

Respuestas del duraznero a la inundación del suelo y su relación con la calidad y el comportamiento de los frutos en la poscosecha

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

Victor Hugo Ziegler

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2007

Lugar de trabajo: Cátedra de Fruticultura - Facultad de Agronomía - UBA



FAUBA Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano



Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Pedro Insausti



Ingeniero Agrónomo (UBA)

Magister Scientiae en Recursos Naturales (UBA)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (UBA)

Co-director

Ariel Roberto Vicente



Ingeniero Agrónomo (UNLP)

Master in Plant Biology (University of California Davis, Estados Unidos)

Doctor en Ciencias Exactas, área Ciencias Biológicas (UNLP)

Consejero de Estudios

Edmundo Ploschuk



Ingeniero Agrónomo (UBA)

Magister Scientiae en Producción Vegetal (UBA)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (UBA)

JURADO DE TESIS

JURADO

Carlos Guillermo Bártoli

Licenciado en Biología, Orientación Ecología (UNLP)

Doctor en Ciencias Naturales (UNLP)

JURADO

Eduardo Rafael Trentacoste

Ingeniero Agrónomo (UNCUYO)

Magister Scientiae (UNMDP)

Doctor en Tecnología Agroambiental para una Agricultura Sostenible (Universidad Politécnica de Madrid, España)

JURADO

María Laura Vidoz

Ingeniera Agrónoma (UNNE)

Magister Scientiae (University of Florida)

Doctor of Philosophy (Università di Pisa, Italia)

Fecha de defensa de la tesis: 21 de octubre de 2021

DEDICATORIAS

*A mi mamá Rosa Gauto, quien es mi fuerza motriz, por su protección y su amor
incondicional.*

A mi hermano Marcos Benjamín Ziegler.

En la memoria de mi padre, Esteban Eduardo Ziegler.

AGRADECIMIENTOS

*A mi familia, mi mamá **Rosa**, mi papá **Eduardo** y mi hermano **Marcos** quienes siempre me han acompañado, motivado y apoyado en esta linda locura que es la investigación.*

A mi Director de tesis, Dr. Pedro Insausti, quien me ha enseñado a querer, comprender y hacer investigación, y sobre todo por brindarme su amistad. Por las charlas, de las que surgen ideas y aprendizajes. Y porque a pesar de mi inconsciente negativa en finalizar esta tesis, nunca disminuyó su apoyo hacia mí.

A mi Codirector de tesis, Dr. Roberto Ariel Vicente, quien siempre estuvo a mi lado más allá de las circunstancias ocurridas. Por hacerme sentir uno más dentro de su grupo de trabajo, y también por haberme brindado su amistad, lo cual es inmensamente más importante.

A mi Consejero de Estudios, el Dr. Edmundo Leonardo Ploschuk, por sus palabras justas en los momentos justos, por su amistad y por siempre acompañarme.

Al Dr. Gabriel Oscar Sozzi, por haberme abierto las puertas de la Cátedra de Fruticultura. Por haber estado, haberse preocupado y haberme abrazado en un momento muy duro y triste en mi vida. También por haberme dado la oportunidad de comenzar a caminar en este mundo de la investigación. Y, por, sobre todo, brindarme su amistad.

Al Ph.D. Antonio Marcelo Weibel, quien sin conocerme me abrió las puertas del EEA INTA Junín, con mi locura de inundar durazneros en Mendoza. Por haberme hecho parte de su grupo de trabajo a pesar de la distancia y por haberme brindado lo más importante, su amistad.

A los Ing. Agr. Fortunato Covatta y Juana Borscak, por hacerme parte de la Cátedra de Fruticultura cuando apenas comenzaba y por brindarme su amistad que perdura a lo largo de los años.

A la Cátedra de Fruticultura de la FAUBA, a todos sus integrantes.

Al grupo de trabajo del Dr. Ariel R. Vicente en el CIDCA, Facundo, Matías, Luis y Joaquín por haberme hecho sentir parte de ellos en los días de arduo trabajo en el laboratorio.

A la Facultad de Agronomía – UBA por haberme brindado la oportunidad de realizar la carrera de Doctorado.

DECLARACIÓN

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

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Victor Hugo Ziegler', written in a cursive style.

Victor Hugo Ziegler

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

El contenido del capítulo 2 fue publicado como Ziegler, V.H., Ploschuk, E., Weibel, A., Insausti, P. 2017. Short-term responses to flooding stress of three *Prunus* rootstocks. *Scientia Horticulturae*, 224: 135-141.

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIAS.....	iii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
DECLARACIÓN.....	v
PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS Y TRABAJOS EN EVALUACIÓN.....	vi
ÍNDICE GENERAL.....	vii
ÍNDICE DE CUADROS	x
ÍNDICE DE FIGURAS	xi
ABREVIATURAS	xiii
RESUMEN	xv
PEACH TREE RESPONSES TO SOIL FLOODING AND ITS RELATIONSHIP WITH THE QUALITY AND BEHAVIOR OF THE FRUITS IN THE POST- HARVEST	xvii
ABSTRACT	xvii
CAPÍTULO 1.....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL, OBJETIVOS E HIPÓTESIS	1
1.1. Definición, origen y efectos de los episodios de inundación.....	2
1.2. Eventos de inundación en las principales regiones frutícolas de Argentina.....	3
1.3. Factores que caracterizan a la inundación	5
1.4. La inundación y su efecto sobre las características del suelo.....	8
1.5. La inundación como factor de estrés sobre las plantas.....	10
1.6. Producción de duraznos en Argentina y su relación con los fenómenos de inundación.....	10
1.7. Respuestas morfológicas y anatómicas de las plantas a la inundación ..	12
1.8. Respuestas fisiológicas de las plantas a la inundación	16
1.9. Uso de portainjertos en fruticultura y su relación con las inundaciones 23	
1.10. Calidad y maduración de frutos	24
1.11. Inundación de árboles de duraznero, su efecto sobre el crecimiento y la fisiología de las plantas y frutos: Algunos aspectos aun no resueltos.....	29
1.12. Objetivos, hipótesis y predicciones	31

Objetivo general	31
Objetivos específicos, hipótesis y predicciones	33
CAPÍTULO 2	38
RESPUESTAS DE TRES PORTAINJERTOS DE DURAZNERO A LA INUNDACIÓN DEL SUELO	38
2.1. Introducción.....	39
2.2. Materiales y métodos	42
2.3. Análisis estadístico.....	45
2.4. Resultados	46
2.5. Discusión	55
2.6. Conclusiones	60
CAPÍTULO 3.....	61
EFFECTO DEL GRADO DE INUNDACIÓN (TOTAL O PARCIAL) SOBRE LAS RESPUESTAS FISIOLÓGICAS Y DE CRECIMIENTO DE PLANTAS JÓVENES DEL PORTAINJERTO DE DURAZNERO CV. NEMARED	61
3.1. Introducción.....	62
3.2. Materiales y métodos	64
3.3. Resultados	67
3.4. Discusión	73
3.5. Conclusiones	80
CAPÍTULO 4	81
RESPUESTAS FISIOLÓGICAS Y DE CRECIMIENTO DE ÁRBOLES ADULTOS DE DURAZNERO A LA INUNDACIÓN DEL SUELO DURANTE LA ETAPA DE CRECIMIENTO DE LOS FRUTOS.....	81
4.1. Introducción.....	82
4.2. Materiales y métodos	84
4.3. Resultados	87
4.4. Discusión	92
4.5. Conclusiones	96
CAPÍTULO 5	98
CALIDAD Y COMPORTAMIENTO EN POSCOSECHA DE LOS FRUTOS PROVENIENTES DE PLANTAS ADULTAS INUNDADAS	98
5.1. Introducción.....	99
5.2. Materiales y métodos	101

5.3. Resultados	109
5.4. Discusión	122
5.5. Conclusiones	128
CAPITULO 6.....	130
DISCUSIÓN GENERAL.....	130
Conclusiones finales.....	140
BIBLIOGRAFÍA	143

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 5.1: *Carotenoides en la pulpa, fenoles totales y capacidad antioxidante en la pulpa y piel de duraznos provenientes de árboles Testigos e Inundados almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Las letras diferentes indican diferencias significativas basadas en una prueba de Fisher ($P < 0,05$).....116*

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1:** Fotosíntesis neta (P_n) de hojas de portainjertos: A. Mr. S. 2/5, B. Monegro® y C. Nemared, mantenidos a capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos y días, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.....47
- Figura 2.2:** Conductancia estomática (gs) de portainjertos A. Mr. S. 2/5, B. Monegro® y C. Nemared mantenidos a capacidad de campo (Testigo) o sujetos de inundación del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.....49
- Figura 2.3:** Potencial hídrico (ψ_h) de las hojas de portainjertos A. Mr. S. 2/5, B. Monegro® y C. Nemared mantenidos a capacidad de campo (Testigo) o sujetos de inundación del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.....51
- Figura 2.4:** Ancho de las hojas de portainjertos A. Mr. S. 2/5, B. Monegro® y C. Nemared mantenidos a capacidad de campo (Testigo) o sujetos de inundación del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.....52
- Figura 2.5:** Largo de hojas de portainjertos A. Mr. S. 2/5, B. Monegro® y C. Nemared mantenidos a capacidad de campo (Testigo) o sujetos de inundación del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.....54
- Figura 2.6:** Porosidad de las raíces de portainjertos A. Mr. S. 2/5, B. Monegro® y C. Nemared mantenidos a capacidad de campo (Testigo) o sujetos de inundación del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.....55
- Figura 3.1:** Déficit de presión de vapor (kPa) diario, determinado al mediodía, durante los momentos en los cuales se realizaron las mediciones fisiológicas.....68
- Figura 3.2:** A. conductancia estomática, B. clorofila y C. potencial hídrico de las hojas de portainjertos de duraznero cv. Nemared mantenidos a capacidad de campo (Testigo), sujetos de inundación completa (Inundado) o parcial del suelo (Inundado parcial). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos y días ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.70
- Figura 3.3:** A. crecimiento acumulado del vástago, B. crecimiento acumulado de la longitud de brotes y C. crecimiento acumulado del diámetro de brotes, de portainjertos de duraznero cv. Nemared mantenidos a capacidad de campo (Testigo), sujetos de inundación completa (Inundado) o parcial del suelo (Inundado parcial). Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.73
- Figura 4.1:** A. conductancia estomática (gs), B. concentración intercelular de CO_2 (ci) y C. fotosíntesis neta (P_n) en hojas de árboles de duraznero mantenidos en condiciones de capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación continua del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.....88
- Figura 4.2:** Potencial hídrico de las hojas (ψ_h) de árboles de duraznero mantenidos en condiciones de capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación continua del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.....89

- Figura 4.3:** Contenido de clorofilas en hojas de árboles de duraznero mantenidos en condiciones de capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación continua del suelo (Inundado) durante 32 días. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.....90
- Figura 4.4:** A. Crecimiento en diámetro y B. longitud de brotes de árboles de duraznero mantenidos en condiciones de capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación continua del suelo (Inundado) durante 32 días. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.....91
- Figura 4.5:** A. Peso fresco, B. peso seco y C. área de las hojas de árboles de duraznero mantenidos en condiciones de capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación continua del suelo (Inundado) durante 32 días. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.....92
- Figura 5.1:** Color de fondo de la piel de duraznos cosechados de árboles adultos testigos e inundados en forma total y continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos, almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$) 110
- Figura 5.2:** A. Clorofilas, B. carotenoides y C. antocianinas en la piel de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma total y continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos, almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$) 111
- Figura 5.3:** Pérdida de peso de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma total y continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos, almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$) 113
- Figura 5.4:** A. Sólidos solubles, B. acidez y C. pH de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma total y continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos y almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$)..... 115
- Figura 5.5:** Firmeza de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma total y continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos, almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$)..... 117
- Figura 5.6:** Pectinas solubles en A. agua, B. CDTA y C. Na_2CO_3 de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma total y continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos, almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos basadas en el test de Fisher ($P < 0,05$)..... 119
- Figura 5.7:** Hemicelulosas solubles en A. KOH 1 M y B. KOH 1 M de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma total y continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos, almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$) 120
- Figura 5.8:** Producción de etileno de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados, durante la maduración a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas entre un test de Fisher ($P < 0,05$) Las barras indican el error estándar de la media. 121
- Figura 5.9:** Producción de etileno de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados, almacenados a 20 °C durante 23 días. Las barras indican el error estándar de la media 122

ABREVIATURAS

1 - MCP: 1-metilciclopropeno

1FSK: fracción soluble en KOH 1 M

4FSK: fracción soluble en KOH 4 M

ABA: ácido abscísico

ACC: ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico

ACO: ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico oxidasa

ACS: ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico -1-sintasa

ANOVA: análisis de la varianza

AU: ácidos urónicos

CDTA: ácido trans-1,2-diaminociclohexano-tetraacético

ci: dióxido de carbono intercelular

DPPH: radical 2,2-difenil-1-picrilhidrazilo

dpv: déficit de presión de vapor

EE: error estándar

Eh: potencial redox

EXP: expansinas

FSA: fracción soluble en agua

FSC: fracción soluble en CDTA

FSN: fracción soluble en Na₂CO₃

G × N – 9: portainjerto híbrido entre duraznero y almendro

gs: conductancia estomática

IRGA: analizador infrarrojo de gases, para medir intercambio neto de CO₂

Mr. S. 2/5: ciruelo Mirabolano Sansavini 2/5

P: peso del picnómetro lleno de agua

Pg: peso del picnómetro

pH: potencial hidrógeno

PIPs: proteínas intrínsecas de la membrana

Pn: fotosíntesis neta

PPFD: densidad de flujo de fotones fotosintéticos

Pr: peso del picnómetro con agua y raíces intactas

PR: porosidad de raíces

R: peso fresco de las raíces intactas

RIA: residuo insoluble en alcohol

ROS: especies reactivas del oxígeno

RuBisCO: ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa

SAM: S-adenosil-L-metionina

TDO: tasa de difusión de oxígeno

UV: ultravioleta

XTH: xiloglucano endo-transglucosilasa/hidrolasa

ψ_h : Potencial hídrico

RESUMEN

La inundación del suelo, en general, impacta negativamente sobre las plantas terrestres. En las regiones frutícolas se generan por el ascenso freático, el aumento del caudal de los ríos, el manejo inadecuado del riego y por problemas de drenaje. En árboles frutales, la tolerancia a la inundación depende de la especie y del portainjerto, siendo las prunoideas poco tolerantes. El objetivo general de esta tesis fue avanzar en el conocimiento de algunas respuestas a la inundación de plantas de duraznero, y de sus frutos en poscosecha. Se pretendió comprender los principales efectos que generan diferentes niveles y períodos de inundación sobre plantas jóvenes y adultas de duraznero y sobre diferentes portainjertos de este cultivo, analizando respuestas fisiológicas y de crecimiento. Asimismo, se procuró establecer el impacto de la inundación del árbol sobre la composición, calidad y comportamiento en poscosecha de los frutos provenientes de esas plantas. En el capítulo 2 se evaluaron las respuestas fisiológicas y de crecimiento a la inundación de tres variedades de portainjertos: Nemared, Mirabolano Sansavini (Mr. S. 2/5) y Monegro. Mr.S. 2/5, que posee en sus raíces aerénquima, fue el único tolerante a la inundación durante el periodo de crecimiento vegetativo anual. Eran inexistentes los antecedentes sobre el efecto de una inundación parcial de las raíces (inundación que afecta solamente a la mitad de las raíces de las plantas) en la fisiología (conductancia estomática, potencial agua de las hojas y clorofilas) y el crecimiento de durazneros (longitud del vástago, longitud de brotes y diámetro de brotes), abordado en el capítulo 3. Dicho tratamiento tuvo en Nemared las mismas respuestas fisiológicas y de crecimiento que la inundación total de las raíces. Tampoco se conocía el impacto de la inundación continua en precosecha en durazneros, evaluado en el capítulo 4. Dicho tratamiento afectó la fotosíntesis por causas estomáticas y no estomáticas, el potencial hídrico y el crecimiento de la planta en su conjunto medido como diámetro y en longitud de brotes como así también peso fresco, peso seco y área de las hojas de los árboles de duraznero. Por último, el capítulo 5 comprende la evaluación del efecto de la inundación sobre el comportamiento de los frutos en cosecha y poscosecha. La inundación total de las raíces aumentó la tasa de maduración de los frutos, anticipándola, además, adelantó la producción de etileno y su magnitud. Los frutos cosechados de los árboles inundados tuvieron mayor acumulación de carotenoides, degradación de clorofilas, relación de sólidos solubles/ acidez, deshidratación y ablandamiento en poscosecha. El aumento en la tasa de maduración de los frutos implica que los mismos deberían ser cosechados y comercializados con anterioridad a los de las plantas no inundadas, para que lleguen al mercado en óptimas condiciones, dado que la vida poscosecha de los mismos puede verse acortada. Asimismo, si no se tiene en cuenta la mayor velocidad de maduración de los frutos en el árbol a causa de la inundación, es probable que haya una mayor pérdida en precosecha de los frutos, teniendo una implicancia negativa para el productor. En este sentido, sería conveniente que los frutos provenientes de árboles inundados se comercialicen en cercanías al lugar de cosecha dado que a su vez los duraznos son frutos considerablemente perecederos. Los resultados de esta tesis contribuyen a aumentar

nuestra comprensión del estrés por inundación y algunos mecanismos involucrados en las respuestas a la misma en una especie de importancia económica, como es el duraznero. Además, permiten comprender mejor cómo este estrés, en la planta, subyace sobre el comportamiento de los frutos en la poscosecha, en momentos en que la inundación ya no está presente. En estos aspectos, la cantidad de información disponible era muy escasa.

Palabras clave: *Prunus persica*, inundación, estrés abiótico, ecofisiología de frutales, poscosecha

**PEACH TREE RESPONSES TO SOIL FLOODING AND ITS RELATIONSHIP
WITH THE QUALITY AND BEHAVIOR OF THE FRUITS IN THE POST-
HARVEST**

ABSTRACT

Flooded soils generally impact negatively on land plants causing flooding stress. In fruit-growing regions, flooding can be generated due to phreatic groundwater levels rise, increased river flow, inadequate irrigation management, and drainage problems. Flooding tolerance in fruit trees depends on the species and the rootstock. Among the different species, prunus species are not characterized by having high levels of tolerance. The general objective of this thesis was to explore some responses of peach plants exposed to flooding, and their postharvest fruits. The aim was to understand the main effects generated by different levels and periods of flooding on young and adult peach plants and on different rootstocks of this crop, analyzing physiological and growth responses. The main effects generated by different levels and periods of flooding on young and adult peach plants, on the one hand, and on different rootstocks, on the other, were studied, analyzing physiological and growth responses. Likewise, an attempt was made to determine the impact of soil flooding on the quality, biochemical composition and postharvest behavior of the peach fruits. In Chapter 2, the physiological and growth responses to flooding of three rootstock varieties (Nemared, Mirabolano Sansavini (Mr.S.2/5) and Monegro) are discussed. The Mr.S.2/5 rootstock has aerenchyma in its roots and was the only flood tolerant during the annual vegetative growth period. In Chapter 3, the effect of partial root flooding (flooding that affects only half of plant roots) on physiology (stomatal conductance, potential leaf water and chlorophylls) and peach tree growth (stem length, shoot length and shoot diameter) are addressed. These antecedents were non-existent. Partial root flooding had the same growth and physiological responses as those caused by full root flooding in the Nemared rootstock. In Chapter 4, the impact of the continuous flooding in pre-harvest in peach trees is addressed. This treatment affected photosynthesis due to stomatal and non-stomatal causes, the water potential and the whole plant growth (measured as diameter and length of shoots, fresh weight, dry weight and area of the leaves). Finally, Chapter 5 includes the evaluation of the effect of soil flooding on fruit behavior at harvest and post-harvest. The total flooding of roots increased the fruit ripening rate, advancing the production of ethylene and its magnitude. The fruits harvested from the flooded trees had greater accumulation of carotenoids, chlorophyll degradation, soluble solids / acidity ratio, dehydration and softening in postharvest. The increase in fruit ripening rate implies that the postharvest life may be shortened and therefore the harvest and commercialization should be carried out beforehand with respect to non-flooded fields, so that fruits can

reach the market in optimal conditions. Likewise, if the higher speed of fruit maturation on the tree due to the flood is not taken into account, it is likely that there will be a greater loss in pre-harvest of the fruits, having a negative implication for the producer. Therefore, since peaches are highly perishable fruits, the harvest from flooded fields should be marketed in the nearest markets. The results of this thesis contribute to increase our understanding of flooding stress and some mechanisms involved in the responses of peach tree, a species of economic importance. In addition, these results allow us to better understand how this type of stress suffered by the plant has an effect on the behavior of the fruits in the postharvest, at a time when the flood is no longer present. Due to the limited amount of information available on this problem worldwide, this thesis represents an original contribution.

Key words: *Prunus persica*, flooding, abiotic stress, tree fruit ecophysiology, postharvest

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

1.1. Definición, origen y efectos de los episodios de inundación

La inundación puede ser definida como la ocupación con agua de todos los poros del suelo en la zona radical (Sasidharan et al. 2017). Esto lleva a una acumulación hídrica que supera la capacidad de retención, infiltración y escurrimiento superficial del suelo (Ponnamperuma 1984). Como principales efectos fisicoquímicos, provoca la disminución de la concentración de oxígeno que subyace en hipoxia y luego anoxia, como también el cambio del estado de óxido-reducción de algunos iones (Parent et al. 2008).

Los fenómenos de inundación ocurren en ecosistemas naturalmente anegables como también en sistemas de producción agrícola a causa de precipitaciones excesivas, desbordes de cursos de agua, acumulación en bajos por flujo natural del agua, la presencia de horizontes poco permeables en el suelo y/o de un mal manejo de los recursos hídricos (Blom y Voesenek 1996, Dat et al. 2006, Li et al. 2015). La génesis del suelo, al influir sobre su textura, estructura y capacidad de infiltración, es un factor determinante de la probabilidad de ocurrencia de episodios de inundación. Por ejemplo, los suelos con elevado contenido de arcillas suelen presentar baja capacidad de infiltración y drenaje, y por lo tanto son más susceptibles de que sucedan episodios de inundación (Jackson 2004, Kijne 2006, Holzapfel et al. 2009). Más allá de las características edáficas de cada sitio, la acción antrópica puede modificar la susceptibilidad de los suelos a las inundaciones, al alterar las propiedades de las cuencas hidrográficas mediante procesos de urbanización, deforestación, riego y construcción de obras que modifiquen las vías naturales de escurrimiento o captación de agua (Kozłowski 1984, Sánchez 2006).

Los episodios de inundación suelen ocurrir de forma inesperada y con intensidad y frecuencia variables. En las últimas seis décadas los episodios de inundación en todo el planeta han incrementado su frecuencia e intensidad, y se espera que esta tendencia se

profundice en el futuro (Dong et al. 2017) en consonancia con el cambio climático global (Alpert et al. 2002). Esto impacta de forma negativa sobre la producción agropecuaria (Reilly et al. 2003) y por lo tanto sobre la capacidad de producción de alimentos (McCarthy et al. 2001).

1.2. Eventos de inundación en las principales regiones frutícolas de Argentina

1.2.1. Región del Alto Valle del río Negro y Neuquén

El Alto Valle del río Negro y Neuquén es una de las principales zonas de producción frutícola de importancia económica en Argentina. Cerca del 70 % de las tierras se encuentran con problemas de anegamiento a causa del aumento en el nivel de los ríos y por el ascenso de la napa freática, generado por pérdidas de agua en la red de canales y acequias (Sánchez 2006). Esta región posee una superficie de 2660 ha destinada a frutales de carozo (Bevilacqua y Storti 2016).

El río Neuquén es uno de los más importantes de este valle y se caracteriza por ser normalmente poco caudaloso. Sin embargo, debido a que donde nace, en la cordillera, no existe una contención del caudal de agua generado por las precipitaciones y por los deshielos, cualquier evento meteorológico que modifique la disponibilidad de agua puede afectarlo marcadamente. Un ejemplo de ello ocurrió durante el mes de julio del año 2006, cuando el río creció hasta llegar a un caudal de $10.200 \text{ m}^3 \text{ seg}^{-1}$ muy cerca del máximo que podría soportar la represa Portezuelo Grande ubicada sobre su cauce principal en el complejo de Cerros Colorados, en la provincia de Neuquén. Otro episodio de importancia sucedió durante el año 2001 con la crecida del río Limay que junto con el río Neuquén son afluentes del río Negro, inundando aproximadamente 8.000 ha en plena producción

frutícola, con el consecuente perjuicio para los frutales de carozo, que fueron las primeras especies en verse afectadas (Sánchez 2006).

Otros casos de exceso hídrico en el Valle del río Negro han sido relacionados con un mal manejo de la cuenca y con un inadecuado manejo del riego por parte de los productores (Sánchez 2006). Esto se debe a que los paleo cauces, que actuaban como canales aliviadores en momentos que el cauce del río aumentaba por encima de lo normal, son utilizados actualmente por los productores, quienes los han modificado para instalar en ellos cultivos frutales. Eso ha derivado en que cuando el río aumenta su caudal, no posea ningún tipo de canal aliviador (Sánchez 2006).

1.2.2. Región norte de la Provincia de Buenos Aires y sur de Santa Fe

Si bien esta región no presenta condiciones agroecológicas apropiadas para la producción frutícola, su desarrollo obedece a su cercanía a los dos principales mercados consumidores de Argentina: Buenos Aires y Rosario. En esta región se destina a la producción de frutales de carozo 2959 ha (Bevilacqua y Storti 2016). En la misma los suelos son profundos, ricos en nutrientes y con textura predominantemente limosa y/o arcillosa. Sin embargo, presentan un horizonte B textural de gran espesor y con un elevado contenido de arcilla. Esta característica le imprime una permeabilidad restringida pudiendo ocasionar problemas de inundación en momentos de abundantes precipitaciones. Para evitar este problema, los productores adoptaron la práctica de plantación de árboles frutales en camellones (González y Amma 2012).

1.2.3. Región de Cuyo

En esta región, Mendoza es la principal provincia productora de duraznos dentro de sus tres oasis de producción frutícola. La superficie destinada a la producción de frutales de carozo en esta provincia es de 38227 ha (Bevilacqua y Storti 2016). El oasis norte, que se extiende al este de la ciudad de Mendoza Capital, se encuentra irrigado por el río Mendoza. El oasis sudoeste se riega con el río Tunuyán. Y el oasis sur, ubicado en los departamentos de San Rafael y General Alvear, se riega con los ríos Diamante y Atuel (Mirabile 2010).

Algunas zonas de regadío de influencia de los ríos Mendoza y Tunuyán, presentan estratos muy finos en el suelo que impiden el libre drenaje del agua de riego, determinando elevados niveles freáticos que invaden la zona de la rizósfera (Ortiz Maldonado y Carmona 2008, Ortiz Maldonado et al. 2010). Otros factores, como, por ejemplo, el uso del recurso hídrico, la recarga y la época del año, también afectan la fluctuación de la napa freática (Stromber 2001, Imada et al. 2008).

En síntesis, si bien los suelos de las distintas regiones frutícolas productoras de duraznero en Argentina poseen una génesis diferente, todas muestran con cierto grado de frecuencia, problemas relacionados con el exceso de agua dentro del perfil del suelo.

1.3. Factores que caracterizan a la inundación

1.3.1. Nivel de la inundación

El sistema radical de las plantas puede encontrarse parcial o totalmente inmerso en el agua de inundación, lo cual resultará en diferentes efectos sobre la especie vegetal (Siebel et al. 1998, Glenz et al. 2006, Fujita et al. 2021). Este es un aspecto relevante,

dado que la fluctuación de la napa freática puede desencadenar inundaciones parciales dentro de la zona de crecimiento de las raíces. Esta fluctuación puede ser estacional y encontrarse influenciada por diferentes factores, dentro de los que se destaca su recarga, el drenaje y el uso del recurso hídrico (Stromber 2001, Imada et al. 2008). En frutales, Ranney (1994) realizó un experimento evaluando la tolerancia a inundación de once portainjertos de *prunoideas*. El experimento consistió en inundar hasta la mitad de la maceta los primeros doce días, luego del día 12 al 21 se inundó la $\frac{3}{4}$ parte de la maceta y finalmente la inundación fue completa, con un período de recuperación. Dentro de los primeros siete días de inundación todos los portainjertos mostraron una disminución entre 7 y 19 % en la tasa fotosintética cuando sólo la mitad de su sistema radical estaba sumergido.

Al aumentar el grado de saturación del suelo se incrementan los daños sobre las plantas. En este caso, las especies que tienen la capacidad de sobrevivir ciertos períodos de tiempo bajo condiciones de suelo saturado o inundación parcial, a menudo no sobreviven ese mismo período bajo inundación completa (Gill 1970, Glenz et al. 2006, Jiang y Wang 2006). Además, dentro de las especies con cierto grado de tolerancia a la inundación, las plantas adultas poseen mayor probabilidad de sobrevivir que las plantas jóvenes (Hall y Smith 1955, Glenz et al. 2006).

1.3.2. Momento y duración de la inundación

La inundación del suelo en especies de hoja caduca provoca mayores daños cuando ocurre durante la estación de crecimiento, en comparación a que si ocurriese durante la temporada de reposo invernal (Siebel y Blom 1998, Gorzelak 2000, Glenz et al. 2006, Wang et al. 2015; Roitto et al. 2019). Esto se debe a la baja demanda de oxígeno

que tiene la planta en ese momento. Los árboles de hoja caduca son más vulnerables a los efectos de las inundaciones a fines de la primavera, justo después del primer brote de crecimiento (Glenz et al. 2006). En este sentido, Siebel y Blom (1998) demostraron que para un grupo de especies forestales la mortalidad de las raíces y subsecuentemente de las plantas, fue más rápido cuando la inundación ocurrió durante el verano. Los efectos de la inundación incluyen inhibición del crecimiento vegetativo, cambios anatómicos en la planta, promoción de la senescencia foliar, disminución de la tasa fotosintética y de la conductancia estomática como también del potencial hídrico de las hojas y finalmente la muerte (Kozlowsky 1997, Glenz et al. 2006).

La duración del periodo de inundación es otro factor que determina el tipo y grado de los daños ocasionados en las plantas y la capacidad de reversibilidad de los mismos. Como es esperable, cuanto mayor es la duración del exceso hídrico mayor es el perjuicio sobre la planta. De todos modos, aún períodos cortos de inundación (pocos días) pueden causar mortalidad en muchas especies de interés agrícola (Vervuren et al. 2003, Pryor et al. 2006), provocando elevadas pérdidas tanto del rendimiento como en la calidad de los productos cosechados (Insausti y Gorjon 2013). Algunas especies sensibles a la inundación como *Solanum lycopersicum*, *Pisum sativum*, *Helianthus annuus* y *Nicotiana tabacum* manifiestan síntomas a las pocas horas de haber comenzado la inundación (Bradford y Hsiao 1982, Jackson y Drew 1984) como así también los frutales, *Prunus armeniaca* (Nicolás et al. 2005), *Citrus* (Chaudhary et al. 2016, Syvertsen et al. 1983, Ruiz-Sanchez et al. 1996) y portainjertos de duraznero (Martinazzo et al. 2011).

1.3.3. Calidad y dinámica del agua de inundación

La calidad del agua es un factor que puede afectar los efectos de la inundación en las plantas (Kozlowski 1984). Asimismo, la inundación con agua estancada es mucho más perjudicial que si se encuentra en continuo movimiento (Frye y Grosse 1992). Por ejemplo, Gorzelak (2000) registró daños severos en plantas de *Carpinus betulus* luego de una inundación por cuatro semanas en sitios con agua estancada, mientras que en lugares inundados en los que el agua circulaba, pocas plantas fueron dañadas. Este efecto fue muy marcado también en ejemplares de otras especies como por ejemplo *Alnus glutinosa*, que fueron escasamente afectadas al encontrarse bajo agua en movimiento, pero murieron cuando el flujo hídrico se detuvo (Gorzelak 2000). Este efecto se atribuye en parte, a que el agua en circulación puede renovar más fácilmente el oxígeno (Frye y Grosse 1992) aunque también se han sugerido variaciones en la disponibilidad de algunos nutrientes minerales y en la acumulación de algunos compuestos fitotóxicos en el agua estancada que son capaces de interferir sobre el metabolismo de las plantas (Glenz 2006).

1.4. La inundación y su efecto sobre las características del suelo

El exceso hídrico puede provocar cambios en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, afectando su capacidad de sostener el crecimiento de las plantas intolerantes a este tipo de estrés (Kirk et al. 2003). La inundación produce diversos cambios químicos en el suelo. El más importante es la eliminación del oxígeno debido a que el agua ocupa los poros que antes se encontraban llenos de aire (Jackson 2004, Kreuzwieser y Rennenberg 2014). En estas condiciones la tasa de difusión de este gas será 10.000 veces más lenta que en el aire. Asimismo, el exceso hídrico limita la difusión de CO₂ y otros gases fuera de la rizósfera. Por otra parte, la actividad metabólica de las

raíces y de los microorganismos aeróbicos termina agotando el poco oxígeno remanente del suelo (Jackson y Drew 1984, Kreuzwieser y Rennenberg 2014).

Otros cambios químicos que ocurren a causa de la inundación del suelo son: el incremento de la solubilidad de algunos elementos minerales, la reducción del hierro y el manganeso, la descomposición anaeróbica de la materia orgánica y la formación de compuestos fitotóxicos como acetaldehído, etanol, ácido láctico, entre otros (Ponnamperuma 1972, Ponnamperuma 1984). Además, en estas condiciones existe un cambio en la composición de los microorganismos. En general, se observa un reemplazo de organismos aerobios por anaerobios (Rowell 1981), capaces de utilizar iones como por ejemplo el NO_3^- , el Mn^{+4} , SO_4^{2-} y Fe^{3+} como sustrato respiratorio. En una típica serie de reducciones el NO_3^- es reducido a NO_2^- , el Mn^{+4} a Mn^{+2} , el Fe^{+3} a Fe^{+2} , el SO_4^{2-} a H_2S , HS^- o S^{2-} dependiendo del pH. Por otra parte, se pueden acumular productos del metabolismo microbiano como los ácidos orgánicos acético y butírico (Ponnamperuma 1984).

El potencial redox (Eh) es un parámetro apropiado para describir la capacidad de reducción /oxidación del suelo durante los eventos de inundación. Su valor está relacionado con el nivel de oxígeno presente (Pezeshki y DeLaune 1998) y con la concentración y disponibilidad de diferentes elementos minerales en forma iónica (Pezeshki 2001). Un potencial redox del suelo igual o inferior a cero indica que el oxígeno y el nitrato no estén probablemente presentes y que el hierro y manganeso se encuentran en sus formas reducidas (DeLaune et al. 1990). Los suelos bien drenados se caracterizan por poseer un potencial redox mayor de + 400 mV, mientras que en los suelos inundados el valor está alrededor de - 300 mV o menor (Pezeshki y Chambers 1985). En este sentido, por ejemplo, Hayashi y Wakisaka (1956) reportaron que la inhibición del crecimiento de

los brotes de duraznero ocurre con un potencial redox del suelo promedio de 340 mV. Por su parte, el damasco y el almendro se afectan a niveles más bajos de potencial redox (Alvino et al. 1986).

1.5. La inundación como factor de estrés sobre las plantas

La inundación del suelo genera daños del sistema radical, siendo el meristema el primer tejido afectado por este estrés (Irfan et al. 2010).

Para varias especies vegetales, las inundaciones generan condiciones de anaerobiosis en el sistema radical que afectan al desarrollo y el crecimiento de las plantas los cuales han sido parcialmente caracterizados (Domingo et al. 2002, Arbona et al. 2008, 2009, Amador et al. 2012, Pistelli et al. 2012, Insausti y Gorjon 2013). El manzano (*Malus domestica Borkh*), el peral (*Pyrus communis L.*) y el membrillero (*Cydonia oblonga Miller*) son especies que tienen una relativa tolerancia al exceso hídrico (Andersen et al. 1984). Contrariamente, el duraznero (*Prunus persica Batsch L.*) es, dentro de los árboles frutales de las *Rosáceas* de importancia económica, una de las especies más susceptibles a la anoxia del suelo (Andersen et al. 1984).

1.6. Producción de duraznos en Argentina y su relación con los fenómenos de inundación

En Argentina, el duraznero es la especie más importante, dentro de los frutales de carozo, con una producción de 349.496 toneladas (MCBA 2018). La misma se distribuye principalmente entre las provincias de Mendoza (13262 ha destinadas a durazneros), Buenos Aires (2871 ha destinadas a la producción de durazneros) y Río Negro (1250 ha destinada a la producción de durazneros) (Bevilacqua y Storti 2016, Ojer 2019). En la

provincia de Buenos Aires, la localidad de San Pedro produce duraznos de textura fundente exclusivamente para consumo fresco que se destinan a abastecer al mercado interno, principalmente a las ciudades de Buenos Aires y Rosario. Esta zona de producción posee problemas de encharcamiento del suelo debido a que el mismo posee textura arcillosa y un horizonte B textural que junto con las características del clima conllevan a riesgos de anoxia radical (González y Amma 2012). Por su parte, la producción de Mendoza se destina principalmente a la industria de duraznos en mitades y en parte al consumo en fresco. Mientras que la zona del Alto Valle del río Negro y Neuquén se destina para la producción de duraznos para consumo fresco. En ambas zonas de producción, aún en años normales, el ascenso de la napa freática entre los meses de septiembre y octubre compromete el normal funcionamiento del árbol frutal. Este efecto también es provocado por inundaciones debido al mal manejo de la cuenca y del riego (Sánchez 2006), el cual se realiza en la mayor parte de los montes frutales por inundación (por manto o por surco), lo cual asociado a suelos con deficiente drenaje exponen a los árboles a períodos cortos de inundación.

A pesar de la importancia económica del duraznero y conociendo su sensibilidad a la anoxia radical, resulta llamativo los pocos antecedentes acerca de los mecanismos fisiológicos involucrados en su respuesta ante este factor de estrés. Con excepción de Insausti y Gorjón (2013) quienes determinaron el efecto de la inundación sobre árboles adultos de duraznero en plena producción, la mayor parte de los trabajos en este aspecto fueron realizados sobre plantas de portainjertos y menores a un año de edad (Ranney 1994, Martinazzo et al. 2011, Amador et al. 2012, Pimentel et al. 2014).

1.7. Respuestas morfológicas y anatómicas de las plantas a la inundación

Las especies vegetales exhiben una amplia variedad de características morfológicas y anatómicas, tanto en el sistema radical como en la parte aérea, en respuesta a la inundación. Algunas están relacionadas con la tolerancia al estrés y otras con la susceptibilidad al mismo. Entre las características de tolerancia, algunas de ellas son constitutivas, mientras que otras se expresan ante la presencia del factor de estrés (Liao y Lin 2001, Bailey-Serres y Voesenek 2008, Colmer y Voesenek 2009). Las estructuras anatómico-morfológicas más comunes, asociadas con el crecimiento de las raíces en condiciones de inundación son el aerénquima (Jackson 1989) y las raíces adventicias (Vartapetian y Jackson 1997). Por otro lado, también se puede producir la reorientación del crecimiento como el gravitropismo negativo de las raíces (Wample y Reid 1978, Vartapetian y Jackson 1997). Otros cambios incluyen la inhibición del crecimiento, la formación de lenticelas hipertrofiadas en la base de los tallos (Kawase 1979), la epinastia (Woodrow y Grodzinski 1989) y el crecimiento hiponástico (Cox et al. 2004). Cada una de las respuestas mencionadas anteriormente se encuentra mediada en su mecanismo de expresión por hormonas vegetales dentro de las que se han identificado a las auxinas, el etileno, el ácido abscísico y el ácido giberélico (Jackson et al. 1993, Liao y Lin 2001, Voesenek et al. 2006).

1.7.1. Formación del aerénquima

La respuesta anatómica más sobresaliente de las plantas en condiciones de inundación de las raíces es el desarrollo de un sistema de conductos llamados aerénquima (Konings y Lambers 1991), que facilitan la difusión de los gases entre las raíces y la atmósfera (Armstrong et al. 1991, Bailey-Serres y Voesenek 2008, Parolin 2009). El

etileno es el principal mediador que promueve el desarrollo del aerénquima (Jackson 1985, Visser et al. 2004, Voesenek et al. 2006). En ciertas especies como el arroz, el aerénquima es constitutivo y por tanto se forma independientemente de las condiciones ambientales (Jackson y Drew 1984, Kuo 1993, Liao y Lin 2001). Respecto a su origen, existen dos tipos de aerénquima bien diferenciados: el lisígeno y el esquizógeno (Visser et al. 2004). El aerénquima lisígeno es un espacio intercelular formado por la muerte programada de las células del tejido. En tejidos hipóxicos, el etileno induce la expresión de genes ABA 8'-hidroxilasas que resultan en la reducción activa de los niveles de ABA (Arbona et al. 2017) y la acumulación de su ácido fásico (Arbona et al. 2017). Esta reducción de los niveles de ABA promueve el crecimiento de hojas bajo el agua en arroz y *Rumex palustris* (van Veen et al. 2013) y la formación de raíces adventicias en trigo, arroz y tomate asociado a la represión de la señalización de GA y a la inducción del transporte de auxinas polares (Nguyen et al. 2018). En este sentido el etileno y el Ca^{2+} funcionan como regulador hormonal y mensajero secundario respectivamente en condiciones de hipoxia, interviniendo en la expresión de genes involucrados en la formación del aerénquima (Drew et al. 2000, Voesenek et al. 2006). Por otro lado, hay evidencias actualmente que existe una clara relación entre la inundación, el etileno y la señalización mediada por las especies reactivas del oxígeno (ROS) en la inducción de la formación de aerénquima (Ni et al. 2019). En la formación de aerénquima en *Helianthus. Annuus*, es esencial la interrelación inundación/hipoxia, etileno y ROS en las redes de señalización involucradas en la muerte celular programada que subyace en la formación de aerénquima en los tallos (Ni et al. 2019).

El aerénquima esquizógeno se forma como consecuencia de la expansión diferencial y la subsiguiente separación de las células vivas, y es independiente de los

estímulos del ambiente (Parent et al. 2008). Independientemente de su origen, el aerénquima permite el intercambio de gases desde los órganos aéreos proporcionando O₂ y permitiendo la eliminación de CO₂ y otros gases desde los órganos sumergidos (Grimoldi et al. 1999, Insausti et al. 2001, Voeselek et al. 2006). A su vez, puede facilitar la difusión de compuestos fitotóxicos producidos en las raíces debido a la hipoxia (Visser et al. 1997).

1.7.2. Producción de raíces adventicias

Aún en las especies consideradas freáticas (especies que toleran períodos de anoxia parcial o total de su sistema radical a causa de la fluctuación de la napa freática) ocurre la muerte de raíces por inundación (Naumburg et al. 2005). Las raíces adventicias cumplen la función de reemplazar las raíces existentes que han muerto y cuyo funcionamiento se ve afectado por las condiciones de anoxia (Visser et al. 2004). Las mismas emergen en zonas donde limita la superficie de agua y la atmósfera, lugar en que existe oxígeno disponible que puede ser traslocado a través del aerénquima que estas raíces usualmente poseen (Drew et al. 1979, Laan et al. 1989). La eliminación de las raíces adventicias en árboles inundados de manzano retrasa la expansión foliar y el crecimiento en altura y en peso fresco (Armstrong et al. 1994), demostrando el rol importante que posee en la tolerancia de la planta a las inundaciones. El mecanismo por el cual la inundación promueve el desarrollo de raíces adventicias no se encuentra del todo claro, pero se conoce que su acción es mediada por el etileno (Visser 1995, Zhang et al. 2021). Se ha demostrado también que en *Rumex palustris*, *Rumex thyrsiflorus*, *Acer negundo* (Yamamoto y Kozlowski 1987) y *Nicotiana tabacum* (McDonald y Visser 2003), en pepino (*Cucumis sativus* L.) (Qi et al. 2020) y *Solanum dulcamara* (Dawood

et al. 2016) que las auxinas son importantes en la formación de las raíces adventicias en situaciones de inundación (Visser et al. 1995). Por lo tanto, se considera que las auxinas también son un componente importante en el proceso de aclimatación a las inundaciones a partir de la formación de raíces adventicias, al menos en algunas especies dicotiledóneas. Además, se conoce que las auxinas interactúan con el etileno cuando la inundación es la señal que genera su formación (McDonald y Visser 2003). En monocotiledóneas la evidencia experimental todavía es escasa. Eventualmente, la inundación puede llevar a la muerte de una considerable parte del sistema radical y un reemplazo rápido del mismo por raíces adventicias que contienen mayor cantidad de aerénquima que las raíces originales (Visser et al. 2004). En este sentido, el arroz (*Oryza sativa* L.) es una planta que desarrolla primordios de raíces adventicias en los nudos del brote como parte de su programa de desarrollo normal (Bleecker et al. 1986). Durante las inundaciones a largo plazo, las raíces nodales pueden reemplazar a las raíces del suelo que ya no suministran agua y minerales al brote. Con raíces adventicias, la ruta de transporte entre la punta de la raíz, que es sensible a la falta de oxígeno, y el oxígeno atmosférico se acorta y se facilita el intercambio de gases. Como ya se mencionó, el intercambio de gases se mejora aún más mediante la mayor formación de aerénquima en los tallos y raíces adventicias (Justin y Armstrong 1991, Inada et al. 2002). En esta especie se encontró que las auxinas intervienen en el proceso de aclimatación a las inundaciones a partir de la formación de raíces adventicias. Se sabe que las auxinas promueven la generación de raíces adventicias, que depende del transporte de las mismas. En el tomate, que es intolerante al anegamiento, la formación de raíces adventicias es inducida por el etileno, dependiendo a su vez del transporte polar de las auxinas (Vidoz et al. 2010).

1.8. Respuestas fisiológicas de las plantas a la inundación

1.8.1. Fotosíntesis

La inundación provoca una disminución significativa de la capacidad de intercambio gaseoso con la atmósfera en la mayoría de las especies vegetales, excepto en las especies tolerantes que expresan mecanismos adaptativos que les permiten mantener una aceptable capacidad fotosintética aún en eventos de inundación (Sena Gomes y Kozlowski 1980, Topa y Cheeseman 1992). Dentro de los frutales existen antecedentes de efectos negativos de las inundaciones sobre la actividad fotosintética, por ejemplo, en *Citrus sp.* (Phung y Knipling 1976), *Actinidia chinensis* P. (Save y Serrano 1986), *Vaccinium corymbosum* L. (Davies y Flore 1986), *Carya illinoensis* K. (Smith y Ager 1988) y portainjertos de prunoideas (Ranney 1994, Martinazzo et al. 2011). Sin embargo, dentro de las especies frutales existen aquellas con tolerancia a la inundación del suelo como por ejemplo *Prunus salicina* x (*Prunus americana* x *Prunus nigra*) x *P. cerisifera* ciruelo ‘Newport’ y ‘F-12/1’ cerezo Mazzard (Ranney y Bir 1994). En vid, los portainjertos St. George, Coudere 3309 y Riparia Gloire se son tolerantes a la inundación del suelo (Striegler et al. 1993).

El tiempo de respuesta de las plantas a la anoxia, caracterizado por una caída de la tasa fotosintética, es variable según la especie considerada y la edad de la planta, pudiendo oscilar entre pocas horas a algunos días (Pezeshki y Chambers 1985, Kozlowsky 1997, Parent et al. 2008). Martinazzo et al. (2011) encontraron que en el portainjerto de duraznero híbrido entre amendro y duraznero ‘G x N - 9’ (*Prunus dulcis* Mill. Bastsch × *Prunus persica* L.) de un año de edad, la conductancia estomática y la fotosíntesis disminuyeron significativamente al tercer día de inundación, mientras que

Insausti y Gorjon (2013) encontraron que en árboles de duraznero de ocho años de edad cv. Red Globe injertados sobre cv. Nemaguard (*P. persica* x *P. davidiana*), la conductancia estomática de los árboles inundados se redujo recién luego de 25 días de inundación.

En especies susceptibles a la inundación, la reducción en el corto plazo de la tasa de fotosíntesis en respuesta a la deficiencia de oxígeno en el suelo se considera generalmente como consecuencia del cierre estomático (Malik et al. 2001). Otros factores como la disminución del contenido de clorofilas, la senescencia prematura de las hojas y la reducción en el área foliar también pueden contribuir a la inhibición de la fotosíntesis en una etapa posterior (Sena Gomes y Kozlowski 1980, Parent et al. 2008). En arándano (*Vaccinium ashei* R.) la inundación provoca el cierre estomático que subyace en la reducción de la tasa de intercambio neto de CO₂, a la vez que disminuye la concentración de CO₂ intercelular (ci) (Davies y Flore 1986). También ha sido demostrado en muchas otras especies que el cierre estomático es una respuesta a la inundación del suelo (Kozlowski y Pallardy 1979, Pezeshki y Chambers 1985, Sena Gomes y Kozlowski 1986, Wazir et al. 1988, Bhusal et al. 2020, Gu et al. 2020, Chávez-Arias et al. 2020). El cierre estomático en plantas inundadas puede ser el resultado de una señal hormonal transmitida desde las raíces hacia los brotes, en donde estaría involucrado el ácido abscísico (ABA) como ocurre en la respuesta al estrés hídrico por sequía (Reid y Bradford 1984, Else et al. 1996). Shaybany y Martin (1977) encontraron que la inundación del suelo fue acompañada por la acumulación de ABA en las hojas, lo cual estuvo positivamente correlacionado con el cierre estomático. El mismo comportamiento se registró también en plantas de poroto (Jackson y Drew 1984), tomate (Jackson 1990) y manzano (Jackson 1991) sometidas a tratamientos de inundación. Por otro lado, en plantas de melón bajo

tratamientos de inundación, se encontró que la disminución de la conductancia estomática estuvo correlacionada con la disminución en el potencial hídrico (Liao y Lin 2001). Sin embargo, en girasol (*Helianthus annuus*) se encontró que la reducción en el intercambio neto de CO₂ fue independiente de la conductancia estomática (Guy y Wample 1984). En pecán (*Carya illinoensis* Koch) se observó que los valores de *ci* fueron similares en hojas de árboles inundados y de árboles testigos (Smith y Ager 1988). Una respuesta similar se observó en árboles de naranjo dulce (*Citrus sinensis* Osbeck) (Vu y Yelenosky 1991) y en *Prunus cerasus* (Vu y Yelenosky 1991, Beckman et al. 1992). Esto sugiere que la apertura estomática no es el único factor limitante para el intercambio neto de CO₂, sino que además, existen en ciertos casos factores no estomáticos (Liao y Lin 2001, De Pedro et al. 2020). Algunos de ellos podrían ser derivados de la degradación de las clorofilas o de la reducción de la regeneración de la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCO) y otros cambios que reducen la eficiencia de la carboxilación y el rendimiento cuántico (Davies y Flore 1986, Crane y Davies 1989).

Dado que la RuBisCO cataliza la reacción inicial durante la asimilación del CO₂ atmosférico, su nivel de activación está positivamente correlacionado con la tasa de fotosíntesis (Andrews y Lorimer 1987). En plantas de melón bajo condiciones de inundación, se encontró que el nivel de activación de la enzima RuBisCO fue 59 % menor en las plantas inundadas respecto a las plantas testigo (Liao y Lin 1994). El nivel de activación de la RuBisCO se encuentra regulado entre otros factores, por la *ci* y la intensidad lumínica (Sage et al. 1990), estando inversamente correlacionada con el aumento de la *ci* (von Caemmerer y Edmondson 1986, Sage et al. 1988). Varios antecedentes documentan el efecto de la elevada concentración intercelular de CO₂ sobre

el grado de activación de la RuBisCO (von Caemmerer y Edmondson 1986, Sage et al. 1990, Liao y Lin 1994).

La inundación también ocasiona otros cambios en la fisiología de la planta, por ejemplo, el bloqueo del transporte de fotoasimilados por el floema (Saglio 1985) y la disminución de la recarga de sacarosa, provocando una acumulación de almidón en los cloroplastos (Wample y Davis 1983). En síntesis, cuando la inundación persiste por mucho tiempo, es probable que provoque la inhibición de: 1) la actividad fotosintética de las células del mesófilo (Liao y Lin 1994, Pezeshki et al. 1996, Tong et al. 2021), 2) la actividad metabólica en general y 3) la traslocación de fotoasimilados (Pezeshki 2001, Sachs y Vartapetian 2007).

El resultado de una disminución de la actividad fotosintética sobre el crecimiento y desarrollo puede conducir a otras disfunciones fisiológicas que afecten al balance hídrico y hormonal y a la producción de biomasa de la planta (Else et al. 2001, Gunawardena et al. 2001) como así también al rendimiento y a la calidad de los productos cosechados.

1.8.2. Relaciones hídricas

Una de las primeras respuestas fisiológicas de las plantas a la inundación del suelo junto con la reducción de la conductancia estomática, es la disminución de la absorción de agua por las raíces. Esto provoca paradójicamente un aumento del déficit hídrico (Sena Gomes y Kozlowski 1980, Folzer et al. 2006, Parent et al. 2008).

Las proteínas intrínsecas de la membrana (PIPs) forman canales que se ubican en la membrana plasmática de las células vegetales y regulan la entrada y salida de agua (aquaporinas) (Chávez Suárez et al. 2014). Bajo condiciones de anoxia la disminución de

la absorción de agua por las raíces es consecuencia de la regulación de estas proteínas a través del pH citosólico (Tournaire-Roux et al. 2003, Secchi et al. 2007). En condiciones de inundación se produce la acidificación del citoplasma celular que provoca el cambio conformacional de los canales de acuaporinas provocando su cierre, disminuyendo la absorción de agua (Tournarie-Roux et al. 2003).

De todos modos, las respuestas de las plantas sometidas a la inundación en términos de sus relaciones hídricas, dependen de la especie considerada (Crawford 2003, Lenssen et al. 2004). El potencial hídrico de las plantas inundadas y testigos de *Vaccinium sp.* fueron similares al cabo de cinco semanas de inundación (Crane y Davies 1989). Por otro lado, *Paspalum dilatatum* y *Lotus tenuis* a pesar de diferir en el impacto de la ausencia de oxígeno sobre el estado hídrico de la planta, toleran el exceso hídrico del suelo y presentan la capacidad de crecer durante períodos de inundación durante el verano (Insausti et al. 2001, Striker et al. 2006, Mollard et al. 2010). Además, en *Paspalum dilatatum*, la inundación no tiene efectos sobre el potencial hídrico de las hojas, la conductancia estomática y la tasa de transpiración, y las plantas inundadas presentan un mejor estado hídrico respecto a las plantas testigos en momentos en que la demanda de transpiración es elevada (Insausti et al. 2001). Según los autores, esto se asocia con la alta expresión de aerénquima en el sistema radical que permite la conducción del oxígeno para sustentar la respiración aeróbica (Insausti et al. 2001, Striker et al. 2008, Mollard et al. 2010). Además, al interrumpirse la inundación las plantas recuperan su estado hídrico mostrando un comportamiento estomático y de transpiración similar a las testigos. Por lo tanto, la tolerancia a la inundación sería determinada también por la recuperación de las plantas posterior al tratamiento (Malik et al. 2002, Striker et al. 2008).

1.8.3. Producción de etileno

Existen numerosos trabajos acerca del etileno y las respuestas adaptativas de plantas sometidas al estrés por inundación como por ejemplo el crecimiento de brotes hacia la superficie del agua que facilita el intercambio gaseoso, el desarrollo de raíces adventicias y mantenimiento del metabolismo básico necesario para sobrevivir a la inmersión (Fukao et al. 2006, Fukao y Bailey-Serres 2008, Steffens y Rasmussen 2016, Alpuerto et al. 2016, Yamauchi et al. 2014, Vidoz et al. 2016, Hartman et al. 2020, Wang et al. 2020). La biosíntesis de etileno en las plantas es resultado del metabolismo de la metionina (Yang y Hoffman 1984, Yang 1985). El primer paso del camino metabólico involucra la conversión del S-adenosil-L-metionina (SAM) a ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) catalizada por la enzima ACC sintasa (ACS). Posteriormente el ACC es oxidado a etileno a través de la acción de la enzima ACC oxidasa (ACO) (Giovannoni 2004). Los genes que codifican para estas dos enzimas se expresan diferencialmente en respuesta a estímulos externos, incluyendo la inundación, y a estímulos internos como la maduración del fruto y la senescencia entre otros (Johnson y Ecker 1998). En muchas especies, las concentraciones de etileno tanto en la raíz como en la parte aérea aumentan en respuesta a la inundación del suelo (Tang y Kozlowski 1984, Vossenek et al. 1993). Por ejemplo, la inundación de *Taxodium distichum* aumentó significativamente la síntesis de etileno en las hojas (Pezeshki et al. 1996). El aumento de esta hormona se ha relacionado con varias de las respuestas adaptativas de las plantas a las inundaciones como por ejemplo la reducción del crecimiento (Kozlowski 1984), la senescencia de las hojas (Sena Gomes y Kozlowski 1986), la hipertrofia de lenticelas (Topa y McLeod 1988), la formación de aerénquima (Hook 1984, Topa y McLeod 1988) y la formación de raíces adventicias (Tsukahara y Kozlowski 1985). Se sabe que, en

situaciones de estrés, el etileno en la parte aérea se sintetiza utilizando el ACC que migra desde las raíces (Else y Jackson 1998). Pistelli et al. (2012) encontraron a nivel foliar, un aumento en el nivel de expresión del gen que codifica a la enzima 1-aminociclopropano-1-oxidasa (ACO). Sin embargo, los niveles encontrados en las raíces fueron significativamente menores en las plantas inundadas respecto a las testigos, debido posiblemente a que es una enzima que para su acción depende del oxígeno.

La concentración endógena de etileno aumenta en los tejidos vegetales que se encuentran sumergidos (Voeselek et al. 2006, Gu et al. 2020, Jurczyk et al. 2021), activando las vías de transducción de señales que, según la especie, puede subyacer en una respuesta de tolerancia a la inundación (Pierik et al. 2006) o no. Varios genes biosintéticos (por ejemplo, los que codifican para ACS y ACO) tienen una regulación positiva con el estrés por inundación (Van der Straeten et al. 2001, Rieu et al. 2005) cuando la difusión del etileno al entorno exterior se ve fuertemente obstaculizada, aumentando su concentración endógena. La producción de etileno persiste en brotes sumergidos siempre y cuando se garanticen concentraciones de O₂ endógenas relativamente altas (Mommer et al. 2004). La sumersión y el consecuente bajo nivel de oxígeno, también regula positivamente la expresión de los genes de proteínas receptoras de etileno (Watanabe et al. 2004).

La pared celular rígida limita la velocidad y la dirección del crecimiento celular impulsado por el aumento de turgencia. La extensibilidad de la pared celular está asociada con proteínas que distienden la pared celular, como expansinas (EXP) y xiloglucano endotransglucosilasa/ hidrolasa (XTH) (Darley et al. 2001). En algunas especies el etileno regula directamente la expresión de EXP (Kim et al. 2000, Vreeburg et al. 2005). En los pecíolos muy jóvenes de *Nymphoides peltata* y en el entrenudo más joven en plantas de

arroz, el etileno promueve no solo la elongación celular sino también su división (Malone y Ridge 1983).

1.9. Uso de portainjertos en fruticultura y su relación con las inundaciones

La producción de fruta en el mundo se basa en el uso de variedades comerciales de interés injertadas sobre portainjertos con características diferenciadas (Reighard y Loreti 2008). Existen numerosos antecedentes que informan acerca de la influencia ejercida por el portainjerto sobre, por ejemplo, las relaciones hídricas, el intercambio gaseoso, la absorción de nutrientes minerales, el tamaño de la planta, la floración, el rendimiento y el vigor del árbol (Albas et al. 2004, Zarrouk et al. 2005, Yahmed et al. 2013, Morandi et al. 2019).

En árboles frutales, la tolerancia a la deficiencia de oxígeno en el suelo está determinada por las raíces, que dependen de las características del portainjerto (Ziegler et al. 2017). Más allá de que al género *Prunus* se lo considera poco tolerante al exceso hídrico del suelo en comparación con otras especies frutales de clima templado como las del género *Malus* sp., *Pyrus* sp. y *Cydonia* sp. (manzano, peral y membrillero) (Andersen et al. 1984), existen algunas excepciones como el ciruelo mirabolano (*Prunus cerasifera* L.) y el ciruelo europeo (*Prunus domestica* L.) que son considerados tolerantes a la inundación (Ranney 1994). Por ejemplo, en árboles de damasco se describió el uso diferencial de portainjertos según el nivel de aireación del suelo (Egea 1970, Crossa-Raynaud y Audergon 1987). Así se han identificado algunos portainjertos como ‘Pollizo’ de mayor tolerancia al exceso hídrico del suelo (Egea 2000).

El portainjerto Mr. S. 2/5 ha sido seleccionado de una población de *Prunus cerasifera* de polinización abierta y tiene cierto grado de tolerancia a la anoxia radical

(Dichio et al. 2004), por lo cual se lo podría considerar una buena alternativa como portainjerto para el cultivo de duraznero. Pistelli et al. (2012) utilizando dos clones de Mr. S. 2/5 (sensible y tolerante a la inundación) y una variedad salvaje, demostraron, además, que al cabo de seis días de inundación, las plantas del clon tolerante tuvieron un crecimiento normal mientras que las del sensible y las salvajes fueron severamente dañadas, exhibiendo una defoliación de aproximadamente el 70 %. Los autores también informaron que solo las plantas del clon tolerante formaron raíces adventicias, mientras que las raíces de los otros clones se necrosaron. Encontraron también que, en todos los clones, el contenido de clorofila en hojas se redujo, pero fue menos marcado en el clon tolerante.

Se espera que las respuestas a la inundación en duraznero sean similares a las expresadas por las plantas no tolerantes a este tipo de estrés, por ejemplo, inhibición del crecimiento vegetativo y reproductivo, cambios anatómicos y promoción de la senescencia de hojas y muerte de plantas (Kozlowski 1984). Además, en esta especie es importante considerar la presencia de sustancias auto-tóxicas producidas en las raíces, a partir de la hidrólisis de un glucósido cianogénico, durante períodos de inundación (Gur y Blum 1973).

1.10. Calidad y maduración de frutos

El eje central de la fruticultura es el adecuado manejo del árbol frutal con el objetivo de producir fruta en cantidad y calidad comercial (Agustí 2004). Esto implica, entre muchos otros aspectos, la comprensión de los efectos que los factores de estrés abiótico como el exceso de agua, poseen sobre el funcionamiento y comportamiento de la planta entera. Más allá de esto, resulta fundamental la influencia que ejercen estos

condicionantes sobre el fin último de estos sistemas de producción, que son los frutos propiamente dichos.

1.10.1. Cambios durante la maduración de frutos

La maduración de los frutos es un proceso genéticamente controlado que involucra una serie de cambios físicos y bioquímicos que resultan en un producto con condiciones organolépticas óptimas para el consumo (Giovannoni 2004). Algunos de los cambios comúnmente observados durante la maduración incluyen las modificaciones en el color de la piel y la pulpa, la acumulación de azúcares simples, el consumo de ácidos, la síntesis de compuestos volátiles capaces de contribuir al aroma característico, el ablandamiento de la pulpa por degradación de componentes de la pared celular y la modificación en los niveles de antioxidantes (Seymour et al. 1993, Adams-Phillips et al. 2004). A continuación, se detallan los cambios cualitativos más característicos que se producen durante la maduración de los frutos:

- Cambios en pigmentos: los colores en los frutos aportados por los fitoquímicos proporcionan, en la naturaleza, una atracción visual. El color verde se debe principalmente a la clorofila y sus derivados (feofitinas, feofórbido y clorofíido). Los carotenoides son responsables de los colores amarillos, naranjas y en algunos casos rojos que se encuentran en las frutas. Finalmente, las antocianinas dan tintes rojos, naranjas, púrpuras o azulados, dependiendo del tipo de compuesto, del pH y de la presencia de co-pigmentos. Las antocianinas derivan de compuestos flavonoides sintetizados a partir de la fenilalanina. Dos enzimas claves en esa síntesis son la fenilalanina amonio liasa y la chalcona sintasa (Leong et al. 2017). A excepción de algunos frutos

como el kiwi, la mayoría experimenta algún cambio en su color durante la maduración, el cual es uno de los atributos claves para determinar su calidad organoléptica, convirtiéndose a menudo en un índice de madurez de cosecha. En durazno, el cambio de color más relevante, con relación a la maduración, es la degradación de la clorofila, que en frutos inmaduros enmascara a los carotenos y a las xantofilas (Gray et al. 1992, Ramina et al. 2008). Los carotenoides son el grupo de pigmentos más relevante en duraznos maduros. Químicamente son compuestos isoprenoides. Se localizan en el cloroplasto, el cual se transforma a cromoplasto durante la maduración (Crisosto et al. 1993). Los carotenoides más abundantes son el α -caroteno y el β -caroteno. De todos modos, también pueden encontrarse derivados oxigenados como la luteína, la zeaxantina y la criptoxantina (Leong et al. 2017). Algunas variedades de duraznos, dependiendo además de diversos factores tales como variación de temperaturas entre el día y la noche, la posición en el canopeo y con ella la intercepción de la radiación, pueden sintetizar antocianinas (Lelievre 1997).

- *Cambios en compuestos que contribuyen al sabor:* El sabor de los frutos se asocia con un elevado número de compuestos. De todos modos, los dos grupos más abundantes son los azúcares simples y los ácidos orgánicos (Seymour et al. 1993). Entre los azúcares predominan la glucosa, fructosa y sacarosa, mientras que entre los ácidos orgánicos predominan el ácido málico y el cítrico. La abundancia relativa de cada uno de ellos, más que de su contenido total, es fundamental en la determinación de la acidez y el dulzor. En general, los ácidos declinan durante la maduración y los niveles de azúcares tienden a incrementar, tanto por importación desde el resto de la planta como por la

movilización de reservas de almidón dentro del fruto (Soares Chavez y Mello-Farias 2006).

- *Cambios en compuestos que contribuyen al aroma:* Además del sabor, el aroma es un importante atributo que contribuye a la calidad de la fruta. En el durazno, el aroma está determinado por más de cien compuestos volátiles orgánicos. Sin embargo, dos lactonas fueron descritas como las responsables de conformar el típico aroma del durazno: γ - decalactona y γ - jasmolactona (Wang et al. 2019). A pesar de que las rutas biosintéticas de las lactonas en las plantas son poco conocidas, se acepta que derivan del catabolismo de los ácidos grasos insaturados, que son clivados de la membrana e hidroxilados para sufrir luego un proceso de formación de ésteres internos (lactonización) (Schwab et al. 2008). En durazno se identificaron genes de la ruta metabólica de los ácidos linoleico y linolénico como posibles candidatos para el control del contenido de las lactonas (Sánchez et al. 2013).
- *Cambios en la firmeza y degradación de las paredes celulares:* El ablandamiento de los frutos es uno de los principales factores de calidad que determina su vida en poscosecha. Los cambios en la firmeza de los frutos que ocurren durante la poscosecha son provocados por diversos factores como la turgencia celular y la arquitectura de los tejidos. De todos modos, se reconoce que buena parte del proceso de ablandamiento que ocurre durante la maduración está relacionada con las modificaciones que ocurren en los polisacáridos de la pared celular (Brummell y Harpster 2001). Las paredes celulares vegetales primarias están constituidas por una red de microfibrillas de celulosa entrecruzadas por xiloglucanos e inmersas en una matriz de

pectinas. Las paredes celulares de los frutos están conformadas generalmente por aproximadamente 30 - 35 % de celulosa, 20 - 30 % de hemicelulosas y cerca de 40 % de pectinas. Las pectinas, las hemicelulosas y posiblemente las regiones amorfas de la celulosa, experimentan modificaciones durante la maduración. El ablandamiento está relacionado con una extensa degradación de las pectinas que además puede incrementar el tamaño del poro del entramado de las microfibrillas de la pared. Resulta así una disposición más laxa que se observa durante las últimas etapas de la maduración, la cual facilita el acceso enzimático al sustrato específico. La maduración de los frutos es acompañada por la solubilización y despolimerización de las pectinas y de las hemicelulosas, y por la pérdida de azúcares neutros, principalmente galactosa y arabinosa de la pared celular. Se considera que estas modificaciones son las principales responsables de la reducción de la resistencia de la pared celular, la pérdida de adhesión entre las células y el ablandamiento (Brummell 2006).

- *Cambios en compuestos antioxidantes*: la participación de los compuestos fenólicos sobre la calidad de los frutos puede ser significativa al contribuir parte de ellos al color y a características sensoriales como la astringencia. Por otra parte, los compuestos fenólicos poseen importancia por ser además compuestos antioxidantes (Sozzi 2007). En duraznos se ha descrito una elevada correlación entre la capacidad antioxidante total y el contenido de compuestos fenólicos. Entre los compuestos fenólicos más importantes se encuentran el ácido clorogénico, la catequina, la epicatequina, leucoantocianidinas, flavonoles, derivados del ácido cinámico y fenoles simples (Sozzi 2007).

1.10.2. El etileno en la maduración de los frutos

Uno de los procesos fisiológicos asociados con la acción del etileno que ha recibido mayor atención es la regulación de la maduración de los frutos (Giovannoni 2004). El etileno tiene un efecto regulatorio más marcado en los frutos climatéricos (Lelievre et al. 1997). La maduración de este tipo de frutos ocurre normalmente de forma simultánea con el aumento de la biosíntesis auto catalítica de etileno, que acelera el ritmo metabólico (Abeles et al. 1992). Los frutos climatéricos, frente a la aplicación exógena de etileno en niveles tan bajos como 200 partes por billón (ppb), aceleran los cambios típicos de la maduración (ablandamiento, cambio del color de la piel y la pulpa, degradación de almidón, etc.) (Lelievre et al. 1997).

1.11. Inundación de árboles de duraznero, su efecto sobre el crecimiento y la fisiología de las plantas y frutos: Algunos aspectos aun no resueltos.

A partir del conocimiento del problema que subyace de las inundaciones en los cultivos frutales y específicamente en duraznero, surge la necesidad de avanzar en el conocimiento de los mecanismos involucrados en los efectos de dicho estrés sobre el crecimiento y desarrollo de esta especie frutal. En general, existen muchos antecedentes en este aspecto en herbáceas de ciclo anual, pero es escasa la información disponible en árboles frutales.

Como se ha mencionado, el duraznero es una especie frutal, dentro de la familia de las *Rosáceas* y el género *Prunus*, con elevada sensibilidad al exceso hídrico del suelo. Sin embargo, en este cultivo la información existente es escasa, sobre todo respecto a efectos de inundación sobre árboles adultos. Hasta la fecha el único trabajo que investigó

el efecto de una inundación del suelo en forma de pulsos, sobre la calidad de los frutos en la cosecha y poscosecha, es el de Insausti y Gorjón (2013).

A partir de los antecedentes presentados en esta “Introducción General” surge el interés de solucionar los siguientes problemas:

1) Si bien en plantas jóvenes de portainjertos de duraznero existen algunos trabajos (Ranney 1994, Martinazzo et al. 2011, Amador et al. 2012, Iacona et al. 2013, Pimentel et al. 2015), para algunos genotipos no se ha descrito su respuesta a condiciones de estrés por inundación. En otros casos, como por ejemplo el portainjerto Mr. S. 2/5, se conoce que tolera episodios de inundación del suelo, sin embargo, no se han establecido con claridad los cambios morfológicos y fisiológicos que podrían contribuir a este comportamiento.

2) Al mencionar los factores que definen a las inundaciones se mencionó como una variable importante el grado de inundación (total o parcial) de las raíces. En el caso de duraznero no hay antecedentes al respecto. En este sentido también se plantea conocer cómo la inundación parcial del suelo afecta al desarrollo normal de un portainjerto susceptible a la inundación, y como es la dinámica de las respuestas fisiológicas y de crecimiento que se expresan.

3) El momento del ciclo anual en que ocurre la inundación, la duración de la misma y la edad de la planta también son considerados como factores que pueden afectar las respuestas a este estrés. En árboles adultos y en etapas finales de crecimiento de los frutos, no se han informado trabajos que caractericen los efectos de una inundación continua del suelo sobre la fisiología de la maduración en la poscosecha de los frutos,

cosechados en esas plantas. Con relación a los efectos que el exceso de agua ocasiona sobre la calidad de los frutos de duraznero, el experimento previo realizado por Insausti y Gorjón (2013) mostró que pulsos de inundación durante 60 días previos a la cosecha produjeron una mayor síntesis de etileno, menor firmeza y frutos de menor tamaño en aquellos cosechados de los árboles inundados. Teniendo en cuenta este antecedente y considerando que es el único que existe en el cual se ha focalizado sobre el impacto del exceso hídrico del suelo en precosecha sobre la maduración de los frutos en cosecha y poscosecha, se plantea como un tema de interés establecer el impacto de la inundación de árboles adultos en forma previa a la cosecha sobre la dinámica de la maduración de los frutos.

1.12. Objetivos, hipótesis y predicciones

Objetivo general

El objetivo general de esta tesis fue avanzar en el conocimiento de algunas respuestas a la inundación de plantas de duraznero y de sus frutos en poscosecha. Se pretendió comprender los principales efectos que generan diferentes niveles y períodos de inundación sobre plantas jóvenes y adultas de duraznero y sobre diferentes portainjertos de este cultivo, analizando respuestas fisiológicas y de crecimiento. Asimismo, se procuró establecer el impacto de la inundación del árbol sobre la composición, calidad y comportamiento en poscosecha de los frutos provenientes de esas plantas.

Según los antecedentes mencionados anteriormente, surgieron las siguientes preguntas y, para responderlas, se pusieron a prueba diferentes hipótesis y predicciones que surgieron de los objetivos específicos que se mencionan más adelante:

1) ¿Cómo afectan al crecimiento de plantas jóvenes y árboles adultos de duraznero diferentes niveles y tiempos de inundación del suelo?

2) ¿Cómo afecta la inundación del suelo a variables fisiológicas relacionadas con el crecimiento vegetativo en plantas jóvenes y árboles adultos de duraznero, tal como la conductancia estomática, la fotosíntesis, el contenido de clorofilas de las hojas y el potencial hídrico de las hojas?

3) ¿Cómo afecta la inundación del árbol a la producción de etileno de los duraznos cosechados de los mismos, cuando la misma ocurre durante la etapa de crecimiento de los frutos?

4) ¿Qué efectos ocasiona la inundación temporaria sobre los árboles de duraznero y sobre la calidad, velocidad de maduración y comportamiento en poscosecha de los frutos cosechados de los mismos?

5) ¿De qué depende la tolerancia diferencial a la inundación de los diferentes portainjertos de duraznero?

A partir de la pregunta 1) surgen las siguientes dos preguntas:

6) ¿Cómo es la respuesta a la inundación de plantas jóvenes de portainjertos de duraznero durante su crecimiento en vivero?

7) ¿Cómo afecta una inundación parcial del sistema radical de portainjertos jóvenes de duraznero a su fisiología y crecimiento?

Objetivos específicos, hipótesis y predicciones

Objetivo específico 1: Caracterizar las respuestas e identificar algunos mecanismos involucrados en la tolerancia diferencial a la inundación entre diferentes portainjertos de duraznero.

- **Hipótesis 1.** La tolerancia diferencial a la inundación entre diferentes portainjertos para duraznero se basa en diferencias anatómicas, fisiológicas y de crecimiento.

Predicción 1.1. *El pie tolerante a la inundación, Mr. S. 2/5, tendrá mayores valores de conductancia estomática, potencial hídrico, contenido de clorofila y fotosíntesis neta de las hojas, en comparación con los portainjertos franco e híbrido almendro x duraznero, durante un episodio de inundación.*

Predicción 1.2. *El pie tolerante a la inundación, Mr. S. 2/5, tendrá mayor porosidad constitutiva en los tejidos de la raíz que el pie franco y el híbrido almendro x duraznero.*

Predicción 1.3. *El pie tolerante a la inundación, Mr. S. 2/5, presentará mayor tasa de crecimiento foliar, en comparación al franco y el híbrido almendro x duraznero.*

Objetivo Específico 2: Investigar acerca de los efectos del nivel de inundación (parcial o total) sobre la fisiología y el crecimiento de las plantas de portainjertos de duraznero.

- **Hipótesis 2.** La inundación parcial (~50 %) del sistema radical es suficiente para generar las mismas respuestas fisiológicas y de crecimiento a la inundación que se expresan con la inundación total.

Predicción 2.1. *El crecimiento acumulado en longitud y diámetro de los brotes del año y el diámetro del tallo de las plantas inundadas serán menores que en el testigo sin inundar, pero no habrá diferencias significativas entre los dos niveles de inundación (total y parcial).*

Predicción 2.2. *La conductancia estomática, el potencial hídrico y el contenido de clorofila serán menores en las plantas inundadas que en las testigos, pero no se encontrarán diferencias entre los dos niveles de inundación (total y parcial).*

Objetivo específico 3: Determinar los efectos que provoca la inundación del suelo sobre el crecimiento del año de árboles adultos, y sobre la calidad y vida en la poscosecha de los duraznos, cuando la misma ocurre desde el momento de esclerificación del endocarpo hasta la cosecha de los frutos (etapa de crecimiento lineal de los frutos), intentando esclarecer algunos mecanismos involucrados.

- **Hipótesis 3.1.** La inundación de plantas adultas durante el período de crecimiento lineal de los frutos hasta la cosecha de los mismos (32 días continuos) afecta al crecimiento vegetativo en los árboles de duraznero, y a las variables fisiológicas que lo determinana.

Predicción 3.1.1. *La longitud y el diámetro de las ramas de crecimiento del año serán menores en los árboles inundados que en las del tratamiento testigo.*

Predicción 3.1.2. *El peso fresco y seco y el área foliar de las hojas serán menores en los árboles inundados que en las del tratamiento testigo.*

Predicción 3.1.3. *La conductancia estomática, el potencial hídrico, el contenido de clorofila y la fotosíntesis neta en las hojas serán menores en los árboles inundados que en los testigos.*

- **Hipótesis 3.2.** La producción de etileno durante la maduración de los frutos de duraznero *ex planta* es afectada por una inundación ocurrida durante la etapa de crecimiento lineal del fruto, existiendo una relación entre los efectos de la inundación con la calidad de los frutos durante la cosecha y la poscosecha.

Predicción 3.2.1. *Los frutos cosechados de los árboles inundados tendrán mayor producción de etileno respecto a los cosechados de árboles testigos.*

Predicción 3.2.2. *Se adelantará el climaterio y la maduración de los frutos provenientes de los árboles inundados con respecto a los testigos, pero el nivel total de producción de etileno en frutos de plantas testigo e inundadas será semejante.*

Predicción 3.2.3. *Los frutos cosechados de los árboles inundados mostrarán mayor velocidad de maduración que los de plantas sin inundar.*

Predicción 3.2.4. *Los frutos cosechados de los árboles inundados tendrán menor concentración de sólidos solubles que los cosechados de árboles testigos, tanto en la cosecha como en la poscosecha.*

Predicción 3.2.5. *Los frutos cosechados de los árboles inundados tendrán menor contenido de clorofilas en la piel que los cosechados de árboles testigos, tanto en la cosecha como en la poscosecha.*

Predicción 3.2.6. *Los frutos cosechados de los árboles inundados tendrán mayor contenido de carotenoides y antocianinas en la epidermis que los cosechados de árboles testigos, tanto en la cosecha como en la poscosecha.*

Predicción 3.2.7. *Los frutos cosechados de los árboles inundados tendrán mayor contenido de carotenoides en el mesocarpo que los cosechados de árboles testigos, tanto en la cosecha como en la poscosecha.*

Predicción 3.2.8. *Los frutos cosechados de los árboles inundados tendrán mayor contenido de fenoles en la piel que los cosechados de árboles testigos, tanto en la cosecha como en la poscosecha.*

Predicción 3.2.9. *Los frutos cosechados de los árboles inundados tendrán mayor capacidad antioxidante que los cosechados de árboles testigos, tanto en la cosecha como en la poscosecha.*

Predicción 3.2.10. *Los frutos cosechados de los árboles inundados mostrarán una más rápida degradación de polisacáridos de la pared celular durante el almacenamiento en poscosecha, que los provenientes de árboles testigos.*

Predicción 3.2.11. *Los frutos cosechados de los árboles inundados tendrán menor acidez con respecto a los frutos cosechados de árboles testigos, tanto en la cosecha como durante la poscosecha.*

Predicción 3.2.12. *Los frutos cosechados de los árboles inundados serán más susceptibles a la pérdida de peso durante el almacenamiento en poscosecha que los frutos cosechados de árboles testigos.*

Se pusieron a prueba las hipótesis con sus respectivas predicciones, llevando a cabo una serie de experimentos en los que se determinaron variables anatómicas, morfológicas, fisiológicas, de crecimiento y bioquímicas, con las que se propuso caracterizar las respuestas a la inundación en las plantas, durante el crecimiento vegetativo y en sus frutos durante su vida en poscosecha.

CAPÍTULO 2

RESPUESTAS DE TRES PORTAINJERTOS DE DURAZNERO A LA INUNDACIÓN DEL SUELO

2.1. Introducción

Los árboles frutales utilizados en las plantaciones comerciales son individuos bimembres constituidos por una combinación de una variedad y un portainjerto, donde la variedad aporta la parte aérea y el portainjerto proporciona el sistema radical (Dolgun et al. 2009). Esta conformación se logra a través de la propagación agámica conocida como injertación, en donde una yema de la variedad comercial se inserta en un portainjerto proveniente de semilla (llamado franco) o de estaca (llamado clonal). La injertación es una práctica utilizada habitualmente en fruticultura con el objetivo de, por ejemplo, reducir el tiempo a floración, acortar programas de mejoramiento genético, mejorar la calidad y rendimiento de semillas y frutos, mejorar la resistencia y tolerancia a condiciones ambientales, plagas y patógenos y cambiar cultivares (Giorgi et al. 2005, Mitani et al. 2008, Franzon et al. 2010).

El uso de portainjertos en la producción frutícola tiene como objetivo principal sortear problemas atribuidos al suelo, enfermedades y plagas que limiten la producción de la variedad deseada (Zrig et al. 2011, Forcada et al. 2014). Por lo tanto, la elección del portainjerto es una decisión tanto técnica como económica, tan importante como la elección de la variedad a producir. Su elección se debe basar, por ejemplo, en el tipo de suelo en que se va a establecer la plantación, la densidad de plantación, presencia de nematodos, hongos, pH inadecuado o problemas de replante (Pinochet et al. 2010).

Numerosos trabajos han informado acerca de la influencia del portainjerto sobre las características de la variedad injertada, incluyendo efectos sobre la tolerancia a condiciones de estrés biótico y abiótico, vigor, fenología, nutrición mineral y calidad de frutos, entre otros (Domingo et al. 2002, Insausti y Gorjón 2013, Basile y Dejong 2018).

Con relación a las características de los frutos cosechados, se ha encontrado que el portainjerto influye sobre características tanto de calidad como en el tamaño del fruto (Orazem et al. 2011), así como en la relación entre los sólidos solubles y la acidez titulable y la coloración de los frutos (Giorgia et al. 2005, Forcada et al. 2012).

En los árboles frutales, la tolerancia a la hipoxia/anoxia radical está determinada por las características del portainjerto (Domingo 2002). Una estrategia útil para plantar especies frutales intolerantes a la hipoxia/anoxia radical en las zonas propensas a inundaciones podría ser injertarlas sobre portainjertos tolerantes (Ranney et al. 1994, Domingo et al. 2002, Pimentel et al. 2014).

Las prunoideas que suelen ser utilizadas como portainjertos se han clasificado como sensibles a la hipoxia radical, aunque existen diferencias entre genotipos con respecto a su capacidad de tolerar este tipo de estrés (Ranney 1994, Iacona et al. 2013). Según Mestre et al. (2015) el portainjerto híbrido almendro × duraznero cv. Monegro[®], experimentó las tasas más altas de mortandad (80 % de árboles muertos) en una inundación a largo plazo donde se evaluaron doce portainjertos con diferente sensibilidad a la anoxia radicular en suelos compactos. Por el contrario, según estos autores, otros portainjertos de ciruelo como “Replantpac” que proviene de *Prunus cerasifera*, sobreviven, o su tasa de mortandad es baja frente a este tipo de estrés. Los portainjertos utilizados en prunoideas que provienen de *Prunus cerasifera* y *Prunus domestica* se consideran relativamente tolerantes a la inundación (Ranney 1994), mientras que los provenientes de *Prunus persica* (Insausti y Gorjón 2013) y los portainjertos híbridos *Prunus persica* × *Prunus dulcis* (Martinazzo et al. 2011) se consideran sensibles a este tipo de estrés. El portainjerto en base a ciruelo Mirobalan Sansavini 2/5 (Mr. S. 2/5), seleccionado de una población de *Prunus cerasifera*, tiene una alta tolerancia a la

inundación del suelo (Dichio et al. 2004) y es compatible como portainjerto de duraznero (Muleo et al. 2006). Por ejemplo, Iacona et al. (2013) informaron que el portainjerto Mr. S. 2/5 confirió a la variedad injertada un aumento en la tolerancia a la inundación del suelo luego de 21 días de inundación continua. Sin embargo, estos autores señalaron que se necesitaba investigar más para evaluar la plasticidad fenotípica que podría inducir posibles cambios rápidos a corto plazo.

El desarrollo de aerénquima funcional es una de las características más importantes que presentan las especies tolerantes a la inundación (Sojka 1988, Grimoldi et al. 1999). Por lo tanto, sería apropiado evaluar la porosidad de las raíces de los portainjertos, la que estaría directamente relacionada con el contenido de aire en los tejidos, y se traduciría en una mayor tolerancia a las inundaciones (Grimoldi et al. 1999). Dentro de las especies de prunoideas, la presencia de aerénquima ha sido parcialmente descrita para el portainjerto cv. Mariana 2624 (Pimentel et al. 2014) y para el Mirabolano Sansavini 2/5 (Pistelli et al. 2012). Sin embargo, no hay antecedentes que evalúen su funcionalidad.

Las respuestas a la inundación en plantas jóvenes se expresan más rápido que en plantas adultas (Kozłowski 1997). Por lo tanto, se propuso poner a prueba que, en los portainjertos jóvenes sensibles a las inundaciones, algunas variables fisiológicas de respuesta se ven afectadas durante las primeras 24 horas de inundación y que este comportamiento tiene un efecto negativo sobre los parámetros de crecimiento, que también se expresan de forma rápida y diferencial en comparación con los portainjertos tolerantes. Además, se propuso probar que las raíces de los portainjertos tolerantes son constitutivamente más porosas y tienen mayor contenido de aire en sus tejidos que las raíces de los no tolerantes. Por lo tanto, se sugiere que los portainjertos con mayor

porosidad expresan una mayor tolerancia a las inundaciones en base a la respuesta diferencial de sus variables fisiológicas y de crecimiento, en comparación con los portainjertos sensibles. En los árboles frutales en producción comercial son mucho mayores las posibilidades de eventos de inundación cortos que prolongados. Por lo tanto, fue de interés conocer cómo se afecta el crecimiento de las especies sensibles por esos eventos de inundación de corta duración.

En el presente capítulo se puso a prueba la hipótesis 1.1: “*La tolerancia diferencial a la inundación entre diferentes portainjertos para duraznero, se basa en diferencias anatómicas, fisiológicas y de crecimiento*” y sus respectivas predicciones propuestas en la introducción general de esta tesis (ver Capítulo 1). Por lo tanto, el objetivo fue investigar las respuestas fisiológicas y de crecimiento ante las inundaciones, de diferentes patrones jóvenes de *Prunus*, como así también la tolerancia diferencial de los mismos, en un corto período de inundación.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Material vegetal y diseño experimental

El experimento se realizó en la Estación Experimental INTA Junín, en la provincia de Mendoza, del 15 al 21 de febrero del año 2012.

Se utilizaron plantas de portainjertos de duraznero de las variedades: 1) Garfinem - 'G x N - 9' (*P. dulcis* Mill × *P. persica* L. Bastsch), 2) Mirabolano Sansavini 2/5 – Mr. S. 2/5 - (*P. cerasifera*) y 3) Nemared (*P. davidiana* × *P. persica* L. Bastsch) de 6 meses de edad, las cuales se transplantaron del vivero a las macetas durante el mes de agosto. Las plantas de 'G x N – 9' y 'Mr. S. 2/5' fueron obtenidas agámicamente mientras que las plantas de Nemared fueron obtenidas a través de la siembra de carozos. Las plantas

seleccionadas fueron homogéneas respecto a sus dimensiones (altura, diámetro del vástago y número de ramificaciones, excepto en Mr. S 2/5 en donde se seleccionó sólo por altura y diámetro del vástago, debido a que no presentaba ramificaciones laterales). Las plantas fueron colocadas en macetas de 40 L que contenían como sustrato una mezcla de 30 % perlita, 35 % turba y 35 % orujo de uva. Las macetas fueron distribuidas al azar sobre el terreno destinado al experimento en donde se las regó periódicamente y se realizó un estricto control de plagas, enfermedades y malezas. Además, durante el período de crecimiento se le suministró 60 g, de un fertilizante hidrosoluble que contenía 15-10-15 N-P-K con micronutrientes quelatados en EDTA (2 % MgO – 30 % SO₃ – 0,01 % B - 0,02 % Cu, 0,05 % Fe, 0,05 % Mn, 0,001 % Mo, 0,02 % Zn) una vez a la semana. Al momento de comenzar el experimento las plantas tenían una altura de 150 cm y sus raíces ocupaban todo el volumen del sustrato dentro de la maceta. Para determinar que las raíces de las plantas ocupaban todo el volumen de sustrato de la maceta, se tomó una muestra de 5 macetas, se sacó la planta con el sustrato y se determinó visualmente que las raíces estén distribuidas en todo el volumen de mismo. Los tratamientos que se realizaron fueron: (1) testigo, las plantas se regaron drenando el exceso agua a través de los agujeros de drenaje de la maceta con el objetivo de que no experimenten estrés hídrico y se encuentren por lo tanto en capacidad de campo y (2) inundación, consistió en mantener una altura de 50 mm de agua por encima de la superficie del suelo. Por cada tratamiento se utilizaron 7 repeticiones de cada portainjerto. El tratamiento de inundación se realizó de forma continua durante 3 días. Con el objetivo de evitar la pérdida de agua de las macetas inundadas, las mismas fueron colocadas dentro de recipientes de 60 L sin drenaje. Las macetas con las plantas testigo también fueron introducidas en el mismo recipiente, aunque con drenaje. El estado de anoxia del suelo se caracterizó a través de la medición

de la tasa de difusión de oxígeno (TDO) a una profundidad de 5 cm, utilizando un microelectrodo de platino con un electrodo de calomel de referencia (Letey y Stolzy, 1964). Dicha determinación se realizó en todas las repeticiones de las combinaciones portainjerto/tratamiento de inundación y portainjerto/tratamiento testigo.

2.2.2. Mediciones fisiológicas

La fotosíntesis neta se midió en una hoja joven y totalmente expandida por planta ubicada en el tercio medio de los brotes utilizando un medidor portátil de intercambio neto de CO₂ (IRGA) Li-6400 (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, Estados Unidos).

La conductancia foliar también se midió sobre una hoja joven totalmente expandida por planta, ubicada en el tercio medio del brote. La medición se realizó con un porómetro de difusión Delta T, modelo AP4 (Delta-T Devices, Cambridge, Reino Unido).

El potencial hídrico de las hojas se midió en la misma hoja que se utilizó para la medición de la conductancia foliar, utilizando una cámara de presión Biocontrol modelo 4 (Bio-Control, Argentina). Todas estas mediciones se realizaron inmediatamente antes de iniciar la inundación y luego cada 24 h, siempre a la misma hora del mediodía. Las determinaciones fisiológicas siempre se realizaron en días despejados.

2.2.3. Crecimiento de las hojas

Se marcó una hoja por planta ubicada en el tercer nudo desde el ápice. Se midió el largo y el ancho de la lámina foliar. Las mediciones se realizaron al principio del experimento y a los dos, cuatro y seis días de comenzado el tratamiento de inundación. Se utilizó un calibre digital.

2.2.4. Porosidad de raíces

Esta variable fue cuantificada por la técnica de picnometría (Sojka 1988, Grimoldi et al. 1999). Para realizar esta medición se utilizaron 5 plantas de cada portainjerto que no habían estado sujetas al tratamiento de inundación, de las cuales se analizó una muestra de raíces jóvenes. La porosidad de raíces (PR) fue calculada como $PR (\%) = 100 \times (P_g - P_r) / (P + R - P_r)$, donde R es el peso fresco de las raíces intactas, P es el peso del picnómetro lleno de agua, P_r es el peso del picnómetro con agua y raíces intactas, y P_g es el peso del picnómetro lleno de agua y con las raíces previamente maceradas en un mortero. Para realizar esta determinación se tomó una muestra de aproximadamente 1 g de raíces jóvenes por cada planta que constituía la repetición.

2.3. Análisis estadístico

El experimento fue conducido utilizando un diseño completamente aleatorizado. La homogeneidad y la normalidad de varianzas fueron verificadas previamente utilizando los test de Levene y Shapiro-Wilk. Los datos obtenidos fueron analizados a través del análisis de la varianza (ANOVA). Se utilizó una prueba de medidas repetidas en el tiempo para el análisis de las variables respuesta ($P < 0,05$). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete Statistica para Windows (StatSoft, Tulsa, OK, EE. UU.). Todos los resultados se presentan como el promedio \pm error estándar (EE).

2.4. Resultados

2.4.1. Tasa de difusión de oxígeno del suelo

La inundación afectó la tasa de difusión de oxígeno en el suelo de manera muy significativa con respecto al testigo sin inundar ($P < 0,01$). Los valores fueron de 145 ± 0.1 $\text{mg cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el suelo inundado y de 800 ± 2 $\text{mg cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el tratamiento testigo.

2.4.2. Respuestas fisiológicas

2.4.2.1. Fotosíntesis neta (Pn) y concentración interna de CO_2 (ci)

Los diferentes portainjertos mostraron una respuesta diferencial en la Pn a la inundación del suelo. La Pn del portainjerto Mr. S. 2/5 no fue significativamente afectada por el tratamiento de inundación ($P > 0,05$) (**Fig. 2.1 A**) en ningún día de medición. La Pn del portainjerto Monegro[®] fue afectada por el tratamiento de inundación luego de 48 h de comenzado el tratamiento (**Fig. 2.1 B**). Respecto al portainjerto Nemared, luego de 24 h de inundación la Pn fue muy significativamente menor ($P < 0,001$) que el tratamiento testigo (**Fig. 2.1 C**). La disminución de la Pn del portainjerto Nemared durante el tratamiento de inundación fue de 38 % y 66 % al primero y segundo día de tratamiento respectivamente, en comparación con el tratamiento testigo. En contraste, la disminución en el portainjerto Monegro[®] fue de 14 % en el segundo día de inundación. Sin embargo, la ci en las hojas no cambió significativamente en Mr. S. 2/5, Monegro[®] y Nemared (en los tres casos $P > 0,05$), logrando valores promedios de 282 ppm, 283 ppm y 281 ppm respectivamente, durante las 48 h de inundación.

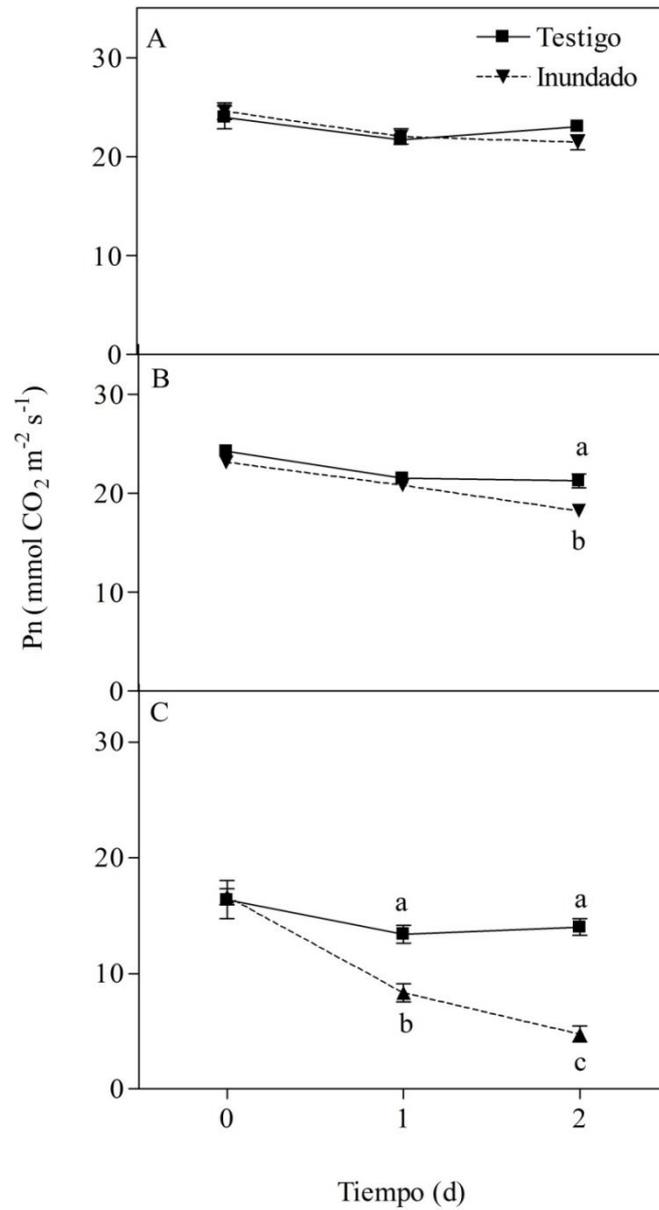


Figura 2.1: Fotosíntesis neta (P_n) de hojas de portainjertos: A. Mr. S. 2/5, B. Monegro[®] y C. Nemared, mantenidos a capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos y días, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.

2.4.2.2. Conductancia estomática (gs)

En términos generales, el patrón de respuesta de la gs fue similar al de la Pn. No se registraron diferencias significativas en la gs ($P > 0,05$) en el portainjerto Mr. S. 2/5 entre el tratamiento de inundación y el testigo durante el período de inundación (**Fig. 2.2 A**). En Monegro[®], el tratamiento de inundación afectó significativamente a la gs luego de 48 h de tratamiento ($P < 0,05$) (**Fig. 2.2 B**). Sin embargo, las plantas inundadas de Nemared tuvieron una gs muy significativamente menor ($P < 0,001$) al tratamiento testigo durante el primer y segundo día de inundación, con valores de 69 % y 82 %, con respecto al tratamiento testigo respectivamente (**Fig. 2.2 C**).

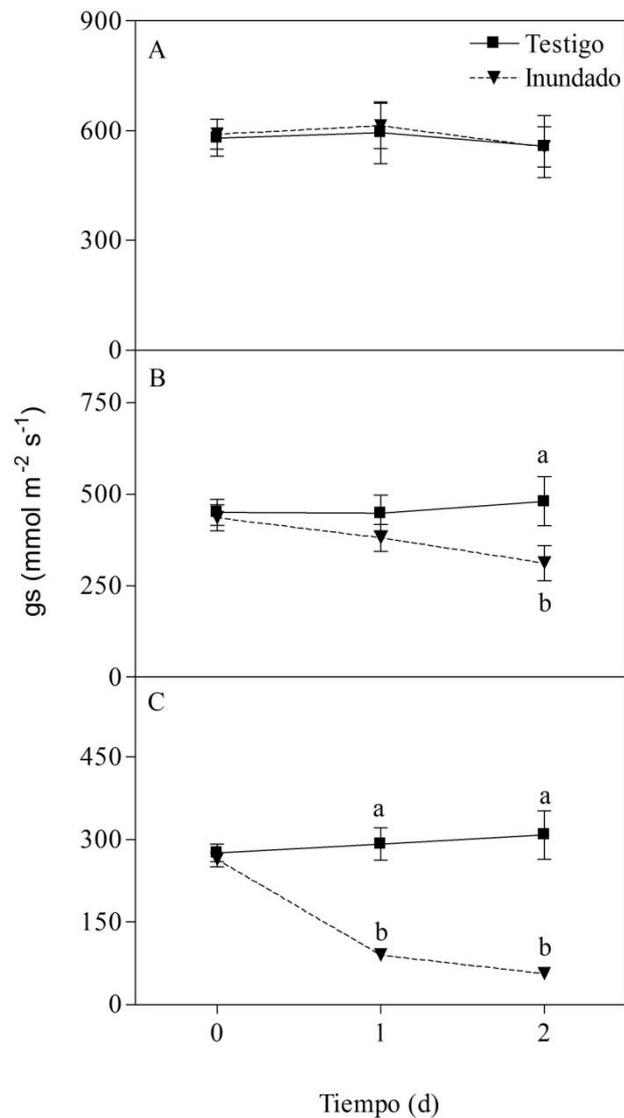


Figura 2.2: Conductancia estomática (gs) de portainjertos: A. Mr. S. 2/5, B. Monegro® y C. Nemared mantenidos a capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos y días, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.

2.4.2.3. Potencial hídrico de las hojas (ψ_a)

El tratamiento de inundación no afectó significativamente el ψ_a en el portainjerto Mr. S. 2/5 respecto al tratamiento testigo ($P > 0,05$) (**Fig. 2.3 A**). Contrariamente, en Monegro® y Nemared el ψ_a fue significativamente menor en el tratamiento de inundación

respecto a los testigos, luego de las primeras 24 h de inundación ($P < 0,001$, en ambos portainjertos). Estas diferencias permanecieron durante el segundo día de inundación (**Fig. 2.3 B y 2.3 C**). En el portainjerto Monegro[®] en el primer y segundo día de inundación la reducción fue de 38 y 43 % respectivamente (**Fig. 2.3 B**), mientras que en el portainjerto Nemared los valores de ψ_a de la hoja fueron 32 y 30 % menores, respecto al tratamiento testigo del mismo portainjerto en el primer y segundo día de inundación respectivamente (**Fig. 2.3 C**).

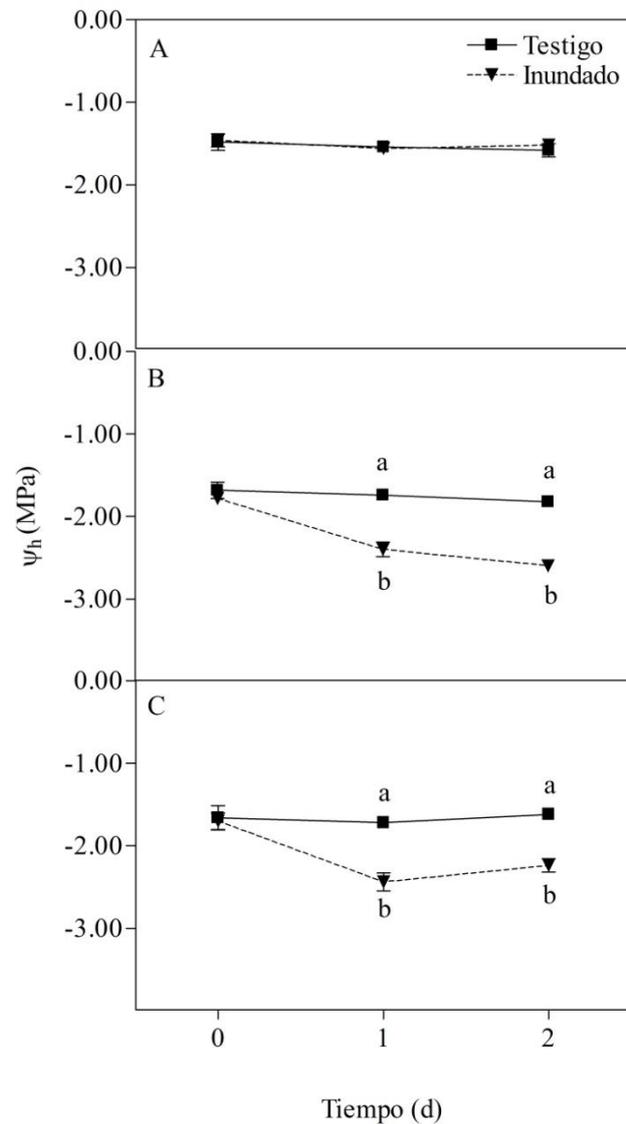


Figura 2.3: Potencial hídrico (ψ_h) de las hojas de portainjertos A. Mr. S. 2/5, B. Monegro® y C. Nemared mantenidos a capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos y días, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.

2.4.3. Crecimiento foliar

En el portainjerto Mr. S. 2/5 el crecimiento en ancho y largo de las hojas no fue afectado ($P > 0,05$ en ambas determinaciones) por el tratamiento de inundación, durante el período en que se evaluó el crecimiento foliar (**Fig. 2.4 A** y **2.5 A** respectivamente).

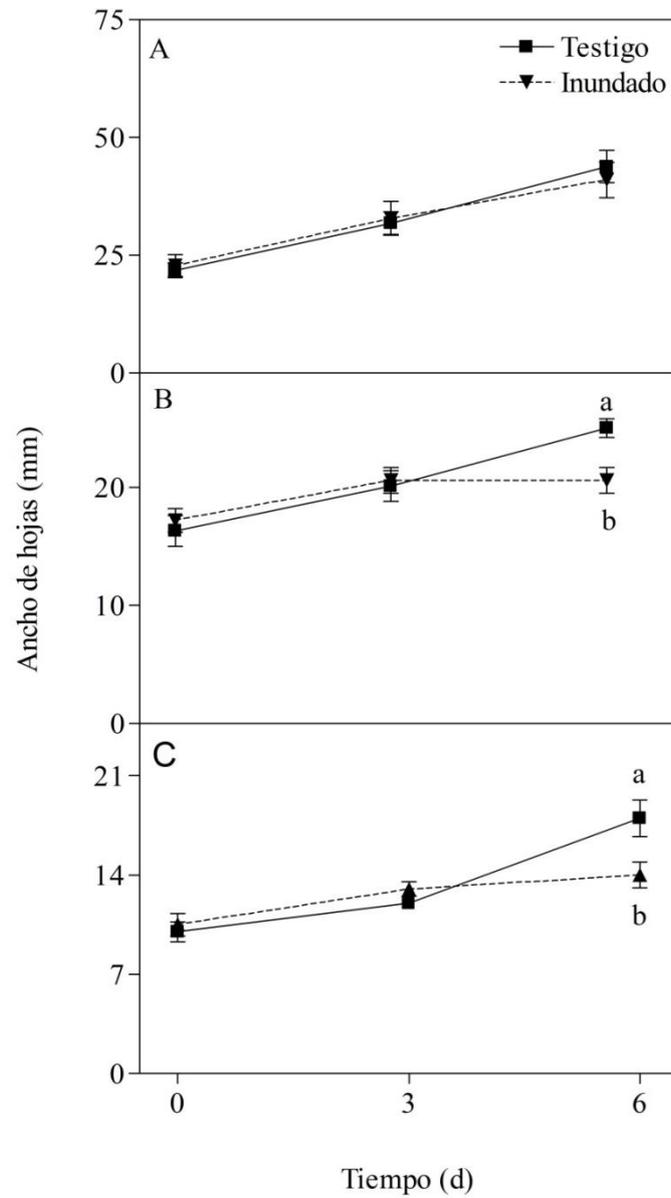


Figura 2.4: Ancho de las hojas de portainjertos A. *Mr. S. 2/5*, B. *Monegro®* y C. *Nemared* mantenidos a capacidad de campo (*Testigo*) o sujetos a inundación del suelo (*Inundado*). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos y días, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.

El crecimiento de las hojas en ancho y longitud fue afectado significativamente por el tratamiento de inundación en los portainjertos Nemared ($P=0,03$ y $P=0,029$ respectivamente) y Monegro[®] ($P=0,031$ y $P=0,006$ respectivamente) al cabo de 6 días de inundación. El crecimiento en ancho de las hojas de Monegro[®] y Nemared a los 6 días de inundación fue 23 y 22 % menor a sus respectivos testigos sin inundar, respectivamente (**Fig. 3.4 B y 3.4 C**). Por su parte, el crecimiento en longitud de las hojas en Monegro[®] y Nemared fue 20 % menor a sus respectivos testigos sin inundar (**Fig. 3.5 B y 3.5 C**).

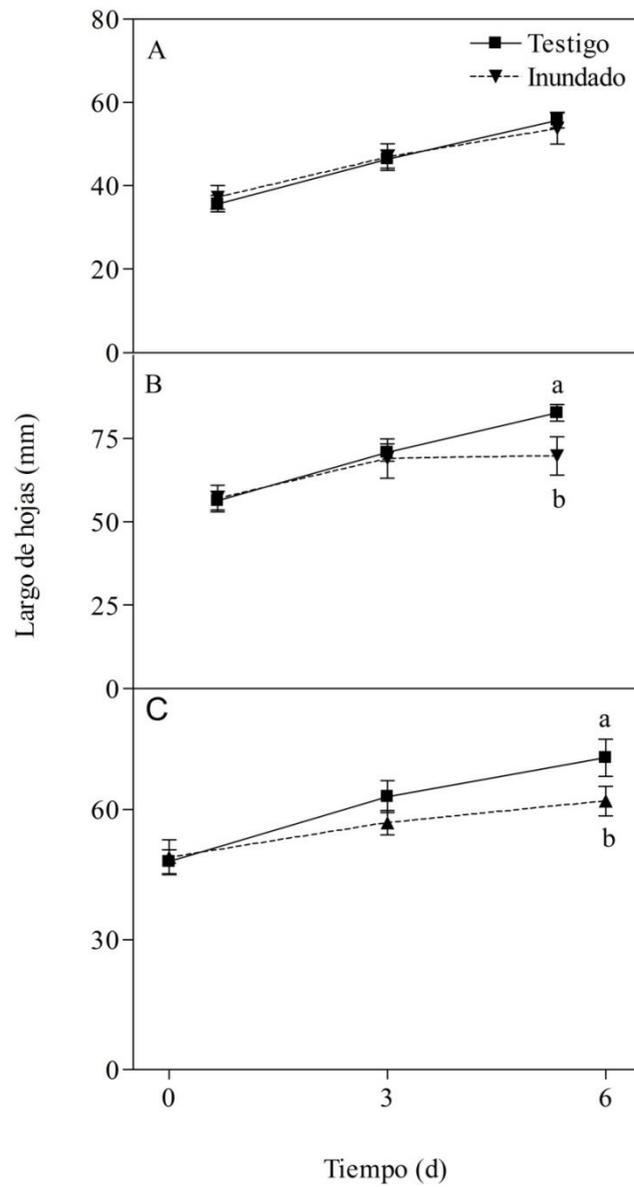


Figura 2.5: Largo de hojas de portainjertos A. Mr. S. 2/5, B. Monegro® y C. Nemared mantenidos a capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos y días, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.

2.4.4. Porosidad de las raíces

Las raíces del portainjerto Mr. S. 2/5 tuvieron la mayor porosidad constitutiva en comparación con los portainjertos Nemared y Monegro® ($P < 0,001$) en las plantas sin tratamiento de inundación (**Fig. 2.6**). El portainjerto Mr. S 2/5 presentó una porosidad constitutiva en las raíces de 12 %, mientras que en los portainjertos Nemared y Monegro® fue de 7 y 5 % respectivamente (**Fig. 2.6**).

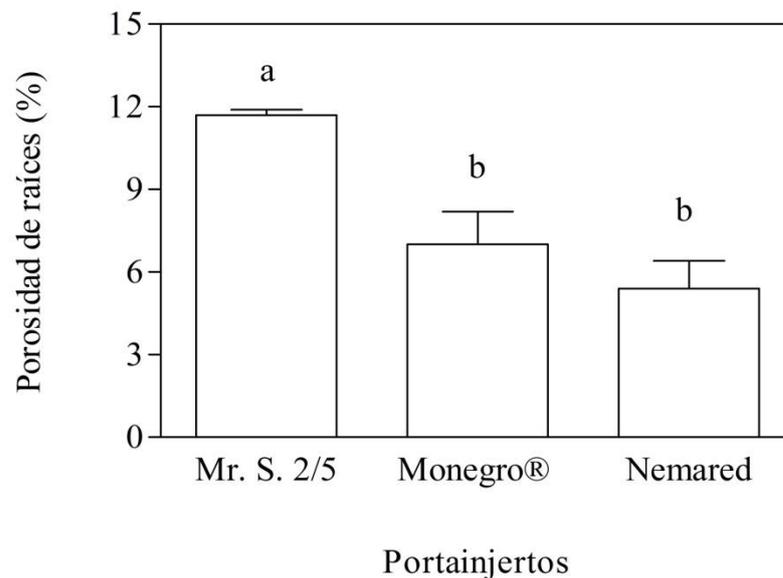


Figura 2.6: Porosidad de las raíces de portainjertos A. Mr. S. 2/5, B. Monegro® y C. Nemared mantenidos a capacidad de campo. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican error estándar de la media.

2.5. Discusión

Actualmente se acepta que pueden obtenerse considerables ventajas técnicas y económicas utilizando portainjertos seleccionados por sus características genéticas y su adaptación al medio ambiente (Reighard y Loreti 2008). El duraznero al ser propagado

sobre el portainjerto proveniente de *P. persica* y plantado en suelos mal drenados, o con eventual saturación de agua, generalmente decae o muere (Insausti y Gorjón 2013). Por lo tanto, la elección del portainjerto resulta tan importante desde un punto de vista económico como la elección del cultivar, cuando los árboles de duraznero se plantan en suelos con problemas de encharcamiento.

Los resultados del presente experimento mostraron diferentes respuestas a las inundaciones entre los portainjertos en el corto plazo, durante el período de tiempo investigado. La respuesta más rápida a las inundaciones la evidenció el portainjerto Nemared cuya reducción en Pn y gs ocurrió dentro de las primeras 24 horas de tratamiento, mientras que las reducciones en Pn y gs en el portainjerto Monegro[®] se detectaron con posterioridad. El portainjerto Mr. S. 2/5 toleró la inundación continua durante todo el experimento. La tolerancia a la inundación del patrón Mr. S. 2/5 se basa en una combinación de adaptaciones fisiológicas, metabólicas y morfológicas, lo cual podría explicar el comportamiento de este genotipo bajo el estrés por inundación (Arbona et al. 2009, Pistelli et al. 2012, Pimentel et al. 2014).

La difusión interna de oxígeno desde los brotes hacia las raíces es crucial para la tolerancia de las plantas a la anoxia del suelo (Colmer y Voesenek 2009). De este modo la mayor porosidad encontrada en las raíces de Mr. S. 2/5 podría ser una consecuencia de los espacios interconectados que potencialmente facilitarían la oxigenación de las células de las raíces (Blom y Voesenek 1996, Grimoldi et al. 2005). Esta característica podría incrementar la tolerancia a la inundación en este portainjerto en comparación a otros portainjertos. En efecto, la porosidad de las raíces se correlaciona con la presencia de un aerénquima funcional (Striker et al. 2005, Cheng et al. 2020, Kidd et al. 2020, Ejiri et al.

2021), y se la ha relacionado con la tolerancia a la inundación en otras especies (Visser et al. 1996, He et al. 1999, Grimoldi et al. 2005).

Acorde con los resultados, la asimilación de carbono fue afectada por el cierre estomático en los portainjertos Nemared y Monegro[®]. Sin embargo, el tratamiento de inundación no afectó esas variables en el portainjerto Mr. S. 2/5. La magnitud de esas respuestas fue más elevada en el portainjerto Nemared dentro de las primeras 24 h de inundación, lo cual indica que de los tres genotipos evaluados es el más sensible a este tipo de estrés. La respuesta estomática a la inundación encontrada en nuestro experimento coincide con lo obtenido por Amador et al. (2012), sin embargo, en nuestro experimento, el efecto fue determinado y expresado en la mitad de tiempo. El cierre estomático como respuesta al estrés por anoxia del suelo ha sido demostrado en muchas especies (Kozlowski y Pallardy 1979, Wazir et al. 1988) y una disminución en la tasa de fotosíntesis en las plantas sensibles a la inundación está altamente correlacionada con el cierre estomático (Arbona et al. 2009, Martinazzo et al. 2011, Pimentel et al. 2014), incluyendo al género *Prunus* (Domingo et al. 2002, Nicolas et al. 2005, Amador et al. 2012, Insausti y Gorjón 2013). Además, durante las inundaciones prolongadas la tasa de fotosíntesis disminuye progresivamente debido a los efectos inhibitorios sobre el proceso fotosintético (Larson et al. 1991, Liao y Lin 1996, Domingo et al. 2002, Arbona et al. 2009, Pimentel et al. 2014).

Los resultados de este capítulo sugieren que la P_n fue afectada por factores no estomáticos, además de los factores estomáticos, ya que no se observaron diferencias en la c_i entre árboles inundados y testigos, en todos los portainjertos. Sin embargo, trabajos previos han indicado que la respuesta de la P_n a las inundaciones en el corto plazo es debida exclusivamente al cierre estomático (Beckman et al. 1992, Domingo et al. 2002,

Mielke et al. 2003, Amador et al. 2012). En especies sensibles donde los estomas se cierran a causa de las inundaciones, la ci disminuye pero la capacidad fotosintética no se ve afectada (Else et al. 2009, Martinazzo et al. 2011, De Pedro et al. 2020). Cuando la P_n es afectada por factores no estomáticos, el comportamiento de la ci es opuesto (Larson et al. 1991, Domingo et al. 2002, Pimentel et al. 2014). Por otro lado, la difusión de CO_2 desde la atmósfera al sitio de carboxilación puede reducirse y, a menudo es la causa principal de la disminución de la fotosíntesis bajo estrés hídrico (Flexas et al. 2009). La capacidad de difusión del CO_2 a través de la hoja está regulada por el cierre estomático y la conductancia del mesófilo. Esta última disminuye tanto para situaciones de sequía (Cai et al. 2010) como para una inundación a largo plazo (Black et al. 2005). La reducción de la gs , en condiciones de estrés hídrico, puede estar relacionada con alteraciones físicas en la estructura de los espacios intercelulares debido a la contracción de la hoja (Lawlor y Cornic 2002), a cambios en la porosidad y el grosor de la pared celular (Niinemets et al. 2009) o reorganización de células y organelas (Zellnig et al. 2010). Se propone que la ausencia de un cambio en la ci indica que los procesos relacionados con el metabolismo fotosintético se afectan de manera simultánea con el cierre estomático. Este tipo de respuesta no se ha observado en el corto plazo en otras especies. Sin embargo, existen informes en los cuales la ci no fue afectada por las inundaciones en el largo plazo. Este efecto se observó, por ejemplo, en *Carya illinoensis* (Smith y Huslig 1990), *Citrus sinensis* injertado sobre portainjertos *Citrus jambhiri* y *Citrus aurantium* (Vu y Yelenosky 1991). Liao y Lin (1996), quienes utilizaron plántulas de melón (*Momordica charantia* L. cv. New Known) injertadas sobre Luffa (*Luffa cylindrica* Roem. cv. Cylinder) inundadas durante 7 días, obtuvieron similares valores de ci en las plantas de los tratamientos testigos e inundados. Los cambios en el porcentaje de activación de la

enzima RuBisCO reflejan su estado de carbamilación, lo cual está regulado por la ci y la intensidad de radiación. En síntesis, tanto los factores estomáticos como no estomáticos afectaron la Pn.

Acorde con estos resultados, el portainjerto Mr. S. 2/5 fue capaz de mantener el potencial hídrico de las hojas durante el tratamiento de inundación, no habiendo diferencias con los árboles del tratamiento testigo. Este resultado coincide con lo obtenido por Zhang y Davies (1986) en plántulas de poroto (*Pisum sativum* L. cv. Feltham First) y Smith y Ager (1988) en plantas de pecán (*Carya illinoensis*). Sin embargo, el potencial hídrico de las hojas en los portainjertos Nemared y Monegro[®] se redujo a causa del tratamiento de inundación. Es común que el potencial hídrico de las hojas sea afectado por la anoxia del suelo en plantas sensibles a este estrés (Jackson y Drew 1984, Domingo et al. 2002, Parent et al. 2008, Insausti y Gorjon 2013). Por ejemplo, en plantas de tomate (Jackson et al. 1978), poroto (Jackson y Hall 1987) y almendro (Sánchez-Blanco et al. 1994), la inundación provoca una reducción en el potencial hídrico de las hojas. En contraste, otros autores encontraron que la inundación no reduce el potencial hídrico de las hojas (Zhang y Davies 1986, Smith y Ager 1988).

Los resultados de este trabajo muestran que las respuestas en el corto plazo del potencial hídrico de las hojas y la Pn a la anoxia del suelo podrían explicar en gran medida el impacto negativo sobre el crecimiento de las hojas en los portainjertos Nemared y Monegro[®]. El crecimiento foliar requiere necesariamente de una combinación de división celular y expansión (Lambers et al. 2008). Estudios previos han reportado que las inundaciones afectaron la expansión celular en muchas especies (Setter y Laureles 1996, Voesenek y Blom 1999) a través de su efecto sobre la elasticidad de las paredes celulares (Cosgrove 1993, 2005) y el potencial hídrico de las hojas, que actúa como la fuerza motriz

para el movimiento del agua a través de la hoja (DeJong y Goudriaan 1989, Lambers et al. 2008). Además, es ampliamente aceptado que la reducción de la energía causada por la anoxia afecta a la producción de la materia seca en las plantas sensibles a las inundaciones (Jackson y Ram 2003, Voesenek et al. 2006, Bailey-Serres y Voesenek 2008).

2.6. Conclusiones

Los resultados de este capítulo dan evidencia a favor de la hipótesis 1. Se pudo comprobar que la tolerancia diferencial a la inundación entre diferentes portainjertos para duraznero se basa en diferencias anatómicas, fisiológicas y de crecimiento. En el corto plazo, el portainjerto Mr. S. 2/5 tuvo la mayor tolerancia a la inundación del suelo, y el portainjerto Nemared fue el más sensible, con la respuesta más rápida en cuanto a disminución de la tasa fotosintética, la conductancia estomática y el potencial agua de las hojas, con respecto al tratamiento sin inundar. El portainjerto de Monegro[®] tuvo un comportamiento intermedio, con una respuesta menos negativa a la inundación que las plantas de Nemared. Estas respuestas tuvieron un impacto inmediato en el crecimiento del portainjerto, demostrando la importancia de la tolerancia de los portainjertos a los eventos cortos de inundación. Una mayor porosidad constitutiva en los tejidos de las raíces podría ser un rasgo importante relacionado con la tolerancia a inundaciones en el portainjerto Mr. S. 2/5.

CAPÍTULO 3

EFECTO DEL GRADO DE INUNDACIÓN (TOTAL O PARCIAL) SOBRE LAS RESPUESTAS FISIOLÓGICAS Y DE CRECIMIENTO DE PLANTAS JÓVENES DEL PORTAINJERTO DE DURAZNERO CV. NEMARED

3.1. Introducción

Muchos cultivares utilizados como portainjerto de duraznero son muy susceptibles a la inundación. Tal es el caso del cultivar Nemared que es ampliamente utilizado por su fácil propagación y por su excelente compatibilidad con las variedades comerciales de duraznero (Loreti y Massai 2006). Este material es una selección de duraznero *P. persica vulgaris*, que presenta hojas de color rojo intenso, que si bien tiene como ventaja la tolerancia a nematodos (Villarreal y Santagni 2005), no tolera la inundación del suelo, tal como se menciona en el Capítulo 2. De todos modos, el nivel de inundación que afecta al sistema radical puede ser muy variable, sobre todo cuando es modulado por el ascenso y descenso de la napa freática (Kozlowski 1997, Armstrong y Drew 2002), la cual varía según la temporada (Stromberg 2001). Aunque el ascenso de los niveles freáticos puede aumentar la disponibilidad de agua para las plantas, también puede sumergir todas o parte de las raíces activas y causar el agotamiento del O₂ del suelo, generando estrés por inundación (Kozlowski 1997, Armstrong y Drew 2002). De hecho, en ciertas circunstancias es dable esperar que cierto nivel de inundación provoque sólo una inmersión parcial del sistema radical de las plantas, mientras que la otra parte de la zona rizosférica se mantiene oxigenada. Existe bastante información acerca de los efectos negativos que ocasiona el estrés por inundación total de las raíces en el suelo, tanto sobre el crecimiento (Pistelli et al. 2012, Pimentel et al. 2014, Klumb et al. 2017) como sobre los parámetros relacionados con el balance del carbono y del agua (Domingo et al. 2002, Martinazzo et al. 2011, Pimentel et al. 2014) de árboles frutales bimembres como así también de sus portainjertos (Insausti y Gorjon 2013). En contraposición a la información existente respecto a la inundación total del sistema radical en especies vegetales, los

antecedentes respecto a los efectos que provoca una inundación parcial del sistema radical son muy escasos (Ranney 1994, Bragina et al. 2003, Li et al. 2006, Imada et al. 2008). De hecho, en el caso de plantas de duraznero no existen antecedentes. Las respuestas a la inundación total o parcial del sistema radical de las especies frutales dependen del grado de tolerancia / sensibilidad a ese estrés (Amador et al. 2012, Pistelli et al. 2012) sobre todo por parte de los portainjertos, cuyas raíces experimentan directamente el estrés por falta de oxígeno en el suelo. La influencia de los portainjertos sobre los cultivares es significativa ya que son responsables de la absorción de agua y nutrientes (Layne 1987), y pueden determinar en algún grado la tolerancia de los árboles frutales a muchos estreses ambientales como la sequía, la salinidad, el frío y la hipoxia (Lang 2000, Isaakidis et al. 2004). Li et al. (2006) encontraron que la inundación parcial de plantas de *Salix nigra* no aumentó la formación de aerénquima ni afectó la fotosíntesis neta ni la conductancia estomática. Respecto a la acumulación de biomasa radical y a la relación raíz / tallo del tratamiento de inundación parcial, fue similar al testigo y mayor que el tratamiento de inundación completa. Esto indica que en esta especie existen parámetros de crecimiento que son modulados inclusive con una inundación parcial, pero que los efectos son menores a los del anegamiento completo (Li et al. 2006). En otro trabajo realizado sobre plántulas de maíz, Bragina et al. (2003) hallaron que la hipoxia inducida por la inundación parcial provocó un aumento de la producción de etileno y de la actividad de enzimas hidrolíticas en las raíces adventicias. Asimismo, luego de 15 días de inundación el peso seco y la longitud de la raíz principal fue casi dos veces menor que en las plantas testigo. En el caso de plantas de duraznero no existen antecedentes acerca del impacto de la inundación parcial sobre la fisiología y el crecimiento de la planta entera. En el presente Capítulo se puso a prueba la hipótesis 2.1, de la Introducción General de la tesis: “La

inundación parcial (~50 %) del sistema radical es suficiente para generar las mismas respuestas fisiológicas y de crecimiento a la inundación, que las que se expresan con la inundación del perfil del suelo con la totalidad de las raíces”, y sus respectivas predicciones propuestas en dicha Introducción General (ver capítulo 1). Así, el objetivo fue investigar los efectos de dos niveles de inundación sobre el crecimiento vegetativo de plantas jóvenes del portainjerto Nemared de duraznero y sobre algunas variables fisiológicas relacionadas con el mismo. La elección de este portainjerto se basó en su extremada susceptibilidad a la anoxia radical cuando se inunda la totalidad de las raíces, pero no sabíamos si las respuestas serían las mismas cuando la mitad de su sistema radical era inundado.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Material vegetal y diseño experimental

El experimento se realizó en la Estación de Experimentación Agropecuaria EEA - INTA Junín, en la provincia de Mendoza (Argentina), a mediados del mes de febrero del año 2015. Se utilizaron plantas del portainjerto de duraznero cv. Nemared (*P. davidiana* x *P. persica* L. Batsch) de seis meses de edad, obtenidas a través de la siembra de carozos, tal como se realiza la propagación de este portainjerto a nivel productivo. Para asegurar la homogeneidad del material vegetal, las plantas se seleccionaron respecto a sus dimensiones (altura, diámetro del vástago y número de ramificaciones) y se plantaron en macetas de 40 L que contenían como sustrato una mezcla compuesta por 60 % de perlita, 20 % de turba y 20 % de orujo de uva (v/v). Las macetas fueron regadas periódicamente y se realizó un estricto control de plagas, enfermedades y malezas. Además, durante el período de crecimiento se les suministró una vez por semana 60 g de fertilizante

hidrosoluble que contenía N-P-K en una proporción de 15-10-15 con micronutrientes quelatados en EDTA (MgO 2 %, SO₃ 30 %, B 0,01 %, Cu 0,02 %, Fe 0,05 %, Mn 0,05 %, Mo 0,001 %, Zn 0,02 %). Cuando las raíces ocuparon todo el volumen del sustrato y los vástagos alcanzaron una altura de 150 cm se iniciaron los tratamientos:

(1) Testigo: consistió en mantener las plantas a capacidad de campo, con el objetivo que no experimentaran estrés hídrico,

(2) Inundación parcial del sistema radical: consistió en mantener inundado la mitad inferior de las macetas y por lo tanto la mitad inferior del sistema radical de las plantas. Para lograr la inundación parcial se realizó agujeros en la mitad superior de la maceta para permitir el drenaje del agua excedente.,

(3) Inundación total del sistema radical: consistió en mantener una altura de 50 mm de agua por encima de la superficie del sustrato de la maceta.

Para cada tratamiento se utilizaron siete repeticiones. La duración de los tratamientos fue de seis días. Con el objetivo de evitar la pérdida de agua de las macetas inundadas, las mismas fueron colocadas dentro de recipientes de 60 L sin drenaje. Contrariamente, las macetas de las plantas testigo fueron introducidas también recipientes similares, pero con drenaje.

Las macetas fueron colocadas bajo una estructura tipo “nave” que permitía cubrir la parte superior en caso de ser necesario (por ejemplo, frente a ocasionales caídas de granizo). Sin embargo, durante todo el experimento las plantas estaban expuestas a la radiación directa del sol.

3.2.2. Mediciones fisiológicas

Se midió la conductancia foliar sobre una hoja joven totalmente expandida por cada planta, ubicada en el tercio medio del brote. La medición se realizó con un porómetro de difusión Delta T, modelo AP4 (Delta-T Devices, Cambridge, Reino Unido).

El potencial hídrico de las hojas fue medido en la misma hoja que se utilizó para la medición de la conductancia foliar, utilizando una cámara de presión Biocontrol, modelo 4 (Bio-Control, Argentina).

El contenido de clorofilas de las hojas se determinó sobre un *pool* de cinco hojas ubicadas en similar posición en cada planta, utilizando un medidor portátil de clorofila CL-01 (Hansatech Instrument Ltd., Norfolk, Reino Unido). Todas las mediciones se realizaron inmediatamente antes de iniciar la inundación y luego de la misma cada 24 h, al mediodía.

3.2.3. Mediciones de crecimiento

Con el objetivo de cuantificar el crecimiento acumulado de forma relativa, se midió la longitud y el diámetro de los brotes y el diámetro del tallo y se calculó el crecimiento relativo respecto al comienzo del experimento. Las mediciones se realizaron al principio del experimento y a los tres y seis días de comenzados los tratamientos de inundación. Se utilizó una cinta métrica y un calibre digital para la medición de longitud y diámetro respectivamente. Para la medición de crecimiento se seleccionaron y marcaron cinco brotes homogéneos por planta, ubicados en posiciones similares.

3.2.4. Variables ambientales

Se registraron datos de temperatura del aire, humedad relativa atmosférica (HR %) y radiación solar global, mediante sensores instalados en una estación micro meteorológica ubicada en la Estación Experimental INTA Junín, Mendoza. Todos los días de medición fueron soleados con altos valores de radiación solar global (entre 860 y 900 W m⁻²). Con los valores de temperatura y HR % se calculó el déficit de presión de vapor del aire (dpv), en el momento en que se midieron las variables fisiológicas.

3.2.5. Análisis estadístico

El experimento fue conducido utilizando un diseño completamente aleatorizado. Todos los resultados se presentan como promedio \pm error estándar de la media (EE). Los datos obtenidos fueron analizados a través del análisis de la varianza (ANOVA). La homogeneidad y la normalidad de varianzas fueron verificadas previamente utilizando los test de Levene y Shapiro-Wilk. Se utilizó una prueba de medidas repetidas en el tiempo para el análisis de las variables respuesta. Se utilizó el método de LSD de Fisher para identificar las diferencias significativas entre los tratamientos y días ($P < 0,05$). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete STATISTICA para Windows (StatSoft, Tulsa, OK, Estados Unidos).

3.3. Resultados

3.3.1. Déficit de presión de vapor (dpv)

Según la marcha diaria del dpv en la atmósfera, el mínimo valor se registró luego de un día de iniciado el experimento (**Fig. 3.1**). Ese momento coincidió con la medición

del máximo valor de conductancia estomática en el testigo (**Fig. 3.2 A**). El resto de los días el dpv tuvo valores similares.

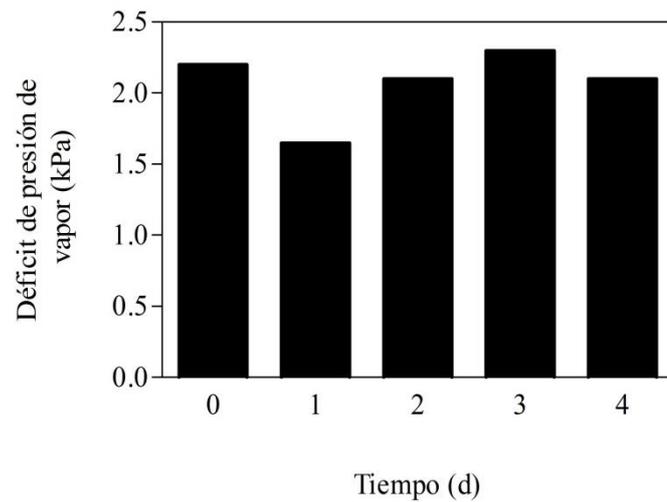


Figura 3.1: Déficit de presión de vapor (kPa) diario, determinado al mediodía, durante los momentos en los cuales se realizaron las mediciones fisiológicas.

3.3.2. Conductancia estomática (gs)

Al cabo de 24 horas se registraron diferencias muy significativas en la conductancia estomática entre todos los tratamientos ($P < 0,001$) (**Fig. 3.2 A**). En ese momento, los dos tratamientos de inundación expresaron valores de gs muy inferiores al testigo y, además, presentaron diferencias muy significativas entre sí ($P < 0,001$). Luego de un día, la gs del tratamiento de inundación total del sistema radical fue dos veces y media más baja respecto al tratamiento de inundación parcial del sistema radical. Además, para ambos tratamientos de inundación la gs disminuyó muy significativamente ($P < 0,001$) con respecto al día anterior. De todos modos, la disminución fue menor en el tratamiento de inundación parcial del sistema radical (12,5 % en el tratamiento de

inundación parcial del sistema radical y 50 %, en el tratamiento de inundación total del sistema radical). A partir del segundo día los dos tratamientos de inundación mostraron valores de gs similares entre sí y a su vez unas 10 veces menores al tratamiento testigo, marcando diferencias muy significativas entre los tratamientos de inundación y el testigo ($P < 0,001$). Sin embargo, a partir de ese momento, la gs entre los dos tratamientos de inundación no registró diferencias significativas ($P > 0,05$) entre ellos (**Fig. 3.2 A**).

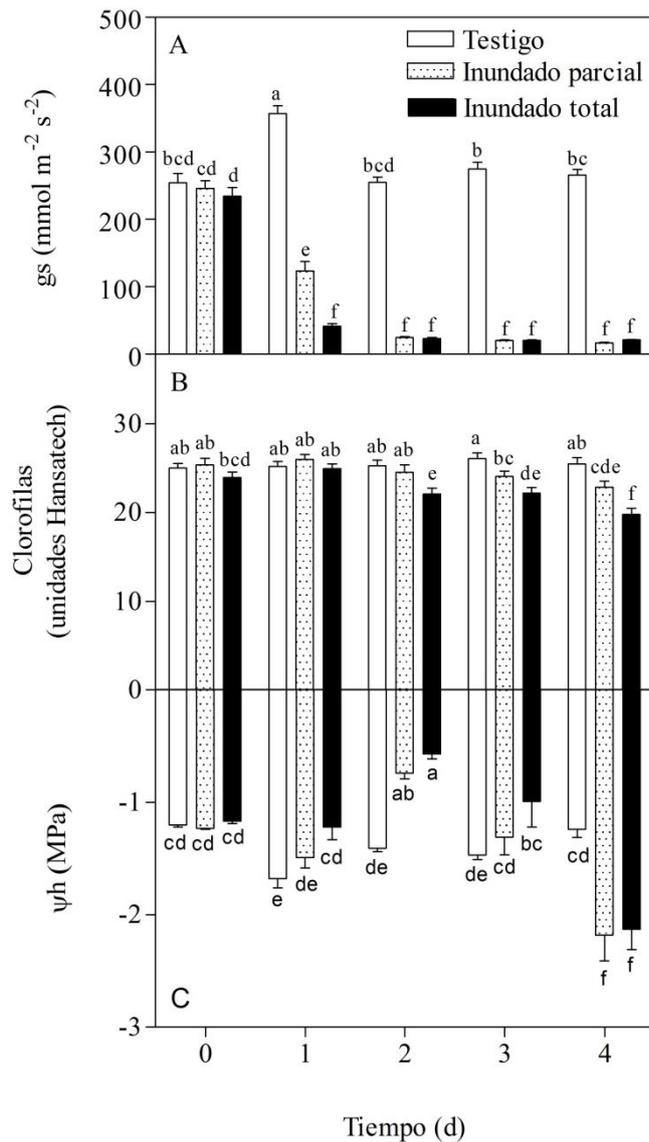


Figura 3.2: A. conductancia estomática (gs), B. clorofila y C. potencial hídrico (ψ_h) de las hojas del portainjerto de duraznero cv. Nemared mantenido a capacidad de campo (Testigo), sujeto a inundación total (Inundado) o parcial del suelo (Inundado parcial). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos y días en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.

3.3.3. Contenido de clorofilas de las hojas

Ambos tratamientos de inundación provocaron una reducción significativa del contenido de clorofilas en las hojas respecto al tratamiento testigo ($P < 0,001$) (**Fig. 3.1 B**). En el tratamiento de inundación total del sistema radical estas diferencias comenzaron a

ocurrir a partir de las 48 h del inicio del experimento, mientras que para el tratamiento de inundación parcial ocurrió desde las 72 h hasta la finalización del mismo. Además, a los dos días la degradación de las clorofilas fue significativamente mayor en el tratamiento de inundación total del sistema radical con respecto al tratamiento de inundación parcial del sistema radical ($P < 0,001$) (**Fig. 3.1 B**), continuando dichas diferencias hasta finalizar el experimento.

3.3.4. Potencial hídrico de las hojas (ψ_h)

El ψ_h del tratamiento de inundación total del sistema radical fue significativamente mayor al testigo a partir de las 24 horas de iniciado el tratamiento, hasta el tercer día de inundación ($P < 0,001$) (**Fig. 3.1 C**). El ψ_h del tratamiento de inundación parcial del sistema radical no difirió significativamente con respecto al tratamiento testigo a las 24 h, pero si se registraron diferencias muy significativas entre ellos a las 48 y 96 h de iniciar el tratamiento ($P < 0,001$). El potencial hídrico de ambos tratamientos de inundación respondió al tercer día de medición con valores significativamente más altos respecto al tratamiento testigo ($P < 0,001$), en concordancia con un pronunciado cierre estomático similar en estos tratamientos. Sin embargo, al quinto día el ψ_h de los dos tratamientos de inundación fue significativamente menor al testigo ($P < 0,001$), sin haberse modificado la conductancia estomática. En el tratamiento de inundación parcial del sistema radical esta respuesta fue más gradual, ya que el día anterior su ψ_h registró un valor intermedio entre el testigo y el tratamiento de inundación total del sistema radical.

3.3.5. Crecimiento del vástago y los brotes

El crecimiento de las plantas fue afectado por ambos tratamientos de inundación. Las diferencias en el crecimiento acumulado en el diámetro del vástago, entre los dos tratamientos de inundación con respecto al testigo, se expresaron durante la última medición de forma muy significativa a los seis días del inicio de los tratamientos ($P < 0,001$). Sin embargo, no se registraron diferencias significativas ($P > 0,05$) entre ambos tratamientos de inundación (**Fig. 3.2 A**).

El crecimiento acumulado, en longitud y diámetro de los brotes, fue significativamente menor en ambos tratamientos de inundación con respecto al testigo ($P < 0,001$ en ambos casos) (**Fig. 3.2 B y 3.2 C**). Con relación al crecimiento en longitud, no hubo diferencias entre los dos tratamientos de inundación evaluados durante el experimento. Sin embargo, hubo diferencias muy significativas ($P < 0,001$) en el valor acumulado del diámetro del brote, entre el tratamiento de inundación total y parcial del sistema radical con respecto al tratamiento testigo, a los seis días de medición siendo mayor el diámetro acumulado en el tratamiento testigo respecto a los de inundación parcial y total (**Fig. 3.2 C**).

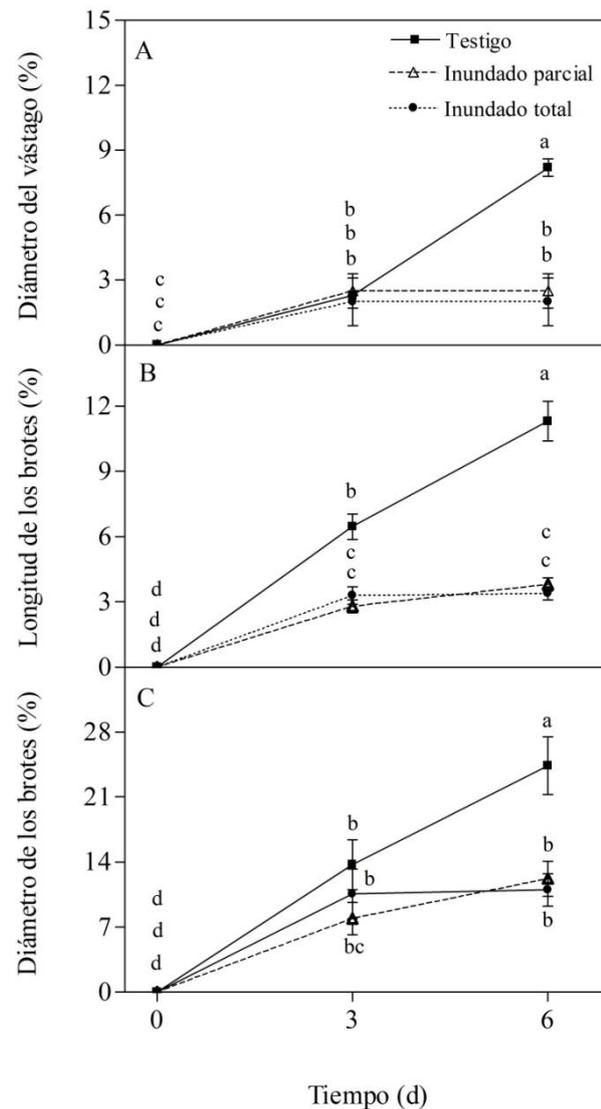


Figura 3.3: Crecimiento del A. diámetro del vástago, B. de la longitud de los brotes y C. del diámetro de los brotes, expresado en porcentaje de aumento acumulado respecto a la medición inicial, de portainjertos de duraznero cv. Nemared, mantenidos a capacidad de campo (Testigo), sujetos de inundación total (Inundado) o parcial del suelo (Inundado parcial). Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.

3.4. Discusión

El portainjerto de duraznero Nemared no tolera la inundación total del suelo. Este hecho está respaldado por los resultados de este capítulo, por los resultados del capítulo

2 de la presente tesis y por trabajos anteriores (Insausti y Gorjon 2013). Está comprobado que el duraznero al ser propagado sobre algún portainjerto proveniente de su misma especie (*Prunus persica*) decae en suelos inundados, e inclusive puede morir si el estrés se mantiene en el tiempo (Andersen et al. 1984, Ranney 1994, Insausti y Gorjón 2013). Por otro lado, se confirma que las respuestas a la inundación evaluadas son rápidas, comportamiento que coincide con los resultados obtenidos en el capítulo 2 de esta tesis. Los resultados originales de este capítulo se basan en la evaluación del comportamiento de plantas de duraznero frente a una condición de inundación que afecta a todo el sistema radical o sólo a la mitad del mismo.

La conductancia estomática fue la respuesta más rápida a la inundación, y ocurrió dentro de las 24 horas de haber comenzado el tratamiento. El cierre estomático debido a la inundación, registrado al día siguiente de comenzado el tratamiento, es un hecho que confirma en general el resultado del capítulo 2. Sin embargo, la apertura estomática en las hojas de las plantas con sólo la mitad de las raíces inundadas fue 2,5 veces mayor que las del tratamiento con inundación total en las raíces. Es razonable pensar que la variación en la oxigenación del suelo fuera la causa de la respuesta diferencial entre tratamientos con diferente nivel de inundación. No obstante, este resultado muestra que la sensibilidad estomática que posee este portainjerto a la inundación del suelo es elevada, ya que la inundación de la mitad del sistema radical fue suficiente para provocar una apertura estomática tres veces menor que en el testigo en 24 horas.

Al aumentar el cierre estomático en los tratamientos de inundación como único factor de cambio, se afectaría la transpiración en las hojas, disminuyéndola (Martinazzo et al. 2011). La consecuencia sobre el balance hídrico de la planta consiste en un aumento del potencial hídrico (Lambers 2008), salvo que también se haya afectado la absorción de

agua por las raíces. Según los resultados de este capítulo, el potencial hídrico aumentó al segundo día de inundación, registrándose en ese momento los mayores valores de potencial hídrico para ambos tratamientos de inundación. Por lo tanto, se supone que la absorción de agua por las raíces no se vio afectada durante los primeros dos días de inundación. Los valores altos de potencial hídrico, junto con los valores más bajos de conductancia estomática, hacen suponer que el cierre estomático no fue consecuencia de una señal hidráulica, sino que se debió a una respuesta de otro tipo, por ejemplo, hormonal (tal como ocurre con el ABA con la sequía), que se generó a partir de un efecto de la inundación. No obstante, a partir del tercer día, la tendencia del potencial hídrico cambia y se registran, al cuarto día, los valores más bajos en los tratamientos de inundación, con un valor significativamente mayor en el testigo. Aparentemente, este cambio en la respuesta del potencial hídrico sin existir cambios en la conductancia estomática ni en otros factores que afectarían al balance hídrico, se debería a que luego de ese período se pudo haber afectado la absorción de agua por las raíces en los tratamientos de inundación. Es sabido el efecto negativo de las inundaciones sobre el funcionamiento de las aquaporinas en las membranas de las células de las raíces (Tournaire-Roux et al. 2003, Tan et al. 2018) y cómo se afectaría la absorción de agua. También el proceso de absorción de agua podría verse afectado por un efecto tóxico que resulta de iones reducidos en el medio anóxico, tal como Mn^{2+} , Fe^{2+} , S^{2-} , etc. (Fiedler et al. 2007). Esta podría ser una hipótesis fuerte en respuesta a ambos tratamientos de inundación. Además, se sabe que, en condiciones anaeróbicas, el ácido pirúvico producido a partir de la glucosa en las células de la raíz de las plantas superiores se convierte en CO_2 y alcohol etílico, el cual tiende a acumularse dentro de las células de la raíz y puede llegar a concentraciones que pueden volverse tóxicas (Fiedler et al. 2007). Es decir que la acumulación de este

tipo de compuestos en las raíces, en condiciones de anaerobiosis, podría tener un efecto negativo sobre procesos fisiológicos en la planta y en su crecimiento, que se expresa en diferentes períodos de tiempo y que según los resultados de este capítulo podrían comenzar a tener importancia, en el portainjerto Nemared de duraznero, a partir del tercer día de inundación.

Sin embargo, la respuesta rápida de los estomas se debería a una mayor rapidez en el mecanismo señal - respuesta que modula la conductancia estomática (Vreeburg et al. 2005). La falta total o parcial de oxígeno en las raíces podría estar asociada con la inducción de la expresión de los genes implicados en la respuesta anóxica o hipóxica (Licausi et al. 2011), a través de la acumulación de forma estable de la terminal Cys de RAP2.12. En estas condiciones, las raíces de las plantas aumentan la biosíntesis de ACC sintasa que convierte la S-adenosil-L-metionina (SAM) en ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) (Glick 2014, Sasidharan et al. 2017). El ACC migraría desde las raíces inundadas hacia la parte aérea en donde se sintetizaría etileno (Vreeburg et al. 2005). Allí el etileno intervendría sobre la extrusión neta de H^+ , lo que implica que el etileno es un agente controlador en la acidificación de los apoplastos (Vreeburg et al. 2005). De este modo, luego de producirse la anoxia radical, el etileno intervendría en la regulación del pH apoplástico y, se conoce la relación entre el bajo valor del pH en xilema y el cierre estomático (Vreeburg et al. 2005). Es posible que, de forma relativamente más tardía, en respuesta al estrés por inundación, intervenga el ABA acumulado en las hojas (Else et al. 2006). Sin embargo, hallazgos recientes han sugerido un papel quizás más importante para el ACC como una molécula de señalización independiente del etileno que puede comportarse como un mensajero en el proceso señal - respuesta, que surge a partir del estrés por inundación, en un transporte a corta y a larga distancia (Van de Poel y Van Der

Straeten 2014). Surge entonces la pregunta de si a través del ACC, como mensajero independiente del etileno, pueden subyacer respuestas a la inundación como el cierre de los estomas; en este caso, cumpliendo el rol que desempeña el ABA ante el estrés por sequía o interactuando con este en situaciones de inundación. Según Else et al. (1996), el ABA no es el factor que promueve el cierre estomático en respuesta a una inundación en tomate y, según estos autores, existe un factor no identificado responsable en gran parte del cierre estomático. ¿El ACC, en un modo de acción independiente del etileno, podría llegar a ser ese factor? Se requeriría mayor investigación para responder esta pregunta, pero no deja de ser una hipótesis interesante para ser puesta a prueba.

Por otro lado, es importante destacar el comportamiento de los estomas en las plantas testigo sin inundación y mantenidas regadas. La mayor apertura estomática registrada en esas plantas, luego de 24 h con respecto al mismo tratamiento en el resto de los días, puede explicarse como consecuencia del menor valor de dpv ese día. Es ampliamente conocido este efecto del dpv sobre la conductancia estomática (Lange et al. 1971, Lambers et al. 2008). Aunque el menor valor de dpv podría ser un factor que genere menor transpiración foliar, como motor de la misma, aparentemente el efecto de provocar mayor apertura estomática tuvo mayor peso en la transpiración, ya que la disminución del potencial hídrico con respecto al día anterior acompañó a la mayor conductancia estomática. Se deduce que la respuesta del potencial hídrico en la hoja fue consecuencia del desbalance hídrico que pudo generar la mayor pérdida de agua a través de los estomas más abiertos. No obstante, ese valor de potencial hídrico al mediodía, medido a las 24 h, no es un factor de estrés considerable para la planta de duraznero, que en general presenta valores de umbral de sensibilidad estomática por debajo del mismo (Gariglio et al. 2007). La menor apertura estomática en el testigo el primer día, ante un aparente estrés hídrico,

permitió mantener alto el valor del potencial hídrico, siendo esta una típica respuesta de plantas isohídricas (Tardieu y Simonneau 1998, Franks et al. 2007). Las plantas isohídricas son aquellas que cierran sus estomas cuando detectan una caída en el potencial hídrico del suelo o un aumento en la demanda atmosférica, como en nuestro caso (Tardieu y Simonneau, 1998, Franks et al. 2007). En estas plantas, el ABA es considerado fundamental como mensajero de la señal de estrés hídrico (Lambers et al. 2008). La respuesta de los tratamientos inundados también puede ser interpretada como isohídrica, sobre todo a las 48 horas de inundación, pero ese comportamiento se va perdiendo luego de 72 horas de inundación. Aunque la conductancia estomática sea muy baja, no puede impedir la caída del potencial hídrico, debido a los efectos que la anoxia genera en la conductibilidad hidráulica de las membranas de las células de la raíz, ya comentados anteriormente, y que causa entre otros efectos, una menor absorción de agua por las raíces (Lambers 2008).

Según los resultados de este capítulo, la degradación de las clorofilas fue máxima con la inundación total e intermedia con la inundación parcial. Sin embargo, la respuesta a la inundación fue muy rápida comparada con datos de otros autores (Martinazzo et al. 2011, Insausti y Gorjon 2013, Pimentel et al. 2014). La degradación de las clorofilas es un proceso activo y progresivo que está regulado por diversos factores de desarrollo y ambientales, y se encuentra mediado principalmente por la señalización de hormonas (Koyama 2014), entre las cuales el etileno cumple un rol muy importante (Burg 1973, Grbic y Bleecker 1995, Lim et al. 2007, Qiu et al. 2015, Yin et al. 2016, De Pedro et al. 2020). Durante el desverdecimiento de la hoja, la expresión de los genes involucrados en la síntesis del etileno aumenta significativamente, incrementando el nivel endógeno de etileno (Van der Graaff et al. 2006, Breeze et al. 2011). Por lo tanto, el etileno acelera la

degradación de la clorofila causando la coloración amarilla del mesófilo de las hojas (Able et al. 2002, 2003, Jiang et al. 2003, Lers et al. 1998).

El crecimiento vegetativo se ve afectado rápidamente en situaciones de inundación (Domingo et al. 2002), y según los resultados de este capítulo es lo que ocurrió en ambos niveles de inundación evaluados. El crecimiento vegetativo requiere necesariamente de una combinación de división y expansión celular (Lambers et al. 2008). El potencial hídrico es la fuerza hidráulica que, a través de su componente de presión, participa en el proceso de expansión celular (Lambers et al. 2008). Existen trabajos previos que han informado que las inundaciones han afectado la expansión celular en muchas especies (Setter y Laureles 1996, Voeselek y Blom 1999) a través de su efecto sobre la elasticidad de la pared celular (Cosgrove 1993, 2005). El potencial hídrico no habría tenido relevancia en las variables de crecimiento medidas en el experimento de este capítulo durante los primeros días, porque recién en la última fecha es negativamente afectado por la inundación. Los cambios hidráulicos y posiblemente la disminución de la fotosíntesis, debida al cierre estomático, y al menor contenido de clorofila en las hojas de las plantas inundadas, podrían ser las principales causas del menor crecimiento final en el diámetro y en el alargamiento de las ramas.

El efecto de las inundaciones sobre el crecimiento de las plantas de portainjertos de duraznero es una respuesta importante que condicionaría el momento en el cual podrían llegar a injertarse como también así la longitud del período de crecimiento necesario para que adquieran diámetro de injertación. Sobre todo, porque también tienen efecto las inundaciones parciales, como la de la mitad del sistema radical, tal como fue evaluado en el presente experimento y que pueden pasar desapercibidas con el ascenso de la napa freática.

3.5. Conclusiones

Según los resultados de este capítulo hay evidencia suficiente como para no rechazar la hipótesis 2.1. Así, puede afirmarse que la inundación hasta la mitad del sistema radical es suficiente para generar respuestas fisiológicas y de crecimiento, mayormente similares a las que se expresan con la inundación de la totalidad de las raíces en el perfil del suelo. Por otro lado, la sensibilidad del portainjerto Nemared a la inundación del suelo es elevada, dado que la inundación de solo la mitad de su sistema radical es suficiente para provocar respuestas negativas respecto a la conductancia estomática, el potencial agua de las hojas y el crecimiento vegetativo. Las respuestas fisiológicas que expresan las plantas jóvenes del portainjerto Nemared, ante un episodio de inundación completa o parcial, son muy rápidas. Es importante tener en cuenta este comportamiento durante el manejo de los ejemplares en el vivero, sobre todo respecto al riego (que en la mayoría de los casos se realiza por inundación y por surcos) como así también respecto al ascenso de la napa freática. Estos hechos pueden provocar en las plantas un período de anoxia radical.

CAPÍTULO 4

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS Y DE CRECIMIENTO DE ÁRBOLES ADULTOS DE DURAZNERO A LA INUNDACIÓN DEL SUELO DURANTE LA ETAPA DE CRECIMIENTO DE LOS FRUTOS

4.1. Introducción

Las respuestas de las especies vegetales a la inundación varían en función de la edad de las plantas y el momento y la duración del estrés (Bailey-Serres y Voesenek 2008). Si bien existen investigaciones acerca del impacto generado por la inundación sobre la fisiología, el crecimiento y el desarrollo de las plantas frutales, la mayor parte se han realizado sobre plantas jóvenes. En el caso particular de las prunoideas, la mayor cantidad de estos trabajos fueron realizados sobre plantas de portainjertos, mayoritariamente menores al año de edad, sin injertación de la variedad comercial. Así Amador et al. (2012), utilizando plantas de un año de edad de ciruelo cv. Mirabolano y del portainjerto híbrido almendro \times duraznero, no encontraron diferencias en el contenido de clorofila en las hojas, luego de siete días de inundación, con respecto al testigo sin inundar, pero sí en la conductancia estomática para ambos materiales vegetales. Martinazzo et al. (2011), utilizando el portainjerto 'G \times N - 9' (híbrido entre duraznero y almendro) de un año de edad, encontraron que la concentración intercelular de CO₂ en las hojas no varió significativamente entre tratamientos mientras que la eficiencia de carboxilación sí mostró un marcado descenso a los diez días de inundación. Domingo et al. (2002) obtuvieron que, en portainjerto de damasco de dos años de edad, una inundación continua de seis días, provocó la disminución del potencial hídrico de las hojas, la conductancia foliar y la fotosíntesis, incrementando la concentración intercelular de CO₂. Según esos autores la disminución de la fotosíntesis a partir del séptimo día de inundación fue dependiente de la disminución de la conductancia estomática, la cual limitó el flujo de CO₂.

Resulta llamativo que los antecedentes sobre estrés por inundación en plantas adultas de duraznero, una de las especies más sensibles dentro de los frutales de interés económico, sean sumamente escasos. La única aproximación a este tipo de trabajo empleando plantas adultas fue realizada por Insausti y Gorjón (2013). Dichos autores aplicaron pulsos de inundación de 12 h, durante 60 días. En ese trabajo, se encontró que el tratamiento de pulsos de inundación redujo la conductancia estomática a los 25 días de haber comenzado el tratamiento, y el diámetro y el largo de los brotes fueron afectados a partir del día 40 de inundación. Por su parte, el potencial hídrico de las hojas se vio afectado a los 60 días. Solo existe este antecedente con relación a las respuestas a la inundación en árboles adultos de duraznero en plena producción durante el periodo de crecimiento lineal de sus frutos. En este sentido, se desconoce cómo este tipo de estrés afecta a la fotosíntesis neta y cuáles de los componentes determinantes de la misma son afectados, como así también qué impacto tiene sobre el crecimiento vegetativo.

En el presente capítulo se puso a prueba la hipótesis 3.1: *“La inundación afecta al crecimiento vegetativo en los árboles adultos de duraznero, durante la etapa de crecimiento del fruto, y a las variables fisiológicas que están directamente relacionadas”* y sus respectivas predicciones propuestas en la “Introducción General de esta Tesis” (ver Capítulo 1). En función de lo antedicho, el objetivo de este Capítulo fue evaluar los efectos de una inundación continua en árboles adultos de duraznero, instalados en un monte frutal, sobre el crecimiento vegetativo y sobre variables fisiológicas relacionadas con la asimilación de carbono y el estado hídrico de las plantas, durante la fase de crecimiento lineal de los frutos.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Material vegetal y tratamientos

El experimento fue conducido en el monte frutal experimental de la Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires (Argentina) (34° 35' S - 58° 29' W) durante el año 2011. Se utilizaron árboles de duraznero de 15 años de edad del cv. 'Red Globe' (*Prunus persica* L. Batsch) injertados sobre el portainjerto 'Cuaresmillo' (duraznero asilvestrado). Para el experimento se seleccionaron doce árboles similares en términos de vigor y tamaño, plantados a una distancia de 3 m dentro de la fila y 4 m entre filas. Se dejó sin utilizar las filas de árboles de la periferia del cuadro para evitar el efecto de bordura. El suelo del sitio experimental se clasificó como Argiudol, presentando un horizonte B textural a los 30 cm de profundidad con un contenido de arcilla de 38 %, lo cual limitaba el drenaje del agua. El riego de los árboles testigos y el mantenimiento del nivel de agua de los árboles inundados se realizaron a través del uso de goteros.

Se realizaron dos tratamientos:

1) Testigo: consistió en mantener el suelo en capacidad de campo a través del aporte de agua de lluvia suplementada con el uso de riego por goteo;

2) Inundado: consistió en inundar totalmente el suelo manteniendo el nivel del agua 5 cm por encima de su superficie en forma continua, durante todo el experimento. Con el fin de evitar el movimiento lateral de agua, se colocó alrededor de todos los árboles un film de polietileno de 150 micrones de espesor, durante el mes de julio, que alcanzó un metro de profundidad y una distancia de 1,5 metros desde el fuste del árbol. El polietileno también se lo colocó a las plantas testigo.

El tratamiento de inundación se realizó desde el comienzo de la etapa II del crecimiento de los frutos (Connors 1919, DeJong y Goudriaan 1989), determinado por la lignificación del carozo, y se extendió de forma continua hasta la cosecha de los frutos, abarcando un período de 32 días. Se determinó la lignificación del carozo, utilizando frutos cosechados de la parcela experimental.

El estado de oxigenación del suelo, en ambos tratamientos, fue caracterizado al final del experimento, sobre todas las repeticiones, a través de la medición de la tasa de difusión de oxígeno en el suelo (TDO) a una profundidad de 10 cm y a 50 cm de la planta utilizando un microelectrodo de platino y un electrodo de calomel como referencia (Letey y Stolzy 1964).

4.2.2. Respuestas fisiológicas

Se determinó la conductancia estomática (gs) y la tasa de intercambio neto de carbono (Pn) sobre hojas jóvenes totalmente expandidas, ubicadas en el tercio medio del brote del año, los cuales poseían similar orientación, hacia el oeste, y con similar ubicación dentro de la copa del árbol. A tal fin se utilizó un analizador infrarrojo de gases portátil (IRGA según su sigla en inglés) modelo Li-Cor 6200 (Li-Cor Inc., Nebraska, Estados Unidos). Las mediciones fueron realizadas al mediodía [PPFD (densidad de flujo de fotones fotosintéticos) = $1954 \pm 46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en promedio] utilizando una hoja por planta (seis repeticiones por tratamiento).

El potencial hídrico de las hojas (Ψ_h) se determinó al mediodía, sobre las mismas hojas que se utilizaron para medir gs y Pn. Para ello se utilizó una cámara de presión tipo Schölander, (Bio-Control, modelo 6, Buenos Aires, Argentina). Todas las mediciones fisiológicas fueron realizadas al inicio y luego de 32 días.

El contenido de clorofilas de las hojas se estimó el día 32 de inundación utilizando un medidor SPAD 502 Konica Minolta (SPAD-502, Minolta Tokio, Japón). Se utilizaron cinco hojas de cada árbol, ubicadas en el tercio medio del árbol orientadas hacia el norte.

4.2.3. Crecimiento, área foliar, peso fresco y peso seco de hojas

Las variables de crecimiento fueron medidas a los 0, 9, 16, 26 y 32 días de iniciado el tratamiento de inundación. Al comienzo del tratamiento se seleccionaron y marcaron 10 brotes del año de igual vigor ubicados en el tercio medio del árbol, a los que se les midieron su longitud y diámetro basal, empleando una cinta métrica y un calibre digital respectivamente. Al final del experimento se seleccionaron 25 hojas por árbol, las cuales se utilizaron para realizar las mediciones del área foliar individual, peso fresco (inmediatamente luego de ser cosechadas) y peso seco. Para realizar las mediciones de peso seco las hojas fueron secadas en estufa a 75 °C hasta alcanzar peso constante y pesadas en una balanza analítica.

4.2.4. Análisis estadístico

El experimento fue conducido utilizando un diseño completamente aleatorizado. La homogeneidad y la normalidad de la varianza fueron verificadas previamente utilizando los tests de Levene y Shapiro-Wilk. Los datos obtenidos fueron analizados a través del análisis de la varianza (ANOVA). Se utilizó una prueba de medidas repetidas en el tiempo para el análisis de las variables respuesta entre tratamientos y días ($P < 0,05$). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete STATISTICA para Windows (StatSoft, Tulsa, OK, EE.UU.). Todos los resultados se presentan como promedio y error estándar.

4.3. Resultados

4.3.1. Tasa de difusión de oxígeno en el suelo

Al finalizar el experimento, la tasa de difusión de oxígeno en el tratamiento de inundación fue significativamente menor ($P < 0,05$) respecto del tratamiento testigo, siendo los valores promedios de $50 \text{ mg cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $900 \text{ mg cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para los tratamientos de inundación y testigo respectivamente.

4.3.2. Conductancia estomática (gs), concentración intercelular de CO_2 (ci) y fotosíntesis neta (Pn)

Al comienzo del experimento, inmediatamente antes de iniciar el tratamiento de inundación, la gs no difirió significativamente ($P > 0,05$) entre tratamientos. Por el contrario, luego de 32 días de inundación continua del suelo, se observó un marcado descenso de la gs en los árboles inundados, provocando una reducción del 80 % con respecto al tratamiento testigo (445 y $85 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ testigo e inundado respectivamente), con diferencias significativas entre ambos ($P < 0,05$) (**Fig. 4.1 A**).

Respecto a la ci, no varió significativamente entre tratamientos durante el experimento (**Fig. 4.1 B**). Por su parte al comienzo del experimento, inmediatamente antes del inicio de la inundación, la Pn no fue significativamente diferente ($P > 0,05$) entre tratamientos. Sin embargo, las diferencias fueron significativas ($P < 0,05$) a los 32 días, donde la Pn fue 60 % menor en el tratamiento de inundación respecto al testigo (**Fig. 4.1C**).

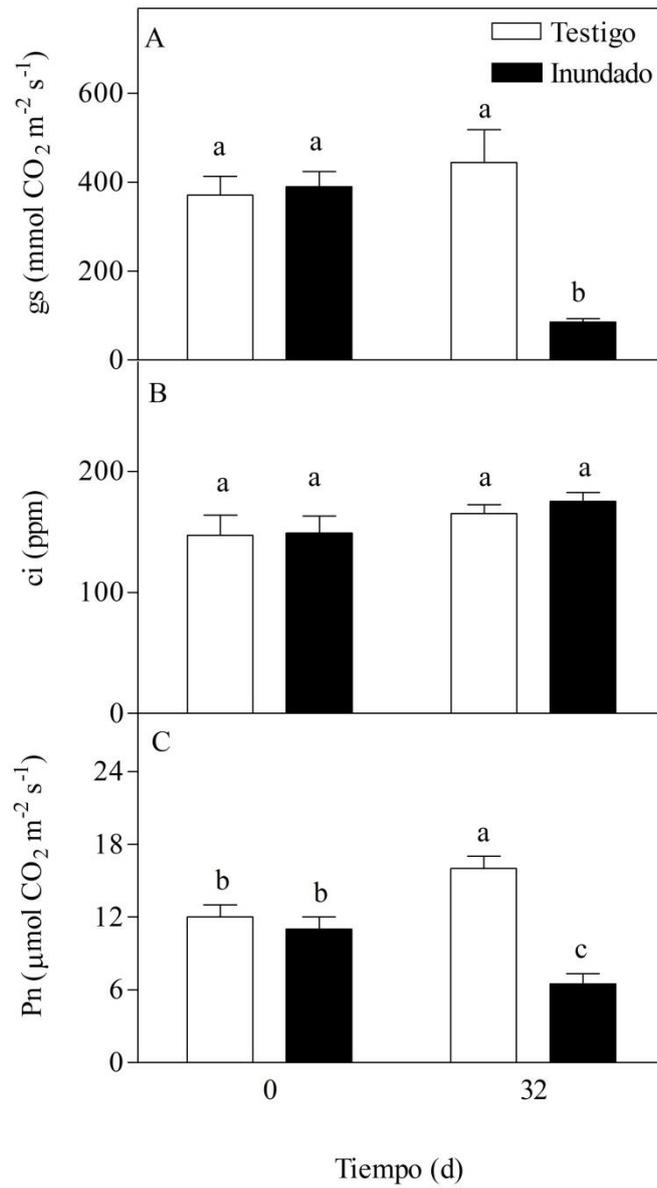


Figura 4.1: A. Conductancia estomática (gs), B. concentración intercelular de CO_2 (ci) y C. fotosíntesis neta (Pn) en hojas de árboles de duraznero mantenidos en condiciones de capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación continua del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.

4.3.3. Potencial hídrico de las hojas (ψ_h)

El ψ_h fue significativamente diferente entre tratamientos luego de 32 días de inundación continua ($P < 0,05$). Al final del experimento el tratamiento testigo tuvo un ψ_h de -1,08 MPa mientras que en los árboles inundados fue en promedio de -2,09 MPa (**Fig. 4.2**).

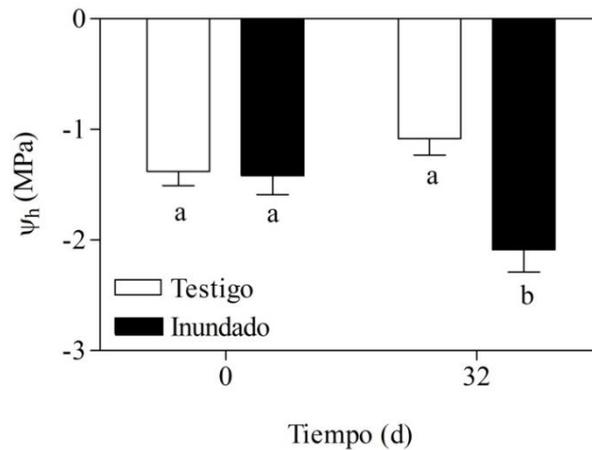


Figura 4.2: Potencial hídrico de las hojas (ψ_h) de árboles de duraznero mantenidos en condiciones de capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación continua del suelo (Inundado). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.

4.3.4. Contenido de clorofilas en hojas

La inundación continua de los árboles de duraznero provocó una reducción significativa ($P < 0,05$) en el contenido de clorofilas en las hojas luego de 32 días de tratamiento. El contenido de clorofilas en los árboles del tratamiento inundado fue dos veces y media menor respecto al testigo (**Fig. 4.3**). Visualmente los árboles inundados presentaron una clorosis generalizada de las hojas.

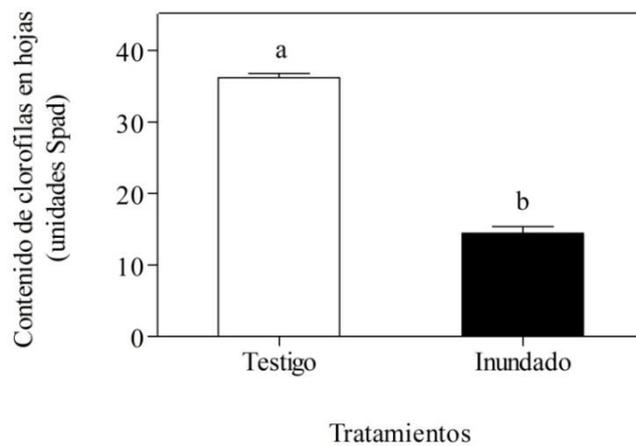


Figura 4.3: Contenido de clorofilas en hojas de árboles de duraznero mantenidos en condiciones de capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación continua del suelo (Inundado) durante 32 días. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.

4.3.5. Respuestas del crecimiento de los brotes, área, peso fresco y peso seco de las hojas

La inundación continua del suelo afectó de manera significativa al crecimiento en el diámetro (**Fig. 4.4 A**) y en la longitud (**Fig. 4.4 B**) de los brotes del año ($P < 0,05$). El momento a partir del cual se manifestaron las diferencias entre los tratamientos dependió de la variable analizada. Con respecto al crecimiento del diámetro basal del brote, se produjeron a partir del noveno día de inundación, mientras que para el crecimiento en longitud fue a partir del día 26. El diámetro de los brotes creció 40 % en el tratamiento testigo, mientras que en el tratamiento de inundación el crecimiento fue de 9 %, respecto al inicio del experimento.

El aumento en peso fresco, peso seco y área foliar (**Fig. 4.5**) fue significativamente diferente entre tratamientos al final del experimento ($P < 0,05$). Respecto al peso fresco de las hojas, el tratamiento testigo acumuló un 12 % más respecto al inundado (0,73 g en el

tratamiento testigo y 0,65 g en el tratamiento de inundación). En este sentido, el tratamiento testigo acumuló un peso seco de las hojas 25 % mayor al inundado (0,25 g en el tratamiento testigo y 0,20 g en el inundado). El área foliar del tratamiento testigo fue 65 % mayor al inundado al final del experimento (35,29 cm² en el tratamiento testigo y 21,29 cm² en el tratamiento de inundación).

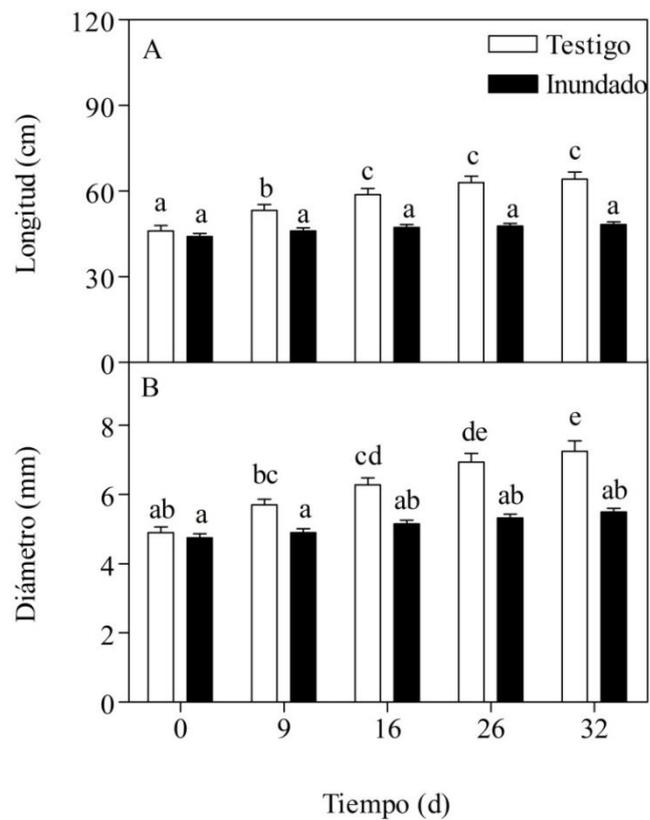


Figura 4.4: A. Crecimiento en diámetro y B. longitud de brotes de árboles de duraznero mantenidos en condiciones de capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación continua del suelo (Inundado) durante 32 días. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.

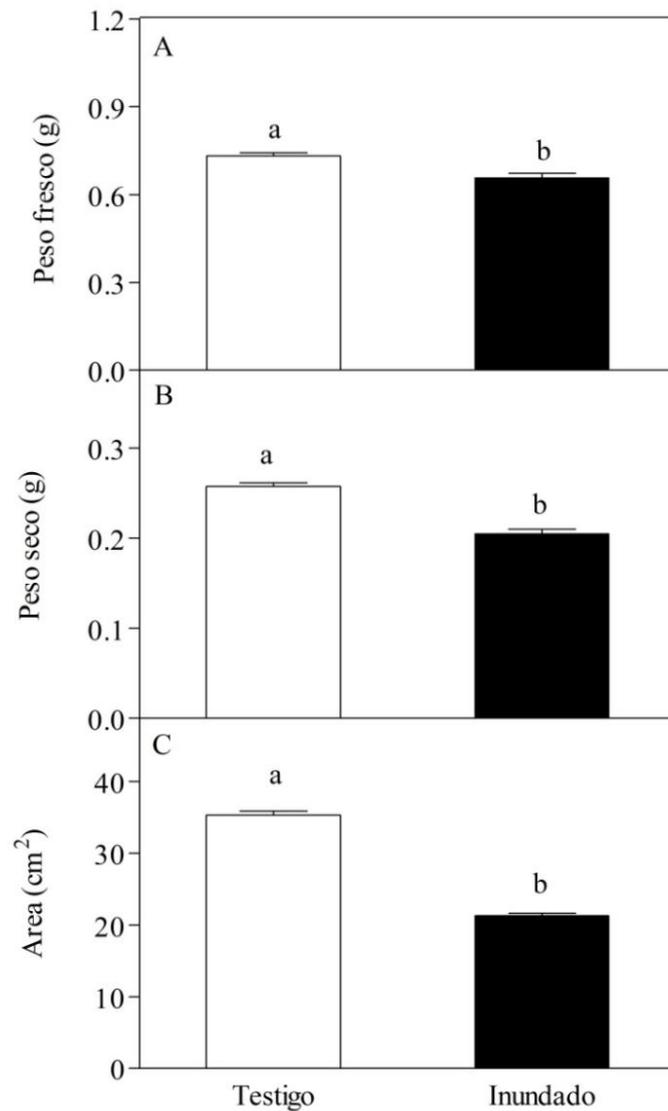


Figura 4.5: Aumento de A. Peso fresco, B. peso seco y C. área de las hojas de árboles de duraznero mantenidos en condiciones de capacidad de campo (Testigo) o sujetos a inundación continua del suelo (Inundado) durante 32 días. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, en un test de Fisher ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar de la media.

4.4. Discusión

Los resultados de este capítulo permiten afirmar que una inundación continua del suelo por un período de 32 días afecta negativamente tanto a la fisiología como a la tasa de crecimiento de plantas adultas de duraznero, durante la etapa del crecimiento lineal de

los frutos. El comportamiento (por ejemplo, tasa de fotosíntesis neta, conductancia estomática y crecimiento) frente a una inundación prolongada es similar en duraznero al que ocurre en otras especies intolerantes a este tipo de estrés (Jackson y Drew 1984, Parent et al. 2008).

Los efectos que la inundación provoca sobre las plantas dependen, entre otros factores, de la intensidad del estrés y de la edad de los individuos. Las respuestas obtenidas en este experimento fueron más rápidas que las del experimento de Insausti y Gorjón (2013), posiblemente debido a una intensidad mayor del estrés por inundación, dado que en este caso fue continuo sin período de recuperación. Por otro lado, y en comparación con los resultados obtenidos en los capítulos 2 y 3 de esta tesis, como con los trabajos de Amador et al. (2012), Domingo et al. (2002) y Martinazzo et al. (2011), quienes utilizaron plantas de menor edad, la tolerancia fue mayor en nuestro experimento con plantas adultas. Este hecho apoya a los argumentos de Kozlowsky (1997), quien hizo referencia a la edad de las plantas como un factor de tolerancia diferencial a la inundación. En este sentido, Andersen et al. (1984) encontraron una respuesta similar a la del presente experimento, utilizando plantas de duraznero jóvenes, de dos años de edad, inundadas de forma continua, las cuales no lograron sobrevivir por más de 20 días. A diferencia de este autor, en el experimento de este capítulo se utilizaron árboles adultos, por lo que además de que el efecto del estrés fue considerable, los árboles sobrevivieron presumiblemente debido a su mayor edad y mayor tamaño (Tzeng et al. 2018).

La reducción de la conductancia estomática es una de las respuestas fisiológicas que más rápido se manifiesta ante una inundación del suelo en especies intolerantes (Kozlowsky 1982). Está provocada por un desbalance hormonal más que por un efecto hidráulico, donde aumentaría la concentración del ácido abscísico y disminuirían las

citoquininas y giberelinas (Bradford y Yang 1981, Else et al. 2006). Esto en muchos casos contribuiría a la disminución de la fotosíntesis neta de las hojas (Atkinson et al. 2008). Según los resultados de este capítulo, al no disminuir la g_s cuando ocurrió el cierre de los estomas y, disminuir la fotosíntesis como respuesta a la inundación, se sugiere que la asimilación neta de carbono fue afectada por factores no estomáticos (Farquhar y Sharkey 1982, Larson et al. 1991). Sin embargo, la reducción de la fotosíntesis durante períodos cortos de inundación estaría asociada con el cierre parcial de estomas y con la reducción en la concentración intercelular de CO_2 en las hojas (Ploetz y Schaffer 1989, Schaffer y Ploetz 1989). Existen antecedentes que indican que durante periodos prolongados de inundación la menor tasa de fotosíntesis estaría determinada principalmente por efectos inhibitorios sobre los procesos fotosintéticos a nivel bioquímico, como por ejemplo cambios en la síntesis y actividad de las enzimas de carboxilación, fundamentalmente Rubisco, y sobre la degradación de las clorofilas (Kozlowsky 1997). En nuestro experimento, la reducción de la tasa fotosintética coincidió con la reducción en la conductancia estomática. Sin embargo, la concentración de clorofilas en hojas fue significativamente menor en el tratamiento de inundación. De estos efectos se puede presumir que la disminución de la fotosíntesis estuvo relacionada con la degradación de clorofilas, afectando la etapa lumínica de la fotosíntesis e indirectamente a la carboxilación. La concentración intercelular de CO_2 es considerada un indicador apropiado de la limitación no estomática de la fotosíntesis (Farquhar y Sharkey 1982). Este tipo de respuesta fue reportado también por Crane y Davies (1989) en *Vaccinium sp.*, donde períodos largos de inundación no sólo provocan la disminución de la conductancia estomática sino también de la tasa de carboxilación y el rendimiento cuántico (Davies y Flore 1986). Por su parte Beckman et al. (1992) reportaron que la

disminución temprana de la fotosíntesis en plantas inundadas de *Prunus cerasus* se atribuye a una limitación estomática, pero al aumentar la duración de la inundación se vuelven más importantes las limitaciones no estomáticas. Existen antecedentes de estas mismas respuestas en varias especies de clima templado y tropical sujetas a inundación (Pezeshki y Chambers 1985, Sena Gomes y Kozlowski 1986, Larson et al. 1989, Pezeshki y DeLaune 1998, Mielke et al. 2003).

Respecto al aumento en la tasa fotosintética en el tratamiento testigo, durante el final del experimento, respondería a un efecto de incremento en el tamaño de los frutos, destinos de los fotoasimilados. Según Chalmers et al. (1975) la fotosíntesis de la hoja de duraznero puede variar hasta en un 50 % debido a la demanda del destino correspondiente al desarrollo de los frutos. Por otro lado, DeJong (1986) reportó un aumento en la tasa de asimilación de CO₂ en árboles de duraznero con fruta en comparación a árboles sin fruta durante el crecimiento de los mismos. El autor atribuyó estas diferencias al aumento de la conductancia estomática de la hoja. Por otro lado, cuando no se encuentran los frutos en el árbol o los mismos son muy pequeños, la demanda del destino es menor, disminuyendo la exportación de azúcar y acumulándose sacarosa en las hojas, lo que lleva a una inhibición de la fotosíntesis (Cheng et al. 2009). La menor cantidad de destinos o la naturaleza de los mismos generan una acumulación de los productos finales de la fotosíntesis que actúan como un mecanismo de retroalimentación negativa (Iglesias et al. 2002). Además, coincidiendo con el efecto negativo de la inundación sobre el contenido de clorofila, se manifestó visualmente una clorosis generalizada de las hojas de los árboles de duraznero inundados. Este efecto concuerda con los resultados de Insausti y Gorjón (2013) en árboles de duraznero donde el tratamiento testigo tuvo un contenido de clorofilas tres veces mayor al tratamiento de pulsos de inundación. La clorosis

generalizada es un síntoma típico de este tipo de estrés que también es observado en árboles tropicales bajo condiciones de inundación del suelo (Gravatt y Kirby 1998, Gardiner y Krauss 2001, Lavinsky et al. 2007).

Respecto al crecimiento, caracterizado por el cambio en el diámetro y la longitud del brote, existió una sensibilidad diferencial a la inundación entre estos parámetros debido a que el crecimiento en diámetro fue afectado antes que el crecimiento en longitud. Según Larson et al. (1991), en árboles de mango, el crecimiento en diámetro del brote es el indicador más sensible de los efectos de la inundación. Los resultados mostrados en este capítulo, en plantas adultas, coinciden con los de Insausti y Gorjón (2013) en árboles adultos de duraznero como también con los de Andersen et al. (1984), en plantas jóvenes, quienes obtuvieron igual respuesta en el crecimiento del brote terminal de plantas de duraznero de dos años de edad. La disminución del crecimiento provocado por la inundación en estas especies vegetales poco tolerantes a este tipo de estrés ocurre en plantas jóvenes (Capítulo 2 y 3) y adultas, con velocidades diferentes, pero con la misma tendencia. El menor crecimiento en las plantas inundadas podría relacionarse directamente con la afectación del metabolismo del carbono y con el potencial hídrico, a través de su componente de presión, que está directamente relacionado con la expansión celular y el crecimiento (Lambers et al. 2008).

4.5. Conclusiones

En el presente capítulo se evaluó la respuesta a la inundación continua durante el período de crecimiento lineal de los frutos de duraznero, lo cual no había sido previamente estudiado. Acorde con los resultados de este capítulo, no se rechaza la hipótesis 3.1, debido a que la inundación afecta al crecimiento vegetativo en los árboles de duraznero,

durante la etapa de crecimiento del fruto, y a las variables fisiológicas que están directamente relacionadas con el crecimiento (potencial agua de las hojas, conductancia estomática, fotosíntesis neta y contenido de clorofilas). Todas las variables fisiológicas y de crecimiento en árboles adultos, en plena producción, (conductancia estomática, potencial agua de las hojas, fotosíntesis neta, contenido de clorofilas, longitud y diámetro de brotes, peso seco, fresco y área foliar) evaluadas en este experimento fueron afectadas negativamente por la inundación continua del suelo.

Al no afectar la inundación la concentración de CO₂ a nivel intercelular y sin embargo disminuir la conductancia estomática, se sugiere que la asimilación de carbono también fue afectada por factores no estomáticos. La degradación de las clorofilas, que se manifestó en el experimento con la inundación, estaría entre esos factores. Según los resultados, la disminución del crecimiento de los brotes pudo ser provocada por la menor tasa de asimilación de carbono y el menor potencial hídrico, ambos efectos negativos fueron consecuencia de la inundación. No obstante, no es posible descartar otros efectos, que no fueron evaluados, como la producción y acumulación de sustancias auto-tóxicas en el suelo liberadas por las raíces en situaciones de anoxia radical.

CAPÍTULO 5

CALIDAD Y COMPORTAMIENTO EN POSCOSECHA DE LOS FRUTOS PROVENIENTES DE PLANTAS ADULTAS INUNDADAS

5.1. **Introducción**

El manejo de los árboles durante el período de crecimiento de los frutos y la etapa de maduración en la planta juegan un papel importante sobre la calidad y el comportamiento de estos durante la poscosecha (Valero et al. 2003, Alcobendas et al. 2012, Sortino et al. 2017, Gallotta et al. 2018). Numerosos trabajos han evaluado el efecto de la restricción hídrica sobre la planta en precosecha y su efecto sobre la calidad de los frutos en la cosecha y su comportamiento durante la poscosecha (Veihmeyer y Hendrickson 1949, Mitchell y Chalmers 1982, Crisosto et al. 1994, Miller et al. 1998, Gasque et al. 2010, Razouk et al. 2013, Falagán et al. 2014). Dichas investigaciones están enmarcadas en lo que se denomina riego deficitario controlado, lo cual es una estrategia que se basa en la aplicación de solo una fracción de los requerimientos hídricos de la planta (Chalmers et al. 1981, Mitchell y Chalmers 1982). Contrariamente, son extremadamente escasos los trabajos que analizan los efectos que el exceso de agua del suelo puede provocar sobre la calidad y el comportamiento en poscosecha de los frutos cosechados de esos árboles (Crisosto et al. 1994, Insausti y Gorjón 2013). Crisosto et al. (1994) encontraron que el exceso de riego en árboles de duraznero, durante cuatro semanas antes de la cosecha, aumentó marcadamente la pérdida de agua en el almacenamiento, pero no afectó al rendimiento, la firmeza, el porcentaje de superficie roja y la acidez. Con relación a los efectos sobre la calidad y el comportamiento en poscosecha de los frutos obtenidos de plantas inundadas, los antecedentes disponibles son sumamente escasos y muestran que los efectos observados dependen en gran medida de la especie considerada, la etapa fenológica en la que se produce la inundación, la duración del tratamiento y la naturaleza (por ejemplo, una inundación continua o cíclica) (Crisosto

et al. 1994, Parent et al. 2008, Insausti y Gorjón 2013). Bhusal et al. (2003) encontraron que la anoxia radical durante 30 días en árboles de mandarinos provoca reducción en el tamaño de los frutos, que también poseen un menor contenido de sólidos solubles. Además, observaron un efecto residual en las plantas, dado que al siguiente año los frutos cosechados de los árboles que habían sido inundados durante la temporada anterior tuvieron un menor tamaño respecto a los que fueron cosechados de los árboles que habían sido testigos. Insausti y Gorjón (2013) evaluaron el efecto de pulsos de inundación de 12 horas durante 30 días en árboles adultos de duraznero. Como principales resultados sobre el comportamiento de los frutos, obtuvieron que los mismos presentaban en la cosecha un menor tamaño y durante la poscosecha una reducción en la firmeza y un aumento en la biosíntesis de etileno. De todos modos, en dicho trabajo no se estableció si el incremento de la biosíntesis de etileno se fue un efecto directo de la inundación o si esta última causó un desfasaje del climaterio que redundó en una medición en momentos coincidentes con el período de mayor producción de etileno. Por otra parte, los efectos en la velocidad de maduración, contenido de compuestos antioxidantes y metabolismo de pared celular en frutos de duraznos provenientes de plantas inundadas no se han caracterizado. Del mismo modo, no ha sido informada la influencia de períodos continuos de inundación sobre la calidad y comportamiento en la poscosecha de duraznos.

En el presente capítulo se puso a prueba la hipótesis 3.2: *“La producción de etileno y la maduración de los frutos de duraznero se ven afectados por una inundación ocurrida durante la etapa de crecimiento lineal del fruto, existiendo una relación entre los efectos de la inundación con la calidad de los frutos durante la cosecha y la poscosecha”* y sus respectivas predicciones propuestas en la introducción general de esta tesis (ver capítulo 1). Por lo tanto, el objetivo de este capítulo fue investigar las respuestas fisiológicas de

los frutos de duraznero, provenientes de árboles inundados, durante la cosecha y la poscosecha.

5.2. Materiales y métodos

5.2.1. Diseño del experimento y material vegetal

El experimento se realizó en el monte frutal experimental de la Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires (Argentina) (lat. 34° 36' S, long. 58° 29' W). Se utilizaron árboles de duraznero adultos de 15 años de edad (cv. Red Globe) injertados sobre el portainjerto 'Cuaresmillo' (*Prunus persica* L.), conducidos en un sistema de vaso abierto y plantados a 4 m × 3 m de distancia entre filas y dentro de la fila respectivamente. El manejo cultural del conjunto de árboles seleccionado para realizar el experimento fue similar al utilizado en un monte frutal comercial, en donde las prácticas que se realizaron fueron poda, raleos de frutos, fertilización y manejo de plagas y enfermedades. El suelo del monte frutal se clasifica como Argiudol con presencia de un horizonte textural B textural caracterizado por contener 38 % de arcilla. Cada tratamiento estuvo compuesto por seis repeticiones de árboles los cuales estaban distribuidos de manera aleatoria dentro del lote, para evitar los efectos de borde.

El experimento constó de dos tratamientos: 1) Testigo: los árboles fueron mantenidos a capacidad de campo durante todo el experimento, utilizándose riego complementario, teniendo especial cuidado de mantener condiciones adecuadas de aireación del suelo y, 2) Inundación continua: los árboles fueron inundados de forma continua, manteniendo una lámina de agua en la superficie del suelo de 5 cm, desde el comienzo de la etapa de endurecimiento del endocarpo hasta la cosecha de los frutos (32 días continuos). Para lograr el estancamiento del agua y evitar su desplazamiento en

dirección lateral, se cavó una zanja con una profundidad de un metro alrededor de cada árbol en donde se colocó una película de polietileno. También se colocó polietileno alrededor de los árboles testigos.

Los frutos se cosecharon en estados de madurez comercial cuando comenzó el cambio de color de fondo de la piel de verde a amarillo (Crisosto 1994). Luego de la cosecha se transportaron inmediatamente al laboratorio y se colocaron en bandejas plásticas para su almacenamiento a 20 °C durante 0, 3 y 6 días. Se utilizaron quince frutos para cada tratamiento y tiempo de almacenamiento. Los frutos se analizaron inmediatamente o bien se tomaron muestras y se congelaron rápidamente en nitrógeno líquido y se almacenaron a -80 °C, en un ultrafreezer, hasta ser utilizadas para realizar las determinaciones de pigmentos, capacidad antioxidante y análisis de pared celular. De forma paralela se utilizó un conjunto de quince frutos de cada tratamiento, almacenados a 20 °C con el objetivo de realizar las determinaciones de producción de etileno durante todo el ciclo de maduración de los frutos.

5.2.2. Variables de respuesta

5.2.2.1. Color

El color de fondo de la piel y el color de la pulpa se determinó utilizando un colorímetro Minolta (Modelo CR-300, Osaka, Japón), el cual se calibró utilizando una placa de calibración blanca (CR-A43). Para cada tratamiento y tiempo de almacenamiento se utilizaron quince frutos.

5.2.2.2. Clorofilas, carotenoides y antocianinas

El contenido de clorofilas de la piel de la fruta se determinó de acuerdo con la metodología descrita por Lichtentaler (1987). Para ello se molió la piel de los duraznos (aproximadamente 0,35 g) en un molino refrigerado y se extrajo 2 veces con 5 mL de acetona: agua 80:20. Las muestras se centrifugaron a $4,000 \times g$ durante 10 minutos a 4°C y se midió la absorbancia del sobrenadante a 647 y 663 nm con un espectrofotómetro (Shimadzu Corporation, Modelo Mini UV-1240, Japón). El contenido de clorofila (en mg mL^{-1}) se calculó como:

$$C_a = 11.24 \times \text{Abs } 663 \text{ nm} - 2.04 \times \text{Abs } 647 \text{ nm}$$

$$C_b = 20.13 \times \text{Abs } 646 \text{ nm} - 663 \text{ nm } 4.19 \times \text{Abs}$$

$$C_{a+b} = 7.05 \times 18.09 \times 663 \text{ nm} + 646 \text{ nm Abs}$$

Donde C_a , C_b y C_{a+b} son clorofilas a, b y total respectivamente. A partir del peso de muestra extraído los resultados se expresaron en mg kg^{-1} de peso fresco. Las mediciones se realizaron por triplicado sobre réplicas biológicas.

Para la determinación de carotenoides se congeló y procesó en un molino (Modelo A11, IKA Works Inc., SP Brasil) en forma separada la pulpa y la piel de la fruta. Se extrajeron aproximadamente 0,3 g del polvo resultante con 5 mL de hexano: acetona: etanol (2:1:1), se agitó en un mezclador tipo vórtex y se almacenó a 4°C durante 30 minutos. Luego se adicionó 1 mL de agua destilada y se tomó la fase superior (hexano) midiendo la absorbancia a 488 nm utilizando un espectrofotómetro (Beckman, Modelo 1240 UV Mini, CA, Estados Unidos). Los resultados fueron expresados como mg de β -caroteno por kilogramo de peso fresco, utilizando el coeficiente de extinción molar de β -caroteno en hexano a 488 nm de $1.39 \times 10^5 \text{ L mol}^{-1} \text{ cm}^{-1}$.

Para la determinación de antocianinas, se pesaron 0,35 g de piel de durazno molida y se extrajeron con una mezcla de metanol-HCl (99:1) durante 10 minutos en oscuridad. Las muestras se centrifugaron y se midió la absorbancia del sobrenadante a 515 nm utilizando un espectrofotómetro. Los resultados fueron expresados como mg de cianidin-3-glucósido por kilogramo de peso fresco utilizando ϵ 29,600 L mol⁻¹ cm⁻¹. En todos los casos las mediciones se realizaron por triplicado para cada tratamiento y tiempo de almacenamiento.

5.2.2.3. Sólidos solubles

Se congeló la pulpa utilizando nitrógeno líquido y se la procesó en un molino. Luego se descongeló 2 g del polvo resultante y se filtró a través de una gasa. El contenido de sólidos solubles se determinó utilizando un refractómetro digital auto-compensado (HI 96813, Hanna, Alemania). Las mediciones se realizaron por triplicado y el resultado se expresó en % p/p.

5.2.2.4. pH y acidez

Se pesaron 10 g de pulpa molida y se llevaron a 100 ml con agua destilada. El pH inicial se determinó potenciométricamente y la acidez del fruto se determinó mediante titulación con 0,1 mol L⁻¹ NaOH hasta pH 8,2 (AOAC, 1980). Los resultados se expresaron como mol H⁺ kg⁻¹ peso fresco. Se realizaron tres mediciones para cada tratamiento y tiempo de almacenamiento.

5.2.2.5. Firmeza

La firmeza de la pulpa se determinó a través de una prueba de compresión utilizando un analizador de textura modelo Instron 4442 Universal Testing Machine

(Instron Corp., MA, Estados Unidos) provisto de una sonda convexa de 7,9 mm de diámetro según el protocolo descrito por Sozzi et al. (2003). Se determinó la fuerza requerida para penetrar 10 mm de pulpa en la zona ecuatorial del fruto. Se utilizaron 15 frutos por tratamiento y por tiempo de almacenamiento, y se realizaron 2 determinaciones en cada fruto en lados opuestos en la zona ecuatorial, las que se promediaron, expresando los resultados en Newton (N).

5.2.2.6. Fenoles totales

Se pesó un gramo del polvo resultante y se añadió a 5 mL de etanol absoluto. La mezcla se agitó en vórtex y luego se centrifugó a $17.000 \times g$ durante 10 minutos a 4 °C. El sobrenadante se llevó a 100 mL usando agua destilada y los antioxidantes fenólicos se determinaron de acuerdo con la metodología de Singleton et al. (1999). A los tubos de ensayo se agregaron 150 μL de extracto de etanol y agua destilada hasta completar 1350 μL , y luego se agregaron 50 μL de reactivo de 1 mol L^{-1} Folin-Ciocalteu. Las muestras se agitaron en vórtex y después de 3 minutos a 20 °C, se añadieron 100 μL de Na_2CO_3 al 20 % p/v en 0,1 mol de L^{-1} NaOH. Los tubos se agitaron y las muestras homogeneizadas se incubaron en oscuridad a 20 °C durante 1 h y se midió la absorbancia a 760 nm en un espectrofotómetro (UV Mini-1240, Shimadzu Corporation, Japón). Se realizó una curva de calibración con ácido clorogénico como estándar y los resultados se expresaron como gramos de ácido clorogénico equivalente por kilogramo. Las mediciones se realizaron por triplicado.

5.2.2.7. Capacidad antioxidante

Las muestras de pulpa y piel se congelaron con nitrógeno líquido y se procesaron inmediatamente en un molino. Se pesó de forma separada 1 g de los polvos resultantes y se añadieron a un tubo de centrifuga junto a 5 mL de etanol frío, y se agitó durante 10 minutos. La suspensión se centrifugó a $15.000 \times g$ durante 10 minutos a 4 °C. El sobrenadante se utilizó para determinar la capacidad antioxidante, según el método de Brand-Williams et al. (1995). Se agregaron diferentes alícuotas (0-40 μL) de extractos de etanol a los tubos de ensayo y luego se llevaron a un volumen final de 500 μL usando agua destilada. Se agregaron 500 μL de una solución de 60 mg L^{-1} del radical 2,2-difenil-1-picrilhidrazilo (DPPH) en etanol. Las muestras se agitaron y se incubaron a 20 °C durante 90 minutos en oscuridad y se midió la absorbancia a 515 nm utilizando un espectrofotómetro. Se calculó la cantidad de extracto requerido para consumir el 50 % del DPPH inicial (EC_{50}). Se calculó el poder antioxidante (EC_{50}^{-1}) y los resultados se expresaron en mg^{-1} . Se realizaron tres mediciones para cada tratamiento y tiempo de almacenamiento.

5.2.3. Aislamiento de la pared celular

Se homogeneizaron 50 g de pulpa en 200 ml de etanol al 95 % v/v mediante un dispersador Ultraturax (IKA Werke, Janke y Kunkel GmbH, Staufen, Alemania) y se hirvieron durante 30 minutos para eliminar los solutos de bajo peso molecular. El material insoluble se filtró utilizando filtros de fibra de vidrio (Whatman GF/C) y se lavó secuencialmente con etanol cloroformo: metanol (1:1, v/v) y acetona. Posteriormente se secó a 37 °C, obteniendo así el residuo insoluble en alcohol (RIA).

5.2.4. Fraccionamiento de la pared celular

Con el fin de evaluar si las modificaciones observadas en la firmeza se asociaban con cambios en algún grupo específico de polímeros de pared, se realizó una extracción de polisacáridos y un fraccionamiento en función de su solubilidad en diferentes solventes. Esto permitió determinar el perfil de pectinas débilmente unidas a la pared (solubles en agua), iónicamente asociadas (solubles en quelantes como el CDTA) y covalentemente asociadas (extraíbles con carbonato de sodio). Finalmente, se determinó el contenido de hemicelulosas totales a partir de la cuantificación de azúcares neutros extraíbles con álcalis.

Mediante la extracción química secuencial se obtuvieron fracciones de diferentes componentes de la pared celular. Se suspendieron 40 mg de cada muestra de RIA en 10 mL de agua destilada y se agitaron a temperatura ambiente durante 3 h. Finalizado este período la suspensión se centrifugó a $6.000 \times g$ y el sobrenadante se filtró por vacío. El filtrado resultante se llevó a 15 mL con agua destilada y se designó como fracción soluble en agua (FSA). El residuo se volvió a extraer con 10 mL de ácido trans-1,2-diaminociclohexano-tetraacético (CDTA) de 50 mmol con pH 6,5 durante tres horas con agitación continua. La suspensión se centrifugó y el sobrenadante se recogió y se llevó a 15 mL con agua destilada y se designó como fracción soluble en CDTA (FSC). El material insoluble se extrajo con 10 mL de 50 mmol de Na_2CO_3 a 4°C durante 1 h, se centrifugó, se ajustó a 15 mL y se designó como fracción soluble en Na_2CO_3 (FSN). El sedimento se extrajo con 10 mL de KOH 1 mol L^{-1} a 4°C durante 1 h y 10 mL de KOH 4 mol L^{-1} para obtener las fracciones solubles de 1 y 4 M de KOH (1FSK y 4FSK) respectivamente. El contenido de ácidos urónicos (AU) se midió en alícuotas apropiadas de FSA, FSC y FSN de acuerdo con la metodología de Blumenkrantz y Asboe-Hansen

(1973). Se añadió 1 mL de H₂SO₄ al 98 % v/v que contenía 75 mmol L⁻¹ de borato de sodio a los tubos de ensayo en un baño de agua con hielo. Las muestras se agitaron e incubaron a 100 °C durante 10 minutos. Después de hervir, las mezclas de reacción se enfriaron en un baño de agua helada y se añadieron 20 µL de *m*-fenilfenol 0,15 % p/v en NaOH 0,5 % p/v y se midió la absorbancia a 520 nm con un espectrofotómetro. Se obtuvo una curva de calibración con ácido galacturónico como estándar y los resultados se expresaron como miligramos de equivalentes de ácido galacturónico por kilogramo de RIA. Se analizaron 3 muestras independientes para cada tratamiento y los resultados se expresaron como equivalentes de ácido galacturónico por kg de RIA. Para las mediciones de NS, se vertieron partes alícuotas de FSA, FSC, NSF, 1FSF y 4FSF en tubos de ensayo y se llevaron a 200 µL con agua destilada. Se añadió un mililitro de 2 g de L⁻¹ de antrona (en 98 % v/v de H₂SO₄) en un baño de agua con hielo. Las muestras se incubaron durante 10 minutos a 100 °C. Después de enfriar en un baño de agua con hielo, se midió la absorbancia a 620 nm. Se realizó una curva de calibración utilizando glucosa como estándar. Se analizaron 3 muestras independientes para cada tratamiento y los resultados se expresaron en miligramos de equivalentes de glucosa por gramo de RIA.

5.2.5. Etileno

Para evaluar la biosíntesis de etileno, se colocaron los frutos en un recipiente de vidrio herméticamente cerrado con una capacidad de 1,5 L provisto de un septum de silicona en la tapa. Luego de estar encerrados una hora a 20 °C, se tomó 1 mL del gas de espacio de cabeza utilizando una jeringa de 1 mL. El etileno se cuantificó en un cromatógrafo de gases Hewlett-Packard 5890 serie II (Agilent Technologies, Inc., CA, Estados Unidos) según describen Ponce et al. (2010). Se utilizó una columna de acero

inoxidable de 2 m de longitud y 3,2 mm de diámetro interno, con una malla 80/100 Porapak N (Supelco Inc., Bellefonte, PA, Estados Unidos). Las temperaturas del inyector, horno y detector (FID) fueron de 110, 90 y 250 °C respectivamente. Se utilizó nitrógeno como gas portador con un caudal de 22 mL min⁻¹. Los resultados se expresaron como nano litro de etileno por kilogramo de fruta, liberado en una hora. Se evaluaron 5 réplicas que contenían 5 frutos, cada una para cada tratamiento.

5.2.6. Análisis estadístico

Los experimentos se realizaron utilizando un diseño factorial. La homogeneidad y la normalidad de varianzas fueron verificadas previamente utilizando los test de Levene y Shapiro-Wilk. Los datos obtenidos fueron analizados por ANOVA, siendo el tiempo de almacenamiento a 20 °C y los tratamientos (testigo e inundado) los factores. Se utilizó una prueba de medidas repetidas en el tiempo para el análisis de las variables respuesta. Todos los resultados se presentan como promedio \pm EE. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete Statistica para Windows (StatSoft, OK, Estados Unidos).

5.3. Resultados

5.3.1. Color de fondo de la epidermis, pérdida de peso, contenido de clorofilas, carotenoides y antocianinas

El ángulo Hue de la epidermis de los frutos provenientes de los árboles inundados, presentó un valor levemente inferior a los que provenían del tratamiento testigo, ya al momento de cosecha. De todos modos, las diferencias se incrementaron durante el almacenamiento en cámara a 20 °C ($P < 0,05$) (**Fig. 5.1**). Luego de 6 días, los frutos de las plantas inundadas alcanzaron valores de ángulo Hue cercanos a 100° indicando un viraje

hacia un tono amarillo en la piel. Esto, del mismo modo que se observó cuando se realizó la evaluación en hojas en capítulos anteriores, sugiere una mayor tasa de evolución del color de superficie, desde tonos verdosos a amarillos, en los frutos provenientes de plantas inundadas.

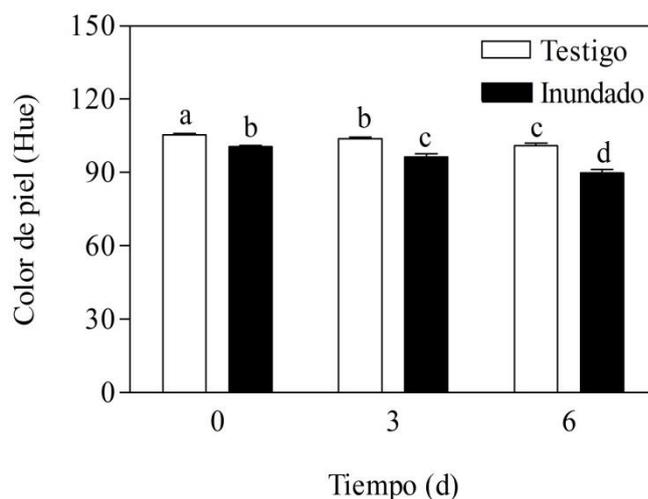


Figura 5.1: Color de fondo de la piel de duraznos cosechados de árboles adultos testigos e inundados en forma continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos y almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos en un test de Fisher ($P < 0,05$).

La variación del color de la piel coincidió con la dinámica del contenido de clorofilas y carotenoides (**Fig. 5.2 A y 5.2 B**). Al momento de la cosecha, los frutos provenientes de los árboles inundados presentaron un contenido de clorofilas significativamente menor respecto a los testigos ($P < 0,05$). El descenso del nivel de clorofila tuvo la misma dinámica para ambos tratamientos. Por lo tanto, hacia el final del almacenamiento las diferencias entre tratamientos se mantuvieron, presentando los frutos de plantas inundadas un menor nivel residual de clorofila.

El contenido de carotenoides fue superior en los frutos inundados respecto a los testigos, desde el momento de cosecha y se incrementó durante el almacenamiento

($P < 0,05$). El cambio en los carotenoides dentro de cada tratamiento fue posterior al de la clorofila, ocurriendo mayoritariamente entre los días 3 y 6 de almacenamiento. En este caso, la acumulación de carotenoides fue superior para los frutos inundados, por lo que la diferencia observada en la cosecha se incrementó hacia el último tiempo de muestreo.

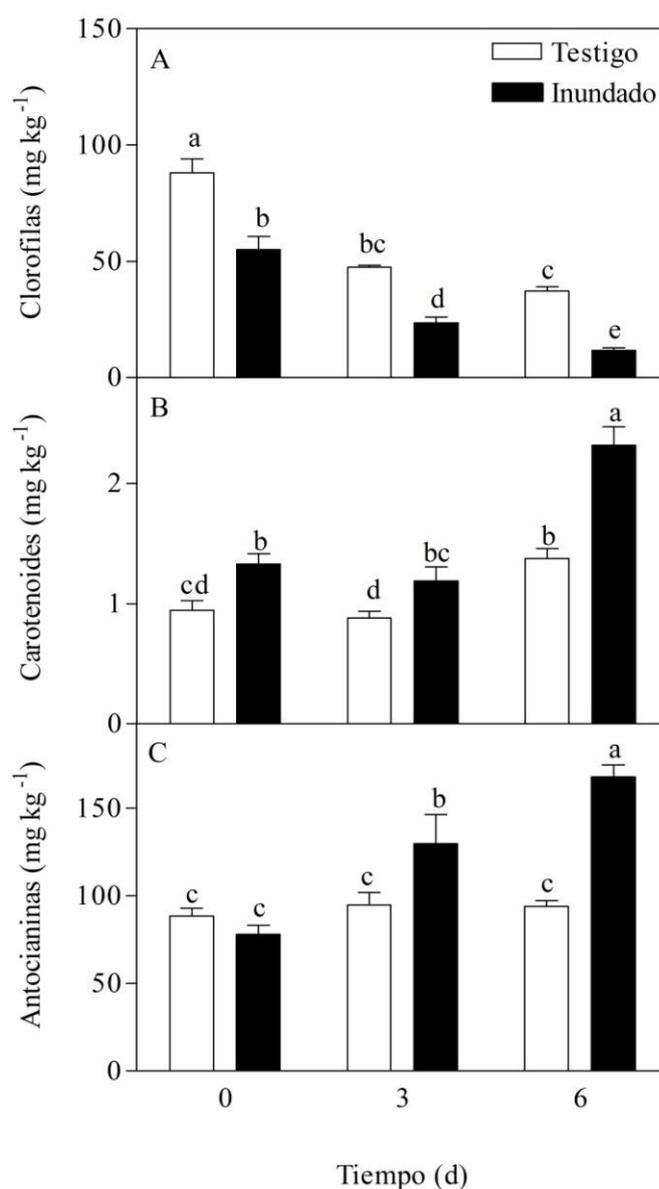


Figura 5.2: A. Clorofilas, B. carotenoides y C. antocianinas, en la piel de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos y almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos en un test de Fisher ($P < 0,05$).

A diferencia de las clorofilas y los carotenoides, el contenido de antocianinas al momento de la cosecha no fue afectado por el tratamiento de inundación. Contrariamente, su dinámica durante el almacenamiento sí mostró claras diferencias significativas ($P < 0,05$); así, mientras que los frutos provenientes de los árboles inundados incrementaron durante 6 días de almacenamiento a 20 °C el nivel de antocianinas, 80 % respecto al valor inicial, los frutos de las plantas testigo no mostraron cambios (**Fig. 5.2 C**).

Los frutos cosechados de los árboles inundados fueron más susceptibles a la deshidratación durante el almacenamiento en la poscosecha (**Fig. 5.3**). Luego de 3 días a 20 °C, los frutos que provenían del tratamiento de inundación mostraron una pérdida de peso significativamente mayor ($P < 0,05$), respecto a los testigos. Luego de 6 días de almacenamiento en la cámara a 20 °C los frutos provenientes del tratamiento de inundación tuvieron una pérdida de peso 1,5 veces más elevada que los frutos testigos (Fig. 5.3).

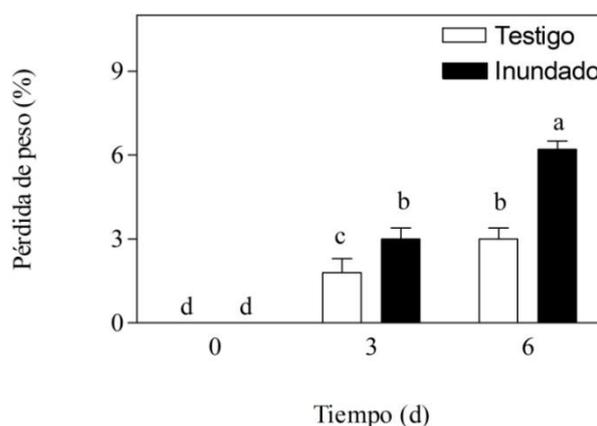


Figura 5.3: Pérdida de peso de duraznos cosechados de árboles testigos (peso promedio inicial 107 g) e inundados (peso promedio inicial 165 g) en forma continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos, almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos en un test de Fisher ($P < 0,05$).

5.3.2. Sólidos solubles, pH, acidez, y antioxidantes de la pulpa

Al momento de la cosecha, el contenido de sólidos solubles de los duraznos que provenían de los árboles inundados fue significativamente mayor ($P < 0,05$) que el de los frutos testigos (**Fig. 5.4A**). Sin embargo, las diferencias entre tratamientos no fueron significativas luego de 3 y 6 días de almacenamiento a 20 °C (**Fig. 5.4A**).

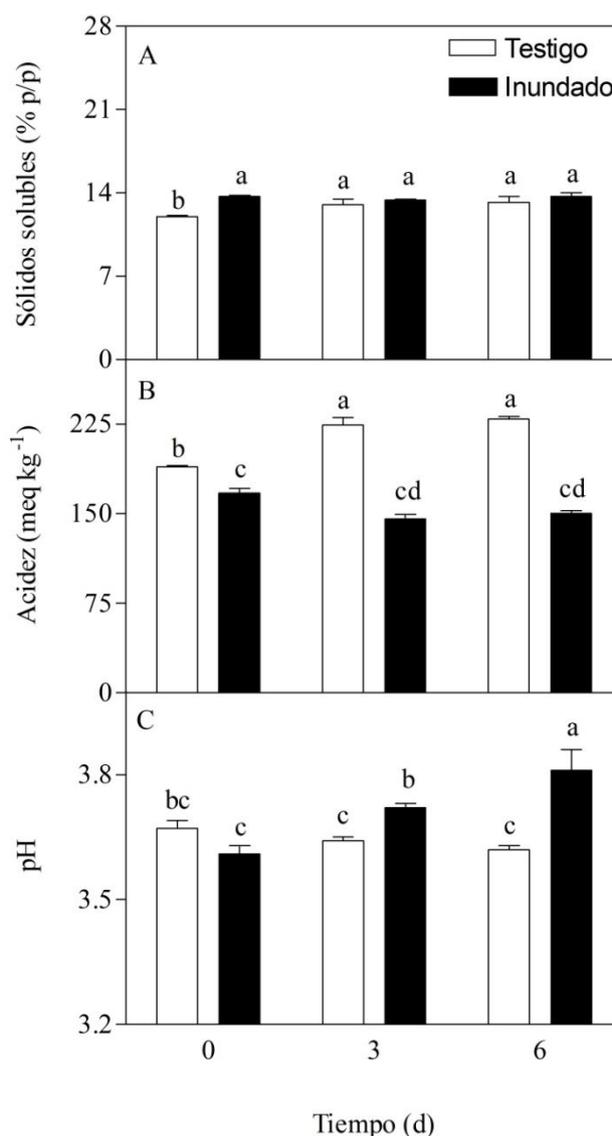


Figura 5.4: A. Sólidos solubles, B. acidez y C. pH de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos y almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$).

Por su parte, la acidez titulable (AT) fue menor en los frutos del tratamiento de inundación ($P < 0,05$), respecto a los frutos testigo ya antes del almacenamiento. Las diferencias entre tratamientos se incrementaron luego de 6 días, debido a que la acidez de los frutos de los árboles testigo aumentó en contraposición a la de los frutos cosechados de árboles inundados, que no sufrió modificaciones (**Fig. 5.4 B**). Por su parte el pH,

durante la cosecha, se ubicó en el rango de 3,60 - 3,65 para ambos tratamientos. Sin embargo, luego de 3 y 6 días de almacenamiento, los valores fueron superiores para los frutos provenientes de los árboles inundados (**Fig. 5.4 C**).

Los niveles de carotenoides de la pulpa tuvieron una tendencia similar a la descrita para la piel. Así, fueron superiores los niveles en los frutos de los árboles inundados al momento de la cosecha y se registró un aumento mayor durante la poscosecha, que incrementó las diferencias con el testigo al final del periodo de almacenamiento ($P < 0,05$) (**Cuadro 5.1**). El contenido de antioxidantes fenólicos en la piel fue similar entre tratamientos, al momento de la cosecha. Posteriormente, se observó un rápido incremento en los frutos de los árboles inundados y un descenso luego de 6 días, cuando la maduración se encontró avanzada. En los frutos de los árboles testigo el contenido de fenoles mostró un aumento recién al sexto día de almacenamiento. Por su parte, la pulpa de los frutos de los árboles inundados presentó en la cosecha mayor contenido de antioxidantes fenólicos. Para estos compuestos, durante la poscosecha se observó un aumento en los frutos de árboles testigos, que superaron a los provenientes de las plantas inundadas, tanto a los 3 como a los 6 días de almacenamiento. Finalmente, la capacidad antioxidante total no mostró grandes variaciones ni entre tratamientos ni durante el almacenamiento (**Cuadro 5.1**).

Cuadro 5.1: Carotenoides en la pulpa, fenoles totales y capacidad antioxidante en la pulpa y piel de duraznos provenientes de árboles Testigos e Inundados almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, basadas en una prueba de Fisher ($P < 0,05$). Los valores son promedios \pm error estándar.

			Tiempo de almacenamiento a 20 °C (d)		
	Zona	Tratamiento	0	3	6
Carotenoides (g kg ⁻¹)	Pulpa	Testigo	0,99 \pm 0,01e	1,44 \pm 0,05de	2,20 \pm 0,03c
		Inundado	1,54 \pm 0,03d	2,90 \pm 0,07b	3,37 \pm 0,03a
Fenoles (g kg ⁻¹)	Piel	Testigo	20,24 \pm 0,6a	22,90 \pm 1,5ab	33,29 \pm 1,1c
		Inundado	20,08 \pm 0,6a	32,86 \pm 2,1c	24,33 \pm 1,1b
	Pulpa	Testigo	1,63 \pm 0,2a	3,93 \pm 0,01d	3,56 \pm 0,1cd
		Inundado	2,40 \pm 0,2b	2,98 \pm 0,3bc	2,77 \pm 0,4b
Capacidad antioxidante (g kg ⁻¹)	Piel	Testigo	0,09 \pm 0,01a	0,09 \pm 0,01a	0,13 \pm 0,01a
		Inundado	0,10 \pm 0,01a	0,11 \pm 0,01a	0,09 \pm 0,01a
	Pulpa	Testigo	0,36 \pm 0,06a	0,51 \pm 0,01ab	0,52 \pm 0,03b
		Inundado	0,50 \pm 0,001ab	0,52 \pm 0,02ab	0,40 \pm 0,01ab

5.3.3. Firmeza y solubilización de la pared celular

Al momento de la cosecha, los frutos que provenían del tratamiento de inundación presentaron una firmeza significativamente menor ($P < 0,05$) que los testigos (**Fig. 5.5**). Las diferencias existentes en la firmeza entre los tratamientos al momento de la cosecha aumentaron durante el almacenamiento de los frutos a 20 °C. Luego de 6 días de almacenamiento a 20 °C, la firmeza de los frutos cosechados de los árboles testigos fue de 60 N, y de los frutos provenientes del tratamiento de inundación de 15 N (**Fig. 5.5**).

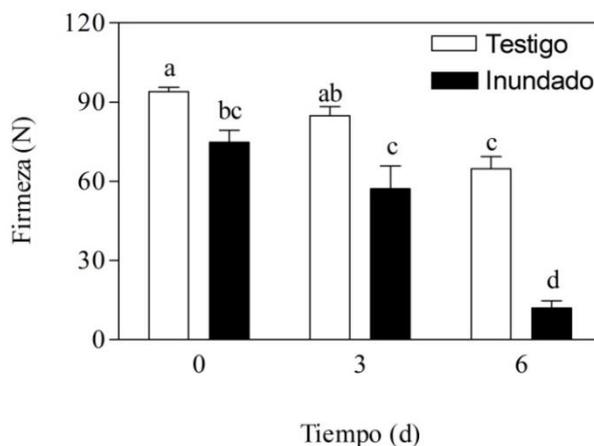


Figura 5.5: Firmeza de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos, almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, en un test de Fisher ($P < 0,05$).

En el momento de la cosecha no se encontraron diferencias significativas ($P > 0,05$) en la solubilidad de las pectinas entre los frutos provenientes de ambos tratamientos. Las pectinas solubles en agua (FSA) representaron la fracción más abundante de poliuronidos (**Fig. 5.6 A**), seguida por la pectina unida iónicamente (**Fig. 5.6 B**). Durante el almacenamiento, el nivel de AU en FSA aumentó significativamente ($P < 0,05$). Los duraznos provenientes de árboles inundados tuvieron un mayor incremento de pectinas solubles en agua que los testigos durante el almacenamiento (**Fig. 5.6 A**). La fracción de pectinas extraíbles con agentes quelantes como el CDTA mostró menor variación, pero también se observó una tendencia creciente en el almacenamiento para los frutos inundados, pero sin diferencias significativas ($P > 0,05$) entre tratamientos durante los 6 días de almacenamiento. El nivel de pectinas fuertemente asociadas a la pared celular (FSN) mostró un aumento en ambos tratamientos cuando los frutos se mantuvieron a 20 °C (**Fig. 5.6 C**). En este caso, el incremento de poliuronidos fue mayor para los duraznos testigo, los cuales al final del periodo de almacenamiento, presentaron niveles

marcadamente superiores de poliuronidos en esta fracción. Finalmente, el contenido de hemicelulosas débilmente asociadas a la pared (1FSK) disminuyó significativamente durante el sexto día de almacenamiento (**Fig. 5.7 A**). La fracción fuertemente asociadas a la pared celular hemicelulosas extraíbles en KOH 4M (4FSK) (**Fig. 5.7 B**) mostró una tendencia creciente en el almacenamiento para los frutos inundados mientras que los testigos presentaron una disminución durante los 6 días de almacenamiento.

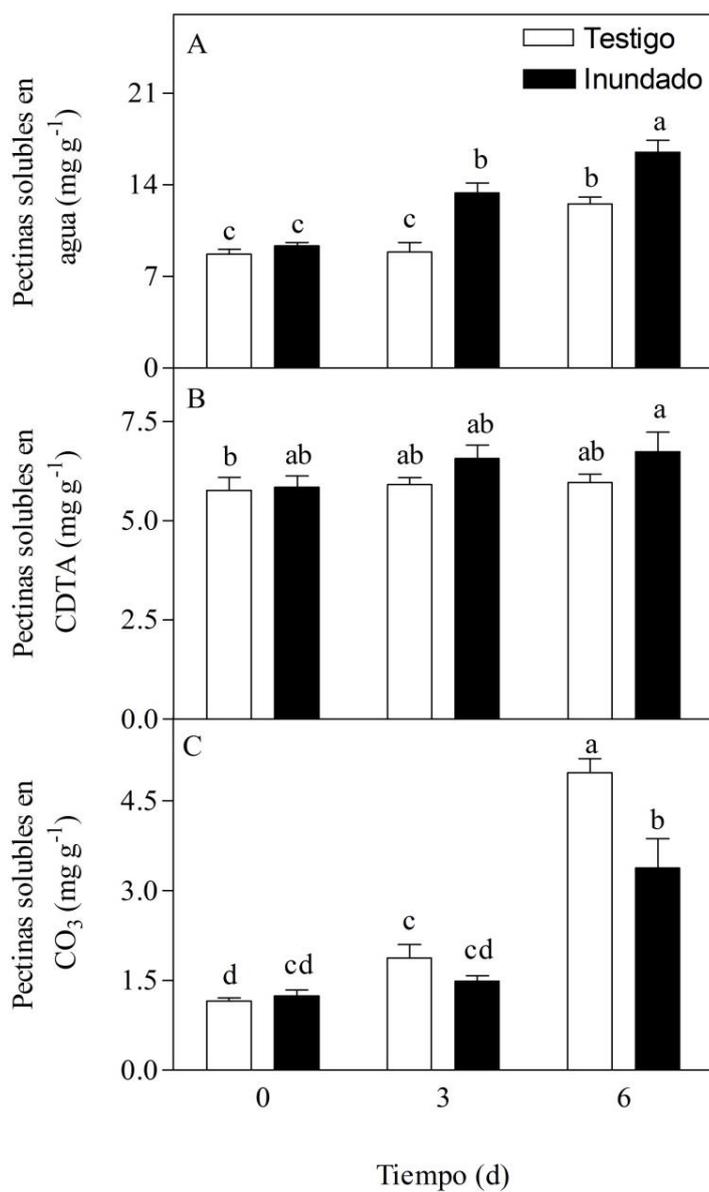


Figura 5.6: Pectinas solubles en A. agua, B. CDTA y C. Na₂CO₃ de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos, almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos basadas en el test de Fisher ($P < 0,05$).

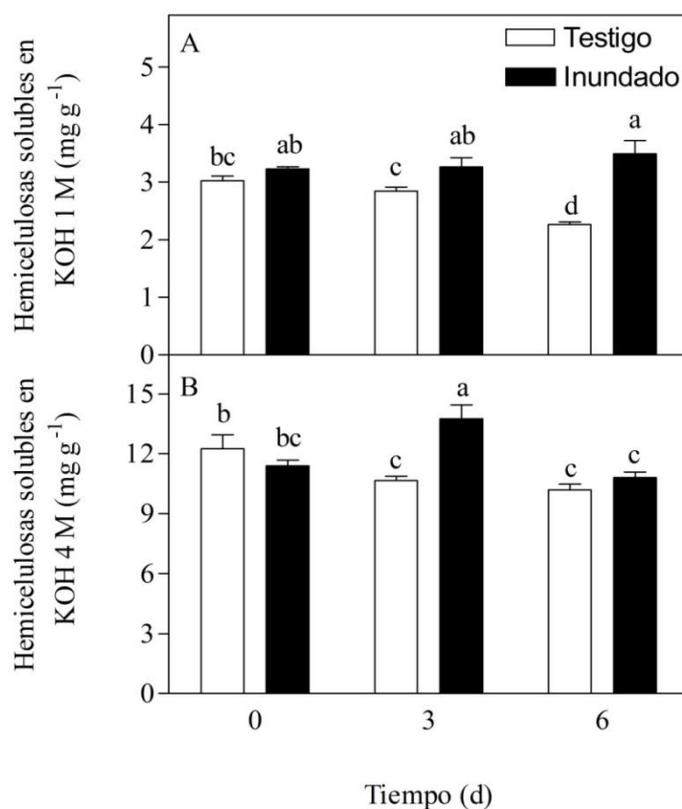


Figura 5.7: Hemicelulosas solubles en A. KOH 1 M y B. KOH 4 M de duraznos cosechados de árboles testigos e inundados en forma continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos, almacenados durante 0, 3 y 6 días a 20 °C. Letras diferentes indican diferencias significativas en un test de Fisher ($P < 0,05$).

5.3.4. Producción de etileno

La producción de etileno mostró marcadas variaciones durante el almacenamiento ($5\text{-}287 \mu\text{L kg}^{-1} \text{h}^{-1}$) conforme los frutos entraron en la etapa de climaterio (**Fig. 5.8**). Al momento de la cosecha no se detectaron diferencias significativas ($P > 0,05$) entre los frutos de los árboles testigos y los de plantas inundadas. Durante el almacenamiento la producción de etileno de los duraznos que provenían de los árboles inundados aumentó drásticamente, manteniéndose estable en los frutos testigos. Luego de 3 días de almacenamiento a 20 °C la producción de etileno de los frutos provenientes de árboles

inundados fue más de 20 veces mayor a los testigos. La producción de etileno continuó aumentando durante el almacenamiento a 20 °C, de los frutos provenientes de las plantas inundadas, alcanzando a los 6 días 90 nL kg⁻¹ h⁻¹. A fin de determinar si estas variaciones se debían solo a un adelanto del climaterio como consecuencia de la inundación se determinó el nivel de etileno durante todo el proceso de maduración para ambos frutos (**Fig. 5.9**). Los resultados mostraron que las diferencias en la producción entre tratamientos no se debieron solamente a una maduración prematura, sino que, además, los frutos de las plantas inundadas mostraron una mayor producción total de etileno. El área bajo la curva para estos frutos representa el volumen total de liberación de esta hormona durante la maduración y fue 6 veces mayor a la de los frutos testigo.

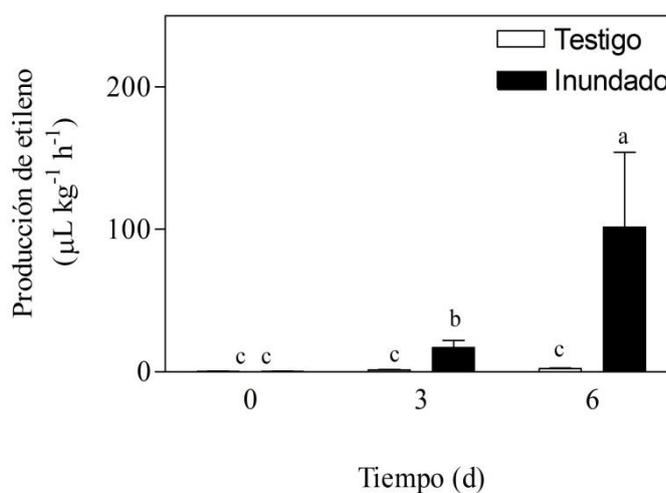


Figura 5.8: Producción de etileno de duraznos, durante la maduración a 20 °C, cosechados de árboles testigos e inundados. Letras diferentes indican diferencias significativas entre en un test de Fisher ($P < 0,05$) Las barras indican el error estándar de la media.

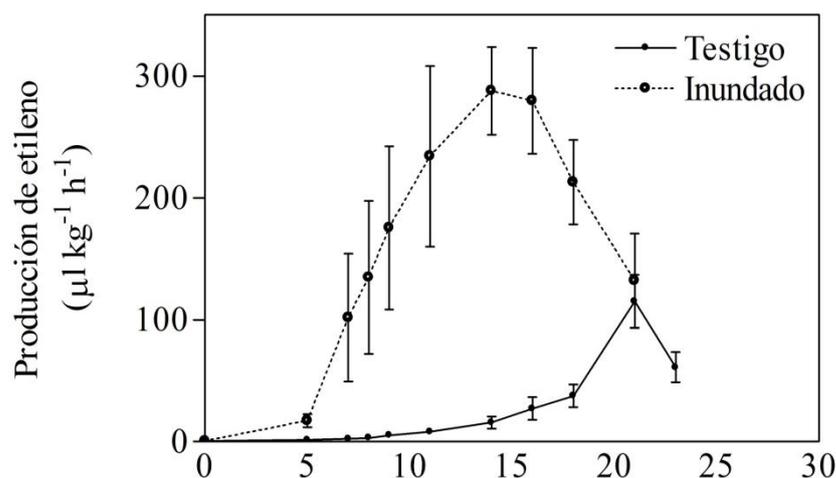


Figura 5.9: Producción de etileno de duraznos, almacenados a 20 °C durante 23 días, cosechados de árboles testigos e inundados. Las barras indican el error estándar de la media.

5.4. Discusión

El estrés por inundación en precosecha produjo un leve adelanto de la maduración de los frutos en el árbol, evidenciado tanto por un aumento de los pigmentos carotenoides como una mayor degradación de clorofilas en la piel. En los duraznos de pulpa amarilla, el cambio de color de fondo de la piel se utiliza como índice de madurez (Infante et al. 2008 y 2011). Ambos procesos, relacionados con el color de la piel, han sido reportados en el caso de frutales de carozo, como dependientes del etileno (Grierson 2013, Flores et al. 2001). Respecto a la clorofila, la exposición al etileno aumentó la actividad de la enzima catabólica clorofilasa, involucrada en la remoción del fitol e incrementando su solubilidad en agua (Purvis y Barmore 1981, Su et al. 2015). Los carotenoides normalmente se incrementan tanto en piel como en pulpa durante la maduración de los frutos (Cao et al. 2017). En varios sistemas la biosíntesis de estos pigmentos se encuentra limitada a nivel de la enzima fitoeno sintasa cuya expresión se encuentra positivamente regulada por el etileno (Su et al. 2015).

A diferencia de los carotenoides, las antocianinas son pigmentos solubles en agua que pueden, más allá de aportar colores característicos rojos púrpuras o azules, ser potentes antioxidantes (Leong y Oey 2012, Liu et al. 2015, Mazza y Miniati 2018). Si bien no son los pigmentos predominantes en la mayor parte de las variedades de duraznos, juegan un rol relevante ya que para algunos consumidores su presencia en la piel es valorada positivamente. En duraznos, su acumulación no se relaciona con la evolución del proceso de maduración, sino con otros factores como la posición en el canopeo y la intercepción de radiación UV (Winkel 2004, Zhang et al. 2004, Dixon 2005). Otros factores de estrés como, por ejemplo, las bajas temperaturas han mostrado inducir la biosíntesis de antocianinas en frutos de carozo (Tsantili et al. 2010, Brizzolara et al. 2018).

Experimentos realizados en duraznos y manzanas confirman que los genes involucrados en la síntesis de antocianinas pueden inducirse en respuesta a algunos tipos de estrés biótico y abiótico (Ferreira et al. 2012, Zhang et al. 2014, Landi et al. 2015). En el presente trabajo, al momento de la cosecha, el contenido de pigmentos antocianos en la piel no mostró diferencias significativas entre tratamientos. Llamativamente, durante el almacenamiento de los duraznos se observó una acumulación más rápida de antocianinas en los frutos provenientes de plantas inundadas. Esto resulta de interés y sugiere un efecto residual durante la poscosecha del estrés en el campo. Palapol et al. (2009a) observaron que, en los frutos de mangostán, el aumento de la biosíntesis de antocianinas estuvo correlacionado con la producción de etileno. Estos autores informaron que el nivel de transcripción de GmMYB10 aumentó en el momento en el que la fruta se coloreaba y esto se correlacionó con la producción más alta de etileno. Por otro lado, se sabe que la exposición en poscosecha de ciruelas al etileno, o un almacenamiento retardado, acelera el desarrollo de enrojecimiento de la pulpa en ciruelas,

a causa de la acumulación de antocianinas (Manganaris et al. 2008). En línea con esto, los mismos autores en un trabajo posterior mostraron que el tratamiento con 1 - MCP (1 - Metilciclopropeno), inhibidor de la acción del etileno, disminuye la acumulación de antocianinas en la pulpa, lo que confirma la participación del etileno en la regulación de su biosíntesis (Manganaris et al. 2007).

El tratamiento de inundación evaluado en el presente trabajo también afectó, aunque en menor medida, a los sólidos solubles y a la acidez. Respecto al contenido de sólidos solubles de los frutos al momento de la cosecha, los resultados de este capítulo difieren con lo informado por Crisosto et al. (1994), quienes no encontraron variaciones entre frutos provenientes de plantas expuestas a un exceso hídrico, con respecto a los testigos. Esto podría deberse al adelanto general de la maduración evidenciado cuando se midió el color de fondo. De todos modos, las diferencias en sólidos solubles entre tratamientos desaparecieron durante el almacenamiento en poscosecha. Por su parte, la acidez de los frutos provenientes del tratamiento de inundación fue menor a las de los testigos, lo cual redundó en un mayor índice de madurez (sólidos solubles / acidez titulable) en los frutos inundados respecto a los testigos. Debido a que los duraznos con mayor contenido de sólidos solubles tienen mayor aceptación por los consumidores, este podría ser un cambio deseable de los frutos provenientes de árboles expuestos a un exceso de agua (Parker *et al.* 1991, Montevecchi *et al.* 2013). De todos modos, si este incremento resulta de una aceleración de todo el proceso de maduración podría resultar en un acortamiento de la vida útil con una consecuencia desfavorable para el proceso de distribución y comercialización.

Las plantas contienen muchos antioxidantes naturales, como carotenoides, vitaminas, fenoles y flavonoides (Larson 1988). Estos compuestos cumplen una función

central en el metabolismo que incluye la eliminación de radicales libres producidos en forma exacerbada, la descomposición del peróxido de hidrógeno y la inactivación del oxígeno singlete y triplete (Larson 1988, Ames et al. 1993). Más allá de su valor biológico en la planta, la presencia de estos compuestos en frutos ha tomado gran interés en los últimos años debido a que su incorporación en la dieta se ha relacionado con el retraso del envejecimiento celular y con la prevención de ciertas enfermedades crónicas y degenerativas. Algunos antecedentes han informado un aumento en los niveles de antioxidantes como respuesta a condiciones de estrés en precosecha (Szöllősi 2014, Lobos et al. 2018). Trabajos previos han demostrado que varias condiciones de estrés en precosecha pueden inducir la acumulación de compuestos fenólicos (Rivero et al. 2001, Romero et al. 2013, Falagán et al. 2014). En el caso de frutos cosechados de árboles sometidos a condiciones de exceso de agua, la información disponible es muy limitada respecto a los efectos sobre estos compuestos. Según los resultados obtenidos en este capítulo de la tesis, los tratamientos de inundación aumentaron el contenido de antocianinas, pero no mostraron un aumento en los niveles de fenoles totales ni en la capacidad antioxidante hidrofílica. Esto sugiere que el exceso de agua promovió preferentemente la inducción de fenoles de naturaleza flavonoide en detrimento de los no flavonoides como los derivados del ácido hidroxicinámico, que constituyen los compuestos más abundantes en duraznos (Gil et al. 2002). En tal sentido, los efectos más marcados en los antioxidantes, en respuesta a la inundación, se centran en los carotenoides dentro de los antioxidantes hidrofóbicos y en los flavonoides tipo antocianos para los antioxidantes hidrofílicos.

Respecto a la pérdida de peso de los frutos, los resultados fueron acordes a los encontrados por Crane y Davies (1985), quienes obtuvieron en arándano rojo, una

disminución del peso fresco de 60 % de los frutos provenientes de los árboles inundados, luego de 35 días de almacenamiento. Crisosto et al. (1994), también registraron una pérdida de peso fresco de 35 % en los duraznos provenientes de árboles con exceso de riego, luego de 96 horas de almacenamiento en poscosecha. Estos autores sugirieron que la mayor pérdida de peso encontrada en los frutos provenientes del tratamiento de exceso de riego pudo deberse a un menor desarrollo de tricomas y a la formación de una cutícula más delgada. Resultaría de interés la realización de un estudio microestructural del desarrollo cuticular y epidérmico en frutos de plantas inundadas.

La firmeza es un buen indicador de la madurez y de la vida útil de la fruta. Además, es un factor de selección para los consumidores de duraznos (Crisosto 1994, Crisosto et al. 1995). La calidad óptima de consumo se logra cuando la firmeza del fruto está entre 9 y 14 N (Crisosto y Valero 2008). Sin embargo, el durazno se daña mecánicamente en la clasificación cuando la firmeza es menor a 36 N (Crisosto et al. 1995). Brummell et al. (2004, 2006a) informaron que durante el proceso de ablandamiento de los duraznos existe un aumento de la solubilidad de las pectinas solubles en agua (Brummell et al. 2004, Brummell 2006b). Se ha demostrado que las modificaciones de la pared celular son altamente variables, dependiendo de la especie y del cultivar considerado. En muchos casos, la solubilidad en agua de los poliuronidos aumenta con una reducción concomitante de la fracción ligada covalentemente (FSN). El aumento de FSN observado, en en ambos tratamientos, en el cultivar objeto de estudio podría deberse a la presencia de pectina residual estrechamente asociada con los polisacáridos hemicelulósicos. La asociación entre pectinas y otros polímeros de la pared celular ha sido descrita por varios autores (Popper y Fry 2005, Zykwincka et al. 2005). En este escenario, el rápido aumento de FSA junto con el menor contenido de

poliuronidos en la FSN, al final del período de almacenamiento en los frutos provenientes de árboles inundados, indicaría que el tratamiento aceleró el desamblaje de la pared celular.

Finalmente, la respuesta diferencial en la producción de etileno entre tratamientos es muy importante, dado que esta hormona es fundamental en la regulación de los frutos climatéricos, como el durazno. Así, el registro durante el almacenamiento de una mayor producción de esta hormona, en los frutos provenientes de plantas inundadas, resulta de interés ya que las diferencias se manifestaron cuando el factor de estrés ya no se encontraba presente, indicando que la inundación ejerce un efecto residual en los frutos. Este hecho se observó también en el caso de algunos de los parámetros de calidad analizados y que exceden marcadamente un simple efecto de adelantamiento del proceso de maduración. Este punto fue confirmado cuando se realizó una medición de la producción global de etileno de frutos testigo e inundado que mostró una liberación de etileno 6 veces mayor en los frutos provenientes de las plantas inundadas. Este es un aspecto que resultaría de interés investigar con más profundidad, ya que podría ser consecuencia de diferentes modificaciones fisiológicas o bioquímicas en los frutos. Una posibilidad es que la condición de estrés en el cultivo haya incrementado la inducción de genes de la biosíntesis de etileno en los frutos. Otra alternativa que resultaría de interés explorar, es si durante el proceso de inundación se produce una acumulación de precursores del etileno en los frutos como el ACC. Algunos estudios previos en otros órganos apoyan esta última posibilidad. Wang et al. (1992) informaron que en raíces de plantas inundadas se produce un incremento en los niveles de ACC que no pueden ser oxidados *in situ* a etileno por baja presión parcial de oxígeno. De todos modos, se ha demostrado que el ACC migra hacia la parte aérea a través del flujo xilemático donde

puede transformarse en etileno por la acción de la enzima ACC oxidasa (Else y Jackson 1998, Bradford et al. 1980, Wang et al. 1992). En el caso de frutos esto no ha sido demostrado a la fecha y por tanto sería de interés la cuantificación de los niveles de ACC en duraznos provenientes de plantas sometidas a inundación en futuros experimentos. Finalmente, no es posible descartar que los efectos de la inundación en el metabolismo resulten de una combinación de ambos efectos planteados; esto es, un aumento en la importación de ACC de origen radicular que asegura un *pool* del precursor en los tejidos y un incremento en la expresión de ACC oxidasa en los frutos.

5.5. Conclusiones

Los resultados de este capítulo permiten concluir que no se rechaza la hipótesis 3.2, debido a que la producción de etileno y la maduración de los frutos de duraznero se ven afectados por una inundación ocurrida durante la etapa de crecimiento lineal del fruto, existiendo una relación entre los efectos de la inundación en las plantas con la calidad de los frutos durante la cosecha y la poscosecha.

Los resultados del presente capítulo muestran que la exposición de árboles adultos de duraznero a procesos de inundación continua durante el periodo de crecimiento lineal de los frutos: i) anticipa levemente la fecha de madurez comercial y ii) acelera la velocidad del proceso de maduración, aún luego que los frutos se hayan cosechado. Esto resulta en una muy rápida acumulación de carotenoides en piel y pulpa, antocianinas en piel y en una más rápida degradación de las clorofilas. Los frutos de plantas inundadas poseen mayor relación de sólidos solubles / acidez, pero su vida de poscosecha es muy corta al mostrar una elevada susceptibilidad a la deshidratación y una rápida velocidad de ablandamiento. La pérdida de firmeza resulta de un mayor desensamblaje de pectinas,

pero no de hemicelulosas. Finalmente, los efectos observados se relacionaron con un adelanto en el pico climatérico y con un aumento en la producción de etileno en estos frutos a lo largo del proceso de maduración.

CAPITULO 6

DISCUSIÓN GENERAL

Las inundaciones del suelo, independientemente de su origen y, cualquiera sea su magnitud y frecuencia, son un grave problema para las plantas de muchas especies que son susceptibles a la deficiencia de oxígeno en las raíces. La mayoría de las especies de las plantas frutales se encuentran dentro de ese grupo. Además, los efectos que provocan sobre el funcionamiento y el crecimiento de los árboles son aún más negativos cuando los mismos son jóvenes. En el duraznero, las inundaciones durante la etapa de activo crecimiento de los frutos tienen efectos negativos que derivan en una menor calidad de fruta durante la cosecha. Además, la inundación del suelo, donde se encuentran las raíces de los árboles, provoca un cambio en el comportamiento de sus frutos en poscosecha, que en general afecta más a su calidad. El análisis del estado del arte sobre este tema permitió encontrar antecedentes sobre la susceptibilidad del duraznero a las inundaciones (Ranney 1994, Martinazzo et al. 2011, Amador et al. 2012, Insausti y Gorjón 2013, Pimentel et al. 2014). Sin embargo, al profundizar en este aspecto, surgieron preguntas relacionadas con los mecanismos involucrados en las respuestas de esta especie a inundaciones de diferente grado y duración, que no habían sido respondidas hasta el momento. Una de las preguntas que despertó un interés especial fue: ¿Qué características de algunas plantas, de especies taxonómicamente cercanas al duraznero, las hacen más tolerantes a la inundación? ¿Qué mecanismos están involucrados en esa tolerancia? En esta pregunta estaría implícito también un fin práctico, que deriva en de la obtención de pies tolerantes a la hipoxia en el suelo, que pueden ser utilizados en la producción de duraznos, mediante el injerto en ellos, de variedades comerciales no tolerantes a ese tipo de estrés.

Por otro lado, uno de los aspectos más originales de esta tesis fue investigar la relación que existe entre el estrés cuando ocurre en la planta durante la precosecha, en este caso por inundación, y el comportamiento de los frutos luego de la cosecha. Respecto

a este punto, no existen antecedentes parecidos a la forma como se desarrolló este tema en esta tesis.

La investigación de los efectos de las inundaciones en las plantas cobra más importancia actualmente, debido a que el aumento de los episodios de inundación a escala mundial, generado por el cambio climático global, provocó casi dos tercios de todos los daños y pérdidas de diversos cultivos entre 2006 y 2016 (FAO, 2017). Los frutales están entre ellos. Como se describió en la introducción general de esta tesis, los episodios de inundación en montes frutales responden a diversos factores del suelo, del clima y antrópicos. Los factores climáticos están asociados a la intensidad, la frecuencia y la duración de las precipitaciones. En este sentido, la frecuencia y la intensidad de las precipitaciones, también se incrementaron a causa del cambio climático global, generando un mayor impacto negativo sobre la producción agrícola. Esto asociado a la presencia de suelos de textura arcillosa aumenta la permanencia del agua libre en superficie, como así también ocupando la totalidad de los poros del suelo. También con respecto al suelo, un factor que tiene gran relevancia y, que posee pocos antecedentes en árboles frutales, es la dinámica de la napa freática, que genera episodios de inundación parcial de las raíces, en ciertos momentos del año. Por su parte, los factores antrópicos están relacionados con las prácticas de riego, la cual en su mayor medida se sigue realizando por inundación, y también por el mal manejo de la cuenca y la utilización de paleocauces para plantar árboles frutales. Estos motivos intervienen para que las principales regiones de producción de duraznero se caractericen por poseer cierta potencialidad a la ocurrencia de episodios de inundación, con duración, frecuencia e intensidad variable. Así, el problema de la inundación de montes frutales, y

específicamente de duraznero, en Argentina es preocupante, y por lo tanto avanzar en el conocimiento que sea parte de la solución motivó la realización de esta tesis.

La mayor cantidad de antecedentes referidos a los efectos de la anoxia radical sobre la fisiología y el crecimiento de especies vegetales se ha enfocado en especies herbáceas. Contrariamente, es escasa la información existente acerca del comportamiento de árboles frutales frente a este tipo de estrés, y sobre todo en árboles adultos injertados y en plena producción. Menos aún son los antecedentes acerca del efecto de la inundación del suelo sobre las prunoideas y en particular sobre el duraznero. Si bien en menor medida existen trabajos en varias especies leñosas de interés frutícola, uno de los primeros avances fue el de clasificar a las especies, y en particular algunos portainjertos, en función de su tolerancia al exceso hídrico (Andersen et al. 1984, Ranney 1994). En duraznero, a excepción del trabajo de Insausti y Gorjón (2013), quienes aplicaron pulsos de inundación sobre árboles adultos de duraznero, todos los demás trabajos fueron realizados en plantas jóvenes menores a los dos años de edad (Ranney 1994, Domingo et al. 2002, Rubio-Cabatas et al. 2011, Martinazzo et al. 2011, Amador et al. 2012, Pistelli et al. 2012, Iacona et al., 2013, Pimentel et al. 2015). Asimismo, cuando se analizan estos antecedentes, se observa que aún existían muchos interrogantes específicos relacionados con la comprensión del impacto de las inundaciones en la fisiología de las plantas. Por ejemplo, entre ellos, se consideró importante conocer la respuesta a la inundación y qué mecanismos intervienen en la misma, de algunos portainjertos relevantes en la propagación del duraznero, como son Nemared y el híbrido almendro x duraznero, muy utilizados en la producción de plantas comerciales. Además, fue de interés de esta tesis elucidar de qué manera los factores que inciden en la condición de la inundación propiamente dicha, y con ello potencialmente en las respuestas de las plantas, influyen en

el comportamiento frente a este tipo de estrés (grado de inundación, edad de las plantas, duración y período de anegamiento). Con relación al momento del año, a partir de antecedentes en otras especies, se observó que el mayor impacto negativo de la inundación, en el duraznero, ocurre durante la temporada de activo crecimiento. Por otra parte, con respecto a la duración, era esperable un mayor efecto en la medida que se prolongase el periodo de estrés. En este sentido, no existían antecedentes específicos que establecieran esto en el caso de duraznero. Tampoco existían antecedentes, para esta especie, relacionados con el impacto que tiene una inundación parcial del sistema radicular.

Teniendo en cuenta la poca información que existía sobre portainjertos tolerantes a este estrés y cuáles son las características que le otorgan esta tolerancia diferencial, **el capítulo 2** de esta tesis abordó este tema con relación al portainjerto Mr. S. 2/5. En este sentido, se avanzó en la comprensión de las respuestas diferenciales a la inundación de portainjertos jóvenes sensibles y tolerantes a este estrés durante su crecimiento en vivero, respecto a variables fisiológicas y de crecimiento vegetativo. Por otra parte, se pusieron en evidencia diferencias anatómicas respecto a la raíz y se caracterizaron las diferentes respuestas fisiológicas ante una condición de inundación que podrían contribuir, al menos en parte, a dicha tolerancia en el portainjerto Mr. S. 2/5. La caracterización comparativa con respecto a portainjertos de conocida susceptibilidad a la inundación, como son los que provienen de *P. pérsica* (Insausti y Gorjón 2013), es muy importante debido a la mayor difusión de estos últimos en la propagación del duraznero (Alvarez et al 2005, Reighard y Loreti 2008). Los resultados obtenidos, en este capítulo, mostraron que el portainjerto Mr. S. 2/5, tolerante a la inundación, tuvo valores significativamente mayores de P_n (**Fig. 2.1**), g_s (**Fig. 2.2**) y Ψ_h (**Fig. 2.3**) respecto a los portainjertos sensibles, y tuvo

a su vez un mayor crecimiento vegetativo (**Fig. 2.4 y 2.5**). Estas respuestas diferenciales a la inundación del suelo podrían estar relacionadas con la mayor porosidad que poseen sus raíces, como con diferencias en su funcionalidad (**Fig. 2.6**). Se probó que estas características son constitutivas en este portainjerto, lo que lo hace apto de responder inmediatamente al estrés por inundación. Hasta la realización de este trabajo no había sido caracterizada anteriormente la funcionalidad del aerénquima que posee el portainjerto Mr.S. 2/5. Además, en este capítulo, esta tesis informa, por primera vez, resultados relacionados con la respuesta diferencial a la inundación del crecimiento vegetativo del portainjerto Mr. S. 2/5, con respecto a los pies Nemared y Monegro[®] y se lo relaciona con la porosidad constitutiva en las raíces, mencionada anteriormente. La presencia de aerénquima, en ciertos portainjertos tolerantes de prunoideas, fue demostrada por Pistelli et al. (2012) y Pimentel et al (2014), a través de cortes histológicos. El aporte importante de este capítulo consiste en que se evaluó la funcionalidad del aerénquima en las raíces de esos portainjertos, como factor de tolerancia a la inundación, midiendo la porosidad de las raíces.

Respecto al impacto del grado de inundación sobre las respuestas de plantas de duraznero, los resultados de esta tesis son los primeros al respecto. No obstante, este es un tema relevante cuando se tienen en cuenta los diferentes grados de inundación que generan, por ejemplo, la fluctuación en el nivel de la napa freática y la presencia de un horizonte impermeable que afecta al movimiento vertical del agua. Así, el efecto de diferentes niveles de inundación tiene implicancias tanto básicas como tecnológicas, relacionadas con el riego y la oscilación de la napa freática. Con respecto a la inundación parcial de las raíces, en plantas de prunoideas, el antecedente que más se asemeja es el trabajo de Ranney (1994), pero que no incluyó al duraznero. A diferencia de dicho trabajo,

en el que se aumentó paulatinamente el nivel de inundación de la maceta, en esta tesis (**capítulo 3**) se analizaron dos niveles de inundación en un pie de duraznero (cv. Nemared) intolerante a este tipo de estrés. Los resultados encontrados indicaron que la inundación de la mitad del sistema radical es suficiente para generar las mismas respuestas fisiológicas y de crecimiento a la inundación que se expresan con la inundación de la totalidad de las raíces. La alta sensibilidad a la inundación del portainjerto evaluado se puso en evidencia por la rápida respuesta de la conductancia estomática (dentro de las primeras 24 horas) (**Fig. 3.1 A**), inclusive en la inundación parcial, aunque en este caso con menor efecto inicial. De los resultados obtenidos, y de información obtenida por otros autores (Van de Poel y Van Der Straeten 2014), surgió la pregunta si la velocidad de la respuesta estomática a la inundación del sistema radical, estaría asociada a una vía de señalización diferente al ABA, que se traduce en una rápida respuesta. Al respecto, Shi et al. (2017), demostraron que el ACC, precursor del etileno, interviene en la alcalinización del citoplasma, en las células oclusivas de los estomas, y este proceso estaría relacionado con el rápido cierre estomático en *Arabidopsis*. Sería interesante investigar un comportamiento de este tipo, en la respuesta a la inundación, que se obtuvo en los experimentos del **capítulo 3**, con respecto al rápido cierre de los estomas en duraznero.

La degradación de las clorofilas es la otra variable con mayor respuesta diferencial a los diferentes niveles de inundación, siendo máxima con la inundación total, e intermedia con la inundación parcial. Sin embargo, la velocidad de esta respuesta es mucho más lenta respecto a la conductancia estomática.

En síntesis, el aporte importante de este capítulo consiste en que, independientemente del nivel de inundación del sistema radical, la dinámica de las

respuestas de un portainjerto sensible a este tipo de estrés es similar, aunque con variaciones en el tiempo de respuesta.

Los efectos de una inundación continua y total del sistema radical sobre árboles adultos de duraznero se investigaron en el **capítulo 4**. No existen antecedentes conocidos en este aspecto, solamente el trabajo realizado por Insausti y Gorjón (2013) quienes, sin embargo, no evaluaron el efecto extremo de una inundación continua, sino que realizaron pulsos de inundación, con tiempo de recuperación de 12 h. A fin de avanzar en el conocimiento sobre este tema, se propuso como objetivo responder a la pregunta: ¿cómo la inundación continua del suelo afecta al crecimiento de árboles adultos de duraznero y a las variables fisiológicas relacionadas con el mismo? A partir de un experimento realizado durante la etapa de crecimiento lineal del fruto del duraznero, se pudo probar que la inundación de árboles adultos provoca la reducción de la g_s , del Ψ_h , del contenido de clorofilas y de la P_n (**Fig. 4.1, 4.2 y 4.3**). Además, afecta negativamente el crecimiento de los brotes y el área foliar (**Fig. 4.4 y 4.5**). Sin embargo, y a diferencia de los resultados obtenidos con plantas jóvenes, en el experimento del **capítulo 2**, las respuestas en árboles adultos fueron determinadas a los 30 días de inundación, aunque las respuestas en crecimiento fueron determinadas de forma más temprana. Comparados los experimentos de los **capítulos 2 y 4**, en ambos casos la tasa de fotosíntesis tuvo la misma dinámica que la conductancia estomática. Por otro lado, la tasa de fotosíntesis fue afectada por factores estomáticos y no estomáticos, dado que las hojas de los portainjertos sensibles a la anoxia radical tuvieron un menor contenido de clorofilas, lo cual resulta en un aporte original de esta tesis. La disminución de la fotosíntesis neta, causada por factores estomáticos y no estomáticos, no está documentado, hasta la fecha, en árboles de duraznero adultos.

Los antecedentes respecto a cómo una inundación en los árboles, antes de la cosecha, puede afectar al comportamiento de los frutos luego de la cosecha son casi inexistentes. Insausti y Gorjón (2013), evaluaron algunas variables de poscosecha en los frutos, luego de generar pulsos de inundación, con tiempo de recuperación de 12 horas. Sin embargo, no profundizaron en este aspecto. A fin de avanzar en el conocimiento en este tema, en el **capítulo 5** se investigó el efecto de una inundación durante el crecimiento de los frutos en el árbol (etapa de crecimiento lineal de los frutos), sobre la calidad, velocidad de maduración y comportamiento en poscosecha de los frutos cosechados de los mismos, intentando esclarecer algunos de los mecanismos involucrados. Los resultados obtenidos ponen en evidencia la existencia de una relación entre los efectos de la inundación en precosecha con la calidad y el comportamiento de los frutos durante la cosecha y la poscosecha. El color de fondo de la epidermis indicó un leve adelantamiento de la madurez de los frutos en los árboles inundados (**Fig. 5.1 A**). Al ser un fruto climatérico, la producción de etileno aumenta a partir del momento de la madurez fisiológica de los frutos (Tonutti et al. 1997). Según los resultados de esta tesis, al momento de la cosecha, la producción de etileno de los frutos cosechados de los árboles inundados fue igual a los testigos (**Fig. 5.5**). Sin embargo, la biosíntesis fue mucho mayor en los frutos provenientes de los árboles inundados. Esto posiblemente trajo aparejada una dinámica diferencial respecto a la pérdida de firmeza y solubilización de la pared celular, como también respecto a la síntesis y degradación de pigmentos, sobre todo de las clorofilas en el fruto (**Fig. 5.2 A**) y en las hojas (**Fig. 4.3**). Los resultados indicaron que existe un efecto residual de la inundación en la planta durante el crecimiento de los frutos, que persiste en los frutos al madurar en la poscosecha. Es importante recalcar que el efecto del estrés por inundación en precosecha no solo produjo un aumento de la

síntesis de etileno durante la poscosecha de los frutos, sino también un adelantamiento en el pico climatérico. Se propuso que una posible vinculación entre las raíces de las plantas inundadas y los frutos es muy probable que sea a través del movimiento del ACC, cuya utilización en la parte aérea para la síntesis de etileno provocaría la reducción del contenido de clorofilas en hojas y frutos, como así también el adelantamiento de la maduración de los frutos en el árbol y el comportamiento diferencial durante la poscosecha. Por otro lado, una hipótesis interesante para poner a prueba sería que el ACC podría ser parte de la transmisión de la señal de anoxia a los frutos, tal como ocurre en las hojas en otras especies (Van de Poel y Van Der Straeten 2014).

Es importante destacar que, en esta tesis, se trató la respuesta a la inundación de árboles de duraznero en diferentes escalas de tiempo y de espacio, desde una situación similar al vivero hasta el monte frutal adulto en plena producción. Los efectos no se restringieron sólo a los árboles, sino que continuó la investigación sobre los frutos durante la poscosecha, provenientes de plantas inundadas.

Según los resultados de esta tesis surgieron nuevas preguntas, que sería interesante investigar: ¿El ACC, precursor del etileno, cumple una función de transmisor de la señal de inundación al sitio donde se genera la respuesta? ¿En la respuesta del cierre estomático ante una inundación, la señal que se genera en las raíces, y se transloca a la parte aérea modulando la conductancia estomática, participan el ACC, el ABA, ambos o ninguno? La pregunta de cuál es el mensajero directo de la señal de inundación, que subyace en diferentes respuestas, y cómo es el proceso en que estaría involucrado, surge en todos los capítulos de la tesis. Sería interesante avanzar en el conocimiento de estos aspectos, lo que requeriría investigar en otra escala y nivel de organización diferente a los de la presente tesis.

Por otro lado, otro tema a investigar sería: ¿Cuál es período máximo de inundación en el que se comienzan a observar síntomas de alteraciones fisiológicas y en el crecimiento en árboles injertados sobre genotipos tolerantes?

Finalmente, sería importante tener en cuenta que la inundación parcial del sistema radical, al tener el mismo efecto que la inundación completa, traería graves problemas en lugares o regiones donde la napa freática, en su dinámica anual, llegue a la profundidad ocupada por parte de las raíces del árbol, pudiendo provocar en última instancia la mortandad de individuos.

Conclusiones finales

1. Los portainjertos investigados en el presente trabajo de tesis mostraron una tolerancia diferencial a la inundación del suelo que se basa en diferencias anatómicas, fisiológicas y de crecimiento. El portainjerto Mr. S. 2/5 fue el de mayor tolerancia a la inundación del suelo respecto al Monegro® y al Nemared, mientras que este último fue el más sensible, y con la respuesta más rápida en cuanto a la disminución de la tasa fotosintética, la conductancia estomática y el potencial hídrico de las hojas, con respecto al tratamiento sin inundar.
2. Al evaluar morfológicamente a las raíces, la mayor tolerancia del portainjerto Mr. S. 2/5 se asoció con una porosidad constitutiva más elevada. Esta característica podría ser un rasgo importante en la selección de portainjertos con relación a la tolerancia a inundaciones.
3. El estrés por inundación en las plantas jóvenes tuvo un impacto inmediato sobre el crecimiento del portainjerto. Esto indica que el manejo del riego en la etapa de vivero, que en muchos casos continúa realizándose por inundación, debe ajustarse para minimizar los períodos de anoxia radical, ya que poseen un rápido efecto negativo en esas plantas.

4. Ante la utilización de portainjertos sensibles a la anoxia radical, como el Nemared, la inundación de la mitad del sistema radical es suficiente para generar, al cabo de muy pocos días, las mismas respuestas fisiológicas y de crecimiento a la inundación que se expresan con la inundación del perfil del suelo con la totalidad de las raíces. Se dieron respuestas negativas a la inundación parcial en la conductancia estomática, el potencial hídrico de las hojas y el crecimiento vegetativo.
5. El cierre estomático es la respuesta más rápida a la inundación del suelo, en portainjertos jóvenes y sensibles a este estrés, sea por una inundación parcial o total.
6. Los árboles adultos se ven afectados con inundaciones de más larga duración que los portainjertos jóvenes. En este aspecto es interesante notar la respuesta negativa registrada en la fotosíntesis. Con respecto a los parámetros relacionados con esta variable de respuesta, la concentración de CO₂ a nivel intercelular no se ve afectada con la inundación, aunque la conductancia estomática disminuye. Este comportamiento sugiere que la asimilación de carbono se reduce a causa de factores no estomáticos. La degradación de las clorofilas, que se manifestó con la inundación, sería al menos uno de esos factores.
7. Si bien la reducción del crecimiento está vinculada a una menor asimilación de carbono y a un menor potencial hídrico de las hojas, no es posible descartar, sobre todo en una inundación total del suelo, otros efectos como la producción y acumulación de sustancias auto tóxicas en el suelo liberadas por las raíces del duraznero, en situaciones de anoxia radical. Sería interesante poner a prueba esta hipótesis.

8. La inundación en árboles adultos, durante la etapa de crecimiento lineal de los frutos, provoca un adelantamiento y mayor velocidad en la maduración de los frutos cosechados de ellos.
9. Desde el punto de vista de su comportamiento en el almacenamiento en la poscosecha, los frutos cosechados de las plantas inundadas mostraron dos cambios negativos para su conservación muy importantes: 1) aumento en la susceptibilidad a la deshidratación y 2) rápida pérdida de firmeza, asociada con más rápido desensamblaje de componentes pépticos de la pared celular, pero no de hemicelulosas. Estos cambios se asociaron no sólo con un adelantamiento del pico de producción de etileno de los frutos sino con un incremento en la producción global de esta hormona a lo largo de la maduración.
10. En síntesis, el presente trabajo de tesis contribuyó a aumentar nuestra comprensión del efecto del estrés por inundación, y algunos mecanismos involucrados, en las respuestas al mismo, en una especie de importancia económica como es el duraznero. Permitió, además, entender como el estrés por inundación en la planta afecta el comportamiento de los frutos en la poscosecha, en momentos en que el estrés ambiental ya no está presente. En estos aspectos la cantidad de información disponible era muy escasa.

BIBLIOGRAFÍA

- Abeles, F. B., Morgan, P. W., Saltveit Jr., M. E. 1992. Ethylene in plant biology. Academic Press. San Diego, California, United State of America.
- Able, A. J., Wong, L. S., Prasad, A., O'Hare, T. J. 2002. 1-MCP is more effective on a floral brassica (*Brassica oleracea* var. *italica* L) than a leafy brassica (*Brassica rapa* var. *chinensis*). *Postharvest Biology and Technology*, 26: 147-155.
- Able, A. J., Wong, L. S., Prasad, A., O'Hare, T. J. 2003. The effects of 1-methylcyclopropene on the shelf life of minimally processed leafy Asian vegetables. *Postharvest Biology and Technology*, 27: 157-161.
- Adams-Phillips, L., Barry, C., Giovannoni, J. 2004. Signal transduction systems regulating fruit ripening. *Trends Plant Science*, 9: 331-338.
- Agusti Fonfría, M. 2004. *Fruticultura*. Editorial Mundi Prensa Libros. ISBN 84-8476-209-2.
- Albás, E. S., Jiménez, S., Aparicio, J., Betrán, J. A., Moreno, M. A. 2004. Effect of several almond × peach hybrid rootstocks on fruit quality of peaches. *Acta Horticulturae*, 658: 321-326.
- Alcobendas, R., Mirás-Avalos, J. M., Alarcón, J. J., Pedrero, F., Nicolás, E. 2012. Combined effects of irrigation, crop load and fruit position on size, color and firmness of fruits in an extra-early cultivar of peach. *Scientia Horticulturae*, 142: 128-135.
- Alpert, P., Ben-Gai, T., Baharad, A., Benjamini, Y., Yekutieli, D., Colacino, M., Diodato, L., Ramis, C., Homar, V., Romero, R., Michaelides, S., Manes, A. 2002. The paradoxical increase of Mediterranean extreme daily rainfall in spite of decrease in total values. *Geophysical Research Letters*, 29: 31-34.
- Alpuerto, J.B., Hussain, R.M.F., Fukao, T. 2016. The key regulator of submergence tolerance, SUB1A, promotes photosynthetic and metabolic recovery from submergence damage in rice leaves. *Plant Cell Environment*, 39: 672 - 684
- Álvarez, J., Calvo P., Di Carli, R., Dillón, J., Gutiérrez, A., Mendoza, A., Pujó, J., Sánchez, M., Santagni A., Segatori A., Teixe, M., Villarreal, P. 2005. *Portainjertos*. Pp. 19-23. En: Villarreal P. y Santagni A. (Coord.). *Pautas tecnológicas, frutales de carozo: manejo y análisis económico financiero*. INTA EEA Alto Valle. General Roca. Argentina.
- Alvino, A., Magliulo, V., Zerbi, G. 1986. Problems of peach (*Prunus persica*) tolerance to anaerobic conditions due to excess soil water. *Rivista di Ortoflorofruticoltura Italiana*, 7: 263-270.
- Amador, M. L., Sancho, S., Bielsa, B., Gomez-Aparisi, J., Rubio-Cabetas, M. J., 2012. Physiological and biochemical parameters controlling waterlogging stress tolerance in *Prunus* before and after drainage. *Physiologia Plantarum*, 144: 357-368.
- Ames, B. N., Shigenaga, M. K., Hagen, T. M. 1993. Oxidants, antioxidants and the degenerative diseases of aging. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 90: 7915-7922.
- Andersen, P. C., Lombard, P. B., Westwood, M. N. 1984. Leaf conductance, growth, and survival of willow and deciduous fruit tree species under flooded soil conditions. *Journal of American Society for Horticultural Science*, 109: 132-138.
- Andrews, T. J., Lorimer, G. H. 1987. Rubisco: structure, mechanisms and prospects for improvement. Pp. 131-218 in Hatch, M. D. and Boardman, N. K. (eds.). *The Biochemistry of Plants*, Academic Press, New York, United State of America.

- AOAC, 1980. Methods of Analysis, thirteenth ed. Association of Official Analytical Chemist. Washington D.C.
- Arbona, V., Hossain, Z., López-Climent, M. F., Pérez-Clemente, R. M., Gómez-Cadenas, A. 2008. Antioxidant enzymatic activity is linked to waterlogging stress tolerance in citrus. *Physiologia Plantarum*, 132: 452-466.
- Arbona, V., López-Climent, M. F., Pérez-Clemente, R. M., Gómez-Cadenas, A. 2009. Maintenance of a high photosynthetic performance is linked to flooding tolerance in citrus. *Environment and Experimental Botany*, 66: 135-142.
- Arbona, V., Zandalinas, S. I., Manzi, M., González-Guzmán, M., Rodríguez, P. L., and Gómez-Cadenas, A. 2017. Depletion of abscisic acid levels in roots of flooded Carrizo citrange (*Poncirus trifoliata* L. Raf. × *Citrus sinensis* L. Osb.) plants is a stress-specific response associated to the differential expression of PYR/PYL/RCAR receptors. *Plant Molecular Biology*, 93: 623 – 640. doi: 10.1007/s11103-017-0587-7
- Armstrong, W., Beckett, P. M., Justin, S. H. F. W., Lythe, S. 1991. Modeling, and others aspects of root aeration by diffusion. pp. 267-282 in Jackson, M. B., Davies, D. D., Lambers, H. (eds.) *Plant life under oxygen deprivation*, SPB Academic Publication, Hague, Netherlands.
- Armstrong, W., Brindle, R., Jackson, M. B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, 43: 307-358.
- Armstrong, W., Drew, M. C., 2002. Root growth and metabolism under oxygen deficiency. Pp. 729–761, in Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, U. (eds.) *Plant roots: The hidden half*, third ed. Marcel Dekker Publishing, New York, United State of America.
- Atkinson, C. J., Harrison-Murray, R. S., Taylor, J. M. 2008. Rapid-flood-induced stomatal closure accompanies xylem sap transportation of root-derived acetaldehyde and ethanol in *Forsythia*. *Environmental and Experimental Botany*, 64: 196-205.
- Bailey-Serres, J., Voesenek, L. A. 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 313-339.
- Basile, B., Dejong, T. M. 2018. Control of fruit tree vigor induced by dwarfing rootstocks. *Horticultural Reviews*, 46: 39-97.
- Beckman, C., Perry R. L., Flore J. A. 1992. Short-term flooding affects gas exchange characteristics of containerized sour cherry trees. *Hortscience*, 27: 1297-1301.
- Benschop, J. J., Bou, J., Peeters, A. J. M., Wagemaker, N., Guhl, K. 2006. Long-term submergence-induced elongation in *Rumex palustris* requires abscisic acid-dependent biosynthesis of gibberellin. *Plant Physiology*, 141: 1644-1652.
- Bevilacqua, M. y Storti, L. 2016. Informes de Cadenas de Valor. Año 1 - N° 7. Sub Secretaría de Planificación Económica. Dirección Nacional de Planificación Regional – Dirección Nacional de Planificación Sectorial. https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/sspe_cadena_de_valor_fruta_de_carozo.pdf
- Bhusal, n., Seok, H., Su-Gon, K. and Tae-Myung Yoon. 2020. Photosynthetic traits and plant–water relations of two apple cultivars grown as bi-leader trees under long-term waterlogging conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 176: 104111. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020>.
- Bhusal, R. C., Onguso, J. M., Hossain, A. B. M. S., El-Shereif, A. R., Mizutani, F. 2003. Effects of short-term flooding on fruit growth, fruit quality and flowering in 'Miyauchi' iyo (*Citrus iyo* Hort. ex Tanaka) tangor trees. *Bulletin of the Experimental Farm Faculty of Agriculture*, 25: 1-7.

- Black, T.A., Gaumont-Guay, D., Jassla, R. 2005. Measurement of CO₂ exchange between the boreal forest and the atmosphere. In: *The Carbon Balance of Forest Biomes* (eds Griffiths, H. and Jarvis, P.G., Taylor & Francis, Oxon.
- Blanke, M. M., Cooke, D. T. 2004. Effects of flooding and drought on stomatal activity, transpiration, photosynthesis, water potential and water channel activity in strawberry stolons and leaves. *Plant Growth Regulation*, 42: 153-160.
- Bleecker, A.B., Schuette, J.L., Kende, H. 1986. Anatomical analysis of growth and developmental patterns in the internode of deepwater rice. *Planta*, 169: 490 – 497.
- Blom, C. W. P. M. y Voeselek L. A. C. J. 1996. Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 290-295.
- Blumenkrantz, N. y Asboe-Hansen, G. 1973. New method for quantitative determination of uronic acids. *Analytical Biochemistry*, 54: 484-489.
- Boletín de Frutas y Hortalizas / Convenio INTA- CMCBA N° 78. Corporación del Mercado Central de Buenos Aires. MCBA 2018. 16 pp.
- Bradford K. J. y Yang S. F. 1980. Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. *Plant Physiology*, 65: 322-326.
- Bradford, K. J. y Hsiao, T. C. 1982. Stomatal behavior and water relations of waterlogged tomato plants. *Plant Physiology*, 70: 1508-1513.
- Bradford, K. J., Yang, S. F. 1981. Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. *Plant Physiology*, 65: 322-326.
- Bragina, T.V., Rodionova, N.A., Grinieva G.M. 2003. Ethylene production and activation of hydrolytic enzymes during acclimation of maize seedlings to partial flooding. *Russian Journal of Plant Physiology*, 6: 794–798.
- Brand-Williams, W., Cuvelier, M. E., Berset, C. 1995. Use of free radical method to evaluate antioxidant activity. *Lebensmittel Wiss Technology*, 28: 25-30.
- Breeze, E., Harrison, E., McHattie, S., Hughes, L., Hickman, R., Hill, C. 2011. High-resolution temporal profiling of transcripts during *Arabidopsis* leaf senescence reveals a distinct chronology of processes and regulation. *Plant Cell*, 23: 873-894.
- Brizzolara, S., Hertog, M., Tosetti, R., Nicolai, B., Tonutti, P. 2018. Metabolic responses to low temperature of three peach fruit cultivars differently sensitive to cold storage. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1-16.
- Brummell, D. A. 2006a. Cell wall disassembly in ripening fruit. *Functional Plant Biology*, 33: 103-119.
- Brummell, D. A. 2006b. Primary cell wall metabolism during fruit ripening. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 36: 99-111.
- Brummell, D. A., Dal Cin, V., Crisosto, C. H., Labavitch, J. J. 2004. Cell wall metabolism during maturation, ripening and senescence of peach fruit. *Journal of Experimental Botany*, 55: 2029-2039.
- Brummell, D. A., Harpster, M. H., 2001. Cell wall metabolism in fruit softening and quality and its manipulation in transgenic plants. *Plant Molecular Biology*, 47: 311-340.
- Burg, P. 1973. Ethylene in plant growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 70: 591-597.
- Cai, Y.F., Zhang, S.B., Hu, H. 2010. Photosynthetic performance and acclimation of *Incarvillea delavayi* to water stress. *Biologia Plantarum*, 54: 89-96.

- Cao, S., Liang, M., Shi, L., Shao, J., Song, C., Bian, K., Chen, W., Yang S. Z. 2017. Accumulation of carotenoids and expression of carotenogenic genes in peach fruit. *Food Chemistry*, 214: 137-146.
- Chalmers D. J., Mitchell P. D., Van Heek L. 1981. Control of peach tree growth and productivity by regulated water supply, tree density and summer pruning. *Journal of American Society for Horticultural Science*, 106: 307-312.
- Chalmers, D. J., van den Ende, B. 1975. A reappraisal of the growth and development of peach fruit. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2: 623-634.
- Chaudhary, S., Kusakabe, A., Melgara, J. C. 2016. Phytophthora infection in flooded citrus trees reduces root hydraulic conductance more than under non-flooded condition. *Scientia Horticulturae*, 202: 107-110.
- Chávez Suárez, L., Álvarez Fonseca, A., Ramírez Fernández, R. 2014. Interest aspects about aquaporines in plants. *Cultivos Tropicales*, 35: 45-54.
- Chávez-Arias, C.C., Gómez-Caro, S., Restrepo-Díaz, H. 2019. Physiological, Biochemical and Chlorophyll Fluorescence Parameters of *Physalis Peruviana* L. Seedlings Exposed to Different Short-Term Waterlogging Periods and *Fusarium Wilt* Infection. *Agronomy*, 9: 213. <https://doi.org/10.3390/agronomy9050213>
- Cheng, H., Wu, M., Li, C. 2020. Dynamics of radial oxygen loss in mangroves subjected to waterlogging. *Ecotoxicology*, 29: 684 – 690. <https://doi.org/10.1007/s10646-020-02221-4>.
- Cheng, J. S., Fan, P. G., Liang, Z. C., Wang, Y. Q., Niu, N., Li, W. D., Li, S. H. 2009. Accumulation of end products in source leaves affects photosynthetic rate in peach via alteration of stomatal conductance and photosynthetic efficiency. *Journal of American Society for Horticultural Science*, 134: 667–676.
- Colmer, T. D., Voesenek, L. A. C. J. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*, 36: 665-681.
- Comstock, J. P. 2002. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, 53: 195-200.
- Connors, C. H. 1919. Growth of fruits of peach. New Jersey Agricultural Experiment Station Annual Report, 40: 82-88.
- Cosgrove, D. J. 1993. Wall extensibility: its nature, measurement and relationship to plant cell growth. *New Phytologist*, 124: 1-23.
- Cosgrove, D. J. 2005. Growth of the plant cell wall. *Nature Reviews: Molecular Cell Biology*, 6: 850-861.
- Cox, C. H., Benschop, J. J., Vreeburg, A. M., Wagemaker, A. M., Moritz, T., Peeters, J. M., Voesenek, A. C. J. 2004. The roles of ethylene, auxin, abscisic acid, and gibberellin in the hyponastic growth of submerged *Rumex palustris* petioles. *Plant Physiology*, 136: 2948-2960.
- Crane, J. H. y Davies F. S. 1989. Flooding responses of *Vaccinium* species. *Hortscience*, 24: 203-210.
- Crane, J. H. y Davies, F. S. 1985. Responses of rabbiteye blueberries to flooding. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, 98: 153-155.
- Crawford, R. M. 2003. Seasonal differences in plant responses to flooding and anoxia. *Canadian Journal of Botany*, 81: 1224-1246.
- Crisosto, C. H. 1994. Stone fruit maturity indices: a descriptive review. *Postharvest News and Information*, 5: 65-68.

- Crisosto, C. H., Johnson R. S., Luza, J. G., Gayle, M. 1994. Irrigation regimes affect fruit soluble solids concentration and rate of water loss of 'O'Henry' peaches. *Hortscience*, 29: 1169-1171.
- Crisosto, C. H., Johnson, R. S., Luza, J., Day, K. 1993. Incidence of physical damage on peach and nectarine skin discoloration development: Anatomical studies. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 118: 796-800.
- Crisosto, C. H., Valero, D. 2008. Harvesting and postharvest handling of peaches for the fresh market. Pp. 575-596 in Layne, D. R. and Bassi, D. (Eds.) *The Peach: Botany, Production and Uses*. CAB International, Wallingford, United Kingdom.
- Crisosto, C.H., Crisosto, G., Bowerman, E. 1995. Understanding consumer acceptance of peach, nectarine, and plum cultivars. *Acta Horticulturae*, 604:115-119.
- Crossa-Raynaud, P., Audergon, J. M. 1987. Apricot rootstocks. Pp 295-320 in Rom, R. C. and Carlson, R. (eds.) *Rootstocks for fruits crops*. John Wiley and Sons, New York, United State of America.
- Darley, C. P., Forrester, A. M., McQueen-Mason, S. J. 2001. The molecular basis of plant cell wall extension. *Plant Molecular Biology*, 47: 179-195.
- Dat, J., Folzer, H., Parent, C., Badot, P., Capelli, N. 2006. Hypoxia stress: current understanding and perspectives. pp. 664-674 in Teixeira Da Silva, J. A. (ed.), *Ornamental and plant biotechnology: Advances and topical issues*. Global Science Books, London, United Kingdom.
- Davies, F. S. y Flore, J. A. 1986. Flooding, gas exchange and hydraulic conductivity of highbush blueberry. *Physiologia Plantarum*, 67: 545-551.
- Dawood, T., Yang, X., Visser, E. J. W., te Beek, T. A., Kensche, P. R., Cristescu, S. M., Rieu, I. 2016. A co-opted hormonal cascade activates dormant adventitious root primordia upon flooding in *Solanum dulcamara*. *Plant Physiology*, 170: 2351 – 2364.
- De Pedro, L.F., Mignolli, F., Scartazza, A., Melana Colavita, J.P., Bouzo, C.A. and Vidoz, M.L. 2020. Maintenance of photosynthetic capacity in flooded tomato plants with reduced ethylene sensitivity. *Physiologia Plantarum*, 170: 202-217. <https://doi.org/10.1111/ppl.13141>
- DeJong, T. M. 1986. Fruit effects on photosynthesis in *Prunus persica*. *Physiologia Plantarum*, 66: 149-153.
- DeJong, T. M., Goudriaan, J. 1989. Modeling peach fruit growth and carbohydrate requirements: reevaluation of the double sigmoid growth pattern. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 114: 800-804.
- DeLaune, R. D., Pezeshki, S. R., Pardue, J. H. 1990. An oxidation-reduction buffer for evaluating physiological response of plants to root oxygen stress. *Environment and Experimental Botany*, 30: 243-247.
- Dichio, B., Xiloyannis, C., Celano, G., Vicinanza, L. 2004. Performance of new selections of *Prunus* rootstocks, resistant to root knot nematodes, in waterlogging conditions. *Acta Horticulturae*, 658: 403-406.
- Dixon, R. A. 2005. Engineering of plant natural product pathways. *Current Opinion in Plant Biology*, 8: 329-336.
- Dolgun, O., Yildirim, A., Polat, M., Yildirim, F., Aşkin, A. 2009. Apple graft formation in relation to growth rate feature of rootstocks. *African Journal of Agricultural Research*, 4: 530-534.
- Domingo, R., Pérez-Pastor, A., Ruiz-Sánchez, M. C. 2002. Physiological responses of apricot plants grafted on two different rootstocks to flooding conditions. *Journal of Plant Physiology*, 159: 725-732.

- Dong, B., Sutton, R.T., Shaffrey, L. 2017. Understanding the rapid summer warming and changes in temperature extremes since the mid-1990s over Western Europe. *Climate Dynamics*, 48: 1537-1554.
- Drew, M. C., He, C. J., Morgan, P. W. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends in Plant Science*, 5: 123-127.
- Drew, M. C., Jackson, M. B., Giffard, S. 1979. Ethylene promoted adventitious rooting and cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. *Planta*, 147: 83-88.
- Egea, J. 2000. El albaricoquero: elección varietal y problemas de cultivo. *Fruticultura Profesional*, 109: 16-19.
- Egea, L. 1970. Contribución al estudio de patrones de albaricoquero en la Región de Murcia. *Información Técnica Económica Agraria*, 1: 157-164.
- Ejiri, M., Fukao, T., Miyashita, T., Shiono, K. 2021. A barrier to radial oxygen loss helps the root system cope with waterlogging-induced hypoxia *Breeding Science*, 71:40 - 50.
- Else, M. A., Coupland, D., Dutton, L., Jackson M. B. 2001. Decreased root hydraulic conductivity reduces leaf water potential, initiates stomatal closure and slows leaf expansion in flooded plants of castor oil (*Ricinus communis*) despite diminished delivery of ABA from the roots to the shoots in xylem sap. *Physiologia Plantarum*, 111: 46-54.
- Else, M. A., Jackson, M. B. 1998. Transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in the transpiration stream of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in relation to foliar ethylene production and petiole epinasty. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25: 453- 458.
- Else, M. A., Janowiak, F., Atkinson, C. J., Jackson, M. B. 2009. Root signals and stomatal closure in relation to photosynthesis, chlorophyll a fluorescence and adventitious rooting of flooded tomato plants. *Annals of Botany*, 103: 313-323.
- Else, M. A., Taylor, J. M., Atkinson, C. J. 2006. Anti-transpirant activity in xylem sap from flooded tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants is not due to pH-mediated redistributions of root- or shoot-sourced ABA. *Journal of Experimental Botany*, 57: 3349-3357.
- Else, M. A., Tiekstra, A. E., Croker, S. J., Davies, W. J., Jackson, M. B. 1996. Stomatal closure in flooded tomato plants involves abscisic acid and a chemically unidentified anti-transpirant in xylem sap. *Plant Physiology*, 112: 239-247.
- Falagán, N., Artés, F., Gómez, P. A., Artés-Hernández, F., Conejero, W., Aguayo, E. 2014. Deficit irrigation strategies combined with controlled atmosphere preserve quality in early peaches. *Food Science and Technology International*, 21: 547-556.
- Farquhar, G. D., Sharkey, T. D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33: 317-345.
- Ferreira, M. L. F., Rius, S. P., Casati, P. 2012. Flavonoids: biosynthesis, biological functions, and biotechnological applications. *Frontiers in Plant Science*, 3: 222-227.
- Fiedler, S., Vepraskas, M. J., Richardson, J. L. 2007. Soil redox potential: importance, field measurements, and observations. *Advances in Agronomy*, 94: 1-54.
- Flexas, J., Barón, M., Bota, J. 2009. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. Berlandieri* × *V. rupestris*). *Journal of Experimental Botany*, 60: 2361-2377.
- Flores, F., Ben Amor, M., Jones, B., Pech, J. C., Bouzayen, M., Latché, A., Romojaro, F. 2001. The use of ethylene-suppressed lines to assess differential sensitivity to

- ethylene of the various ripening pathways in Cantaloupe melons. *Physiologia Plantarum*, 113: 128-133.
- Folzer, H., Dat, J. F., Capelli, N., Rieffel, D., Badot, P. M. 2006. Response of sessile oak seedlings to flooding: an integrated study. *Tree Physiology*, 26: 759-766.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2017. The impact of disasters and crises on agriculture and food security. Rome: FAO, 168.
- Forcada C., Gogorcena Y., Moreno M. A. 2012. Agronomical and fruit quality traits of two peach cultivars on peach-almond hybrid rootstocks growing on Mediterranean conditions. *Scientia Horticulturae*, 140: 157-163.
- Forcada C., Gradziel T. M., Gogorcena Y., Moreno M. A. 2014. Phenotypic diversity among local Spanish and foreign peach and nectarine (*Prunus persica* (L.) Batsch) accessions. *Euphytica*, 197: 261-277.
- Franks, P., Drake, P. L., Froend, R. H. 2007. Anisohydric but sohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell and Environment*, 30: 19-30.
- Franzon, R. C., Gonçalves, R. S., Antunes, L. E. C., Raseira, M. C. B. 2010. Vegetative propagation of surinam cherry (*Eugenia uniflora* L.) genotypes from Southern Brazil, through cleft graft. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 32: 262-267.
- Frye, J., Grosse, W. 1992. Growth response to flooding and recovery of deciduous trees. *Zeitschrift für Naturforschung*, 47: 683-689.
- Fujita, S., Noguchi, K. and Tange, T. 2021. Different Waterlogging Depths Affect Spatial Distribution of Fine Root Growth for *Pinus thunbergii* Seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 12: 614764. doi: 10.3389/fpls.2021.614764
- Fukao, T. and Bailey-Serres, J. 2008. Ethylene-a key regulator of submergence responses in rice *Plant Sci.*, 175 (2008), pp. 43 - 51
- Fukao, T., Xu, K., Ronald, P., Bailey-Serres, J. 2006. A variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice. *Plant Cell*, 18: 2021 – 2034.
- Gallotta, A., Allegra, A., Inglese, P., Sortino, G. 2018. Fresh-cut storage of fruit and fresh-cuts affects the behaviour of minimally processed Big Bang nectarines (*Prunus persica* L. Batsch) during shelf life. *Food Packaging and Shelf Life*, 15: 62-68.
- Gardiner, E. S, Krauss, K. W. 2001. Photosynthetic light response of flooded cherry bark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes. *Tree Physiology* 21:1103-1111.
- Gariglio, N., Pilatti, R., Austí, F. 2007. Requerimientos ecofisiológicos de los árboles frutales. Pp.43-82 en Sozzi, G. O. (ed.) *Árboles frutales: Ecofisiología, cultivo y aprovechamiento*. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Gasque, M., Granero, B., Turegano, J. V., Gonzalez-Altozano P. 2010. Regulated deficit irrigation effects on yield, fruit quality and vegetative growth of 'Navelina' citrus trees. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 8: 40-51.
- Gil, M. I., Tomás-Barberán, F. A., Hess-Pierce, B., Kader, A. A. 2002. Antioxidant capacities, phenolic compounds, carotenoids, and vitamin C contents of nectarine, peach, and plum cultivars from California. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 50: 4976-4982.
- Gill, C. J. 1970. The flooding tolerance of woody species-a review. *Foresry Abstract*, 31: 671-688.

- Giorgia, M., Capocasa, F., Scalzo, J., Murri, G., Battino, M., Mezzetti, B. 2005. The rootstock effects on plant adaptability, production, fruit quality, and nutrition in the peach (cv. Suncrest). *Scientia Horticulturae*, 107: 36-42.
- Giovannoni, J. J. 2004. Genetic regulation of fruit development and ripening. *The Plant Cell*, 16: 170-180.
- Glenz, C., Schlaepfer, R., Iorgulescu, I., Kienast, F. 2006. Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. *Forest Ecology and Management*, 235: 1-13.
- Glick, B. R. 2014. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological Research*, 169: 30-39.
- Gonzalez, J. y Amma, A. T. 2012. Consideraciones de preplantación. Pp 71-92 en Valentini, Gonzales y Gordó (eds.) *Producción de duraznero en la región pampeana, Argentina*. Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Gorzalak, A. 2000. Effect of flooding on the flora – the example of the flooding of the Oder in 1997. *Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie*, 34: 8-11.
- Gravatt, D. A., Kirby, C. J. 1998. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiology*, 18: 411-417.
- Gray, J., Picton, S., Shabbeer, J., Schuch, W., Grierson, D. 1992. Molecular biology of fruit ripening and its manipulation with antisense genes. *Plant Molecular Biology*, 19: 69-87.
- Grbic, V., Bleecker, A. 1995. Ethylene regulates the timing of leaf senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 8: 595-602.
- Grierson, D. Ethylene and the control of fruit ripening. 2013. pp.43-73 in Seymour, G. B., Poole, M., Giovannoni, J. J., Tucker, G. A. (eds.) *The molecular biology and biochemistry of fruit ripening*. Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey, United State of America.
- Grimoldi, A. A., Insausti, P., Roitman, G. G., Soriano, A. 1999. Responses to flooding intensity in *Leontodon taraxacoides*. *New Phytology*, 141: 119-128.
- Grimoldi, A. A., Insausti, P., Vasellati, V., Striker, G. G. 2005. Constitutive and plastic root traits and their role in differential tolerance to soil flooding among coexisting species of alow land grassland. *International Journal of Plant Science*, 166: 805-813.
- Groeneveld, D. P. 1990. Shrub rooting and water acquisition on threatened shallow groundwater habitats in the Owens Valley, California. pp 221-237 in McArthur, E. D., Romney, E. M., Smith, S. D., and Tueller, P. T. (eds.) *Proceedings—Symposium on cheatgrass invasion, shrub die-off, and other aspects of shrub biology and management*. USDA Forest Service GTR INT-276, General Technical Report, Las Vegas, Nevada, United State of America.
- Gu, X., Xue, L., Lu, L. 2020. Melatonin Enhances the Waterlogging Tolerance of *Prunus persica* by Modulating Antioxidant Metabolism and Anaerobic Respiration. *Journal of Plant Growth Regulation* . <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10263-5>
- Gunawardena, A., Pearce, D., Jackson, M., Hawes, C., Evans, D. 2001. Characterisation of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize (*Zea mays* L.). *Planta*, 212: 205-214.
- Gur, A. y Blum, A. 1973. The role of Cyanogenic glycosides in incompatibility between peach scions and almond rootstocks. *Horticultural Research*, 13: 1-10.
- Guy, R. D. y Wample, R. L. 1984. Stable carbon isotope ratios of flooded and unflooded sunflowers (*Helianthus annuus*). *Canadian Journal of Botany*, 62: 1770-1774.

- Hall, T. F. y Smith, G. E. 1955. Effects of flooding on woody plants, West Sandy dewatering project, Kentucky reservoir. *Journal of Forestry*, 53: 281-285.
- Hartman, S. Sasidharan, R. and Voesenek, L.A.C.J. 2020. The role of ethylene in metabolic acclimations to low oxygen. *New Phytologist*, 10.1111/nph.16378.
- Hayashi, S. y Wakisaka, I. 1956. Studies on waterlogging injury of fruit trees. The Japanese Society for Horticultural Science, 25: 59-69.
- He, J. B., Bogemann, G. M., Van de Steeg, H. M., Rijnders, J. H. G. M., Voesenek, L. A. C. J., Blom, C. W. P. M. 1999. Survival tactics of *Ranunculus* species in river flood plains. *Oecologia*, 118: 1-8.
- Holzappel, E. A., Pannunzio, A., Lorite, I., Oliveira, A., Farkas, I. 2009 Design and management of irrigation systems. *Journal of Agricultural Research*, 69: 16-25.
- Hook, D. H. 1984. Adaptation to flooding with fresh water. pp.265-269 in Kozlowski, T. T. (ed.) *Flooding and plant growth*. Academic Press, San Diego, California, United State of America.
- Iacona, C., Cirilli, M., Zegab, A., Frioni, E., Silvestri, C., Muleo, R., 2013. A somaclonal myrobalan rootstock increases waterlogging tolerance to peach cultivar in controlled conditions. *Scientia Horticulturae*, 156: 1-8.
- Iglesias, D. J., Lliso, I., Tadeo, F., Talon, M. 2002. Regulation of photosynthesis through source: Sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. *Physiologia Plantarum*, 116: 563-572.
- Imada, S., Yamanaka, N., Tamai, S. 2008. Water table depth affects *Populus alba* fine root growth and whole plant biomass. *Functional Ecology*, 22: 1018-1026.
- Inada, N., Sakai, A., Kuroiwa, H., Kuroiwa, T. 2002. Three-dimensional progression of programmed death in the rice coleoptile. *International review of cytology*, 218: 221 – 258
- Infante, R., Martínez-Gómez, P., Predieri, S. 2008. Quality oriented fruit breeding: Peach (*Prunus persica* (L.) Batsch). *Journal of Food, Agriculture and Environment*, 6: 342-356.
- Infante, R., Rubio, P., Contador, L., Noferini, M., Costa, G. 2011. Determination of harvest maturity of D'Agen plums using the chlorophyll absorbance index. *Ciencia e Investigacion Agraria*, 38: 199-203.
- Insausti, P. y Gorjón, S. 2013. Floods affect physiological and growth variables of peach trees (*Prunus persica* (L.) Batsch), as well as the postharvest behavior of fruits. *Scientia Horticulturae*, 152: 56-60.
- Insausti, P., Grimoldi, A. A., Chaneton, E. J., Vasellati, V. 2001. Flooding induces a suite of adaptive plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*. *New Phytologist*, 152: 291-299.
- Irfan, M., Hayat, S., Hayat, Q., Afroz, S., Ahmad, A. 2010. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. *Protoplasma*, 241: 3-17.
- Isaakidis, A., Sotiropoulos, T., Almaliotis, D., Therios, I., Stylianidis, D. 2004. Response to severe water stress of the almond (*Prunus amygdalus*) 'Ferragnes' grafted on eight rootstocks. *New Zealand Journal Crop and Horticultural Science*, 32: 355-362.
- Jackson, M. B. 1985. Ethylene and the responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Annual Review of Plant Physiology*, 36: 145-174.
- Jackson, M. B. 1989. Regulation of aerenchyma formation in roots and shoots by oxygen and ethylene. Pp. 263-274 in Osborne, D. J. and Jackson, M. B. (eds.) *Separation in Plants: physiology, biochemistry and molecular biology*. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.

- Jackson, M. B. 1990. Hormones and developmental change in plants subjected to submergence or soil waterlogging. *Aquatic Botany*, 38: 49-72.
- Jackson, M. B. 1991. Regulation of water relationships in flooded plants by ABA from leaves, roots and xylem sap. pp 217-226 in Davies, W. J. and Jones, H. G. (eds.) *Abscisic acid, physiology and biochemistry*. Bios, Oxford, United Kingdom.
- Jackson, M. B. 2004. The impact of flooding stress on plants and crops. http://www.plantstress.com/Articles/waterlogging_i/waterlog_i.htm (accessed 30/11/2019).
- Jackson, M. B., Brailsford, R. W., Else, M. A. 1993. Hormones and plant adaptation to poor aeration: A review. pp. 231-243 in Kuo, C.G. (ed.) *Adaptation of food crops to temperature and water stress*. Proceedings of an international symposium, AVRDC Publ., Taipei, Taiwan.
- Jackson, M. B., Drew, M. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. Pp. 47-128 in Kozlowski, T.T. (ed.) *Flooding and plant growth*. Academic Press Inc., Orlando, Florida, United State of America.
- Jackson, M. B., Ram, P. C. 2003. Physiological and molecular basis of susceptibility and tolerance of rice plants to complete submergence. *Annals of Botany*, 91: 227-241.
- Jackson, M. B., Saker, L. R., Crisp, C. M., Else, M. A., Janowiak, F. 2003. Ionic and pH signalling from roots to shoots of flooded tomato plants in relation to stomatal closure, *Plant and Soil*, 253: 103-113.
- Jiang, D., Cao, W.X., Dai, T.B., Jing, Q. 2003. Activities of key enzymes for starch synthesis in relation to growth of superior and inferior grains on winter wheat (*Triticum aestivum* L.) spike. *Plant Growth Regulation*, 41: 247-257.
- Jiang, Y., and Wang, K. 2006. Growth, physiological, and anatomical responses of creeping bentgrass cultivars to different depths of waterlogging. *Crop Science*, 46: 2420 – 2426. doi: 10.2135/cropsci2005.11.0402
- Johnson, B., Ecker, J. R. 1998. The ethylene gas signal: Transduction pathway. *Annual Review of Genetics*, 32: 227-254.
- Jurczyk, B., Pocięcha, E., Janowiak, F., Dziurka, M., Kościk, I., Rapacz, M. 2021. Changes in Ethylene, ABA and Sugars Regulate Freezing Tolerance under Low-Temperature Waterlogging in *Lolium perenne*. *International Journal of Molecular Sciences*, 22: 6700. <https://doi.org/10.3390/ijms22136700>
- Justin, S., Armstrong, W. 1991. Evidence for the involvement of ethene in aerenchyma formation in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.). *New Phytologist*, 118: 49 – 62.
- Kawase, M. 1979. Role of cellulose in aerenchyma development in sunflower. *American Journal of Botany*, 66: 183-190.
- Kidd, D., Di Bella, C., Kotula, L., Colmer, T., Ryan, M., Striker, G. 2020. Defining the waterlogging tolerance of *Ornithopus spp.* for the temperate pasture zone of southern Australia. *Crop and Pasture Science*, 71: 506 - 516.
- Kijne, J. W. 2006. Abiotic stress and water scarcity: Identifying and resolving conflicts from plant level to global level. *Field Crops Research*, 97: 3-18.
- Kim, J. H., Cho, H. T., Kende, H. 2000. α -Expansins in the semiaquatic ferns *Marsilea quadrifolia* and *Regnellidium diphyllum*: evolutionary aspects and physiological role in rachis elongation. *Planta*, 212:85-92.
- Kirk, G. J. D., Solivas, J. L., Alberto, M. C. 2003. Effects of flooding and redox conditions on solute diffusion in soil. *European Journal of Soil Science*, 54: 617-624.

- Klumb, E. K., Arge, L. W. P., do Amaral, M. N. 2017. Transcriptome profiling of *Prunus persica* plants under flooding. *Trees*, 31: 1127-1135.
- Konings, H., Lambers, H. 1991. Respiratory metabolism, oxygen transport and the induction of aerenchyma in roots. Pp. 247-265 in Jackson, M. B. and Lambers, H. (eds.) *Plant Life under Oxygen Deprivation*. SPB Academic Publication, Hague, Netherlands.
- Koyama, T. 2014. The roles of ethylene and transcription factors in the regulation of onset of leaf senescence. *Frontiers in Plant Science*, 5: 1-8.
- Kozłowski, T. T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology*, 1: 1-29.
- Kozłowski, T. T. y Pallardy, S. G. 1979. Stomatal responses of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings during and after flooding. *Physiologia Plantarum*, 46: 155-158.
- Kozłowski, T.T. 1984. Extent, causes and impacts of flooding. Pp 1-7 in Kozłowski T. T. (ed.) *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, United State of America.
- Kreuzwieser, J., Rennenberg, H. 2014. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. *Plant, Cell and Environment*, 37: 2245-2259.
- Kuo, J. 1993. Morphological and anatomical responses to waterlogging and submergence in selected plants. Pp. 205-219 in Kuo, C. G. (ed.) *Adaptation of Food Crops to Temperature and Water Stress*, Proceedings of an international symposium, AVRDC Publication, Taipei, Taiwan.
- Laan, P., Berrevoets, M.J., Lythe, S., Armstrong, W., Blom, C. W. P. M. 1989. Root morphology and aerenchyma formation as indicators for the flood-tolerance of *Rumex* species. *Journal of Ecology*, 77: 693-703.
- Lambers, H., Stuart Chapin III, F., Pons, T.L. 2008. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York, United State of America.
- Landi, M., Tattini, M., Gould, K. 2015. Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. *Environmental and Experimental Botany*, 119: 4-17.
- Lang, N. T. 2000. Quantitative trait loci for salt tolerance in rice via molecular markers. *OMonRice*, 8: 37-48.
- Lange, O. L., Osch, L., Schulze, R., Kappen, L. 1971. Responses of stomata to changes in humidity. *Planta*, 100: 76-86.
- Larson, K. D., Davies, F. S., Schaffer, B. 1991. Floodwater temperature and stem lenticel hypertrophy in *Mangifera indica* (*Anacardiaceae*). *American Journal of Botany*, 78: 1397-1403.
- Larson, K. D., Schaffer, B., Davies, F. S. 1989. Flooding, carbon assimilation and growth of mango trees. Pp. 126. American Society for Horticultural Science, Annual Meeting, Tulsa, OK, Prog. and Abstracts, Alexandria, VA.
- Larson, R. A. 1988. The antioxidants of higher plants. *Phytochemistry*, 27: 969-978.
- Lavinsky, A., De Souza Sant'Ana, C., Mielke, M., Furtado de Almeida, A. 2007. Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. *New Forests*, 34: 41-50.
- Lawlor, D.W., Cornic, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25: 275-294.
- Layne R. E. C. 1987. Peach rootstocks. Pp. 185-216 in Rom, R. C., Carlson, R. F. (eds.) *Rootstocks for fruit crops*. Wiley Interscience, United State of America.
- Lelievre, J. M., Latche, A., Jones, B., Bouzayen, M., Pech, J. C. 1997. Ethylene and fruit ripening, *Physiologia Plantarum*, 101: 727-739.

- Lenssen, J. P. M., Van de Steeg, H. M., de Kroon, H. 2004. Does disturbance favour weak competitors? Mechanisms of altered plant abundance after flooding. *Journal of Vegetation Science*, 15: 305-314.
- Leong, H. Y., Show, P. L., Lim, M. H., Ooi, C. W., Ling, T. C. 2017. Natural red pigments from plants and their health benefits: A review. *Food Reviews International*, 34, 463-482.
- Leong, S. Y. y Oey, I. 2012. Effects of processing on anthocyanins, carotenoids and vitamin C in summer fruits and vegetables. *Food Chemistry*, 133:1577-1587.
- Lers, A., Khalchitski, A., Lomaniec, E., Burd, S., Green, P. J. 1998. Senescence-induced RNases in tomato. *Plant Molecular Biology*, 36, 439-449.
- Lester, G. E., Jifon J. L., Makus, D. J. 2006. Supplemental Foliar Potassium Applications with and without surfactant can enhance netted muskmelon quality. *HortScience*, 41: 741-744.
- Letey, J. y Stolzy, L. H. 1964. Measurement of oxygen diffusion rates with a platinum microelectrode I. Theory and equipment. *Hilgardia*, 35: 54-55.
- Li, S., Pezeshki, S.R., Shields, F.D. 2006. Partial flooding enhances aeration in adventitious roots of black willow (*Salix nigra*) cuttings. *Journal of Plant Physiology*, 163: 619-628.
- Li, X., C., Zhang, Q., Xu, C., Ye, X. 2015. The changing patterns of floods in Poyang Lake China: characteristics and explanations. *Natural Hazards*, 76: 651-666.
- Liao C. T. y Lin, C.H. 1994. Effect of flooding stress on photosynthetic activities of *Momordica charantia*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 32: 479-485.
- Liao, C. T. y Lin, C. H. 1996. Photosynthetic responses of grafted bitter melon seedlings to flooding stress. *Environmental and Experimental Botany*, 36: 167-172.
- Liao, C. T. y Lin, C. H. 2001. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. *Proceeding of the National Science Council, Republic of China*, 25: 148-157.
- Licausi, F., Kosmacz, M., Weits, D. A., Giuntoli, B., Giorgi, F. M., Voesenek, L. A. C. J., Perata, P., van Dongen, J. T. 2011. Oxygen sensing in plants is mediated by an N-end rule pathway for protein destabilization. *Nature*, 479: 419-422.
- Lichtentaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148: 350-382.
- Lim, P. O., Kim, H. J., Nam, H. G. 2007. Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology*, 58: 115-136.
- Liu, H., Cao, J., Jiang, W. 2015. Changes in phenolics and antioxidant property of peach fruit during ripening and responses to 1-methylcyclopropene. *Postharvest Biology and Technology*, 108: 111-118.
- Lobos, T. E., Retamales, J. B., Ortega-Farías, S., Hanson, E. J., López-Olivari, R., Mora, M. L. 2018. Regulated deficit irrigation effects on physiological parameters, yield, fruit quality and antioxidants of *Vaccinium corymbosum* plants cv. Brigitta. *Irrigation Science*, 36: 49-60.
- Loreti, F. and Massai, R. 2006. State of arts on peach rootstocks and orchard systems. *Acta Horticulturae*, 253-268.
- Malik, A. I., Colmer, T. D., Lambers, H., Setter, T. L., Schortemeyer, M. 2002. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist*, 153: 225-236.
- Malik, A. L., Comert, T. D., Lambers, H., Schortemeyer, M. 2001. Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different septs of waterlogging. *Australian Journal of Plant Physiology*, 28: 1121-1131.

- Malone, M., Ridge, I. 1983. Ethylene-induced growth and proton excretion in the aquatic plant *Nymphoides peltata*. *Planta*, 157: 71-73.
- Manganaris, G. A., Vicente, A. R., Crisosto, C. H., Labavitch, J. M. 2007. Effect of dips in a 1-methylcyclopropene-generating solution on 'Harrow Sun' Plums stored under different temperature regimes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55: 7015-7020.
- Manganaris, G. A., Vicente, A. R., Crisosto, C. H., Labavitch, J. M. 2008. Effect of delayed storage and continuous ethylene exposure on flesh reddening of 'Royal Diamond' plums. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 88: 2180-2185.
- Martinazzo, E. G., Perboni, A. T., Farias, M. E., Bianchi, V. J., Bacarin, M. A. 2011. Photosynthetic activity in the rootstock of hybrid peach trees submitted to water restriction and flooding. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 23: 231-236.
- Mazza, G., Miniati, E. 2018. Anthocyanins in fruits, vegetables, and grains. Publication Boca Raton, Florida, United State of America.
- McCarthy, J. J., Canziani, O. F., Leary, N. A. 2001. *Climate change 2001: Impacts, adaptation and vulnerability*. Cambridge: Cambridge University Press, United Kingdom.
- McDonald, M. P. y Visser, E. J. W. 2003. A study of the interaction between auxin and ethylene in wild type and transgenic ethylene-insensitive tobacco during adventitious root formation induced by stagnant root zone conditions. *Plant Biology*, 5: 550-556.
- Medina, C. L., Sanches, M. C., Tucci, M. L. S., Sousa, C. A. F., Cuzzuol, G. R. F., Joly, C. A. 2009. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. *Annals of Botany*, 104: 671-680.
- Mestre, L., Reig, G., Betrán, J. A., Pinochet, J., Moreno, M. A. 2015. Influence of peach-almond hybrids and plum-based rootstocks on mineral nutrition and yield characteristics of 'Big Top' nectarine in replant and heavy-calcareous soil conditions. *Scientia Horticulturae*, 192: 475-481.
- Mielke, M. S., de Almeida, A. A. F., Gomes, F. P., Aguilar, M. A. G., Mangabeira, P. A. O. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environment and Experimental Botany*, 50: 221-231.
- Miller, S. A., Smith, G. S., Boldingh, H. L. Johansson, A. 1998. Effects of water stress on fruit quality attributes of kiwifruit. *Annals of Botany*, 81: 73-81.
- Mirabile, C. 2010. Estudio zonal de drenaje del oasis irrigado del Río Tunuyán medio. Diez años de control freaticométrico. Centro Regional Andino – Instituto Nacional del Agua. https://www.ina.gov.ar/legacy/pdf/CRA-RYD-1_Mirabile_nivel_freatico_Tunuyan_Inferior.pdf
- Mitani, N., Matsumoto, R., Yoshioka, T., Kuniga, T. 2008. Citrus hybrid seedlings reduce initial time to flower when grafted onto shiikuwasha rootstock. *Scientia Horticulturae*, 116: 452-455.
- Mitchell, P. D. y Chalmers, D. J. 1982. The effects of reduced water supply on peach tree growth and yields. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 107: 853-856.
- Mollard, F. P., Striker, G. G., Ploschuk, E. L., Insausti, P. 2010. Subtle topographical differences along a floodplain promote different plant strategies among *Paspalum dilatatum* subspecies and populations. *Austral Ecology*, 35: 189-196.

- Mommer, L., Pedersen, O., Visser, E.J.W. 2004. Acclimation of a terrestrial plant to submergence facilitates gas exchange under water. *Plant Cell Environment*, 27: 1281-1287.
- Montevecchi, G., Vasile Simone, G., Mellano, M. G., Masino, F., Antonelli, A. 2013. Fruit sensory characterization of four Pescabivona, white-fleshed peach (*Prunus persica* (L.) Batsch), landraces and correlation with physical and chemical parameters. *Fruits*, 68: 195-207.
- Morandi, B., Manfrini, L., Tugnoli, L., Boini, A., Demetrio, G., Kushtrim, P., Melissa, B., Grappadelli, L. 2019. Sweet cherry water relations and fruit production efficiency are affected by rootstock vigor. *Journal of Plant Physiology*, 237: 43-50.
- Muleo, R., Iacona, C., Pistelli, L., Loreti, F. 2006. A novel Mr. S. 2/5 peach rootstock clone tolerant to flooding stress. *Advances in Horticultural Science*, 20: 208-214.
- Naumburg, E., Mata-González, R., Hunter, R., McLendon, T., Martin, D. 2005. Phreatophytic vegetation and groundwater fluctuations: A review of current research and application of ecosystem response modeling with an emphasis on great basin vegetation. *Environmental Management*, 35: 726-740.
- Nguyen, T. N., Tuan, P. A., Mukherjee, S., Son, S., and Ayele, B. T. 2018. Hormonal regulation in adventitious roots and during their emergence under waterlogged conditions in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 69: 4065 – 4082. doi: 10.1093/jxb/ery190.
- Ni, X-T., Gui, M-Y., Tan, L.L., Zhu, Q., Liu W-Z., and Li, Ch-X. 2019. Programmed Cell Death and Aerenchyma Formation in Water-Logged Sunflower Stems and Its Promotion by Ethylene and ROS. *Front. Plant Sci.* 9-1928: 1-15.
- Nicolas, E., Torrecilla, S., Dell Amico, J., Alarcon, J. J. 2005. The effect of short term flooding on the sap flow, gas exchange and hydraulic conductivity of young apricots trees. *Trees: Structure and Function*, 19: 51-57.
- Niinemets, Ü., Anten, N.P.R. (2009). Packing photosynthesis machinery: from leaf to canopy. In: *Photosynthesis in silico: Understanding complexity from molecules to ecosystems* (eds Laisk. A., Nedbal, L., Govindjee, J.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 363–399.
- Ojer, M. 2019. Frutales de carozo en la argentina. Situación actual y principales variedades. *Revista de Divulgación Científica, Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo*. Número 10.
- Orazem, P., Stampar, F., Hudina M. 2011. Fruit quality of Redhaven and Royal Glory peach cultivars on seven different rootstocks. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 59: 9394-9401.
- Ortiz Maldonado, G. y Carmona, V. 2008. Comportamiento y clasificación de riesgo freático Lavalle, Mendoza, Argentina. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo*, 2: 25-40.
- Ortiz Maldonado, G., Morábito, J., Rearte, E., Mastrantonio, L. 2010. Salinidad del agua freática en el área regadía del río Mendoza. CRA - Información del programa de riego y drenaje Para Riego y Drenaje. Instituto Nacional del agua. <https://www.ina.gob.ar/legacy/pdf/Cra-ryd-10.pdf>
- Palapol, Y., Ketsaa, S., Stevenson, D., Cooney, J. M., Allan, A. C., Ferguson, I. B. 2009. Colour development and quality of mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) fruit during ripening and after harvest. *Postharvest Biology and Technology*, 51: 349-353.
- Parent, C., Capelli, N., Berge, A., Crevecoeur, M., Dat, J. F. 2008. An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress*, 2: 20-27.

- Parker, D. D., Zilberman, P. D., Moulton, K. 1991. How quality relates to price in California fresh peaches. *California Agriculture*, 45: 14-16.
- Parolin, P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany*, 103: 359-376.
- Pezeshki, S. R. 1996. Response of three bottomland species with different flood tolerance capabilities to various flooding regimes. *Wetland Ecology and Management*, 4: 245-256.
- Pezeshki, S. R. y Chambers, J. L. 1985. Stomatal and photosynthetic response of sweet gum (*Liquidambar styraciflua*) to flooding. *Canadian Journal of Forest Research*, 15: 371-375.
- Pezeshki, S. R., DeLaune, R. D. 1998. Responses of seedling of selected woody species to soil oxidation-reduction conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 40: 123-133.
- Phung, H. T., Knipling, E. B. 1976. Photosynthesis and transpiration of *Citrus* seedlings under flooded conditions. *HortScience*, 11: 131-133.
- Pierik, R., Tholen, D., Poorter, H., Visser, E. J. W., Voesenek, L. A. C. J. 2006. The *Janus* face of ethylene: growth inhibition and stimulation. *Trends Plant Science*, 11: 176-183.
- Pimentel, P., Almada, R. D., Salvatierra, A., Toroa, G., Arismendi, M. J., Pino, M. T., Sagredo, B., Pinto, M. 2014. Physiological and morphological responses of *Prunus* species with different degree of tolerance to long-term root hypoxia. *Scientia Horticulturae*, 180: 14-23.
- Pinochet, J. 2010. 'Replantpac' (Rootpac®), a plum–almond hybrid rootstock for replant situations. *Hortscience* 45: 299-301.
- Pistelli, L., Iacona, C., Miano, D., Cirilli, M., Colao, M. C., Mensuali-Sodi, A., Muleo, R. 2012. Novel *Prunus* rootstock somaclonal variants with divergent ability to tolerate waterlogging. *Tree Physiology*, 32: 355-368.
- Ploetz, R.C., Schaffer, B. 1989. Effects of flooding and Phytophthora root rot on net gas exchange and growth of avocado. *Phytopathology*, 79: 204-208.
- Ponce, N. M. A., Ziegler, V. H., Stortz, C. A., Sozzi, G. O. 2010. Compositional changes in cell wall polysaccharides from japanese plum (*Prunus salicina* Lindl.) during growth and on-tree ripening. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58: 2562-2570.
- Ponnamperuma, F. N. 1972. Chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy* 24: 29-95.
- Ponnamperuma, F. N. 1984. Effects of flooding on soils. Pp 9-45 in Kozlowski, T. T. (ed.) *Flooding and plant growth*. Academic Press, Orlando, United State of America.
- Popper, Z. A. y Fry, S. C. 2005. Widespread occurrence of a covalent linkage between xyloglucan and acidic polysaccharides in suspension-cultured angiosperm cells. *Annals of Botany*, 96: 91-99.
- Pryor, R.J., Davidson, N. J. and Close, D.C. 2006. Waterlogging duration: interspecific comparison of *Leptospermum scoparium* (Forst et Forst.f.), *Acacia melanoxylon* (R. Br.), *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) and *Eucalyptus obliqua* (L'Herit). *Austral Ecology* 31: 408 – 416. doi: 10.1111/j.1442-9993.2006.01608.
- Purvis, A. C., Barmore, C. R. 1981 Involvement of ethylene in chlorophyll degradation in peel of citrus fruit. *Plant Physiology*, 68: 854-856.
- Qi, X., Li, Q., Shen, J. 2020. Sugar enhances waterlogging-induced adventitious root formation in cucumber by promoting auxin transport and signalling. *Plant Cell and Environment*, 43: 1545 – 1557. <https://doi.org/10.1111/pce.13738>

- Qiu, K., Li, Z., Yang, Z., Chen, J., Wu, S., Zhu, X. 2015. EIN3 and ORE1 accelerate degreening during ethylene-mediated leaf senescence by directly activating chlorophyll catabolic genes in *Arabidopsis*. *PLoS Genetic*, 11: 1-20.
- Ramina, A., Tonutti, P., McGlasson, W. 2008. Ripening, nutrition and postharvest physiology. pp 500-574 in Layne, D. R., Bassi, D. (eds.) *The Peach: Botany, Production and Uses*. CAB International, Wallingford, United Kingdom.
- Ramming, D.W. y Tanner, O. 1983. 'Nemared' peach rootstock. *HortScience*, 376.
- Ranney, T. G. 1994. Differential tolerance of eleven *Prunus* taxa to root zone flooding. *Journal of Environmental Horticulture*, 12: 138-141.
- Ranney, T.G. and Bir, R.E. 1994. Comparative flood tolerance of birch rootstocks. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 119: 43 - 48.
- Razouk, R., Ibjibij, J., Kajji, A., Karrou, M. 2013. Response of peach, plum and almond to water restrictions applied during slowdown periods of fruit growth. *American Journal of Plant Sciences*, 4: 561-570.
- Reid, D. M., Bradford, K. J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. Pp 195-219 in Kozlowski, T. T. (ed.) *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, United State of America.
- Reighard, G. L., Loreti, F. 2008. Rootstock development. Pp.193-200. In: Layne, D. R., Bassi, D. (eds.) *The Peach: Botany, Production and Uses*. CAB International, Wallingford, United Kingdom.
- Reilly, J., Tubiello, F., McCarl, B. 2003. U.S. Agriculture and climate change: new results. *Climatic Change*, 57: 43-69.
- Rieu, I., Cristescu, S. M., Harren, F. J. M., Huibers, W., Voeselek, L. A. C. J. 2005. RP-ACS1, a flooding-induced 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene of *Rumex palustris*, is involved in rhythmic ethylene production. *Journal of Experimental Botany*, 56: 841-849.
- Rivero, R. M., Ruiz, J. M., García, P. C., Lopez-Lefebvre, L. R., Sanchez, E., Romero, L. 2001. Resistance to cold and heat stress: Accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. *Plant Science*, 160: 315-321.
- Roitto, M., Sutinen, S., Wang, A., Domisch, T., Lehto, T. and Repo, T. 2019. Waterlogging and soil freezing during dormancy affected root and shoot phenology and growth of Scots pine saplings. *Tree Physiology*, 39: 805 – 818. doi: 10.1093/treephys/tpz003
- Romero, P., Gil-Muñoz, R., del Amor, F. M., Valdés, E., Fernández, J. I., Martínez-Cutillas, A. 2013. Regulated deficit irrigation based upon optimum water status improves phenolic composition in Monastrell grapes and wines. *Agricultural Water Management*, 121: 85-101.
- Rowell, D. L. 1981. Oxidation and reduction. pp. 401-461 in Greenland, D. J. and Hayes, M. H. B. (eds.) *The chemistry of soil processes*. John Wiley and Sons, Chichester, United Kingdom.
- Rubio-Cabetas, M. J., Amador, M. L., Gómez-Aparisi, J., Jaime, J., Sancho, S., 2011. Physiological and biochemical parameters involved in waterlogging stress in *Prunus*. *Acta Horticulturae*, 903: 1215-1224.
- Ruíz-Sánchez, M. C., Domingo, R., Morales, D., Torrecillas, A. 1996. Water relations of Fino lemon plants on two rootstocks under flooded conditions. *Plant Science*, 120: 119-125.
- Sachs, M., Vartapetian, B. 2007. Plant anaerobic stress I. Metabolic adaptation to oxygen deficiency. *Plant Stress*, 1: 123-135.

- Sage, R. F., Sharkey, T. D., Seemann, J. R. 1988. The in vivo response of the ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activation state and the pool sizes of photosynthetic metabolites to elevated CO₂ in *Phaseolus vulgaris* L. *Planta*, 174: 407-416.
- Sage, R. F., Sharkey, T. D., Seemann, J. R. 1990. Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in responses light intensity and CO₂ in the C₃ annuals *Chenopodium album* L. and *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiology*, 94: 1735-1742.
- Saglio, P. H. 1985. Effect of path or sink anoxia on sugar translocation in roots of maize seedlings. *Plant Physiology*, 77: 285-290.
- Sánchez, E. 2006. Las inundaciones y sus efectos sobre las plantas: un tema de debate. *Fruticultura y Diversificación*, 12: 6-7.
- Sánchez, G., Venegas-Caleron, M., Salas, J., Monforte, A., Badenes, M., Granell, A. 2013. An integrative "omics" approach identifies new candidate genes to impact aroma volatiles in peach fruit. *BMC Genomics*, 14: 343-351.
- Sánchez-Blanco, M. J., Alarcón, J. J., Planes, J., Torrecillas, A. 1994. Differential flood stress resistance of two almond cultivars based on survival, growth and water relations as stress indicators. *Journal of Horticultural Science*, 69: 947-953.
- Sasidharan, R., Bailey-Serres, J., Ashikari, M., Atwell, B.J., Colmer, T.D., Fagerstedt, K., Fukao, T., Geigenberger, P., Hebelstrup, K.H., Hill, R.D., Holdsworth, M.J., Ismail, A.M., Licausi, F., Mustrup, A., Nakazono, M., Pedersen, O., Perata, P., Sauter, M., Shih, M.-C., Sorrell, B.K., Striker, G.G., van Dongen, J.T., Whelan, J., Xiao, S., Visser, E.J.W. and Voesenek, L.A.C.J. 2017. Community recommendations on terminology and procedures used in flooding and low oxygen stress research. *New Phytologist*, 214: 1403 - 1407. <https://doi.org/10.1111/nph.14519>.
- Sasidharan, R., Hartman, S., Liu, Z., Martopawiro, S., Sajeev, N., van Veen, H., Yeung, E., Voesenek, L. A. C. J. 2017. Signal dynamics and interactions during flooding stress. *Plant Physiology*, 176: 1106-1117.
- Save, R. y Serrano, L. 1986. Some physiological and growth responses of kiwifruit (*Actinidia chinensis*) to flooding. *Physiologia Plantarum*, 66: 75-78.
- Schaffer, B. y Ploetz, R. C. 1989. Gas exchange characteristics as indicators of damage thresholds for phytophthora root rot in flooded and non flooded avocado trees. *HortScience*, 14: 653-655.
- Schaffer, B., Andersen, P. C., Ploetz, R. 1992. Responses of Fruit Crops to Flooding. *Horticultural Reviews*, John Wiley and Sons, United Kingdom.
- Schwab, W., Davidovich-Rikanati, R., Lewinsohn, E. 2008. Biosynthesis of plant-derived flavor compounds. *The Plant Journal*, 54: 712-732.
- Secchi, F., Lovisolo, C., Schubert, A. 2007. Expression of OePIP2.1 aquaporin gene and water relations of *Olea europaea* twigs during drought stress and recovery. *Annals of Applied Biology*, 150: 163-167.
- Sena Gomes, A. R. y Kozlowski, T. T. 1980. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant Physiology*, 66: 267-271.
- Sena Gomes, A. R. y Kozlowski, T. T. 1986. Effect of flooding on water relations and growth of *Theobroma cacao* var. catongo seedlings. *Journal of Horticultural Science*, 61: 265-276.
- Setter, T. L. y Laureles, E.V. 1996. The beneficial effect of reduced elongation growth on submergence tolerance in rice. *Journal of Experimental Botany*, 47: 1551-1559.
- Seymour, G. B., Taylor, J. E., Tucker, G. A. 1993. Biochemistry of fruit ripening. Chapman and Hall Publishers, London, United Kingdom.

- Shaybany, B. y Martin, G.C. 1977. Abscisic acid identification and its quantitation in leaves of *Juglans* seedlings during waterlogging. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 102: 300-302.
- Siebel, H. N. y Blom, C. W. P. M. 1998. Effects of irregular flooding on the establishment of tree species. *Acta Botanica Neerlandica*, 47: 231-240.
- Singleton, V. L., Orthofer, R., Lamuela-Raventos, R. M. 1999. Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of Folin-Ciocalteu reagent. *Methods in Enzymology*, 299: 152-178.
- Smith, M. W. y Ager, P. L. 1988. Effects of soil flooding on leaf gas exchange of seedling pecan trees. *Hortscience*, 23: 370-372.
- Smith, M. W. y Huslig, S. M. 1990. Effect of flood-preconditioning and drought on leaf gas exchange and plant water relations in seedlings of pecan. *Environment and Experimental Botany*, 30: 489-496.
- Soares Chavez, A. L. y de Mello-Farias, P. C. 2006. Ethylene and fruit ripening: From illumination gas to the control of gene expression, more than a century of discoveries. *Genetics and Molecular Biology*, 29: 508-515.
- Sojka, R. E. 1988. Measurement of root porosity (volume of root airspace). *Environmental and Experimental Botany*, 28: 275-280.
- Sortino, G., Gallotta, A., Farina, V., Allegra A. 2017. Shelf-life and quality of fresh-cut peach cv 'Ruby Rich' at different maturity stage. *Chemical Engineering Transactions*, 58: 409-414
- Sozzi, G. O. 2007. Árboles frutales: ecofisiología, cultivo y aprovechamiento. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Steffens, B. and Rasmussen, A. 2016. The physiology of adventitious roots. *Plant Physiology*, 170: 603 - 617.
- Striegler, R.K., Howell, G.S. and Flore, J.A. 1993. Influence of rootstock on the response of Seyval grapevines to flooding stress. *American Journal of Enology and Viticulture*, 44: 313 - 319.
- Striker, G. G., Insausti, P., Grimoldi, A. A. 2008. Flooding effects on plant recovery from defoliation in the grass *Paspalum dilatatum* and the legume *Lotus tenuis*. *Annals of Botany*, 102: 247-254.
- Striker, G. G., Insausti, P., Grimoldi, A. A., León, R. J. C. 2006. Root strength and trampling tolerance in the grass *Paspalum dilatatum* and the dicot *Lotus glaber* in flooded soil. *Functional Ecology*, 20: 4-10.
- Striker, G. G., Insausti, P., Grimoldi, A. A., Ploschuk, E. L., Vasellati, V. 2005. Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. *Plant and Soil*, 276: 301-311.
- Stromberg, C. J. 2001. Restoration of riparian vegetation in the south-western United States: Importance of flow regimes and fluvial dynamism. *Journal of Arid Environments*, 49: 17-34.
- Su, L., Diretto, G., Purgatto, E., Danoun, S., Zouine, M., Li, Z., Roustan, J., Bouzayen, M., Giuliano, G., Chervin, C. 2015. Carotenoid accumulation during tomato fruit ripening is modulated by the auxin-ethylene balance. *BMC Plant Biology*, 15: 114-121.
- Syvertsen, J. P. Zablutowicz, R. M., Smith, M.L. 1983. Soil temperature and flooding effects on two species of citrus. *Plant and Soil*, 72: 3-12.
- Szöllösi, R. 2014. Superoxide dismutase (SOD) and abiotic stress tolerance in plants. Pp 89-129 in Ahmad, P. (ed.) *Oxidative damage to plants*. Elsevier, New York, United State of America.

- Tan, X., Xu, H., Khan, S., Equiza, M.A., Lee, S.H., Vaziriyeganeh, M., Zwiazek, J.J. 2018. Plant water transport and aquaporins in oxygen-deprived environments. *Journal of Plant Physiology*, 227: 20-30.
- Tang, Z. C. y Kozlowski T. T. 1984. Ethylene production and morphological adaptations of woody plants to flooding. *Canadian Journal of Botany*, 62:1659-1664.
- Tardieu, F. y Simonneau T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviors. *Journal of Experimental Botany*, 49: 419-432.
- Tong, C., Hill, C.B., Zhou, G., Zhang, X., Jia, Y., Li, C. 2021. Opportunities for Improving Waterlogging Tolerance in Cereal Crops—Physiological Traits and Genetic Mechanisms. *Plants*, 10: 1560. <https://doi.org/10.3390/plants10081560>
- Tonutti, P., Bonghi, C., Ruperti, B., Tornicelli, G.B., Ramina, A. 1997. Ethylene evolution and 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase gene expression during early development and ripening of peach fruit. *Journal of American Society for Horticultural Science*, 122: 642-647.
- Topa, M. A. y Cheeseman, J. M. 1992. Effects of root hypoxia and a low P supply on relative growth, carbon dioxide exchange rates and carbon partitioning in *Pinus serotina* seedlings. *Physiologia Plantarum*, 86: 136-144.
- Topa, M. A. y McLeod, K. W. 1988. Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: A possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. *Physiologia Plantarum*, 68: 540-550.
- Tournaire-Roux, C., Sutka, M., Javot, H., Gout, E., Gerbeau, P., Luu, D. T., Richard Bligny, R., Maurel, C. 2003. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature*, 425: 393-397.
- Tsantili, E., Shin, Y., Nock, J., Watkins, C. 2010. Antioxidant concentrations during chilling injury development in peaches. *Postharvest Biology and Technology*, 57: 27-34.
- Tzeng H.Y., Wang W., Tseng Y.H., Chiu C.A., Kuo, C.C. 2018. Tree mortality in response to typhoon-induced floods and mudslides is determined by tree species, size, and position in a riparian Formosan gum forest in subtropical Taiwan. *PLOS ONE* 13: e0190832. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190832>
- Valero, D., Martí, D., Valverde, J. M., Guillen, F., Serrano M. 2003. Quality improvement and extension of shelf life by 1-methylcyclopropene in plum as affected by ripening stage at harvest. *Innovative Food Science Emerging Technology*, 4: 339-348.
- Van de Poel, B. y Van Der Straeten, D. 2014. 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in plants: more than just the precursor of ethylene!. *Frontiers in Plant Science*, 5: 1-11.
- Van der Graaff, E., Schwacke, R., Schneider, A., Desimone, M., Flügge, U., Kunze, R. 2006. Transcription analysis of Arabidopsis membrane transporters and hormone pathways during developmental and induced leaf senescence. *Plant Physiology*, 141: 776-792.
- Van der Straeten, D., Zhou, Z., Prinsen, E., Van Onckelen, H. A., van Montagu, M. C. 2001. A comparative molecular-physiological study of submergence response in lowland and deepwater rice. *Plant Physiology*, 125: 955-968.
- van Veen, H., Mustroph, A., Barding, G. A., Vergeer-van Eijk, M., Welschen-Evertman, R. A. M., Pedersen, O., et al. 2013. Two *Rumex* species from contrasting hydrological niches regulate flooding tolerance through distinct mechanisms. *Plant Cell*, 25: 4691 – 4707. doi: 10.1105/tpc.113.119016
- Vartapetian, B. B. y Jackson, M. B. 1997. Plant Adaptations to Anaerobic Stress. *Annals of Botany*, 79: 3-20.

- Veihmeyer, F. J. y Hendrickson, A. H. 1949. Methods of measuring field capacity and permanent wilting percentage of soils. *Soil Science*, 68: 75-94.
- Vervuren, P. J. A., Blom, C. W. P. M., de Kroon, H. 2003. Extreme flooding events on the Rhine and the survival and distribution of riparian plant species. *Journal of Ecology*, 91: 135-146.
- Vidoz, M.L., Loreti, E., Mensuali, A., Alpi, A., Perata, P. 2010. Hormonal interplay during adventitious root formation in flooded tomato plants. *Plant Journal*, 63: 551 – 562.
- Vidoz, M.L., Mignolli, F., Aispuru, H.T., Mroginski, L.A. 2016. Rapid formation of adventitious roots and partial ethylene sensitivity result in faster adaptation to flooding in the aerial roots (aer) mutant of tomato. *Scientia Horticulturae*, 201: 2016, 130 – 139. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.01.032>.
- Villarreal, P. y Santagni, A. 2005. Pautas tecnológicas: frutales de carozo Manejo y análisis económico financiero. Ediciones INTA, Argentina.
- Visser, E. J. W. 1995. Adventitious root formation in flooded plants. PhD thesis, University of Nijmegen, The Netherlands.
- Visser, E. J. W., Blom, C. W. P. M., Voeselek, L. A. C. J. 1996. Flooding induced adventitious rooting in *Rumex*: morphology and development in an ecological perspective. *Acta Botanica Neerlandica*, 45: 17-28.
- Visser, E. J. W., Heijink, C. J., van Hout, K. J. G. M., Voeselek, L. A. C. J., Barendse, G. W. M., Blom, C. W. P. M. 1995. Regulatory role of auxin in adventitious root formation in two species of *Rumex*, differing in their sensitivity to waterlogging. *Physiologia Plantarum*, 93: 116-122.
- Visser, E., Nabben, R., Blom, C., Voeselek, L. 1997. Elongation by primary lateral roots and adventitious roots during conditions of hypoxia and high ethylene concentrations. *Plant, Cell and Environment*, 20: 647-653.
- Voeselek, L. A. C. J., Banga, M., Their, R. H., Mudde, C. M., Harren, F. J. M., Barendse, G. W. M., Blom, C. W. P. M. 1993. Submergence-induced ethylene entrapment, and growth of two plant species with contrasting flooding resistances. *Plant Physiology*, 103: 783-791.
- Voeselek, L. A. C. J., Blom, C. W. P. M. 1999. Stimulated shoot elongation: a mechanism of semiaquatic plants to avoid submergence stress. Pp. 431-448 in Lerner, H. R. (ed.) *Plant Responses to Environmental Stress: From Phytohormones to Genome Reorganization*, Marcel Dekker, New York, United State of America.
- Voeselek, L. A. C. J., Colmer, T. D., Pierik, R., Millenaar, F. F., Peeters, A. J. M. 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*, 170: 213-226.
- Vreeburg, R. A. M., Benschop, J. J., Peeters, A. J. M., Colmer, T. D., Ammerlaan, A. H. M. 2005. Ethylene regulates fast apoplastic acidification and expansin. A transcription during submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris*. *Plant Journal*, 43: 597-610.
- Vu, C. V. y Yelenosky, G. 1991. Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. *Physiologia Plantarum*, 81: 7-14.
- Wample, R. L. y Davis, R.W. 1983 Effect of flooding on starch accumulation in chloroplasts of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Physiology*, 73: 195-198.
- Wample, R. L. y Reid, D. M. 1978. Control of adventitious root production and hypocotyl hypertrophy of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in response to flooding. *Physiologia Plantarum*, 44: 351-358.
- Wang, A.F., Roitto, M., Sutinen, S., Lehto, T., Heinonen, J., Zhang, G. 2015. Waterlogging in late dormancy and the early growth phase affected root and leaf morphology in

- Betula pendula* and *Betula pubescens* seedlings. *Tree Physiology*, 36: 86 – 98. doi: 10.1093/treephys/tpv089
- Wang, S., Lin, H., Saito, T., Ohkawa, K., Ohara, H., Jia, H., Kondo, S. 2019. Abscisic acid affects ethylene metabolism and carotenoid biosynthesis in Japanese apricot (*Prunus mume* Sieb. et Zucc.). *Agri Gene*, 12: 100083.
- Wang, T. y Arteca, R. N. 1992. Effects of low root stress on ethylene biosynthesis in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill cv Heinz 1350). *Plant Physiology*, 98: 97-100.
- Wang, X., Ma, Q., Wang, R., Wang, P., Liu, Y., Mao, T. 2020. Submergence stress-induced hypocotyl elongation through ethylene signaling-mediated regulation of cortical microtubules in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 71: 1067 – 1077.
- Watanabe, H., Saigusa, M., Hase, S., Hayakawa, T., Satoh, S. 2004. Cloning of a cDNA encoding an ETR2-like protein (Os-ERL1) from deepwater rice (*Oryza sativa* L.) and increase in its mRNA level by submergence, ethylene, and gibberellin treatments. *Journal of Experimental Botany*, 55: 1145-1148.
- Wazir, F.K., Smith, M.W., Akers, S.W. 1988. Effects of flooding on phosphorous levels in pecan seedlings. *Hortscience*, 23: 595-597.
- Winkel, B. S. J. 2004. Metabolic channeling in plants. *Annual Review Plant Biology*, 55: 85-107.
- Woodrow, L. y Grodzinski, B. 1989. An evaluation of the effects of ethylene on carbon assimilation in *Lycopersicon esculentum*. *Journal of Experimental Botany*, 40: 361-368.
- Yamamoto, F., Kozłowski, T. T. 1987. Effect of flooding of soil on growth, stem anatomy and ethylene production of *Cryptomeria japonica* seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2: 45-50.
- Yamauchi, T., Watanabe, K., Fukazawa, A., Mori, H., Abe, F., Kawaguchi, K., Oyanagi, A., Nakazono, M. 2014. Ethylene and reactive oxygen species are involved in root aerenchyma formation and adaptation of wheat seedlings to oxygen-deficient conditions. *Journal of Experimental Botany*, 65: 261 – 273.
- Yang, S. F. 1985. Biosynthesis and action of ethylene. *Horticultural Science*, 20: 41-45.
- Yang, S. F. y Hoffman, N. E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35: 155-190.
- Yin, X. R., Xie, X. L., Xia, X. J., Yu, J. Q., Ferguson, I. B., Giovannoni, J. J. 2016. Involvement of an ethylene response factor in chlorophyll degradation during citrus fruit degreening. *Plant Journal*, 86: 403-412.
- Zarrouk, O., Gogorcena, Y., Gómez-Aparisi, J., Betrán, J. A., Moreno, M. A. 2005. Influence of almond × peach hybrids rootstocks on flower and leaf mineral concentration, yield and vigour of two peach cultivars. *Scientia Horticulturae*, 106: 502-514.
- Zellnig, G., Perktold, A. and Zechmann, B. 2010. Fine structural quantification of drought-stressed *Picea abies* (L.) organelles based on 3D reconstructions. *Protoplasma*, 243, 129-136.
- Zhang, H., Li, G., Yan, C. 2021. Depicting the molecular responses of adventitious rooting to waterlogging in melon hypocotyls by transcriptome profiling. *Biotechnology*, 11: 351. <https://doi.org/10.1007/s13205-021-02866-w>
- Zhang, J., Davies, W. J. 1986. Chemical and hydraulic influences on the stomata of flooded plants. *Journal of Experimental Botany*, 37: 1479-1491.
- Zhang, W., Franco, C., Curtin, C., Conn, S. 2004. To stretch the boundary of secondary metabolite production in plant cell-based bioprocessing: anthocyanin as a case study. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*, 5: 264-271.

- Zhang, Y., Butelli, E., Martin, C. 2014. Engineering anthocyanin biosynthesis in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 19: 81-90.
- Ziegler, V.H., Ploschuk, E., Weibel, A.M., Insausti, P. 2017. Short-term responses to flooding stress of three *Prunus* rootstocks. *Scientia Horticulturae*, 224: 135-141.
- Zrig, A., Tounekti, T., Vadel, A. M., Mohamed, A. B., Valero, D., Serrano, M. 2011. Possible involvement of polyphenols and polyamines in salt tolerance of almond rootstocks. *Plant Physiology and Biochemistry*, 49: 1313-1322.
- Zykwinska, A. W., Ralet, M. C. J., Garnier, C. D., Thibault, J. F. J. 2005. Evidence for *in vitro* binding of pectin side chains to cellulose. *Plant Physiology*, 139: 397-407.