tejidos (Hasegawa *et al.*, 2000). La desorganización celular implica detención del crecimiento y puede derivar en el daño de órganos claves para el funcionamiento o en la muerte de las plantas (Zhu, 2001).

La aparición de situaciones de estrés deriva en una serie de respuestas encadenadas que permiten a las plantas aclimatarse al nuevo ambiente. Este proceso de aclimatación involucra ajustes fisiológicos, anatómicos o morfológicos que mejoran el desempeño o supervivencia de las plantas ante cambios en el ambiente (Demming-Adams *et al.*, 2008). Algunas vías de señales y respuestas fueron altamente estudiadas en el género *Populus* a partir de la disponibilidad de información genética de las especies y el avance en áreas como la transcriptómica (Estravis-Barcala *et al.*, 2020). Las respuestas al estrés y los mecanismos de tolerancia implican la prevención o mitigación del daño celular, el restablecimiento de la homeostasis y la reanudación del crecimiento (Harfouche *et al.*, 2014). En los álamos se han reportado diferencias clonales en las respuestas al estrés por sequía y salinidad (Guarnaschelli *et al.*, 2011; Elferjani *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2016; Melnikova *et al.*, 2017; Russo *et al.*, 2018). Dado que a nivel de clones pueden existir genotipos no resistentes, tolerantes y

evitadores a cada estrés abiótico (Guo *et al.*, 2011; Peng *et al.*, 2013; Russo *et al.*, 2018), resulta interesante evaluar cómo se desarrollan clones comerciales de álamo ante estas condiciones ambientales.

Las diferencias en la morfología, fisiología y fenología de los árboles, son determinantes para el desarrollo de mecanismos de complementariedad (Forrester y Bauhus, 2016). Tal es así que la diversidad funcional puede mejorar la resiliencia y resistencia a estreses como la sequía (Gazol y Camarero, 2016; Granda *et al.*, 2018). Estos conceptos no se restringen necesariamente a la diversidad entre especies, sino que pueden ser aplicados a la variabilidad intra-específica. Un mayor número de genotipos puede mejorar la estabilidad y funcionamiento del sistema, lograr mejores rendimientos y obtener mayor capacidad de respuesta ante eventos de estrés (Massa *et al.*, 2013; Evans *et al.*, 2017). Por ejemplo, si se combinan plantas de clones que poseen raíces con diferente profundidad de exploración del suelo, en situaciones de sequía la disponibilidad de agua para cada una será mayor que si cada individuo estuviera rodeado por vecinos del mismo clon, que extraen agua del mismo sector del perfil. Asimismo, si las plantas de un clon cierran los estomas frente a un estrés hídrico leve, consumirán menos agua, de manera que quedará más agua disponible en el suelo para las plantas de otro clon, que no hayan cerrado los estomas.

En condiciones ambientales con buena disponibilidad hídrica y libre de enfermedades, hay clones que poseen potenciales de crecimiento similares (capítulo anterior). Además, varios de ellos han sido evaluados a campo y poseen rendimientos similares (Cortizo y Monteverde, 2017). Si estos clones variasen en su tolerancia a un determinado estrés, la combinación de ambos permitiría mitigar el impacto en el rendimiento del rodal. Es posible pensar en el desarrollo de estos mecanismos de complementariedad entre clones de álamo debido a la gran variabilidad intra-específica de las especies de este género. El estudio de los genotipos disponibles para los productores de la región permitirá

caracterizarlos, evaluar el comportamiento clonal e identificar genotipos que se complementen en sus requerimientos y mecanismos de aclimatación para la instalación de plantaciones clonales mixtas.

Objetivo: Evaluar la tolerancia a la sequía y a la salinidad de los clones de álamos candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos.

Hipótesis: Los clones poseen diferentes mecanismos de aclimatación a la sequía y a la salinidad, por lo tanto, los crecimientos similares bajo estrés que se buscan al mezclar clones pueden lograrse con mecanismos diferenciales de tolerancia o evitación.

2.2 – MATERIALES Y MÉTODOS

En 2018 fue instalado un ensayo en condiciones semicontroladas para evaluar la respuesta a la sequía y la salinidad por parte de clones comerciales de *Populus* spp. El ensayo fue establecido en la Estación Experimental Agropecuaria Delta del Paraná (EEA Delta) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en Campana, Buenos Aires (34°10'34''S, 58°51'48''O). Los 10 clones seleccionados para evaluar fueron los mismos que se utilizaron en el capítulo 1: *Populus deltoides* 'Australiano 129/60' (A129), *Populus deltoides* 'Carabelas INTA' (CAR), *Populus deltoides* 'Guayracá INTA' (GUA), *Populus deltoides* 'Hovyú INTA' (HOV), *Populus deltoides* 'Nandi INTA' (NAN), *Populus deltoides* 'Ñacurutú INTA' (ÑAC), *Populus deltoides* 'Paycarabí INTA' (PAY), *Populus deltoides* 'Pyta INTA' (PYT), *Populus xcanadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R22) y *Populus xcanadensis* 'Triplo' (TRI).

El ensayo se estableció a cielo abierto en macetas de polietileno de 21 L de capacidad, rellenos con suelo de la isla. Se utilizó suelo de la isla de textura arcillo limosa. Se plantaron 30 estacas de cada clon en agosto de 2018, una por maceta. Se utilizaron estacas de 30 cm de longitud que fueron plantadas dejando 15 cm sobre la superficie. Este material fue obtenido en viveros de la estación experimental, correspondiente a guías de un año de edad. Se registró la fecha de brotación en todas las plantas. Una vez establecidas las plantas, aproximadamente 2 meses después de la plantación, se realizó una poda para dejar un solo tallo por estaca. Luego de la poda, se asignaron los tratamientos al azar. De cada clon fueron utilizadas 10 plantas como control, 10 plantas para sequía y 10 plantas para salinidad. Las plantas se mantuvieron libre de enfermedades y las macetas fueron regadas periódicamente para mantener el suelo a capacidad de campo hasta la imposición de los estreses en noviembre de 2018. El muestreo final se realizó en febrero de 2019, luego de 90 días de crecimiento bajo estrés.

Las plantas control se mantuvieron con la humedad del suelo a capacidad de campo (contenido volumétrico de agua $\approx 30\%$). Para imponer la sequía, se restringió totalmente el riego de las macetas hasta que el contenido volumétrico de agua fue menor al 20% (déficit hídrico moderado). En ese momento se rehidrataron hasta capacidad de campo nuevamente. Este umbral se determinó luego de analizar la curva de retención de humedad característica de estos suelos en la que se identificó el punto de marchitez permanente (presión = -1,5 MPa) en valores cercano al 18% de humedad volumétrica ([Figura A.1b](#)). De este modo, se logró imponer un nivel de estrés moderado que no implicó la muerte de individuos. La curva de retención de humedad fue realizada a partir de muestras de suelo enviadas al laboratorio del Instituto de Suelos (CIRN, INTA Castelar, Buenos Aires). Se midió el contenido de humedad del suelo luego de la estabilización en 7 puntos entre -0,001 y -1.5 MPa con membrana de Richards. Durante el ensayo, la humedad en el suelo de las macetas se registró de forma horaria con sensores SCH10 conectados a Data Loggers de 4 canales (Cavadevices, Argentina) ubicados en 3 plantas control y 3 plantas del tratamiento sequía. Por otro lado, se registraron las precipitaciones que ocurrieron durante el ensayo a partir de los datos obtenidos de la estación meteorológica ubicada en el mismo predio donde fue instalado. Los sensores de humedad en las macetas permitieron verificar que, a pesar de recibir precipitaciones, las plantas del tratamiento sequía se mantuvieron siempre con un contenido volumétrico de agua menor a las plantas control ([Figura A.1a](#)).

Para imponer la condición de salinidad, se utilizaron 6 piletas de fibra de vidrio donde se generó una napa salina con cloruro de sodio de aproximadamente 15 cm de altura ([Figura 2.1](#)). Esta fue la única fuente de agua para consumo por parte de las plantas del tratamiento salinidad. Se mantuvo la conductividad eléctrica (CE) de la napa en el rango de 4,5 a 6,5 dS m⁻¹ (salinidad moderada). Al menos 2 veces por semana, se realizó el seguimiento de la CE de las piletas con un conductímetro portátil Rusell RL060C (Thermo Electron

Corporation, Massachusetts, Estados Unidos). Se ubicaron 16 o 17 plantas por pileta. Se tomó una planta de cada clon al azar hasta completar una pileta y se continuó con la siguiente. De este modo se garantizó la aleatorización y 2 o 3 plantas de un mismo clon quedaron asignadas a una misma pileta.

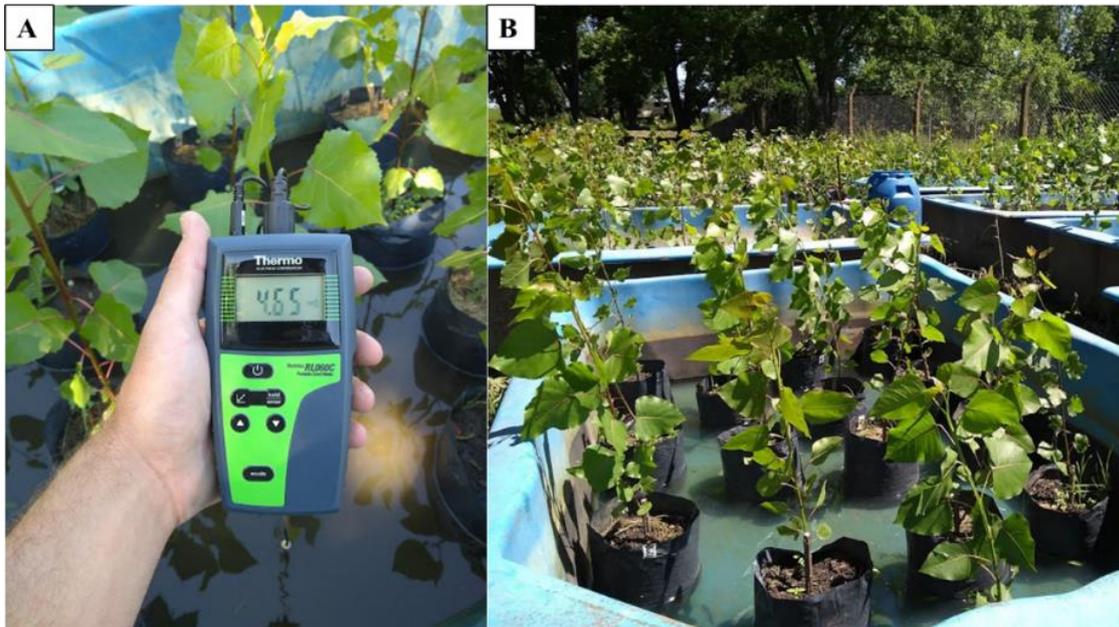


Figura 2.1 A) Registro de la conductividad eléctrica de la napa salina con conductímetro. B) Macetas ubicadas en las piletas con napa salina.

2.2.1. Crecimiento: se midió el diámetro a la altura del cuello (DAC, mm), considerado como la inserción de la rama del año en la estaca, y la altura total (H, m) con calibre digital y cinta métrica respectivamente. Se realizaron 8 mediciones de H (días 0, 12, 21, 26, 34, 49, 71 y 90 desde la imposición del estrés) y 5 mediciones de DAC (días 0, 12, 26, 34 y 90 desde la imposición del estrés).

2.2.2. Materia seca (MS, g): Se realizó un muestreo destructivo de todas las plantas al final del ensayo. Se separó la materia seca (MS) en 3 compartimentos: tallos (MS_{tallos}), hojas (MS_{hojas}) y raíces ($MS_{\text{raíces}}$). La MS de cada compartimento fue secada en estufa a 60°C hasta peso constante. Se determinó

el peso seco (g) con balanza de 0,001g de precisión. La suma de los 3 compartimentos fue considerada como la materia seca total (MS_{total}).

2.2.3. Conductancia estomática (gs, $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$): Periódicamente, se determinó la conductancia estomática de 3 a 5 plantas por clon y tratamiento, entre las 10 hs y las 14 hs, con un porómetro Decagon Devices Model SC-1. Se pinzó una hoja superior completamente expandida de plantas elegidas al azar, durante 30 segundos y se registró el valor de gs. Esto se realizó en 4 momentos a lo largo del ensayo: días 7, 18, 25 y 48 desde la imposición del estrés. Para cada clon y tratamiento se calculó el promedio de todas las mediciones de gs una vez impuesto el estrés, dato que fue utilizado en los análisis multivariados.

2.2.4. Área foliar específica (AFE, $cm^2\ g^{-1}$): En el muestreo final, se determinó el área foliar (cm^2) mediante la toma de imágenes y el procesamiento con ImageJ 1.52a (NIH, Estados Unidos) de 5 hojas de distintas posiciones de la copa, de 4 a 6 plantas de cada clon y tratamiento. Posteriormente fueron llevadas a estufa para determinar peso seco (g) y calcular el AFE de cada hoja según la siguiente fórmula: $AFE\ (cm^2\ g^{-1}) = AF\ (cm^2) / Peso\ seco\ (g)$

2.2.5. Área foliar total (AF, cm^2): En el muestro destructivo, el área foliar se estimó mediante la multiplicación de la MS_{hojas} (g) de cada planta por el AFE ($cm^2\ g^{-1}$) del clon y tratamiento.

2.2.6. Tasa de transporte de electrones (ETR, $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$): Se realizaron 10 mediciones por clon y tratamiento de la fluorescencia modulada de la clorofila con un fluorímetro portátil (Hansatech FMS2, Norfolk, Reino Unido), en un rango de variación de radiación fotosintéticamente activa (PAR) entre 10 y 2600 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$. Las mediciones se hicieron sobre hojas superiores, completamente expandidas, de plantas tomadas al azar. Se estimó el valor de

ETR según la fórmula (Zhu *et al.*, 2014): $ETR (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}) = PAR * Fv'/Fm' * 0,84 * 0,5$. Donde PAR es la radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Fv'/Fm' es la relación entre la fluorescencia variable y máxima (Roháček, 2002; Li *et al.*, 2015); 0,84 es la proporción de la luz absorbida por el tejido fotosintético; 0,5 es la proporción de la energía distribuida en el fotosistema II (PSII) (Rascher *et al.*, 2000; Murchie y Lawson, 2013).

A partir de los datos de PAR y ETR de cada clon y tratamiento, se ajustó un modelo de regresión no lineal exponencial (Rascher *et al.*, 2000), uno hiperbólico (Farquhar *et al.* 1980; Yu *et al.*, 2020) y uno logarítmico. Debido a que tenía mejores valores de R^2 y p , se seleccionó el modelo logarítmico $ETR = y_0 + a \ln (PAR)$, donde y_0 y a son parámetros del modelo. Además, este era el único modelo que se ajustaba a la forma típica de respuesta a la luz: pendiente positiva al inicio y tendiente a cero luego de cierto umbral de PAR (Ritchie, 2008). A partir del mismo, se obtuvo el valor de ETR a $PAR = 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (saturación lumínica, $ETR_{\text{máx}}$) y a $PAR = 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ETR_{100}). Para estimar el impacto de los estreses en esta variable, se calcularon los cocientes entre valores de ETR de los tratamientos: $ETR_{\text{máx}} \text{ sal}/ETR_{\text{máx}} \text{ control}$, $ETR_{\text{máx}} \text{ seq}/ETR_{\text{máx}} \text{ control}$, $ETR_{100} \text{ sal}/ETR_{100} \text{ control}$ y $ETR_{100} \text{ seq}/ETR_{100} \text{ control}$. Además, para cada clon y tratamiento se calculó el promedio de $ETR_{\text{máx}}$, dato que fue utilizado en los análisis multivariados.

2.2.7. Clorofila y carotenoides: Se tomó un disco de 5 mm de diámetro, de hojas completamente expandidas, de 3 o 4 plantas por clon y tratamiento para estimar la concentración de clorofila ($\mu\text{g ml}^{-1}$) y de carotenoides ($\mu\text{g ml}^{-1}$) mediante extracción con 1 ml de N,N-dimetilformamida durante 48 horas en oscuridad, y lectura por espectrofotometría (Wellburn, 1994). Luego se estimó la concentración de clorofila según las siguientes fórmulas:

$$Cla a (\mu\text{g ml}^{-1}) = (11,65 A_{664} - 2,69 A_{647})$$

$$Clb (\mu\text{g ml}^{-1}) = (20,81 A_{647} - 4,53 A_{664})$$

$$\text{Clorofila total } (\mu\text{g ml}^{-1}) = \text{cla} + \text{clb}$$

$$\text{Carotenoides } (\mu\text{g ml}^{-1}) = ((1000 A_{480} - 0,89 \text{ Cla} - 52,02 \text{ Clb})/245)$$

Donde A_{647} , A_{664} y A_{480} es la absorbancia en las longitudes de onda de 647 nm (máxima absorbancia de la clorofila a), 664 nm (máxima absorbancia de la clorofila b) y 480 nm respectivamente; Cla y Clb es la concentración de clorofila a ($\mu\text{g ml}^{-1}$) y clorofila b ($\mu\text{g ml}^{-1}$) respectivamente. La concentración de clorofila se expresó en base al área del disco, que es $0,196 \text{ cm}^2$.

2.2.8. SPAD: Se estimó la concentración de clorofila con un medidor Minolta SPAD 502 (Osaka, Japón) en hojas superiores completamente expandidas. Se registró el valor promedio de 4 mediciones por hoja, en 5 plantas de cada clon y tratamiento tomadas al azar.

2.2.9. Conductividad hidráulica del tallo (kh , $\text{g cm s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$): Al finalizar el ensayo, se determinó la kh con un perfusor multicanal según la metodología descrita por Fernández *et al.* (2010). Se seleccionaron al azar 5 plantas por clon y tratamiento. Se utilizaron segmentos de tallo de aproximadamente 14 cm de longitud, tomados a 5 cm de la inserción en la estaca y obtenidos a partir de cortes bajo el agua para evitar la formación de nuevos embolismos por entrada de aire. La longitud del segmento duplica el largo máximo de vasos estimado (Brodrribb y Feild, 2000). La perfusión se realizó con agua destilada mediante un conductímetro multicanal con un gradiente de presión (ΔP) de $0,00981 \text{ MPa}$ generado a partir de una columna de agua de 1 m. Los tallos se conectaron al perfusor con teflón para evitar pérdidas en la unión y, luego de la estabilización del flujo de agua, se hicieron determinaciones de 1 minuto cada una. El agua recolectada en cada medición se pesó con una balanza de precisión $0,001 \text{ g}$. Finalmente, se estimó kh mediante la siguiente fórmula: $\text{kh } (\text{g cm s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}) = Q L / \Delta P$, donde L es la longitud del segmento de tallo, Q es el volumen de agua que lo atraviesa por unidad de

tiempo y ΔP es, como se mencionó anteriormente, la diferencia de potencial generado por la columna de agua entre ambos extremos del sistema. Luego, k_h se estandarizó dividiéndola por la sección transversal del tallo (AT , m^2) para calcular la conductividad específica (k_s), y por el área foliar de la planta (AF , cm^2) para calcular la conductividad foliar específica (k_l) según las siguientes ecuaciones: k_s ($g\ cm^{-1}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$) = k_h / AT ; k_l ($g\ cm^{-1}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$) = k_h / AF .

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

2.2.10. Conductancia hidráulica de la hoja (K_{hoja} , $kg\ MPa^{-1}\ s^{-1}$): Se determinó K_{hoja} de 3 hojas completamente expandidas de plantas distintas de cada clon y tratamiento durante el muestreo final. Esto se realizó con el método de flujo hidráulico por caída de presión (Melcher *et al.*, 2012). Este método consiste en la generación de un gradiente de presión, el paso de agua a través de un sistema de un conducto con resistencia conocida y el registro de la presión antes y luego de la resistencia conocida. En primera instancia se registra la presión de agua que tiene el sistema cuando está desconectado de la hoja a medir, para luego registrar la presión de agua con el sistema conectado al extremo del pecíolo. Como la hoja tiene un potencial negativo, aumenta el flujo a través la resistencia conocida hacia la hoja, y la presión a la salida de la resistencia disminuye. Una vez que se midieron las presiones, se midió el potencial hídrico de la hoja (Ψ) con una cámara de presión tipo Schölander (BioControl, Buenos Aires, Argentina). De este modo, se puede conocer la conductancia hidráulica (K) de la hoja. Los valores de K_{hoja} fueron estandarizados por el peso seco ($PS_{lámina}$) y área de la lámina foliar ($AF_{lámina}$) medida con fotografías digitales que fueron analizadas con el programa

CMEIAS- Image Tool. Así se obtuvieron los cocientes K_{hoja} ($\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$)/ $PS_{lámina}$ (kg) y K_{hoja} ($\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$)/ $AF_{lámina}$ (cm^2).

2.2.11. Análisis estadístico: Los datos se analizaron mediante análisis de varianza (ANOVA factorial), y se consideraron como factores de clasificación a los clones y los tratamientos (control, salinidad y sequía). En el caso de encontrarse diferencias significativas, las medias se contrastaron con el test de comparación de medias Tukey ($p \leq 0,05$). Los análisis por conglomerados (método jerárquico, distancia Euclídea) y análisis de componentes principales (ACP, distancia Euclídea) se realizaron a partir de una matriz $n \times m$ para cada condición de estrés, donde n fueron los 10 clones evaluados y m las 9 variables incluidas en el análisis (H, DAC, MS_{hojas} , MS_{tallos} , $MS_{raíces}$, ks, SPAD, ETR y gs). Se incluyeron variables que se relacionan con el crecimiento, el uso de la luz y el uso del agua. En cada caso, se utilizó como dato el porcentaje de variación de cada una respecto de la misma variable en condición control. Además, se calculó la sumatoria de los valores absolutos de la diferencia entre estrés y control, y se agruparon estas variables en “morfológicas” y “fisiológicas”. Como variables morfológicas se consideró altura, DAC, MS_{hojas} , $MS_{raíces}$ y MS_{tallos} ; como variables fisiológicas a kh, ks, K_{hoja} , SPAD, ETR y gs. Todos los análisis se realizaron con el software InfoStat versión 2020 (Di Renzo *et. al.*, 2020).

2.3 – RESULTADOS

En términos generales, los tratamientos fueron efectivos en generar un impacto y diferenciarse de los controles respecto de la materia seca y sus compartimentos. Para evidenciar que los estreses abióticos tuvieron un impacto significativo, se describen los valores de la MS total y sus compartimentos para cada uno de los tratamientos. La MS_{total} (hojas, tallo y raíces) varió significativamente entre clones y tratamientos y se observó una caída significativa en la MS_{total} al final del ensayo respecto del control. Las plantas bajo condiciones de sequía fueron significativamente más chicas que aquellas sometidas a estrés por salinidad. En términos generales, el promedio de la MS_{total} al final del ensayo fue aproximadamente 15% menor que el control en plantas bajo salinidad, y cerca de 35% menor para el tratamiento de sequía ([Tabla A.5](#)).

Todos los clones tuvieron una reducción en la producción de MS_{total} , tanto en salinidad como en sequía. Sin embargo, se observó que la MS aérea fue particularmente más afectada que las raíces. Ninguno de los tratamientos tuvo diferencias significativas en la producción de raíces en comparación con los controles, aunque las plantas que crecieron bajo estrés salino tuvieron una producción radical significativamente menor que las plantas del tratamiento sequía. Ante el estrés hídrico, 8 de los 10 clones tuvieron caídas significativas en el peso seco del tallo respecto de su control. En cambio, ante el estrés salino solo 2 de los 10 clones redujeron la producción de tallo. Los clones CAR y NAN fueron los únicos que tuvieron un impacto negativo en la materia seca del tallo en ambas condiciones de estrés. Además, en NAN la sequía también generó una disminución significativa en la materia seca de hojas. Por otro lado, el clon HOV fue el único de los 10 al que la salinidad le afectó de forma significativa la producción de materia seca foliar (Figura 2.2).

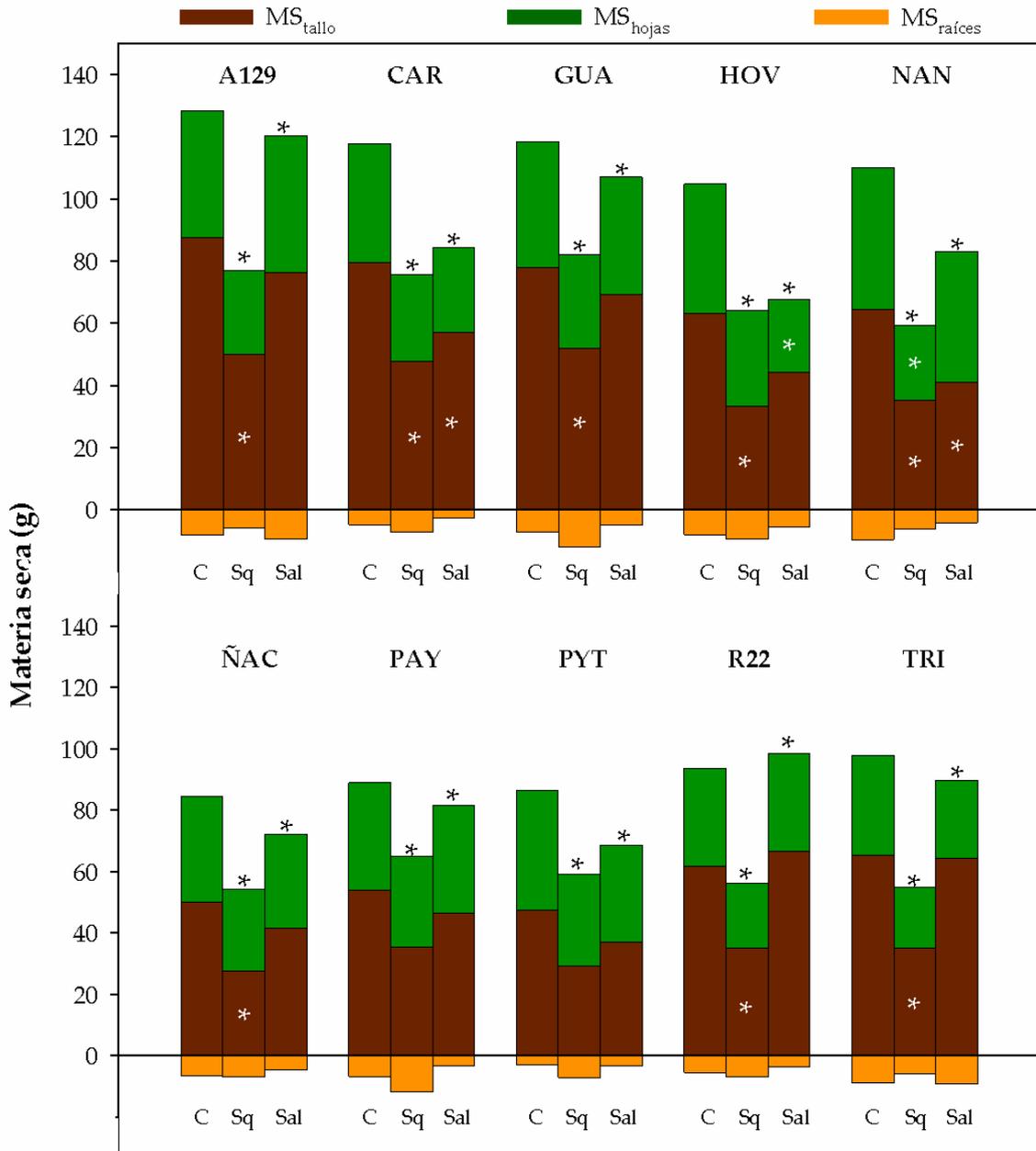


Figura 2.2. Partición de la materia seca (g) entre compartimentos (MS_{hojas}, MS_{tallo} y MS_{raíces}) de los 10 clones evaluados. Los indicadores bajo las barras corresponden a cada tratamiento de cada ensayo (C: control; Sq: sequía; Sal: Salinidad). Los asteriscos negros sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en MS_{total} en comparación con sus respectivos controles. Los asteriscos blancos, diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en la MS_{hojas} y MS_{tallo} con sus respectivos controles.

Si se analiza la proporción de reducción en la acumulación de MS_{total} con respecto al control, se observa que el orden de los clones es diferente para cada estrés. La sequía produjo una reducción en la MS_{total} con respecto al control de entre 20% (PAY) y 45% (NAN), mientras que la salinidad lo redujo entre 5% (A129) y 35% (HOV) en 9 de los 10 clones. El restante fue el clon R22, el único con MS_{total} mayor en condiciones de salinidad que control. En términos generales, la salinidad fue menos severa que la sequía, con excepción de los clones HOV y CAR para los cuales ambos estreses tuvieron un impacto similar (Figura 2.3). Por otro lado, se observó que la diferencia entre el impacto de la salinidad y sequía fue variable entre clones: mientras algunos tuvieron marcadas diferencias (e.g. A129, TRI, R22), en otros se observó una caída en la producción similar.

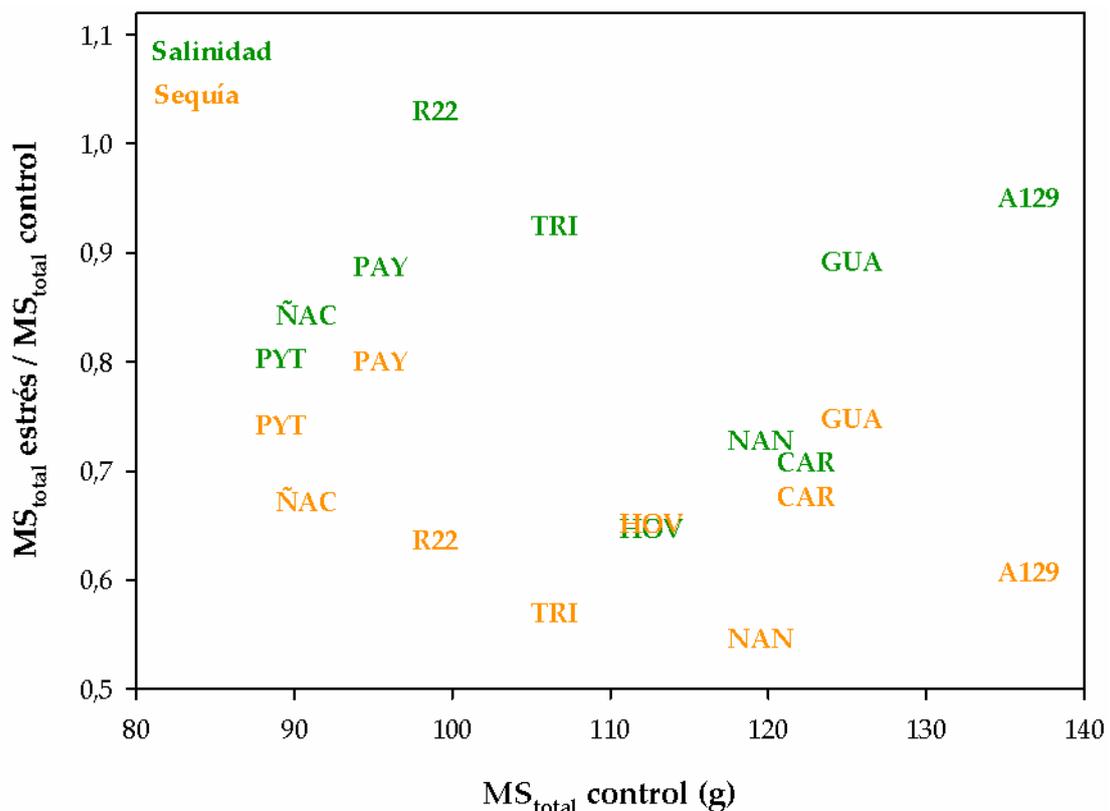


Figura 2.3. Relación entre la MS_{total} de las plantas control y la resistencia a la salinidad y sequía, expresada como el cociente entre la MS_{total} de cada estrés y la MS_{total} control.

La altura total (m) al final del ensayo estuvo en un rango entre 1,89 m (PYT) y 2,69 m (A129) para las plantas control. Mientras que en el estrés salino la altura varió entre 1,22 m (PYT) y 2,36 m (A129) y en sequía varió entre 1,44 m (PYT) y 2,10 m (GUA). En condiciones de salinidad, 6 de los 10 clones tuvieron una altura final significativamente menor que sus controles. Si bien los 4 clones restantes también tuvieron menor altura al crecer con una napa salina, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas. Al final del ensayo (día 90), la diferencia en altura de las plantas de salinidad respecto de las control varió en un rango de -52 cm (NAN) a -15 cm (R22). Al inicio de la imposición del estrés, algunos clones crecieron por encima de los controles (disponibilidad inmediata de agua por la generación de una napa), pero la acumulación de sales posterior desencadenó en una caída en el crecimiento. Los clones ÑAC, PAY, R22 y TRI fueron los menos afectados por la salinidad en el crecimiento en altura (Figura 2.4).

El impacto por la sequía en el crecimiento en altura fue generalizado. Al final del ensayo, todos los clones tuvieron una altura menor que sus controles al crecer en condiciones de estrés hídrico. El efecto de la sequía, expresado en centímetros respecto de los controles, varió entre -42 cm (PAY) y -64 cm (A129). Los clones A129 y R22 fueron los únicos cuya altura en condiciones de sequía fue significativamente menor que en salinidad (Figura 2.4).

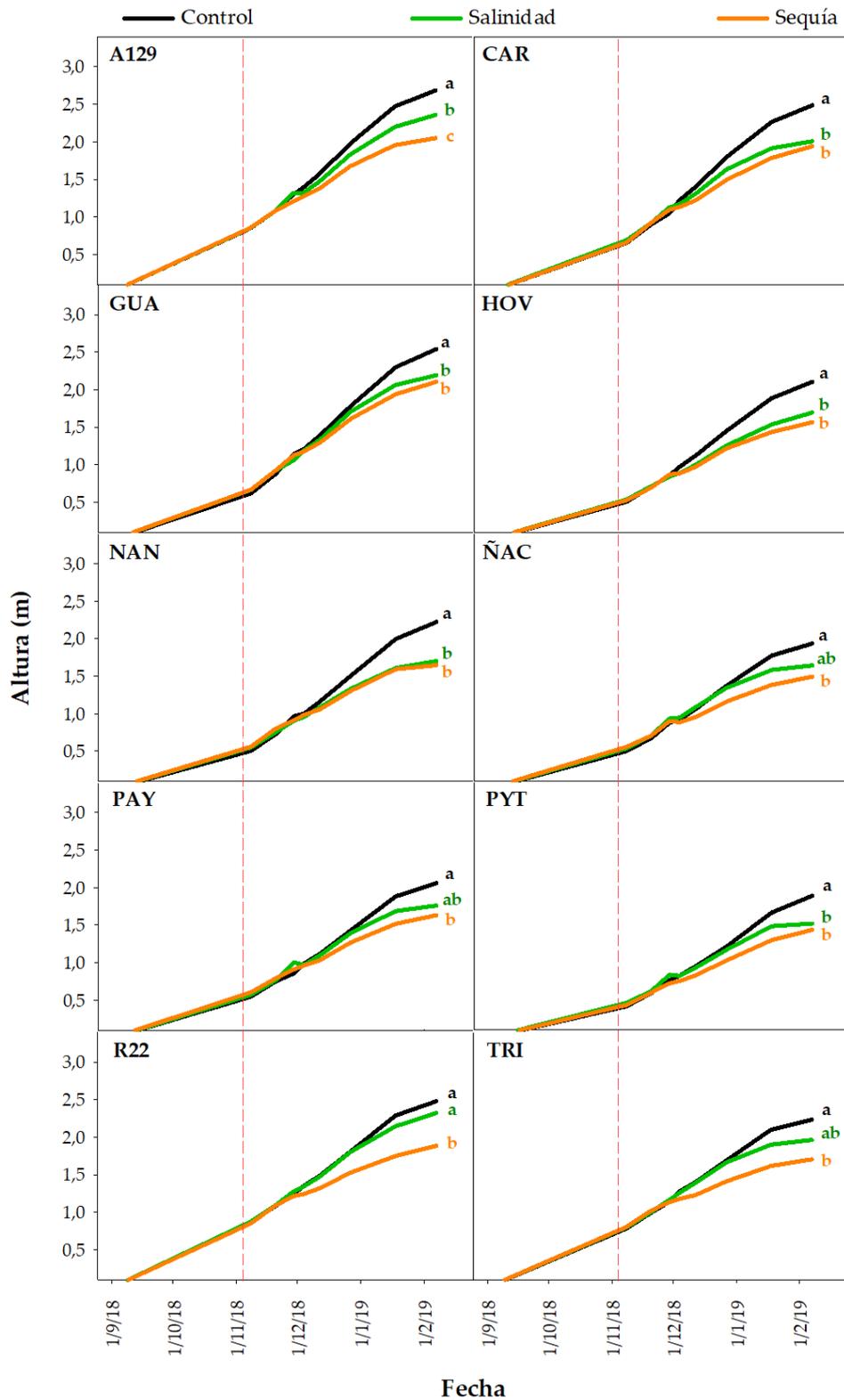


Figura 2.4. Crecimiento en altura (m) a lo largo de los días, para cada uno de los clones evaluados. La línea roja señala el comienzo de los estreses. Letras distintas sobre las curvas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en altura total, entre tratamientos para un mismo clon, al final del ensayo (día 90 de estrés). Clon: $F = 65,50 - p < 0,0001$; trat: $F = 219 - p < 0,0001$; clon*trat: $F = 1,70 - p = 0,04$ (Tabla A.6).

Si se analiza el cambio en altura entre el momento de la imposición del estrés y el final del ensayo, como el cociente entre la altura final dividida la altura inicial, se observa que hay efecto del clon y del estrés, pero no hay interacción entre factores ([Tabla A.7](#)). Es decir, la sequía reduce el crecimiento en altura más que la salinidad, pero no modifica el ranking de crecimiento en altura de los clones. Los cocientes de altura difieren de los cocientes de MS_{total} donde los clones varían en el ranking según las condiciones de crecimiento a las que son sometidos.

En las primeras semanas desde que se impusieron los estreses salino e hídrico, se observó una respuesta diferencial entre clones en la conductancia estomática (gs). Algunos clones respondieron al estrés con un cierre estomático prácticamente inmediato, mientras que otros mantuvieron niveles de intercambio gaseoso similares a sus controles. Sin embargo, en la última medición de gs (día 48 de estrés) se registró una caída generalizada del intercambio gaseoso de las plantas estresadas con respecto al control. En todos los clones, las plantas que crecieron en condiciones de sequía tuvieron los menores valores de gs. La caída en gs de las plantas en sequía fue alrededor de $600 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ menos que los controles. La caída promedio en salinidad fue un tanto menor, cercana a los $450 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de diferencia con las plantas control (Figura 2.5).

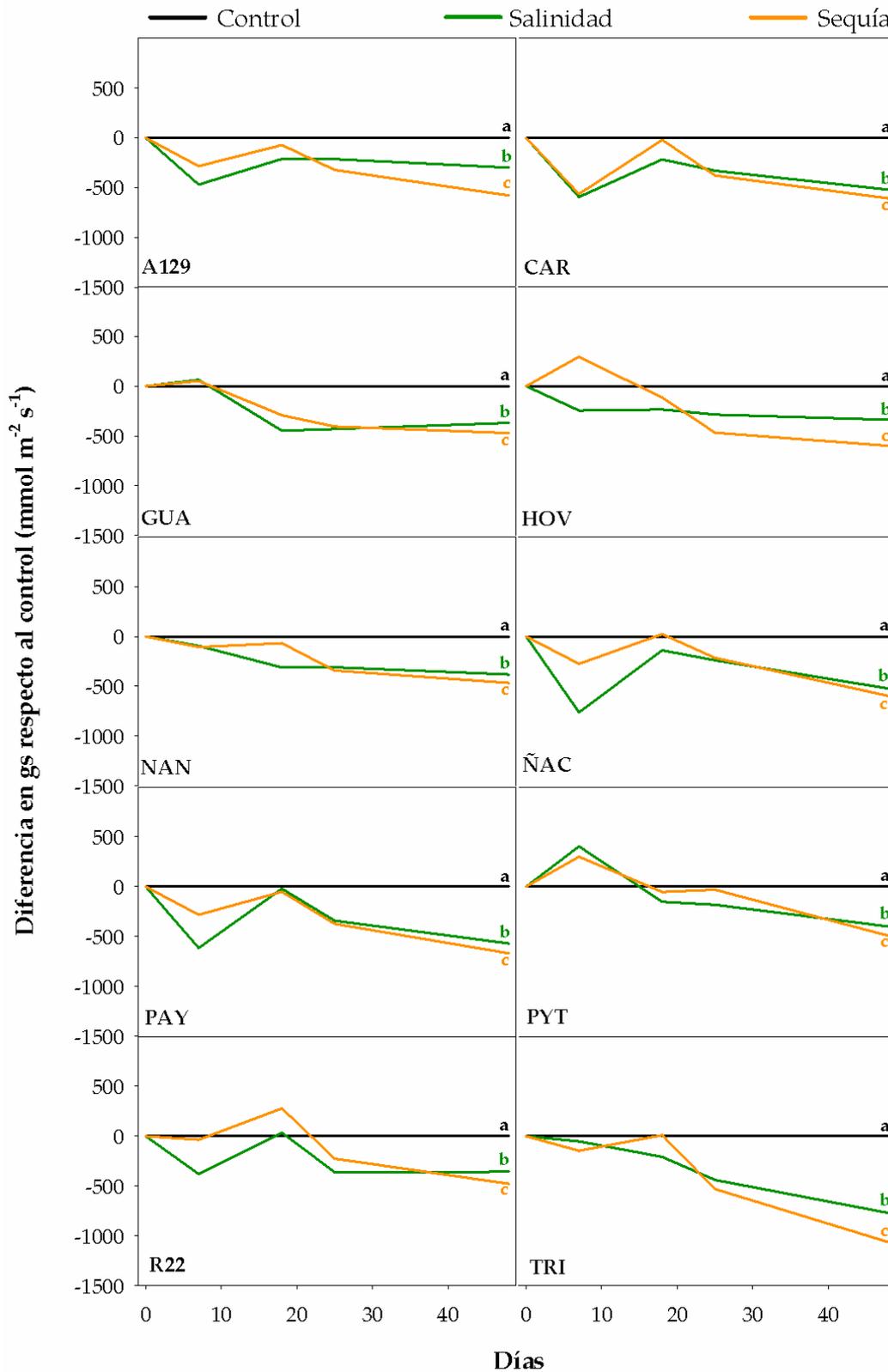


Figura 2.5. Diferencia en gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) respecto del control desde el momento de imposición del estrés, para cada uno de los clones evaluados. Letras distintas sobre las curvas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en gs, entre tratamientos para un mismo clon, en la última medición (día 48). Clon: $F=0,96 - p=0,48$; trat: $F=53,16 - p < 0,0001$; clon*trat: $F=0,54 - p=0,93$ (Tabla A.8).

La conductividad hidráulica del tallo (kh) varió significativamente entre clones y tratamientos del ensayo de salinidad y sequía. Se observó que la kh solo disminuyó con la sequía, mientras que las plantas en salinidad tuvieron valores similares a los controles ([Tabla A.9](#)). Los clones CAR, HOV y TRI fueron los clones más conductivos, mientras que R22 fue el clon con menor kh . En sequía, los 10 clones evaluados tuvieron menor kh que en condiciones control. Los clones NAN y R22 tuvieron kh más bajos en condiciones de estrés hídrico, mientras que TRI y GUA tuvieron los valores más elevados (Figura 2.6).

Al estandarizar los datos de kh por la sección conductiva, se obtuvo la conductividad hidráulica específica del tallo (ks), cuyo valor varió significativamente entre clones y tratamientos de salinidad y sequía ([Tabla A.10](#)). En condiciones de sequía, ks se redujo en los 10 clones evaluados. Al igual que en kh , el clon R22 tuvo los valores más bajos. Sin embargo, se observó que los clones con más alta conductividad específica fueron TRI, con valores máximos, seguido por CAR, HOV, ÑAC y PYT. Además, se observó que en 8 de los 10 clones la ks fue incluso mayor en condiciones de salinidad que en la situación control (Figura 2.7).

Por otro lado, no se observaron diferencias significativas entre clones en la conductancia hidráulica de la hoja (K_{hoja} , $kg\ MPa^{-1}\ s^{-1}$), pero se registraron diferencias entre tratamientos (medias: control= 0,0015 b, salinidad= 0,0010 a, sequía= 0,0012 ab; $F = 5,31$; $p = 0,0076$).

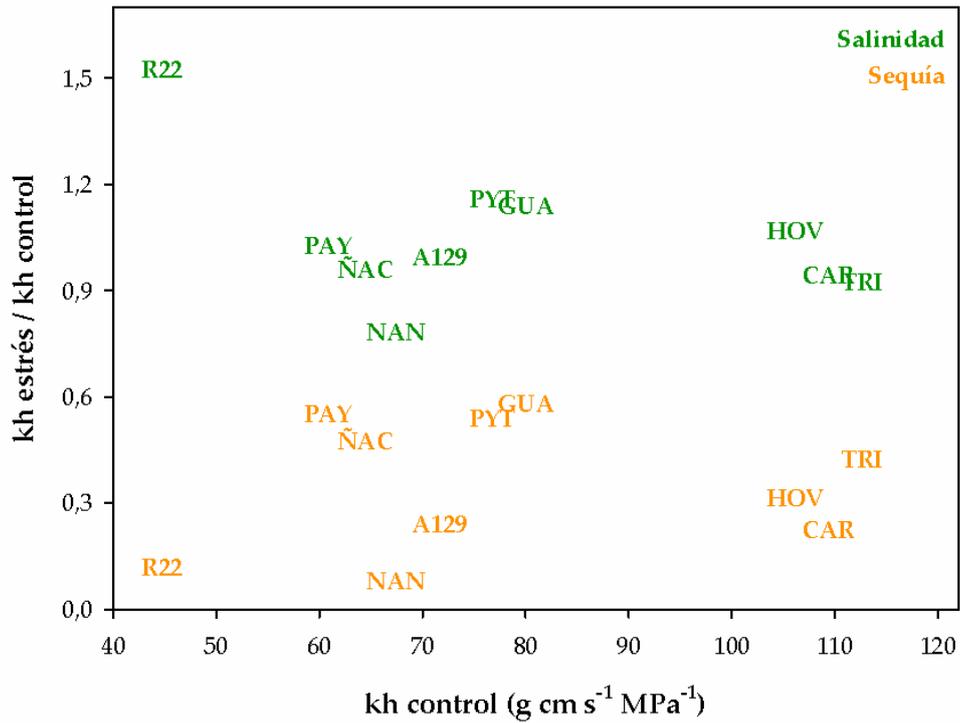


Figura 2.6. Relación entre la conductividad hidráulica del tallo (kh , $g\ cm\ s^{-1}\ MPa^{-1}$) de las plantas control y el impacto del estrés en kh , expresado como el cociente entre kh de cada estrés y kh control.

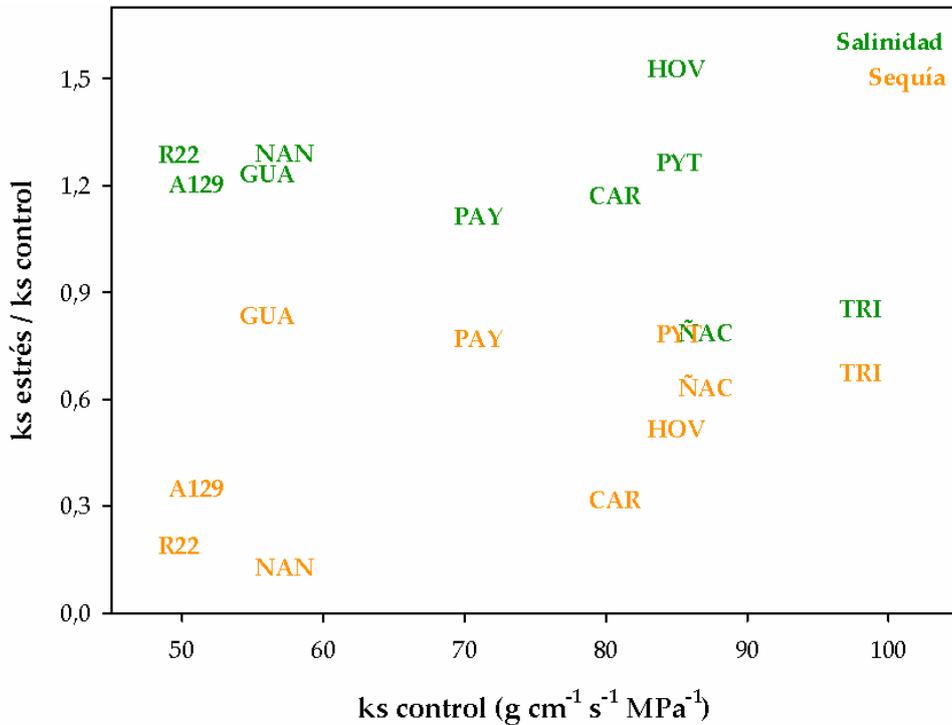


Figura 2.7. Relación entre la conductividad hidráulica específica del tallo (ks , $g\ cm^{-1}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$) de las plantas control y el impacto del estrés en ks , expresado como el cociente entre ks de cada estrés y ks control.

No se observaron diferencias significativas entre clones ni efecto de los tratamientos en el área foliar (AF, cm²) (media = 4469 cm²; clon: $F= 1,88 - p= 0,06$; trat: $F= 1,81 - p= 0,06$; clon*trat: $F= 1,81 - p= 0,17$). Tampoco se observaron diferencias significativas entre clones en el área foliar específica (AFE, cm² g⁻¹) pero se registraron diferencias entre tratamientos (medias: control = 181 b, salinidad = 160 a, sequía = 162 a; clon: $F= 1,23 - p= 0,28$; trat: $F= 12,67 - p < 0,0001$; clon*trat: $F= 1,20 - p= 0,28$). Se registró un aumento en la concentración de clorofila total (µg cm⁻²) en las plantas sometidas a sequía respecto de los demás tratamientos (Tabla 2.1). Este efecto también se observó en la concentración de carotenoides (µg cm⁻²) que además de aumentar en sequía también lo hizo en aquellas plantas sometidas a salinidad (clon: $F= 4,86 - p= 0,0001$; trat: $F= 27,31 - p < 0,0001$; clon*trat: $F= 0,84 - p= 0,64$) ([Tabla A.11](#)). En ambas concentraciones se verificaron diferencias clonales: el clon PAY tuvo los valores promedios más bajos de concentración de clorofila, mientras que TRI fue el clon con mayor valor (Tabla 2.1). Respecto de la concentración de carotenoides en sus hojas, TRI también fue el clon con los valores medios más elevados. Los clones NAN, PAY, PYT y ÑAC tuvieron las concentraciones más bajas ([Tabla A.11](#)). No se encontraron diferencias significativas entre clones ni tratamientos en la relación entre la clorofila a y clorofila b (clon: $F= 2,09 - p= 0,05$; trat: $F= 0,88 - p= 0,42$; clon*trat: $F= 1,35 - p= 0,19$).

Tabla 2.1. Concentración de clorofila ($\mu\text{g cm}^{-2}$) en las hojas al momento del muestreo final. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones y/o tratamientos. Se informa el valor del estadístico F para los factores clon, tratamiento (trat) y la interacción entre ambos (clon*trat). * $p \leq 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Tratamiento	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	F
Control	42,35	42,86	37,20	38,74	33,95	39,32	33,60	30,88	44,25	42,98	<i>clon</i>
38,61 a	($\pm 4,01$)	($\pm 3,47$)	($\pm 0,89$)	($\pm 1,33$)	($\pm 4,38$)	($\pm 7,78$)	($\pm 6,90$)	($\pm 3,59$)	($\pm 1,72$)	($\pm 3,93$)	2,28*
Salinidad	42,18	44,64	44,18	35,13	34,69	37,99	35,78	39,01	37,09	42,02	<i>trat</i>
39,27 a	($\pm 3,79$)	($\pm 8,41$)	($\pm 3,05$)	($\pm 4,35$)	($\pm 5,18$)	($\pm 4,82$)	($\pm 11,10$)	($\pm 2,64$)	($\pm 4,37$)	($\pm 9,58$)	58,42***
Sequía	49,67	58,08	55,76	65,54	57,49	51,62	46,34	55,53	57,09	69,24	<i>clon*trat</i>
56,64 b	($\pm 5,50$)	($\pm 2,41$)	($\pm 11,76$)	($\pm 15,85$)	($\pm 7,51$)	($\pm 4,24$)	($\pm 7,09$)	($\pm 9,92$)	($\pm 13,94$)	($\pm 12,30$)	1,19
	ab	ab	ab	ab	ab	ab	a	ab	ab	b	

Cuando se analizaron los datos de ETR_{100} ($PAR = 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y $ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}}$ ($PAR \text{ saturante} = 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de cada clon y tratamiento, se observó que en 9 de los 10 clones evaluados los valores de ETR_{100} más elevados se obtuvieron en las plantas sometidas a sequía, que indica una mayor pendiente inicial de la curva de respuesta a la luz. Por otra parte, en 7 de los 10 clones se observaron los valores más bajos de $ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}}$ en condiciones de salinidad (Tabla A.12). Al relacionar los datos de las plantas sometidas a estrés con los obtenidos en plantas control, se identificaron respuestas diferenciales entre clones, tanto en los valores de ETR a PAR saturante como en condiciones de baja incidencia de luz. En condiciones de salinidad, 7 de 10 clones tuvieron una disminución en la $ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}}$ debido al estrés, mientras que en sequía los valores de $ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}}$ fueron iguales o mayores que en los controles (Tabla 2.2). Respecto de ETR_{100} , la salinidad la afectó en 9 de los 10 clones, con la excepción de GUA que tuvo un incremento en relación al control. En condiciones de estrés hídrico, la mayoría de los clones mantuvo o incrementó su tasa de transporte de electrones durante la sequía (Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Cociente entre los valores de $ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}}$ y ETR_{100} de los clones bajo estrés y $ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}}$ y ETR_{100} en condiciones control. Se identifican los datos de salinidad con la sigla “sal” y los de sequía con la sigla “seq”. En negrita se destacan los valores máximos y con subrayado los valores mínimos para cada cociente.

Clon	$ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}} \text{ sal} /$ $ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}} \text{ control}$	$ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}} \text{ seq} /$ $ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}} \text{ control}$	$ETR_{100} \text{ sal} /$ $ETR_{100} \text{ control}$	$ETR_{100} \text{ seq} /$ $ETR_{100} \text{ control}$
A129	0,56	<u>0,99</u>	0,72	1,02
CAR	<u>0,55</u>	1,48	0,70	1,19
GUA	1,21	1,44	1,15	1,27
HOV	0,63	1,91	0,62	1,28
NAN	0,93	1,31	<u>0,53</u>	1,18
ÑAC	0,87	1,18	0,80	1,09
PAY	1,26	1,15	0,89	1,46
PYT	0,80	1,02	0,79	<u>0,80</u>
R22	1,11	1,12	0,87	1,08
TRI	0,60	1,00	0,69	0,92

La variación porcentual respecto del control de las variables incluidas en los análisis multivariados, permitió identificar aquellas con mayor peso en la diferenciación entre clones. Al analizar de forma integral el impacto de cada estrés, se observó que los agrupamientos por similitud varían según se trate de salinidad o sequía. En los análisis de conglomerados, el clon A129 se ubicó siempre en el mismo lugar, y son los demás clones los que variaron su posición relativa. Ante condiciones de salinidad, se identificaron 2 conglomerados claramente separados. Uno de los conglomerados agrupó a los clones PYT, HOV, NAN y CAR. El segundo agrupamiento incluyó a los 6 clones restantes. Los clones CAR y NAN son los más parecidos entre sí, miembros del grupo más alejado de A129. Lo mismo se observa con los clones ÑAC y GUA, miembros del mismo conglomerado que A129. El clon más parecido a A129 en condiciones de salinidad ha sido el clon TRI (Figura 2.8). En el análisis de componentes principales (ACP) de las plantas de salinidad, se observó que el espacio conformado por la componente principal 1 (CP1) y la componente principal 2 (CP2) explicó el 69,7% de la variabilidad total. Los autovectores obtenidos en el ACP se informan en la [Tabla A.18](#). La proyección de casos sobre la CP1, muestra una separación entre clones: un grupo de clones en valores negativos de la CP1 y otro grupo en valores positivos de la CP1. La variación en altura, DAC, MS_{tallo} , MS_{hojas} , y en sentido contrario los cambios en las mediciones de SPAD, son los que más contribuyen a explicar la variabilidad entre los clones en la CP1. Las variaciones en gs y $MS_{\text{raíces}}$ en un sentido, y en SPAD y ETR en el opuesto, son las que proporcionalmente más explican la variabilidad clonal en la CP2. Se observó una relación positiva entre los cambios en las variables H, DAC, MS_{tallo} y MS_{hojas} , y negativa entre estas variables y el efecto en SPAD. Además, se identificó una relación positiva entre las variaciones en la $MS_{\text{raíces}}$ y gs; y entre los cambios en las variables ETR y MS_{hojas} (Figura 2.9).

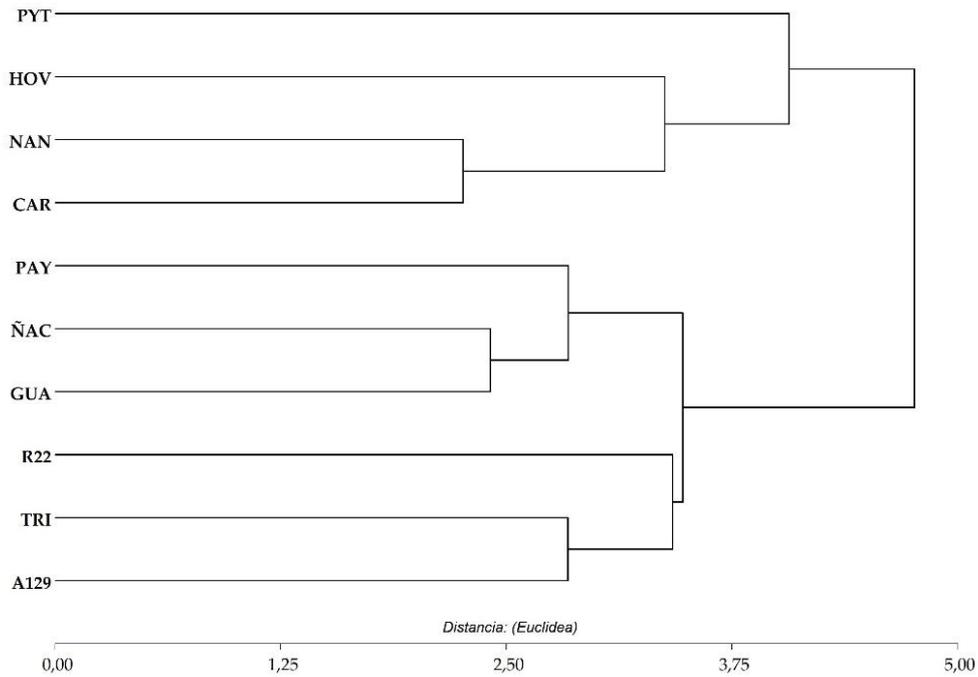


Figura 2.8. Análisis de conglomerados. Agrupamiento entre clones según impacto de la salinidad en las variables H, DAC, MS_{hojas}, MS_{tallo}, MS_{raíces}, ks, SPAD, ETR y gs, como diferencia porcentual de cada variable respecto del control. *Correlación cofenética = 0,72.*

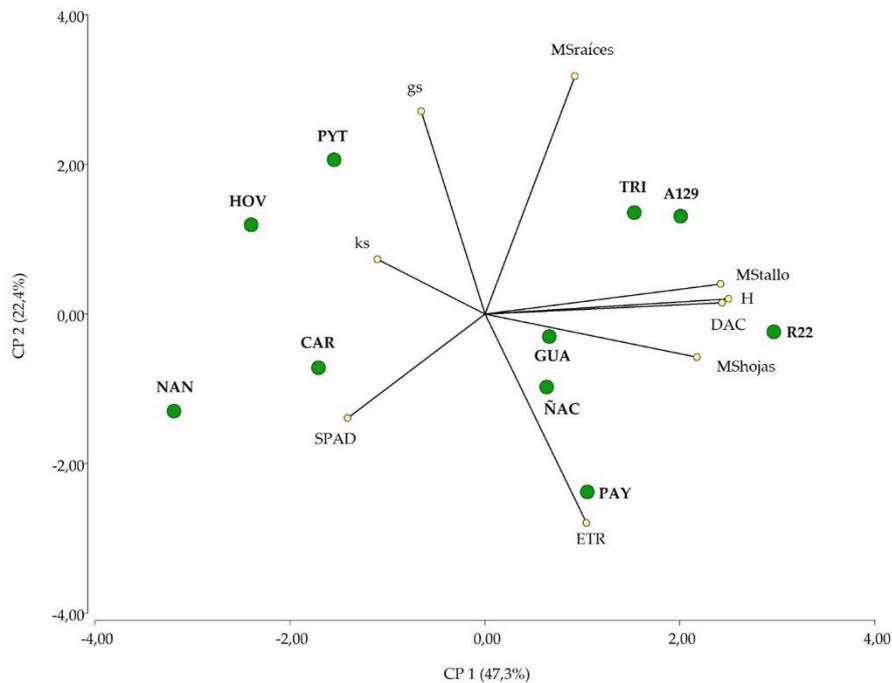


Figura 2.9. Análisis de componentes principales según impacto de la salinidad en las variables H, DAC, MS_{hojas}, MS_{tallo}, MS_{raíces}, ks, SPAD, ETR y gs, como diferencia porcentual de cada variable respecto del control.

En el estrés hídrico se observó un agrupamiento inicial con el clon NAN por un lado y los demás conforman un segundo grupo. Dentro del segundo grupo, se observó similitud entre los clones PYT, PAY y GUA. Además, se identificó al clon CAR como el más parecido a A129. Se evidenció un cambio en el agrupamiento respecto del estrés salino: el clon GUA, uno de los más cercanos a A129 en salinidad, fue agrupado en el extremo opuesto. Esto evidenció un impacto diferencial de la salinidad y la sequía en algunos clones, mientras que para otros ambos estreses tuvieron un efecto similar (Figura 2.10). En el ACP, el espacio conformado por las CP1 y CP2 explicó el 66,9% de la variabilidad total. La proyección sobre la CP1, determinó un gradiente sin una separación en grupos de clones. Las variables relacionadas con la materia seca fueron las que más contribuyeron a explicar la variabilidad en la CP1, y determinan la ubicación de los clones GUA y PAY en un extremo y NAN en el otro. Los cambios en DAC hacia un lado y en gs en el sentido contrario, fueron preponderantes para explicar la variabilidad en la CP2. Además, se observó que los cambios en los compartimentos absorbentes (raíces) y transpirantes (hojas), se correlacionaron positivamente con las modificaciones que la sequía generó en ks. Por otro lado, se observó una relación negativa entre el efecto del estrés en DAC y el provocado en gs; y entre el impacto en SPAD y el generado en MS_{hojas} , $MS_{\text{raíces}}$ y ks (Figura 2.11).

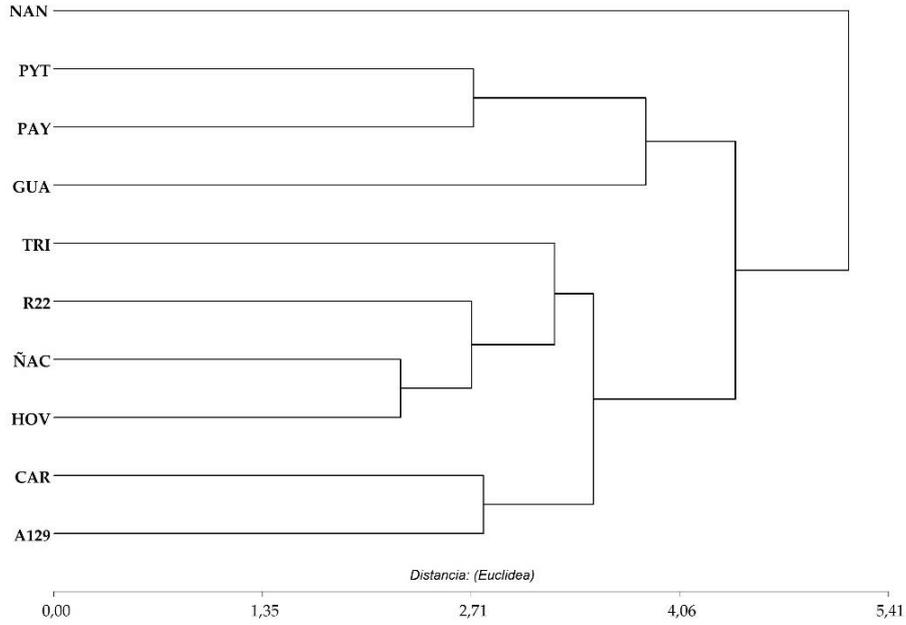


Figura 2.10. Análisis de conglomerados. Agrupamiento entre clones según impacto de la sequía en las variables H, DAC, MS_{hojas}, MS_{tallo}, MS_{raíces}, ks, SPAD, ETR y gs, como diferencia porcentual de cada variable respecto del control. *Correlación cofenética = 0,73.*

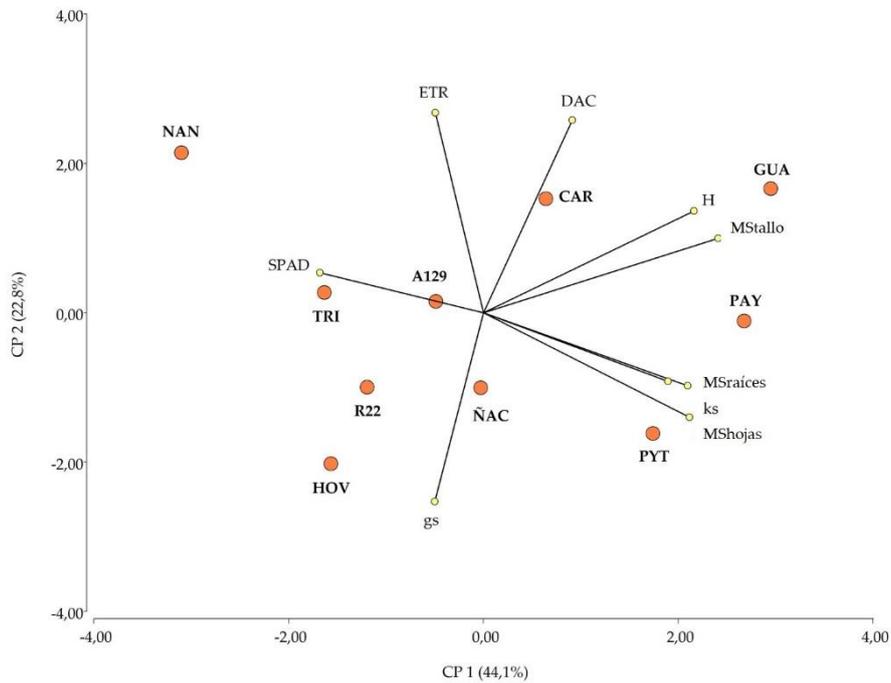


Figura 2.11. Análisis de componentes principales según impacto de la sequía en las variables H, DAC, MS_{hojas}, MS_{tallo}, MS_{raíces}, ks, SPAD, ETR y gs, como diferencia porcentual de cada variable respecto del control.

2.4 – DISCUSIÓN

Las diferencias entre clones en las estrategias ecofisiológicas pueden resultar en diferentes grados de tolerancia ante situaciones de estrés. Además, ese grado de tolerancia puede variar entre los tipos de estrés. Si bien todos los clones fueron susceptibles a los dos estreses abióticos evaluados en este experimento, tuvieron diferentes respuestas según se trate de salinidad o sequía. Por ejemplo, los clones HOV y NAN poseen características similares en condiciones control y tienen un efecto marcado de ambos estreses en la materia seca total. Pero al analizar los compartimentos de la materia seca, se diferencian en las situaciones de estrés. Al crecer con una napa salina, NAN tiene similar materia seca foliar que sus controles, pero eso no garantiza sostener el crecimiento del tallo. Mientras que HOV tiene una caída significativa en el peso seco de hojas, pero no se diferencia del control en el peso seco del tallo. Es decir, HOV con menos hojas logra mantener el crecimiento del tallo y NAN con gran cantidad de hojas sufre una importante caída en la producción del mismo. La principal diferencia fisiológica entre ambos está en la capacidad hidráulica de sus tallos: el clon HOV tiene un tallo sustancialmente más conductivo que el clon NAN en todas las condiciones de crecimiento. A pesar de esto, los controles son similares entre sí, pero ante condiciones de salinidad, NAN se diferencia de su control en la producción de tallo con una caída marcada. La mayor capacidad de conducir agua del tallo de HOV podría ser una característica que tome relevancia ante ciertas situaciones de estrés. No obstante, no se lo puede considerar un clon tolerante debido al impacto en la producción total de materia seca.

Algo similar sucede con los clones ÑAC y PAY en condiciones de estrés hídrico. El clon PAY tiene un menor impacto en el crecimiento del tallo, observándose el peso seco en niveles similares a su control. Mientras que en el clon ÑAC se evidencia un efecto marcado de la sequía en la producción del

tallos. Ambos clones tienen igual producción de hojas que sus controles a pesar de la escasez de agua, pero en el clon PAY se observa una mayor partición a raíces. A partir de lo mencionado, puede destacarse que los clones HOV y PAY aseguran el abastecimiento de agua mediante estrategias distintas. Mientras el primero lo hace vía un tallo altamente conductivo, el segundo explora más suelo para paliar la falta de agua. Ambas estrategias se enmarcan en el concepto de maximización de la toma de agua (Chaves *et al.*, 2003; Xiao *et al.*, 2008), pero existe una diferencia respecto de las estrategias de minimización de las pérdidas: HOV no cierra los estomas hasta que la falta de agua se agrava en el tiempo, mientras que PAY marca una caída en la conductancia estomática leve pero inmediata. Las combinaciones HOV-NAN y ÑAC-PAY podrían mitigar el impacto a escala de rodal de la salinidad y la sequía respectivamente. En una mezcla de los clones HOV y PAY, el segundo podría dejar algo de agua remanente ante déficit hídricos leves debido a su cierre estomático casi inmediato.

Las diferencias entre el efecto de la salinidad y de la sequía también se observaron en la altura de las plantas al final del ensayo. Los clones A129 y R22 caen sustancialmente más en condiciones de sequía que en salinidad. Un rodal mixto entre ambos sería más afectado ante el estrés hídrico, pero tendría un comportamiento homogéneo en buenas condiciones de disponibilidad hídrica y ante la presencia de una napa salina.

Las condiciones de salinidad y sequía tuvieron un efecto generalizado en algunas variables y diferencial en otras. Por ejemplo, la concentración de clorofila aumentó ante ambos tipos de estrés, mientras que en los carotenoides solo se observó un incremento significativo en las plantas expuestas al tratamiento de salinidad. Esto va en sentido contrario a lo que encontraron otros autores como respuesta a la sequía (Lei *et al.*, 2006), pero se condice con lo reportado por Xiao *et al.* (2008) que observaron un incremento de los carotenoides en condiciones de sequía moderada y con el aumento en la

concentración de clorofila luego de una sequía prolongada observado por Gortari *et al.* (2021). La suma del efecto de los estreses en las variables fisiológicas y morfológicas permite identificar pequeños grupos de clones. El clon A129 es el más difundido en la región del Bajo Delta del Paraná, entre otras razones, porque es uno de los clones más estables entre sitios (Alvarez *et al.*, 2020). En nuestros resultados se observan indicios de esta estabilidad, ya que en los análisis multivariados es ubicado en la misma posición. Los que varían de posición relativa son los demás clones. Así se puede identificar a los clones más alejados de A129 como los más afectados integralmente por el estrés por salinidad y por sequía, y a los más cercanos como más tolerantes al estrés o estables ante cambios en el ambiente. Los clones PYT, HOV, NAN y CAR conforman el grupo de los clones más susceptibles a la salinidad. Por otro lado, PYT, PAY y GUA son los más afectados por la sequía.

La conductividad hidráulica e hidráulica específica del tallo fueron significativamente menores en condiciones de sequía. Esto se corresponde con estudios anteriores que verifican una disminución en la capacidad de conducir agua de los tallos, ya sea por cavitación o porque la planta desarrolla vasos más pequeños producto del crecimiento en esta situación (Hajek *et al.*, 2014; Fichot *et al.*, 2015). Si bien la menor conductividad ante el déficit hídrico es general para los 10 clones evaluados, en sequía se mantienen las diferencias clonales observadas en las plantas control. Las diferencias en k_h y k_s -sumado a las diferencias en consumo de agua reportadas en el capítulo anterior- pueden ser importantes para encontrar complementariedad en el uso del agua. Si mayores niveles de conductividad de los tallos se asociara con mayores consumos de agua, los clones menos conductivos podrían dejar agua remanente, a partir de su menor capacidad de consumirla, para clones con tallos más conductivos.

El desarrollo de estrategias para evitar o tolerar condiciones de estrés puede ir en desmedro del rendimiento. Enfrentar la aparición de estreses abióticos demanda recursos que en condiciones libres de estrés podrían estar

disponibles para el crecimiento (Munns y Gilliam, 2015). Sin embargo, se observó que hay clones capaces de mantener la producción del tallo –o caer levemente- aún en situaciones de estrés, mientras que otros son severamente afectados. En caso de sequía, los clones que lograron mantener las variables fisiológicas en valores similares a las plantas no estresadas fueron los que menos redujeron el crecimiento, independientemente de los cambios morfológicos que se observaron (Figura 2.12). Esto se observó separadamente de la capacidad de crecimiento de los clones en la condición control. Por ejemplo, NAN y GUA son dos clones que en ausencia de estrés tuvieron altas producciones de MS_{total} . Sin embargo, GUA fue de los clones con menor reducción de la MS_{total} debido al déficit hídrico y NAN el de mayor impacto. Por otro lado, PAY y R22 pueden considerarse como dos clones de baja producción de MS_{total} pero también difirieron en el impacto porcentual que tuvo la sequía en su capacidad de producción de materia seca (Figura 2.3). Al contrario de lo observado en la sequía, en suelos salinos los clones que realizaron mayores cambios morfológicos fueron los más afectados en el crecimiento, independientemente de las variables fisiológicas que lograron modificar (Figura 2.12). Nuevamente, no se identifica un compromiso entre la capacidad máxima de crecimiento y la tolerancia al estrés. Mientras que A129 y CAR se parecen en términos de la producción de MS_{total} en condiciones control, el primero tiene un impacto leve de la salinidad y el segundo está dentro de los clones más afectados. Otro ejemplo son los clones TRI y HOV, dos clones con baja producción de MS_{total} en el tratamiento libre de estrés, pero con diferencias sustanciales en el impacto que tuvo la salinidad en su crecimiento (Figura 2.3).

La información que se recabó en este estudio permite encontrar diferencias entre genotipos a pesar de su cercanía filogenética. A partir de estos análisis se puede dilucidar grupos de clones con comportamientos similares ante la aparición de estreses abióticos. La búsqueda de complementariedad en los mecanismos de aclimatación no solo es posible, sino que resulta una estrategia

importante para mitigar los impactos en la producción. Por lo tanto, se ha cumplido con el objetivo de evaluar la tolerancia a la sequía y salinidad de los clones de álamos candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos. No obstante, cabe mencionar que se ha evaluado un solo nivel de severidad para cada estrés. Por lo tanto, podrían identificarse diferencias respecto de las respuestas de cada clon si la severidad de la sequía y salinidad variara, así como diferencias en qué estrés resulta en un mayor impacto general. De todos modos, se ha demostrado la existencia de un gradiente de susceptibilidad entre clones y de una gran variabilidad de respuestas tanto en aspectos morfológicos como fisiológicos. Además, se ha observado que la capacidad de crecimiento de los clones en condiciones libre de estrés no necesariamente define su tolerancia a la sequía y/o salinidad. Estos aspectos resultan relevantes porque, a partir de la variabilidad observada, es posible plantear la combinación de clones con niveles similares de tolerancia al estrés, pero que lo alcancen a través de estrategias diferentes. Estas estrategias ecofisiológicas diferenciales pueden impactar en la dinámica de los recursos en comparación con los sistemas monoclonales tradicionales.

2.4.1. Contraste de hipótesis

En función de los resultados reportados y los antecedentes recabados, se encontró evidencia a favor de la hipótesis “los clones poseen diferentes mecanismos de aclimatación a la sequía y a la salinidad, por lo tanto, los crecimientos similares bajo estrés que se buscan al mezclar clones pueden lograrse con mecanismos diferenciales de tolerancia o evitación”.

CAPÍTULO 3

**Evaluación de la tolerancia a la inundación de los
clones de álamo candidatos a ser utilizados en
rodales clonales mixtos**

3.1 – INTRODUCCIÓN

El establecimiento de plantaciones forestales en un sistema tan heterogéneo como el Delta del Río Paraná determina que puedan ser afectadas por diferentes situaciones de estrés abiótico (Borodowski, 2014; Malvárez, 1999). Uno de los procesos más frecuentes, dada la condición de humedal y la influencia de los ríos, es el anegamiento o la acumulación de agua en superficie (Kalesnik y Quintana, 2006). Estos eventos pueden darse por el ingreso de agua del río o por acumulación luego de una lluvia. La Zona Núcleo Forestal del Bajo Delta se caracteriza por la presencia de terraplenes perimetrales y la sistematización de los campos para evitar inundaciones prolongadas por ingreso del río, aunque esto puede originar acumulación de precipitaciones por modificación del flujo normal del agua y un drenaje más lento. Por lo tanto, los sistemas productivos de la región pueden ser alterados por inundaciones de mayor o menor intensidad. La capacidad de aclimatación resulta relevante para definir el éxito o no de las plantaciones.

Los síntomas de estrés por inundación en *Populus deltoides* incluyen reducción del crecimiento y del área foliar, cierre estomático y menor desarrollo de las raíces (Luquez *et al.*, 2012). Además, algunos clones de álamo se caracterizan por el desarrollo de lenticelas hipertrofiadas, raíces adventicias y aerénquimas como mecanismos de aclimatación a la inundación (Rodríguez y Luquez, 2016). La generación de aerénquimas bien desarrollados es clave para suplir de oxígeno a las raíces desde los órganos aéreos, y puede permitir la oxigenación del espacio circundante a las raíces (Koop-Jakobsen *et al.*, 2021). Una importante cantidad de estudios han reportado variabilidad intraespecífica en relación a estos mecanismos y el nivel de tolerancia a la inundación y anegamiento (Gong *et al.*, 2007; Guo *et al.*, 2011; Luquez *et al.*, 2012; Rodriguez *et al.*, 2020).

La posibilidad de encontrar clones que difieran en los mecanismos de aclimatación o en el nivel de desarrollo de los mismos, permiten pensar en mecanismos de complementariedad (Forrester y Bauhus, 2016). El impacto diferencial de los estreses resulta relevante al momento de diseñar estrategias que busquen mitigar el efecto de la inundación en los rodales. La combinación de genotipos es una herramienta de diversificación aplicada en otras especies vegetales que puede determinar un sistema más estable y/o más productivo (Massa *et al.*, 2013; Evans *et al.*, 2017). Por ejemplo, si se combinaran clones con una capacidad diferente de oxigenar su sistema radical, aquel que desarrolle más lenticelas hipertrofiadas y aerénquimas podrá sobrellevar mejor el estrés. Así, podría dejar remanente el escaso oxígeno del sistema para el clon con mecanismos de aclimatación menos eficientes, u oxigenar parte del perfil debido a la difusión de O₂ hacia la rizosfera, proceso descrito en plantas adaptadas a humedales (Koop-Jakobsen *et al.*, 2021), cultivos agrícolas (Pedersen *et al.*, 2021) y especies arbóreas (Haase y Rättsch, 2010).

La gran variabilidad intra-específica del género *Populus* y la necesidad de profundizar en el conocimiento y descripción de los materiales disponibles para el cultivo en la región, estimulan la realización de ensayos controlados que los sometan a condiciones de inundación. La frecuencia de este tipo de estrés amerita que se identifique el grado y nivel de variabilidad en la tolerancia a la inundación de los principales clones. A partir de la información recabada se podrá proponer combinaciones posibles entre clones complementarios, contrastantes o con estrategias ecofisiológicas diferenciales.

Objetivo: Evaluar la tolerancia a la inundación de los clones de álamos candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos.

Hipótesis: Los clones poseen diferentes mecanismos de aclimatación a la inundación, por lo tanto, los crecimientos similares bajo estrés que se buscan al mezclar clones pueden lograrse con mecanismos diferenciales de tolerancia o evitación.

3.2 – MATERIALES Y MÉTODOS

En 2019 fue instalado un ensayo en condiciones semicontroladas para evaluar la respuesta a la inundación. El ensayo fue instalado en la Estación Experimental Agropecuaria Delta del Paraná (EEA Delta) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en Campana, Buenos Aires (34°10'34''S, 58°51'48''O). Los 10 clones seleccionados para evaluar fueron los mismos que se utilizaron en los capítulos 1 y 2: *Populus deltoides* 'Australiano 129/60' (A129), *Populus deltoides* 'Carabelas INTA' (CAR), *Populus deltoides* 'Guayracá INTA' (GUA), *Populus deltoides* 'Hovyú INTA' (HOV), *Populus deltoides* 'Nandi INTA' (NAN), *Populus deltoides* 'Ñacurutú INTA' (ÑAC), *Populus deltoides* 'Paycarabí INTA' (PAY), *Populus deltoides* 'Pyta INTA' (PYT), *Populus xcanadensis* 'Ragonese 22 INTA' (R22) y *Populus xcanadensis* 'Triplo' (TRI).

El ensayo se estableció a cielo abierto en macetas de polietileno de 21 L de capacidad, rellenos con suelo de la isla. Se utilizó suelo de la isla de textura arcillo limosa. Se plantaron 20 estacas de cada clon en agosto de 2019, una por maceta. Se utilizaron estacas de 30 cm de longitud que fueron plantadas dejando 15 cm sobre la superficie. Este material fue obtenido en viveros de la estación experimental, correspondiente a guías de un año de edad. Se registró la fecha de brotación en todas las plantas. Una vez establecidas las plantas, aproximadamente 2 meses después de la plantación, se realizó una poda para dejar un solo tallo por estaca. Luego de la poda, se asignaron los tratamientos al azar. De cada clon fueron utilizadas 10 plantas como control y 10 plantas para inundación. Las plantas se mantuvieron libres de enfermedades y las macetas fueron regadas periódicamente para mantener el suelo a capacidad de campo hasta la imposición de la inundación en noviembre de 2019. El muestreo final se realizó en diciembre de 2019 luego de 35 días de crecimiento bajo inundación. La duración del tratamiento fue establecida a partir de la revisión de trabajos previos en los que se empleó el mismo período de inundación (Luquez *et al.*,

2012; Rodríguez *et al.*, 2020). Además, de este modo se logra evitar que las plantas pierdan sostén y se descalcen de las macetas, debido a la excesiva mortalidad de raíces que pueden generar períodos más extensos de inundación.

Para imponer el estrés por inundación, se utilizaron las mismas piletas que el año anterior se usaron para aplicar el tratamiento de salinidad. Para eliminar restos de sales, fueron lavadas con hidrolavadora. Se llenaron hasta una altura que garantice que las macetas queden completamente sumergidas. El agua se mantuvo aproximadamente 10 cm por encima del cuello de las plantas, considerado como el punto de inserción de la rama del año en la estaca. Se ubicaron 16 o 17 plantas por pileta. Se colocó una planta de cada clon al azar hasta completar una pileta y se continuó con la siguiente. De este modo se garantizó la aleatorización y 2 o 3 plantas de un mismo clon quedaron asignadas a una misma pileta (Figura 3.1).

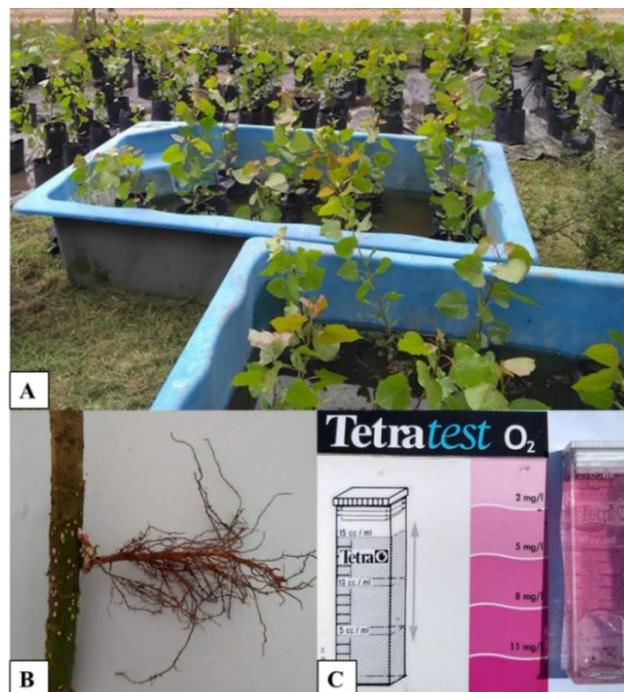


Figura 3.1. A) Plantas ubicadas dentro y fuera de las piletas según el tratamiento (inundación y control) B) Raíz adventicia y lenticelas hipertrofiadas en la parte sumergida de una estaca. C) Estimación colorimétrica del oxígeno disuelto en el agua de las piletas.

Para estimar el oxígeno disuelto en cada una de las piletas, se utilizó un método de estimación colorimétrico (Tetra Test O₂, método de Winkler adaptado). Se tomó una muestra de agua del centro de la pileta, a aproximadamente 10 cm de profundidad (en el límite superior de las macetas). Las 6 piletas tuvieron menos de 5 mg/l de oxígeno disuelto al comienzo del tratamiento (Figura 3.1).

3.2.1. Crecimiento: se midió el diámetro a la altura del cuello (DAC, mm), considerado como la inserción de la rama del año en la estaca, y la altura total (H, m) con calibre digital y cinta métrica respectivamente. Se realizaron 5 mediciones de H (días 0, 11, 17, 25 y 35 desde la imposición del estrés) y 2 mediciones de DAC (días 0 y 35 desde la imposición del estrés).

3.2.2. Materia seca (MS, g): Se realizó un muestreo destructivo de todas las plantas al final del ensayo. Se separó la materia seca (MS) en 3 compartimentos: tallos (MS_{tallos}), hojas (MS_{hojas}) y raíces (MS_{raíces}). La MS de cada compartimento fue secada en estufa a 60°C hasta peso constante. Se determinó el peso seco (g) con balanza de 0,001g de precisión. La suma de los 3 compartimentos fue considerada como la materia seca total (MS_{total}).

3.2.3. Conductancia estomática (gs, mmol m⁻² s⁻¹): Periódicamente, se determinó la conductancia estomática de 5 plantas por clon y tratamiento, entre las 10 hs y las 14 hs, con un porómetro Decagon Devices Model SC-1. Se pinzó una hoja superior completamente expandida de plantas elegidas al azar, durante 30 segundos y se registró el valor de gs. Las mediciones se realizaron en los días 7, 15 y 24 desde la imposición del estrés. Para cada clon y tratamiento se calculó el promedio de todas las mediciones de gs una vez impuesto el estrés, dato que fue utilizado en los análisis multivariados.

3.2.4. Área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$): En el muestreo final, se determinó el área foliar (cm^2) mediante la toma de imágenes y el procesamiento con ImageJ 1.52a (NIH, Estados Unidos) de 5 hojas de distintas posiciones de la copa, de 5 plantas de cada clon y tratamiento. Posteriormente fueron llevadas a estufa para determinar peso seco (g) y calcular el área foliar específica de cada hoja según la siguiente fórmula: $AFE (\text{cm}^2 \text{g}^{-1}) = AF (\text{cm}^2) / \text{Peso seco (g)}$.

3.2.5. Área foliar total (AF, cm^2): En el muestro destructivo de cada ensayo, el área foliar se estimó mediante la multiplicación de la MS_{hojas} (g) de cada planta por el AFE ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) del clon y tratamiento.

3.2.6. Tasa de transporte de electrones (ETR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$): Previo al muestreo destructivo, se realizaron 10 mediciones por clon y tratamiento de la fluorescencia modulada de la clorofila con un fluorímetro portátil (Hansatech FMS2, Norfolk, Reino Unido), en un rango de variación de radiación fotosintéticamente activa (PAR) entre 10 y $2600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las mediciones se hicieron sobre hojas superiores, completamente expandidas, de plantas tomadas al azar. Se estimó el valor de ETR según la fórmula (Zhu *et al.*, 2014): $ETR (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}) = PAR * Fv'/Fm' * 0,84 * 0,5$. Donde PAR es la radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Fv'/Fm' es la relación entre la fluorescencia variable y máxima (Roháček, 2002; Li *et al.*, 2015); 0,84 es la proporción de la luz absorbida por el tejido fotosintético; 0,5 es la proporción de la energía distribuida en el fotosistema II (PSII) (Rascher *et al.*, 2000; Murchie y Lawson, 2013).

A partir de los datos de PAR y ETR de cada clon y tratamiento, se ajustó un modelo logarítmico $ETR = y_0 + a \ln (PAR)$, donde y_0 y a son parámetros del modelo. A partir del mismo, se obtuvo el valor de ETR a $PAR = 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (saturación lumínica, $ETR_{\text{máx}}$) y a $PAR = 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ETR_{100}). Para estimar el

impacto del estrés en esta variable, se calcularon los cocientes entre valores de ETR de los tratamientos: $ETR_{\text{máx inu}}/ETR_{\text{máx control}}$ y $ETR_{100 \text{ inu}}/ETR_{100 \text{ control}}$. Además, para cada clon y tratamiento se calculó el promedio de ETR en $PAR > 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, dato que fue utilizado en los análisis multivariados.

3.2.7. SPAD: Previo al muestreo destructivo, se estimó la concentración de clorofila con un medidor Minolta SPAD 502 (Osaka, Japón) en hojas superiores completamente expandidas. Se registró el valor promedio de 4 mediciones por hoja, en 4 plantas de cada clon y tratamiento tomadas al azar.

3.2.8. Conductividad hidráulica del tallo ($kh, \text{g cm s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$): Al finalizar el ensayo, se determinó la kh con un perfusor multicanal según la metodología descrita por Fernández *et al.* (2010). Se seleccionaron al azar 5 plantas por clon y tratamiento. Se utilizaron segmentos de tallo de aproximadamente 14 cm de longitud, tomados a 5 cm de la inserción en la estaca y obtenidos a partir de cortes bajo el agua para evitar la formación de nuevos embolismos por entrada de aire. La longitud del segmento duplica el largo máximo de vasos estimado (Brodribb y Feild, 2000). La perfusión se realizó con agua destilada mediante un conductímetro multicanal con un gradiente de presión (ΔP) de 0,00981 MPa generado a partir de una columna de agua de 1 m. Los tallos se conectaron al perfusor con teflón para evitar pérdidas en la unión y, luego de la estabilización del flujo de agua, se hicieron determinaciones de 1 minuto cada una. El agua recolectada en cada medición se pesó con una balanza de precisión 0,001 g. Finalmente, se estimó la kh mediante la siguiente fórmula: $kh (\text{g cm s}^{-1} \text{MPa}^{-1}) = Q L / \Delta P$, donde L es la longitud del segmento de tallo, Q es el volumen que lo atraviesa por unidad de tiempo y ΔP es la diferencia de potencial generado por la columna de agua entre ambos extremos del sistema. Luego, kh se estandarizó dividiéndola por la sección transversal del tallo (AT, m^2) para calcular la conductividad específica (ks), y

por el área foliar de la planta (AF , cm^2) para calcular la conductividad foliar específica (kl) según las siguientes ecuaciones: ks ($\text{g cm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) = kh / AT ; kl ($\text{g cm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) = kh / AF .

Para estimar la superficie conductiva del tallo, AT , se midió el diámetro sin corteza en dos posiciones perpendiculares entre sí y se promediaron ambos extremos del segmento de tallo. A su vez, se descontó la superficie ocupada por la médula.

3.2.9. Conductancia hidráulica de la hoja (K_{hoja} , $\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$): Se determinó la K_{hoja} de 3 o 4 hojas completamente expandidas de plantas distintas de cada clon y tratamiento durante el muestreo final. Esto se realizó con el método de flujo hidráulico por caída de presión (Melcher *et al.*, 2012). Este método consiste en la generación de un gradiente de presión, el paso de agua a través de un sistema de un conducto con resistencia conocida y el registro de la presión antes y luego de la resistencia conocida. En primera instancia se registra la presión de agua que tiene el sistema cuando está desconectado de la hoja a medir, para luego registrar la presión de agua con el sistema conectado al extremo del pecíolo. Como la hoja tiene un potencial negativo, aumenta el flujo a través la resistencia conocida hacia la hoja, y la presión a la salida de la resistencia disminuye. Una vez que se midieron las presiones, se midió el potencial hídrico de la hoja (Ψ) con una cámara de presión tipo Schölander (BioControl, Buenos Aires, Argentina). De este modo, se puede conocer la conductancia hidráulica (K) de la hoja. Los valores de K_{hoja} fueron estandarizados por el peso seco ($PS_{\text{lámina}}$) y área de la lámina foliar ($AF_{\text{lámina}}$) medida con fotografías digitales que fueron analizadas con el programa CMEIAS- Image Tool. Así se obtuvieron los cocientes K_{hoja} ($\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$)/ $PS_{\text{lámina}}$ (kg) y K_{hoja} ($\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$)/ $AF_{\text{lámina}}$ (cm^2).

3.2.10. Análisis estadístico: Los datos se analizaron mediante análisis de varianza (ANOVA factorial), y se consideraron como factores de clasificación a los clones y los tratamientos (control e inundación). En el caso de encontrarse diferencias significativas, las medias se contrastaron con el test de comparación de medias Tukey ($p < 0,05$). Los análisis por conglomerados (método jerárquico, distancia Euclídea) y análisis de componentes principales (ACP, distancia Euclídea) se realizaron a partir de una matriz $n \times m$, donde n fueron los 10 clones evaluados y m las 9 variables incluidas en el análisis (H, DAC, MS_{hojas}, MS_{tallos}, MS_{raíces}, ks, SPAD, ETR y gs). Se incluyeron variables que se relacionan con el crecimiento, el uso de la luz y el uso del agua. En cada caso, se utilizó como dato el porcentaje de variación de cada una respecto de la misma variable en la condición control. Además, se calculó la sumatoria de los valores absolutos de la diferencia entre estrés y control, y se agruparon estas variables en “morfológicas” y “fisiológicas”. Como variables morfológicas se consideró altura, DAC, MS_{hojas}, MS_{raíces} y MS_{tallos}; como variables fisiológicas a kh, ks, K_{hoja}, SPAD, ETR y gs. Todos los análisis se realizaron con el software InfoStat versión 2020 (Di Renzo *et. al.*, 2020).

3.3 – RESULTADOS

El tratamiento de estrés por inundación fue efectivo en generar un impacto y diferenciarse del control respecto de la materia seca y sus compartimentos. Se describen los valores de MS_{total} y sus compartimentos para cada tratamiento (Tabla 3.1). La MS_{total} (hojas, tallo y raíces) varió significativamente entre clones y tratamientos. Respecto del tratamiento control, en inundación se observó una caída del 25% en la materia seca total al final del ensayo en promedio para todos los clones. El compartimento más afectado por el estrés fueron las raíces y se observó interacción entre clon y tratamiento, por tanto, la inundación afectó de manera diferencial la materia seca de raíces en los clones evaluados (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Valores promedios de MS_{total} , MS_{hojas} , MS_{tallo} y $MS_{raíces}$ para cada uno de los tratamientos al final del ensayo. Los valores entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos de un mismo ensayo. Se informa el valor del estadístico F para los factores clon, tratamiento (trat) y la interacción entre ambos (clon*trat). * $p \leq 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Tratamientos	MS_{total} (g)	MS_{hojas} (g)	MS_{tallo} (g)	$MS_{raíces}$ (g)
Control	59,22 b (±9,37)	28,29 b (±4,50)	22,41 b (±5,48)	6,47 (±2,39)
Inundación	44,59 a (±13,57)	23,06 a (±6,06)	19,69 a (±7,36)	1,07 (±0,56)
<i>F</i>				
<i>clon</i>	5,31***	6,85***	20,92***	3,35**
<i>trat</i>	53,99***	58,67***	16,66***	337,26***
<i>clon*trat</i>	0,71	1,43	0,71	2,63*

Al analizar los compartimentos de la materia seca, se observó un comportamiento similar entre clones. No se destacan clones que mantengan la capacidad de producción de MS_{total} en estas condiciones de estrés. Los 10 clones tuvieron una marcada caída en la producción de tallos y hojas. Además, todos los clones sufrieron una pérdida importante de $MS_{raíces}$ al compararlos con sus respectivos controles. Sin embargo, es importante resaltar que el nivel de impacto puede diferir entre clones, y se altera el ranking de tamaño y proporciones de cada compartimento de la materia seca. Por ejemplo, R22 es el clon con menor peso seco de raíces en condiciones control (5,15 g), pero se destaca como el que posee mayor cantidad de raíces en inundación (1,50 g) (Figura 3.2). Esto no puede ser asignado a un mayor desarrollo de raíces adventicias cerca de la superficie del agua, ya que en las observaciones periódicas que se realizaron solo se registró el desarrollo de raíces adventicias en respuesta a la inundación en algunas plantas del clon TRI.

Como fue mencionado anteriormente, la acumulación de materia seca total bajo estrés fue menor con respecto al control. Sin embargo, ese efecto no fue igual para todos los clones analizados. El clon que menor impacto de la inundación tuvo en este aspecto fue CAR, con una disminución del 9% en la MS_{total} . Por otro lado, el más afectado fue PYT con una MS_{total} en inundación equivalente al 66% de la generada sin estrés. Además, se identificó un amplio gradiente de MS_{total} en las plantas control, que evidencian diferencias clonales incluso en ausencia de estrés (Figura 3.3).

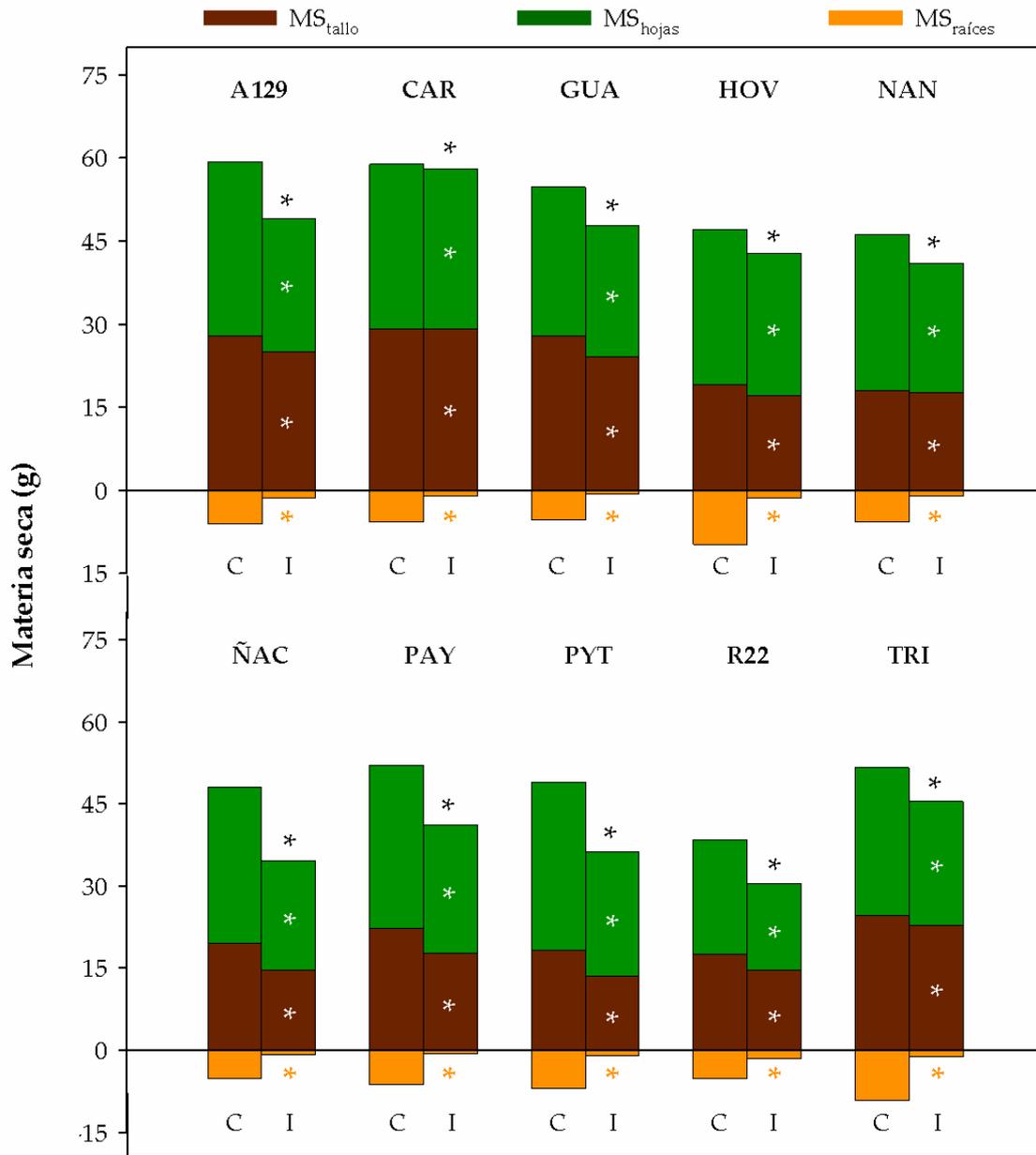


Figura 3.2. Partición de la materia seca (g) entre compartimentos (MS_{hojas} , MS_{tallo} y $MS_{raíces}$) de los 10 clones evaluados. Los indicadores bajo las barras corresponden a cada tratamiento del ensayo (C: control; I: inundación). Los asteriscos negros sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en MS_{total} en comparación con sus respectivos controles. Los asteriscos blancos, diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en el peso seco de hojas y tallos; los naranjas, indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en el peso seco de raíces en comparación con las plantas control.

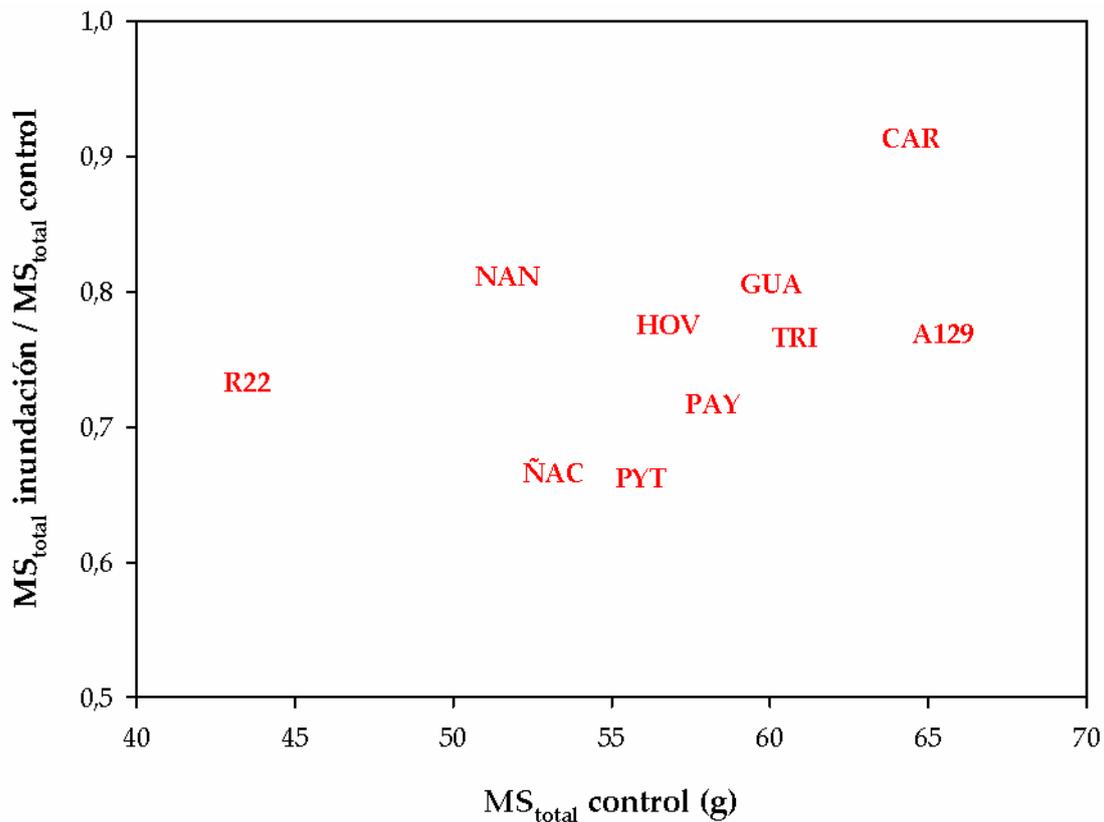


Figura 3.3. Relación entre el MS_{total} de las plantas control y la resistencia a la inundación, expresada como el cociente entre MS_{total} inundación y MS_{total} control.

Al imponer los 35 días de inundación, se observaron diferencias significativas en altura total entre plantas control y estresadas para los 10 clones evaluados. Las plantas control tuvieron una altura entre 105 cm (PYT) y 148 cm (GUA), mientras que en las inundadas se registró un rango de altura entre 89 cm (PYT) y 136 cm (GUA). Si bien se observó una merma en el crecimiento de todos los clones, CAR y NAN fueron los que tuvieron menor diferencia en altura respecto de sus controles (-2,70 cm y -4,80 cm respectivamente). Por otro lado, los clones R22 (-17,55 cm), ÑAC (-16,70 cm) y PYT (-15,90 cm) tuvieron las mayores pérdidas en altura debido a la inundación (Figura 3.4).

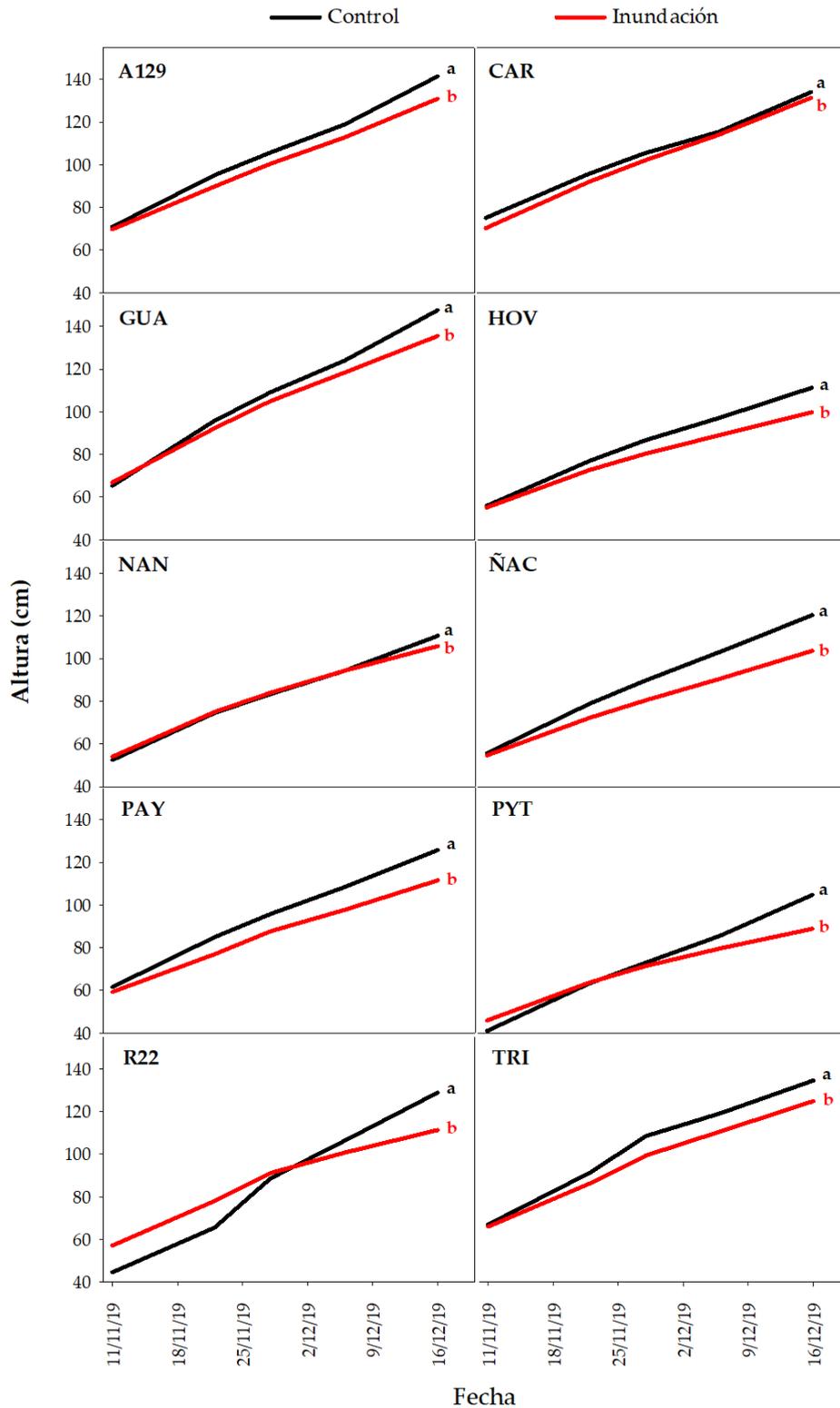


Figura 3.4. Crecimiento en altura (cm) a lo largo de los días, para cada uno de los clones evaluados, desde el momento de imposición del estrés. Letras distintas sobre las curvas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en altura total, entre tratamientos para un mismo clon, al final del ensayo (día 35 de estrés). Clon: $F= 31,71 - p < 0,0001$; trat: $F= 48,58 - p < 0,0001$; clon*trat: $F=0,88 - p= 0,55$ (Tabla A.13).

Al analizar el cociente entre la altura al final del ensayo y la registrada al momento de imposición del estrés, se observó que hay efecto del clon y del estrés, y que la interacción entre ambos factores es significativa ($p \leq 0,05$). Es decir, la inundación no solo redujo el crecimiento en altura, sino que también modificó el ranking de crecimiento de los clones respecto de la condición control. En este sentido, se observó que GUA bajo inundación puede crecer en altura tanto como otros clones sin estrés, y que en la condición control el mayor crecimiento correspondió a los clones PYT y R22 ([Tabla A.14](#)).

Se registró una reducción generalizada en la conductancia estomática (g_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a los pocos días de impuesto el estrés por inundación. Al séptimo día se registraron lenticelas hipertrofiadas en todos los clones. Este mecanismo de aclimatación fue similar y generalizado en las plantas del ensayo. Una semana más tarde (día 15 de estrés), se observó una recuperación de g_s acercándose a los valores de conductancia de los controles. Si bien en todos los clones se observa un patrón de la curva de g_s en forma de V, solo en 6 de los 10 clones evaluados puede considerarse como una recuperación a los niveles iniciales. Los clones HOV, PYT, R22 y TRI no volvieron a alcanzar los niveles de g_s de sus controles, y tuvieron un intercambio gaseoso sensiblemente menor al día 24 de estrés (Figura 3.5).

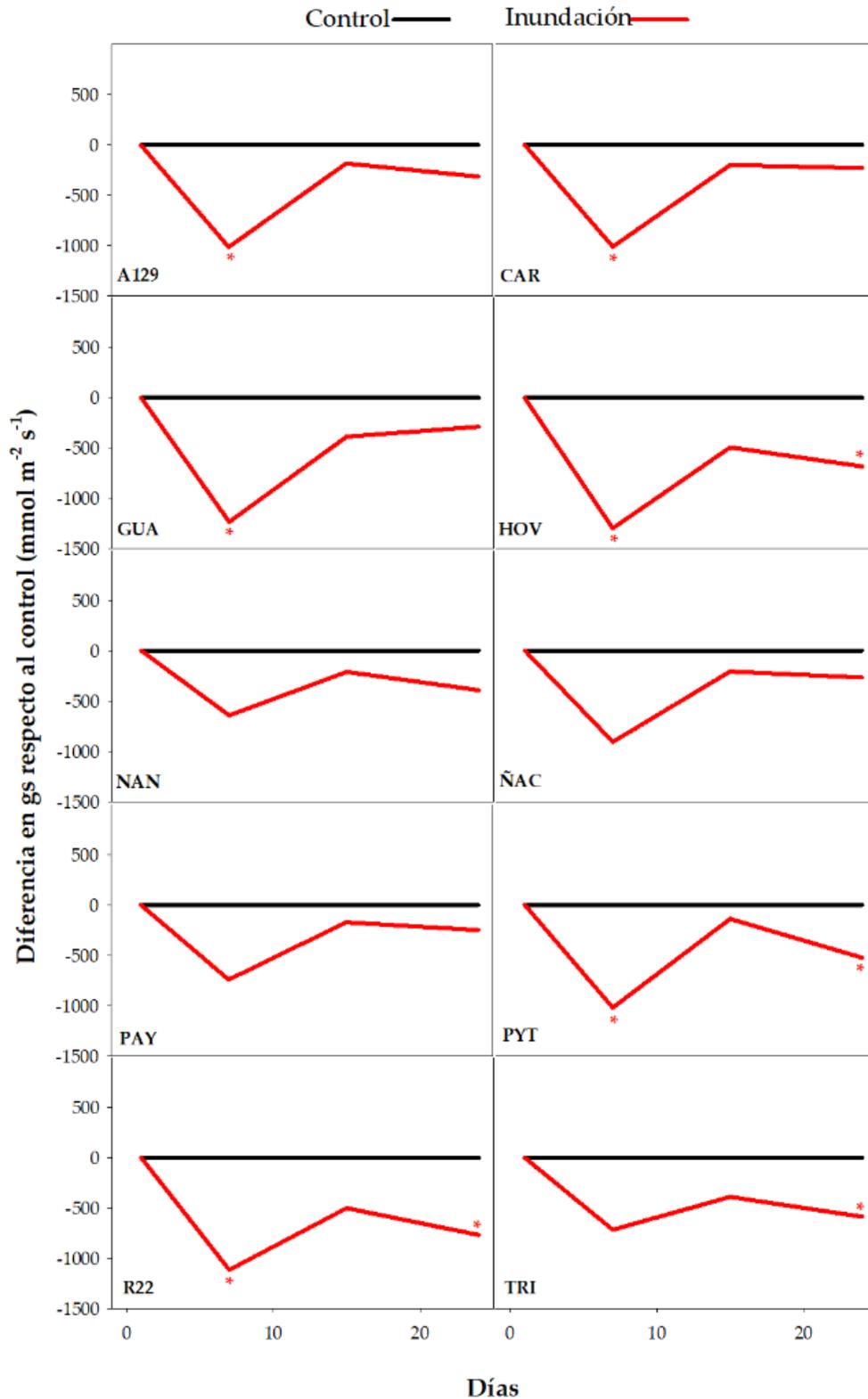


Figura 3.5. Diferencias en gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de las plantas inundadas respecto del control a lo largo de los días, para cada uno de los clones evaluados. Los asteriscos sobre las curvas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en gs entre Inundación y Control, para un mismo clon, en cada fecha de medición (días 7, 15 y 24). Día 24: clon: $F= 3,46 - p= 0,003$; trat: $F= 170 - p < 0,0001$; clon*trat: $F=3,49 - p= 0,003$ (Tablas A.15).

Se observó que hubo una variación significativa entre tratamientos en la conductividad hidráulica del tallo (kh). La inundación generó una respuesta similar al tratamiento de sequía en la variable kh (capítulo anterior), con una marcada disminución respecto del control, pero no se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los clones ([Tabla A.16](#)). Los valores de kh estandarizados por la sección conductiva (ks), tampoco variaron de forma estadísticamente significativa entre clones, pero se observó una disminución de ks entre plantas control e inundadas. No obstante, al relacionar los valores de ambas conductividades observados en plantas control con los registrados en las estresadas, se identificó un amplio gradiente de variación en el impacto del estrés (Figuras 3.6 y 3.7). Por otro lado, no se observaron diferencias significativas entre clones ni efecto del tratamiento en la conductancia hidráulica de la hoja (K_{hoja} , $\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) (media = $0,0015 \text{ kg MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$; $F = 0,89$; $p = 0,60$).

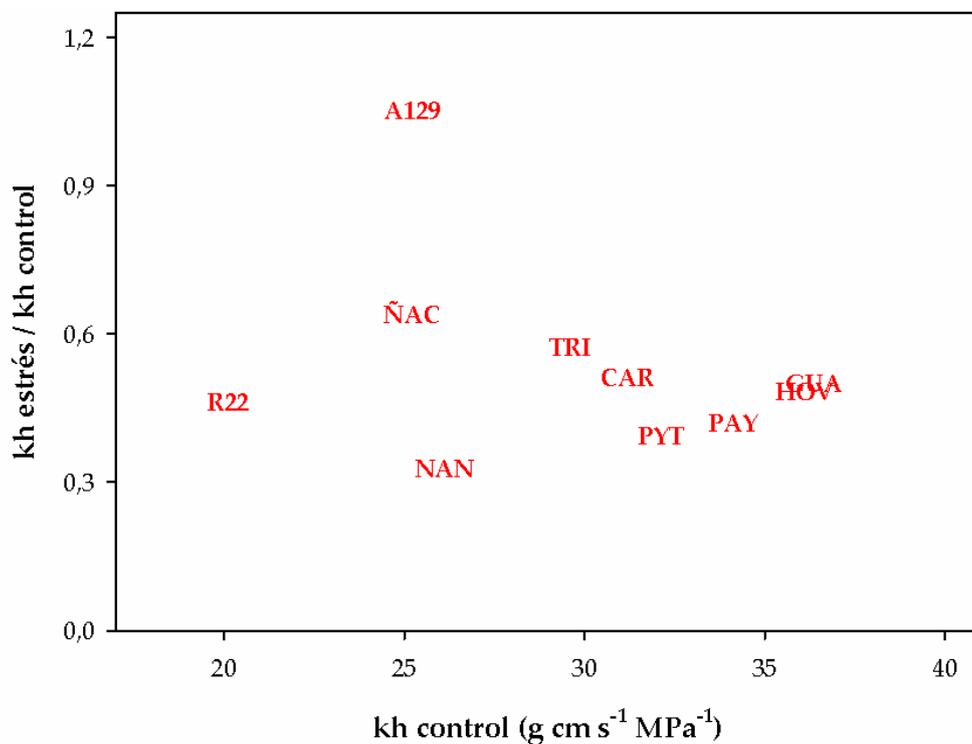


Figura 3.6. Relación entre la conductividad hidráulica del tallo (kh, $\text{g cm s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$) de las plantas control y el impacto del estrés en kh, expresado como el cociente entre kh de las plantas inundadas y kh de las plantas control.

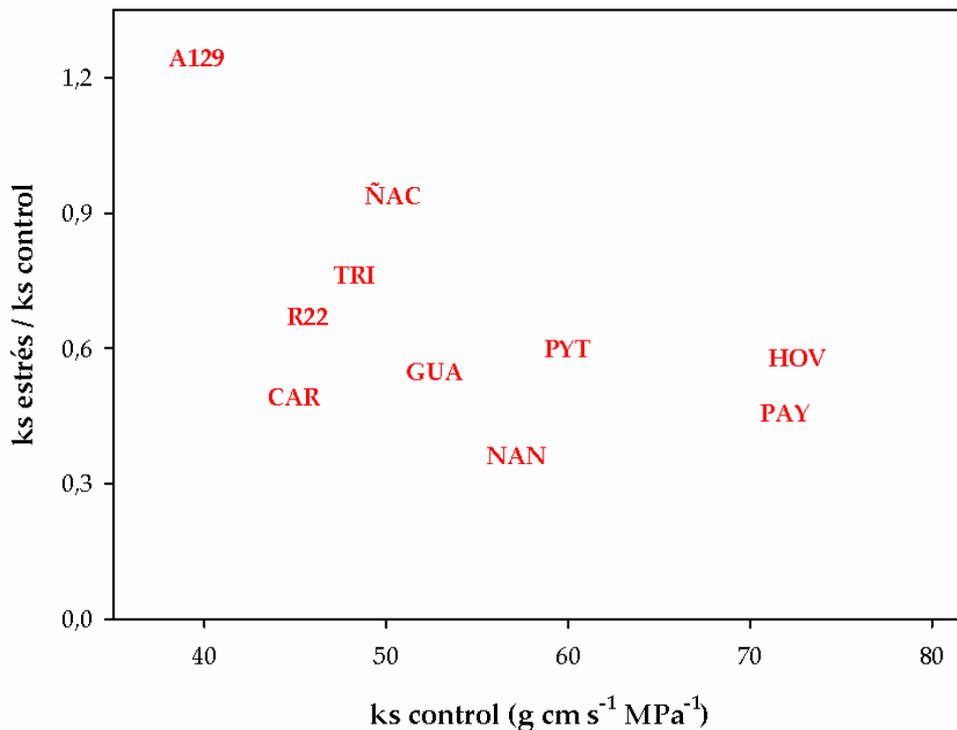


Figura 3.7. Relación entre la conductividad hidráulica específica del tallo (k_s , $\text{g cm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) de las plantas control y el impacto del estrés en k_s , expresado como el cociente entre k_s de las plantas inundadas y k_s de las plantas control.

Se observaron diferencias significativas en el área foliar (AF , cm^2) entre clones y entre tratamientos (medias: control = 4223 b , inundación = 2973 a ; clon: $F= 4,88 - p < 0,0001$; trat: $F = 123 - p < 0,0001$; clon*trat: $F= 1,21 - p= 0,30$). Lo mismo se observó al analizar el área foliar específica (AFE , $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) (medias: control = 146 b , inundación = 133 a ; clon: $F= 3,76 - p= 0,0005$; trat: $F= 46,61 - p < 0,0001$; clon*trat: $F= 1,93 - p= 0,06$).

En el análisis de los datos de ETR_{100} ($PAR = 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de cada clon y tratamiento, se observó que 3 clones (NAN, TRI y PYT) alcanzaron mayores valores de ETR_{100} bajo inundación que en una situación libre de estrés ([Tabla A.17](#)). El aumento en estos casos fue entre 3 y 10 veces el valor de ETR_{100} de sus respectivos controles. Por otro lado, en 6 clones ETR_{100} se redujo ante el estrés, con caídas en un rango entre el 13% y 87%. El caso restante correspondió a ÑAC que tuvo prácticamente el mismo valor de esta variable en ambas condiciones de crecimiento. En relación a $ETR_{\text{máx}}$ (a PAR saturante = 2000 μmol

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 3 clones registraron valores más elevados en inundación que en los controles (A129, ÑAC y PAY) y 7 clones mayores en los controles que en la situación de estrés. El clon que más aumento tuvo en $\text{ETR}_{\text{máx}}$ fue ÑAC, con un valor 77% mayor que en la situación control (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Cociente entre los valores de $\text{ETR}_{\text{máx}}$ y ETR_{100} de los clones bajo estrés y $\text{ETR}_{\text{máx}}$ y ETR_{100} en condiciones control. En negrita se destacan el valor máximo y con subrayado el valor mínimo para cada cociente.

Clon	$\text{ETR}_{\text{máx}}$ inundación / $\text{ETR}_{\text{máx}}$ control	ETR_{100} inundación / ETR_{100} control
A129	1,16	<u>0,13</u>
CAR	0,77	0,87
GUA	0,91	0,84
HOV	0,88	0,55
NAN	0,70	3,22
ÑAC	1,77	0,99
PAY	1,02	0,39
PYT	0,61	10,69
R22	0,84	0,81
TRI	<u>0,61</u>	5,94

Al agrupar los clones según el efecto causado por la inundación en un análisis por conglomerados, se observó un cambio sustancial respecto de los demás estreses abióticos reportados en el capítulo anterior. Se observaron 2 grupos principales: los clones TRI, HOV, PAY, GUA, NAN y CAR conformaron un grupo. Por otro lado, se agruparon A129, R22, PYT y ÑAC, y fue R22 el más cercano a A129. Los clones más parecidos entre sí son HOV y TRI. El impacto de la inundación sería, en términos generales, similar para ambos (Figura 3.8). En el análisis de componentes principales (ACP), el biplot conformado por las CP1 y CP2 explicó el 63,1% de la variabilidad total. Los autovectores obtenidos en el ACP se informan en la [Tabla A.18](#). La proyección de casos sobre la CP1

evidenció un gradiente desde valores negativos de la CP hasta valores positivos. En un extremo se ubicaron los clones R22 y ÑAC, mientras que en el otro se observó a NAN y CAR. Los cambios en las variables relacionadas con el crecimiento y la generación de materia seca (H, DAC, MS_{tallo} y MS_{hojas}) fueron los que más contribuyeron a explicar la variabilidad en la CP1. Además, las variaciones en las mismas correlacionaron positivamente. Los cambios en gs y SPAD en valores positivos, y en MS_{raíces}, ETR y ks en valores negativos, fueron los que más explicaron la variabilidad en la CP2. En términos generales, las variables más asociadas con el crecimiento determinaron la variabilidad de la CP1, mientras que las variables fisiológicas tuvieron un peso mayor para explicar la variabilidad de la CP2 (Figura 3.9).

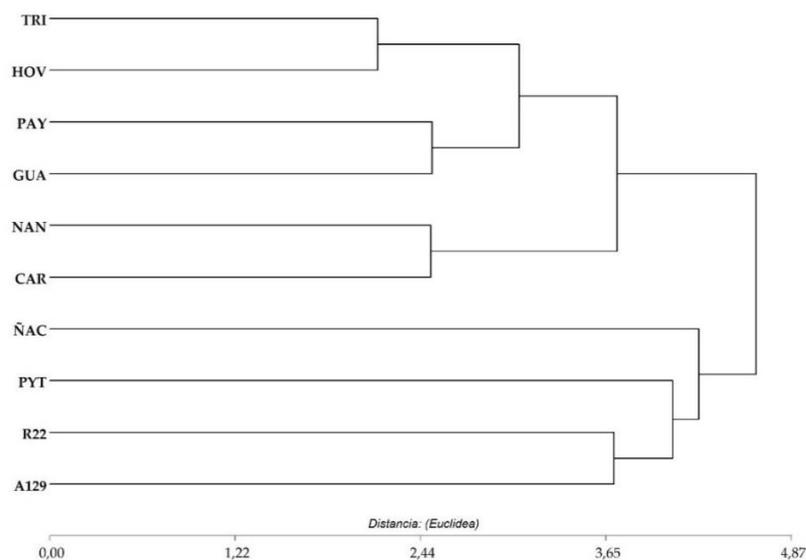


Figura 3.8. Análisis de conglomerados. Agrupamiento entre clones según impacto de la inundación en las variables H, DAC, MS_{hojas}, MS_{tallo}, MS_{raíces}, ks, SPAD, ETR y gs, como diferencia porcentual de cada variable respecto del control. *Correlación cofenética* = 0,68.

Los cambios en las variables fisiológicas fueron de mayor magnitud que las variables morfológicas. Sin embargo, los clones que mantuvieron las variables morfológicas similares al control son los que sufrieron menor

reducción de MS_{total} , mientras que los cambios fisiológicos no se correspondieron con menor o mayor estabilidad en la MS_{total} (Figura 3.10).

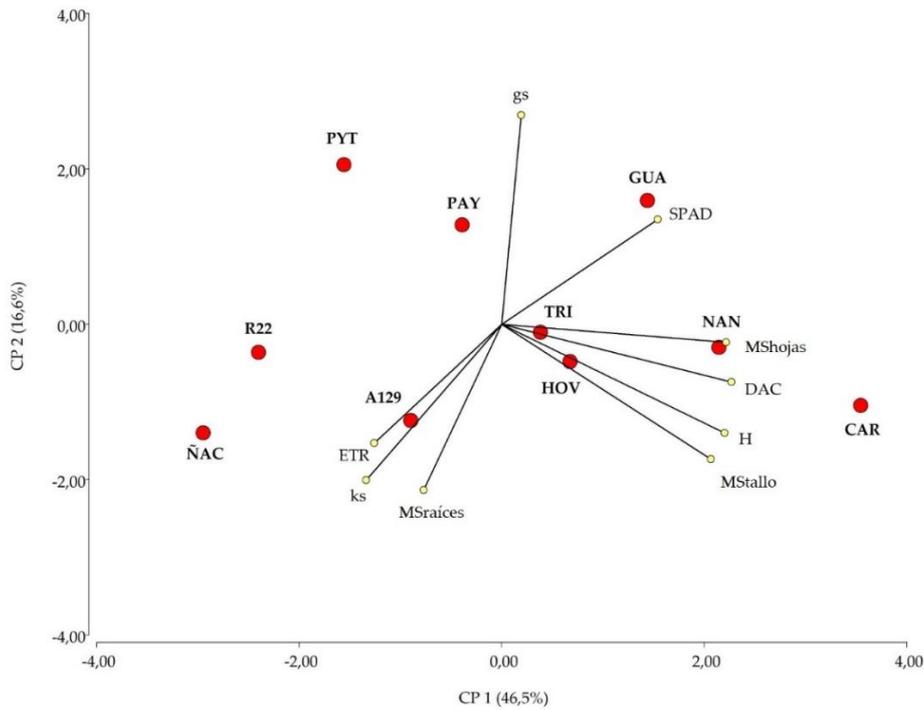


Figura 3.9. Análisis de componentes principales según impacto de la inundación en las variables H, DAC, MS_{hojas} , MS_{tallo} , MS_{raices} , ks, SPAD, ETR y gs, como diferencia porcentual de cada variable respecto del control.

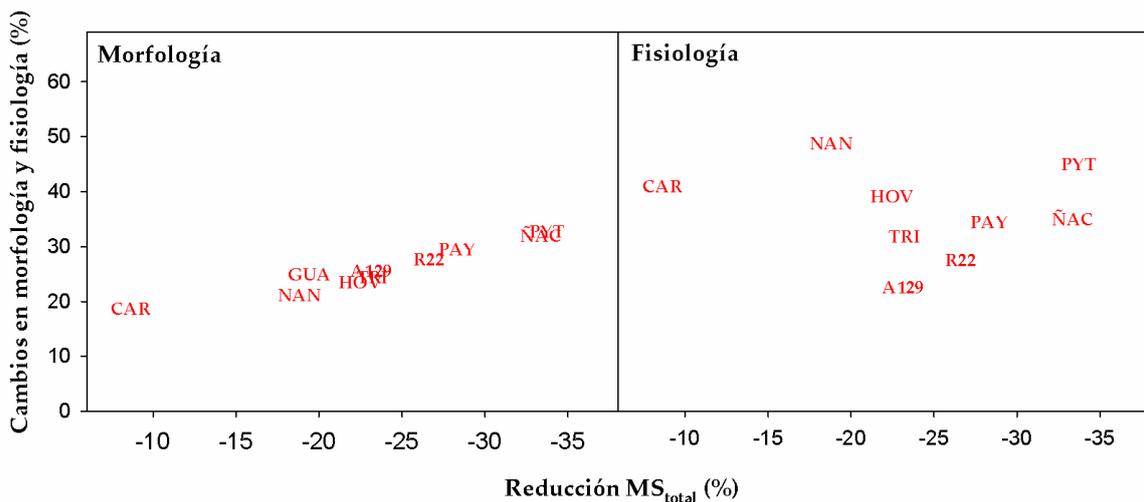


Figura 3.10. Relación entre el impacto de la inundación, expresado como el porcentaje de caída en la producción de materia seca ($Reducción MS_{total}$) de cada clon, y la variación en el promedio de las variables morfológicas y fisiológicas. Como variables morfológicas se consideraron altura, DAC, MS_{hojas} , MS_{raices} y MS_{tallo} ; como variables fisiológicas a kh, ks, K_{hoja} , SPAD, ETR y gs.

3.4 – DISCUSIÓN

Los efectos de la inundación en individuos de álamos han sido ampliamente estudiados. Una gran cantidad de estudios demostraron la posibilidad de encontrar variabilidad intraespecífica respecto de la tolerancia a este tipo de estrés abiótico (Gong *et al.*, 2007; Guo *et al.*, 2011; Luquez *et al.*, 2012; Rodríguez *et al.*, 2020). Sin embargo, en este ensayo no se han encontrado diferencias clonales en la mayoría de las variables morfológicas y fisiológicas analizadas individualmente, y es la MS_{total} la característica que más claramente permitió identificar un gradiente de susceptibilidades. Esto probablemente se relacione más con la intensidad del estrés que se alcanzó en el ensayo que con una posible respuesta homogénea entre los clones evaluados. En este sentido, hay antecedentes de estudios en los que se sometieron clones de *P. deltoides* a 35 días de inundación y se encontraron diferencias entre genotipos más marcadas (Luquez *et al.*, 2012; Rodríguez *et al.*, 2020). Por lo tanto, es necesario ahondar en las evaluaciones respecto de la tolerancia a la inundación de los clones evaluados.

Estudios anteriores verificaron que en las plantas sometidas a inundación suele haber una caída inicial de la conductancia estomática y una recuperación posterior, debido al desarrollo de mecanismos de aclimatación (Rodríguez y Luquez, 2016). En nuestro estudio, todos los clones desarrollaron lenticelas hipertrofiadas como respuesta a la inundación. Esto posiblemente determinó que el efecto del estrés sea similar entre clones. No obstante, se registraron diferencias clonales en la conductancia estomática: algunos clones recuperaron valores de g_s similares a sus controles luego de varios días bajo estrés, mientras que otros se mantuvieron por debajo (HOV, PYT, R22 y TRI). Por otro lado, se observó una caída generalizada en la capacidad de conducir agua de los tallos, expresadas tanto en los valores de k_h como en los de k_s . Esto puede deberse a procesos de embolismo que interrumpen el normal flujo de agua, o a cambios

en la morfología de los vasos producidos como respuesta a la situación de estrés (Doffo *et al.*, 2017; Tardif *et al.*, 2021).

El mayor contraste se observó en las posiciones relativas de los clones CAR y ÑAC en el análisis de componentes principales. El clon CAR tuvo un menor impacto en las variables relacionadas con el tallo (H, DAC y MS_{tallo}) en las plantas estresadas. La caída porcentual respecto de los controles fue mayor en el clon ÑAC. Teniendo en cuenta que la altura y el diámetro son variables relacionadas con una mayor tolerancia a condiciones de inundación, podría esperarse que los clones más altos y más gruesos sean los más tolerantes (Rodríguez *et al.*, 2020; 2021).

A partir de la tendencia observada luego de 35 días de inundación, CAR y ÑAC se proponen como clones contrastantes: el primero es un clon más tolerante a períodos cortos de inundación que el segundo. Esto se condice con lo reportado por Luquez *et al.* (2012) que verificó una caída mayor en el índice de volumen del tallo de ÑAC en condiciones de inundación. No obstante, cabe mencionar que Alvarez (2018) reportó a CAR como el clon con mayor mortalidad en un ensayo de inundación más prolongado (90 días). La combinación de CAR y ÑAC en un rodal mixto podría mitigar las pérdidas respecto de un rodal puro de ÑAC. Sin embargo, ante inundaciones cortas probablemente no se obtendrían mejores rendimientos que en un rodal puro de CAR. La combinación CAR-GUA, en cambio, significaría un aumento de la diversidad de los rodales, pero con una respuesta similar que un rodal puro ante situaciones de anegamiento. En vistas de un objetivo productivo, esta última es una mejor alternativa ya que se combinan clones con comportamientos similares, pero se obtendrían rodales más diversos que los monoclonales. Además, se puede identificar a NAN como el clon más parecido a CAR en términos del impacto de la inundación. Si bien es un genotipo con menor producción de tallo que CAR y GUA, es posible pensar en las

combinaciones CAR-NAN y GUA-NAN como otras alternativas de diversificación de los rodales.

Los clones HOV y TRI se identificaron como los más parecidos entre sí respecto de la respuesta general a las condiciones de inundación. En el tratamiento control son los clones con más raíces, pero al igual que los demás genotipos, sufrieron un importante daño en este compartimento luego de impuesto el estrés. Al respecto, cabe mencionar que el detenimiento del crecimiento y muerte radical es uno de los efectos más característicos de la inundación en las plantas (Visser y Voeselek, 2004; Gong *et al.*, 2007). Estos 2 clones se ubican en valores medios de producción de tallo y MS total. Al tratarse de un clon de *P. deltoides* y un híbrido *P. xcanadensis* la combinación de ambos en rodales mixtos resulta interesante. Si bien no son los clones más productivos en este estudio, su similitud en el efecto que provoca la inundación permite postular la mezcla como una alternativa de diversificación. Cabe destacar que los rendimientos observados en ensayos en macetas no son necesariamente extrapolables a plantas adultas que crecen a campo, pero este tipo de ensayos resultan una buena herramienta para describir la diversidad entre clones y complementar la información en el campo (Monclus *et al.*, 2005; Kawaletz *et al.*, 2014).

Se ha cumplido con el objetivo de evaluar la tolerancia a la inundación de los clones de álamos candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos. En este sentido, se ha verificado que en todos los clones la inundación redujo el tamaño final de los árboles. Sin embargo, se ha demostrado que dicho efecto varía según el genotipo, se identificó un amplio gradiente de susceptibilidad al estrés y se observó que las diferencias clonales son más marcadas en aspectos fisiológicos que morfológicos (Figura 3.10). Además, se ha identificado que la capacidad de crecimiento de los clones libres de estrés no tendría relación con la tolerancia a la inundación ya que hay clones con niveles similares de tolerancia (*e.g.* R22 y A129), que ocuparon posiciones opuestas en el ranking de

producción de MS_{total} , así como clones con crecimientos similares en la condición control pero que difieren en el impacto que la inundación les provocó (e.g. CAR y A129 o ÑAC y NAN) (Figura 3.3).

A partir de la variabilidad observada, es posible plantear la combinación de clones con niveles similares de tolerancia a la inundación y con diferente impacto en las variables fisiológicas. Sin embargo, el impacto en las variables morfológicas se relaciona directamente con la tolerancia a la inundación. Los cambios morfológicos y fisiológicos diferenciales pueden traer aparejadas diferencias en el uso de la luz, el agua y los nutrientes, en comparación con los sistemas monoclonales tradicionales.

3.4.1. Contraste de hipótesis

En función de los resultados reportados y los antecedentes recabados, se encontró evidencia a favor de la hipótesis “los clones poseen diferentes mecanismos de aclimatación a la inundación, por lo tanto, los crecimientos similares bajo estrés que se buscan al mezclar clones pueden lograrse con mecanismos diferenciales de tolerancia o evitación”.

CAPÍTULO 4

**Evaluación de la estabilidad clonal y plasticidad
fenotípica de los clones de álamo candidatos a ser
utilizados en rodales clonales mixtos**

4.1 – INTRODUCCIÓN

Los álamos en general, y las especies de la sección *Aigeiros* en particular, son de gran importancia económica y se emplean en sistemas silviculturales en muchas regiones del mundo (Dickmann y Kuzovkina, 2014). Se cultivan en ambientes muy diversos y hay una importante cantidad de clones disponibles en cada región. La amplia diversidad de genotipos de álamo difundidos, sumada a la heterogeneidad de ambientes en los que se cultivan, deriva en distintas interacciones genotipo-ambiente (Donohue, 2016).

Un concepto para analizar la respuesta de los genotipos o varietales, a lo largo de diferentes escalas espaciales o temporales, es el de la estabilidad (Bradshaw, 2006). Es utilizado mayormente como criterio para medir la invariabilidad espacial o temporal de una característica determinada (Reckling *et al.*, 2021) como, por ejemplo, el rendimiento o la producción de materia. Desde hace varias décadas es empleado en cultivos anuales, pero en los últimos años ha habido una creciente aplicación en otras áreas como la ecología o los sistemas forestales (Nicotra *et al.*, 2010; Alvarez *et al.*, 2020). Uno de los métodos más empleados para analizar la estabilidad es mediante el método propuesto por Finlay y Wilkinson (1963) y empleado en numerosos estudios agronómicos (Berzsenyi *et al.*, 2000; Tollenaar y Lee, 2002; Alwala *et al.*, 2010) y forestales (Yu y Pulkkinen, 2003; Nelson *et al.*, 2018; Alvarez *et al.*, 2020). Se trata de una regresión lineal entre la media de una variable y un índice ambiental, y se toma como indicador de la estabilidad la pendiente de dicha regresión.

Otra forma complementaria de analizar la respuesta de un genotipo a las variaciones en el ambiente es mediante el concepto de plasticidad fenotípica. Se la puede definir como la habilidad de un organismo de cambiar en respuesta a un estímulo desde el ambiente (West-Eberhard, 2008). Este concepto es aplicable tanto a nivel de planta entera, como a variables relacionadas con la fenología, morfología o fisiología (Nürnbergger, 2013). De hecho, la norma de

reacción empleada para evaluar la estabilidad es utilizada en numerosos estudios como un indicador de la plasticidad de variables fisiológicas como la conductancia estomática (Sadras *et al.*, 2012) o la concentración de clorofila (Avramov *et al.*, 2017). Por lo tanto, un genotipo puede ser estable en el rendimiento y muy plástico en algunos aspectos fisiológicos y morfológicos. De hecho, es probable que la capacidad para mantener los niveles de producción derive de ajustes en el funcionamiento que le permitan aclimatarse y responder a los cambios en las condiciones de crecimiento (Sadras *et al.*, 2009; Nicotra *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2022).

Desde hace varias décadas, se han desarrollado diferentes tipos de índices de plasticidad fenotípica que buscan estimar cuantitativamente dichos cambios en el fenotipo (Valladares *et al.*, 2006). Dos de los más utilizados son el Índice de Plasticidad Fenotípica (PIv) y el Índice de Plasticidad de Distancias Relativas Simplificado (RDPIs) (Valladares *et al.*, 2000; Gratani *et al.*, 2003; Valladares *et al.*, 2006; Alvarez *et al.*, 2020). El PIv tiene la característica de ser un índice que se calcula de forma muy simple, ya que compara valores máximo y mínimo entre ambientes. Además, refleja la norma de reacción entre ambos extremos del gradiente ambiental y no es sensible a las diferencias de varianza entre dos muestras (Godoy *et al.*, 2011). En cambio, el RDPI es un índice que calcula todas las distancias fenotípicas que es posible estimar para cada genotipo. De este modo, no solo se puede obtener un indicador de plasticidad, sino también una serie de repeticiones por clon que habilita la realización de un análisis de la varianza y test de comparación de medias (Valladares *et al.*, 2006). En resumen, con el PIv se logra expresar el contraste entre ambientes extremos, y permite observar la máxima tasa de cambio para un genotipo, y con el RDPIs se obtiene un indicador integral de la plasticidad total.

En relación con los álamos, existen trabajos sobre estabilidad y plasticidad tanto en condiciones controladas, como en plantaciones a campo (Yu y Pulkkinen, 2003; Koo *et al.*, 2007; Sixto *et al.*, 2014; Alvarez *et al.* 2020). La

plasticidad fenotípica puede ser abordada bajo dos conceptos principales: en sentido estricto y en un sentido más amplio. En primer lugar, cuando se emplea el enfoque de plasticidad en sentido estricto, es importante que los individuos expuestos a variaciones ambientales sean genéticamente idénticos (Chambel *et al.*, 2005). En este caso, los álamos poseen una ventaja respecto de otras especies ya que se pueden clonar fácilmente. En segundo lugar, se puede emplear un enfoque más laxo de la plasticidad en el cual se comparan individuos de una misma familia o especie (Valladares *et al.*, 2006). En el caso específico de los álamos que se cultivan en el Bajo Delta del Río Paraná, el trabajo de Alvarez *et al.* (2020) fue realizado con 4 clones comerciales, 3 de los cuales están incluidos en este trabajo. Los clones comerciales que fueron inscriptos para la región en los últimos años no fueron evaluados previamente.

La información recabada en capítulos anteriores permite observar la respuesta de los clones a un amplio gradiente de condiciones de crecimiento. Si se analiza la plasticidad por separado en cada uno de ellos, se vería solo una parte de la plasticidad total. En cambio, el análisis conjunto de los diferentes ambientes generados permite identificar patrones generales de respuesta a estos cambios ambientales, sin importar cuál fue el estrés que lo generó. Esto es importante ya que los árboles que crecen en plantaciones comerciales a campo son sometidos a diversos estreses que suceden de forma simultánea –o se alternan a lo largo del ciclo productivo– y que derivan en limitantes ambientales que generalmente desconocemos. Es por ello que en este capítulo se analiza la estabilidad en la producción de materia seca, especialmente del tallo, y la plasticidad fenotípica en variables morfo-fisiológicas que puedan explicar dicha estabilidad.

Objetivo: Evaluar la estabilidad en la producción de materia seca total y del tallo, y la plasticidad fenotípica en variables morfo-fisiológicas de los clones de álamo candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos, ante sequía, salinidad e inundación.

Hipótesis: Los clones más estables en generación de materia seca son los más plásticos en aspectos fisiológicos y morfológicos.

4.2 – MATERIALES Y MÉTODOS

Para este capítulo se utilizaron los datos obtenidos durante los ensayos correspondientes a los capítulos 1 (muestreo de verano), 2 y 3. Los respectivos ensayos controlados fueron considerados como diferentes ambientes de crecimiento. Se identificó como el ambiente 1 al ensayo de 2017 (capítulo 1); como ambiente 2 al control del ensayo 2018 (capítulo 2); como ambiente 3 a la condición de sequía del ensayo 2018 (capítulo 2); como ambiente 4 a la condición de salinidad del ensayo 2018 (capítulo 2); como ambiente 5 al control del ensayo 2019 (capítulo 3) y como ambiente 6 a la condición de inundación del ensayo 2019 (capítulo 3). Para que los datos de los distintos ambientes sean comparables, se llevaron los valores de materia seca total y de cada compartimento (MS_{total} , MS_{tallo} , MS_{hojas} y $MS_{raíces}$) a valores diarios ($g\ día^{-1}$), y se definió así el incremento en materia total (IMS_{total}), en materia seca del tallo (IMS_{tallo}), en materia seca de las hojas (IMS_{hojas}) y en materia de raíces ($IMS_{raíces}$). Para ello se dividió el valor de cada variable por los días de duración de cada ensayo (ambiente 1: 115 días; ambientes 2, 3 y 4: 151 días; ambientes 5 y 6: 98 días). Para obtener la duración del ensayo se tomó en cuenta el día de brotación promedio de todos los clones y la fecha de los muestreos destructivos (para el ambiente 1 se consideró solo el tiempo transcurrido hasta el muestreo de verano). Además, para cada ambiente se calcularon los siguientes índices que relacionan parámetros morfológicos de las plantas:

- Relación tallo-raíz (RTR) = $MS_{tallo} (g) / MS_{raíces} (g)$
- Índice de esbeltez (IE) = altura (cm) / DAC (mm)
(Benbrahim *et al.*, 2000).
- Índice de calidad de Dickson (ICD) = $MS_{total} (g) / (IE + RTR)$
(Dickson *et al.*, 1960; Pimentel *et al.*, 2021).

4.2.1. Estabilidad productiva entre ambientes

Para evaluar la estabilidad de los clones entre los 6 ambientes generados por los ensayos controlados, se empleó el análisis de regresión conjunta propuesto por Finlay y Wilkinson (1963). Este método consiste en un análisis de regresión lineal entre la variable de interés (*e. g.* materia seca total) y un índice ambiental generado por las diferentes condiciones de crecimiento. El índice ambiental se define como el promedio de la variable de interés en cada condición de crecimiento. En nuestro caso, este índice toma 6 valores a partir de la media de los 10 clones en los 6 ambientes evaluados. El coeficiente de regresión de cada genotipo (bi) se determinó de acuerdo al modelo lineal:

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

donde y_i es el valor de la variable de interés de un clon en el ambiente i ; a es la ordenada al origen del clon; x_i es la media general de la variable de interés en ese ambiente i ; y e es el error. Los clones con $b_i = 1$ serán considerados como clones estables cuyo crecimiento sigue la tendencia de variación ambiental. Los clones con $b_i > 1$ se identificarán como genotipos inestables pero mejor adaptados a condiciones ambientales favorables. Por último, aquellos genotipos con $b_i < 1$, se considerarán como clones altamente estables, con baja respuesta a los cambios en las condiciones ambientales (Nelson *et al.*, 2018). Este método se empleó para las variables IMS_{total} ($g\ día^{-1}$) e IMS_{tallo} ($g\ día^{-1}$). El clon CAR fue excluido del análisis de regresión lineal para la variable IMS_{total} debido a que la misma no fue significativa ($p > 0,05$) ([Tabla A.19](#)).

Además, se realizó un análisis combinado del coeficiente de la regresión (b_i) y la media de las variables IMS_{total} e IMS_{tallo} . Se obtuvo como resultado 2 gráficos con b_i en el eje de las ordenadas y los datos de IMS_{total} e IMS_{tallo} en el eje de las abscisas. Este análisis permite clasificar los clones entre aquellos con alta

o baja estabilidad y alta o baja producción de materia seca de forma simultánea (Figura 4.1).

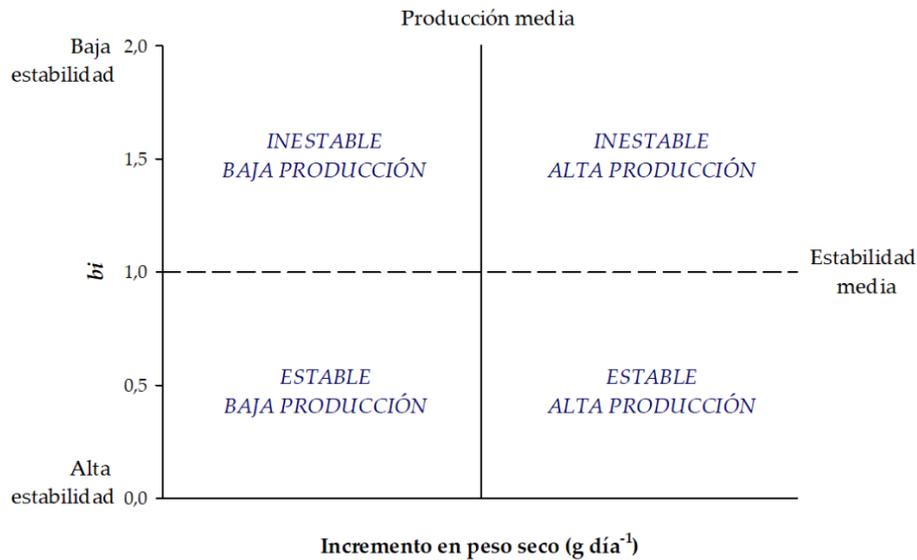


Figura 4.1. Esquema de interpretación general de un análisis combinado entre bi y el incremento en peso seco (g día^{-1}). Adaptado de Alvarez (2018).

4.2.2. Plasticidad fenotípica

La plasticidad fenotípica fue estimada para los 10 clones a partir de 2 índices: el índice de plasticidad de distancias relativas simplificado (RDPIs) y el índice de plasticidad fenotípica (PIv) (Valladares *et al.*, 2000, 2006; Alvarez *et al.*, 2020). Se incluyeron los 6 ambientes generados a partir de los ensayos controlados de los capítulos 1, 2 y 3. Se estimaron los índices de plasticidad para las siguientes variables: área foliar total (AF, cm^2), área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), conductividad hidráulica del tallo (k_h , $\text{g cm s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), conductividad hidráulica específica (k_s , $\text{g cm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), conductancia hidráulica de la hoja (K_{hoja} , $\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), conductancia estomática máxima ($g_{S_{\text{máx}}}$, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), tasa de transporte de electrones a $\text{PAR} > 1500 \mu\text{mol}$ ($\text{ETR}_{\text{máx}}$), relación tallo-raíz (RTR), índice de esbeltez (IE), índice de calidad de Dickson (ICD) y concentración de clorofila (SPAD).

El RDPIs tiene un rango de variación entre 0 y 1, y se estima a partir de las distancias fenotípicas entre valores medios de la variable de interés en cada ambiente. Los genotipos con RDPI = 0 tienen nula plasticidad entre ambientes para la variable considerada, mientras que aquellos con RDPI = 1 poseen máxima plasticidad para dicha variable ante cambios en el ambiente. La estimación se realizó según la siguiente fórmula:

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

donde \bar{y}_i es la media de la variable de interés en el ambiente i (6 ambientes), i' es un ambiente distinto de i y n representa el número total de distancias que es posible estimar para cada clon. En nuestro caso, para cada clon y variable $n=15$, que surge de todas las combinaciones posibles entre los 6 ambientes.

El PIV considera las condiciones extremas en el rango de variación ambiental. La estimación se realizó según:

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

donde $\bar{y} \text{ máxima}$ e $\bar{y} \text{ mínima}$ representan la media de la variable y en los ambientes que tuvieron el valor máximo y mínimo respectivamente (Valladares *et al.*, 2000). Cabe mencionar que, para cada clon, puede haber diferencias en el ambiente en el que se obtuvieron los valores máximos y mínimos de cada variable.

4.2.3. Análisis estadísticos

Los datos de materia seca diaria se analizaron mediante análisis de la varianza (ANOVA factorial), y se consideraron como factores de clasificación a los clones y los ambientes generados por los ensayos controlados. Los datos de RDPIs se analizaron mediante ANOVA, y se consideró como factor de

clasificación a los clones. En el caso de encontrarse diferencias significativas ($p \leq 0,05$), las medias se contrastaron con el test de comparación de medias Tukey. Además, se realizó un análisis de correlación (coeficiente de Pearson, r) entre los índices PIV y RDPIs para cada una de las variables analizadas. Para ello fueron empleados los datos de PIV y RDPIs correspondientes a los 10 clones. Por otra parte, se realizó un análisis de correlación entre el factor bi de las variables IMS_{total} e IMS_{tallo} , y la media del índice de plasticidad fenotípica RDPIs para las variables fisiológicas y morfológicas. Para obtener un valor promedio de RDPIs en cada una de estas categorías, se promediaron los valores de RDPIs de las variables kh , ks , K_{hoja} , $gS_{máx}$, $ETR_{máx}$ y SPAD por un lado (fisiológicas), y de las variables AF, AFE, RTR, IE e ICD por el otro (morfológicas).

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP, distancia Euclídea) a partir de una matriz $n \times m$, donde n fueron los 10 clones evaluados y m : 1)- los datos de bi correspondientes a IMS_{tallo} ; y 2)- los datos de RDPIs de las variables AF, ks , $ETR_{máx}$, RTR, IE, ICD y SPAD. Debido a que se observó una alta correlación entre PIV y RDPIs, el ACP se realizó solo con uno de ellos. Fue seleccionado el RDPIs por expresar la plasticidad fenotípica de forma integral, y se incluyeron todos los ambientes en el cálculo. Fueron incluidas en el ACP aquellas variables en las que se observaron diferencias significativas entre clones ($p \leq 0,05$) en RDPIs (ks , $ETR_{máx}$, IE, ICD y SPAD); y que se destacan por caracterizar atributos de relevancia como el área foliar (AF) y la partición de la materia seca (RTR).

4.3 – RESULTADOS

Al analizar los datos de IMS_{total} y de cada compartimento de la materia seca (IMS_{tallos} , IMS_{hojas} y $IMS_{raíces}$), se observaron diferencias significativas ($p \leq 0,05$) tanto entre clones como entre ambientes. La asignación de materia seca diaria ($g\ día^{-1}$) fue afectada por los ambientes estresantes (3, 4 y 6) en relación a sus respectivos controles (2, 2 y 5, respectivamente) (Figura 4.2). Se observó que las plantas sometidas a condiciones de inundación (ambiente 6) fueron las de menor IMS_{total} en 9 de los 10 clones, con un rango entre $0,33\ g\ día^{-1}$ (R22) y $0,51\ g\ día^{-1}$ (A129). Por fuera de ese rango, el clon CAR tuvo una producción de IMS_{total} de $0,60\ g\ día^{-1}$ en este ambiente, y se observó su menor valor de IMS_{total} en el ambiente 3 (sequía) con $0,55\ g\ día^{-1}$ (Figura 4.2).

En términos generales, el ambiente 2 fue el más favorable para el crecimiento y desarrollo de las plantas, donde se observaron los mayores valores de IMS_{tallos} en los 10 clones. En este ambiente, la generación de materia seca del tallo varió entre $0,31\ g\ día^{-1}$ (PYT) y $0,58\ g\ día^{-1}$ (A129) y 7 de los 10 clones tuvieron el mayor valor de IMS_{total} . Los clones ÑAC y PYT tuvieron IMS_{total} máximo en el ambiente 1, con $0,70$ y $0,65\ g\ día^{-1}$, respectivamente. Esto se debió a una mayor producción de raíces en el ambiente 1, ante similar desarrollo de la MS aérea en los ambientes 1 y 2. Por su parte, el clon R22 tuvo un IMS_{total} de $0,66\ g\ día^{-1}$ en ambos ambientes, pero con una clara diferencia entre compartimentos: en el ambiente 1 generó más raíces, mientras que en el ambiente 2 desarrolló más hojas y tallo (Figura 4.2). Estas diferencias en los patrones de asignación de la materia seca también se observaron entre clones: 6 de los 10 clones (CAR, GUA, HOV, PAY, PYT y R22) asignaron mayor cantidad de materia seca diaria a raíces en el ambiente 3 (sequía), en comparación con el ambiente 2 (control) y fueron los únicos clones que respondieron a la sequía con un incremento en la producción radical. Sin embargo, en los 10 clones se observó el máximo valor de $IMS_{raíces}$ en el ambiente 1. En el ambiente 4

(salinidad), también se observaron diferencias entre clones en el desarrollo de raíces: los clones A129 y TRI fueron los únicos que tuvieron una cantidad de raíces diaria igual o mayor al ambiente 2 (control). En cambio, en condiciones de inundación (ambiente 6), el daño fue generalizado y no se identificaron clones con un desarrollo radical comparable a la condición control (Figura 4.2).

La MS aérea también fue variable ante los cambios en las condiciones de crecimiento. Los valores más altos de IMS_{hojas} se observaron en el ambiente 5, con un rango de variación entre $0,21 \text{ g día}^{-1}$ (R22) y $0,32 \text{ g día}^{-1}$ (A129). Por su parte, la condición en la que menor cantidad de peso seco de hojas por día se generó fue la sequía (ambiente 3). El clon que menos produjo en este ambiente fue el TRI ($0,13 \text{ g día}^{-1}$), mientras que los clones HOV y GUA fueron los que tuvieron mayor desarrollo foliar con $0,20 \text{ g día}^{-1}$ cada uno. Cabe destacar que GUA produjo la misma cantidad de hojas en este ambiente que en el ambiente 1, en el que no estuvo sometido a condiciones de estrés. Además, el clon R22 tuvo el mismo IMS_{hojas} en 4 de los 6 ambientes evaluados (Figura 4.2).

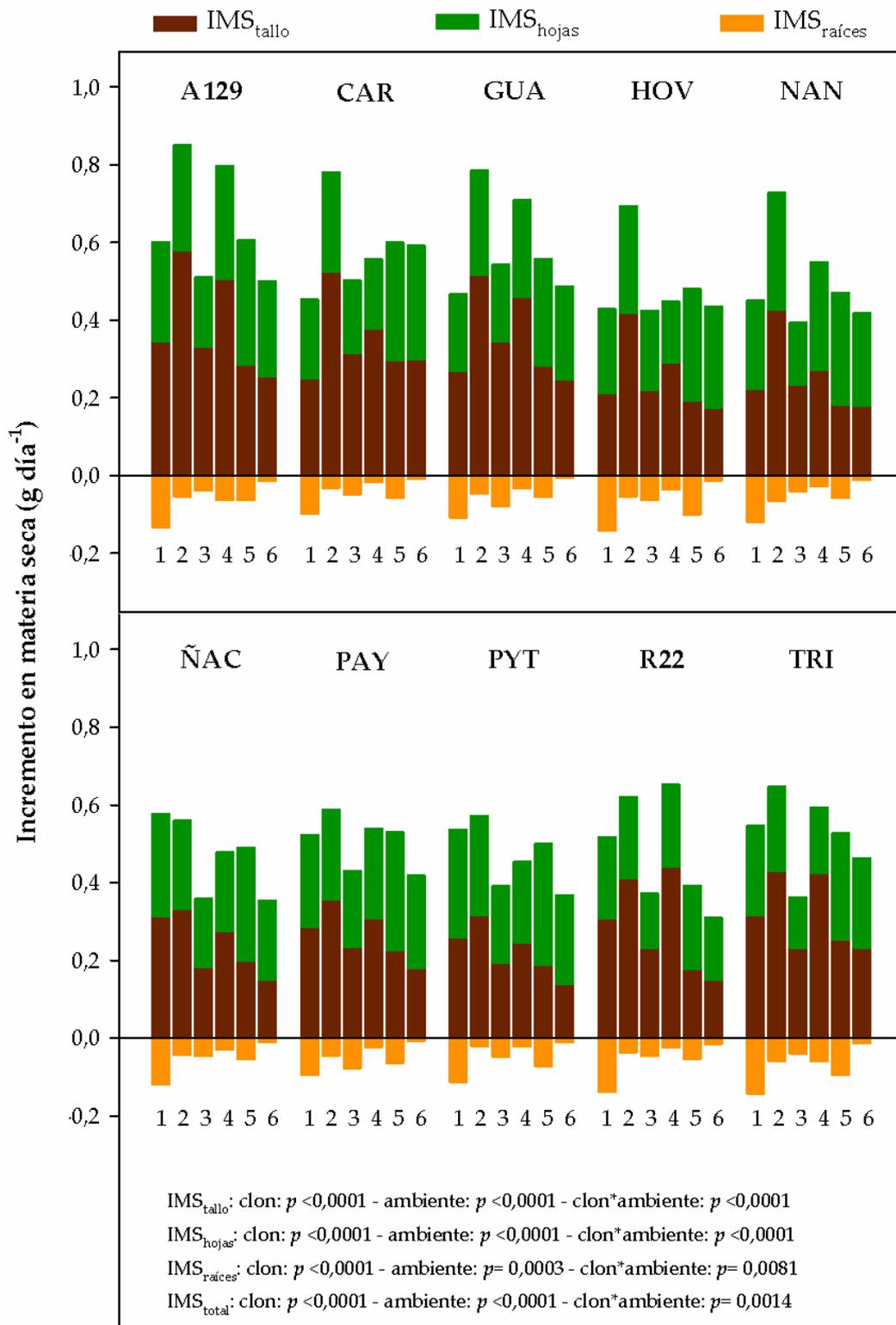


Figura 4.2. Incremento en la materia seca total (IMS_{total}, g día⁻¹) y de cada compartimento (IMS_{tallo}, IMS_{hojas} e IMS_{raíces} en g día⁻¹) para los 10 clones evaluados. Los números bajo las barras representan los 6 ambientes generados por los ensayos controlados. Se informa el valor p para los factores clon, ambiente y la interacción clon*ambiente. Se consideran diferencias significativas si $p \leq 0,05$.

Al analizar la estabilidad, a través de la pendiente de regresión (bi), de las variables IMS_{total} e IMS_{tallo} , se observó una gran variabilidad entre clones. Se destaca que el clon A129 es el que posee el mayor valor de bi para ambas variables, con pendientes por encima de 1. Los clones NAN, R22 y TRI también tuvieron una $bi > 1$ para la producción de materia seca diaria. En el otro extremo, se identificaron a los clones GUA, HOV, PAY y PYT con pendientes debajo de 1. El único genotipo con $bi = 1$ fue ÑAC (Figura 4.3 y [Tabla A.19](#)). Respecto de los valores de bi para la variable IMS_{tallo} , se identificaron 3 clones con $bi > 1$ (A129, GUA y R22), 4 con bi cercana a 1 (CAR, HOV, NAN y TRI) y 3 con $bi < 1$ (ÑAC, PAY y PYT) (Figura 4.4 y [Tabla A.19](#)).

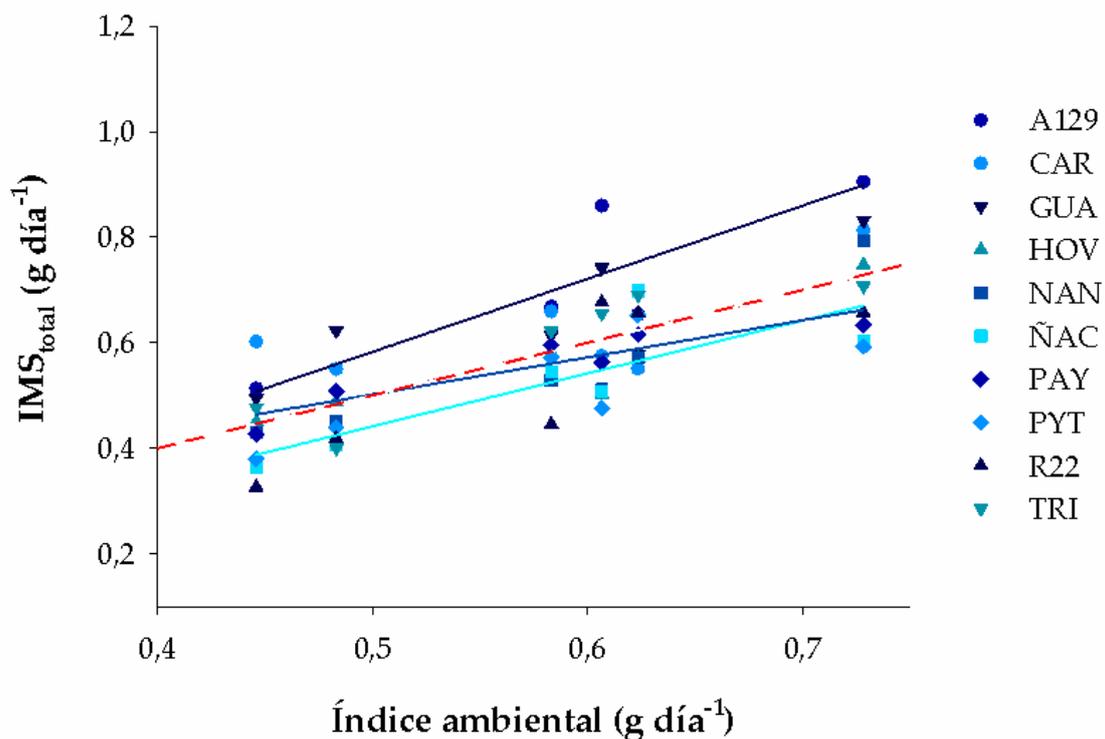


Figura 4.3. Relación entre el IMS_{total} ($g\ día^{-1}$) y el índice ambiental ($g\ día^{-1}$). Se señalan como ejemplos regresiones: con $bi > 1$ (A129), $bi < 1$ (PAY) y $bi = 1$ (ÑAC). La línea roja representa la relación 1:1 entre el IPS_{total} y el índice ambiental. Los datos de p y R^2 correspondientes a cada regresión pueden verse en la [Tabla A.19](#).

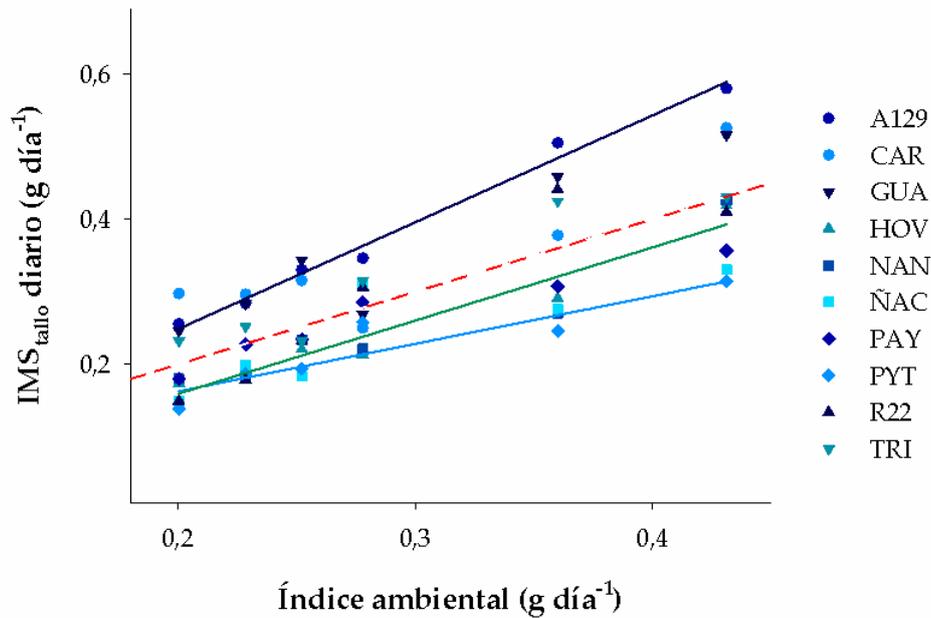


Figura 4.4. Relación entre el IMS_{tallo} (g día^{-1}) y el índice ambiental (g día^{-1}). Se señalan como ejemplo 3 relaciones: con $bi > 1$ (A129), $bi < 1$ (PYT) y $bi = 1$ (HOV). La línea roja representa la relación 1:1 entre el IMS_{total} y el índice ambiental. Los datos de p y R^2 correspondientes a cada regresión pueden verse en la [Tabla A.19](#).

Respecto del índice de plasticidad de distancias relativas simplificado (RDPIs), no se observaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre clones en la mayoría de las variables morfológicas. Sin embargo, se observaron diferencias ($p \leq 0,05$) en 2 de los índices que relacionan los compartimentos de la materia seca, como el IE y el ICD. Los clones TRI y PYT fueron los que tuvieron menor y mayor plasticidad respectivamente en la variable IE. Por otro lado, el clon CAR fue el menos plástico al analizar los valores del ICD con un RDPIs de 0,09, mientras que el clon R22 tuvo un RDPIs de 0,21 ([Tabla A.20](#)). Al analizar la plasticidad de las variables fisiológicas, se observó que aquellas relacionadas con el uso del agua (kh , ks , K_{hoja} y $g_{\text{smáx}}$) fueron más plásticas que las variables relacionadas con el uso de la luz ($ETR_{\text{máx}}$ y SPAD). Se encontraron diferencias significativas entre clones en el RDPIs de ks . El clon menos plástico en relación a esta variable fue ÑAC y el que tuvo el mayor valor de RDPIs fue NAN ([Tabla A.20](#)). Respecto de las variables $ETR_{\text{máx}}$ y SPAD, en ambos casos se observaron

diferencias significativas entre clones en los índices de plasticidad. El clon menos plástico con relación a $ETR_{\text{máx}}$ fue A129, y el máximo valor de RDPIs para esta variable se observó en PAY. Por otro lado, SPAD fue una variable poco plástica con RDPIs debajo de 0,10 en todos los casos. No obstante, se observó variabilidad entre clones: la plasticidad tuvo un rango entre 0,03 (GUA) y 0,09 (NAN) de RDPIs para esta variable ([Tabla A.20](#)).

Respecto del índice PIV, se observó una gran variabilidad entre clones en la plasticidad tanto de las variables morfológicas como las fisiológicas. El clon R22 tuvo los máximos valores de PIV para las variables AF e ICD. Para este clon, la diferencia entre los ambientes más y menos favorables fue de 57% para el AF y 62% para el ICD. El clon con menor PIV para la variable ICD fue CAR, mientras que PAY fue el genotipo con menor valor de PIV en relación al área foliar. Por otro lado, se observó mayor plasticidad en RTR -con un rango entre 47% (GUA) y 63% (TRI)- que en el IE. Todos los clones tuvieron un PIV menor al 30% en este último índice, y fue PYT el de mayor plasticidad y TRI el de menor valor ([Tabla A.21](#)). En relación a las variables fisiológicas se observó variabilidad, tanto entre clones, como entre las características relacionadas con el uso del agua o la luz. Respecto del primer grupo, se observó que kh y ks tuvieron valores elevados de PIV. R22 fue el genotipo con el máximo PIV para kh, con una diferencia del 92% entre los ambientes más y menos favorables. El mínimo PIV para esta variable correspondió al clon A129 con un valor de 76%. Respecto de ks, se identificó a NAN como el clon más plástico, con un índice igual al 90%. Por otro lado, las 2 variables relacionadas con el uso de la luz fueron distintas entre sí y entre clones. La plasticidad de la variable $ETR_{\text{máx}}$ tuvo un amplio rango, con valores de PIV entre 25% (A129) y 61% (NAN). En cambio, la variabilidad clonal en relación a la plasticidad para SPAD fue menor: el mínimo PIV fue del 15% (GUA) y el máximo de 32% (NAN). Cabe destacar que, en ambos casos, NAN fue el clon con mayor diferencia entre extremos ambientales ([Tabla A.21](#)).

Se determinó una alta correlación entre Piv y RDPIs para cada una de las variables analizadas (Tabla 4.1). Es decir, la plasticidad fenotípica total o integral (RDPIs), observada a lo largo de un gradiente ambiental, se relacionó positivamente con la máxima tasa de cambio observada entre los ambientes extremos para cada caso (Piv).

Tabla 4.1. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre los índices de plasticidad fenotípica Piv y RDPIs para cada una de las variables analizadas. * $p \leq 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Variable	r
AF	0,93***
AFE	0,93***
RTR	0,97***
IE	0,98***
ICD	0,93***
kh	0,95***
ks	0,93***
K _{hoja}	0,89***
g ^S _{máx}	0,97***
ETR _{máx}	0,94***
SPAD	0,98***

A partir de un análisis conjunto de la estabilidad del IMS_{tallo} por un lado, y de la plasticidad (RDPI) de variables que incluyen aspectos fisiológicos y de partición de la materia seca por el otro, se realizó un ACP en el que se determinó la relación entre la estabilidad en la producción, la respuesta funcional ante los cambios ambientales y la posición relativa de los clones (Figura 4.5). El plano conformado por las componentes principales CP1 y CP2 explicó el 66,8% de la variabilidad total, identificándose diferencias clonales en las proyecciones de los casos en ambas componentes. Los autovectores obtenidos en el ACP se informan en la [Tabla A.22](#). Respecto de la CP1, se

observó un claro contraste entre los clones PYT, PAY, CAR y NAN (ubicados en valores positivos de la CP1) y los clones A129 y R22 (ubicados en valores negativos de la CP1). Hacia la izquierda del gráfico se ubicaron los clones con mayores pendientes bi , mientras que hacia la derecha se observaron los más estables en la producción del tallo. En relación a la CP2, los extremos fueron ocupados por los clones NAN y R22 (valores positivos) y GUA, ÑAC y PAY (valores negativos). Los demás clones se ubicaron en valores más cercanos al centro en relación a ambas componentes (Figura 4.5). Además, se observó una relación positiva entre valores elevados de bi del IMS_{tallo} y la plasticidad en el compartimento foliar expresado en los cambios en AF. En el mismo sentido, la baja capacidad de sostener la producción de MS_{tallo} , se relacionó positivamente con los cambios en la asignación de la MS entre compartimentos. Esto puede observarse en la plasticidad de los cocientes RTR e ICD (Figura 4.5).

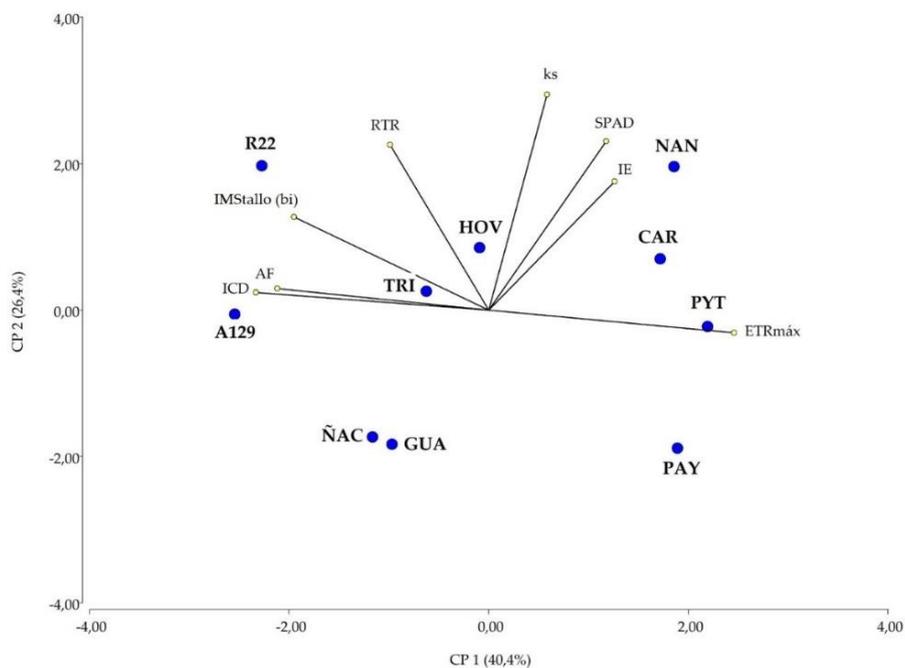


Figura 4.5. Análisis de componentes principales a partir de los datos de la pendiente de la regresión (bi) del IMS_{tallo} y el índice RDPI para las variables AF, ks , $gS_{\text{máx}}$, $ETR_{\text{máx}}$, RTR, IE, ICD y SPAD. Hacia la izquierda se ubican los clones menos estables en IMS_{tallo} ($bi > 1$) y hacia la derecha aquellos con mayor estabilidad ($bi < 1$).

En relación a las variables fisiológicas, se identificó una relación negativa entre los valores de bi en el IMS_{tallo} y la plasticidad en $ETR_{\text{máx}}$. Además, la pendiente bi tuvo baja o nula relación con la plasticidad de las variables k_s y SPAD (Figura 4.5). Teniendo en cuenta que mayor bi determina menor estabilidad, se identificó como patrón general que el sostenimiento de la producción del tallo entre ambientes depende del mantenimiento del área foliar y la variabilidad en la tasa fotosintética ($ETR_{\text{máx}}$).

Una forma de analizar la estabilidad y adaptabilidad a los cambios en las condiciones de crecimiento de forma conjunta es mediante la relación entre bi y la producción de materia seca total o de alguno de los compartimentos. Al analizar de este modo la pendiente de la regresión y el IMS_{total} (Figura 4.6), se identificó al clon A129 como el más variable ante los cambios ambientales y que tiene una producción de materia seca por encima de la media general. Se ubicó en el cuadrante superior derecho, y es considerado como un genotipo “inestable de alta producción”. Sin embargo, cabe destacar que A129 tiene altos niveles de producción de materia seca, incluso en los ambientes más estresantes. Esto es importante al evaluar su calificación de inestable, ya que su aclimatación se da en un rango de producción superior al de otros genotipos, ubicado siempre entre los puestos más altos del ranking de IMS_{total} . Por otro lado, R22 fue otro de los genotipos con una pendiente mayor a 1, pero con un valor de IMS_{total} por debajo de la media general. Esto determina que se lo considere como un clon inestable, de baja producción de materia seca total, al igual que el clon NAN. Los clones ÑAC, HOV y GUA se ubicaron cerca del centro del gráfico: son clones cuya producción de materia seca acompaña el gradiente ambiental, con valores de bi cercanos a 1. ÑAC se ubicó hacia la izquierda, HOV más cercano al centro y GUA hacia la derecha de la media de IMS_{total} , siendo el más productivo de los 3. Dentro de los clones más estables, ubicados en la parte inferior del gráfico, se identificó a PYT y PAY. Ambos se ubicaron en el cuadrante inferior izquierdo, clasificados como clones de baja producción (Figura 4.6).

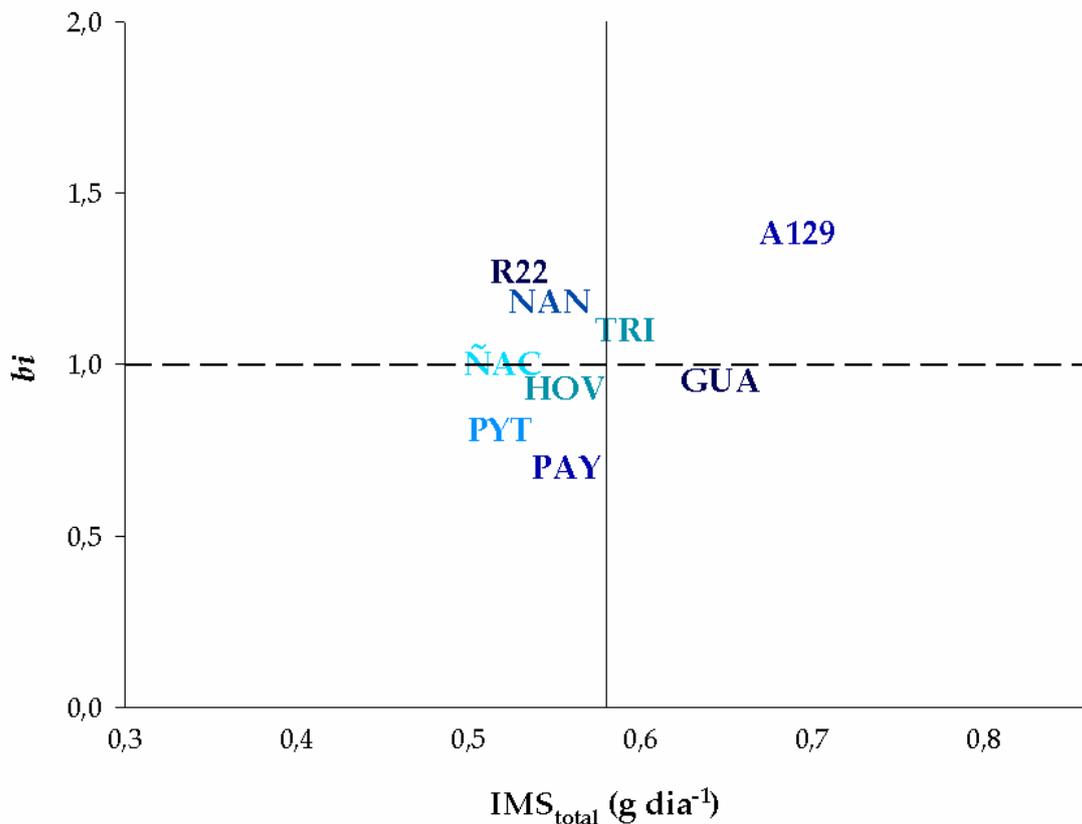


Figura 4.6. Relación entre el IMS_{total} (g día⁻¹) y la pendiente de la regresión (bi) de 9 de los 10 clones (CAR excluido por regresión no significativa: $p > 0,05$). La línea vertical representa la media general de materia seca diaria (g día⁻¹) de todos los clones en todos los ambientes. La línea punteada horizontal corresponde a la pendiente media de las regresiones ($bi = 1$).

Debido a que se identificaron diferencias en los patrones de asignación de la materia seca, también se realizaron los análisis con solamente el IMS_{tallo} (Figura 4.7). Además, los parámetros de ajuste de las regresiones lineales fueron mejores (menor p y mayor R^2) que los reportados para el IMS_{total} . Esto permitió discernir mejor entre los clones más y menos productivos, con relación al principal compartimento de interés. Los clones A129 y GUA se ubicaron en el cuadrante superior derecho, con valores de bi mayores a 1 y una producción de tallo claramente por encima de la media general. En el otro extremo se identificaron los clones ÑAC, PAY y PYT, ubicados en el cuadrante inferior izquierdo. Estos clones son los más estables, pero en valores de producción de

tallo inferiores a la media general. Por otro lado, los clones HOV, NAN, TRI y CAR, se identificaron como clones con una estabilidad media ($bi \cong 1$), pero con diferencias en el IMS_{tallo} . Los 2 primeros tuvieron un IMS_{tallo} menor a la media general, mientras que TRI y CAR se ubicaron hacia la derecha de ésta. Por último, se identificó al clon R22 como uno de los genotipos inestables ($bi > 1$) pero, a diferencia de los observado en IMS_{total} , con una producción similar a la media general (Figura 4.7).

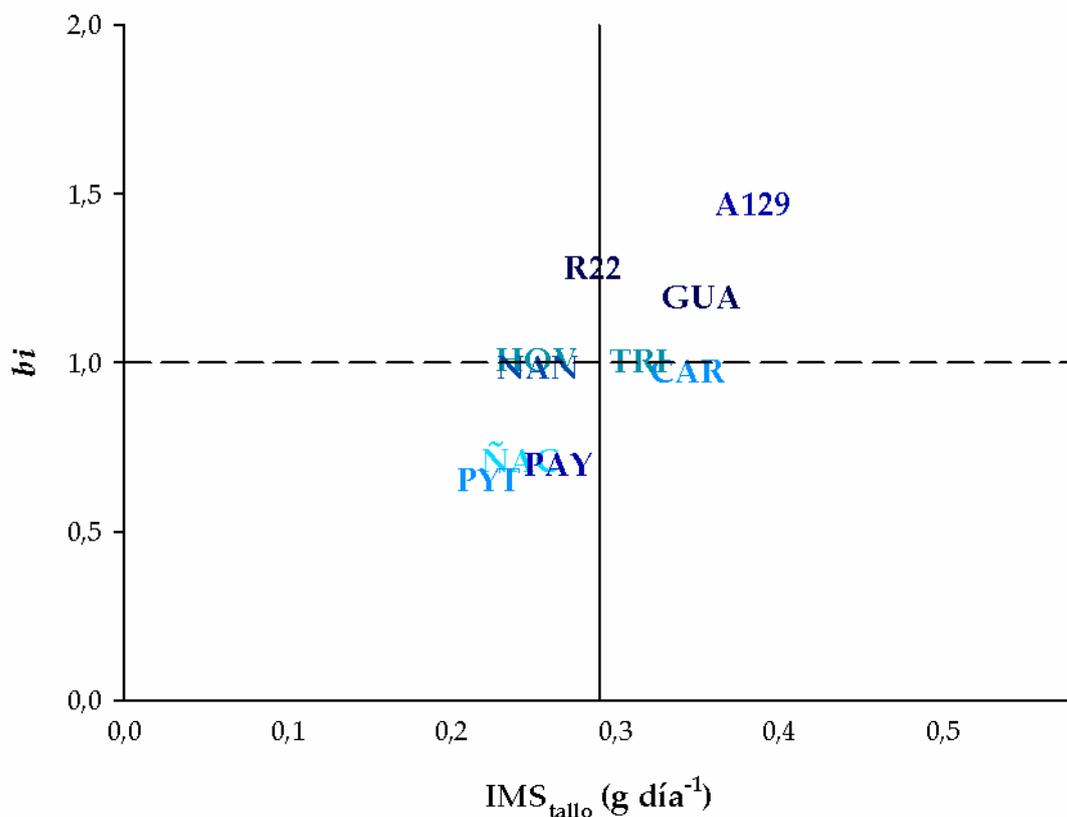


Figura 4.7. Relación entre el IPS_{tallo} (g día⁻¹) y la pendiente de la regresión (bi) de los 10 clones. La línea vertical representa la media general de IPS_{tallo} (g día⁻¹) de todos los clones en todos los ambientes. La línea punteada horizontal corresponde a la pendiente media de las regresiones ($bi = 1$).

Por último, para ahondar en la exploración de la hipótesis que se ponen a prueba en este capítulo, se evaluó la correlación entre los indicadores de estabilidad y de plasticidad fenotípica. Se observó una correlación positiva y

significativa entre el coeficiente bi del IMS_{total} y la media de RDPIs para las variables morfológicas. No se identificó una correlación significativa entre los demás datos de bi y la plasticidad de variables fisiológicas y morfológicas (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre el bi de las variables IMS_{total} e IMS_{tallo} , y la media del índice de plasticidad fenotípica RDPIs para las variables fisiológicas y morfológicas. Se promediaron los valores de RDPIs de las variables kh , ks , K_{hoja} , $g_{smáx}$, $ETR_{máx}$ y $SPAD$ por un lado (fisiológicas), y de las variables AF , AFE , RTR , IE e ICD por el otro (morfológicas).

Indicador de estabilidad	Promedio de plasticidad	r	p-valor
bi IMS_{total}	media RDPIs (fisiológicas)	-0,08	0,83
bi IMS_{total}	media RDPIs (morfológicas)	0,76	0,01
bi IMS_{tallo}	media RDPIs (fisiológicas)	-0,04	0,92
bi IMS_{tallo}	media RDPIs (morfológicas)	0,62	0,06

4.4 – DISCUSIÓN

La estabilidad en la producción de materia seca expresa la capacidad de un genotipo de sostener su crecimiento, aunque haya variaciones en las condiciones ambientales. Este aspecto es relevante para la generación de genotipos adaptados a diversos ambientes y el desarrollo de sistemas productivos sostenibles en el tiempo (Reckling *et al.*, 2021). El sostenimiento de la producción de materia seca puede estar asociado a la plasticidad en variables morfológicas y fisiológicas que les permiten a las plantas ajustar su funcionamiento (Nicotra *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2022). Además, es probable que las variables en las que se observan diferencias en la plasticidad sean las que expliquen las diferencias en la estabilidad (Alvarez *et al.*, 2020). Cabe mencionar que son escasos los trabajos que relacionan la plasticidad en variables fisiológicas con la estabilidad en crecimiento, mientras que hay gran cantidad de reportes respecto de las relaciones entre índices de plasticidad para diferentes caracteres morfo-fisiológicos (Gratani *et al.*, 2003; Hajek *et al.*, 2013; Catoni *et al.*, 2015; Elferjani *et al.*, 2016). Es por ello que resulta relevante el análisis conjunto de la estabilidad en la producción y la plasticidad en aspectos que expresen el funcionamiento.

La estabilidad en IMS_{tallo} no tuvo relación con la plasticidad en variables como ks o $SPAD$. Esto es factible ya que la plasticidad en una variable en particular puede ser neutral respecto del crecimiento (Cai *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2022). Por otro lado, se ha observado que la estabilidad en IMS_{tallo} se asocia con una elevada plasticidad en $ETR_{\text{máx}}$. En este sentido, Lin *et al.* (2022) observaron en *P. alba* que la capacidad de las plantas de adecuar su sistema fotosintético a condiciones de crecimiento fluctuantes tiene grandes implicancias en la aclimatación. Algo similar fue observado por Lüttge *et al.* (2011): pequeños cambios en $ETR_{\text{máx}}$ representaron importantes diferencias en el crecimiento de *Pinus sylvestris*. Sin embargo, Elferjani *et al.* (2016) no encontraron relación entre

la plasticidad en la capacidad fotosintética y el crecimiento de clones de *Populus* spp. Por otra parte, la estabilidad en IMS_{tallo} se relacionó con la baja plasticidad en el AF y los cocientes ICD y RTR. Es decir, para mantener la capacidad de producción de tallo, los álamos deben variar su tasa fotosintética y mantener relativamente constante el área foliar y la relación entre compartimentos. Esto es posible ya que los ajustes en las características foliares, como respuesta a cambios en el ambiente, no necesariamente implican una respuesta que deriva en más crecimiento. Por ejemplo, en el meta-análisis realizado por Liu *et al.* (2016) han demostrado que la plasticidad en el área foliar específica tiene una relación negativa con la estabilidad en la producción de materia seca. Por otro lado, Liancourt *et al.* (2015) han reportado una relación positiva entre la plasticidad del tamaño individual de las hojas y el crecimiento de especies herbáceas y leñosas arbustivas, aunque no evalúan la estabilidad de dicho crecimiento. En relación a la partición de la materia seca, hay evidencias del impacto que puede tener el crecimiento de uno de los compartimentos en el desarrollo de otro. Por ejemplo, si un genotipo responde a un estrés generando más raíces, probablemente lo haga en desmedro de los órganos aéreos (Eziz *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2022). Además, los cocientes entre compartimentos pueden variar con el tamaño de los árboles (He *et al.*, 2020) y con la disponibilidad de recursos (Stovall *et al.*, 2012). Sin embargo, la plasticidad en la alometría varía según el genotipo e incluso puede ser temporal (Stovall *et al.*, 2012), y se manifiesta como respuesta a un estímulo y retorna a valores anteriores una vez que desaparece el mismo. Por su parte, He *et al.* (2022) han observado alta plasticidad en algunas características morfológicas de raíces finas de *P. tomentosa* pero cierta estabilidad en el peso seco de dicho compartimento. Esto coincide con el meta-análisis realizado por Poorter *et al.* (2012) donde describen como tendencia general que las plantas son más capaces de ajustar la morfología de cada compartimento, que el patrón de partición propiamente dicho.

El análisis de la plasticidad fenotípica es una herramienta esencial para identificar diferencias en el funcionamiento y uso de los recursos de genotipos de interés. La capacidad de las plantas de responder a cambios en el ambiente define en gran proporción las posibilidades de éxito de una plantación forestal (Aspinwall *et al.*, 2015). Si bien se podrían determinar diferencias en la plasticidad fenotípica si se analiza la interacción genotipo-ambiente, de ese modo no es posible cuantificarla (Scheiner, 1993). Debido a esto, resulta importante contar con índices que expresen el nivel de plasticidad y permitan identificar los patrones de cambio ante las variaciones ambientales. Por un lado, el índice PIV permite establecer la máxima tasa de cambio para una variable determinada ante ambientes contrastantes. Por el otro, el RDPIs expresa de forma integral la plasticidad observada en una serie de condiciones de crecimiento, y no asume comportamiento lineal entre los ambientes extremos. La alta correlación entre ambos índices determina que la norma de reacción identificada entre los “mejores” y “peores” ambientes para cada variable, expresa gran parte de la plasticidad total. Esta correlación fue reportada previamente por la revisión de diversos índices de plasticidad realizada por Valladares *et al.* (2006) y ambos han sido empleados en análisis conjuntos de genotipos de álamos (Alvarez *et al.*, 2020). Teniendo en cuenta que 1)- para 9 de los 10 clones evaluados el ambiente de mínima producción de materia seca fue el mismo (estrés por inundación); 2)- para 8 de los 10 clones hubo coincidencias en el ambiente de máxima producción de materia seca, y que 3)- los 10 clones tuvieron el máximo crecimiento del tallo en el mismo ambiente, el empleo del PIV podría representar una ventaja metodológica. Mediante la simulación de un ambiente libre de estrés, con buenas condiciones de crecimiento, por un lado, y de condiciones de anegamiento por el otro, podría captarse buena parte de la plasticidad total observada en la mayoría de los genotipos evaluados. No obstante, cabe mencionar que es posible que diferencias en la duración y/o intensidad de los estreses aplicados signifiquen cambios en el ranking de

impacto de cada uno. Por lo tanto, es importante que en futuros estudios se consideren otros niveles de estrés que confirmen si efectivamente la inundación es la que genera mayor caída en la producción.

La capacidad de mantener los niveles de producción de materia seca es un aspecto importante cuando los genotipos son sometidos a limitantes ambientales. Sin embargo, dicha estabilidad puede estar asociada a la incapacidad de capturar recursos en los ambientes más favorables (Sadras *et al.*, 2009; Aspinwall *et al.*, 2015). En este caso, se vuelve una característica poco deseada. Es decir, la estabilidad no tiene una ponderación positiva *per se*. Dos genotipos podrían tener exactamente el mismo valor de *bi* para la producción de materia seca diaria, pero diferir en los valores absolutos de producción o en el peso relativo de cada compartimento. Es así que sostener la generación de materia seca en un rango elevado puede considerarse un aspecto positivo. Sin embargo, el mantenimiento de la producción -expresado como el mismo valor de *bi*- en un rango bajo no tiene la misma relevancia productiva. Esto puede observarse al analizar los datos de IMS_{tallo} de los clones CAR y NAN que comparten el valor de estabilidad, pero poseen claras diferencias en el crecimiento del tallo (Figura 4.7). Por otro lado, los clones A129 y GUA se destacan por su capacidad de crecimiento por encima de la media general, pero poseen un elevado *bi*. Sin embargo, el rango de producción determina que incluso en los ambientes más estresantes se posicionen dentro de los clones con mayor producción de tallo. Es decir, tanto la estabilidad como la variabilidad en el crecimiento deben complementarse con el análisis de otros aspectos para determinar qué clon es el más adecuado para cada situación (Koo *et al.*, 2007). La caracterización de A129 como un clon “inestable de alta producción” y de CAR como uno con una estabilidad media, difiere de lo reportado por Alvarez *et al.*, (2020) en plantaciones adultas. En ese caso fueron evaluados en condiciones de campo y A129 fue caracterizado como un clon estable, mientras que CAR fue descrito como uno inestable. Sin embargo, a pesar de las

diferencias metodológicas y el número de clones comparados, hay coincidencias respecto de que son clones con una capacidad de crecimiento por encima de la media general. En este sentido, la tendencia observada en ensayos anuales en macetas podría mantenerse al analizar rodales adultos.

El análisis conjunto de los ensayos de 2017, 2018 y 2019 permitió realizar comparaciones considerando un amplio gradiente ambiental. A partir de los índices de plasticidad y estabilidad se pudo obtener información de relevancia en el análisis de la variabilidad clonal. Se ha identificado que los clones más estables en la producción de materia seca (menor *bi*) son los que tienen menor plasticidad morfológica (menor promedio de RDPIs) (Tabla 4.2). Las respuestas a las variaciones ambientales se pudieron evaluar simultáneamente, y se identificaron patrones generales. Esto es importante dado que las condiciones de crecimiento a campo probablemente sometan a los árboles a limitantes ambientales concomitantes y difíciles de distinguir entre sí. Este tipo de metodología permitió fortalecer el análisis que se hizo por separado previamente. Es por ello que se cumplió con el objetivo de evaluar la estabilidad clonal en la producción de materia seca total y del tallo, y la plasticidad fenotípica en variables morfo-fisiológicas que expresen el funcionamiento de los clones de álamo candidatos a ser utilizados en rodales clonales mixtos.

4.4.1. Contraste de hipótesis

En función de que en los análisis multivariados la estabilidad en la producción de la materia seca se relacionó tanto positiva como negativamente con la plasticidad de algunas variables, que con la plasticidad de otras no tuvo relación y que también hay diferencias en el análisis de correlación con el promedio de plasticidad para variables fisiológicas y morfológicas, la hipótesis “los clones más estables en generación de materia seca son los más plásticos en aspectos fisiológicos y morfológicos” es rechazada.

CAPÍTULO 5

**Plantaciones clonales mixtas como alternativa
silvicultural para reducir el impacto del estrés
salino**

5.1 – INTRODUCCIÓN

Las plantaciones forestales con Salicáceas en todo el mundo se desarrollan mediante la utilización de material de propagación vegetativo, en sistemas de silvicultura monoclonal. Además, si a la característica monoclonal de estos sistemas forestales se le suma la historia de cultivos de álamos en el Bajo Delta, se puede observar que la baja diversidad genética es una problemática de toda la cuenca. En este sentido, se destaca que *P. deltoides* 'Australiano 129/60' es el clon más difundido en la región, a pesar de que existe un importante número de materiales genéticos disponibles para la comercialización (Cortizo y Monteverde, 2017).

Las plantaciones monoclonales en grandes extensiones pueden tener potenciales problemas, como los brotes de plagas y/o enfermedades (Larjavaara, 2008). Además, el empleo de un mismo genotipo en sitios heterogéneos, impide la correcta aplicación de una silvicultura sitio-específica (Rubilar *et al.*, 2018). Este aspecto toma particular relevancia en un medio como el Bajo Delta, donde la heterogeneidad es muy elevada tanto a escala de paisaje como a nivel de micro-sitio (Malvárez, 1999; Kalesnik y Quintana, 2006; Kalesnik *et al.*, 2011). Por otro lado, la posibilidad de que las forestaciones sufran estrés por salinidad aumenta la complejidad de la problemática y la necesidad de diversificar los rodales. Un rodal mixto, si está compuesto por clones con diferente nivel de tolerancia, puede mitigar las pérdidas generadas por estreses (Gazol y Camarero, 2016), ya sean de origen biótico o abiótico. En este sentido, existen algunas experiencias de combinación de clones de álamo en distintos tipos sistemas forestales, mayormente a nivel experimental (Knowe *et al.*, 1994; DeBell y Harrington, 1997; Benbrahim *et al.*, 2000; Elferjani *et al.*, 2014). En el caso de Argentina, no se encontraron reportes sobre experiencias de plantaciones clonales mixtas en ninguna de las principales especies cultivadas en el país.

En los capítulos previos se ha verificado que los clones disponibles para la forestación en la región del Bajo Delta del Paraná tienen diferencias importantes en las respuestas a estreses abióticos, mecanismos de aclimatación y tasas de crecimiento. La variabilidad de respuestas es posible debido a la amplia diversidad genética que presentan los álamos en general, y a las diferencias intraespecíficas reportadas para los materiales genéticos de la región en particular (Alvarez *et al.*, 2020). En este sentido, las plantaciones clonales mixtas son una alternativa silvicultural para una cuenca poco diversificada, pero que dispone de clones comercialmente competitivos y morfo-fisiológicamente diferentes.

Teniendo en cuenta que los procesos de salinización pueden afectar las plantaciones de la cuenca, es importante determinar cuáles son los umbrales de tolerancia de los principales clones, y qué diferencias clonales es posible encontrar en la respuesta a este tipo de estrés. La salinidad en el Delta del Paraná se debe principalmente a la presencia de sales de cloruro, anión comúnmente asociado al sodio, aunque también puede encontrarse unido a iones de magnesio y/o potasio (Ceballos, 2011; Díaz *et al.*, 2013). En este sentido, las principales estrategias de aclimatación asociadas a la tolerancia a estrés salino son la exclusión y/o compartimentalización del sodio (Chen y Polle, 2010), que evita que se afecte la actividad metabólica en las hojas y pueda mantenerse la funcionalidad de las células. Este mecanismo fue ampliamente estudiado en *P. euphratica*, una de las especies de álamo más tolerante a salinidad (Chen *et al.*, 2003). Sin embargo, son escasos los reportes de exclusión y compartimentalización de sodio en *P. deltoides* en general, y nulos respecto de los clones disponibles para el Bajo Delta del Paraná. En el Capítulo 2, se determinó que los clones *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A129) y *P. deltoides* 'Hovyú INTA' (HOV) son morfo-fisiológicamente muy diferentes bajo salinidad. Cuando se analizó la reducción del crecimiento y los cambios morfológicos y fisiológicos provocados por la salinidad, se observó que A129

modifica menos la morfología y la fisiología que HOV. Por lo tanto, esto podría ser un indicio de diferencias clonales respecto de la exclusión de sales.

El abordaje integral de los problemas asociados a la elevada heterogeneidad ambiental y la baja diversidad genética de las plantaciones forestales debe complementarse con los objetivos productivos. Resulta importante, por lo tanto, definir estrategias silviculturales que permitan aumentar la diversidad de las plantaciones y mitigar los efectos de los estreses abióticos, con la finalidad de obtener sistemas productivos más estables.

Objetivo: Evaluar el efecto del estrés salino sobre el crecimiento de una plantación clonal mixta e identificar si existen estrategias diferenciales y complementarias entre clones que optimicen la productividad del rodal en comparación con rodales monoclonales.

Hipótesis: Los sitios de plantación presentan parches salinos que producen diferente intensidad de estrés por salinidad en árboles del mismo rodal. El clon *P. deltoides* 'Australiano 129/60' expuesto a salinidad presenta menor impacto general y menor daño foliar que el clon *P. deltoides* 'Hovyú INTA' que es incapaz de evitar que el sodio se acumule en sus hojas.

5.2 – MATERIALES Y MÉTODOS

Durante el invierno de 2017 fue instalado un ensayo a campo en el predio de la Estación Experimental Agropecuaria Delta del Paraná (EEA Delta) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en Campana, Buenos Aires (34°10'34''S, 58°51'48''O) (Figura 5.1). Se trata de un predio protegido de las inundaciones, con sistematización del manejo del agua y una historia de uso forestal. Se seleccionaron 2 clones de *Populus deltoides* que poseen diferentes estrategias de uso de recursos, en base a los conocimientos a priori del grupo de trabajo (momento de inicio de brotación, finalización de la abscisión otoñal, uso y retranslocación de nutrientes, tolerancia a la sequía, salinidad o inundación). Los clones seleccionados fueron *P. deltoides* 'Australiano 129/60' (A129) y *P. deltoides* 'Hovyú INTA' (HOV). A129 es el más difundido en la región y es un clon con gran estabilidad productiva en distintos ambientes (Alvarez *et al.*, 2020); HOV posee alta tasa de crecimiento en condiciones óptimas pero menor estabilidad productiva y diferente estrategia de uso de los nutrientes (Faustino *et al.*, 2016). Se instalaron 15 parcelas (5 monoclonales de cada clon y 5 mixtas) que fueron aleatorizadas en el campo. En las parcelas mixtas se intercalaron uno a uno los individuos de cada clon, de manera que cada planta esté rodeada de individuos del otro clon. Las parcelas se establecieron con un distanciamiento de 4 x 4 metros y 9 x 9 plantas cada una (Figura 5.4). Debido a las sucesivas fallas en el establecimiento de algunas parcelas, se utilizaron sólo 3 parcelas monoclonales de cada clon (A129a, A129b, A129c, HOVd, HOVe y HOVf) y 3 parcelas mixtas (MIXTAg, MIXTAh y MIXTAi) para los análisis de este estudio (Figura 5.2). Estas parcelas fueron seleccionadas por tener un alto porcentaje de establecimiento inicial y permitir identificar un número suficiente de Plantas de Mediciones Intensivas (ver apartado de supervivencia a continuación). Como material de plantación se emplearon estacas de 1 metro de longitud y un año de edad obtenidas de los

viveros de la EEA Delta. Las plantas crecieron en condiciones típicas de campo, con el manejo de agua y tratamientos silvícolas habituales para la región.



Figura 5.1. Predio de la Estación Experimental Agropecuaria Delta del Paraná (EEA Delta) y sitio de establecimiento del ensayo. Fuente: Google Earth.

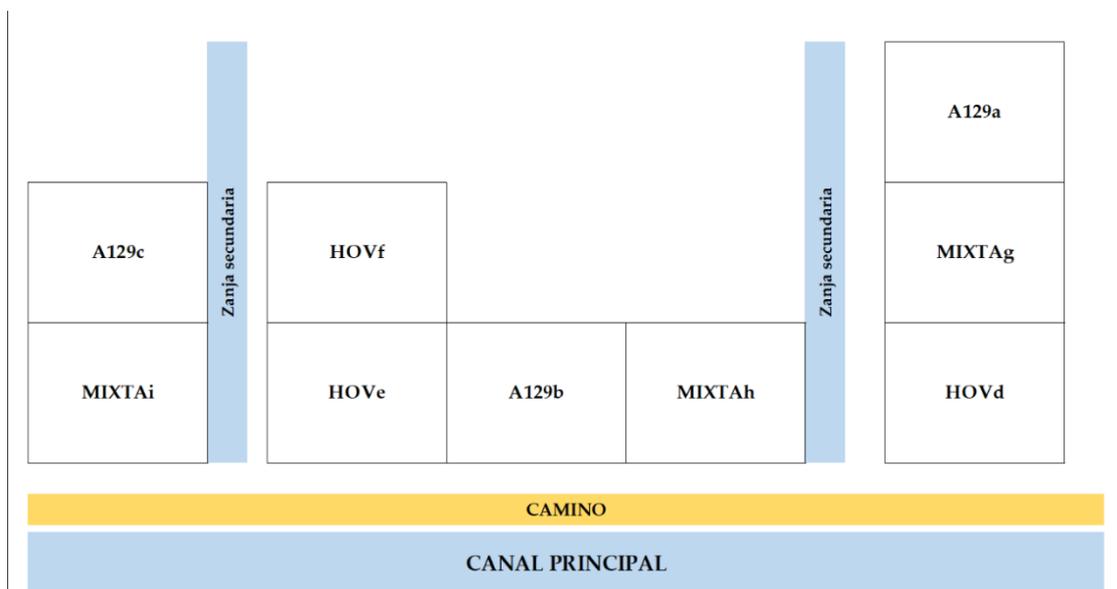


Figura 5.2. Croquis de la disposición espacial de las parcelas en el ensayo a campo. La superficie de cada parcela utilizada para este estudio es de 0,13 ha.

5.2.1. Caracterización del suelo: Se realizó una muestra compuesta de cada parcela a partir de 6 submuestras (3 sobre cada transecta diagonal) de suelo superficial tomadas con barreno de 18 cm de longitud ([Figura A.3](#)). Las 9 muestras compuestas fueron secadas al aire y enviadas al laboratorio para determinar la textura y realizar análisis químicos. El mismo incluyó las siguientes determinaciones: pH (pH_{suelo}); conductividad eléctrica (CE_{suelo} , dS m^{-1}); carbono orgánico total (C, g kg^{-1}); nitrógeno Kjeldahl (N, g kg^{-1}); fósforo extractable (Pe, mg kg^{-1}); calcio intercambiable (Ca, cmol kg^{-1}); magnesio intercambiable (Mg, cmol kg^{-1}); potasio intercambiable (K, cmol kg^{-1}); sodio intercambiable (Na, cmol kg^{-1}); capacidad de intercambio catiónico (CIC, cmol kg^{-1}) y fósforo total (PT, mg kg^{-1}) ([Tabla A.23](#) y [A.24](#)). Además, se tomaron muestras de suelo cada 50 cm hasta los 3 m de profundidad. El muestreo se realizó con barreno manual durante la instalación de los freáticos (ver a continuación). Cada muestra fue secada en estufa a $60\text{ }^{\circ}\text{C}$. Se enviaron las muestras al laboratorio para determinar la conductividad eléctrica (CE_{suelo}) y el pH (pH_{suelo}) según la metodología descrita en la [Tabla A.23](#). Se registraron los valores promedio y máximo de la CE_{suelo} a lo largo del perfil (CE_{suelo} media y CE_{suelo} máxima, respectivamente). El análisis químico se realizó solo en el horizonte superficial debido a las características típicas de los suelos en el Bajo Delta del Río Paraná: horizonte superficial con alto contenido de materia orgánica y suelo poco estructurado en profundidad (Ceballos *et al.*, 2013) ([Figura A.3](#)). Todos los análisis previamente descritos fueron realizados por el Laboratorio de Calidad de Alimentos, Suelo y Agua (EEA INTA Pergamino, Pergamino, Buenos Aires).

Además, se realizó la determinación de la CE del suelo superficial para identificar el gradiente de sales a lo largo y ancho del sitio. Esto se llevó a cabo para poder establecer las razones de las sucesivas fallas en el establecimiento de algunas parcelas. Para ello, se tomaron muestras en toda la superficie del sitio. Cada muestra fue formada por 4 submuestras obtenidas en los 4 vértices de

cada parcela, considerando tanto las parcelas empleadas en el estudio como las que fueron descartadas por fallas. La determinación se hizo con conductímetro (Thermo Russell RL060C, Estados Unidos) en una suspensión de suelo:agua con una relación 1:2,5 (Gutiérrez y Cáceres, 2018; Cremona y Enríquez, 2020). Se registró el promedio de 2 repeticiones por muestra. A partir de los valores en cada vértice, se estimaron los datos del gradiente de CE entre plantas mediante interpolación de los mismos, tanto a lo ancho como a lo largo de cada parcela. De este modo se obtuvo un dato estimado de CE del suelo superficial cada 4 metros (uno por planta). Para diferenciar este valor estimado del dato de CE_{suelo} descrito anteriormente, se empleó la sigla $CE_{\text{suelo est}}$ (Figura 5.5).

Análisis estadístico: se realizó un análisis de conglomerados (método jerárquico, distancia Euclídea) a partir de una matrix $n \times m$, donde n fueron las 9 parcelas del ensayo y m las 16 variables incluidas en el análisis (proporción de arena, limo y arcillas; pH_{suelo} , CE_{suelo} , C, N, Pe, Ca, Mg, K, Na, CIC y PT; CE_{napa} y pH promedio de la freática) ([Figura A.2](#)).

5.2.2. Dinámica de la freática: En el centro de cada una de las 9 parcelas, se instaló un freatómetro para poder observar la dinámica de la freática y obtener muestras de agua. Se utilizaron caños de PVC de 63 mm de diámetro y 4 m de longitud con perforaciones en las paredes, que fueron recubiertos con tela geotextil (Sika Geotextil U-14, Argentina) para permitir el paso del agua e impedir el paso de partículas de suelo. Se utilizó un barrenador manual para realizar la perforación y permitir la inserción de los tubos hasta una profundidad mínima de 3 m. Los freatómetros fueron instalados en septiembre de 2020 y se realizaron registros del nivel de la freática con una frecuencia aproximada de 30 días. Además, se tomaron muestras de agua con baiders de 1000 cm³ de capacidad (Geotech Environment Equipment Inc., Estados Unidos) en 7 momentos a lo largo de la temporada 2020-2021. Cada muestra de agua fue recolectada en recipientes herméticos y llevada a laboratorio para medir la

conductividad eléctrica (CE_{napa} , dS m^{-1}) y el pH (pH_{agua}) mediante el uso de conductímetro (Thermo Russell RL060C, Estados Unidos) y pH-metro (Thermo Russell RL060P, Estados Unidos), respectivamente. Se registraron los valores promedio y máximo de la CE_{napa} a lo largo del período mencionado (CE_{napa} media y CE_{napa} máxima, respectivamente).

Análisis estadístico: Se analizó la correlación, mediante el coeficiente de Pearson (r), entre la CE_{napa} media y CE_{napa} máxima con la CE del horizonte superficial ($CE_{\text{suelo } 0}$), la CE del suelo a 0,5 m de profundidad ($CE_{\text{suelo } 0,5}$); a 1 m de profundidad ($CE_{\text{suelo } 1}$); a 1,5 m de profundidad ($CE_{\text{suelo } 1,5}$); a 2 m de profundidad ($CE_{\text{suelo } 2}$); a 2,5 m de profundidad ($CE_{\text{suelo } 2,5}$); a 3 m de profundidad ($CE_{\text{suelo } 3}$); la CE promedio del perfil entre los 0 y 3 m de profundidad ($CE_{\text{suelo media}}$) y la CE máxima registrada en el perfil ($CE_{\text{suelo máxima}}$). Se consideraron como significativas las correlaciones con $p \leq 0,05$.

5.2.3. Supervivencia: A los 6 meses de plantadas, se registró el número de estacas que habían brotado y se habían establecido correctamente. En el año 2018 se repusieron las fallas con guías de un año. Este procedimiento se repitió una vez más en el año 2019. Debido a que en algunas parcelas se registró un número importante de fallas en la plantación original y se repusieron plantas en los años subsiguientes, se identificaron 5 plantas bien rodeadas en cada parcela monoclonal (30 plantas en total) y 10 plantas bien rodeadas en cada parcela mixta (5 de cada clon, 30 plantas en total) (Figura 5.4). Se consideró planta bien rodeada aquella que fue plantada en 2017 y creció con al menos 6 de las 8 plantas vecinas desde el inicio; y que tuvo buena forma, un fuste principal sin bifurcaciones y hojas sin daños visibles por plagas y/o enfermedades. A estas plantas seleccionadas se las denomina Plantas de Mediciones Intensivas (PMI). Esta selección se realizó para evaluar el crecimiento e interacción entre plantas desde el inicio del ensayo, y evitar la variabilidad que pueda provocar la diferencia de edad entre individuos de una misma parcela. Además, las PMI

fueron utilizadas en una serie de evaluaciones relacionadas con el uso de los recursos que se describen a continuación.

5.2.4. Daños por sales: Para calificar el nivel de daño generado por la salinidad presente en el sitio, se estableció un rango de categorías de daño según la sintomatología observada a campo. Para ello se tuvieron en cuenta los síntomas típicos de la salinidad observados y descritos en el Capítulo 2 (e.g. márgenes de las hojas quemados, cambios en la coloración de las hojas, defoliación, etc) (Figura 5.3). Esta calificación fue empleada para describir el daño por sales en las 9 parcelas incluidas en los estudios, en los veranos de 2021 y 2022. Las categorías consideradas fueron:

- 1- Sin daño aparente: hojas verdes sin daño. No se observa defoliación.
- 2- Daño moderado: hojas amarillentas, bordes de las hojas quemados. Síntoma generalizado en toda la copa. Sin defoliación avanzada.
- 3- Daño grave: defoliación avanzada. Presencia de brotes nuevos en primavera-verano sin daño aparente.
- 4- Daño extremo: plantas completamente defoliadas. Brotes nuevos quemados.



Figura 5.3. Hoja de *P. deltooides* 'Hovyú INTA' con síntomas típicos de daño por sales (izquierda) y contraste entre una hoja dañada y una hoja sana de *P. deltooides* 'Australiano 129/60' (derecha).

Por otro lado, en las PMI se analizó la concentración de sodio (Na^+) y otros cationes (NH_4^+ , K^+ , Mg^+ y Ca^{+2}) en raíces, ramas y hojas. Las muestras de los 3 compartimentos fueron recolectadas al mismo tiempo en noviembre de 2021. Las raíces fueron obtenidas en 2 sectores, a ambos lados de cada planta, a una distancia de 50 cm del fuste principal y no más de 30 cm de profundidad. Se incluyeron raíces vivas, funcionalmente activas, con un grosor máximo de 1 cm. Las muestras de ramas fueron obtenidas a partir de 2 ramas principales, una de la mitad inferior y otra de la mitad superior de la copa. Las hojas fueron recolectadas sobre las mismas ramas muestreadas. Todas las muestras fueron secadas en estufa a 60 °C hasta peso constante. A partir de la materia seca de cada compartimento, para cada planta se formaron muestras compuestas que fueron trituradas hasta obtener una molienda fina. La concentración de cada catión se determinó mediante cromatografía líquida de alta eficacia (HPLC) según lo descrito por Cataldi *et al.*, (2003) y Munns *et al.*, (2010). Las determinaciones fueron realizadas por el Instituto de Fisiología y Recursos Genéticos Vegetales (IFRGV, CIAP-INTA, Córdoba, Argentina). Para los análisis se consideró la concentración de sodio ($[\text{Na}^+]$) y de los 4 cationes restantes ($[\text{cationes}]$) en $\mu\text{mol g}^{-1}$ (micromoles del catión por gramo de materia seca). En el caso del sodio, la concentración también fue expresada en mg g^{-1} (mg de sodio por gramos de materia seca).

Análisis estadístico: para las $[\text{Na}^+]$ y $[\text{cationes}]$ de ambos clones en cada compartimento, se emplearon modelos mixtos con el factor clon (A129 y HOV) como variable fija y parcela (A129a, A129b, A129c, HOVd, HOVe, HOVf, MIXTAg, MIXTAh y MIXTAi) como variable aleatoria. En el caso de encontrarse diferencias significativas, las medias se contrastaron con el test de comparación de medias LSD Fisher ($p \leq 0,05$). Además, se realizaron análisis de regresión lineal entre la $[\text{Na}^+]$ en raíces, ramas y hojas y la CE_{suelo} est; y entre la $[\text{Na}^+]$ en raíces y la $[\text{Na}^+]$ en ramas y hojas; entre la $[\text{Na}^+]$ en ramas y la $[\text{Na}^+]$ en hojas; y entre las concentraciones $[\text{Na}^+]$ y $[\text{cationes}]$ en hojas con los incrementos

en altura y DAP durante el período agosto 2021-marzo 2022. En todos los casos, las regresiones se analizaron para ambos clones y se consideraron como estadísticamente significativas aquellas con un $p \leq 0,05$. En caso de que las regresiones fueran significativas para ambos clones, se compararon las pendientes de cada regresión mediante la implementación de una variable ficticia o *dummy variable* según la metodología descrita por Andrade y Estévez-Pérez (2014).

5.2.5. Crecimiento: Se midió el diámetro del fuste a 1,30 m desde la base del árbol (DAP, cm) y se registró la altura total (H, m). Para ello se utilizó cinta diamétrica (Lufkin executive W606PM, Estados Unidos) e hipsómetro Vertex III con emisor Transponder T3 (Haglöf Inc., Suecia), respectivamente. Se empleó como un indicador del volumen del fuste (Vol, m³) el índice $DAP^2 * H$. En cada parcela se midieron las 25 plantas centrales (descontadas 2 líneas externas a cada lado) en 4 momentos: diciembre de 2019, agosto de 2020, marzo de 2021 y agosto de 2021. Las PMI fueron medidas en 7 momentos: diciembre de 2019, marzo de 2020, agosto de 2020, diciembre de 2020, marzo de 2021, agosto de 2021 y marzo 2022.

Análisis estadístico: para cada fecha de medición, se emplearon modelos mixtos con los factores clon (A129 y HOV), sistema (monoclonal y mixto) y la interacción entre ambos como factores fijos; y con la parcela (A129a, A129b, A129c, HOVd, HOVe, HOVf, MIXTAg, MIXTAh y MIXTAi) como variable aleatoria. Se incluyó la CE_{napa} promedio de la freática durante el período 2020-2021 como covariable. En el caso de encontrarse diferencias significativas, las medias se contrastaron con el test de comparación de medias LSD Fisher ($p \leq 0,05$). Además, se realizaron análisis de regresión lineal entre las variables relacionadas con el crecimiento (H, DAP y Vol) y la CE_{napa} media, CE_{napa} máxima, CE_{suelo} media y CE_{suelo} máxima de cada parcela. Se consideró como estadísticamente significativa aquella regresión con un $p \leq 0,05$.

5.2.6. Rendimiento a los 4 años: Para determinar el rendimiento a los 4 años ($\text{Rend}_{4\text{años}}$, $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$) se utilizó la sumatoria del volumen individual de cada planta de la parcela de 25 plantas (calculado a partir del índice de volumen $\text{DAP}^2 * \text{H}$) y la superficie ocupada por dicha parcela (400 m^2). Además, se determinó el $\text{Rend}_{4\text{años}}$ que tuvo cada clon en parcelas monoclonales y mixtas. En las parcelas monoclonales se empleó el mismo cálculo descripto anteriormente (parcela de 25 plantas, 400 m^2). En las parcelas mixtas se consideró el área ocupada por 12 (192 m^2) o 13 (208 m^2) plantas según haya correspondido, en función del número de plantas de cada clon que componían la parcela mixta. En caso de haber fallas, estas se incluyeron en el cálculo al considerar la superficie que ocuparía la totalidad de las plantas.

Análisis estadístico: se analizaron los datos de $\text{Rend}_{4\text{años}}$ (agosto 2021) mediante análisis de varianza (ANOVA factorial), y se consideraron como factores de clasificación a los tipos de parcela (A129 monoclonal, HOV monoclonal y mixta). En el caso de encontrarse diferencias significativas, las medias se contrastaron con el test de comparación de medias Tukey ($p \leq 0,05$). Además, se realizó un análisis de regresión lineal entre el rendimiento en agosto de 2021, en parcelas monoclonales y mixtas, y la CE_{napa} media.

5.2.7. Caída de hojas: En diciembre de 2020 fueron llevadas al campo 45 canastas de $50 \times 50 \text{ cm}$ de superficie y 80 cm de alto, para la recolección de hojas senescentes. Se utilizaron 5 canastas por parcela ($1,25 \text{ m}^2$) que se ubicaron en el mismo sector que las PMI. Las canastas fueron dispuestas sobre la fila, en el espacio entre plantas (Figura 5.4). Se visitaron las parcelas semanalmente para verificar que haya hojas en las canastas. En caso de encontrar hojas, se registró la fecha y se recolectó la totalidad de las hojas. Se determinó el peso seco total (g) de las hojas luego de secarlas en estufa a $60 \text{ }^\circ\text{C}$ hasta peso constante, con balanza de precisión $0,001 \text{ g}$. Además, en cada parcela se recolectaron 30 hojas completamente expandidas de cada clon, de plantas tomadas al azar, para la

determinación del área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$). Se tomó una imagen de cada hoja y se calculó el área mediante el uso de ImageJ 1.52a (NIH, Estados Unidos). Posteriormente, se secaron en estufa a $60 \text{ }^\circ\text{C}$ hasta peso constante. Se calculó el AFE como el cociente entre el área y el peso. Se determinó el área foliar recolectada (AF, m^2) en las canastas a partir de la ecuación: $\text{AF} (\text{m}^2) = \text{AFE} * \text{peso seco}$. Además, se calculó el cociente entre el AF recolectada y la superficie total de canastas para obtener la caída de área foliar por hectárea (Caída de hojas, $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$).

5.2.8. Análisis estadísticos: Los análisis de la varianza (ANOVA), modelos mixtos y análisis multivariados se realizaron con el software InfoStat versión 2020 (Di Renzo *et. al.*, 2020). Los análisis de regresión y correlación se realizaron con el software SigmaPlot 11 (Systat Software, Reino Unido).

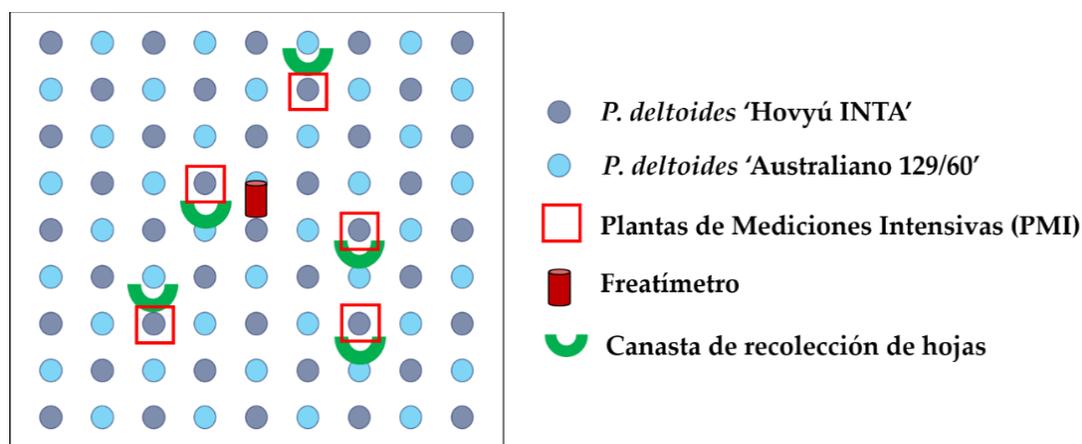


Figura 5.4. Esquema de una parcela mixta. Se señalan las plantas de mediciones intensivas (PMI), las canastas para recolección de hojas y la ubicación del freaímetro en el centro de la parcela. Este esquema se repitió en las parcelas monoclonales y mixtas.

5.3 – RESULTADOS

El sitio en el que se estableció el ensayo tuvo un marcado gradiente de presencia de sales con elevada heterogeneidad a nivel de micrositio, observándose los valores más elevados de CE en el sector más alejado del canal principal. La CE del suelo superficial, estimada mediante interpolación de los valores de cada vértice de las parcelas ($CE_{\text{suelo est}}$), varió entre valores debajo de $0,30 \text{ dS m}^{-1}$ y por encima de 2 dS m^{-1} (Figura 5.5). Luego de la plantación en 2017 y las reposiciones en 2018 y 2019, se obtuvo un elevado establecimiento de plantas en las parcelas cercanas al canal y del centro del sitio. Sin embargo, a medida que se avanzó en sentido opuesto, se observó que la mortalidad de plantas aumentaba. Las que presentaron mayores niveles de fallas correspondían a parcelas monoclonales del clon HOV (e.g. 57% y 59% de fallas). Por su parte, el clon A129 tuvo un alto establecimiento con apenas 12% de fallas en uno de los sectores más salinizados (Figura 5.5). Estas diferencias en el establecimiento fueron el primer indicio de contrastes entre clones en la tolerancia a la salinidad.

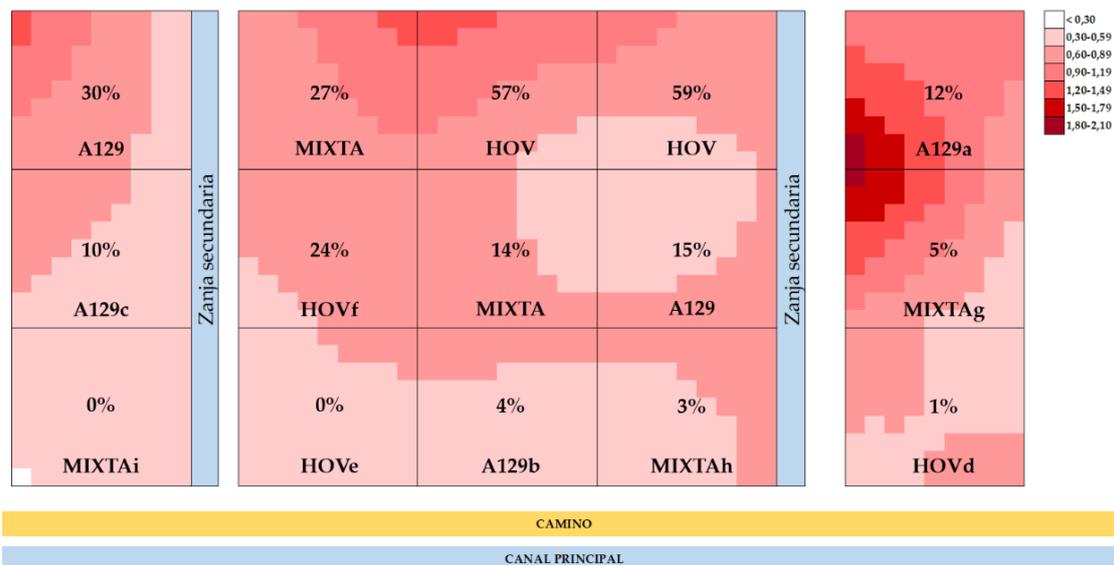


Figura 5.5. Gradiente de CE del suelo superficial en el sitio del ensayo a campo. Se establecieron 7 rangos de CE (dS m^{-1}): $<0,30$; $0,30-0,59$; $0,60-0,89$; $0,90-1,19$; $1,20-1,49$; $1,50-1,79$; $1,80-2,10$. Cada pixel corresponde al espacio ocupado por una planta ($4 \times 4 \text{ m}$). Los porcentajes en cada parcela corresponden al número de fallas observadas en 2021, luego de reposiciones en 2018 y 2019.

Como fue mencionado anteriormente, se observó una gran variabilidad entre parcelas en el establecimiento de las plantas del ensayo. Las estacas que no enraizaron y/o brotaron en la primera temporada fueron repuestas en las 2 siguientes. A partir de estas reposiciones, se logró tener un porcentaje de plantas en las 9 parcelas seleccionadas superior al 75% en agosto de 2021. La parcela con menor supervivencia, a pesar de los intentos de reposición, fue una de las monoclonales del clon HOV (HOVf) (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Datos de supervivencia por parcela. Se informa el número de plantas plantadas en 2017 (N° plantas inicial), el número de plantas repuestas en 2018 y 2019 por falla (reposiciones 2018 y 2019) y el número de plantas vivas en agosto de 2021 (N° plantas 2021).

Parcela	N° plantas iniciales	Reposiciones 2018	Reposiciones 2019	N° Plantas 2021
A129a	81	26	1	71
A129b	81	21	8	78
A129c	81	14	5	73
HOVd	81	23	5	80
HOVe	81	4	3	81
HOVf	81	12	19	62
MIXTAg	81	10	6	77
	(A129: 41 HOV: 40)	(A129: 4 HOV: 6)	(A129: 1 HOV: 5)	(A129: 40 HOV: 37)
MIXTAh	81	15	8	79
	(A129: 40 HOV: 41)	(A129: 3 HOV: 12)	(A129: 2 HOV: 6)	(A129: 38 HOV: 41)
MIXTAi	81	14	0	81
	(A129: 41 HOV: 40)	(A129: 8 HOV: 6)	(A129: 0 HOV: 0)	(A129: 41 HOV: 40)

Además del gradiente de CE que fue reportado en la Figura 5.5, la salinidad se evidenció de forma indirecta en el establecimiento de las plantas y en el desarrollo de síntomas típicos de daños por sales. Una de las principales diferencias que se observó fue que mientras HOV no fue capaz de superar el período de instalación en varias parcelas, A129 tuvo algunos años de crecimiento previo a comenzar con el avance de los síntomas. En las parcelas mixtas se observa con claridad la diferencia de tolerancia entre clones: se comienzan a observar síntomas de daño en HOV ante valores de CE más bajos que en A129 (Figura 5.6). Al analizar estos síntomas, se observó un empeoramiento generalizado de los daños entre los veranos de 2021 y 2022. En 2022 se alcanzó el nivel de daño extremo en varias plantas, especialmente en aquellas de A129 en la parcela más salinizada (A129a), y de HOV en parcelas con indicadores de salinidad más bajos (HOVd, MIXTAg) (Figura 5.7). Otra forma de identificar los daños generados por la salinidad, fue mediante la recolección de hojas durante el período de abscisión foliar: en las parcelas con CE_{napa} media por encima de 7 dS m^{-1} , el 81% de las hojas caídas ($\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$) durante el otoño de 2021 fueron recolectadas en marzo. Esto evidencia el desencadenamiento del proceso de abscisión foliar de forma anticipada en relación a parcelas con menor CE_{napa} media (Figura 5.8).

Figura 5.6. Contraste entre los daños provocados por la salinidad entre los clones HOV (defoliado) y A129 (sin daño) en una parcela mixta durante el verano de 2021.

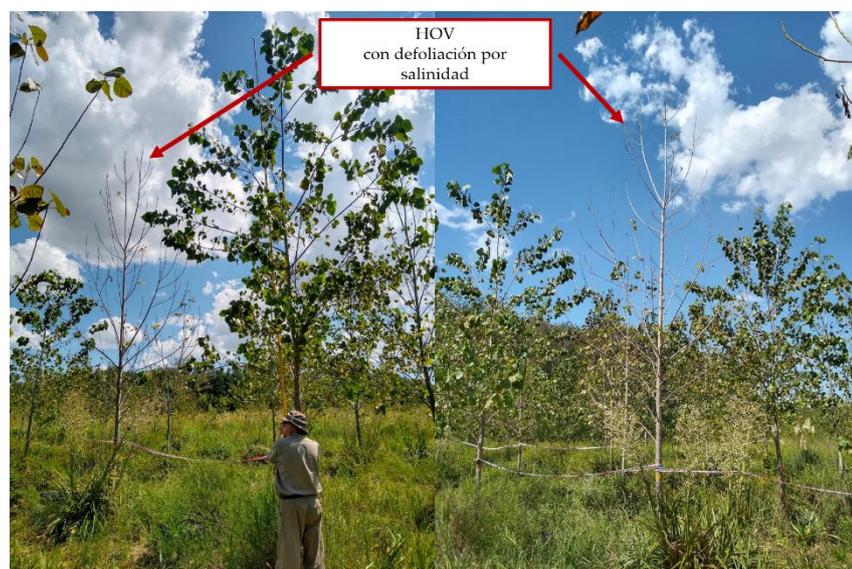




Figura 5.7. Categorías de daño generado por la salinidad en el ensayo a campo. Las observaciones se hicieron durante los veranos de 2021 (arriba) y 2022 (abajo) en las 9 parcelas incluidas en los análisis. Se establecieron 4 categorías según sintomatología: 1- sin daño aparente; 2- daño moderado; 3- daño grave; 4- daño extremo. Los espacios blancos dentro de las parcelas corresponden a fallas en el establecimiento.

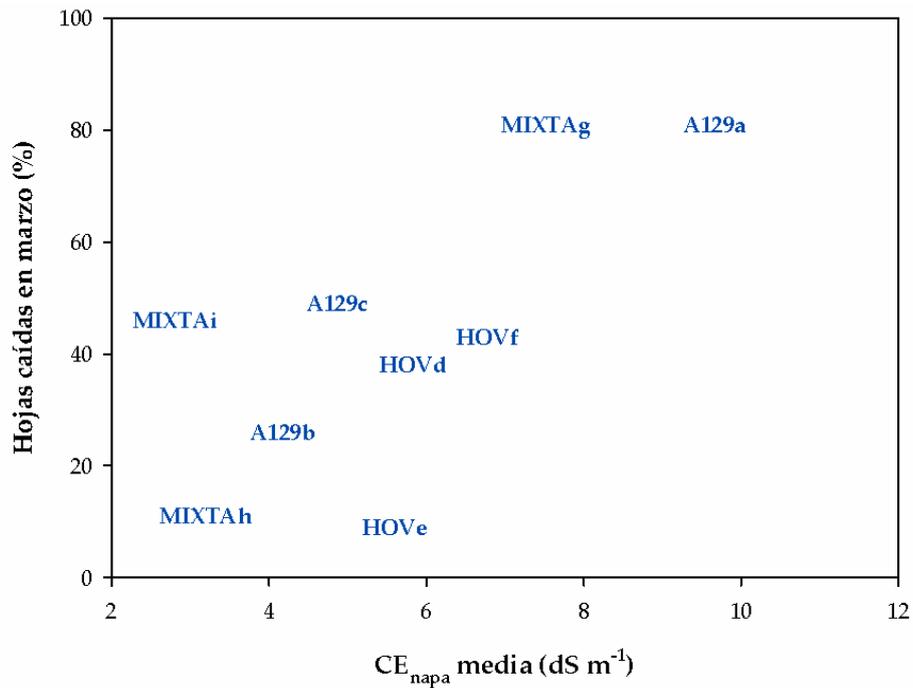


Figura 5.8. Relación entre el porcentaje de área foliar recolectada ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) en canastas marzo de 2021 respecto del total acumulado al final del otoño, y la CE_{napa} (dS m^{-1}) promedio de la freática en el período 2020-2021. En la [Tabla A.25](#) se informan los porcentajes de caída durante los meses de marzo, abril, mayo y junio de 2021.

En las 9 parcelas del ensayo se observó una dinámica hídrica similar: el nivel de la napa freática fue homogéneo entre parcelas en las distintas fechas de medición. No se registraron grandes diferencias en los períodos de mayor y menor profundidad de la napa freática entre parcelas. El promedio de la profundidad registrada a lo largo de la temporada de crecimiento 2020-2021 varió entre 45 cm (MIXTA_g) y 59 cm (HOV_e). El valor más cercano a la superficie registrado varió entre 7 cm (MIXTA_g) y 25 cm (HOV_e), mientras que la profundidad máxima se observó entre los 113 cm (MIXTA_g) y los 130 cm (HOV_e). Si bien se observaron pequeñas diferencias, los momentos de disminución y recarga de la napa fueron relativamente sincrónicos entre parcelas (Figura 5.9).

Por otro lado, la conductividad eléctrica del agua recolectada desde la napa (CE_{napa} , dS m^{-1}) fue marcadamente diferente entre las parcelas. Los valores

más elevados de CE_{napa} se observaron en la parcela A129a, con valores por encima de los $7,95 \text{ dS m}^{-1}$ en los 7 registros obtenidos. La parcela con el rango más bajo de CE_{napa} fue la MIXTAh con valores entre $1,16$ y $4,04 \text{ dS m}^{-1}$. La CE de la freática se mantuvo en valores relativamente similares a pesar de los cambios en la profundidad de la misma. No hubo correlación entre las medias de ambas variables ($r= 0,34$; $p= 0,37$), ni entre los valores absolutos obtenidos en cada fecha ($r= -0,08$; $p= 0,51$). Solo se observaron valores bajos de CE, que luego aumentaron al elevarse el nivel de la freática, en la parcela HOVe (Figura 5.9). Por otro lado, el pH se mantuvo constante entre fechas, en un rango que varió de $4,8$ en la parcela A129a y $6,3$ en la parcela HOVd.

La CE del suelo (CE_{suelo} , dS m^{-1}) varió entre parcelas y profundidades. Se observaron valores más elevados de CE_{suelo} en la parte superficial del perfil en 5 de las 9 parcelas. En estas parcelas, la CE_{suelo} fue menor al superar el primer metro de profundidad. En las parcelas A129c y HOVf la CE_{suelo} fue similar desde la superficie hasta los 3 m, con valores de conductividad cercanos a 1 dS m^{-1} . En la parcela MIXTAg se observó un patrón diferente: valor elevado de CE_{suelo} en superficie ($1,40 \text{ dS m}^{-1}$), valor bajo a los 0,5 m ($0,17 \text{ dS m}^{-1}$) y valores cercanos a 1 dS m^{-1} en profundidad (Figura 5.10).

La CE_{suelo} del horizonte superficial ($CE_{\text{suelo } 0}$), la CE_{suelo} a los 2,5 metros de profundidad ($CE_{\text{suelo } 2,5}$) y la CE_{suelo} promedio a lo largo del perfil ($CE_{\text{suelo media}}$) correlacionaron positivamente con la CE promedio registrada en la napa en el período 2020-2021 ($CE_{\text{napa media}}$). Además, estas 2 últimas variables de CE_{suelo} correlacionaron positivamente con el valor máximo registrado en la freática ($CE_{\text{napa máxima}}$) (Tabla 5.2).

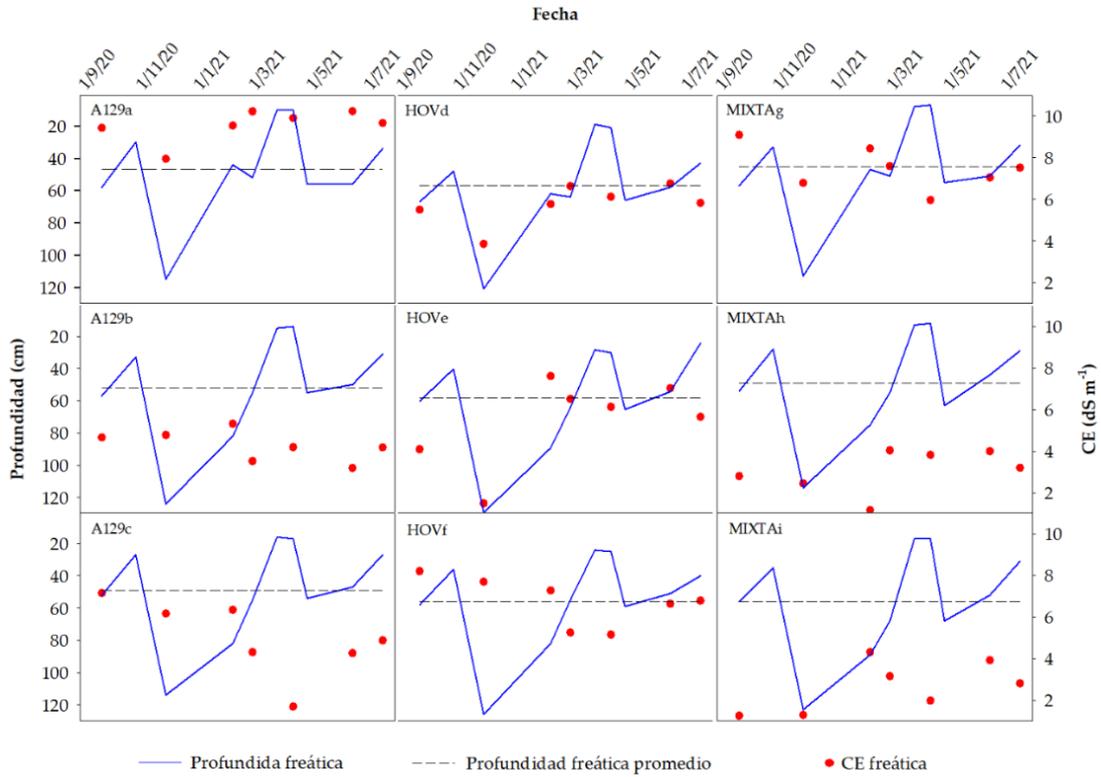


Figura 5.9. Profundidad (cm) y CE (dS m⁻¹) de la napa freática durante la temporada de crecimiento 2020-2021, para cada una de las parcelas del ensayo. Las líneas azules representan la profundidad, las líneas punteadas negras representan el promedio de profundidad de la napa freática; y los círculos rojos indican el valor de CE del agua recolectada directamente desde la napa freática.

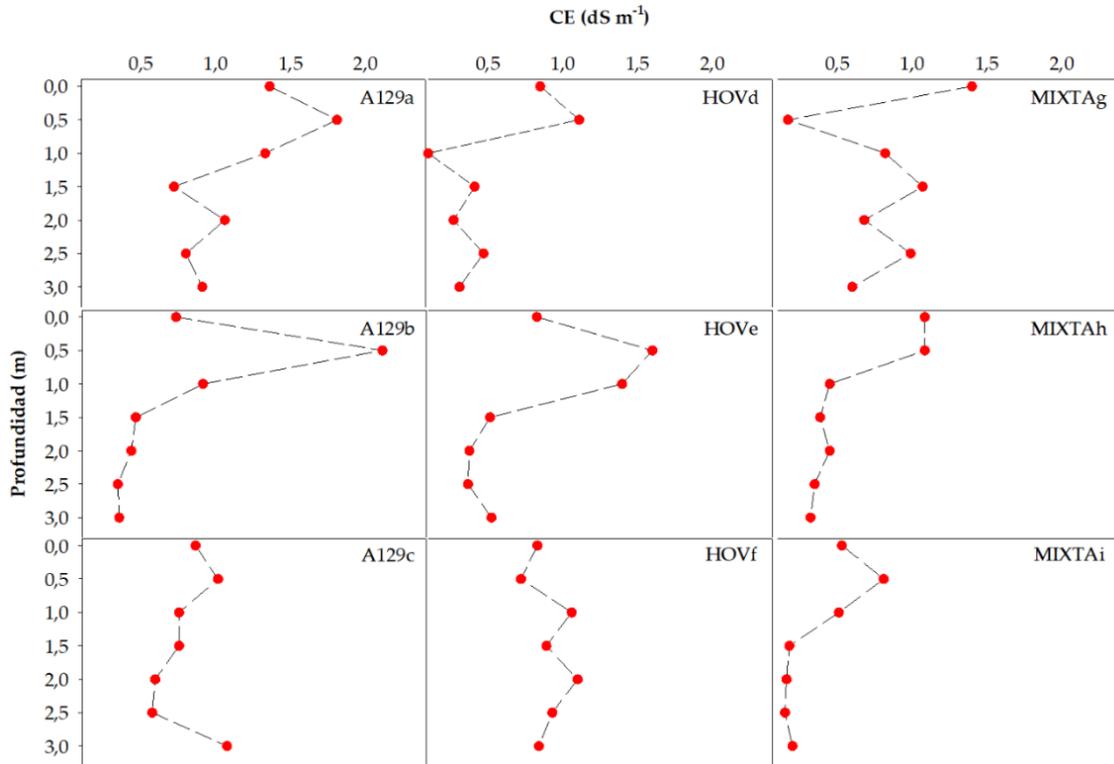


Figura 5.10. Perfil de CE (dS m^{-1}) del suelo cada 0,5 m hasta los 3 m de profundidad, para cada una de las parcelas del ensayo. Los puntos rojos simbolizan el valor de CE obtenido para la profundidad indicada en el eje vertical.

Tabla 5.2. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre la CE_{napa} media y CE_{napa} máxima con la CE del horizonte superficial ($\text{CE}_{\text{suelo } 0}$), la CE del suelo a 0,5 m de profundidad ($\text{CE}_{\text{suelo } 0,5}$); a 1 m de profundidad ($\text{CE}_{\text{suelo } 1}$); a 1,5 m de profundidad ($\text{CE}_{\text{suelo } 1,5}$); a 2 m de profundidad ($\text{CE}_{\text{suelo } 2}$); a 2,5 m de profundidad ($\text{CE}_{\text{suelo } 2,5}$); a 3 m de profundidad ($\text{CE}_{\text{suelo } 3}$); la CE promedio del perfil entre los 0 y 3 metros ($\text{CE}_{\text{suelo media}}$) y la CE máxima registrada en el perfil ($\text{CE}_{\text{suelo máxima}}$). * $p \leq 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

r	$\text{CE}_{\text{napa media}}$	$\text{CE}_{\text{napa máxima}}$
$\text{CE}_{\text{suelo } 0}$	0,71*	0,63
$\text{CE}_{\text{suelo } 0,5}$	0,02	-0,06
$\text{CE}_{\text{suelo } 1}$	0,53	0,61
$\text{CE}_{\text{suelo } 1,5}$	0,57	0,56
$\text{CE}_{\text{suelo } 2}$	0,62	0,61
$\text{CE}_{\text{suelo } 2,5}$	0,82**	0,83**
$\text{CE}_{\text{suelo } 3}$	0,63	0,73*
$\text{CE}_{\text{suelo media}}$	0,83**	0,84**
$\text{CE}_{\text{suelo máxima}}$	0,39	0,35

Al analizar el crecimiento en altura a lo largo del tiempo de las PMI, se observó que en las parcelas mixtas el aporte de cada clon al crecimiento medio de la parcela fue similar. Sin embargo, se observaron algunas diferencias en el ritmo de crecimiento entre parcelas monoclonales: la parcela A129a detuvo su crecimiento a los 2 años de plantación. En esta parcela se reportaron los valores más elevados de CE tanto en la napa como en el suelo. Cabe destacar que, a pesar de ser afectado su crecimiento de forma temprana, el clon A129 pudo establecerse en un extremo del gradiente de sales. En sectores similares, las fallas de HOV fueron muy superiores. Si se excluye la parcela A129a, se puede observar que en el final del verano de 2022 la altura media de las PMI varió entre 8,76 m (MIXTAg) y 13,45 m (MIXTAh) (Figura 5.11).

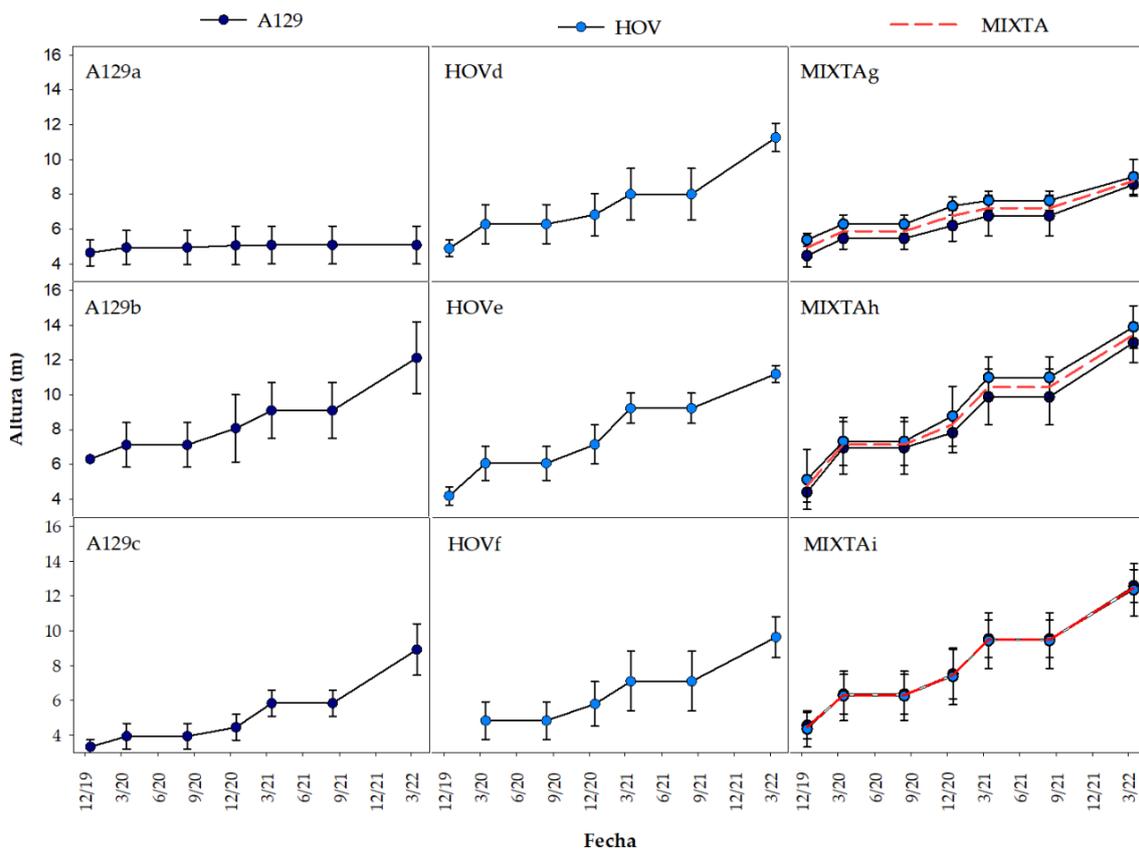


Figura 5.11. Crecimiento medio en altura (H, m) entre 2019 y 2022 de los clones A129 y HOV en parcelas monoclonales y mixtas. La media de cada parcela surge a partir de las mediciones en las 5 plantas de mediciones intensivas (PMI). Además, se indica la media de la parcela mixta sin discriminar por clon (línea roja). Los corchetes en cada fecha representan el desvío estándar.

A partir de los datos reportados anteriormente sobre el crecimiento de las parcelas monoclonales y mixtas, y lo observado en los análisis del suelo y la napa freática respecto de la conductividad eléctrica, se relacionaron ambos aspectos con modelos de regresión lineal. Se observó que la altura es afectada de forma similar por la salinidad de la napa (CE_{napa}), tanto en A129 como en HOV. En ambos clones se observó una regresión negativa y significativa entre H (m) y CE_{napa} , tanto con su valor promedio como el máximo registrado en el período 2020-2021 (CE_{napa} media y CE_{napa} máxima). No se observaron diferencias significativas entre las pendientes de A129 y HOV para la relación entre la H y CE_{napa} media ($T= 0,99$; $p= 0,35$) ni entre la H y la CE_{napa} máxima ($T= 0,83$; $p= 0,43$). Por otro lado, no se identificó una regresión significativa entre H y el máximo valor de CE medido a lo largo del perfil de suelo (CE_{suelo} máxima). Sin embargo, sí se observó una relación negativa entre la H de A129 y la CE_{suelo} media ([Figura A.4](#)). Respecto del DAP (cm) tampoco se observó una regresión significativa con los valores de CE del suelo y el agua de la napa ([Figura A.5](#)). El Vol (m^3) de ambos clones se relacionó negativamente con el CE_{napa} máxima, aunque se identificó que la pendiente de HOV fue más marcada que la de A129 ($T= 3,68$; $p= 0,01$). No se observó relación entre el Vol y los demás indicadores de salinidad ([Figura A.6](#)).

Cuando se analizaron los datos de rendimiento ($Rend_{4\text{años}}$, $m^3 \text{ ha}^{-1}$), se observó que la CE_{napa} promedio afectó de forma diferencial a los clones A129 y HOV ([Figura 5.12a](#)). El $Rend_{4\text{años}}$ de HOV se redujo significativamente ante los aumentos en la CE_{napa} promedio. El clon A129, en cambio, mantuvo un rendimiento más estable entre las parcelas más y menos salinizadas ([Figura 5.12a](#)). Sin embargo, esta tendencia no se observó al analizar el $Rend_{4\text{años}}$ y la CE_{napa} máxima ([Figura 5.12b](#)). Cabe destacar que en una de las parcelas de A129 se observaron los valores más altos de CE , tanto en suelo como en la napa, y que ninguna parcela de HOV alcanzó valores tan extremos. Además, es importante señalar que, en las 3 parcelas mixtas, HOV superó los rendimientos

alcanzados por A129. Esto se explica más por diferencias en el DAP que en la altura total, que es similar para ambos clones cuando crecen en una misma parcela ([Figura A.4](#) y [A.5](#)). No obstante, la diferencia entre el Rend_{4años} de cada clon en parcelas mixtas se redujo conforme aumentó la CE_{napa}. Es decir, en parcelas menos salinas HOV creció más que A129, pero la aparición del estrés salino y las diferencias en la tolerancia disminuyeron esas diferencias. Otro aspecto relevante es el hecho de que A129 tuvo una caída en el rendimiento a mayor CE, pero el rendimiento fue mayor cuando creció junto a HOV en una parcela mixta (MIXTA_g) (Figura 5.12).

Como se mencionó con anterioridad, se pudo obtener un valor de CE_{suelo} estimado para cada una de las PMI de ambos clones. Esa CE_{suelo} est varió entre 0,37 y 1,35 dS m⁻¹ para las plantas de A129, y entre 0,37 y 1,25 dS m⁻¹ para las plantas de HOV. Es decir, las PMI crecieron en un rango similar de sales en el suelo, lo que permitió que la comparación entre clones respecto de las concentraciones de sodio y otros cationes no sea alterada por grandes diferencias ambientales.

Los clones A129 y HOV no tuvieron grandes diferencias en la sumatoria de las concentraciones de NH₄⁺, K⁺, Mg⁺ y Ca⁺² en hojas, ramas y raíces. Es decir, la [cationes] fue similar entre genotipos para cada uno de los compartimentos evaluados. Por un lado, en las plantas de A129 se registró un valor de [cationes] en raíces que varió entre 70 y 275 μmol g⁻¹. Por el otro, los datos de [cationes] en raíces de HOV tuvieron un rango similar: de 67 a 237 μmol g⁻¹ (F = 0,01 - p = 0,92). En los demás compartimentos se observó que ambos clones también mantenían cierta similitud en la concentración total de estos 4 cationes. Mientras que en las ramas de A129 la [cationes] fue de 49 a 212 μmol g⁻¹, en HOV varió entre 78 y 176 μmol g⁻¹ (F = 0,02 - p = 0,89). Por último, se identificó a las hojas como el compartimento con mayor valor de [cationes], nuevamente similar entre ambos genotipos. Los valores variaron en el rango 432 - 853 μmol

g^{-1} en las hojas de A129 y en el rango 393 – 972 $\mu\text{mol g}^{-1}$ en las de HOV ($F = 0,76 - p = 0,39$) (Figura 5.13).

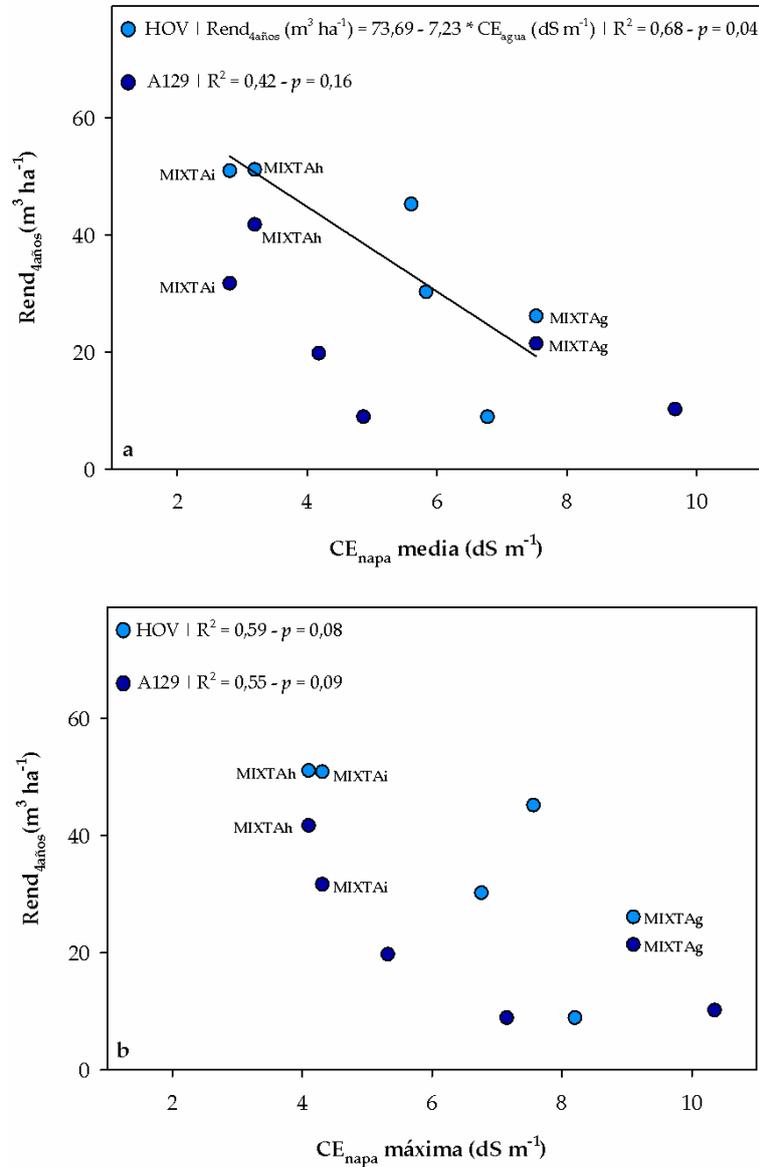


Figura 5.12. Regresión lineal entre el Rend_{4años} ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$) de cada clon en las parcelas monoclonales y mixtas, y la CE_{napa} (dS m^{-1}) promedio (a) y máxima (b) de la napa freática en el período 2020-2021. Para el cálculo del rendimiento se emplearon los datos de los 2 clones en ambos tipos de parcelas, en base a las plantas vivas en agosto de 2021. Se señalan los valores obtenidos en parcelas mixtas con el nombre correspondiente. Se reporta el R^2 , el valor p y, en caso de ser significativo ($p \leq 0,05$), el modelo de regresión.

La similitud entre A129 y HOV se mantuvo al analizar la $[\text{Na}^+]$ en raíces, ya que si bien se observó que HOV tuvo en promedio 60% más Na^+ que A129, las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($F = 1,05 - p = 0,31$). El rango de variación de la $[\text{Na}^+]$ en raíces fue de 0,01 a 118 $\mu\text{mol g}^{-1}$ en el clon A129 y de 0,01 a 159 $\mu\text{mol g}^{-1}$ en HOV (Figura 5.13). Si se tienen en cuenta solo los datos obtenidos en las 3 parcelas mixtas, donde A129 y HOV compartieron condiciones de crecimiento, esta tendencia se mantiene (parcelas mixtas: $F = 0,79 - p = 0,38$).

Las diferencias clonales se observaron en el análisis de las concentraciones de sodio en los compartimentos aéreos. En primer lugar, se observó que mientras A129 tuvo en la mayoría de las plantas una concentración de Na^+ en ramas prácticamente imperceptible para el método de medición, HOV tuvo en promedio 17,4 $\mu\text{mol g}^{-1}$ de Na^+ en sus ramas, con individuos que superaron los 50 $\mu\text{mol g}^{-1}$ (media $[\text{Na}^+]$ ramas ($\mu\text{mol g}^{-1}$): A129 = 0,6 a; HOV = 17,4 b; $F = 27,92 - p \leq 0,001$). En segundo lugar, se registraron grandes diferencias entre los genotipos respecto de la concentración de Na^+ en las hojas. Los valores observados en A129 variaron entre 3 y 46 $\mu\text{mol g}^{-1}$, y los obtenidos en las hojas de HOV entre 5 y 292 $\mu\text{mol g}^{-1}$ (media $[\text{Na}^+]$ hojas ($\mu\text{mol g}^{-1}$): A129 = 10,0 a; HOV = 72,0 b; $F = 22,98 - p < 0,0001$) (Figura 5.13). Además, se verificó que este comportamiento diferencial se mantuvo al analizar las plantas de ambos clones solo en parcelas mixtas (parcelas mixtas | media $[\text{Na}^+]$ ramas ($\mu\text{mol g}^{-1}$): A129 = 1,05 a; HOV = 15,0 b; $F = 13,57 - p = 0,001$ | media $[\text{Na}^+]$ hojas ($\mu\text{mol g}^{-1}$): A129 = 12,7 a; HOV = 69,0 b; $F = 10,31 - p = 0,004$).

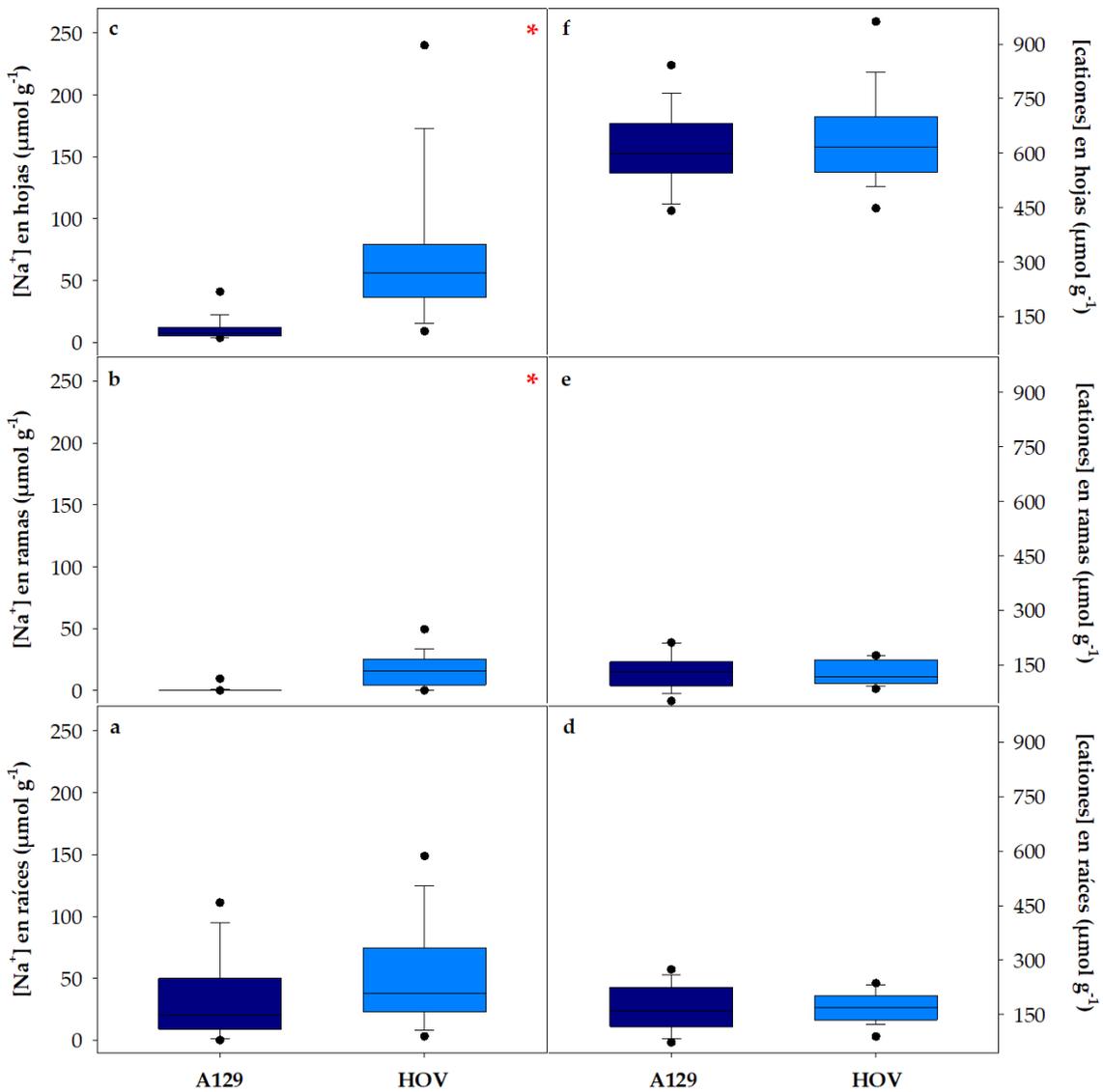


Figura 5.13. Diagramas de cajas de las concentraciones de sodio ($[Na^+]$, $\mu\text{mol g}^{-1}$) en raíces (a), ramas (b) y hojas (c); y de la suma de los cationes NH_4^+ , K^+ , Mg^{2+} y Ca^{2+} ([cationes], $\mu\text{mol g}^{-1}$) en raíces (d), ramas (e) y hojas (f). Para reflejar las diferencias entre compartimentos se mantiene la misma escala en los ejes correspondientes a $[Na^+]$ por un lado y [cationes] por el otro. Se identificó con un asterisco rojo aquellos compartimentos en los que se observaron diferencias significativas entre clones ($p \leq 0,05$).

En ambos clones la concentración de sodio en las raíces aumentó a medida que la CE_{suelo} est fue mayor. Sin embargo, en el caso de HOV la pendiente de la regresión entre estas variables fue mayor que en A129 ($T = 8,59$; $p < 0,0001$). Esto se debió a que A129 solo alcanzó ciertos niveles de $[Na^+]$ en raíces cuando la CE_{suelo} est estuvo por encima de $0,8 \text{ dS m}^{-1}$, mientras que en las raíces de HOV se registraron valores elevados de $[Na^+]$ en plantas con una CE_{suelo} est por debajo de dicho valor (Figura 5.14a).

La relación de la CE_{suelo} est con la $[Na^+]$ varió entre clones al analizar los compartimentos aéreos. Por un lado, A129 tuvo un aumento significativo de la $[Na^+]$ en ramas, pero con una menor pendiente que la observada en el clon HOV ($T = 40,47$; $p < 0,0001$) (Figura 5.14b). Por el otro, mientras que A129 mantuvo sus hojas con una $[Na^+]$ cercana a cero, HOV sufrió un claro aumento de la $[Na^+]$ en las hojas ante cambios en la salinidad del suelo. Es decir, en primera instancia, HOV acumuló más sodio en ramas ante mayores niveles de CE_{suelo} est (Figuras 5.14b), pero esta $[Na^+]$ fue igual o incluso menor que la registrada en raíces. En segundo término, se observó que la $[Na^+]$ en las hojas fue marcadamente mayor, y superó incluso la registrada en raíces (Figuras 5.14c).

Las diferencias entre A129 y HOV respecto de las estrategias de acumulación y/o exclusión del Na^+ , se volvieron a verificar al relacionar las concentraciones entre compartimentos. Mientras que la $[Na^+]$ en los compartimentos aéreos de A129 no tuvo relación con la registrada en raíces, en HOV se identificó un compromiso entre las concentraciones de los distintos compartimentos (Figura 5.15). Se observó una relación positiva y significativa entre la $[Na^+]$ en raíces y la registrada en ramas (Figura 5.15a) por un lado, y la $[Na^+]$ en raíces y la observada en hojas (Figura 5.15b), por el otro. Además, se observó que la $[Na^+]$ en hojas también dependió del sodio que había acumulado HOV en las ramas (Figura 5.15c).

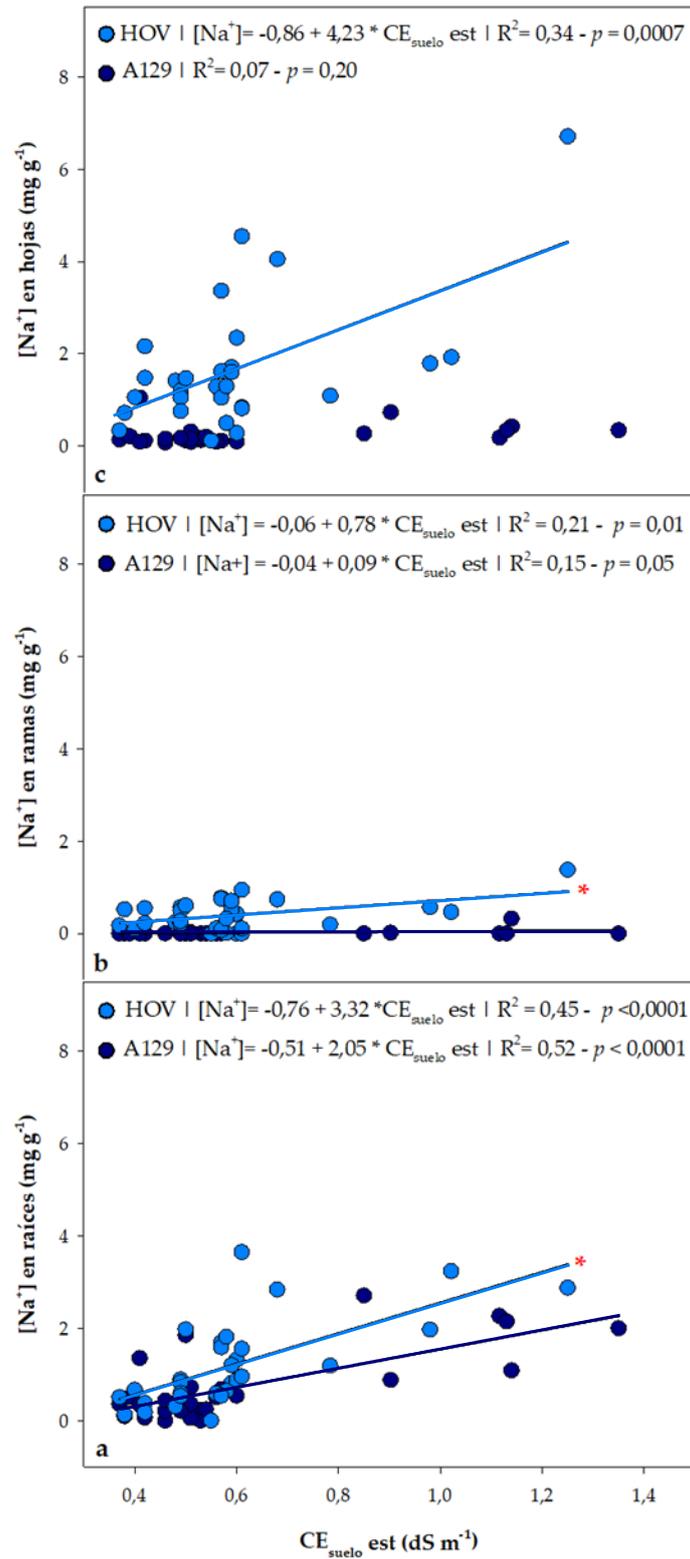


Figura 5.14. Regresiones lineales entre la $CE_{suelo\ est}$ (dS m⁻¹) para cada PMI y las concentraciones de Na⁺ (mg g⁻¹) en raíces (a), ramas (b) y hojas (c) de cada clon en las parcelas monoclonales y mixtas. Se reporta el R², el valor p y, en caso de ser significativo ($p \leq 0,05$), el modelo de regresión para cada clon. Además, se señalan con un asterisco rojo aquellas regresiones cuyas pendientes fueron significativamente mayores que las del otro clon.

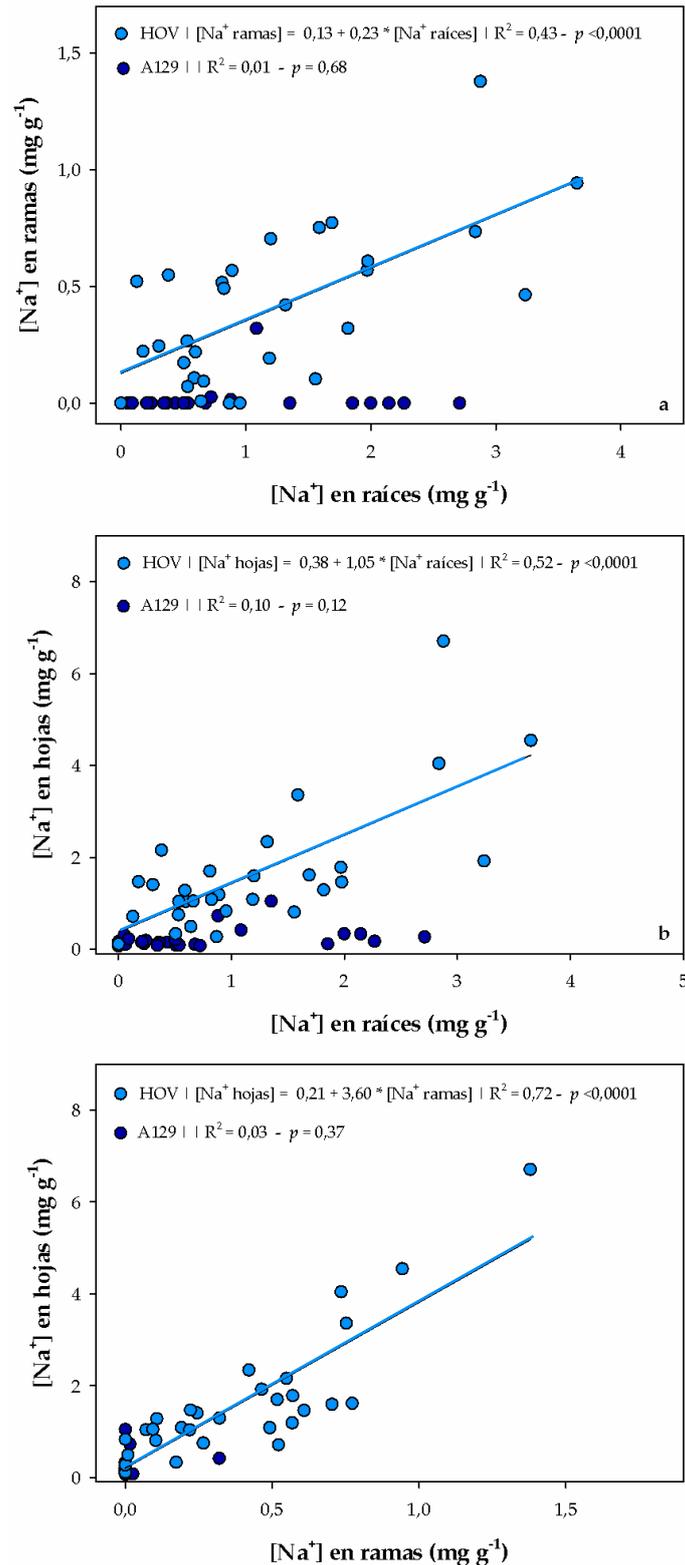


Figura 5.15. Regresiones lineales entre las concentraciones de Na^+ ($mg\ g^{-1}$) en raíces y ramas (a); las concentraciones de Na^+ ($mg\ g^{-1}$) en raíces y hojas (b); y las concentraciones de Na^+ ($mg\ g^{-1}$) en ramas y hojas (c) de cada clon en las parcelas monoclonales y mixtas. Se reporta el R^2 , el valor p y, en caso de ser significativo ($p \leq 0,05$), el modelo de regresión para cada clon.

Teniendo en cuenta las diferencias reportadas previamente, se compararon ambos clones respecto del impacto de las concentraciones de sodio y demás cationes en el crecimiento (Figura 5.16). Por un lado, se identificó que el aumento en la [cationes] en las hojas tiene un leve impacto en el crecimiento en altura y DAP de HOV, mientras que no se observó lo mismo para A129 (Figuras 5.16b y 5.16d). Por el otro, se observó que la $[Na^+]$ no se relacionó con el incremento en altura en ninguno de los 2 casos (Figura 5.16a). Sin embargo, se encontró una fuerte relación negativa entre el incremento en DAP y la $[Na^+]$ en hojas para el clon HOV (Figura 5.16c). Este impacto no se verificó para A129, debido a que mantuvo la $[Na^+]$ en hojas en valores muy bajos en relación a los encontrados en HOV.

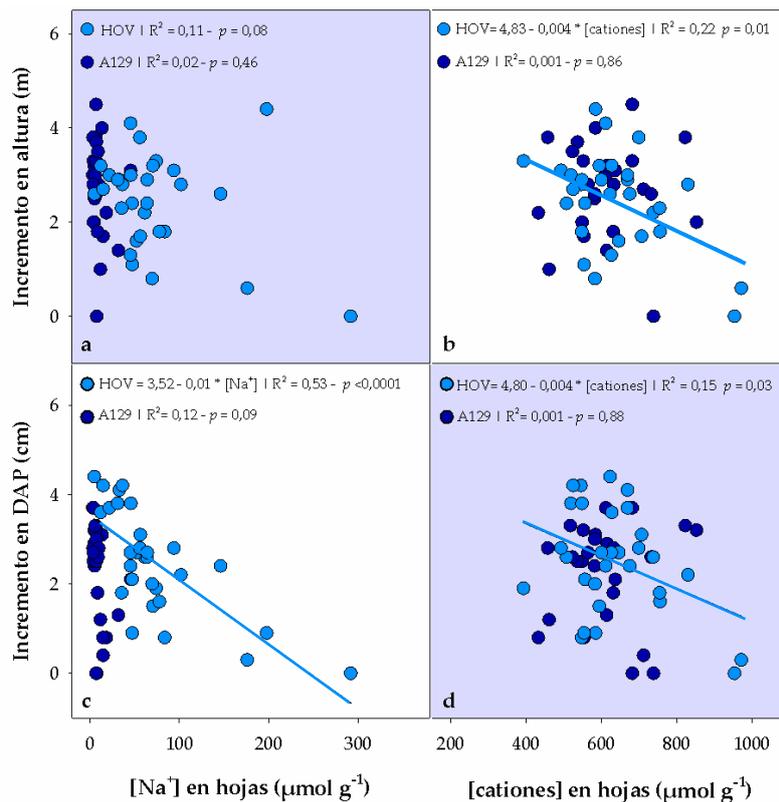


Figura 5.16. Regresiones lineales entre los incrementos en altura (m) (a, b) y en DAP (cm) (c, d) de las plantas de mediciones intensivas (PMI), entre agosto de 2021 y marzo de 2022, y las concentraciones de sodio (Na^+) y la suma de otros cationes (NH_4^+ , K^+ , Mg^+ y Ca^{+2}) en las hojas durante el verano de la misma temporada. Se reporta el R^2 , el valor p y, en caso de ser significativo ($p \leq 0,05$), el modelo de regresión para cada clon.

5.4 – DISCUSIÓN

El establecimiento y crecimiento de las parcelas monoclonales y mixtas, indica que la salinidad puede afectar de forma crítica la primera etapa de una plantación de álamos. Teniendo en cuenta que tanto la calidad del material de plantación, como las condiciones del sitio al momento de plantar, fueron idénticas para cada clon, es posible asociar las fallas a la salinidad y las diferencias clonales en la tolerancia. Esto es respaldado por el gradiente de conductividad eléctrica identificado tanto a nivel de suelo superficial, como a nivel de la napa freática. De este modo, este capítulo se constituye en el primer reporte de problemas en el establecimiento del clon *P. deltoides* 'Hovyú INTA' debido a salinidad. A su vez, es posible identificar un rango de valores límites para que la etapa de establecimiento pueda ser exitosa: si la CE supera valores de 0,8 - 1 dS m⁻¹ en el suelo superficial, o de 6 - 7 dS m⁻¹ en la napa, es probable que el número de fallas en una plantación de HOV aumente de forma significativa. Ese rango de CE del suelo está muy por debajo de lo que se considera normalmente como un suelo salino (CE > 4 dS m⁻¹) (Sharmin *et al.*, 2021), resultado que evidencia la alta vulnerabilidad del clon HOV a este tipo de estrés. A su vez, estos valores límite resultan compatibles con los niveles de CE generados en las piletas utilizadas para el Capítulo 2, ensayo en que se observaron daños por salinidad. En ese caso, las plantas fueron sometidas a estrés mediante la generación de una napa salina (CE: 4,5 a 6,5 dS m⁻¹) una vez que habían enraizado y tenían 3 meses de crecimiento. En dicho ensayo, HOV fue el clon con mayor reducción en la producción de materia seca total.

Por otro lado, el clon *P. deltoides* 'Australiano 129/69' es capaz de instalarse en suelos con una CE algo mayor, aunque el nivel del estrés salino definirá el éxito futuro del rodal. Ha quedado de manifiesto que las estacas de A129 pueden enraizar en lugares con una napa de alta CE, pero luego de las dos primeras temporadas, los árboles detienen su crecimiento. Los problemas en las

etapas iniciales de la plantación y en el crecimiento posterior, se condicen con los reportes respecto de la susceptibilidad de la especie *P. deltoides* a la salinidad (Singh *et al.*, 1999; Bañuelos *et al.*, 2010). No obstante, hay una gran evidencia sobre la diversidad intraespecífica (Li *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2019; Hao *et al.*, 2020) que permite contar con clones con marcadas diferencias en dicha susceptibilidad.

Los niveles de salinidad de la napa freática y del suelo en la región del Bajo Delta del Paraná son relativamente bajos (<4 dS m⁻¹). Sin embargo, suelen manifestarse síntomas de salinidad en determinados sectores. En el caso de las forestaciones, los daños son más notable durante años secos y hacia el centro del rodal (Alvarez, 2018). Los procesos de salinización en suelos como los del Bajo Delta del Paraná pueden estar asociados a varios factores. Por un lado, hay evidencia sobre la presencia de sales en horizontes profundos del suelo debido a antiguas intrusiones marinas cuando la región que hoy se identifica como Delta del Paraná no era el humedal actual (Pereyra *et al.*, 2004). Otro factor determinante es la historia de uso previa. En el caso de este estudio, se trata de un sitio con varios ciclos forestales anteriores, lo que podría haber generado un proceso de concentración de sales en la zona cercana a las raíces. La salinización del suelo fue descrita en el reemplazo de pastizales naturales por forestaciones en Argentina (Jobbágy y Jackson 2004; Noretto *et al.* 2008) y puede ser extrapolable a la región forestal del Delta, dada su condición de pajonal/pastizal de origen. Además, la cantidad y distribución espacial de canales y/o zanjas en el campo son otros de los factores que influyen en la dinámica de las sales en el sitio. Estudios previos han registrado la influencia que tienen los canales que conducen agua a lo largo de los sitios, en la distribución del patrón de CE del suelo y la napa (Alvarez, 2018). En este estudio se pudo observar cómo las parcelas más alejadas al canal principal fueron en las que se registraron los mayores niveles de CE. Ante esta situación, la medición de la CE del suelo superficial resulta un buen indicador de la presencia de sales en el horizonte y

un buen estimador indirecto de la CE de la napa en profundidad. De este modo se puede emplear un método sencillo para calificar un sitio y tomar las decisiones de qué material genético utilizar.

Como fue expresado con anterioridad, la presencia de sales resulta una gran limitante para el establecimiento y crecimiento de los álamos en general, pero debido a la amplia diversidad genética de la especie, es posible encontrar diferencias entre clones. Estas diferencias se dan en el impacto observable que provoca el estrés (daños foliares típicos, sintomatología, reducción del crecimiento, entre otros), y en las estrategias ecofisiológicas que se desencadenan. Con relación a esto, se observa que la entrada de sodio (Na^+) a las raíces ocurre tanto en A129 como en HOV. En general, se asume que el ingreso de Na^+ a las raíces se da por vía simplástica, ya que la presencia de súber y de la banda de Caspari son barreras físicas que imposibilitan al Na^+ y otros elementos acceder a los tejidos por vía apoplástica (Stoláriková-vaculíková *et al.*, 2015; Foster y Miklavcic, 2017). De este modo, las células de la raíz pueden tener mayor control sobre los iones que ingresan y/o restringen. No obstante, en raíces jóvenes o poco desarrolladas, estas estructuras pueden ser inexistentes o menos eficientes (Maathuis *et al.*, 2014). Hasta este punto, no se encuentran grandes diferencias entre A129 y HOV: las concentraciones de Na^+ en las raíces son similares. No obstante, se identificó que ante el aumento en la CE del suelo, HOV tiene una tasa de incremento del Na^+ radical mayor que la de A129 (Figura 5.14). Por otra parte, las diferencias sustanciales encontradas en las concentraciones de Na^+ en los tejidos aéreos, evidencian que A129 posee algún mecanismo capaz de impedir que gran parte llegue a las ramas y hojas. Es probable que extruya los cationes de Na^+ hacia el fuera del xilema en el tallo principal (Chen y Polle, 2010; Foster y Miklavcic, 2015), sacándolos del flujo transpiratorio que llega al tejido foliar. Este mecanismo resulta clave, ya que la cantidad transportada hacia las hojas dependerá de la concentración del ion y el flujo transpiratorio (Sharmin *et al.*, 2021). La compartimentalización y/o

recirculación del Na^+ para evitar que se acumule en órganos claves, ha sido destacada como una estrategia fundamental en la tolerancia a salinidad en diversas especies de álamo (Beritognolo *et al.*, 2007; Zalesny *et al.*, 2008; Zeng *et al.*, 2009), manzana (Yang *et al.*, 2019), pistacho (Godfrey *et al.*, 2019) y plantas herbáceas (Li *et al.*, 2017). Además, esta estrategia para evitar que el sodio llegue a las hojas fue descrita en una de las especies de álamo más tolerantes a sales como es *P. euphratica*, en contraste con otras especies más sensibles como *P. popularis* y *P. xeuoroamericana* (Chen *et al.*, 2002). En este sentido, Chen *et al.* (2003) resaltaron la capacidad de esta especie en bloquear la vía apoplástica de transporte de sales, característica fundamental en su tolerancia a este tipo de estrés.

Si bien *P. deltoides* no es una especie comparable en tolerancia a salinidad con *P. euphratica*, el mecanismo detrás de las diferencias entre A129 y HOV podría ser similar al descrito anteriormente. Al respecto, existen reportes sobre especies no tolerantes de álamos que igualmente poseen genotipos con diferentes niveles de respuesta al estrés (Sixto *et al.*, 2005). Esto permitiría que, dentro de los límites propios de la especie, haya diferencias en las estrategias de aclimatación. Si A129 tiene la capacidad de impedir que una parte del Na^+ forme parte del flujo transpiratorio que llega a la copa, es probable que sea por una vía equivalente, mediante exclusión y acumulación en las raíces o tallos. Esto es posible ya que los principales mecanismos con los que cuentan las plantas para hacer frente a excesos de sales, han sido reportados como conservados entre diferentes especies de herbáceas y leñosas (Chen y Polle, 2010). Por su parte, HOV tiene concentraciones incluso mayores en hojas que en raíces, resultado que evidencia que no posee dicha estrategia, o que al menos no es eficiente para enfrentar los niveles de salinidad encontrados en el sitio.

En relación al establecimiento de parcelas clonales mixtas, en principio no se identifican dificultades asociadas al propio sistema, ni grandes diferencias en el tamaño de los árboles de un clon en relación al otro. Esto puede

convertirse en un problema cuando las diferencias en las tasas de crecimiento de los genotipos son demasiado amplias (Sharma *et al.*, 2008; Rezende *et al.*, 2019). Es importante que el crecimiento sea homogéneo, ya que en las plantaciones es común que se observen diferencias en la jerarquía de los árboles que integran el rodal (Fernández-Tschieder y Binkley, 2018). Sin embargo, los principales inconvenientes en la plantación clonal mixta evaluada se presentan ante las situaciones de estrés, independientemente de que se trate de parcelas monoclonales o mixtas. En particular, estas últimas han tenido un crecimiento equiparable o incluso mayor a las monoclonales, tanto de A129 como de HOV, en los primeros 4 años de edad. Es decir, el sistema silvícola mixto no presentaría inconvenientes en los primeros años de crecimiento de las plantaciones. Esto se condice con experiencias previas en álamos (Elferjani *et al.*, 2014) y otras especies (Weng *et al.*, 2010; Hoeber *et al.*, 2017; Rezende *et al.*, 2019). Sin embargo, debido a que las tasas de crecimiento varían con la edad, podrían encontrarse diferencias más marcadas entre clones a futuro. No obstante, A129 y HOV han sido comparados en la red de ensayos del Programa de Mejoramiento Genético de la EEA Delta del Paraná, y no se encontraron diferencias en altura en árboles de 13 a 15 años de edad (Cortizo y Monteverde, 2017). Es decir, si las condiciones de sitio son óptimas para ambos clones, A129 y HOV representan una buena opción para el establecimiento de rodales mixtos. Mientras que si implican la aparición de estreses abióticos a los que responden de forma diferencial, el rodal mixto puede presentar heterogeneidad en el crecimiento y favorecer un clon por sobre el otro. Si bien se trata de una sola parcela y no permite establecer una tendencia robusta, se identificó que la caída del rendimiento de A129 con la salinidad se detiene y recupera parte del crecimiento cuando crece en una parcela mixta, aunque esta posea mayores niveles de salinidad que otras monoclonales (Figura 5.12). Esto podría significar un leve beneficio para este clon, aunque es necesario realizar nuevos estudios y

establecer fehacientemente el vínculo de la silvicultura mixta y una posible mayor tolerancia al estrés.

En resumen, se cumplió con el objetivo de evaluar el efecto del estrés salino sobre el crecimiento de una plantación clonal mixta de *Populus* spp. e identificar si existen estrategias diferenciales y complementarias que permitan mejorar su desempeño respecto a las plantaciones monoclonales. En este capítulo se confirma la existencia de una gran heterogeneidad micro-ambiental, con variaciones importantes en los indicadores de salinidad en escasos metros. Además, se demostró en plantas a campo que ambos clones tienen niveles de tolerancia y mecanismos de respuesta a la salinidad claramente diferentes. Por lo tanto, resulta relevante disponer de materiales genéticos específicos para cada situación, y se destaca la importancia de una silvicultura micro-sitio-específica. Con el establecimiento de rodales clonales mixtos, se abordaría dicha heterogeneidad a nivel de micrositos y se podría contar con sistemas productivos más estables tanto en el espacio como en el tiempo.

5.4.1. Contraste de hipótesis

En función de los resultados obtenidos y los antecedentes recabados, se encontró evidencia a favor de la hipótesis “los sitios de plantación presentan parches salinos que producen diferente intensidad de estrés por salinidad en árboles del mismo rodal. El clon *P. deltoides* ‘Australiano 129/60’ expuesto a salinidad presenta menor impacto general y menor daño foliar que el clon *P. deltoides* ‘Hovyú INTA’ que es incapaz de evitar que el sodio se acumule en sus hojas”.

CAPÍTULO 6

**Consideraciones finales y
aportes de la tesis**

6.1 – CONSIDERACIONES FINALES

El crecimiento y desarrollo de las plantas depende de un gran número de variables que están definidas por la genética e influenciadas por el ambiente. De los resultados obtenidos en los ensayos en condiciones semicontroladas, se deduce que la descripción de aspectos morfo-fisiológicos de clones comerciales de álamo resulta una herramienta clave para conocer qué factores explican y cuáles tienen mayor influencia en su crecimiento. Como patrón general, la capacidad fotosintética integral de los árboles es un factor determinante para ello. La integración del área foliar, las concentraciones de N y P en las hojas y la tasa fotosintética resultaron fundamentales para definir los clones más productivos.

Además, las evaluaciones ecofisiológicas permiten entender de qué manera la fisiología es afectada ante diferentes situaciones de estrés. De este modo, se fortalece el enfoque tradicional de los programas de mejoramiento genético que seleccionan clones a partir de características del fenotipo como la forma del fuste, la tasa de crecimiento y la sanidad. Por lo general, estas comparaciones se realizan en ensayos en los mejores sitios, para que las limitantes ambientales tengan la menor influencia posible. La caracterización funcional de los clones permite obtener más información y respaldar la toma de decisiones de los productores forestales con una visión integradora de las interacciones genotipo-ambiente.

La búsqueda de mecanismos de complementariedad en el uso de los recursos tiene como base la diversidad genética. Los estudios realizados han permitido identificar el gradiente de variabilidad entre los clones comerciales actualmente disponibles para las forestaciones en el Delta del Paraná. Esta variabilidad se da tanto en caracteres fisiológicos, como en aspectos de la morfología que pueden definir los patrones de ocupación del sitio. En este sentido, los conceptos que provienen de las plantaciones mixtas de especies

pueden ser aplicados a la silvicultura clonal. Las tres principales interacciones benéficas que pueden desarrollarse en un rodal mixto son la partición de los recursos, que son diferencias en el uso de los recursos tanto en el espacio como en el tiempo; los efectos de selección, que se refieren a diferentes respuestas frente a estreses bióticos y abióticos; y la facilitación, que es cuando la presencia de un individuo beneficia a otro (Grossiord *et. al.*, 2019). Entre los clones evaluados se han verificado diferencias sustanciales en aspectos relacionados con la partición de los recursos. Se identificó variabilidad en la cantidad de días que dura la temporada de crecimiento: los clones tuvieron hasta 23 días de diferencia debido a distintas fechas de brotación y abscisión foliar, que posibilita la partición temporal en el uso de la luz. Entonces, si en rodales mixtos se combinan clones de manera que los árboles de brotación temprana estén rodeados por individuos de clones de brotación tardía, los primeros tendrán mayor disponibilidad de luz al inicio de la estación de crecimiento, que aumentará su capacidad de fijar carbono. Algo similar ocurre con cambios en la fecha de abscisión otoñal: los de abscisión tardía tendrán mayor disponibilidad de luz una vez que sus vecinos estén defoliados. A su vez, esto puede determinar partición temporal en el ciclo de los nutrientes debido a la movilización de recursos que implican la generación de hojas nuevas en primavera, la caída de hojas en el otoño y el proceso de descomposición de mantillo. Estas diferencias en el uso de los nutrientes también quedaron expresadas en la variabilidad clonal respecto de las eficiencias en el uso del nitrógeno y el fósforo, y en los contenidos de estos nutrientes al final de la temporada de crecimiento. La eficiencia en el uso del nitrógeno varió entre 84 y 104 gramos de materia seca por cada gramo de nutriente. Mientras tanto, la eficiencia en el uso del fósforo tuvo un rango más amplio: los clones produjeron entre 492 y 832 gramos de materia seca por cada gramo de fósforo. Estos cambios en las eficiencias reflejan cambios en la cantidad de nutrientes absorbidos desde el suelo en relación con el carbono acumulado en la biomasa

y, por tanto, indican variabilidad en la partición de nutrientes minerales y carbono. En cuanto a la retención de nutrientes al final del primer año de crecimiento, los clones retuvieron en la biomasa entre 1,4 y 2,6 g de nitrógeno y entre 0,17 y 0,39 g de fósforo por planta, que reflejan diferencias clonales en la partición espacial de la mineralomasa entre suelo y planta según el clon que se utilice. Además, se identificaron diferencias clonales en la proporción de raíces en relación a la materia seca total. Hubo clones que tuvieron proporcionalmente más peso seco de raíces que de tallos al final de la temporada de crecimiento (relación tallo-raíz: 0,8), y clones con más tallo que raíces en el mismo período (relación tallo-raíz: 2,4). Esta partición espacial, es importante ya que si se combinan clones, que posean raíces con diferente profundidad de exploración del suelo, la disponibilidad de agua para cada clon será mayor que si cada individuo estuviera rodeado por vecinos del mismo clon, que extraen agua del mismo sector del perfil. Los cambios en partición hacia raíces también se reflejan en diferente consumo de agua. Se observaron amplias diferencias entre clones en el consumo hídrico a lo largo del año: la cantidad de agua consumida fue entre 129 y 156 kg, que expresa una partición diferencial del recurso agua en el continuo suelo-planta-atmósfera.

Por otro lado, los efectos de selección quedaron de manifiesto en los análisis de estreses abióticos en general y en el establecimiento de rodales mixtos en particular. En cuanto a la respuesta en crecimiento de los clones evaluados bajo estreses, es destacable que la inundación redujo la acumulación de materia seca entre el 9% y el 34%. Es importante destacar que uno de los clones que en condiciones no estresantes acumula más materia seca, es el que menos reduce su crecimiento en inundación, por lo que estaría expuesto a una selección positiva en rodales mixtos inundados. De manera similar, la sequía redujo la materia seca entre el 20% y el 45%, y la salinidad entre el 5% y el 35% mientras que uno de los clones no fue afectado por el estrés salino. Debido a que se observa tanto clones con baja tasa de crecimiento poco afectados por los

estreses, como clones con alta tasa de crecimiento muy afectados por los estreses, es esperable que en rodales mixtos ocurran selecciones positivas y negativas frente a cada estrés. Consistentemente, en el ensayo a campo se evidenció que las diferencias en la tolerancia a la salinidad pueden determinar que *P. deltoides* 'Australiano 129/60' se imponga como el genotipo dominante en parcelas en las que está plantado junto a *P. deltoides* 'Hovyú INTA' y son sometidos a estrés salino. Por lo tanto, las plantaciones clonales mixtas pueden derivar en rodales más homogéneos o heterogéneos en función de la combinación de clones elegida y de los efectos de selección que impongan los estreses abióticos que se presenten.

Finalmente, se han obtenido resultados que permiten abordar los posibles procesos de facilitación ante la combinación de clones contrastantes. En función de las diferencias encontradas en el uso del agua, podrían desencadenarse mecanismos de facilitación en la mezcla de clones: uno podría dejar agua remanente para el otro en situaciones de estrés hídrico. Sin embargo, hay situaciones en las que no es probable esperar facilitación cuando se combinan clones de álamo. Esto se debe a que no se observó variabilidad clonal en todos los ambientes. El ambiente inundado fue el que expresó uno de los extremos de la plasticidad fenotípica, pero no se observaron diferencias en los mecanismos de aclimatación entre clones. Si todos los clones generan los mismos mecanismos de aclimatación (*i.e.* lenticelas hipertrofiadas, raíces adventicias) no sería probable que uno oxigene el medio en beneficio de otro. Por otro lado, podrían desarrollarse procesos de facilitación ante la aparición de estrés salino. Si se planta un clon que absorbe parte del sodio presente en el suelo, y lo inmoviliza en los tejidos, puede beneficiar a otro clon plantado en combinación con éste a partir de la disminución en las cantidades de sodio disponibles en el sustrato. En resumen, la complementariedad es posible dadas las diferencias en la partición de los recursos y los efectos de selección, que se

deben a las estrategias de aclimatación morfo-fisiológicas, y brindan una opción para mitigar los impactos de los estreses abióticos en la producción.

El sostenimiento de los niveles de producción es un aspecto importante ante el surgimiento de fenómenos climáticos que comprometen los cultivos con diferente frecuencia e intensidad. En este sentido, una mayor diversidad es necesaria para obtener sistemas más estables. En esta tesis ha quedado de manifiesto que la estabilidad en la producción puede variar entre genotipos, pero además, que dicha estabilidad puede ser alcanzada por diferentes ajustes en la fisiología y morfología. Por otro lado, se identificaron patrones generales de respuestas ante variaciones en el ambiente, que constituyen una fuente de información para la continuidad de los procesos de mejoramiento y selección de genotipos comerciales. La estabilidad en la producción se relaciona con una elevada plasticidad en la fotosíntesis y un sostenimiento del área foliar y los patrones de partición de la materia seca entre vástago y raíz. No obstante, dicha estabilidad no tiene un valor intrínseco, sino que debe evaluarse de forma complementaria con las capacidades de crecimiento de cada genotipo. Por ejemplo, si la combinación de clones se analiza a nivel predial o de paisaje se puede destacar que la inestabilidad no es inherentemente negativa. Los clones inestables de alto rendimiento pueden ser buena opción para aquellos ambientes donde pueden alcanzar el máximo rendimiento (en general los mejores ambientes) y combinarse con clones más estables en sectores del paisaje con mayor heterogeneidad microambiental.

Se encontró una buena relación entre lo observado en condiciones semicontroladas y lo recabado a campo. Las diferencias en la tolerancia a la salinidad encontradas en macetas entre los clones *P. deltoides* 'Australiano 129/60' y *P. deltoides* 'Hovyú INTA', se corroboraron luego en plantas a campo. En este sentido, se avanzó en la descripción de los procesos que pueden explicar dichas diferencias. El mecanismo de exclusión de sodio del flujo transpiratorio resulta un aspecto clave para diferenciar entre clones más

tolerantes y más susceptibles, y constituye un reporte inédito respecto de los clones comerciales de álamo en el país, y uno de los pocos estudios para la especie *P. deltoides* en general. Son necesarios más estudios para abordar de forma integral la problemática y desglosar los mecanismos fisiológicos detrás de las diferencias clonales en la tolerancia a salinidad. Por ejemplo, se necesita estudiar el rol del anión cloruro en el daño generado por la salinidad y evaluar si las estrategias que impiden al sodio llegar a las hojas son las mismas en ese caso. Además, es necesario determinar si la exclusión del sodio del flujo transpiratorio se debe a la extrusión hacia el suelo o si se acumula en tejidos no evaluados en este trabajo (*e.g.* raíces gruesas o tallo principal).

Cabe destacar que la caracterización del clon *P. deltoides* 'Australiano 129/60' aporta información para comprender su adopción por parte del medio y su condición de genotipos predominante en la región. Es un clon que se destaca por su capacidad de producción en todo el gradiente ambiental evaluado. Sin embargo, existen clones tan productivos como éste, e incluso con mejores indicadores de estabilidad en la producción, que constituyen opciones para la diversificación de las plantaciones a escalas de lote, prediales y de paisaje. No obstante, es importante destacar que es la diversificación dentro del rodal la que permite explorar la complementariedad en el uso de los recursos. Además, los rodales más diversos son positivos en relación a aspectos ecológicos. Por ejemplo, diferencias en la arquitectura de los individuos pueden tener impacto en cantidad y diversidad de refugios para animales dentro del rodal a partir de modificaciones en los estratos del dosel (Sarandón, 2020); pueden implicar diferencias en los niveles de penetración de luz que afectan la composición del sotobosque (Kelty, 2006); o pueden mejorar la percepción por parte de la sociedad al visualizar rodales más diversos desde el punto de vista estético (Edwards *et. al.*, 2012; Almeida *et al.*, 2018).

Por otro lado, se expuso de forma clara el alto grado de variabilidad ambiental que puede haber en suelos del Bajo Delta. El gradiente de sales

reportado demuestra la heterogeneidad a nivel de micro-sitio, que determina la importancia de una silvicultura adaptada a ese contexto. Las plantaciones clonales mixtas son una forma de abordaje de dicha heterogeneidad y demandan dos procesos que deben retroalimentarse: 1- el conocimiento del suelo, la napa freática y las características generales que permitan una descripción adecuada de las condiciones de sitio; 2- el conocimiento de los requerimientos y limitantes para el crecimiento de los materiales genéticos. De esta forma, se puede emplear una silvicultura novedosa capaz de maximizar las interacciones positivas entre árboles, como la complementariedad y la selección, y las interacciones genotipo-ambiente para que deriven en un mayor crecimiento. Es importante señalar que cuanto mayor sea la diferencia en caracteres funcionales entre clones, mayores serán las probabilidades de obtener un sistema más productivo. Por lo tanto, el aumento de la diversidad es aspecto clave para el futuro de la producción forestal.

En resumen, la combinación de clones puede resultar una alternativa de diversificación viable. Es importante que la cuenca mejore sus indicadores de diversidad y, en este sentido, las plantaciones clonales mixtas se presentan como una opción de doble beneficio. Por un lado, se contaría con rodales más diversificados, con la serie de beneficios que esto trae aparejado. Por el otro, no implica grandes dificultades en la adopción por parte de los productores, ya que tanto las prácticas de preparación del sitio, plantación y mantenimiento de los rodales, como el destino final de la madera pueden mantenerse idénticas a las empleadas en las forestaciones monoclonales tradicionales.

En base a los resultados descritos en los capítulos previos, se puede realizar el resumen de combinaciones de clones propuestas para el establecimiento de plantaciones clonales mixtas (Figura 6.1). Estas combinaciones se realizaron a partir de 2 criterios generales: 1- diferencias clonales en la morfología y fisiología que permitan identificar complementariedad; 2-similitudes en el crecimiento que permitan obtener

rodales homogéneos. Es decir, se propusieron mezcla de clones productivamente similares, pero ecofisiológicamente distintos. Sin embargo, es importante destacar que dependiendo de los objetivos que se quieran lograr (menor consumo de agua, mayor recirculación de nutrientes, mayor diversidad de sitios de refugio y alimento, entre otros), podrían proponerse otras combinaciones.

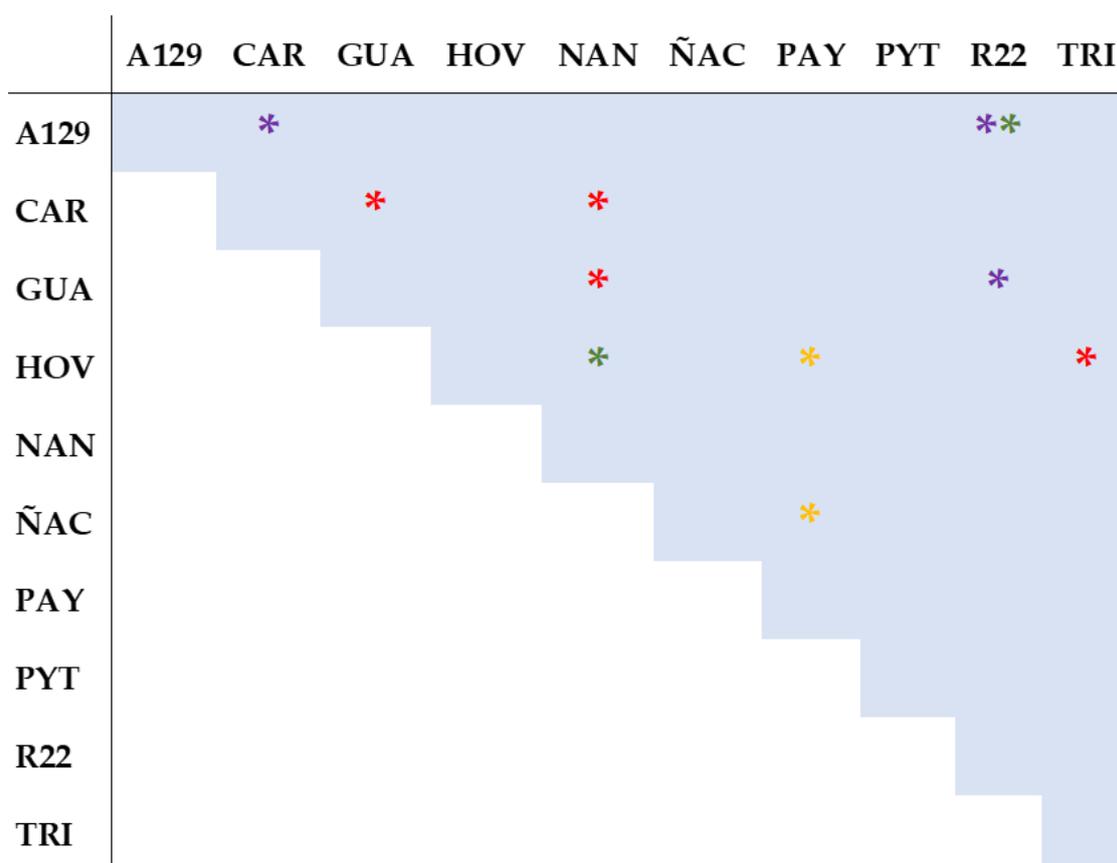


Figura 6.1. Resumen de las combinaciones propuestas en los capítulos 1, 2 y 3 en función de las diferencias encontradas en el uso de los recursos y las respuestas a los estreses abióticos evaluados. El color de los asteriscos señala si los posibles mecanismos de complementariedad fueron reportados en condiciones control (violeta), bajo salinidad (verde), sequía (naranja) o inundación (rojo). A129: *P. deltoides* 'Australiano 129/60'; CAR: *P. deltoides* 'Carabelas INTA'; GUA: *P. deltoides* 'Guayracá INTA'; HOV: *P. deltoides* 'Hovyú INTA'; NAN: *P. deltoides* 'Nandi INTA'; ÑAC: *P. deltoides* 'Ñacurutú INTA'; PAY: *P. deltoides* 'Paycarabí INTA'; PYT: *P. deltoides* 'Pytá INTA'; R22: *P. xcanadensis* 'Ragonese 22 INTA'; TRI: *P. xcanadensis* 'Triplo'.

6.3 – APORTES DE LA TESIS

El contexto de elevada heterogeneidad ambiental de la cuenca forestal del Bajo Delta del Paraná justifica la búsqueda de alternativas silviculturales que deriven en una mayor diversidad, tanto a escala de paisaje como predial. La baja diversidad genética de las plantaciones de álamo en la región expone al sector a riesgos por eventos climáticos o ataques de plagas y/o enfermedades con impactos generalizados, y amerita que se realicen esfuerzos para obtener sistemas más estables, con mejores rendimientos y más sustentables en el tiempo. Los resultados de esta tesis aportan al conocimiento de la mayoría de los materiales genéticos actualmente disponibles para su comercialización y cultivo. La información recabada de cada uno de los clones fortalece las descripciones realizadas previamente, en el marco de los programas de mejoramiento genético que dieron origen o introdujeron estos genotipos a la región. Además, se convierte en un antecedente para la elección de clones para su cultivo en otras regiones del país. De esta forma, los actores del medio podrán elegir qué clon utilizar y/o recomendar con un número mayor de criterios, además de su crecimiento o rendimiento promedio. A su vez, establece una referencia para el estudio de caracteres funcionales de materiales genéticos experimentales que aún no han sido inscriptos en el Registro Nacional de Cultivares (INASE) para su uso como clones comerciales.

Por otro lado, evidencia la importancia de realizar un enfoque integrado en la toma de decisiones. El conocimiento de los materiales genéticos a plantar es tan importante como el diagnóstico previo del sitio a forestar. La combinación de ambos aspectos permite maximizar los beneficios de las interacciones genotipo-ambiente. En este sentido, esta tesis aporta una serie de metodologías de sencilla aplicación que permitirían al productor forestal relevar las posibles limitantes de sus lotes. Por ejemplo, mediante el muestreo y análisis de la conductividad eléctrica del suelo superficial, se podría obtener un

buen estimador indirecto del grado de salinización de la napa freática. Este punto es de particular relevancia en un contexto en el cual comienzan a identificarse problemas asociados a sales en la región. Dada la larga historia forestal de la cuenca, los lotes con sucesivos ciclos de plantación y cosecha pueden comenzar a evidenciar problemas de aumento en la concentración de sales en la napa. Esta tesis se suma a otros estudios que se han llevado adelante desde la EEA Delta del Paraná (Alvarez, 2018; Alvarez *et. al.*, 2020), y diversas instituciones científicas que trabajan en el medio, para analizar este proceso relativamente nuevo en la región.

Por último, se pudo describir un gran número de clones y obtener indicios de su complementariedad en el uso de los recursos, como así también realizar una primera evaluación de rodales clonales mixtos. Si bien es necesario realizar más estudios que prueben diferentes combinaciones y puedan evaluar el desempeño a escala comercial, esta tesis es la primera aproximación al concepto de plantaciones clonales mixtas en el país. La posibilidad de encontrar complementariedad entre clones a partir de diferencias en la funcionalidad, aunque se trate de genotipos filogenéticamente cercanos, es un dato de relevancia tanto para las Salicáceas como para otras especies forestales. La silvicultura clonal ha tenido grandes avances en las últimas décadas, y permitió que se multipliquen vegetativamente la mayoría de las especies comerciales que se cultivan en Argentina. El avance de la silvicultura clonal en regiones donde históricamente se plantaban árboles de origen seminal, puede derivar en problemáticas similares a las experimentadas en el Bajo Delta. Por lo tanto, el enfoque de esta tesis es importante para la región de estudio, dada su historia de silvicultura clonal y sistemas monoclonales, y para otras regiones forestales del país en las que se adopte la silvicultura clonal. En este sentido, genera un antecedente de abordaje de dicha problemática: los conceptos de ecología generalmente asociados a plantaciones de especies mixtas o bosques nativos se pueden aplicar a la silvicultura tradicional de especies cultivadas.

6.2 – LINEAMIENTOS FUTUROS

Para complementar la información obtenida en este estudio se mencionan algunos lineamientos que podrían guiar nuevas investigaciones que aporten al conocimiento sobre la ecofisiología en álamos y sobre las plantaciones clonales mixtas como una alternativa silvicultural.

Combinación de clones en ensayos experimentales a campo:

- Evaluación de diferentes combinaciones de clones de *Populus* spp. en plantaciones clonales mixtas, ya que entre los diez clones evaluados en macetas se encontraron diferencias sustanciales en el uso de la luz, el agua y los nutrientes.
- Evaluación de diferentes esquemas de combinación de clones de *Populus* spp. que debería incluir tanto diferente número de clones combinados, como diferentes distribuciones espaciales (*e.g.* mezcla de clones en hileras intercaladas, combinación de clones por sectores con diferencias microambientales).
- Evaluación de la dinámica de los recursos (luz, agua y nutrientes), en rodales mixtos en comparación con rodales monoclonales de *Populus* spp., para corroborar si las diferencias observadas en macetas se reflejan a edades avanzadas.
- Evaluación de indicadores de biodiversidad en rodales mixtos en comparación con rodales monoclonales de *Populus* spp., para verificar si los diferentes microambientes generados por la combinación de clones tienen impacto significativo en la vegetación del sotobosque y en los distintos niveles tróficos asociados.

Estreses abióticos:

- Evaluación de diferentes niveles de sequía, salinidad e inundación en clones por separado y en combinación de clones comerciales de *Populus* spp., ya que la respuesta al combinar individuos con diferentes estrategias de aclimatación puede cambiar la disponibilidad de recursos para los vecinos.
- Evaluación de las posibles interacciones ante la aparición de estreses múltiples, de forma sincrónica o secuencial, en clones por separado y en combinación de clones, ya que los mecanismos de aclimatación a un estrés pueden mejorar o empeorar la tolerancia a otro estrés.

Plasticidad fenotípica y estabilidad en la producción:

- Evaluación a largo plazo de la relación entre la plasticidad de variables fisiológicas y morfológicas y la estabilidad en la producción de materia seca de clones de *Populus* spp., para verificar si las respuestas en las etapas juveniles se correlacionan con las respuestas en edades avanzadas.
- Evaluación a largo plazo de la relación entre la capacidad productiva de los clones de *Populus* spp. y la estabilidad ante cambios en las condiciones de crecimiento, es decir ante la ocurrencia de estreses abióticos múltiples, tanto sincrónicos como secuenciales.
- Evaluación de la plasticidad fenotípica de variables fisiológicas y morfológicas en árboles que crecen a campo, tanto en rodales monoclonales como en rodales mixtos de *Populus* spp., para identificar variables factibles de ser incorporadas como criterios de evaluación en los programas de mejoramiento genético.

Respuestas de los álamos al estrés salino:

- Evaluación de la dinámica del sodio en compartimentos no evaluados en este estudio (*e.g.* raíces gruesas, fuste principal) en diferentes clones de *Populus* spp., ya que los resultados observados en los clones evaluados en este

estudio resultan prometedores porque dan cuenta de mecanismos diferenciales de tolerancia a la salinidad.

- Evaluación de la dinámica de otros iones, además del sodio, que intervienen en el proceso de salinidad y que pueden generar daño en los tejidos de clones de *Populus* spp. (e.g. cloruros).

REFERENCIAS

- Abbruzzese, G., Beritognolo, I., Muleo, R., Piazzai, M., Sabatti, M., Scarascia Mugnozza, G. y Kuzminsky, E. (2009). *Leaf morphological plasticity and stomatal conductance in three Populus alba L. genotypes subjected to salt stress*. Environmental and Experimental Botany, 66(3), 381–388. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.04.008>
- Al Afas, N., Marron, N. y Ceulemans, R. (2006). *Clonal variation in stomatal characteristics related to biomass production of 12 poplar (Populus) clones in a short rotation coppice culture*. Environmental and Experimental Botany, 58, 279–286. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.09.003>
- Almeida, I., Rösch, C. y Saha, S. (2018). *Comparison of ecosystem services from mixed against monospecific forests in the Southwest Germany: A survey on public perception*. Forests, 9(10), 627. <https://doi.org/10.3390/f9100627>
- Alvarez, J. (2018). *Estabilidad productiva y plasticidad fenotípica de Populus spp. en relación con el contenido de agua y sales en el suelo en el Delta del Paraná* [Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires]. <http://ri.agro.uba.ar/greenstone3/library/collection/tesis/document/2018alvarezjavieralejandro>
- Alvarez, J. Cortizo, S. y Gyenge, J. (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), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117995>
- Alvarez, J., Fernández-Tschieder, E., Faustino, L., Ceballos, D., García Cortez, M., Graciano, C. y Gyenge, J. (2015). *Evaluación de limitaciones hídricas y edáficas en plantaciones de álamos endicadas y con suelos drenados en el bajo Delta del Paraná*. Proyecto de Investigación Aplicada (PIA 12068), 94–96. Ministerio de Agroindustria. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/1761>
- Alwala, S., Kwolek, T., McPherson, M., Pellow, J. y Meyer, D. (2010). *A comprehensive comparison between Eberhart and Russell joint regression and GGE biplot analyses to identify stable and high yielding maize hybrids*. Field Crops Research, 119, 225–230. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.07.010>
- Ammer, C. (2019). *Diversity and forest productivity in a changing climate*. New Phytologist, 221(1), 50–66. <https://doi.org/10.1111/nph.15263>

- Andrade, J. y Estévez-Pérez, M. (2014). *Statistical comparison of the slopes of two regression lines: A tutorial*. *Analytica Chimica Acta*, 834(2014), 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2014.04.057>
- Arend, M. y Fromm, J. (2007). *Seasonal change in the drought response of wood cell development in poplar*. *Tree Physiology*, 27(7), 985–992. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.7.985>
- Armstrong, W. y Drew, M. (2002). *Root growth and metabolism under oxygen deficiency*. En Y. Waisel, A. Eshel, y U. Kafkafi (Eds.), *Plant roots: the hidden half* (3ª ed., pp. 729–761). CRC Press.
- Ashton, I., Miller, A., Bowman, W. y Suding, K. (2010). *Niche complementarity due to plasticity in resource use: Plant partitioning of chemical N forms*. *Ecology*, 91(11), 3252–3260. <https://doi.org/10.1890/09-1849.1>
- Aspinwall, M., Loik, M., Resco de Dios, V., Tjoelker, M., Payton, P. y Tissue, D. (2015). *Utilizing intraspecific variation in phenotypic plasticity to bolster agricultural and forest productivity under climate change*. *Plant Cell and Environment*, 38(9), 1752–1764. <https://doi.org/10.1111/pce.12424>
- Attia, Z., Domec, J., Oren, R., Way, D. y 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>
- Avramov, S., Miljković, D., Klisarić, N. B., Živković, U. y Tarasjev, A. (2017). *Ontogenetic plasticity of anatomical and ecophysiological traits and their correlations in *Iris pumila* plants grown in contrasting light conditions*. *Plant Species Biology*, 32(4), 392–402. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12171>
- Azad, M. (2012). *Observations on bud burst phenology in a field trial established with Poplar (*Populus spp.*)*. *Forestry Studies in China*, 14(4), 251–259. <https://doi.org/10.1007/s11632-012-0402-0>
- Bañuelos, G., LeDuc, D. y Johnson, J. (2010). *Evaluating the tolerance of young hybrid poplar trees to recycled waters high in salinity and boron*. *International Journal of Phytoremediation*, 12(5), 419–439. <https://doi.org/10.1080/15226510903213910>
- Barth, S., Eibl, B. y Montagnini, F. (2008). *Adaptabilidad y crecimiento de especies nativas en áreas en recuperación del noroeste de la Provincia de Misiones*. XIII Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales. Facultad de Ciencias Forestales (UNaM) - EEA Montecarlo (INTA). El Dorado, Misiones.

- Benbrahim, M., Gavaland, A. y Gauvin, J. (2000). *Growth and yield of mixed polyclonal stands of Populus in short-rotation coppice*. Scandinavian Journal of Forest Research, 15(6), 605–610. <https://doi.org/10.1080/02827580050216851>
- Beritognolo, I., Piazzai, M., Benucci, S., Kuzminsky, E., Sabatti, M., Scarascia Mugnozza, G. y Muleo, R. (2007). *Functional characterisation of three Italian Populus alba L. genotypes under salinity stress*. Trees, 21(4), 465–477. <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0139-x>
- Berzsenyi, Z., Györfy, B. y Lap, D. (2000). *Effect of crop rotation and fertilisation on maize and wheat yields and yield stability*. European Journal of Agronomy, 13, 255–244. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00076-9](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00076-9)
- Binkley, D., Stape, J. y Ryan, M. (2004). *Thinking about efficiency of resource use in forests*. Forest Ecology and Management, 193, 5–16. <http://doi:10.1016/j.foreco.2004.01.019>
- Blake T., Sperry J., Tschaplinski T. y Wang S. (1996). *Water relations*. En Stettler R., Bradshaw H., Heilman P. y Hinckley T. (Eds). *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. (1ª ed., pp. 401-422). NRC Research Press, National Research Council of Canada.
- Bó, R., Reeves, M. y Massa, E. (2021). *El cambio climático en el Delta del río Paraná. Información básica y propuestas para pobladores, productores ganaderos y organismos de gestión de la región* (pp. 1-37). Fundación Humedales - Wetlands International.
- Bonfils, C. (1962). *Los suelos del Delta del Río Paraná: factores generadores, clasificación y uso*. Revista de Investigaciones Agrícolas XVI.
- Borodowski, E. (2006). *Álamos y sauces en el Delta del Paraná: situación del sector y silvicultura*. I Jornadas de Salicáceas, Buenos Aires, Argentina.
- Borodowski, E. (2014). *Salicáceas en el Delta del Paraná: situación actual y perspectivas*. IV Congreso Internacional de Salicáceas, La Plata, Argentina.
- Boyden, S., Binkley, D. y Stape, J. (2008). *Competition among eucalyptus trees depends on genetic variation and resource supply*. Ecology, 89(10), 2850–2859. <https://doi.org/10.1890/07-1733.1>
- Bradshaw, A. (2006). *Unravelling phenotypic plasticity - Why should we bother?* New Phytologist, 170(4), 644–648. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01761.x>

- Brodrigg, T. y Feild, T. (2000). *Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests*. *Plant, Cell & Environment*, 23(12), 1381–1388. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00647.x>
- Brunner, I., Herzog, C., Dawes, M., Arend, M. y Sperisen, C. (2015). *How tree roots respond to drought*. *Frontiers in Plant Science*, 6(547), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00547>
- Cai, Z., Poorter, L., Han, Q. y Bongers, F. (2008). *Effects of light and nutrients on seedlings of tropical Bauhinia lianas and trees*. *Tree Physiology*, 28(8), 1277–1285. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.8.1277>
- Cao, F. y Conner, W. (1999). *Selection of flood-tolerant Populus deltoides clones for reforestation projects in China*. *Forest Ecology and Management*, 117, 211–220. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00465-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00465-4)
- Cao, X., Jia, J., Li, H., Li, M., Luo, J., Liang, Z., Liu, T., Liu, W., Peng, C. y Luo, Z. (2012). *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>
- Carter, D., Albaugh, T., Campoe, O., Grossman, J., Rubilar, R., Sumnall, M., Maier, C., Cook, R. y Fox, T. (2020). *Complementarity increases production in genetic mixture of loblolly pine (Pinus taeda L.) throughout planted range*. *Ecosphere*, 11(11), 1-15. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3279>
- Carter, J. y White, D. (2009). *Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth*. *Tree Physiology*, 29(11), 1407–1418. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp076>
- Casabón, E. y Madoz, G. (2014). *Escarabajos de ambrosía en ensayos silvopastoriles de álamo en el Bajo Delta bonaerense del Río Paraná*. IV Congreso Internacional de Salicáceas, La Plata, Argentina.
- Cataldi, T., Margiotta, G., Del Fiore, A. y Bufo, S. (2003). *Ionic content in plant extracts determined by ion chromatography with conductivity detection*. *Phytochemical Analysis*, 14(3), 176–183. <https://doi.org/10.1002/pca.700>

- Catoni, R., Gratani, L., Sartori, F., Varone, L. y Granata, M. (2015). *Carbon gain optimization in five broadleaf deciduous trees in response to light variation within the crown: Correlations among morphological, anatomical and physiological leaf traits*. *Acta Botanica Croatica*, 74(1), 71–94. <https://doi.org/10.1515/botcro-2015-0010>
- Ceballos, D., Frangi, J. y Jobbágy, E. (2013). *Soil volume and carbon storage shifts in drained and afforested wetlands of the Paraná River Delta*. *Biogeochemistry*, 112, 359–372. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9731-2>
- Ceulemans, R., Impens, I. y Steenackers, V. (1988). *Genetic variation in aspects of leaf growth of Populus clones, using the leaf plastochron index*. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(8), 1069–1077. <https://doi.org/https://doi.org/10.1139/x88-162>
- Ceulemans, R., Scarascia-Mugnozza, G., Wiard, B., Braatne, J., Hinckley, T. y 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>
- Chambel, M., Climent, J., Alía, R. y Valladares, F. (2005). *Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species*. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 14(3), 334–344. <https://doi.org/10.5424/srf/2005143-00924>
- Chaves, M., Maroco, J. y Pereira, J. (2003). *Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant*. *Functional Plant Biology*, 30(3), 239–264. <https://doi.org/10.1071/FP02076>
- Chen, F., Chen, L., Zhao, H., Korpelainen, H. y Li, C. (2010). *Sex-specific responses and tolerances of Populus cathayana to salinity*. *Physiologia Plantarum*, 140(2), 163–173. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2010.01393.x>
- Chen, S., Li, J., Fritz, E., Wang, S. y Hüttermann, A. (2002). *Sodium and chloride distribution in roots and transport in three poplar genotypes under increasing NaCl stress*. *Forest Ecology and Management*, 168, 217–230. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00743-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00743-5)
- Chen, S., Li, J., Wang, S., Fritz, E., Hüttermann, A. y Altman, A. (2003). *Effects of NaCl on shoot growth, transpiration, ion compartmentation, and transport in regenerated plants of Populus euphratica and Populus tomentosa*. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(6), 967–975. <https://doi.org/https://doi.org/10.1139/x03-066>

- Chen, S. y Polle, A. (2010). *Salinity tolerance of Populus*. *Plant Biology*, 12(2), 317–333. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00301.x>
- Chen, S., Yi, L., Korpelainen, H., Yu, F. y Liu, M. (2020). *Plant physiology and biochemistry roots play a key role in drought-tolerance of poplars as suggested by reciprocal grafting between male and female clones*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 153(2020), 81–91. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.05.014>
- Cooke, J., Martin, T. y Davis, J. (2005). *Short-term physiological and developmental responses to nitrogen availability in hybrid poplar*. *New Phytologist*, 167(1), 41–52. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01435.x>
- Cornelissen, J., Diez, P. y Hunt, R. (1996). *Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types*. *The Journal of Ecology*, 84(5), 755. <https://doi.org/10.2307/2261337>
- Cortizo, S. (2005). *Álamos en el Delta del Paraná*. En Norverto, C (Ed). *Mejores árboles para más forestadores: el programa de producción de material de propagación mejorado y el mejoramiento genético en el Proyecto Forestal de Desarrollo* (1ª. ed., pp. 137–160). Secretaría Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos de la Nación.
- Cortizo, S. y Monteverde, S. (2017). *Seis nuevos clones de álamo, recientemente incorporados al Registro Nacional de Cultivares de Argentina, mejoran la oferta clonal de la cadena foresto-industrial de las Salicáceas*. V Congreso Internacional de Salicáceas, Talca, Chile.
- Cortizo, S., Monteverde, S. y Abbiati, N. (2017). *Caracterización de la madera de cinco clones de Populus deltoides seleccionados dentro del programa de mejoramiento de INTA*. II Congreso Latinoamericano de Estructuras de Madera y II Congreso Ibero-Latinoamericano de la Madera en la Construcción, Junín, Argentina.
- Costa E Silva, F., Shvaleva, A., Maroco, J., Almeida, M., Chaves, M. y Pereira, J. (2004). *Responses to water stress in two Eucalyptus globulus clones differing in drought tolerance*. *Tree Physiology*, 24(10), 1165–1172. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.10.1165>
- Cremona, M. y Enríquez, A. (2020). *Algunas propiedades del suelo que condicionan su comportamiento: el pH y la conductividad eléctrica*. *Presencia*, 73, 5–8.

- Cubbage, F., Diaz, D., Yapura, P. y Dube, F. (2010). *Impacts of forest management certification in Argentina and Chile*. *Forest Policy and Economics*, 12(7), 497–504. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2010.06.004>
- Da Ros, L., Soolanayakanahally, R., Guy, R. y Mansfield, S. (2018). *Phosphorus storage and resorption in riparian tree species: Environmental applications of poplar and willow*. *Environmental and Experimental Botany*, 149(2018), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.01.016>
- DeBell, D. y Harrington, C. (1997). *Productivity of Populus in monoclonal and polyclonal blocks at three spacings*. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(10), 1702. <https://doi.org/10.1139/cjfr-27-7-978>
- Demming-Adams, B., Dumlao, M., Herzenach, M. y Adams III, W. (2008). *Acclimation*. En S. Jorgense y B. Fath (Eds.), *Encyclopedia of Ecology* (1ª ed., pp. 15–23). Elsevier. <https://doi.org/10.2307/j.ctt5vkw57.12>
- Díaz, E., Boschetti, N., Quintero, C., Duarte, O., Carñel, G. y Pujeto, E. (2013). Variabilidad 3d de las aguas subterráneas en el Delta del Río Paraná. Argentina. En N. González, E. Kurse, M. Trovatto y P. Laurencena (Eds.), *Temas actuales en hidrología subterránea 2013* (1ª ed., pp. 145-152). EDULP. <https://libros.unlp.edu.ar/index.php/unlp/catalog/view/228/204/679-1>
- Dickmann, D. y Kuzovkina, J. (2014). *Poplars and willows of the world, with emphasis on silviculturally important species*. En J. Isebrands y J. Richardson (Eds.), *Poplar and willows: trees for society and the environment*. (pp. 8–91). FAO-CABI.
- Dickson, A., Leaf, A. y Hosner, J. (1960). *Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries*. *The Forestry Chronicle*, 36(1), 10–13. <https://doi.org/10.5558/tfc36010-1>
- Dillen, S., Rood, S. y Ceulemans, R. (2010). *Genetics and genomics of Populus*. En S. Jansson, R. Bhalerao y A. Groover (Eds.), *Plant Genetics and Genomics: Crops and Models* (pp. 39–63). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-1541-2>
- Dirección Nacional de Desarrollo Foresto Industrial. (2022). *Tablero de plantaciones forestales*. <https://www.magyp.gob.ar/sitio/areas/desarrollo-foresto-industrial/inventarios/tablero.php>
- Di Rienzo J., Casanoves F., Balzarini M., Gonzalez L., Tablada M. y Robledo C. *InfoStat versión 2020*. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

- Doffo, G., Monteoliva, S., Rodriguez, M. y Luquez, V. (2017). *Physiological responses to alternative flooding and drought stress episodes in two willow (Salix spp.) clones*. Canadian Journal of Forest Research, 47(2), 174–182.
- Donnelly, L., Jagodziński, A., Grant, O. y O'Reilly, C. (2016). *Above- and below-ground biomass partitioning and fine root morphology in juvenile Sitka spruce clones in monoclonal and polyclonal mixtures*. Forest Ecology and Management, 373, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.029>
- Donnelly, L., Grant, O., Reilly y O'Reilly, C. (2017). *Effect of deployment-type on stem growth, biomass partitioning and crown characteristics of juvenile Sitka spruce clones*. Silva Fennica, 51(1), 1-16. <https://doi.org/10.14214/sf.1714>
- Donohue, K. (2016). *Genotype by environment interaction*. En R. Kliman (Ed.), *Encyclopedia of Evolutionary Biology* (pp. 186–194). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800049-6.00049-4>
- Du, K., Xu, L., Wu, H., Tu, B. y Zheng, B. (2012). *Ecophysiological and morphological adaption to soil flooding of two poplar clones differing in flood-tolerance*. Flora, 207(2), 96–106. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.11.002>
- Edwards, D., Jay, M., Jensen, F., Lucas, B., Marzano, M., Montagné, C., Peace, A. y Weiss, G. (2012). *Public preferences across Europe for different forest stand types as sites for recreation*. Ecology and Society 17(1): 27. <http://dx.doi.org/10.5751/ES-04520-170127>
- Elferjani, R., DesRochers, A. y Tremblay, F. (2014). *Effects of mixing clones on hybrid poplar productivity, photosynthesis and root development in northeastern Canadian plantations*. Forest Ecology and Management, 327(2014), 157–166. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.013>
- Elferjani, R., DesRochers, A. y Tremblay, F. (2016). *Plasticity of bud phenology and photosynthetic capacity in hybrid poplar plantations along a latitudinal gradient in northeastern Canada*. Environmental and Experimental Botany, 125, 67–76. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.01.007>
- Escobar, G., Vargas, W. y Bischoff, S. (2004). *Wind tides in the Rio de la Plata estuary: Meteorological conditions*. International Journal of Climatology, 24(9), 1159–1169. <https://doi.org/10.1002/joc.1026>
- Estravis-Barcala, M., Mattera, M., Soliani, C., Bellora, N., Opgenoorth, L., Heer, K., Arana, M. y Gutiérrez, R. (2020). *Molecular bases of responses to abiotic stress in trees*. Journal of Experimental Botany, 71(13), 3765–3779. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz532>

- Evans, S., Vergés, A. y Poore, A. (2017). *Genotypic diversity and short-term response to shading stress in a threatened seagrass: does low diversity mean low resilience?* *Frontiers in Plant Science*, 8(1417), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01417>
- Eziz, A., Yan, Z., Tian, D., Han, W., Tang, Z. y Fang, J. (2017). *Drought effect on plant biomass allocation: A meta-analysis*. *Ecology and Evolution*, 7(24), 11002–11010. <https://doi.org/10.1002/ece3.3630>
- FAO. (2014). *Poplars and willows: trees for society and the environment*. J. Isebrands y J. Richardson (Eds.). (1ª ed., 634 pp.). FAO. <https://doi.org/10.1079/9781780641089.0000>
- Farmer, R. (1996). *The genecology of Populus*. En R. Sttetter, H. Bradshaw, P. Heilman y T. Hinckley (Eds.), *Biology of Populus and its implications for management and conservation* (pp. 33–55). NRC Research Press.
- Farooqi, Z., Ayub, M., Zia ur Rehman, M., Sohail, M., Usman, M., Khalid, H. y Naz, K. (2020). *Regulation of drought stress in plants*. En D. Tripathi, V. Singh, D. Chauhan, S. Sharma, S. Prasad y N. Kishore (Eds.), *Plant life under changing environment* (1ª ed, pp. 77–104). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-818204-8.00004-7>
- Farquhar, G., Caemmerer, S. y Berry, J. (1980). *A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species*. *Planta*, 149(1), 78-90–90. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00386231>
- Faustino, L., Rodríguez, M., Alvarez, J., Doffo, G., Cortizo, S. y Graciano, C. (2016). *Rendimiento y extracción de nutrientes en estaqueros de álamo del Delta del Paraná fertilizados con nitrógeno o fósforo*. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 115(2), 179–190.
- Fernández-Tschieder, E. y Binkley, D. (2018). *Linking competition with Growth Dominance and production ecology*. *Forest Ecology and Management*, 414, 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.052>
- Fernández, M., Gyenge, J., Graciano, C., Varela, S. y Dalla Salda, G. (2010). *Conductancia y conductividad hidráulica*. En M. Fernández y J. Gyenge (Eds.), *Técnicas de medición en ecofisiología vegetal. Conceptos y procedimientos* (pp. 53–68). Ediciones INTA.

- Fichot, R., Brignolas, F., Cochard, H. y 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>
- Finlay, K. y Wilkinson, G. (1963). *The analysis of adaptation in plant-breeding programme*. *Australian Journal of Agricultural Research*, 14(1958), 742–754.
- Fischer, D., Wimp, G., Hersch-Green, E., Bangert, R., LeRoy, C., Bailey, J., Schweitzer, J., Dirks, C., Hart, S., Allan, G. y Whitham, T. (2017). *Tree genetics strongly affect forest productivity, but intraspecific diversity–productivity relationships do not*. *Functional Ecology*, 31(2), 520–529. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12733>
- Flexas, J., Scoffoni, C., Gago, J. y Sack, L. (2013). *Leaf mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance: An introduction to their measurement and coordination*. *Journal of Experimental Botany*, 64(13), 3965–3981. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert319>
- Forrester, D. y Bauhus, J. (2016). *A review of processes behind diversity–productivity relationships in forests*. *Current Forestry Reports*, 2(1), 45–61. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0031-2>
- Fortier, J., Truax, B., Gagnon, D. y Lambert, F. (2017). *Linking biomass productivity to genotype-specific nutrient cycling strategies in mature hybrid poplars planted along an environmental gradient*. *Bioenergy Research*, 10(3), 876–890. <https://doi.org/10.1007/s12155-017-9850-7>
- Fossati, T., Zapelli, I., Bisoffi, S., Micheletti, A., Vietto, L., Sala, F. y Castiglione, S. (2005). *Genetic relationships and clonal identity in a collection of commercially relevant poplar cultivars assessed by AFLP and SSR*. *Tree Genetics and Genomes*, 1(1), 11–19. <https://doi.org/10.1007/s11295-004-0002-9>
- Foster, K. y Miklavcic, S. (2015). *Toward a biophysical understanding of the salt stress response of individual plant cells*. *Journal of Theoretical Biology*, 385, 130–142. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.08.024>
- Foster, K. y Miklavcic, S. (2017). *A comprehensive biophysical model of ion and water transport in plant roots. I. Clarifying the roles of endodermal barriers in the salt stress response*. *Frontiers in Plant Science*, 8(1326), 1–18. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01326>

- Fung, L., Wang, S., Altman, A. y Hüttermann, A. (1998). *Effect of NaCl on growth, photosynthesis, ion and water relations of four poplar genotypes*. *Forest Ecology and Management*, 107, 135–146. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00328-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00328-9)
- Gan, H., Jiao, Y., Jia, J., Wang, X., Li, H., Shi, W., Peng, C., Polle, A. y Luo, Z. (2015). *Phosphorus and nitrogen physiology of two contrasting poplar genotypes when exposed to phosphorus and/or nitrogen starvation*. *Tree Physiology*, 36(1), 22–38. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv093>
- Gao, Y., Sun, Y., Ou, Y., Zheng, X., Feng, Q., Zhang, H., Fei, Y., Luo, J., Resco de Dios, V. y Yao, Y. (2021). *Pretreating poplar cuttings with low nitrogen ameliorates salt stress responses by increasing stored carbohydrates and priming stress signaling pathways*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 225(112801), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112801>
- Garau, A., Filippini de Delfino, S. y Berrondo, G. (2000). *Influencia de factores climáticos en las fechas de inicio de floración y brotación de clones de álamo en el Delta del Paraná, Argentina*. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, 9(1), 169–178.
- Gazol, A. y Camarero, J. (2016). *Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought*. *Journal of Ecology*, 104(4), 1063–1075. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12575>
- Gleason, S., Butler, D., Ziemińska, K., Waryszak, P. y Westoby, M. (2012). *Stem xylem conductivity is key to plant water balance across Australian angiosperm species*. *Functional Ecology*, 26(2), 343–352. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.01962.x>
- Godfrey, J., Ferguson, L., Sanden, B., Tixier, A., Sperling, O., Grattan, S. y Zwieniecki, M. (2019). *Sodium interception by xylem parenchyma and chloride recirculation in phloem may augment exclusion in the salt tolerant Pistacia genus: Context for salinity studies on tree crops*. *Tree Physiology*, 39(8), 1484–1498. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz054>
- Godoy, O., Valladares, F. y Castro-Díez, P. (2011). *Multispecies comparison reveals that invasive and native plants differ in their traits but not in their plasticity*. *Functional Ecology*, 25(6), 1248–1259. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01886.x>
- Gong, J., Zhang, X., Huang, Y. y Zhang, C. (2007). *The effects of flooding on several hybrid poplar clones in Northern China*. *Agroforestry Systems*, 69(1), 77–88. <https://doi.org/10.1007/s10457-006-9019-4>

- González-González, B., Oliveira, N., González, I., Cañellas, I. y Sixto, H. (2017). *Poplar biomass production in short rotation under irrigation: A case study in the Mediterranean*. *Biomass and Bioenergy*, 107, 198–206. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2017.10.004>
- Granda, E., Gazol, A. y Camarero, J. (2018). *Functional diversity differently shapes growth resilience to drought for co-existing pine species*. *Journal of Vegetation Science*, 29(2), 265–275. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jvs.12617>
- Gratani, L., Meneghini, M., Pesoli, P. y Crescente, M. (2003). *Structural and functional plasticity of Quercus ilex seedlings of different provenances in Italy*. *Trees*, 17(6), 515–521. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0269-8>
- Grossiord, C. (2019). *Having the right neighbors: how tree species diversity modulates drought impacts on forests*. *New Phytologist*, 228(1), 42–49. <https://doi.org/10.1111/nph.15667>
- Guarnaschelli, A., Garau, A., Cortizo, S., Alvarez, J. y Lemcoff, J. (2011). *Respuestas diferenciales a la sequía en clones de Populus deltoides cultivados en el Delta del Paraná*. III Congreso Internacional de Salicáceas, Neuquén, Argentina.
- Guo, X., Huang, Z., Xu, A. y Zhang, X. (2011). *A comparison of physiological, morphological and growth responses of 13 hybrid poplar clones to flooding*. *Forestry*, 84(1), 1–12. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpq037>
- Gutiérrez, E. y Cáceres, A. (2018). *Correlación entre la conductividad eléctrica medida en el extracto de saturación del suelo y en extractos con cinco relaciones suelo-agua*. *Revista de Investigaciones en Ciencias Agronómicas y Veterinarias*, 2(6), 144–156. <https://doi.org/10.33996/revistaalfa.v2i6.46>
- Haase, K. y Rättsch, G. (2010). *The morphology and anatomy of tree roots and their aeration strategies*. En W. Junk, M. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart y P. Parolin (Eds.), *Amazonian floodplain forests* (pp. 141–161). Springer. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_7
- Hajek, P., Hertel, D. y Leuschner, C. (2013). *Intraspecific variation in root and leaf traits and leaf-root trait linkages in eight aspen demes (Populus tremula and P. tremuloides)*. *Frontiers in Plant Science*, 4(415), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00415>
- Hajek, P., Leuschner, C., Hertel, D., Delzon, S. y Schuldt, B. (2014). *Trade-offs between xylem hydraulic properties, wood anatomy and yield in Populus*. *Tree Physiology*, 34(7), 744–756. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu048>

- Hanula, J., Ulyshen, D. y Horn, S. (2016). *Conserving Pollinators in North American Forests: A Review*. *Natural Areas Journal*, 36(4), 427-439. <https://doi.org/10.3375/043.036.0409>
- Hao, L., Chen, L., Zhu, P., Zhang, J., Zhang, D., Xiao, J., Xu, Z., Zhang, L., Liu, Y., Li, H., Yang, H. y Cao, G. (2020). *Sex-specific responses of Populus deltoides to interaction of cadmium and salinity in root systems*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 195(110437), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110437>
- Harfouche, A., Meilan, R. y Altman, A. (2014). *Molecular and physiological responses to abiotic stress in forest trees and their relevance to tree improvement*. *Tree Physiology*, 34(11), 1181–1198. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu012>
- Hasegawa, P., Bressan, R., Zhu, J. y Bohnert, H. (2000). *Plant cellular and molecular responses to high salinity*. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51, 463–499. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.51.1.463>
- He, Y., Li, G., Xi, B., Zhao, H. y Jia, L. (2022). *Fine root plasticity of young Populus tomentosa plantations under drip irrigation and nitrogen fertigation in the North China Plain*. *Agricultural Water Management*, 261(107341), 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107341>
- He, Y., Xi, B., Bloomberg, M., Jia, L. y Zhao, D. (2020). *Effects of drip irrigation and nitrogen fertigation on stand growth and biomass allocation in young triploid Populus tomentosa plantations*. *Forest Ecology and Management*, 461(117937), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117937>
- Hoeber, S., Fransson, P., Prieto-Ruiz, I., Manzoni, S. y Weih, M. (2017). *Two salix genotypes differ in productivity and nitrogen economy when grown in monoculture and mixture*. *Frontiers in Plant Science*, 8(231), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00231>
- Hoeber, S., Fransson, P., Weih, M. y Manzoni, S. (2020). *Leaf litter quality coupled to Salix variety drives litter decomposition more than stand diversity or climate*. *Plant Soil*, 453, 313–328. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04606-0>
- Instituto Nacional de Semillas (INASE). (2022). *Catálogo Nacional de Cultivares*. <https://gestion.inase.gob.ar/consultaGestion/gestiones>

- Jaleel, C., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H., Somasundaram, R. y Panneerselvam, R. (2009). *Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition*. *International Journal of Agriculture and Biology*, 11(1), 100–105.
- Jobbágy, E. y Jackson, R. (2004). *Groundwater use and salinization with grassland afforestation*. *Global Change Biology*, 10(8), 1299–1312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00806.x>
- Joly, C. y Crawford, R. (1982). *Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees*. *Journal of Experimental Botany*, 33(4), 799–809. <https://doi.org/10.1093/jxb/33.4.799>
- Junghans, U., Polle, A., DÜchting, P., Weiler, E., Kuhlman, B., Gruber, F. y Teichmann, T. (2006). *Adaptation to high salinity in poplar involves changes in xylem anatomy and auxin physiology*. *Plant, Cell and Environment*, 29(8), 1519–1531. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01529.x>
- Kalesnik, F., Aceñolaza, P., Hurtado, M. y Martínez, J. (2011). *Relationship between vegetation of the levee neo-ecosystems and environmental heterogeneity in the Lower Delta of the Paraná River, Argentina*. *Water and Environment Journal*, 25(1), 88–98. <https://doi.org/10.1111/j.1747-6593.2009.00196.x>
- Kalesnik, F. y Quintana, R. (2006). *El Delta del Rio Paraná como un mosaico de humedales. Caso de estudio: La reserva de biosfera MAB-UNESCO "Delta del Paraná"*. *Geociencias*, 5(1), 22–37.
- Kandus, P. y Quintana, R. (2016). *The Paraná River Delta*. En C. Finlayson, G. Milton, R. Prentice y N. Davidson (Eds.), *The Wetland Book* (pp. 1–9). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6173-5>
- Kawaletz, H., Mölder, I., Annighöfer, P., Terwei, A., Zerbe, S. y Ammer, C. (2014). *Pot experiments with woody species - a review*. *Forestry*, 84, 482–491. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpu017>
- Kelty, M. (2006). *The role of species mixtures in plantation forestry*. *Forest Ecology and Management*, 233, 195–204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.011>
- Knowe, S., Foster, G., Rousseau, R. y Nance, W. (1994). *Eastern cottonwood clonal mixing study: predicted diameter distributions*. *Canadian Journal of Forest Research*, 24, 405–414.

- Kohout, P., Sýkorová, Z., Bahram, M., Hadincová, V., Albrechtová, J., Tedersoo, L. y Vohník, M. (2011). *Ericaceous dwarf shrubs affect ectomycorrhizal fungal community of the invasive Pinus strobus and native Pinus sylvestris in a pot experiment*. *Mycorrhiza*, 21(5), 403–412. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0350-2>
- Koo, Y., Yeo, J., Woo, K. y Kim, T. (2007). *Selection of superior clones by stability analysis of growth performance in Populus davidiana dode at age 12*. *Silvae Genetica*, 56, 93–101. <https://doi.org/10.1515/sg-2007-0015>
- Koop-Jakobsen, K., Meier, R. y Mueller, P. (2021). *Plant-mediated rhizosphere oxygenation in the native invasive salt marsh grass Elymus athericus*. *Frontiers in Plant Science*, 12, 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.669751>
- Kranner, I., Minibayeva, F., Beckett, R. y Seal, C. (2010). *What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science*. *New Phytologist*, 188(3), 655–673. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03461.x>
- Kreuzwieser, J., Fürniss, S. y Rennenberg, H. (2002). *Impact of waterlogging on the N-metabolism of flood tolerant and non-tolerant tree species*. *Plant, Cell and Environment*, 25(8), 1039–1049. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00886.x>
- Kruger, E. y Volin, J. (2006). *Reexamining the empirical relation between plant growth and leaf photosynthesis*. *Functional Plant Biology*, 33, 421–429. <https://doi.org/https://doi.org/10.1071/FP05310>
- Lambers, H., Chapin III, F., Pons, T. y Pons, Y. (2008). *Plant physiological ecology* (2ª ed.). Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>
- Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups* (4ª ed.). Springer-Verlag.
- Larjavaara, M. (2008). *A review on benefits and disadvantages of tree diversity*. *The Open Forest Science Journal*, 1(1), 24–26. <https://doi.org/10.2174/1874398600801010024>
- Lawlor, D. (2002). *Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: Mechanisms are the key to understanding production systems*. *Journal of Experimental Botany*, 53(370), 773–787. <https://doi.org/10.1093/jxb/53.370.773>

- Lei, Y., Yin, C. y Li, C. (2006). *Differences in some morphological, physiological, and biochemical responses to drought stress in two contrasting populations of Populus przewalskii*. *Physiologia Plantarum*, 127(2), 182–191. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00638.x>
- Lewis, J., Ward, J. y Tissue, D. (2010). *Phosphorus supply drives nonlinear responses of cottonwood (Populus deltoides) to increases in CO₂ concentration from glacial to future concentrations*. *New Phytologist*, 187(2), 438–448. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03307.x>
- Li, H., Zhang, G., Xie, H., Li, K. y Zhang, S. (2015). *The effects of the phenol concentrations on photosynthetic parameters of Salix babylonica L.* *Photosynthetica*, 53(3), 430–435. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0135-0>
- Li, P., Ma, B., Guo, S., Ding, T. y Xiong, Y. (2022). *Bottom-up redistribution of biomass optimizes energy allocation, water use and yield formation in dryland wheat improvement*. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 102(8), 3336–3349. <https://doi.org/10.1002/jsfa.11680>
- Li, Y., Duan, B., Chen, J., Korpelainen, H., Niinemets, Ü. y Li, C. (2016). *Males exhibit competitive advantages over females of Populus deltoides under salinity stress*. *Tree Physiology*, 36(12), 1573–1584. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw070>
- Li, Z., Peng, D., Zhang, X., Peng, Y., Chen, M., Ma, X., Huang, L. y Yan, Y. (2017). *Na⁺ induces the tolerance to water stress in white clover associated with osmotic adjustment and aquaporins-mediated water transport and balance in root and leaf*. *Environmental and Experimental Botany*, 144, 11–24. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.09.011>
- Liancourt, P., Boldgiv, B., Song, D., Spence, L., Helliker, B., Petraitis, P. y Casper, B. (2015). *Leaf-trait plasticity and species vulnerability to climate change in a Mongolian steppe*. *Global Change Biology*, 21(9), 3489–3498. <https://doi.org/10.1111/gcb.12934>
- Lin, X., Wang, X., Zeng, Q. y Yang, Q. (2022). *Leaf structure and photosynthesis in Populus alba under naturally fluctuating environments*. *Photosynthetica*, 60(2), 240–250. <https://doi.org/10.32615/ps.2022.012>
- Liu, Y., Dawson, W., Prati, D., Haeuser, E., Feng, Y. y Van Kleunen, M. (2016). *Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded?* *Annals of Botany*, 118(7), 1329–1336. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw180>

- Liu, Z. y Dickmann, D. (1992). *Responses of two hybrid Populus clones to flooding, drought, and nitrogen availability. I. Morphology and growth*. Canadian Journal of Botany, 70, 2265–2270.
- Lopez, O. y Kursar, T. (1999). *Flood tolerance of four tropical tree species*. Tree Physiology, 19(14), 925–932. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.14.925>
- Lü, X., Reed, S., Yu, Q., He, N., Wang, Z. y Han, X. (2013). *Convergent responses of nitrogen and phosphorus resorption to nitrogen inputs in a semiarid grassland*. Global Change Biology, 19(9), 2775–2784. <https://doi.org/10.1111/gcb.12235>
- Luquez, V., Achinelli, F. y Cortizo, S. (2012). *Evaluation of flooding tolerance in cuttings of Populus clones used for forestation at the Paraná River Delta, Argentina*. Southern Forests, 74(1), 61–70. <https://doi.org/10.2989/20702620.2012.686214>
- Lüttge, U., Escher, P., Paluch, R., Pfanz, H., Wittmann, C., Rennenberg, H. y Rakowski, K. (2011). *Variability of photosynthetic capacity and water relations of Pinus sylvestris L. in the field*. Biological Plantarum, 55(1), 90–98. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s10535-011-0012-z>
- Maathuis, F., Ahmad, I. y Patishtan, J. (2014). *Regulation of Na⁺ fluxes in plants*. Frontiers in Plant Science, 5(467), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00467>
- Maherali, H. y DeLucia, E. (2000). *Xylem conductivity and vulnerability to cavitation of ponderosa pine growing in contrasting climates*. Tree Physiology, 20(13), 859–867. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.13.859>
- Maillard, A., Diquélou, S., Billard, V., Laîné, P., Garnica, M., Prudent, M., Garcia-Mina, J., Yvin, J. y Ourry, A. (2015). *Leaf mineral nutrient remobilization during leaf senescence and modulation by nutrient deficiency*. Frontiers in Plant Science, 6(317), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00317>
- Malvárez, A. (1999). *El Delta del Río Paraná como mosaico de humedales*. En A. Malvárez (Ed.), *Temas sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica* (pp. 35–53). Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe.

- Mancuso, S. y Shabala, S. (2010). *Waterlogging signalling and tolerance in plants*. S. (1ª ed.). Springer - Verlag.
- Marron, N., Dillen, S. y 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>
- Marron, N., Dreyer, E., Boudouresque, E., Delay, D., Petit, J., Delmotte, F. y 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 Physiology*, 23(18), 1225–1235. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.18.1225>
- Marron, N., Villar, M., Dreyer, E., Delay, D., Boudouresque, E., Petit, J., Delmotte, F., Guehl, J. y 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>
- Massa, S., Paulino, C., Serrão, E., Duarte, C. y Arnaud-Haond, S. (2013). *Entangled effects of allelic and clonal (genotypic) richness in the resistance and resilience of experimental populations of the seagrass Zostera noltii to diatom invasion*. *BMC Ecology*, 13 (39), 1-12. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-13-39>
- Melcher, P., Holbrook, N., Burns, M., Zwieniecki, M., Cobb, A., Brodribb, T., Choat, B. y Sack, L. (2012). *Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field*. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 685–694. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00204.x>
- Melnikova, N., Borkhert, E., Snezhkina, A., Kudryavtseva, A. y Dmitriev, A. (2017). *Sex-specific response to stress in Populus*. *Frontiers in Plant Science*, 8(1827), 1–6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01827>
- Messier, C., Bauhus, J., Sousa-Silva, R., Auge, H., Baeten, L., Barsoum, N., Bruelheide, H., Caldwell, B., Cavender-Bares, J., Dhiedt, E., Eisenhauer, N., Ganade, G., Gravel, D., Guillemont, J., Hall, J., Hector, A., Hérault, B., Jactel, H., Koricheva, J., Kreft, H., Mereu, S., Muys, B., Nock, C., Paquette, A., Parker, J., Perring, M., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P., Scherer-Lorenzen, M., Schnabel, F., Verheyen, K., Weih, M., Wollni, M. y Zemp, D. (2021). *For the sake of resilience and multifunctionality, let's diversify planted forests!* *Conservation Letters*, 15(12829), 1-8. <https://doi.org/10.1111/conl.12829>

- Meyer, M., Morgenstern, K., Heilig, D., Heil, B., Kovács, G., Leibing, C. y Krabel, D. (2021). *Biomass allocation and root characteristics of early-stage poplars (*Populus spp.*) for assessing their water-deficit response during SRC establishment*. *Bioenergy Research*, 14(2), 385–398. <https://doi.org/10.1007/s12155-021-10264-6>
- Millard, P., Wendler, R., Grassi, G., Grelet, G. y Tagliavini, M. (2006). *Translocation of nitrogen in the xylem of field-grown cherry and poplar trees during remobilization*. *Tree Physiology*, 26(4), 527–536. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.4.527>
- Moghaddam, E. (2014). *Growth, development and yield in pure and mixed forest stands*. *International Journal of Advanced Biological and Biomedical Research*, 2(10), 2725–2730. http://ijabbr.com/article_10205_0c7888600affb53e7fec73d4fa1036e6.pdf
- Monclus, R., Dreyer, E., Delmotte, F., Villar, M., Delay, D., Boudouresque, E., Petit, J., Marron, N., Bréchet, C. y Brignolas, F. (2005). *Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltooides* 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, F., Delay, D., Petit, J., Barbaroux, C., Le Thiec, D., Bréchet, C. y Brignolas, F. (2006). *Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltooides* x *Populus nigra**. *New Phytologist*, 169(4), 765–777. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01630.x>
- Montagnini, F., Eibl, B., Fernandez, R. y Brewer, M. (2009). *Estrategias para la restauración de paisajes forestales. Experiencias en Misiones, Argentina*. *Ciencia e Investigación Forestal*, 15(2), 191–205. <https://doi.org/https://doi.org/10.52904/0718-4646.2009.322>
- Munns, R. y Gilliam, M. (2015). *Salinity tolerance of crops - what is the cost?* *New Phytologist*, 208(3), 668–673. <https://doi.org/10.1111/nph.13519>
- Munns, R., Wallace, P., Teakle, N. y Colmer, T. (2010). *Measuring soluble ion concentrations (Na^+ , K^+ , Cl^-) in salt-treated plants*. En R. Sunkar (Ed.), *Plant stress tolerance. Methods in molecular biology*. (Vol. 639, pp. 371–382). Humana Press. <https://doi.org/10.1007/978-1-60761-702-0>
- Murchie, E. y Lawson, T. (2013). *Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications*. *Journal of Experimental Botany* 64(13), 3983–3998. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert208>

- Naumann, G., Podestá, G., Marengo, J., Luterbacher, J., Bavera, D., Arias Muñoz, C., Barbosa, P., Cammalleri, C., Chamorro, L., Cuartas, A., de Jager, A., Escobar, C., Hidalgo, C., Leal de Moraes, O., McCormick, N., Maetens, W., Magni, D., Masante, D., Mazzeschi, M., ... Toreti, A. (2022). *El episodio de sequía extrema de 2019-2021 en la Cuenca del Plata*. Oficina de Publicaciones de la Unión Europea. <https://doi.org/10.2760/346183>
- Nelson, N., Berguson, W., McMahon, B., Cai, M. y Buchman, D. (2018). *Growth performance and stability of hybrid poplar clones in simultaneous tests on six sites*. *Biomass and Bioenergy*, 118, 115–125. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2018.08.007>
- Netzer, F., Pozzi, L., Dubbert, D. y Herschbach, C. (2019). *Improved photosynthesis and growth of poplar during nitrogen fertilization is accompanied by phosphorus depletion that indicates phosphorus remobilization from older stem tissues*. *Environmental and Experimental Botany*, 162, 421–432. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.03.017>
- Nicotra, A., Atkin, O., Bonser, S., Davidson, A., Finnegan, E., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M., Richards, C., Valladares, F. y van Kleunen, M. (2010). *Plant phenotypic plasticity in a changing climate*. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- Nosetto, M., Jobbágy, E., Tóth, T. y Jackson, R. (2008). *Regional patterns and controls of ecosystem salinization with grassland afforestation along a rainfall gradient*. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(2), 1–12. <https://doi.org/10.1029/2007GB003000>
- Novaes, E., Osorio, L., Drost, D., Miles, B., Boaventura-Novaes, C., Benedict, C., Dervinis, C., Yu, Q., Sykes, R., Davis, M., Martin, T., Peter, G. y Kirst, M. (2009). *Quantitative genetic analysis of biomass and wood chemistry of Populus under different nitrogen levels*. *New Phytologist*, 182(4), 878–890. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02785.x>
- Nürnbergger, B. (2013). *Ecological genetics*. En S. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (2ª ed., pp. 714–731). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00038-1>
- Pedersen, O., Sauter, M., Colmer, T. y Nakazono, M. (2021). *Regulation of root adaptive anatomical and morphological traits during low soil oxygen*. *New Phytologist*, 229(1), 42–49. <https://doi.org/10.1111/nph.16375>

- Pellis, A., Laureysens, I. y Ceulemans, R. (2004). *Genetic variation of the bud and leaf phenology of seventeen poplar clones in a short rotation coppice culture*. *Plant Biology*, 6(1), 38–46. <https://doi.org/10.1055/s-2003-44746>
- Peng, Y., Dong, Y., Tu, B., Zhou, Z., Zheng, B., Luo, L., Shi, C. y Du, K. (2013). *Roots play a vital role in flood-tolerance of poplar demonstrated by reciprocal grafting*. *Flora*, 208, 479–487. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.08.001>
- Pereyra, F., Baumann, V., Altinier, V., Ferrer, J. y Tchilinguirian, P. (2004). *Génesis de suelos y evolución del paisaje en el delta del río Paraná*. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 59(2), 229-242.
- Pimentel, N., Gazzana, D., Spanevello, J., Lencina, K. y Bisognin, D. (2021). *Effect of mini-cutting size on adventitious rooting and morphophysiological quality of Ilex paraguariensis plantlets*. *Journal of Forestry Research*, 32(2), 815–822. <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01126-6>
- Poorter, H., Bühler, J., Van Dusschoten, D., Climent, J. y Postma, J. (2012). *Pot size matters: A meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth*. *Functional Plant Biology*, 39(11), 839–850. <https://doi.org/10.1071/FP12049>
- Poorter, H., Niklas, K., Reich, P., Oleksyn, J., Poot, P. y Mommer, L. (2012). *Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control*. *New Phytologist*, 193(1), 30–50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Prieto, I., Armas, C. y Pugnaire, F. (2012). *Water release through plant roots: New insights into its consequences at the plant and ecosystem level*. *New Phytologist*, 193(4), 830–841. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04039.x>
- Rae, A., Robinson, K., Street, N. y Taylor, G. (2004). *Morphological and physiological traits influencing biomass productivity in short-rotation coppice poplar*. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(7), 1488–1498. <https://doi.org/10.1139/X04-033>
- Rajput, V., Minkina, T., Yaning, C., Sushkova, S., Chaplign, V. y Mandzhieva, S. (2016). *A review on salinity adaptation mechanism and characteristics of Populus euphratica, a boon for arid ecosystems*. *Acta Ecologica Sinica*, 36(6), 497–503. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2016.08.001>

- Rascher, U., Liebig, M. y Lüttge, U. (2000). *Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field*. *Plant, Cell and Environment*, 23, 1397–1405. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x>
- Reckling, M., Ahrends, H., Chen, T., Eugster, W., Hadasch, S., Knapp, S., Laidig, F., Linstädter, A., Macholdt, J., Piepho, H., Schiffers, K. y Döring, T. (2021). *Methods of yield stability analysis in long-term field experiments. A review*. *Agronomy for Sustainable Development*, 41(27), 1–28. <https://doi.org/10.1007/s13593-021-00681-4>
- Rennenberg, H., Wildhagen, H. y Ehling, B. (2010). *Nitrogen nutrition of poplar trees*. *Plant Biology*, 12, 275–291.
- Rezende, G., Lima, J., da Costa Dias, D., de Lima, B., Mendes Aguiar, A., de Lellis Garcia Bertolucci, F. y Ramalho, M. (2019). *Clonal composites: an alternative to improve the sustainability of production in eucalypt forests*. *Forest Ecology and Management*, 449(117445), 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.042>
- Ritchie, R. (2008). *Fitting light saturation curves measured using modulated fluorometry*. *Photosynthesis Research*, 96(3), 201–215. <https://doi.org/10.1007/s11120-008-9300-7>
- Rodríguez, M., Achinelli, F. y Luquez, V. (2015). *Leaf traits related to productivity in Populus deltoides during the post-flooding period*. *Trees*, 29(3), 953–960. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1189-0>
- Rodríguez, M., Doffo, G., Cerrillo, T. y Luquez, V. (2018). *Acclimation of cuttings from different willow genotypes to flooding depth level*. *New Forests*, 49(3), 415–427. <https://doi.org/10.1007/s11056-018-9627-7>
- Rodríguez, M. y Luquez, V. (2016). *Poplars and willows responses to flooding stress*. En M. Desmond (Ed.), *Poplars and willows: cultivation, applications and environmental benefits* (pp. 103–130). Nova Science Publishers.
- Rodríguez, M., Lauff, D., Cortizo, S. y Luquez, V. (2020). *Variability in flooding tolerance, growth and leaf traits in a Populus deltoides intraspecific progeny*. *Tree Physiology*, 40(1), 19–29. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz128>
- Rodríguez, M., Mozo, I., Cortizo, S., Cappa, E. y Luquez, V. (2021). *Early rooting and flooding tolerance in cuttings from a Populus deltoides full-sib family under greenhouse conditions*. *Canadian Journal of Forest Research*, 51, 732–741. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0137>

- Roháček, K. (2002). *Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships*. *Photosynthetica*, 40(1), 13–29. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1020125719386>
- Rood, S., Nielsen, J., Shenton, L., Gill, K. y Letts, M. (2010). *Effects of flooding on leaf development, transpiration, and photosynthesis in narrowleaf cottonwood, a willow-like poplar*. *Photosynthesis Research*, 104(1), 31–39. <https://doi.org/10.1007/s11120-009-9511-6>
- Rovida Kojima, E., Gonzalez, V., Mundo, I., Guevara, A., Biruk, L. y Giordano, C. (2022). *Differential responses of Populus deltoides and Populus × canadensis clones to short-term water deficit*. *New Forests*, 2022, 1–17. <https://doi.org/10.1007/s11056-022-09929-7>
- Rubilar, R., Lee Allen, H., Fox, T., Cook, R., Albaugh, T. y Campoe, O. (2018). *Advances in silviculture of intensively managed plantations*. *Current Forestry Reports*, 4(1), 23–34. <https://doi.org/10.1007/s40725-018-0072-9>
- Russo, G., Beritognolo, I., Sabatti, M., Climent, J., Lauteri, M. y De Angelis, P. (2018). *Functional relationships between leaves and stem across canopy layers in two contrasting clones of Populus nigra L.* *Plant Physiology and Biochemistry*, 133, 22–28. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.10.023>
- Sadras, V., Montoro, A., Moran, M. y Aphalo, P. (2012). *Elevated temperature altered the reaction norms of stomatal conductance in field-grown grapevine*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 165, 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.06.005>
- Sadras, V., Reynolds, M., de la Vega, A., Petrie, P. y Robinson, R. (2009). *Phenotypic plasticity of yield and phenology in wheat, sunflower and grapevine*. *Field Crops Research*, 110(3), 242–250. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.09.004>
- Sarandón, S. (2020). *Biodiversidad, agroecología y agricultura sustentable*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP). <https://doi.org/10.35537/10915/109141>
- Sardans, J. y Peñuelas, J. (2013). *Tree growth changes with climate and forest type are associated with relative allocation of nutrients, especially phosphorus, to leaves and wood*. *Global Ecology and Biogeography*, 22(4), 494–507. <https://doi.org/10.1111/geb.12015>

- Scheiner, S. (1993). *Genetics and evolution of phenotypic plasticity*. Annual Review of Ecology and Systematics, 24, 35–68. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000343>
- Schollenberger, C. y Simon, R. (1945). *Determination of exchange capacity and exchangeable bases in soil. Amonium acetate Method*. Soil Science, 59, 13-24.
- Schreiber, S., Hacke, U., Hamann, A. y Thomas, B. (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>
- Shang, B., Feng, Z., Li, P. y Calatayud, V. (2018). *Elevated ozone affects C, N and P ecological stoichiometry and nutrient resorption of two poplar clones*. Environmental Pollution, 234, 136–144. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.11.056>
- Sharma, R., Mason, E. y Sorensson, C. (2008). *Productivity of radiata pine (Pinus radiata D. Don.) clones in monoclonal and clonal mixture plots at age 12 years*. Forest Ecology and Management, 255(1), 140–148. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.033>
- Sharmin, S., Lipka, U., Polle, A. y Eckert, C. (2021). *The influence of transpiration on foliar accumulation of salt and nutrients under salinity in poplar (Populus × canescens)*. PLoS ONE, 16(6), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253228>
- Silva, P., Sánchez, A., Opazo, M., Mardones, L. y Acevedo, E. (2022). *Grain yield, anthesis-silking interval, and phenotypic plasticity in response to changing environments: Evaluation in temperate maize hybrids*. Field Crops Research, 285(108583), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108583>
- Singh, M., Jain, M. y Pant, R. (1999). *Clonal variability in photosynthetic and growth characteristics of Populus deltoides under saline irrigation*. Photosynthetica, 36(4), 605–609. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1007056524146>
- Sixto, H., Gil, P., Ciria, P., Camps, F., Sánchez, M., Cañellas, I. y Voltas, J. (2014). *Performance of hybrid poplar clones in short rotation coppice in Mediterranean environments: Analysis of genotypic stability*. GCB Bioenergy, 6(6), 661–671. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12079>
- Sixto, H., Grau, J., Alba, N. y Alía, R. (2005). *Response to sodium chloride in different species and clones of genus Populus L*. Forestry, 78(1), 93–104. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi009>

- Sommers, L. y Nelson, D. (1972). *Determination of total phosphorus in soils: a rapid perchloric acid digestion procedure*. *Soil Chemistry*, 36, 902-904.
- Staab, M. y Schuldt, A. (2020). *The influence of tree diversity on natural enemies — A review of the “enemies” hypothesis in forests*. *Current Forestry Reports*, 6, 243–259. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s40725-020-00123-6>
- Stoláriková-vaculíková, M., Romeo, S., Minnocci, A., Luxová, M., Vaculík, M., Lux, A. y Sebastiani, L. (2015). *Anatomical , biochemical and morphological responses of poplar Populus deltoides clone Lux to Zn excess*. *Environmental and Experimental Botany*, 109, 235–243. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.07.001>
- Stovall, J., Fox, T. y Seiler, J. (2012). *Short-term changes in biomass partitioning of two full-sib clones of Pinus taeda L. under differing fertilizer regimes over 4 months*. *Trees*, 26(3), 951–961. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0673-4>
- Stratton, L. y Goldstein, G. (2001). *Carbon uptake, growth and resource-use efficiency in one invasive and six native Hawaiian dry forest tree species*. *Tree Physiology*, 21(18), 1327–1334. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.18.1327>
- Suzuki, N., Rivero, R., Shulaev, V., Blumwald, E. y Mittler, R. (2014). *Abiotic and biotic stress combinations*. *New Phytologist*, 203(1), 32–43. <https://doi.org/10.1111/nph.12797>
- Tardif, J., Dickson, H., Conciatori, F., Nolin, A. y Bergeron, Y. (2021). *Are periodic (intra-annual) tangential bands of vessels in diffuse-porous tree species the equivalent of flood rings in ring-porous species? Reproducibility and cause*. *Dendrochronologia*, 70(125889), 125889. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125889>
- Thomas, F., Yu, R., Schäfer, P., Zhang, X. y Lang, P. (2017). *How diverse are Populus “diversifolia” leaves? Linking leaf morphology to ecophysiological and stand variables along water supply and salinity gradients*. *Flora*, 233, 68–78. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.05.007>
- Tollenaar, M. y Lee, E. (2002). *Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize*. *Field Crops Research*, 75, 161–169. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00024-2](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00024-2)

- Trifilò, P., Petruzzellis, F., Abate, E. y Nardini, A. (2021). *The extra-vascular water pathway regulates dynamic leaf hydraulic decline and recovery in Populus nigra*. *Physiologia Plantarum*, 172(1), 29–40. <https://doi.org/10.1111/ppl.13266>
- Tschapinski, T. y Blake, T. (1989). *Water relations, photosynthetic capacity, and root/shoot partitioning of photosynthate as determinants of productivity in hybrid poplar*. *Canadian Journal of Botany*, 67(6), 1689–1697. <https://doi.org/10.1139/b89-213>
- Tyree, M., Kolb, K., Rood, S. y Patiño, S. (1994). *Vulnerability to drought-induced cavitation of riparian cottonwoods in Alberta: a possible factor in the decline of the ecosystem?* *Tree Physiology*, 14(5), 455–466.
- Valladares, F., Sanchez-gomez, D. y Zavala, M. (2006). *Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications*. *Journal of Ecology*, 94(6), 1103–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Valladares, F., Wright, J., Lasso, E., Kitajima, K. y Pearcy, R. (2000). *Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest*. *Ecology*, 81(7), 1925–1936. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1925:PPRTLO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1925:PPRTLO]2.0.CO;2)
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Quero, J., Poorter, H., Valladares, F. y Marañón, T. (2004). *Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas*. En F. Valladares (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 191–227). Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A.
- Visser, E. y Voesenek, L. (2004). *Acclimation to soil flooding-sensing and signal-transduction*. *Plant and Soil*, 254, 197–214. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-1650-0>
- Walkley, A. y Black, I. (1934). *An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method*. *Soil Science*, 37, 29–38.
- Walters, M., Kruger, E. y Reich, P. (1993). *Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations*. *Oecologia*, 96(2), 219–231. <https://doi.org/10.1007/BF00317735>

- Warren, C. y Adams, M. (2005). *What determines interspecific variation in relative growth rate of Eucalyptus seedlings?* *Oecologia*, 144(3), 373–381. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0092-6>
- Wellburn, A. (1994). *The spectral determination of Chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution.* *Journal of Plant Physiology*, 144(3), 307–313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
- Weng, Y., Park, Y. y Krasowski, M. (2010). *Managing genetic gain and diversity in clonal deployment of white spruce in New Brunswick, Canada.* *Tree Genetics and Genomes*, 6(3), 367–376. <https://doi.org/10.1007/s11295-009-0255-4>
- West-Eberhard, M. (2008). *Phenotypic plasticity.* En S. Jørgensen y B. Fath (Eds.), *Encyclopedia of Ecology* (1ª ed., pp. 2701–2707). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00837-5>.
- Wright, J. (1976). *Introduction to forest genetics* (1ª ed., pp. 159-185). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-127-65250-4.X5001-1>
- Xiao, X., Xu, X. y Yang, F. (2008). *Adaptive responses to progressive drought stress in two Populus cathayana populations.* *Silva Fennica*, 42(5), 705–719. <https://doi.org/10.14214/sf.224>
- Xu, X., Peng, G., Wu, C., Korpelainen, H. y Li, C. (2008). *Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of Populus cathayana.* *Tree Physiology*, 28(11), 1751–1759. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.11.1751>
- Yang, F., Wang, Y., Wang, J., Deng, W., Liao, L. y Li, M. (2011). *Different eco-physiological responses between male and female Populus deltoides clones to waterlogging stress.* *Forest Ecology and Management*, 262(11), 1963–1971. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.039>
- Yang, F., Xiao, X., Zhang, S., Korpelainen, H. y Li, C. (2009). *Salt stress responses in Populus cathayana Rehder.* *Plant Science*, 176(5), 669–677. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2009.02.008>
- Yang, H., Yu, Y., Wang, Y., Xu, X. y Han, Z. (2019). *Distribution and re-transportation of sodium in three Malus species with different salt tolerance.* *Plant Physiology and Biochemistry*, 136, 162–168. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.01.022>

- Yi, L., Li, B., Korpelainen, H., Yu, F., Wu, L., Tong, L. y Liu, M. (2020). *Mechanisms of drought response in Populus*. *Southern Forests*, 82(4), 359–366. <https://doi.org/10.2989/20702620.2020.1733755>
- Yin, C., Berninger, F. y Li, C. (2006). *Photosynthetic responses of Populus przewalski subjected to drought stress*. *Photosynthetica*, 44(1), 62–68. <https://doi.org/10.1007/s11099-005-0159-y>
- Yu, Q. y Pulkkinen, P. (2003). *Genotype-environment interaction and stability in growth of aspen hybrid clones*. *Forest Ecology and Management*, 173, 25–35. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00819-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00819-2)
- Yu, W., Körner, O. y Schmidt, U. (2020). *Crop photosynthetic performance monitoring based on a combined system of measured and modelled chloroplast electron transport rate in greenhouse tomato*. *Frontiers in Plant Science*, 11(July), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01038>
- Zalesny, J., Zalesny, R., Wiese, A., Sexton, B. y Hall, R. (2008). *Sodium and chloride accumulation in leaf, woody, and root tissue of Populus after irrigation with landfill leachate*. *Environmental Pollution*, 155(1), 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.10.032>
- Zanewich, K., Pearce, D. y Rood, S. (2018). *Heterosis in poplar involves phenotypic stability: Cottonwood hybrids outperform their parental species at suboptimal temperatures*. *Tree Physiology*, 38(6), 789–800. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy019>
- Zeng, F., Yan, H. y Arndt, S. (2009). *Leaf and whole tree adaptations to mild salinity in field grown Populus euphratica*. *Tree Physiology*, 29(10), 1237–1246. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp055>
- Zhang, X., Liu, L., Chen, B., Qin, Z., Xiao, Y., Zhang, Y., Yao, R., Liu, H. y Yang, H. (2019). *Progress in understanding the physiological and molecular responses of Populus to salt stress*. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(1312), 1–17. <https://doi.org/10.3390/ijms20061312>
- Zhang, X., Zang, R. y 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>

- Zhu, C., Chen, Y., Li, W. y Yang, Y. (2014). *Photosynthetic performance of two poplar species in shelterbelt under water-saving irrigation in arid northwest China*. *Nordic Journal of Botany*, 32(5), 602–610. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00350.x>
- Zhu, J. (2001). *Plant salt tolerance*. *Trends in Plant Science*, 6(2), 66–71. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01838-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01838-0)

ANEXO

Tabla A.1. Resumen de las variables incluidas en el Capítulo 1 y medias en los muestreos de verano (V) e invierno (I). Se informa el número total de observaciones (N); la media y desvío estándar (D.E.); el mínimo (Min) y máximo (Máx); y los estadísticos F y *p*-valor para cada variable.

Variable	Muestreo	N	Media	D.E.	Min	Máx	F	<i>p</i>
DAC (mm)	V	80	13,08	1,13	10,11	16,21	4,73	0,0001
H (m)	V	80	1,63	0,21	1,20	2,09	20,41	<0,0001
IV _{tallo} (cm ³)	V	80	284,58	77,99	122,65	513,20	7,6	<0,0001
PS _{tallos} (g)	V	80	31,96	7,46	17,49	57,47	5,26	<0,0001
PS _{hojas} (g)	V	80	26,77	4,23	18,79	37,42	7,37	<0,0001
PS _{raíces finas} (g)	V	80	12,94	3,71	6,516	24,06	2,65	0,0107
PS _{raíces gruesas} (g)	V	80	0,97	0,79	0	4,52	2,12	0,039
PS _{raíces} (g)	V	80	13,91	3,86	7,24	25,92	2,68	0,0098
PS _{total} (g)	V	80	72,63	12,05	51,75	107,75	3,96	0,0004
Tamaño medio hoja (cm ²)	V	80	135,82	27,54	69,90	209,50	19,17	<0,0001
AFE (cm ² g ⁻¹)	V	80	152,13	11,46	124,49	186,86	2,69	0,0097
AF (cm ²)	V	80	3624,08	598,01	2371,72	5518,19	5,36	<0,0001
Densidad estomática (n° cm ⁻²)	V	47	211,11	46,55	124,68	322,08	16,34	<0,0001
Conductancia estomática (μmol m ⁻² s ⁻¹)	V	371	538,35	395,25	12,10	2154,70	2,74	0,0042
kh (g cm s ⁻¹ MPa ⁻¹)	V	70	57,31	20,52	22,39	127,77	4,71	0,0001
ks (g cm ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹)	V	70	75,72	23,56	32,93	133,41	3,82	0,0007
kl (g cm ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹)	V	70	0,01	0,01	0,01	0,03	6,88	<0,0001
K _{hoja} (kg MPa ⁻¹ s ⁻¹)	V	32	3,70E-06	1,70E-06	1,70E-06	8,90E-06	3,27	0,0131
Clorofila total (μmol cm ⁻²)	V	50	20,45	6,80	5,15	32,93	2,96	0,0085
Clorofila a / Clorofila b	V	50	2,24	0,25	1,663	2,638	1,33	0,2515
Carotenoides (μmol cm ⁻²)	V	50	3,14	1,02	1,348	5,088	1,72	0,1157
SPAD	V	49	31,12	4,79	18,7	41,3	6,79	<0,0001
EVAP	V	104	2,66	1,14	0,49	6,3	0,76	0,6501
GS	V	104	154,28	94,90	24	425	0,81	0,604
Asat	V	104	11,38	4,68	1,5	22	1,98	0,05
CI	V	104	184,65	48,25	63	311	0,96	0,4754
WUEi	V	104	4,51	1,40	0,74	7,52	1,19	0,3117
R	V	55	-1,74	0,59	-3,8	-0,6	1,74	0,107

Variable	Muestreo	N	Media	D.E.	Mín	Máx	F	p
N _{hojas} (%)	V	80	1,99	0,22	1,69	2,53	2,69	0,0315
P _{hojas} (ppm)	V	80	1935	434	737	2938	1,66	0,166
Contenido N hojas (g)	V	80	0,47	0,08	0,31	0,72	2,29	0,0259
Contenido P hojas (g)	V	80	0,05	0,01	0,02	0,08	7,34	<0,0001
N _{tallos} (%)	V	80	0,53	0,10	0,28	0,70	1,93	0,106
P _{tallos} (ppm)	V	80	2221	491	1427	3388	0,96	0,527
Contenido N tallos (g)	V	80	0,17	0,05	0,06	0,35	3,96	0,0004
Contenido P tallos (g)	V	80	0,07	0,02	0,03	0,13	5,41	<0,0001
N _{raíces} (%)	V	80	1,15	0,11	0,95	1,38	1,49	0,2199
P _{raíces} (ppm)	V	80	1380	185	1054	1855	1,85	0,1212
Contenido N raíces (g)	V	80	0,16	0,04	0,08	0,28	2,35	0,0221
Contenido P raíces (g)	V	80	0,02	0,01	0,01	0,04	2,95	0,005
CTN (g)	V	80	0,80	0,13	0,55	1,28	2,09	0,0424
CTP (g)	V	80	0,14	0,03	0,089	0,199	4,01	0,0004
N/P foliar	V	80	5,95	0,88	4,30	8,40	7,09	<0,0001
Eficiencia N	V	80	91,33	7,76	77,22	110	7,71	<0,0001
Eficiencia P	V	80	540,68	75,30	404,32	738,97	6,97	<0,0001
Consumo hídrico (kg h ⁻¹)	V	130	0,03	0,01	0,01	0,08	0,59	0,8043
Tasa Transpiratoria (kg m ⁻² h ⁻¹)	V	130	0,07	0,02	0,027	0,18	6,56	<0,0001
Consumo H ₂ O (kg)		40	128,82	17,77	99,05	176,5	4,41	0,001
WUE	I	40	1,30E-03	2,70E-04	8,80E-04	2,00E-03	1,29	0,281
DAC (mm)	I	118	18,27	1,99	13,55	26	4,34	0,0001
H (m)	I	118	2,23	0,36	1,34	3,38	25,36	<0,0001
IV _{tallo} (cm ³)	I	118	768,55	285,00	246,03	2284,88	9,19	<0,0001
PS _{tallos} (g)	I	116	89,68	26,70	40,70	186,90	16,80	<0,0001
PS _{raíces finas} (g)	I	116	53,82	18,69	14,60	132,90	7,20	<0,0001
PS _{raíces gruesas} (g)	I	116	24,32	10,70	2,50	55,70	5,72	<0,0001
PS _{raíces} (g)	I	116	78,14	23,40	25,70	175,40	9,64	<0,0001
PS _{total} (g)	I	116	167,82	36,32	89,30	283,90	9,76	<0,0001
kh (g cm s ⁻¹ MPa ⁻¹)	I	116	46,10	26,06	5,13	125,64	19,68	<0,0001
ks (g cm ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹)	I	116	32,08	19,69	3,22	90,24	33,22	<0,0001
N _{hojas} (%)	I	30	1,16	0,18	0,87	1,63	5,20	0,001
P _{hojas} (ppm)	I	30	1815	497	1033	3105	6,14	0,0004
N _{tallos} (%)	I	30	1,11	0,20	0,73	1,66	0,41	0,9132

Variable	Muestreo	N	Media	D.E.	Mín	Máy	F	p
P_{tallos} (ppm)	I	30	1377	490	1007	3078	2,32	0,0562
Contenido N tallos (g)	I	116	1,01	0,39	0,34	2,56	18,32	<0,0001
Contenido P tallos (g)	I	116	0,13	0,07	0,04	0,41	21,25	<0,0001
N_{raíces} (%)	I	30	1,03	0,16	0,79	1,41	4,29	0,0032
P_{raíces} (ppm)	I	30	1529	344	1011	2554	2,87	0,0236
Contenido N raíces (g)	I	115	0,79	0,20	0,33	1,52	2,75	0,0064
Contenido P raíces (g)	I	115	0,12	0,05	0,03	0,29	11,49	<0,0001
CTN (g)	I	116	1,79	0,45	0,90	3,49	9,60	<0,0001
CTP (g)	I	116	0,25	0,09	0,13	0,61	19,62	<0,0001
Eficiencia N	I	116	95,31	13,46	74,77	183,39	3,72	0,0004
Eficiencia P	I	116	714,11	131,42	374,22	952,66	18,53	<0,0001
DAF (cm² día)		10	81,84	13,67	58,68	107,53	-	-
Días con hojas		117	271,44	9,98	222	289	33,77	<0,0001

Tabla A.2. Valores medios de conductividad hidráulica (kh, g cm s⁻¹ MPa⁻¹), conductividad hidráulica específica (ks, g cm⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹) y conductividad hidráulica foliar específica (kl, g cm⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹) del tallo, para los 10 clones de álamo evaluados. Las variables kh y ks fueron medidas en verano e invierno; la variable kl fue estimada para el muestreo de verano. Los valores entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones para un mismo muestreo. En negrita se destacan diferencias significativas entre muestreos para un mismo clon.

Clon	Muestreo	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	F	p
kh	verano	44,0 (±8,6) ab	56,7 (±19,7) abc	60,5 (±19,2) abc	62,6 (±13,4) abc	37,9 (±9,4) a	73,0 (±18,3) bc	57,9 (±14,0) abc	53,4 (±11,8) abc	41,4 (±8,8) a	82,6 (±31,1) c	4,71	0,0001
	invierno	27,2 (±10,3) ab	35,6 (±19,5) abc	55,0 (±15,5) cde	45,0 (±18,9) bcd	26,4 (±12,2) ab	70,8 (±24,3) ef	59,8 (±17,8) de	31,8 (±11,6) ab	20,2 (±7,4) a	86,3 (±20,5) f	19,68	<0,0001
F		13,13	5,14	0,47	5,18	4,44	0,04	0,06	14,62	28,08	0,10		
p		0,0021	0,0367	0,5029	0,0353	0,0513	0,8396	0,8172	0,0015	0,0001	0,7574		
ks	verano	50,0 (±9,8) a	78,0 (±16,5) ab	81,9 (±24,2) ab	93,7 (±18,3) b	59,4 (±19,9) ab	87,9 (±19,3) b	81,4 (±25,6) ab	71,6 (±16,9) ab	58,5 (±15,1) ab	89,8 (±28,5) b	3,82	0,0007
	invierno	14,4 (±6,4) ab	21,8 (±12,6) ab	36,0 (±9,0) cd	28,2 (±12,7) bc	20,1 (±8,8) ab	51,3 (±14,3) e	46,9 (±10,1) de	21,1 (±7,8) ab	13,1 (±5,6) a	66,2 (±13,3) f	33,22	<0,0001
F		92,29	70,31	35,90	90,07	33,49	21,31	17,79	75,01	82,43	6,17		
p		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0003	0,0006	<0,0001	<0,0001	0,0237		
kl	verano	0,0098 (±0,0011) ab	0,0155 (±0,0029) abcde	0,0166 (±0,0043) cde	0,0174 (±0,0044) de	0,0095 (±0,0014) a	0,0163 (±0,0034) bcde	0,0156 (±0,0051) abcde	0,0115 (±0,0021) abcd	0,0108 (±0,0024) abc	0,0204 (±0,0058) e	6,88	<0,0001

Tabla A.3. Concentraciones medias de nitrógeno en hojas, tallos y raíces, para los 10 clones evaluados, en ambos muestreos. Los valores entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones para un mismo muestreo. En negrita se destacan diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre muestreos para un mismo clon.

Concentración de N en las hojas (%)												
	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	F	p
Verano	1,73 (±0,07) c	2,05 (±0,16) abc	2,23 (±0,11)ab	2,14 (±0,12) abc	1,78 (±0,06) c	1,90 (±0,12) abc	1,93 (±0,20) abc	1,80 (±0,07) bc	2,31 (±0,21) a	1,89 (±0,14) abc	5,57	0,0008
Invierno	1,30 (±0,11) ab	1,47 (±0,21) b	1,13 (±0,09)ab	1,15 (±0,07) ab	1,00 (±0,04) a	1,05 (±0,05) a	1,04 (±0,05) a	1,04 (±0,13) a	1,34 (±0,12) ab	1,08 (±0,19) a	5,20	0,0010
F	24,78	14,56	184,05	143,69	325,79	134,54	52,94	77,85	47,19	37,36		
p	0,0156	0,0189	0,0002	0,0003	0,0001	0,0003	0,0019	0,0009	0,0024	0,0036		

Concentración de N en el tallo (%)												
	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	F	p
Verano	0,57 (±0,02)	0,55 (±0,06)	0,57 (±0,07)	0,69 (±0,01)	0,52 (±0,21)	0,50 (±0,10)	0,47 (±0,02)	0,49 (±0,06)	0,49 (±0,05)	0,46 (±0,02)	1,93	0,1060
Invierno	1,25 (±0,16)	1,14 (±0,19)	1,06 (±0,12)	1,18 (±0,34)	1,05 (±0,04)	1,05 (±0,10)	1,04 (±0,23)	1,24 (±0,37)	1,09 (±0,05)	1,05 (±0,28)	0,41	0,9132
F	53,96	25,57	38,8	6,13	18,34	47,41	18,29	12,41	241,61	13,02		
p	0,0018	0,0072	0,0034	0,0686	0,0128	0,0023	0,0129	0,0244	0,0001	0,0226		

Concentración de N en las raíces (%)												
	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	F	p
Verano	1,09 (±0,13)	1,14 (±0,09)	1,18 (±0,06)	1,11 (±0,05)	1,23 (±0,01)	1,06 (±0,09)	1,29 (±0,09)	1,12 (±0,08)	1,19 (±0,11)	1,17 (±0,16)	1,49	0,2199
Invierno	0,98 (±0,05) abc	1,28 (±0,14) c	1,08 (±0,18) abc	0,87 (±0,01) a	1,01 (±0,13) abc	1,03 (±0,10) abc	0,91 (±0,03) ab	0,91 (±0,10) ab	1,02 (±0,14) abc	1,21 (±0,11) bc	4,29	0,0032
F	2,14	2,04	0,77	74,00	8,35	0,07	56,17	8,61	2,85	0,16		
p	0,2173	0,2268	0,4295	0,001	0,0446	0,7993	0,0017	0,0427	0,1665	0,7096		

Tabla A.4. Concentraciones medias de fósforo en hojas, tallos y raíces, para los 10 clones evaluados, en ambos momentos de muestreos. Los valores entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones para un mismo muestreo. En negrita se destacan diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre muestreos para un mismo clon.

Concentración de P en las hojas (ppm)												
	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	<i>F</i>	<i>p</i>
Verano	1892 (±117)	2176 (±475)	1863 (±183)	1838 (±196)	2118 (±412)	1659 (±109)	1689 (±162)	2240 (±221)	2438 (±469)	1876 (±401)	1,66	0,1660
Invierno	1554 (±214) abc	1832 (±274) abcd	1797 (±183) abcd	1641 (±219) abc	1335 (±43) ab	2354 (±651) cd	1677 (±245) abc	1195 (±212) a	2588 (±225) d	2177 (±410) bcd	6,14	0,0004
<i>F</i>	5,77	1,18	0,19	0,40	10,74	3,33	0,0049	34,95	0,25	0,82		
<i>p</i>	0,0742	0,3391	0,6838	0,563	0,0306	0,1422	0,9474	0,0041	0,6449	0,4153		
Concentración de fósforo en el tallo (ppm)												
	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	<i>F</i>	<i>p</i>
Verano	2087 (±383)	2608 (±360)	2326 (±949)	2045 (±255)	1864 (±201)	2252 (±282)	2497 (±489)	1867 (±140)	2535 (±447)	2074 (±159)	0,92	0,5270
Invierno	1617 (±224)	1345 (±310)	1170 (±121)	1174 (±163)	1074 (±47)	1185 (±156)	1120 (±193)	1941 (±1027)	2050 (±626)	1099 (±78)	2,32	0,0562
<i>F</i>	3,37	21,26	4,38	24,73	44,12	5,31	20,63	0,02	1,19	91,02		
<i>p</i>	0,1405	0,0099	0,1046	0,0076	0,0027	0,0825	0,0105	0,9077	0,3367	0,0007		
Concentración de fósforo en las raíces (ppm)												
	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	<i>F</i>	<i>p</i>
Verano	1254 (±138)	1280 (±55)	1413 (±274)	1451 (±41)	1442 (±43)	1361 (±200)	1476 (±183)	1235 (±161)	1646 (±248)	1268 (±92)	1,85	0,1212
Invierno	1545 (±337) ab	1426 (±208) ab	1261 (±273) a	1691 (±293) ab	1549 (±231) ab	1304 (±147) a	1294 (±295) a	1432 (±274) ab	2172 (±334) b	1613 (±286) ab	2,87	0,0236
<i>F</i>	1,92	1,38	0,47	1,97	0,62	0,16	0,82	1,15	4,8	3,94		
<i>p</i>	0,2382	0,3049	0,5325	0,2332	0,4737	0,7102	0,4156	0,3439	0,0937	0,1180		

Tabla A.5. Valores promedios de PS_{total} , PS_{hojas} , PS_{tallo} y $PS_{raíces}$ para cada uno de los tratamientos al final del ensayo considerando los 10 clones juntos. Los valores entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos de un mismo ensayo. Se informa el valor del estadístico F para los factores clon, tratamiento (trat) y la interacción entre ambos (clon*trat). * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Tratamientos	PS_{total} (g)	PS_{hojas} (g)	PS_{tallo} (g)	$PS_{raíces}$ (g)
Control	113,97 c (±29,76)	38,03 (±8,74)	65,25 (±19,23)	6,95 ab (±4,33)
Salinidad	97,17 b (±21,17)	32,21 (±9,63)	54,46 (±17,89)	5,25 a (±3,52)
Sequía	73,68 a (±17,83)	26,94 (±6,27)	38,11 (±11,04)	8,00 b (±4,46)
<i>F</i>				
<i>clon</i>	3,62***	4,38***	24,68***	1,72
<i>trat</i>	40,86***	33,25***	121,79***	6,36**
<i>clon*trat</i>	1,010	2,02**	2,27**	1,59

Tabla A.6. Análisis de la varianza para la variable altura total (cm) al final del ensayo (día 90).

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	334188,53	29	11523,74	36,65	<0,0001
Clon	185444,72	9	20604,97	65,52	<0,0001
Tratamiento	138025,68	2	69012,84	219,5	<0,0001
Clon*Tratamiento	9630,84	18	535,05	1,7	0,0389
Error	83963,4	267	314,47		
Total	418151,93	296			

Tabla A.7. Análisis de la varianza y comparación de medias (test de Tukey) para el cociente entre la altura final y altura inicial.

F.V.	SC	gl	CM	F
Modelo	98,3	29	3,39	7,09
Clon	41,79	9	4,64	9,71
Tratamiento	48,75	2	24,37	50,98
Clon*Tratamiento	7,95	18	0,44	0,92
Error	128,61	269	0,48	
Total	226,91	298		

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=0,56708

Error: 0,4781 gl: 269

Clon	Medias	n	E.E.	
NAN	3,5	30	0,13	A
PYT	3,49	30	0,13	A
GUA	3,35	30	0,13	A
HOV	3,15	30	0,13	AB
ÑAC	3,09	29	0,13	AB
CAR	3,02	30	0,13	AB
PAY	3	30	0,13	ABC
A129	2,68	30	0,13	BCD
R22	2,44	30	0,13	CD
TRI	2,42	30	0,13	D

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=0,22991

Error: 0,4781 gl: 269

Tratamiento	Medias	n	E.E.	
Control	3,57	99	0,07	A
Salinidad	2,86	100	0,07	B
Sequia	2,61	100	0,07	C

Tabla A.8. Análisis de la varianza para la variable conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) del día 48 desde el comienzo de los estreses por salinidad y sequía (última medición).

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	6934737,96	29	239128,9	4,3	<0,0001
Clon	480883,46	9	53431,5	0,96	0,4811
Tratamiento	5913347,77	2	2956673,89	53,16	<0,0001
Clon*Tratamiento	540506,74	18	30028,15	0,54	0,9264
Error	3336954,27	60	55615,9		
Total	10271692,24	89			

Tabla A.9. Valores promedios de conductividad hidráulica del tallo (kh) según clon y tratamiento. Los números entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones y/o tratamientos. Se informa el valor del estadístico F para los factores clon, tratamiento (trat) y la interacción entre ambos (clon*trat). * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Tratamiento	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	F
Control	71,74	109,79	80,40	106,58	67,78	64,87	61,26	77,17	45,14	113,01	<i>clon</i>
79,77 b	(±26,23)	(±26,74)	(±37,15)	(±40,42)	(±40,65)	(±7,87)	(±32,13)	(±28,54)	(±7,81)	(±25,77)	6,68***
Salinidad	71,23	103,65	91,55	114,04	53,11	62,25	62,82	89,29	68,77	104,60	<i>trat</i>
82,13 b	(±16,04)	(±17,68)	(±44,68)	(±39,03)	(±24,57)	(±22,78)	(±18,82)	(±16,84)	(±9,20)	(±44,73)	64,92***
Sequía	26,55	24,57	46,77	33,30	5,45	30,85	33,70	41,63	5,36	47,89	<i>clon*trat</i>
28,66 a	(±11,22)	(±19,13)	(±22,83)	(±24,23)	(±3,31)	(±20,66)	(±17,46)	(±14,77)	(±4,54)	(±23,01)	1,01
	abc	cd	bcd	d	ab	abc	abc	abcd	a	d	

Tabla A.10. Valores promedios de conductividad hidráulica específica del tallo (ks) según clon y tratamiento. Los números entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones y/o tratamientos. Se informa el valor del estadístico F para los factores clon, tratamiento (trat) y la interacción entre ambos (clon*trat). * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Tratamiento	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	F
Control	51,05	80,86	56,29	85,27	57,53	87,35	71,24	85,46	50,02	98,29	<i>clon</i> 7,55***
72,34 b	(±20,64)	(±14,30)	(±21,52)	(±24,38)	(±33,30)	(±9,04)	(±36,31)	(±38,64)	(±12,15)	(±32,72)	
Salinidad	61,43	94,69	69,30	130,21	74,12	68,67	79,36	107,95	64,37	83,90	<i>trat</i> 42,86***
83,40 b	(±14,68)	(±24,88)	(±33,04)	(±41,64)	(±18,95)	(±11,86)	(±10,02)	(±17,68)	(±8,39)	(±29,00)	
Sequía	17,85	25,49	46,94	44,13	7,42	55,09	54,78	66,86	9,34	66,34	<i>clon*trat</i> 1,53
39,42 a	(±10,59)	(±19,26)	(±21,17)	(±31,34)	(±4,88)	(±23,17)	(±28,29)	(±17,53)	(±7,47)	(±35,71)	
	ab	abcd	abc	d	ab	bcd	abcd	d	a	cd	

Tabla A.11. Concentración de carotenoides ($\mu\text{g cm}^{-2}$) en las hojas al momento del muestreo final. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones y/o tratamientos. Se informa el valor del estadístico F para los factores clon, tratamiento (trat) y la interacción entre ambos (clon*trat). * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Tratamiento	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	F
Control	6,86	7,16	6,76	6,37	5,68	7,11	6,33	5,32	7,34	8,22	<i>clon</i>
6,72 a	($\pm 0,74$)	($\pm 0,76$)	($\pm 0,22$)	($\pm 0,10$)	($\pm 0,10$)	($\pm 0,80$)	($\pm 0,34$)	($\pm 0,62$)	($\pm 0,06$)	($\pm 0,45$)	4,86***
Salinidad	8,51	9,47	8,80	8,91	7,24	7,64	7,43	7,70	8,80	9,07	<i>trat</i>
8,36 b	($\pm 0,43$)	($\pm 1,21$)	($\pm 0,55$)	($\pm 0,82$)	($\pm 0,32$)	($\pm 0,78$)	($\pm 1,05$)	($\pm 0,18$)	($\pm 0,58$)	($\pm 1,31$)	27,31***
Sequía	7,98	8,88	8,70	9,35	7,70	7,46	7,30	8,40	8,03	10,11	<i>clon*trat</i>
8,39 b	($\pm 1,08$)	($\pm 0,41$)	($\pm 2,06$)	($\pm 1,92$)	($\pm 0,59$)	($\pm 0,53$)	($\pm 1,74$)	($\pm 0,84$)	($\pm 1,34$)	($\pm 1,81$)	0,84
	abc	bc	abc	abc	a	ab	ab	ab	abc	c	

Tabla A.12. Valores de ETR_{100} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($\text{PAR} = 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y $ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($\text{PAR saturante} = 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para cada uno de los clones y tratamientos del Capítulo 2. Se informan los parámetros (y_0 , a), el R^2 y p del modelo $ETR = y_0 + a \ln(\text{PAR})$.

Clon	Tratamiento	y_0	a	R^2	p	ETR_{100}	$ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}}$
A129	Control	-162,53	49,01	0,84	0,0002	63,16	209,97
	Salinidad	-63,52	23,73	0,94	<0,0001	45,74	116,82
	Sequía	-156,63	47,99	0,77	0,0004	64,39	208,16
CAR	Control	-183,76	55,64	0,80	0,0005	72,46	239,13
	Salinidad	-72,44	26,77	0,94	<0,0001	50,83	131,01
	Sequía	-323,83	89,05	0,70	0,0013	86,25	353,02
GUA	Control	-131,79	40,67	0,69	0,003	55,50	177,33
	Salinidad	-167,22	50,15	0,69	0,0015	63,72	213,95
	Sequía	-213,70	61,66	0,79	0,0005	70,26	254,98
HOV	Control	-112,46	38,34	0,82	0,0003	64,09	178,95
	Salinidad	-73,91	24,67	0,63	0,0058	39,68	113,58
	Sequía	-316,61	86,55	0,70	0,0007	81,96	341,24
NAN	Control	-166,75	48,96	0,66	0,0024	58,73	205,40
	Salinidad	-215,61	53,60	0,63	0,0036	31,21	191,77
	Sequía	-236,67	66,41	0,87	<0,0001	69,15	268,09
ÑAC	Control	-167,44	49,18	0,72	0,0004	59,02	206,34
	Salinidad	-155,42	44,03	0,80	0,0002	47,32	179,21
	Sequía	-210,01	59,59	0,87	<0,0001	64,42	242,94
PAY	Control	-235,10	64,72	0,65	0,0029	62,94	256,82
	Salinidad	-354,51	89,18	0,75	0,0006	56,18	323,34
	Sequía	-221,79	68,06	0,71	0,0011	91,64	295,52
PYT	Control	-201,14	58,82	0,65	0,0046	69,74	245,95
	Salinidad	-160,84	46,93	0,61	0,0126	55,28	195,87
	Sequía	-242,72	64,78	0,55	0,0086	55,62	249,70
R22	Control	-164,02	48,90	0,78	0,0001	61,19	207,69
	Salinidad	-219,06	59,08	0,61	0,0044	53,01	229,99
	Sequía	-190,22	55,70	0,79	0,0003	66,30	233,17
TRI	Control	-160,60	48,97	0,80	<0,0001	64,93	211,63
	Salinidad	-79,44	27,04	0,61	0,0127	45,08	126,08
	Sequía	-172,77	50,49	0,87	<0,0001	59,75	211,01

Tabla A.13. Análisis de la varianza y comparación de medias para la variable altura total (cm) al final del ensayo (día 35 de estrés). Los números entre paréntesis corresponden al desvío estándar.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	45409,44	19	2389,97	17,87	<0,0001
Clon	38167,17	9	4240,8	31,71	<0,0001
Tratamiento	6497	1	6497	48,58	<0,0001
Clon*Tratamiento	1056,93	9	117,44	0,88	0,546
Error	23403,82	175	133,74		
Total	68813,26	194			

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=11,75811

Error: 133,7361 gl: 175

Clon	Altura (cm)	
PYT	96,85 (±14,25)	A
HOV	105,55 (±10,52)	AB
NAN	108,30 (±7,88)	ABC
ÑAC	112,05 (±12,76)	BCD
PAY	118,70 (±11,61)	CDE
R22	120,10 (±23,01)	DE
TRI	129,73 (±9,84)	EF
CAR	132,65 (±9,75)	FG
A129	136,17 (±12,85)	FG
GUA	141,55 (±12,77)	G

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=3,25059

Error: 133,7361 gl: 175

Tratamiento	Altura (cm)	
Inundación	114,38 (±20,14)	A
Control	125,95 (±15,54)	B

Tabla A.14. Análisis de la varianza y comparación de medias (test de Tukey) para el cociente entre la altura final y altura inicial.

F.V.	SC	gl	CM	F
Modelo	11,54	19	0,61	7,33
Clon	4,67	9	0,52	6,26
Tratamiento	3,63	1	3,63	43,74
Clon*Tratamiento	3,62	9	0,4	4,85
Error	14,51	175	0,08	
Total	26,05	194		

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=0,46426

Error: 0,0829 gl: 175

Clon	Tratamiento	Medias	n	E.E.	
CAR	C	1,80	10	0,09	A
HOV	I	1,82	10	0,09	A
TRI	C	1,86	9	0,1	A
R22	I	1,86	9	0,1	A
CAR	I	1,89	10	0,09	AB
A129	I	1,89	10	0,09	AB
PAY	I	1,90	10	0,09	AB
TRI	I	1,90	10	0,09	AB
ÑAC	I	1,92	10	0,09	AB
NAN	I	1,96	10	0,09	AB
PYT	I	1,96	10	0,09	AB
A129	C	2,00	9	0,1	AB
HOV	C	2,02	10	0,09	AB
GUA	I	2,04	10	0,09	AB
PAY	C	2,09	10	0,09	AB
ÑAC	C	2,2	10	0,09	ABC
NAN	C	2,21	10	0,09	ABC
GUA	C	2,33	10	0,09	BCD
PYT	C	2,62	10	0,09	CD
R22	C	2,74	8	0,1	D

Tabla A.15. Análisis de la varianza para la variable conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) del día 24 desde el comienzo del estrés por inundación (última medición).

F.V.	SC	gl	CM	F	<i>p-valor</i>
Modelo.	3815090,43	19	200794,23	12,11	<0,0001
Clon	515759,74	9	57306,64	3,46	0,003
Tratamiento	2818206,42	1	2818206,42	169,91	<0,0001
Clon*Tratamiento	520699,05	9	57855,45	3,49	0,0028
Error	680039,76	41	16586,34		
Total	4495130,19	60			

Tabla A.16. Valores promedios de conductividad hidráulica del tallo (kh) y conductividad hidráulica específica del tallo (ks) según clon y tratamiento. Los números entre paréntesis corresponden al desvío estándar. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones y/o tratamientos. Se informa el valor del estadístico F para los factores clon, tratamiento (trat) y la interacción entre ambos (clon*trat). * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

kh	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	F
Control	25,26	31,29	36,46	36,21	26,22	25,33	34,24	32,25	20,22	29,70	<i>clon</i> 1,52
29,72 b	(±9,79)	(±16,91)	(±17,41)	(±10,42)	(±16,88)	(±10,11)	(±13,64)	(±11,83)	(±9,50)	(±6,50)	<i>trat</i> 45,50***
Inundación	26,55	16,02	18,24	17,50	8,61	16,19	14,33	12,72	9,36	17,04	<i>clon*trat</i> 0,98
15,66 a	(±11,22)	(±10,69)	(±10,31)	(±6,78)	(±3,20)	(±4,49)	(±5,98)	(±7,81)	(±5,63)	(±8,94)	
ks	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	F
Control	39,62	45,11	52,88	72,84	57,37	50,61	72,14	60,18	45,87	48,43	<i>clon</i> 1,23
54,51 b	(±17,53)	(±28,30)	(±25,63)	(±29,06)	(±36,06)	(±20,06)	(±26,14)	(±22,74)	(±21,16)	(±13,03)	<i>trat</i> 23,52***
Inundación	49,27	22,22	28,95	42,09	20,69	47,45	32,90	35,97	30,70	36,93	<i>clon*trat</i> 1,37
34,72 a	(±15,20)	(±11,69)	(±11,07)	(±13,95)	(±9,10)	(±11,88)	(±14,26)	(±18,55)	(±19,81)	(±26,25)	

Tabla A.17. Valores de ETR_{100} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($\text{PAR} = 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y $ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($\text{PAR saturante} = 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para cada uno de los clones y tratamientos del Capítulo 3. Se informan los parámetros (y_0 , a), el R^2 y valor p del modelo $ETR = y_0 + a \ln(\text{PAR})$.

Clon	Tratamiento	y_0	a	R^2	p	ETR_{100}	$ETR_{\text{m}\acute{\text{a}}\text{x}}$
A129	Control	-226,74	55,49	0,85	0,0001	28,82	195,06
	Inundación	-338,68	74,39	0,76	0,0023	3,88	226,72
CAR	Control	-238,01	58,20	0,91	<0,0001	30,02	204,38
	Inundación	-176,75	44,06	0,85	<0,0001	26,17	158,17
GUA	Control	-235,92	57,93	0,91	<0,0001	30,84	204,37
	Inundación	-219,84	53,33	0,81	<0,0001	25,78	185,55
HOV	Control	-190,87	51,57	0,79	0,0029	46,62	201,11
	Inundación	-205,79	50,25	0,77	<0,0001	25,63	176,18
NAN	Control	-267,37	61,13	0,67	0,0039	14,15	197,29
	Inundación	-96,76	30,92	0,92	<0,0001	45,65	138,29
ÑAC	Control	-263,82	63,38	0,97	<0,0001	28,06	217,94
	Inundación	-677,27	139,76	0,89	0,0007	27,85	385,06
PAY	Control	-139,21	41,32	0,72	0,002	51,09	174,88
	Inundación	-223,83	52,97	0,90	<0,0001	20,10	178,78
PYT	Control	-364,49	79,81	0,92	<0,0001	3,03	242,11
	Inundación	-146,42	38,83	0,79	0,0001	32,39	148,71
R22	Control	-253,96	61,81	0,80	0,0005	30,71	215,89
	Inundación	-215,56	52,18	0,77	0,0004	24,72	181,04
TRI	Control	-411,81	91,12	0,99	<0,0001	7,80	280,75
	Inundación	-145,80	41,71	0,87	<0,0001	46,29	171,25

Tabla A.18. Autovectores obtenidos a partir de los Análisis de Componentes Principales realizados en los capítulos 2 y 3. Se identifican como E1 y E2 a los autovectores de los ejes 1 (CP1) y 2 (CP2) respectivamente.

Variable	Salinidad		Sequía		Inundación	
	E1	E2	E1	E2	E1	E2
H	0,47	0,04	0,42	0,26	0,44	-0,28
DAC	0,46	0,03	0,18	0,50	0,45	-0,15
MShojas	0,41	-0,11	0,41	-0,27	0,44	-0,05
MStallo	0,17	0,60	0,40	-0,19	-0,15	-0,42
MSraíces	0,45	0,08	0,46	0,19	0,41	-0,34
Ks	-0,21	0,14	0,36	-0,18	-0,26	-0,40
SPAD	-0,26	-0,26	-0,32	0,10	0,30	0,27
ETR	0,20	-0,53	-0,09	0,51	-0,25	-0,30
gs	-0,12	0,51	-0,10	-0,49	0,04	0,53

Tabla A.19. Valores de p y R^2 de las regresiones lineales reportadas en el apartado 4.3 del Capítulo 4.

Clon	IMS _{total}			IMS _{tallo}		
	bi	p	R^2	bi	p	R^2
A129	1,39	0,02	0,78	1,47	<0,0001	0,99
CAR	0,65	0,16	0,43	0,98	0,025	0,76
GUA	0,95	0,05	0,65	1,19	0,005	0,89
HOV	0,93	0,02	0,80	1,01	0,001	0,94
NAN	1,19	0,01	0,85	0,99	0,005	0,89
ÑAC	1,00	0,05	0,67	0,71	0,039	0,70
PAY	0,70	0,01	0,85	0,70	0,002	0,93
PYT	0,81	0,05	0,64	0,66	0,009	0,84
R22	1,27	0,03	0,73	1,28	0,008	0,86
TRI	1,10	0,01	0,81	1,01	0,004	0,90

Tabla A.20. Índices plasticidad RDPIs de los 10 clones para las variables IPS_{total} , IPS_{tallo} , IPS_{hojas} , $IPS_{raíces}$, AF, AFE, kh, ks, K_{hoja} , $ETR_{máx}$, RTR, IE, ICD y SPAD. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre clones en la plasticidad fenotípica de una variable.

Variable	RDPIs										<i>p</i>
	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI	
AF	0,14	0,11	0,13	0,13	0,11	0,17	0,10	0,12	0,18	0,12	0,13
AFE	0,07	0,08	0,05	0,08	0,06	0,08	0,07	0,05	0,07	0,07	0,23
RTR	0,21	0,20	0,17	0,23	0,19	0,19	0,17	0,18	0,22	0,24	0,83
IE	0,05 ab	0,07 ab	0,04 ab	0,05 ab	0,06 ab	0,04 ab	0,04 ab	0,08 b	0,06 ab	0,03 a	0,02
ICD	0,18 ab	0,09 a	0,18 ab	0,13 ab	0,14 ab	0,16 ab	0,12 ab	0,11 ab	0,21 b	0,15 ab	0,03
kh	0,33	0,42	0,33	0,40	0,50	0,34	0,30	0,37	0,50	0,40	0,15
ks	0,22 ab	0,34 ab	0,21 ab	0,26 ab	0,40 b	0,16 a	0,18 ab	0,21 ab	0,34 ab	0,22 ab	0,01
K_{hoja}	0,31	0,29	0,39	0,23	0,26	0,26	0,30	0,36	0,24	0,25	0,45
$gS_{máx}$	0,26	0,35	0,24	0,26	0,29	0,38	0,22	0,23	0,25	0,20	0,49
$ETR_{máx}$	0,06 a	0,15 ab	0,13 ab	0,11 ab	0,16 ab	0,10 ab	0,18 b	0,15 ab	0,10 ab	0,11 ab	0,03
SPAD	0,04 ab	0,05 ab	0,03 a	0,07 ab	0,09 b	0,05 ab	0,06 ab	0,07 ab	0,06 ab	0,07 ab	0,02

Tabla A.21. Índices de plasticidad PI_v de los 10 clones para las variables IPS_{total} , IPS_{tallo} , IPS_{hojas} , $IPS_{raíces}$, AF, AFE, kh, ks, K_{hoja} , $ETR_{máx}$, RTR, IE, ICD y SPAD. Para cada variable, se señalan los valores máximos y mínimos de PI_v en negrita y subrayado, respectivamente.

Variable	PI_v									
	A129	CAR	GUA	HOV	NAN	ÑAC	PAY	PYT	R22	TRI
AF	45	<u>39</u>	40	45	41	56	<u>39</u>	44	57	46
AFE	24	31	21	34	22	31	30	<u>17</u>	28	29
RTR	59	54	<u>47</u>	61	55	53	51	51	60	63
IE	22	28	18	21	26	18	21	30	24	<u>16</u>
ICD	56	<u>36</u>	51	48	52	51	43	43	62	45
kh	<u>76</u>	85	80	85	92	78	77	86	92	85
ks	71	77	65	68	90	<u>46</u>	60	67	86	62
K_{hoja}	81	77	86	<u>67</u>	68	74	82	89	76	70
$g_{Smáx}$	75	89	75	79	81	93	71	<u>68</u>	73	70
$ETR_{máx}$	<u>25</u>	54	45	43	61	32	57	51	42	45
SPAD	17	20	<u>15</u>	24	32	18	22	27	24	26

Tabla A.22. Autovectores obtenidos a partir del Análisis de Componentes Principales realizado en el Capítulo 4. Se identifican como E1 y E2 a los autovectores de los ejes 1 (CP1) y 2 (CP2) respectivamente.

Variable	E1	E2
IMStallo (bi)	-0,40	0,26
AF	-0,43	0,06
Ks	0,12	0,60
ETR _{máx}	0,50	-0,06
RTR	-0,20	0,46
IE	0,26	0,36
ICD	-0,48	0,05
SPAD	0,24	0,47

Tabla A.23. Metodología empleada por el Laboratorio de Calidad de Alimentos, Suelo y Agua para el análisis de suelo del horizonte superficial. Se indican las propiedades medidas y la abreviatura correspondiente.

Propiedad	Unidad	Método empleado
Textura		Pipeta de Robinson
pH (pH _{suelo})		Potenciométrico, Agua 1:2,5- SSSI
Conductividad eléctrica (CE _{suelo})	dS m ⁻¹	Conductimétrico, Agua 1:2,5
Carbono orgánico total (C)	g kg ⁻¹	Combustión húmeda (Walkley y Black, 1934)
Nitrógeno Kjeldahl (N)	g kg ⁻¹	Digestión ácida
Fósforo extractable (Pe)	mg kg ⁻¹	Colorimétrico pH < 7,6 (Norma IRAM-SAGyP 29570-1); pH > 7,6 Olsen
Calcio intercambiable (Ca)	cmol kg ⁻¹	Volumetría complejimétrica (Schollenberger y Simon, 1945)
Magnesio intercambiable (Mg)	cmol kg ⁻¹	Volumetría complejimétrica (Schollenberger y Simon, 1945)
Potasio intercambiable (K)	cmol kg ⁻¹	Fotometría de llama (Schollenberger y Simon, 1945)
Sodio intercambiable (Na)	cmol kg ⁻¹	Fotometría de llama (Schollenberger y Simon, 1945)
Capacidad intercambio catiónico (CIC)	cmol kg ⁻¹	Saturación de amonio (Schollenberger y Simon, 1945)
Fósforo total (PT)	mg kg ⁻¹	Digestión ácida y colorimetría del ácido ascórbico (Sommers y Nelson, 1972)

Tabla A.24. Análisis de suelo completo del horizonte superficial para cada una de las parcelas del ensayo. Se indica el valor obtenido y la categoría asignada según corresponda.

Parcela	Textura	pH	CE (dS m ⁻¹)	C (g kg ⁻¹)	N (g kg ⁻¹)	Pe (mg kg ⁻¹)	Ca (cmol kg ⁻¹)	Mg (cmol kg ⁻¹)	K (cmol kg ⁻¹)	Na (cmol kg ⁻¹)	CIC (cmol kg ⁻¹)	PT (mg kg ⁻¹)
A129a	arcilloso	4,4	1,4	58,8	5,3	5,8	10,3	10,3	0,6	5,0	44,9	876
A129b	franco arcillo limoso	4,4	0,7	36,3	3,3	5,1	6,7	6,7	0,2	0,9	30,8	571
A129c	arcillo limoso	4,6	0,9	53,5	4,1	13,2	10,3	7,5	0,6	1,2	37,8	856
HOVd	franco arcillo limoso	4,2	0,9	36,6	3,5	3,6	9,1	5,2	0,3	1,1	31,6	724
HOVe	franco arcillo limoso	4,6	0,7	38,2	3,9	6,3	8,7	6,7	0,3	0,8	34	567
HOVf	arcillo limoso	4,8	0,8	52,7	4,4	11,7	10,7	7,5	0,8	0,9	30,9	734
MIXTAg	franco arcillo limoso	4,0	1,4	45,8	3,9	6,7	8,7	7,5	0,3	1,2	31,1	772
MIXTAh	franco arcillo limoso	4,3	1,1	35,9	3,3	8,3	8,3	5,9	0,5	1,4	28	649
MIXTAi	arcillo limoso	4,9	0,5	45,8	3,9	18,3	8,7	8,7	0,4	0,8	30,5	572

Tabla A.25. Porcentajes de recolección de área foliar ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) en cada fecha respecto de la totalidad recolectada al final del otoño de 2021.

Caída de hojas (%)					
Parcela	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Total
A129a	81	13	6	0	100
A129b	26	5	28	41	100
A129c	49	0	51	0	100
HOVd	38	28	19	14	100
HOVe	9	7	21	64	100
HOVf	9	7	21	64	100
MIXTAg	81	6	13	0	100
MIXTAh	11	3	8	78	100
MIXTAi	46	4	23	27	100

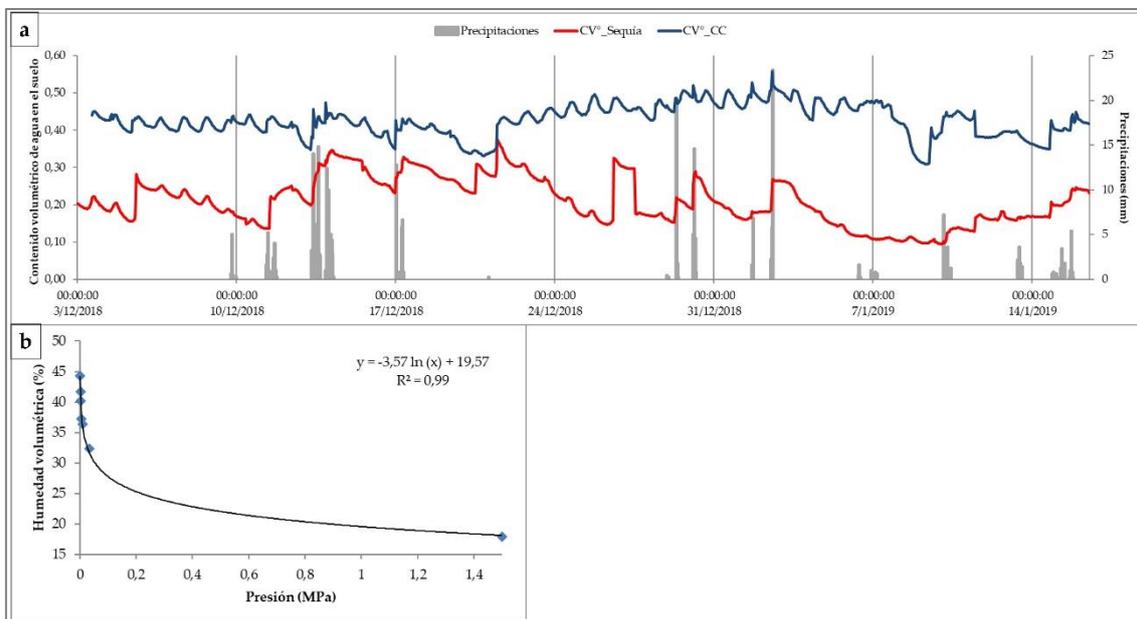


Figura A.1. a) Contenido volumétrico de agua a lo largo del tiempo en el suelo de las macetas de los tratamientos control (azul) y sequía (rojo) del Capítulo 2. Además, se informan las precipitaciones ocurridas durante el ensayo (barras grises). b) Curva de retención de humedad del suelo utilizado en el ensayo del Capítulo 2 (Capacidad de campo: 32,4% - Punto de marchitez permanente: 17,4%).

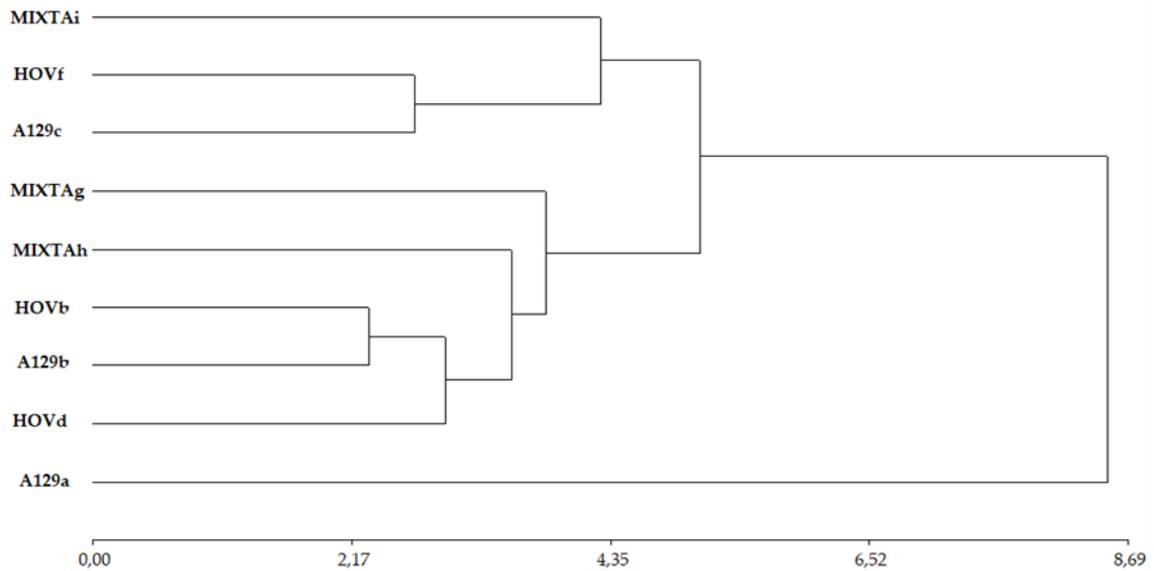


Figura A.2. Análisis de conglomerados. Se agrupan las 9 parcelas del ensayo a partir de los datos del análisis completo y textura del suelo, y de la CE (dS m^{-1}) y pH promedios de la freática durante la temporada de crecimiento 2020-2021. Correlación cofenética = 0,93.



Figura A.3. A) Perfil de suelo típico de los albardones del Bajo Delta del Río Paraná. B) Barreno empleado para la recolección de muestras de suelo superficial (18 cm de longitud).

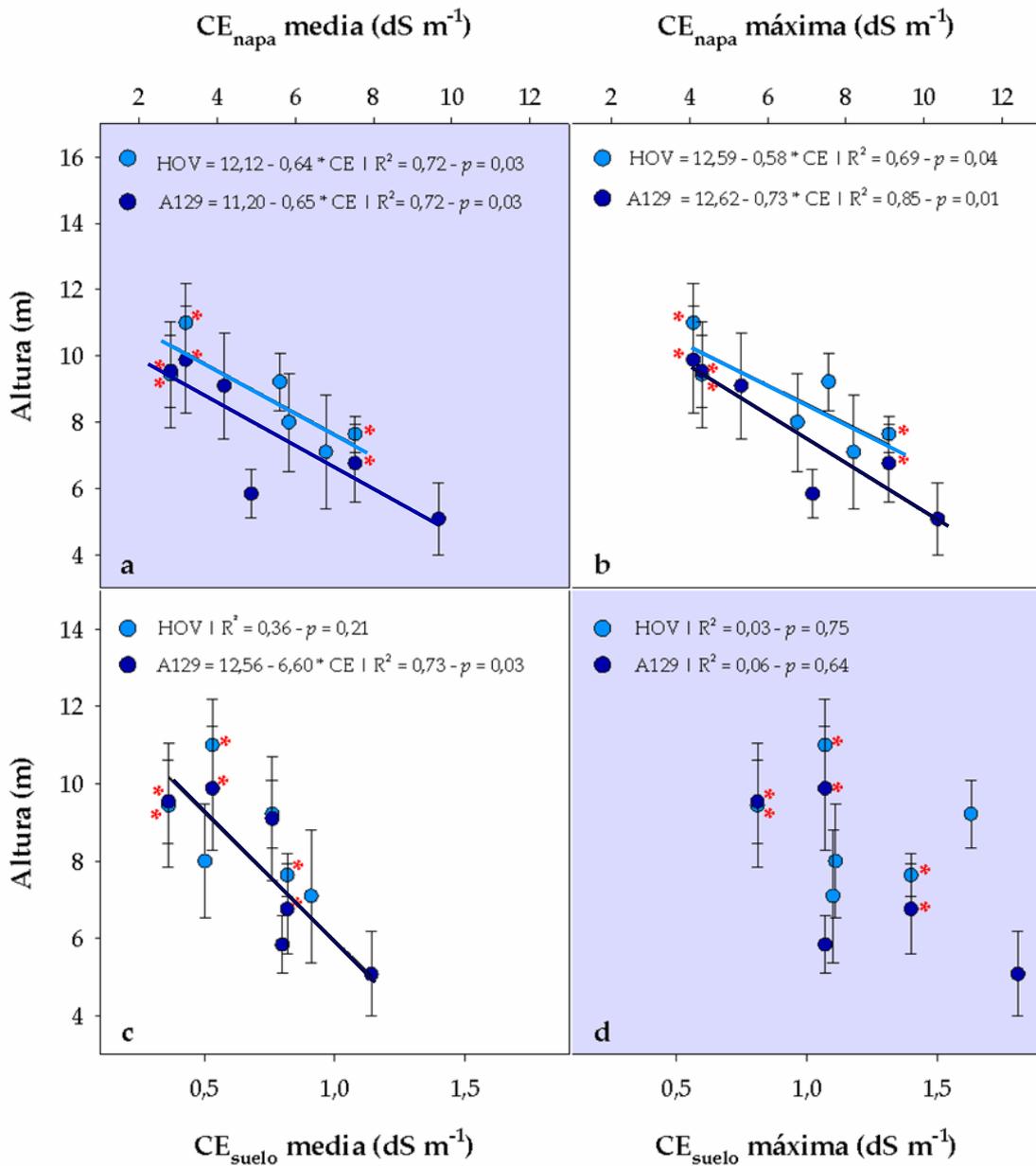


Figura A.4. Regresiones lineales entre la altura total (m) de cada clon en parcelas monoclonales y mixtas, y la CE_{napa} (dS m⁻¹) promedio de la freática (a); la CE_{napa} máxima registrada en la freática (b); la CE_{suelo} promedio del perfil de suelo hasta 3 metros (d) y la CE_{suelo} máxima del perfil de suelo hasta 3 metros. Todos los valores de CE_{napa} corresponden al período 2020-2021. Los valores de altura corresponden al promedio de las 5 plantas de mediciones intensivas (PI) de cada clon en ambos tipos de parcela, en agosto de 2021. Los corchetes en cada punto representan el desvío estándar. Las parcelas mixtas se señalan con un asterisco rojo. Se reporta el R², el valor *p* y, en caso de ser significativo (*p* ≤ 0,05), el modelo de regresión para cada caso.

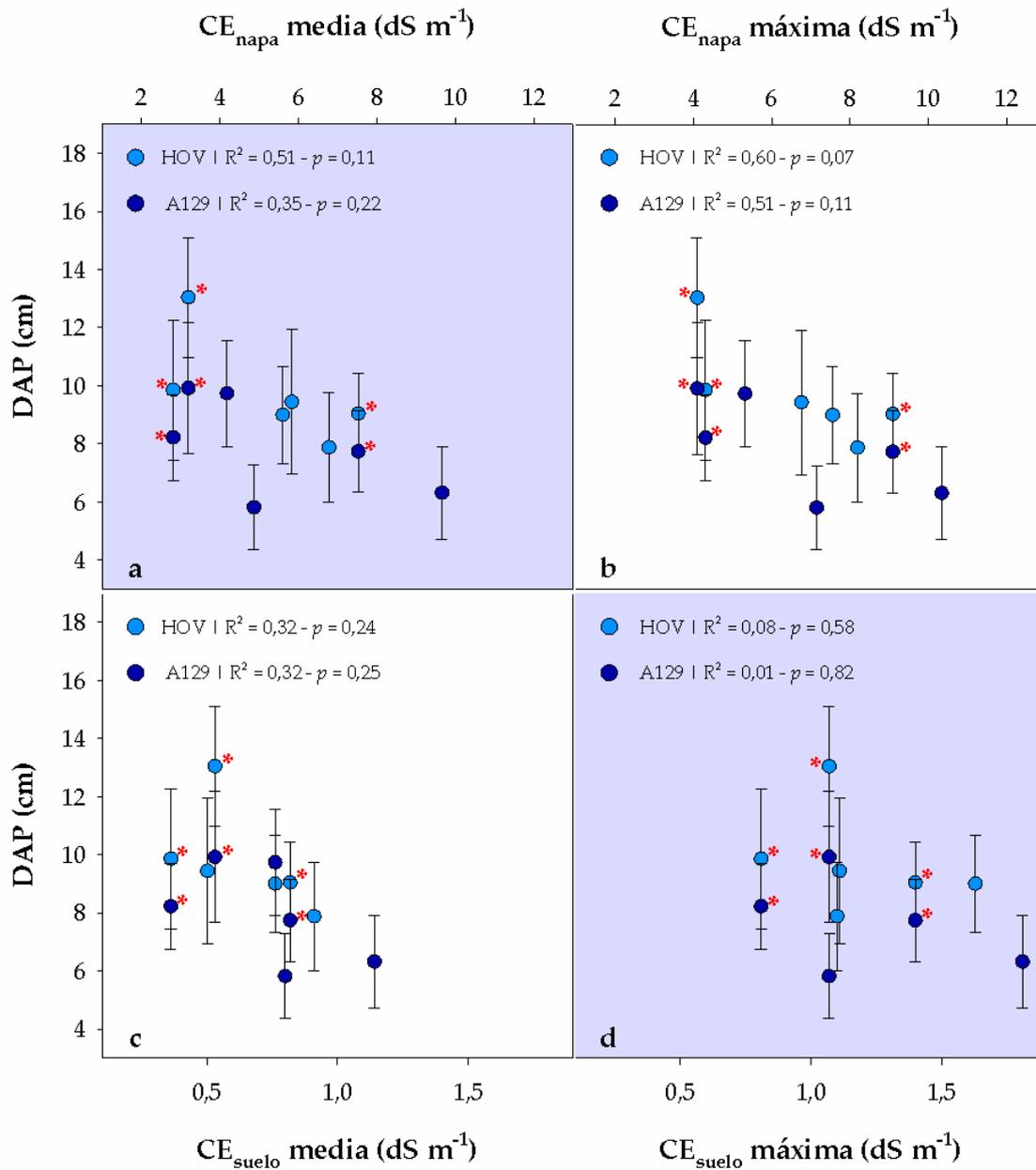


Figura A.5. Regresiones lineales entre el DAP (cm) de cada clon en parcelas monoclonales y mixtas, y la CE_{napa} (dS m⁻¹) promedio de la freática (a); la CE_{napa} máxima registrada en la freática (b); la CE_{suelo} promedio del perfil de suelo hasta 3 metros (c) y la CE_{suelo} máxima del perfil de suelo hasta 3 metros (d). Todos los valores de CE_{napa} corresponden al período 2020-2021. Los valores de DAP corresponden al promedio de las 5 plantas de mediciones intensivas (PMI) de cada clon en ambos tipos de parcela, en agosto de 2021. Los corchetes en cada punto representan el desvío estándar. Las parcelas mixtas se señalan con un asterisco rojo. Se reporta el R², el valor *p* y, en caso de ser significativo (*p* ≤ 0,05), el modelo de regresión para cada caso.

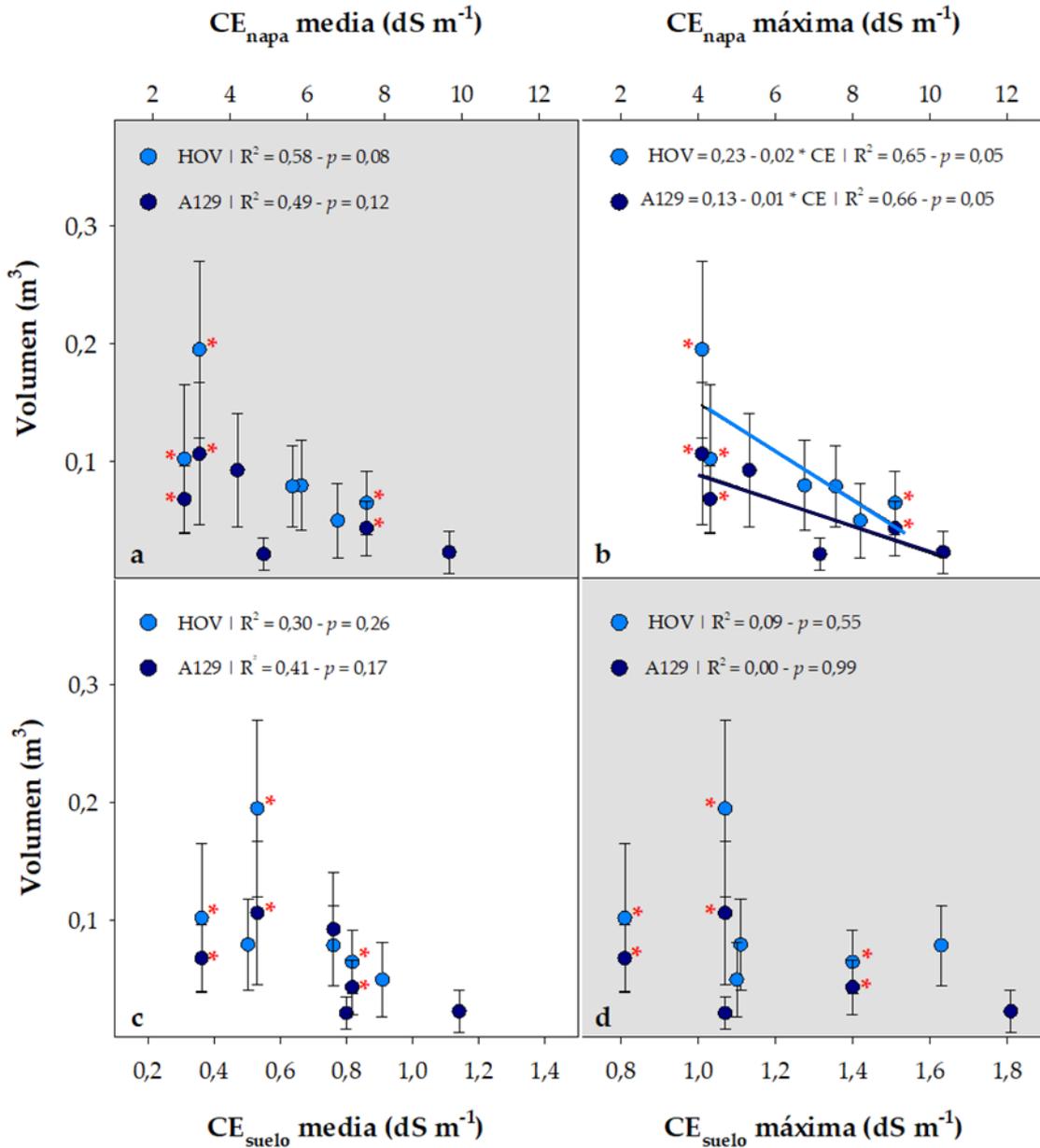


Figura A.6. Regresiones lineales entre el Vol (m³) de cada clon en parcelas monoclonales y mixtas, y la CE_{napa} (dS m⁻¹) promedio de la freática (a); la CE_{napa} máxima registrada en la freática (b); la CE_{suelo} promedio del perfil de suelo hasta 3 metros (d) y la CE_{suelo} máxima del perfil de suelo hasta 3 metros. Todos los valores de CE_{napa} corresponden al período 2020-2021. Los valores de Vol corresponden al promedio de las 5 plantas de mediciones intensivas (PMI) de cada clon en ambos tipos de parcela, en agosto de 2021. Los corchetes en cada punto representan el desvío estándar. Las parcelas mixtas se señalan con un asterisco rojo. Se reporta el R², el valor *p* y, en caso de ser significativo (*p* ≤ 0,05), el modelo de regresión para cada caso.