

Tolerancia a la inundación en sauces plantados en la Argentina: conocimiento actual y perspectivas

Luquez, Virginia M. C.^{1,3}; Teresa Cerrillo²; María Emilia Rodríguez¹

¹INFIVE (Instituto de Fisiología Vegetal), UNLP - CONICET, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, CC 327, 1900 La Plata, Argentina; ²INTA Delta, Río Paraná de Las Palmas y Canal Laurentino Comas, 2804 Campana, Argentina; ³luquez@agro.unlp.edu.ar

Luquez, Virginia M. C.; Teresa Cerrillo; María Emilia Rodríguez (2018) Tolerancia a la inundación en sauces plantados en la Argentina: conocimiento actual y perspectivas. Rev. Fac. Agron. Vol 117 (1): 89-98.

En el Delta del Paraná se encuentra el núcleo principal de plantación de sauces en la Argentina. Una consecuencia prevista por los escenarios de cambio climático es un incremento de la frecuencia de inundaciones para la región. Para que la actividad forestal pueda continuar en esas condiciones, es necesario disponer de genotipos que combinen buena aptitud productiva con una mayor tolerancia al anegamiento. En este trabajo se revisan las principales respuestas morfológicas y fisiológicas a la inundación en sauce, especialmente aquellas que tienen efecto sobre el crecimiento y la productividad. Se discute la utilización de experimentos controlados y observaciones a campo para evaluar la tolerancia a la inundación de distintos genotipos de sauce. Se analiza el uso de nuevos clones de sauce, recientemente liberados por el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), para aumentar la productividad en condiciones de estrés por inundación en el Delta del Paraná y otras zonas de la Argentina. Asimismo, se hace un resumen de las áreas de investigación donde habría que desarrollar los conocimientos para aumentar la tolerancia a la inundación de los sauces, y reducir el efecto negativo del cambio climático sobre las plantaciones forestales.

Palabras clave: *Salix* spp.; comportamiento; inundaciones; cambio climático; mejoramiento genético de sauce.

Luquez, Virginia M. C.; Teresa Cerrillo; María Emilia Rodríguez (2018) Flooding tolerance in willows planted in Argentina: current knowledge and perspectives. Rev. Fac. Agron. Vol 117 (1): 89-98.

Most willows plantations in Argentina are located in the Paraná River Delta area. Climate change will increase the frequency of flooding episodes in this region. In order to reduce the negative consequences of climate change on forestry, genotypes combining high productivity with increased tolerance to flooding are needed. In this study, the main morphological and physiological responses of willows to flooding are analyzed, especially those traits that affect growth and productivity. Two kinds of data are discussed and compared: those from controlled experiments with pot-grown plants, and observations of responses of plants growing in the field to natural episodes of flooding. The use of new willows clones developed by the Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) to increase willows productivity under flooding in Argentina is discussed. The fields of knowledge where more research is needed are summarized.

Keywords: *Salix* spp.; behavior; flood; climate change; willow breeding.

Recibido: 14/02/2017

Aceptado: 05/04/2018

Disponible on line: 10/09/2018

ISSN 0041-8676 - ISSN (on line) 1669-9513, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP, Argentina

INTRODUCCIÓN

Los sauces (*Salix* spp.) constituyen un importante género forestal, formando parte tanto de bosques naturales como de plantaciones y sistemas agroforestales. A nivel mundial cubren más de 7 millones de hectáreas, constituidas principalmente por bosques nativos en la Federación Rusa (International Poplar Commission, 2016). Los sauces tienen diversos usos: en industrias de primera facturación (madera para aserrado, tableros de partícula, pulpa para papel); industrias de segunda facturación (muebles y partes de construcciones); en protección ambiental (cortinas rompevientos, reducción de la erosión, fitorremediación) y como biocombustibles (International Poplar Commission, 2016). En la Argentina, sólo hay una especie nativa del género, *Salix humboldtiana* (Burkart, 1987), conocida vulgarmente como “sauce criollo”. Esta especie se ha utilizado en forma muy limitada como madera para tornería en el siglo XX (Ragonese, 1989); en la actualidad, todos los clones destinados a la producción pertenecen a especies introducidas o híbridos derivados de las mismas. En el Delta del Paraná se encuentra la mayor concentración de plantaciones de sauces de la Argentina, estimándose en aproximadamente 65.000 ha (Comisión Nacional del Álamo, 2016). El Delta es un extenso mosaico de humedales ubicado entre las latitudes 32° 5' S (al suroeste de la Provincia de Entre Ríos) y 34° 29' S (noreste de la Provincia de Buenos Aires), donde la zona predominantemente forestal comprende el denominado Bajo Delta. Las islas en este territorio tienen una morfología particular: el borde, denominado albardón, es más alto que el centro, donde se acumula agua, desarrollándose una vegetación de tipo pajonal (Malvárez 1999, Figura 1A). El albardón comprende el 20 % de la superficie, mientras que el pajonal representa el 80 % del área de las islas (Cerrillo et al., 2015). La región del Delta puede experimentar episodios de inundación debido a diversos factores: crecientes de los ríos de la cuenca del Paraná - Río de La Plata, sudestadas y precipitaciones locales extraordinarias (Borodowski, 2006). En esta zona, la ocurrencia de inundaciones no sigue un patrón estacional, sino que ocurren en forma errática (Sepulcri et al., 2012). Episodios de inundación como consecuencia de sudestadas o lluvias excesivas son comunes. Las grandes inundaciones causadas por crecientes extraordinarias de los ríos de la cuenca Paraná - Río de la Plata pueden estar separadas por años e incluso décadas (Borodowski, 2006).

Cuando el territorio es utilizado para forestación, se llevan a cabo trabajos de sistematización. El sistema más simple es el denominado “zanja abierta”, en el cual, a través de la apertura de zanjas y canales que desaguan en el río, se genera un flujo de ingreso - egreso del agua, facilitando el drenaje. (Figura1B). En algunas situaciones, se construye un pequeño terraplén de tierra sobre el albardón, y se coloca una compuerta en la boca del canal de desagüe para manejar el flujo hídrico, evitando el ingreso del agua del río cuando crece y facilitando la entrada, de ser necesario el riego del predio. Este sistema se denomina “atajarepunes” (Mujica et al., 2014). El caso donde la sistematización

altera más el ambiente original es el endicamiento, donde los predios son rodeados perimetralmente, en forma completa, por un dique de tierra de una cota calculada en base a inundaciones históricas, de modo de impedir el ingreso de agua ante una inundación de magnitud (Figura 1C). Además de compuertas, en los campos endicados se instalan bombas para conducir el agua hacia el exterior o el interior del predio. En estos campos se plantan mayoritariamente álamos, mientras los sauces se instalan en las zonas bajas con mayor riesgo de anegamiento. En los campos de “zanja abierta” y “atajarepunes” la mayor parte de la superficie está plantada con sauces, mientras que los álamos se plantan sobre los albardones. Esto se debe a que en estos sistemas el riesgo de anegamiento es mayor que en las zonas endicadas y a que los sauces son más tolerantes a la inundación que los álamos (Amlin & Rood, 2001, Karrenberg et al., 2002). Debido a su adaptación a las condiciones edáficas y ecológicas de la región del Delta, el sauce es considerado un instrumento fundamental a la hora de planificar un incremento significativo de la superficie plantada en el Delta, que ha disminuido en las últimas cuatro décadas (Álvarez, 2010). Una de las causas principales de esta tendencia es la mayor frecuencia de inundaciones de la cuenca (Sepulcri et al., 2012).

Los modelos de escenarios de cambio climático indican que en la cuenca del Plata se incrementará la frecuencia lluvias localmente intensas, lo que contribuirá a aumentar el riesgo de inundación en la zona (Voesenek & Bailey Serres, 2015, Cavalcanti et al., 2015). Por este motivo, es fundamental contar con genotipos de sauce adaptados a la región que, además de buenas características productivas, tengan tolerancia a la inundación, reduciendo el impacto negativo del cambio climático sobre la actividad forestal en la zona del Delta del Paraná.

En esta revisión se resumen conocimientos existentes sobre las respuestas morfológicas y fisiológicas a la inundación en sauce con efecto sobre el crecimiento. Se analiza la utilización de nuevos materiales liberados por el INTA para mejorar la productividad en condiciones de estrés por inundación en el Delta del Paraná y otras zonas inundables de la Argentina. Asimismo, se hace un resumen de las áreas de investigación en las cuales habría que incrementar los conocimientos para aumentar la tolerancia a la inundación de los sauces.

RESPUESTAS MORFOLÓGICAS Y FISIOLÓGICAS A LA INUNDACIÓN EN SAUCE

La principal alteración que causa la inundación en el suelo es la reducción del contenido de O₂ (hipoxia) o la ausencia del mismo (anoxia, Braendle & Crawford, 1999, Bailey-Serres & Voesenek, 2008). La difusión del O₂ en el agua es 10.000 veces menor que en el aire, limitándose el suministro del gas a suelos saturados de agua (Armstrong, 1979); además, el O₂ remanente es rápidamente consumido por las raíces y microorganismos del suelo (Kreuzwieser & Rennenberg, 2014).

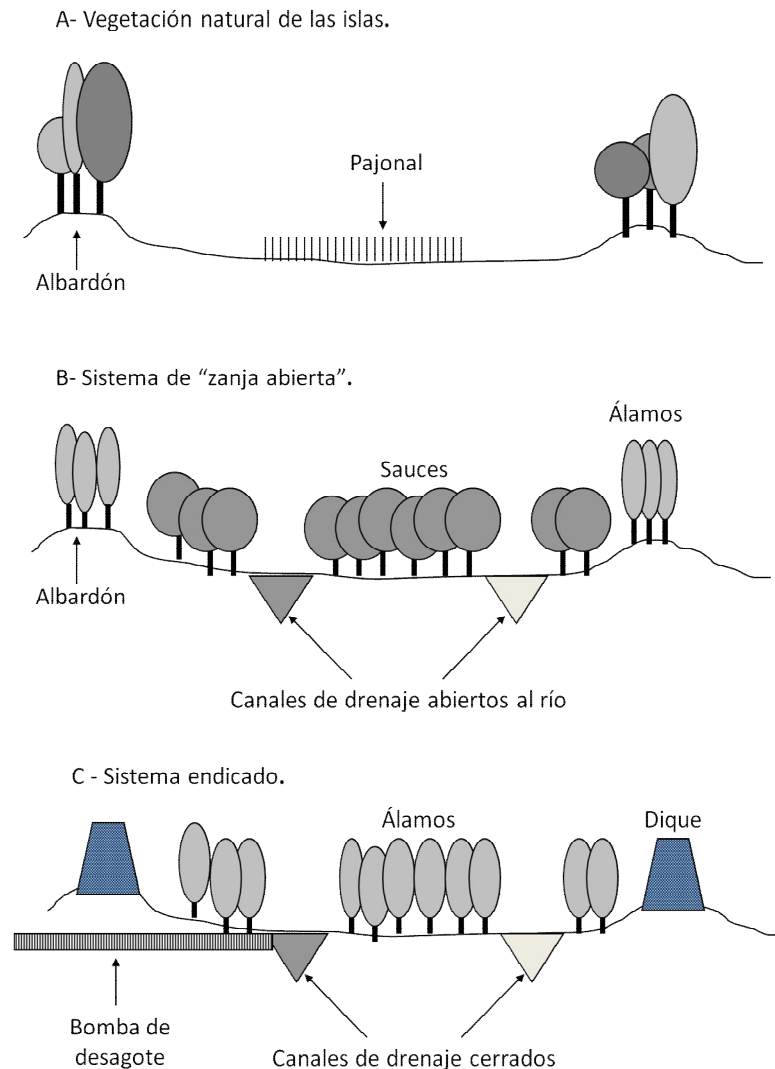


Figura 1. Esquema de la vegetación natural del bajo Delta del Paraná (A) y de los principales sistemas para la producción forestal usados en el mismo (B y C).

Incluso, si el agua de inundación está estancada, el agotamiento del O₂ es aún más rápido que cuando el agua está en movimiento, ya que esta situación facilita la difusión del gas (Kozłowski, 1997). La inundación causa además la disminución del potencial redox del suelo, lo que conduce a la acumulación de compuestos tóxicos para las plantas (Striker, 2012), y puede causar dificultades en la absorción de algunos nutrientes minerales (Kozłowski, 1997).

Las respuestas de las plantas leñosas a la inundación varían de acuerdo a la especie, la duración del período de estrés, el grado de cobertura por el agua y si la inundación ocurre durante el período de crecimiento o de reposo (Kozłowski, 1997, Glenz et al., 2006, Rodríguez et al., 2018). La inundación reduce el crecimiento en especies susceptibles, afectando tanto a la parte aérea como a las raíces, pero el efecto es mayor en estas últimas, disminuyendo la relación raíz / parte aérea (Kozłowski, 1997). En especies sensibles,

la inundación puede provocar reducciones en la tasa de formación y expansión de nuevas hojas, produciendo menos hojas y de menor tamaño, mientras que las especies con mayor tolerancia producen hojas de tamaño normal (Angelov et al., 1996). El área foliar fotosintéticamente activa puede ser reducida también por la aceleración de la senescencia y abscisión foliar causadas por la inundación (Kozłowski, 1997). Esta reducción de área foliar, combinada con el cierre estomático, puede causar una disminución de la fijación fotosintética del carbono, afectando negativamente el crecimiento (Herrera, 2013).

A pesar de que la inundación es uno de los principales estreses que afectan tanto a bosques nativos como a plantaciones, se conoce mucho menos de las respuestas metabólicas a la inundación en plantas leñosas que en especies herbáceas (Kreuzwieser & Rennenberg, 2014). La falta de O₂ causa una crisis

energética en las plantas, ya que en esas condiciones no funciona la respiración mitocondrial, que requiere O_2 y genera entre 36 y 38 moléculas de ATP por molécula de glucosa respirada (Figura2, Kreuzwieser et al., 2004). En ausencia de O_2 , la única vía por la cual la planta puede generar energía es por medio de la fermentación (Figura2), por la cual la glucosa es convertida en piruvato y éste finalmente en etanol (Kreuzwieser et al., 2004). Esta vía es mucho menos eficiente en la generación de energía, ya que produce sólo 2 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa utilizada. Con la fermentación, las plantas pueden sobrevivir mientras haya una reserva de carbohidratos disponibles (Gibbs & Greenway, 2003, Kreuzwieser & Rennenberg, 2014). Algunas especies son capaces de realizar fotosíntesis cuando están totalmente sumergidas bajo el agua, lo cual contribuye a mantener la disponibilidad de carbohidratos para la fermentación (Voeselek et al., 2006). Algunas especies como *Populus x canescens* (híbrido de *P. tremula x P. alba*), pueden convertir el etanol a carbohidratos en las hojas, disminuyendo la pérdida de carbono por la fermentación (Kreuzwieser et al., 2004). Para sobrevivir a períodos largos de inundación, las plantas recurren a la formación de estructuras especializadas: lenticelas hipertrofiadas, raíces adventicias y aerénquima. El desarrollo de estos órganos está dirigido por la hormona gaseosa etileno, que se acumula rápidamente en las células y espacios aéreos de tejidos sumergidos, debido a la disminución

de su difusión en el agua (Colmer & Voeselek, 2009; Voeselek & Sadidharan, 2013; Voeselek & Bailey-Serres, 2015).

En condiciones de inundación, las raíces originales de sauce mueren y se desarrolla un sistema nuevo de raíces adventicias, creciendo a partir de lenticelas hipertrofiadas (Figura3 B y C), con espacios aéreos denominados aerénquimas (Li et al., 2005). Las lenticelas hipertrofiadas facilitan la entrada de O_2 a las plantas (Kreuzwieser & Rennenberg, 2014). Las raíces adventicias crecen cercanas a la superficie del agua, donde hay una mayor disponibilidad de O_2 , facilitando la entrada y difusión del mismo hacia los órganos sumergidos a través del aerénquima (Kozłowski, 1997; Haase et al., 2003). Las raíces adventicias, el aerénquima y las lenticelas hipertrofiadas permiten utilizar nuevamente el O_2 , volviendo al metabolismo aeróbico en los órganos sumergidos, que es mucho más eficiente energéticamente que la fermentación (Gibbs & Greenway, 2003). En algunas situaciones, las raíces adventicias perduran una vez finalizado el episodio de inundación, engrosándose y formando estructuras de sostén denominadas raíces fúlcreas (Figura1 D, Parolin 2009).

Se han definido dos patrones generales de respuesta a la inundación de acuerdo a la profundidad del agua y a la duración del episodio de estrés: LOQS (low oxygen quiescence strategy) y LOES (low oxygen escape strategy; Voeselek y Bailey - Serres, 2015).

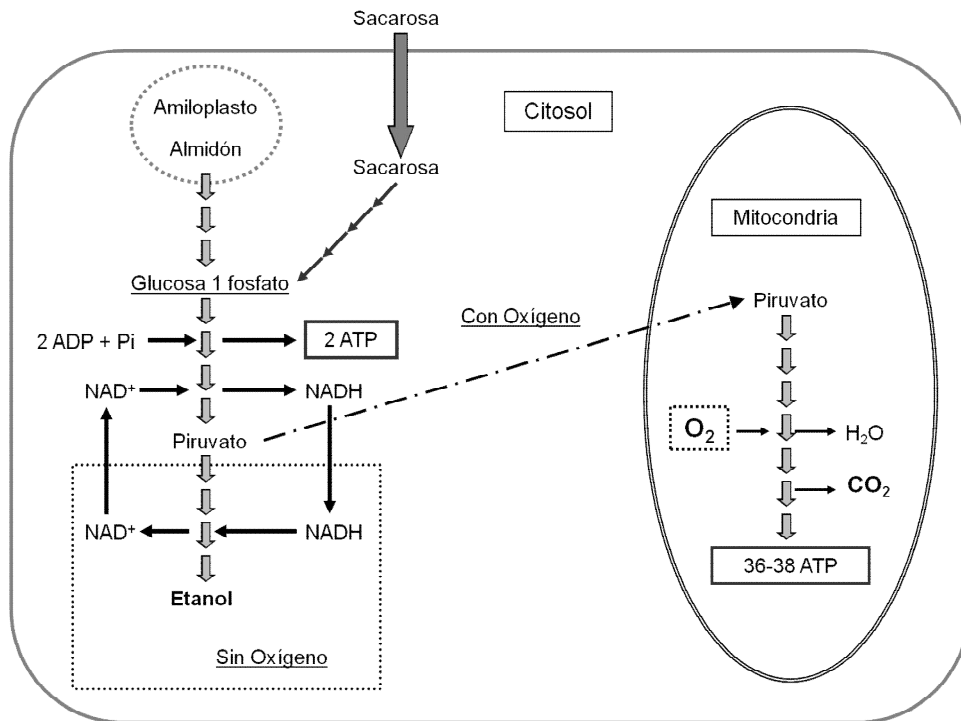


Figura 2. Respiración de la glucosa en una célula de la raíz. La glucosa puede provenir de la degradación del almidón o de la sacarosa sintetizada en las hojas y transportada a la raíz por el floema. En la primera etapa de la degradación de la glucosa (glucólisis), que ocurre con o sin presencia de O_2 , una molécula de glucosa se oxida parcialmente a piruvato originando 2 moléculas de ATP. En presencia de O_2 , el piruvato y el NADH son oxidados en la mitocondria, originando 34 moléculas de ATP. En ausencia de O_2 , se activa la fermentación para oxidar NADH y permitir que la glucólisis siga funcionando y generando ATP.

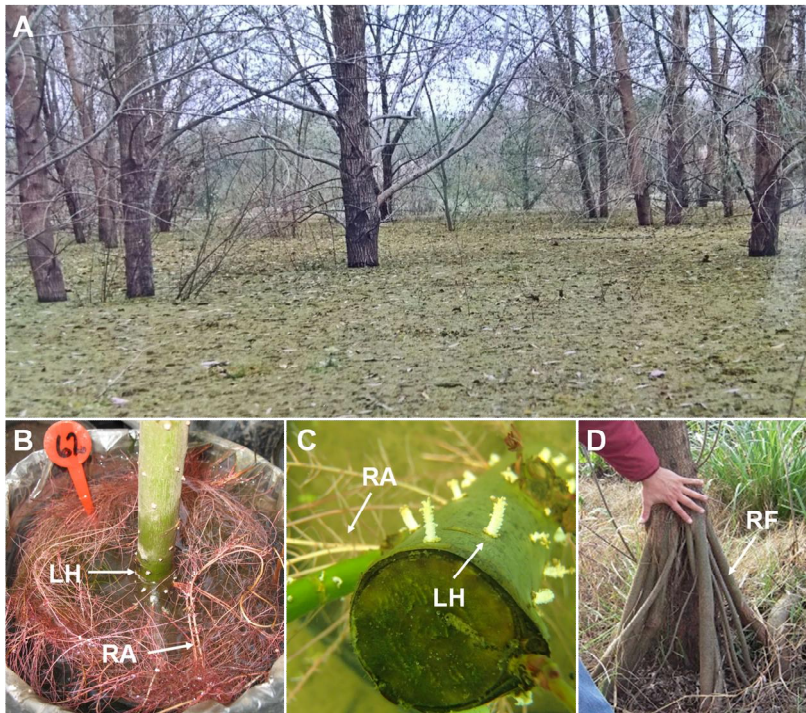


Figura 3. A - Plantación de sauces inundada con agua estancada en la zona del Delta del Paraná; la superficie del agua está cubierta por plantas acuáticas del género *Salvinia* spp. B y C - Detalle de raíces adventicias (RA) y lenticelas hipertrofiadas (LH) en plantas inundadas, creciendo en macetas en invernáculo. D - Raíces fúlcreas (RF) desarrolladas como soporte en sauces que han pasado una temporada inundados en el campo.

La estrategia LOQS implica una importante reducción del metabolismo y el crecimiento para ahorrar energía y recursos, y está asociada a especies capaces de soportar la inmersión completa en agua (Voesenek y Bailey - Serres, 2015). En la respuesta tipo LOES se incrementa el crecimiento de los órganos aéreos, invirtiendo energía en crecer para evitar quedar completamente sumergidos en agua e incrementando la ventilación de las partes sumergidas por medio de estructuras especializadas (aerénquima, lenticelas hipertrofiadas, raíces adventicias). Estas respuestas son extremas y pueden ocurrir casos intermedios (Voesenek y Bailey - Serres, 2015). El sauce, cuando es cubierto totalmente por el agua, tiene una respuesta de tipo LOQS (Rodríguez et al., 2018).

La etapa post inundación puede ser también un escenario estresante para las plantas. La transición de una situación de anoxia al nivel normal de O_2 puede causar daños por estrés oxidativo en distintos componentes celulares debido a la formación de especies activas del oxígeno (Colmer & Voesenek, 2009). Esta situación podría ser un gran limitante para la reanudación del crecimiento en plantas que quedaron totalmente cubiertas por el agua. En plantas de *Salix variegata* sumergidas a 2 m de profundidad por 30 días, se incrementó la actividad de enzimas que degradan especies activas del oxígeno (Lei et al., 2012). *S. variegata* es tolerante a períodos largos de inmersión completa, y es posible que los mecanismos de defensa

frente al estrés oxidativo jueguen un rol importante en la recuperación luego del episodio de inundación.

En el caso de los sauces, existe información sobre las respuestas morfológicas y fisiológicas ante la inundación (Li et al., 2005; Carpenter et al., 2008; Markus - Michalczyk et al., 2016; Rodríguez et al., 2018), pero las respuestas a nivel molecular son menos conocidas. No hay estudios sobre cambios en la expresión génica ni del perfil metabólico en sauces en situaciones de inundación, e incluso, estos estudios son escasos para especies leñosas en general, comparados con plantas herbáceas (Kreuzwieser & Rennenberg, 2014). Para poder identificar genes relacionados con la tolerancia a la inundación en sauce, es necesario analizar estos aspectos todavía poco conocidos.

En varias especies dioicas, incluyendo el sauce, se ha encontrado que en poblaciones creciendo cerca de cursos de agua, la mayoría de los árboles femeninos crecen en las zonas más bajas, lo que indicaría que son más tolerantes a la inundación que los árboles masculinos (Hultine et al., 2007; Nielsen et al., 2010). Se ha propuesto que esta diferencia refleja la diferente demanda por recursos, que es mayor en los individuos femeninos debido a la producción de semillas (Hultine et al., 2007). Sin embargo, las diferencias en tolerancia entre especies pueden ser mayores que las diferencias entre los sexos de una misma especie (Nielsen et al., 2010). Estas diferencias en la tolerancia a la

inundación de los distintos sexos probablemente son relevantes para el mejoramiento genético en el caso de cruzamientos intra - específicos, pero es posible que no lo sea tanto para los híbridos inter - específicos, por lo que este tema requiere mayor investigación.

EVALUACIÓN DE LA TOLERANCIA A LA INUNDACIÓN DE LOS SAUCES IMPLANTADOS EN EL DELTA DEL PARANÁ

La tolerancia a la inundación de una planta leñosa se define como la capacidad de sobrevivir condiciones de anoxia (Glenz et al., 2006), y depende de la especie (Angelov et al., 1996; Amlin & Rood, 2001). Especies de zonas con marcados episodios estacionales de inundación, como los árboles que crecen en la planicie de inundación del Río Amazonas, están adaptadas a soportar períodos de completa inmersión que duran varios meses (Parolin, 2009). Desde el punto de vista productivo, resulta más conveniente definir al estrés como una situación que reduce el crecimiento de una planta en relación al potencial que puede alcanzar genéticamente en ausencia de estrés (Taiz et al., 2015). De acuerdo a esta definición, las especies con mayor sensibilidad a la inundación son aquellas que manifiestan una mayor reducción del crecimiento bajo condiciones de estrés que creciendo en condiciones no estresantes.

De acuerdo a su hábitat natural, las especies de sauce se clasifican en dos tipos: 1 - Especies ribereñas, adaptadas a episodios periódicos de inundación (por ejemplo, *S. alba* y *S. viminalis*); y 2 - Especies de zonas pantanosas, que pueden tolerar períodos prolongados de anoxia en aguas estancadas (*S. nigra*, *S. amygdaloides*; Dickman & Kuzovkina, 2014). En la costa de los ríos, las especies de sauce están distribuidas de acuerdo a su tolerancia a la inundación, encontrándose las especies más tolerantes en las zonas bajas cercanas al cauce (Amlin & Rood, 2001). Esta variabilidad genética natural en la tolerancia al anegamiento que existe en los sauces puede utilizarse para incrementar la tolerancia de los clones comerciales por medio del mejoramiento genético. Para lograr este objetivo, es necesario evaluar la tolerancia a la inundación de distintos genotipos de sauce. Existen dos tipos de enfoque experimental que se pueden utilizar: 1 - Evaluar plantas creciendo en macetas en inundándolas en condiciones controladas, y 2 - Evaluar bosques naturales o plantaciones que experimentan episodios naturales de inundación. Ambos tipos de experimentos tiene ventajas y desventajas. En los episodios de inundación en macetas, las condiciones son controladas (duración del episodio, profundidad de agua, si el agua está calma o se mueve, etc.), pero sólo se pueden llevar a cabo con plantas pequeñas. Este tipo de experimentos son los más comunes en la literatura científica (Kuzovkina 2003, Markus - Mychalczuk et al., 2016, Rodríguez et al., 2018). La ventaja de los trabajos a campo con respecto a los ensayos en macetas es que permiten evaluar lo que sucede con plantaciones de mayor edad en condiciones productivas. En el caso de las inundaciones a campo, la desventaja es que no se

pueden controlar factores como la duración y profundidad del agua, y en ocasiones no hay disponible un tratamiento control (no inundado) para comparar los resultados. En algunos casos, cuando se comparan diferentes profundidades de inundación, se puede utilizar la situación menos estresante para comparar con los demás niveles de estrés. En el estudio de una plantación a campo de *S. matsudana* inundada por cambios periódicos en la altura del lago de una represa en China, Wang et al. (2017) utilizaron el tratamiento encharcado como control para compararlo con tratamientos con distinta profundidad de inundación. En un programa de mejoramiento, la evaluación en macetas es la forma más práctica para evaluar la tolerancia a la inundación de un número grande de genotipos. La pregunta es si esa evaluación de plantas jóvenes es representativa del comportamiento ante la inundación de ese genotipo a edades más avanzadas. La edad de la planta es un factor que afecta la tolerancia a la inundación (Glenz et al., 2006), que es mayor en los árboles adultos que en las plántulas y plantines de la misma especie (Kreuzwieser & Rennenberg, 2014). Esto ocurre también para el sauce, como muestran los resultados obtenidos evaluando la supervivencia en plantaciones a campo que experimentaron episodios naturales de inundación en la zona del Delta del Paraná (Cerrillo et al., 2014). En estas plantaciones estaban incluidos 56 clones (comerciales y experimentales), correspondientes a las especies *Salix alba* L., *S. amygdaloides* Anderss., *S. babylonica* L., *S. matsudana* Koidtz y *S. nigra* Marsh. El pedigrí de los clones mencionados en el texto está detallado en la Tabla 1.

Tabla 1. Detalle de los clones de sauce inscriptos como variedades en el Registro Nacional de Cultivares del INASE mencionados en el texto. Soveny Americano es un clon comercial que se ha plantado por muchos años en la zona del Delta del Paraná.

Clon	Especie / Híbrido
Soveny Americano	<i>Salix babylonica</i> L.
Los Arroyos INTA CIEF	<i>Salix matsudana</i> Koidz. x <i>S. alba</i> L.
Lezama INTA CIEF	<i>Salix matsudana</i> Koidz. x <i>S. nigra</i> Marshall
Ibicuy INTA CIEF	<i>Salix nigra</i> Marshall
Yaguareté INTA CIEF	<i>Salix alba</i> L.

Los efectos más severos de este fenómeno natural de inundación se extendieron desde noviembre de 2009 hasta mayo de 2010. Se consideraron en el análisis cinco plantaciones instaladas en sistemas de "zanja abierta": tres ensayos de 27 meses al momento de inundarse, y dos ensayos de 4 meses al momento de inundarse. El nivel medio del agua en los ensayos de 27 meses fue de 1,50 m, mientras que en los ensayos de 4 meses la altura del agua varió entre 0,80 y 1,00 m. En agosto de 2011 se realizó un relevamiento de la

supervivencia de las plantas, detectándose una amplia variación en todos los ensayos a campo. Entre los clones con mayor supervivencia, se encuentran varios recientemente registrados por INTA: 'Ibicuy INTA-CIEF' (100% de supervivencia), 'Los Arroyos INTA-CIEF' (93,8%), 'Lezama INTA-CIEF' (81,2%) y 'Yaguareté INTA-CIEF' (74,7%). Todos superaron al clon 'Soveny Americano' (68,8% de supervivencia) que es el genotipo más plantado en la zona del Delta del Paraná. La variación en el grado de cobertura de las plantas por el agua explicaría las diferencias observadas en la supervivencia. En el episodio de 4 meses, el clon Soveny Americano fue totalmente cubierto por el agua y experimentó la mayor tasa de mortalidad, mientras que los nuevos clones seleccionados tienen un crecimiento inicial más vigoroso que evita que queden totalmente cubiertos, y consecuentemente tuvieron una supervivencia mayor. En el ensayo de 27 meses, las plantas nunca fueron totalmente cubiertas por el agua. En ambas situaciones de inundación (4 y 27 meses), la supervivencia del clon Lezama fue elevada (97 y 81%), mientras que en el caso de Soveny Americano y Yaguareté la supervivencia se incrementó con la edad (Cerrillo et al., 2014). En el caso del clon Lezama, su elevada tolerancia a la inundación se manifiesta también en experimentos en maceta (Caccia et al., 2014). Estos resultados coinciden con otros reportes de experimentos de inundación en macetas, donde las plantas con mayor grado de cobertura por el agua experimentaron una mayor reducción del crecimiento (Markus - Mychalczyk et al., 2016, Rodríguez et al., 2018). Resumiendo, si bien el clon Soveny Americano, ampliamente plantado en el Delta del Paraná, tiene buena tolerancia a la inundación, los nuevos clones tienen mucho mejor crecimiento en altura y diámetro (Cerrillo, 2014). El vigoroso crecimiento inicial de los nuevos genotipos contribuye a que escapen a la inmersión completa, reduciendo el impacto negativo de la inundación sobre el crecimiento (Rodríguez et al., 2018), por lo cual son más convenientes para plantar en zonas con riesgo de inundación moderado o alto. Además de la diferencia debida a la edad de la plantación, existen diferencias genéticas en la respuesta a la inundación. Para ambas edades, las combinaciones con genotipos progenitores de las especies *S. nigra* y *S. matsudana* mostraron los mayores niveles de supervivencia (Cerrillo et al., 2014). Estos resultados son consistentes con la bibliografía, ya que la elevada tolerancia a la inundación de *S. nigra* está bien documentada (Carpenter et al., 2008; Cerrillo et al., 2013), y *S. matsudana* es capaz de soportar largos períodos de inmersión (Wang et al., 2017). Estos resultados demuestran que la base genética disponible para el mejoramiento es amplia, ya que hay notables diferencias en la tolerancia a la inundación en los materiales parentales del programa de mejoramiento (Rodríguez et al., 2018). Esta variabilidad permitiría combinar mejores características productivas con tolerancia a la inundación en los nuevos híbridos de sauce.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Las perspectivas para incrementar la productividad de los sauces en el Delta del Paraná y otras zonas de la Argentina son muy buenas. Los nuevos materiales tienen un desempeño igual o mejor en cuanto a crecimiento y tolerancia a la inundación que los clones tradicionalmente plantados en la zona (Cerrillo, 2014). Además de la región del Delta del Paraná, en el país existen otras áreas deprimidas que no son aptas para la agricultura debido al riesgo de inundación. En estos sitios podrían implantarse estos nuevos clones de sauce, tanto en macizos forestales como formando parte de sistemas silvopastoriles (Casaubón et al., 2015). Se han implantado ensayos con algunos de estos clones en la zona de Alto Valle, con resultados promisorios (Thomas & Cerrillo, 2014). En algunas de esas zonas, como la cuenca del Salado, el anegamiento se combina con la salinidad, y es posible que los sauces no sean la especie adecuada para forestar zonas con niveles elevados de salinidad (Quiñones Martorello et al., 2014). Sin embargo, hay especies de sauce que colonizan ambientes salobres (Markus - Michalczyk et al., 2016) con lo cual sería posible seleccionar clones de sauce capaces de crecer en zonas con salinidad moderada.

Si bien el mejoramiento tradicional ha sido exitoso en la obtención de nuevos genotipos con características productivas superiores, existen varios puntos que pueden mejorarse con respecto a la selección de la tolerancia a estreses abióticos.

La evaluación de la tolerancia a la inundación es un proceso largo y laborioso, y sería posible hacerlo más rápido si se dispusiera de caracteres sencillos de determinar que correlacionen con la tolerancia a este estrés, pudiendo ser medidos en un gran número de genotipos. Por otro lado, sería deseable encontrar caracteres que permitan realizar una selección temprana acortando los tiempos necesarios para la evaluación de la tolerancia al estrés de los distintos genotipos. El uso de la biotecnología también permitiría acortar los tiempos de selección, no sólo para la tolerancia a la inundación sino también para otros caracteres de interés. Dentro de estas posibilidades está el uso de selección asistida por marcadores, y eventualmente, selección genómica (Grattapaglia et al., 2009). Para la eventual explotación de estas nuevas metodologías en el mejoramiento de sauce, es necesario obtener poblaciones de mapeo apropiadas, y desarrollar un número considerable de marcadores moleculares variables (Grattapaglia & Resende, 2011). Para esto, la secuenciación del genoma de distintas especies de sauce será fundamental. Actualmente hay dos especies secuenciadas de sauce: *Salix suchowensis* (Dai et al., 2014) y una primera versión del genoma de *Salix purpurea* (disponible en Phytozome.org).

Otro aspecto a tener en cuenta en el mejoramiento es la variabilidad genética natural del sauce. Si bien la posibilidad de producir cruzamientos ínter - específicos asegura la obtención de poblaciones híbridas con gran variabilidad, sería importante conocer más sobre la tolerancia a la inundación de la única especie nativa de sauce de la Argentina, *Salix humboldtiana*. Esta especie tiene una amplia distribución geográfica, desde

Salta y Jujuy hasta Chubut (Burkart, 1987), y esta amplitud probablemente se deba a su capacidad de adaptarse a las condiciones ambientales locales. Contar con colecciones de germoplasma de *S. humboldtiana*, además de ser importante desde el punto de vista de la conservación de la biodiversidad, podría ser una fuente importante de genes de tolerancia a la inundación y otros estreses para programas de mejoramiento de sauce.

Agradecimientos

V. Luquez es investigadora de CONICET. M.E. Rodríguez es becaria de CONICET. V. Luquez agradece el apoyo del Ministerio de Agroindustria (PIA 12012). T. Cerrillo agradece el apoyo del Convenio INTA Papel Prensa, y de los proyectos de INTA: PNFOR-041131 "Mejoramiento Genético de Salicáceas para usos de alto valor" - Módulo Sauces y Proyecto Regional BANOR-710122 "Desarrollo de los territorios del humedal del Delta del Paraná".

BIBLIOGRAFÍA

Alvarez J. 2010. Unidades Productivas Sustentables. En: Actas de Jornada Técnica sobre el Sauce. EEA Delta del Paraná, INTA. ISSN 1514-3910.

Amlin N.A. & S.B. Rood. 2001. Inundation tolerances of riparian willows and cottonwoods. *Journal of the American Water Resources Association* 37: 1709 – 1720.

Angelov M., S.J.S Sung, R.L. Doong, W. Harms, P. Kormanik & C.C. Black. 1996. Long and short term flooding effects on survival and sink-source relations of swamp adapted tree species. *Tree Physiology* 16: 477 – 484.

Armstrong W. 1979. Aeration in higher plants. *Advances in Botanical Research* 7: 225-332.

Bailey-Serres J. & L.A.C.J. Voesenek. 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology* 59: 313-339.

Borodowski E. 2006. Álamos y sauces en el Delta del Paraná: situación del sector y silvicultura. *Disertación. Jornadas de Salicáceas 2006.* Disponible en: <http://jornadasdesalicaceas2006.blogspot.com.ar/p/dise-rtaciones.html>. Último acceso: enero 2018.

Braendle R. & R.M.M. Crawford. 1999. Plants as amphibians. *Perspectives in Plant ecology, Evolution and Systematics* 2/1:56-78.

Burkart A. 1987. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina) Parte III. Dicotiledóneas Metaclamídeas. A. Salicales a Rosales. Colección Científica del INTA, Tomo VI, III, Buenos Aires. 763 pp.

Caccia F.D., A.B Guarnaschelli, J. Spinardi, P. Vincent, A.M. Garau, E. Fernandez Tschieder & T. Cerrillo. 2014. Evaluación de algunas de respuestas de un nuevo clon de sauce a estrés por inundación. *Jornadas De Salicáceas 2014. Trabajo Técnico.* Disponible en: <http://jornadasdesalicaceas2014.blogspot.com.ar/p/actas-de-las-jornadas-de-salicaceas-2014.html>. Último acceso: enero 2018.

Cavalcanti I.F.A., A.F. Carril, O.C. Peñalba, A.M. Grimm, C.G. Menéndez, E. Sánchez, A. Cherchi, A. Sörensson, F. Robledo, J. Rivera, V. Pántano, L.M. Betolli, P. Zaninelli, L. Zamboni, R.G. Tedeschi, M. Domínguez, R. Ruscica & R. Flach. 2015. Precipitation extremes over La Plata Basin. Review and new results from observations and climate simulations. *Journal of Hydrology* 523: 211-230.

Carpenter L.T., S.R. Pezeshki & F.D. Shields. 2008. Responses of nonstructural carbohydrates to shoot renewal and soil moisture in *Salix nigra*. *Trees* 22: 737-748.

Casaubón E., T. Cerrillo & G. Madoz. 2015. Instalación de sistemas silvopastoriles en el delta del Paraná: comportamiento de guías y barbados de sauce como material de propagación. *Actas del III Congreso Nacional Sistemas Silvopastoriles y VIII Congreso Internacional de Sistemas Agroforestales.* Disponible en:

http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-libro_actas_silvopastoriles_agroforestales.pdf. Último acceso: enero 2017. pp 138-141.

Cerrillo T. 2014. Selección de 6 nuevos clones de sauce (*Salix* spp.) para el Delta del Paraná. *Jornadas de Salicáceas 2014. Trabajo Técnico.* Disponible en:

<http://jornadasdesalicaceas2014.blogspot.com.ar/p/actas-de-las-jornadas-de-salicaceas-2014.html>. Último acceso: enero 2018.

Cerrillo T., M.E. Rodríguez, F. Achinelli, G. Doffo & V.M.C Luquez. 2013. Do greenhouse experiments predict willow responses to long-term flooding events in the field? *Bosque* 34: 71-79.

Cerrillo T., G. Doffo, M.E. Rodríguez, F. Olguín, F. Achinelli & V. Luquez. 2014. Tolerancia al anegamiento prolongado de una amplia gama de genotipos mejorados de sauce (*Salix* spp). *Jornadas de Salicáceas 2014. Trabajo Técnico.* Disponible en:

<http://jornadasdesalicaceas2014.blogspot.com.ar/p/actas-de-las-jornadas-de-salicaceas-2014.html>. Último acceso: febrero 2018.

Cerrillo T., J. Álvarez, A. Battistella, C. Braccini, E. Casaubón, D. Ceballos, S. Cortizo, E. Fernandez Tschieder, P.C. Fernández, L. Faustino, N. Fracassi, M. García Cortés, A. González, L. Grieco, A. Hemming, L. Landi, V. Mangieri, V. Mema, S. Monteverde, G. Mujica & D. Olemberg. 2015. La forestación de Salicáceas como aporte al desarrollo sustentable del Delta del Paraná. *Disertación. XXIX Jornadas Forestales de Entre Ríos, Concordia.* Disponible en:

http://www.jornadasforestales.com.ar/jornadas/2015/TRABAJO-ABAJOS-JORNADAS-FORESTALES-2015_CERRILLO.pdf. Último acceso: enero 2017.

Colmer T.D., & L.A.C.J. Voesenek. 2009. Flooding tolerance: suites of plants traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36: 665-681.

Comisión Nacional del Álamo de Argentina. 2016. Informe Nacional período 2012-2015. Disponible en: <http://www.fao.org/forestry/ipc2016/91148/en/>. Último acceso: enero 2017.

Dai X., Q. Hu, Q. Cai, K. Feng, N. Ye, G.A. Tuskan, R. Milne, Y. Chen, Z. Wan, Z. Wang, W. Luo, K. Wang, D. Wan, M. Wang, J. Wang, J. Liu & T. Yin. 2014. The willow genome and divergent evolution from poplar alter

- the common genome duplication. *Cell Research* 24: 1274- 1277. doi:10.1038/cr.2014.83.
- Dickmann D. & Kuzovkina J.** 2014. Poplars and willows of the world, with emphasis on silviculturally important species. En: Isebrands J & Richardson J, Eds. Poplars and willows. Trees for society and the environment, FAO, Rome and CAB International, pp 8-83. <http://www.fao.org/forestry/ipc/69946@158687/en/>. Último acceso 31 de agosto 2017.
- Grattapaglia D. & M. Resende.** 2011. Genomic selection in forest tree breeding. *Tree Genetics & Genomes* 7: 241-255.
- Grattapaglia D., C. Plomion, M. Kirst & R. Sederoff.** 2009. Genomics of growth traits in forest trees. *Current Opinion in Plant Biology* 12: 148-156.
- Gibbs J. & H. Greenway.** 2003. Mechanism of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Functional Plant Biology* 30: 1-47.
- Glenz C., R. Schlaepfer, I. Iorgulescu & F. Kienast.** 2006. Flooding tolerance of Central European tree and shrubs species. *Forest Ecology & Management* 235: 1-13.
- Haase K., O. De Simone, W. Junk & W. Schmidt.** 2003. Internal oxygen transport in cuttings from flood-adapted várzea tree species. *Tree Physiology* 23: 1069 – 1076.
- Hultine K.R., S.E. Bush, A.G. West & J.R. Ehleringer.** 2007. Population structure, physiology and ecophysiological impacts of dioecious riparian tree species of western North America. *Oecologia* 154: 85-93. doi 10.1007/s00442-007-0813-0.
- Herrera A.** 2013. Responses to flooding of plant water relations and leaf gas exchange in tropical trees of a black-water wetland. *Frontiers in Plant Science* 4: 106. doi: 10.3389/fpls.2013.00106
- International Poplar Commission.** 2016. Synthesis of Country Progress Reports - Activities Related to Poplar and Willow Cultivation and Utilization- 2012 through 2016. 25th Session, Berlin, Germany, 13-16 September 2016. Disponible en: <http://www.fao.org/forestry/45094-08e1e5bf441bc41bb139e66da0915f2c.pdf>. Último acceso: enero 2016.
- Karrenberg S., P.J. Edwards & J. Kollmann.** 2002. The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* 47: 733-748.
- Kreuzwieser J. & H. Rennenberg.** 2014. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. *Plant, Cell and Environment* 37: 2245 – 2259.
- Kreuzwieser J., E. Papadopoulou & H. Rennenberg.** 2004. Interaction of flooding with carbon metabolism of flooded trees. *Plant Biology* 6: 299-306.
- Kozłowski T.T.** 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* No 1. Disponible en: http://librarian.net/navon/paper/Responses_of_woody_plants_to_flooding_and_salinity.pdf?paperid=11099794. Último acceso: enero 2017.
- Kuzovkina Y.** 2003. Stress tolerance and horticultural evaluation of the genus *Salix*. Disponible en: https://etd.ohiolink.edu/rws_etd/document/get/osu1047496264/inline. Último acceso: enero 2017.
- Lei S., B. Zeng, S. Xu & X. Xu.** 2012. Membrane responses of *Salix variegata* and *Cinnamomum camphora* to complete submergence in the Three Gorges Reservoir Region. *Acta Ecologica Sinica* 31: 227-231. <http://dx.doi.org/10.1016/j.chnaes.2012.06.001>.
- Li S., S.R. Pezeshki & F. Douglas Shields.** 2005. Partial flooding enhances aeration in adventitious roots of black willows (*Salix nigra*) cuttings. *Journal of Plant Physiology* 163: 619-628.
- Malvárez A.** 1999. El delta del Río Paraná como mosaico de humedales. En: Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica. Ed: A. Malvárez. ISBN 92-9089-064-9. UNESCO, pp 35-54.
- Markus – Michalczyk H., D. Hanelt, K. Jensen.** 2016. Effects of tidal flooding on juvenile willows. *Estuaries and Coasts* 39: 397-405. doi 10.1007/s12237-015-0014-8
- Mujica G., J.L. Alvarez, E. Dubra & E. Borodowski.** 2014. Estrategias para el desarrollo en la Cuenca Forestal del Delta del Paraná. Jornadas de Salicáceas 2014. Disponible en: <http://jornadasdesalicaceas2014.blogspot.com.ar/p/dise-rtaciones.html>. Último acceso: enero 2018.
- Nielsen J.L., S.B. Rood, D.W. Pearce, M.G. Letts & H. Jiskoot.** 2010. Streamside trees: responses of female, male and hybrid cottonwoods to flooding. *Tree Physiology* 30: 1479 – 1488. doi:10.1093/treephys/tpq089.
- Parolin P.** 2009. Submerged in darkness: adaption to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany* 103:359-376.
- Quiñones Martorello A.S., M.E. Fernández, J. Gyenge & M.G. Monterrubianesi.** 2014. Enraizamiento de 6 clones de *Salix* spp. ante condiciones de estrés múltiple generado por salinidad y anoxia. Jornadas de Salicáceas 2014. Trabajo Técnico. Disponible en: <http://jornadasdesalicaceas2014.blogspot.com.ar/p/acta-s-de-las-jornadas-de-salicaceas-2014.html>. Último acceso: enero 2018.
- Ragonese A.** 1989. Fitotecnia en sauces. Disertación. En: Actas Primeras Jornadas sobre Silvicultura y Mejoramiento del Género *Salix*, CIEF. Noviembre 1989, Buenos Aires, Argentina. pp 27-32.
- Rodríguez M.E., Doffo G.N., Cerrillo T. & V.M.C. Luquez.** 2018. Acclimation of cuttings of willow genotypes to flooding depth level. *New Forests*, 49: 415-427. <https://doi.org/10.1007/s11056-018-9627-7>
- Sepulcri M.G., M.J. Pizarro, E. Flamenco, M. Herrera, J. Borus & L. Giordano.** 2012. Cartografía de susceptibilidad hídrica en el delta del río Paraná. *Revista de Investigaciones Agropecuarias (RIA)*, 38/2.
- Striker G.** 2012. Flooding stress on plants: anatomical, morphological and physiological responses. En: *Agricultural and Biological Sciences: Botany*. Ed John K Mworira. pp 3-28.
- Taiz L., E. Zeiger, I.M. Moller & A. Murphy.** 2015. *Plant Physiology and Development*, Sixth Edition, Sinauer Publishers, Sunderland, Mass, US. pp 761.
- Thomas E. & T. Cerrillo.** 2014. Evaluación preliminar de nuevos clones de sauce en la región Norpatagónica. Jornadas De Salicáceas 2014. Trabajo Técnico. Disponible en: <http://jornadasdesalicaceas2014.blogspot.com.ar/p/acta-s-de-las-jornadas-de-salicaceas-2014.html>. Último acceso: enero 2018.

Voeselek L.A.C.J. & R. Sasidharan. 2013. Ethylene - and oxygen signaling - drive plant survival during flooding. *Plant Biology* 15: 426-435.

Voeselek L.A.C.J., T.D. Colmer, R. Pierik, F.F. Millenaar & A.J.M. Peeters. 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist* 170: 213-226.

Voeselek L.A.C.J. & Bailey - Serres J. 2015. Flood adaptive traits and process: an overview. *New Phytologist* 206: 57 – 73. doi: 10.1111/nph.13209.

Wang C., Y. Xie, Y. He, X. Li, W. Yang & C. Li. 2017. Growth and physiological adaptation of *Salix matsudana* Koidz. to periodic submergence in the hydro fluctuation zone of the Three Gorges Dam reservoir of China. *Forests* 8: 283. <http://dx.doi.org/10.3390/f8080283>.