

# Intercambio gaseoso de dos clones de *Paulownia elongata* × *fortunei* al primer año de desarrollo vegetativo en tres sitios del centro-sur de Chile

## Gas exchange of two clones of *Paulownia elongata* × *fortunei* at the first year of vegetative growth at three sites of the south-central Chile

DAVID SALGUERO<sup>1</sup>, FERNANDO MUÑOZ<sup>1\*</sup>, JORGE CANCINO<sup>1</sup>, VIVIANA FLÓREZ<sup>1</sup>, RAFAEL RUBILAR<sup>1</sup>, EDUARDO ACUÑA<sup>1</sup> & RODRIGO OLAVE<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Victoria 631, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

<sup>2</sup>Agri-Food & Biosciences Institute, Northern Ireland, United Kingdom.

\*fmunoz@udec.cl

### RESUMEN

Las especies del género *Paulownia* (Paulowniaceae) presentan alta tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> y eficiente utilización de flujos de fotones fotosintéticos (PPFD), lo que les permite alcanzar altas tasas de crecimiento. Se investigó la respuesta de intercambio gaseoso, al primer año de desarrollo vegetativo, de dos clones de *Paulownia elongata* × *fortunei* establecidos en tres sitios de condiciones edafoclimáticas diferentes (Trehualemu, El Vergel y La Isla) ubicados en las Regiones del Maule y del Biobío, en Chile central. El intercambio gaseoso se midió mensualmente en seis hojas (de plantas diferentes) por clon por sitio, utilizando PPFD de 1500 ± μmol fotones/m<sup>2</sup>/s, determinando fotosíntesis neta (*An*), transpiración (*E*), conductancia estomática (*Gs*) y eficiencia instantánea en uso del agua (*WUE*) calculada como la relación *An/E*. La respuesta fotosintética neta (*A*) a PPFD de 2400, 1500, 1200, 900, 750, 400, 150, 100 y 0 μmol fotones/m<sup>2</sup>/s se midió mensualmente en una hoja de una planta por clon por sitio utilizando equipo IRGA. Con el conjunto de pares de datos (*A*, PPFD) obtenidos para cada sitio, clon y mes, se ajustaron curvas de luz. Para determinar diferencias significativas entre clones, se compararon los parámetros obtenidos del ajuste. Como resultado se determinó que, dependiendo del sitio y clon, al mes último de medición, alta respuesta fotosintética neta (*A*) entre 19,7 y 33,4 μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/s fueron alcanzadas a los 2400 μmol fotones/m<sup>2</sup>/s, no encontrándose saturación lumínica (*A<sub>sat</sub>*), obteniéndose a la vez puntos de compensación entre 96 y 69 μmol fotones/m<sup>2</sup>/s (cuando *A* = 0), respectivamente, indicando que la alta intensidad de radiación es un factor ambiental importante en la regulación de la fotosíntesis de los clones estudiados. El análisis de varianza del intercambio gaseoso evidenció presencia de interacción sitio × clon en *An*, *Gs* y *E*, no así en *WUE*; alcanzando en sitios con mayor contenido de agua (CH) valores máximos de *An* entre 17,1 y 21,3 μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/s con diferencias no significativas entre clones, en comparación al sitio con menor CH que presenta valores de *An* entre 12,4 y 19,2 μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/s, difiriendo significativamente entre clon. Los cambios de *An* son afectados significativamente por *Gs* y *E*. Los parámetros del modelo ajustado con los datos de *A*/PPFD, no presentaron diferencias significativas entre clones en sitios con mejores condiciones edafoclimáticas, en especial, mayor contenido de agua disponible en el suelo para las plantas. Se determina que para establecer cultivos de estos clones en Chile es necesario la selección de sitios que presenten condiciones edafoclimáticas similares al sitio El Vergel.

**PALABRAS CLAVE:** Respuesta fisiológica, fotosíntesis, curva de luz, Paulowniaceae.

### ABSTRACT

The species of genus *Paulownia* (Paulowniaceae) have high rate of CO<sub>2</sub> assimilation and efficient use of photosynthetic photon fluxes (PPFD), allowing them to achieve high growth rates. We investigated the response of gas exchange, in the first year of vegetative development of two clones of *Paulownia elongata* × *fortunei* established at three sites conditions different edaphoclimatic (Trehualemu, El Vergel and La Isla) located in the regions of Maule and Biobío, in central Chile. Gas exchange was measured monthly six leaves (of different plants) per clone per site using PPFD of 1500 μmol ± photons/m<sup>2</sup>/s, determining net photosynthesis (*An*), transpiration (*E*), stomatal conductance (*Gs*) and instantaneous water use efficiency (*WUE*) calculated as the *An/E* ratio. The net photosynthetic response (*A*) to PPFD of 2400, 1500, 1200, 900, 750, 400, 150, 100 and 0 μmol photons/m<sup>2</sup>/s was measured monthly in a leaf of a plant per clone per site using equipment IRGA.

With the set of data pairs ( $A$ , PPFD) obtained for each site, clone and month, adjusted light curves. To determine significant differences between clones, the parameters obtained from the adjusted were compared. As a result it was determined that depending on the site and clone, the last month of measurement, high net photosynthetic response ( $A$ ) between 19.7 and 33.4  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$  were achieved to the 2400  $\mu\text{mol photons}/\text{m}^2/\text{s}$ , not being light saturation ( $A_{\text{sat}}$ ), obtaining at the same time compensation points between 96 and 69  $\mu\text{mol photons}/\text{m}^2/\text{s}$  (when  $A=0$ ), respectively, indicating that the high intensity of radiation is an important environmental factor in the regulation of photosynthesis of the studied clones. The variance analysis of gas exchange showed presence of interaction site  $\times$  clone in  $An$ ,  $G_s$  and  $E$ , not in  $WUE$ ; reaching in places with higher content of water (CH) maximum values of  $An$  between 17.1 and 21.3  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$  with difference not significant between clones, in comparison to the site with smaller CH which presents values of  $An$  between 12.4 and 19.2  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ , differing significantly between clone. The changes of  $An$  are significantly affected by  $G_s$  and  $E$ . The parameters of the model adjusted with data of  $A$ /PPFD, did not show significant differences between clones in sites with best edaphoclimatic conditions, in particular, higher content of water available in the soil for plants. It is determined that for crops of these clones in Chile is necessary selecting sites that have edaphoclimatic conditions similar at site El Vergel.

**KEYWORDS:** Physiological response, photosynthesis, light curve, Paulowniaceae.

## INTRODUCCIÓN

El género *Paulownia* (Paulowniaceae) es originario de China, donde se cultiva por más de 2.600 años. Posee alrededor de diecisiete especies (Barton *et al.* 2007, Woods 2008), de las cuales las más estudiadas y utilizadas para proyectos forestales y agroforestales son: *P. elongata* S. Y. Hu, *P. fortunei* (Seem.) Hemsl., *P. tomentosa* (Thunb.) Steud., *P. kawakamii* T. Itô., *P. catalpifolia* T. Gong, *P. taiwaniana* T.W. Hu & H.J. Chang y *P. fargesii* Franch. (Zhu *et al.* 1986, Hong *et al.* 1998).

Las especies del género *Paulownia* presentan un rápido crecimiento, el cual es atribuible a su condición metabólica C4, que se caracteriza por una alta tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (Woods 2008) y la eficiente utilización de altos flujos de fotones fotosintéticos para la fijación de carbono, que las distingue de las plantas con metabolismo C3 que requieren bajos flujos de fotones fotosintéticos para ser eficientes, aunque este requerimiento puede variar entre especies en relación con factores agroclimáticos limitantes presentes en cada sitio (Reigosa *et al.* 2003).

A partir de la década de 1990, el género empieza a ser desarrollado genéticamente, con el objeto de adaptarlo a distintos climas y permitir su cultivo para reforestación con fines maderables y energéticos (Woods 2008). Actualmente se ha introducido como cultivo en una amplia variedad de sitios alrededor del mundo (Zhu *et al.* 1986, Barton *et al.* 2007, Woods 2008), a pesar de esto, existe muy poca información científica sobre la respuesta fisiológica del género a la variabilidad ambiental de los sitios donde ha sido introducido, información que es relevante para la toma de decisiones sobre introducción de especies o variedades del género en sitios específicos.

Es conocido que la variabilidad ambiental de los sitios es un elemento clave en la supervivencia y crecimiento de las plantas (Harrington 1999), ya que determina diferencias en las tasas de intercambio gaseoso (fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática) y de uso del agua. Estas diferencias pueden observarse incluso entre especies

del mismo género creciendo en las mismas condiciones edafoclimáticas (Orlovic *et al.* 1998, Ngugi *et al.* 2003). Por ejemplo, Liu *et al.* (2003) detectaron diferencias en los parámetros de intercambio gaseoso en tres especies del género *Salix* establecidos en un sitio semiárido de China, donde *S. matsudana* Koidz., especie introducida, presentó a lo largo del día menores tasas de fotosíntesis y conductancia estomática que las especies nativas *S. gordejievii* Y.L. Chang & Skvortsov y *S. microstachya* Turz. ex Trautv. El efecto del agua en la tasa de fotosíntesis y conductancia estomática fue estudiado por Ngugi *et al.* (2003, 2004), determinando para las especies *Eucalyptus argophloia* Blakely y *E. cloeziana* F. Muell. altas tasa de fotosíntesis (13,4 y 7,8  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{seg}$ ) y conductancia estomática (194,3 y 70,5  $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{seg}$ ), respectivamente, en presencia de 100% de contenido humedad del suelo. La reducción del contenido de humedad al 70 y 50%, redujo la tasa de fotosíntesis y conductancia estomática de ambas especies en un 30 y 50%, respectivamente (Ngugi *et al.* 2003, 2004).

La tasa de fotosíntesis depende básicamente de las condiciones de radiación, temperatura y agua disponible (Lambers *et al.* 1998). Así los sitios con alta radiación y temperatura, y una baja disponibilidad de agua propiciarían un cierre estomático, el que reduciría la tasa de asimilación fotosintética, conductancia estomática y transpiración (Peña-Rojas *et al.* 2004, Llano-Sotelo *et al.* 2010); este mecanismo puede ser beneficioso para la planta al conseguir reducir la pérdida de agua por las hojas, cuando este recurso hídrico se encuentre limitado. De esta manera, se evidencia una estrecha relación entre el intercambio gaseoso y el déficit hídrico, lo que a la vez se verá reflejado en la inhibición de la tasa de crecimiento de las plantas (Donoso & Ruiz 2001).

A pesar de que el género *Paulownia* está presente en diferentes localidades de Chile como árbol ornamental, principalmente *P. tomentosa* (Hoffmann 1998, Alvarado *et al.* 2013), no hay ningún estudio conocido sobre el potencial de crecimiento en diámetro y altura, y su respuesta fisiológica, relacionado con la variabilidad ambiental de los sitios en que ha sido introducido. Investigaciones de este

tipo son necesarias para entender la respuesta de crecimiento a diferentes condiciones ambientales y asegurar así una introducción exitosa (Zhu *et al.* 1986, Llano-Sotelo *et al.* 2010).

Este estudio tiene por objetivo determinar la respuesta de intercambio gaseoso de dos clones de *P. elongata* × *fortunei*, al primer año de desarrollo vegetativo, en tres sitios diferentes de la zona centro-sur de Chile.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO

La investigación se realizó en tres sitios con características edofoclimáticas diferentes, localizados en la zona centro-sur de Chile, en las Regiones del Maule y del Biobío (Fig. 1). Las principales variables climáticas (según Del Pozo & Del Canto 1999) y de suelo (según Santis 2005) de los sitios se presentan en la Tabla I.

### MATERIAL VEGETAL Y ESTABLECIMIENTO DE LOS ENSAYOS

Se utilizaron clones de *P. elongata* × *fortunei* por su disponibilidad en viveros chilenos y su utilización en investigaciones en Europa, que permite comparar los resultados de la introducción en Chile. Además produce semillas no viables que limita su riesgo como planta invasora.

El establecimiento de los ensayos, en cada uno de los sitios, se realizó entre mayo y diciembre del año 2011. Este consistió en la preparación del suelo, delimitación del área

de estudio y plantación del material vegetal.

La preparación del suelo, realizado en mayo, incluyó subsolado mecanizado hasta los 80 cm de profundidad, con 2 m de distancia entre líneas de subsolado, y en septiembre un control químico de malezas con herbicida sin efecto residual. La delimitación del área de estudio se realizó en septiembre, con el fin de impedir el ingreso de animales que pudieran causar daños a las plantas.

En cada ensayo, entre el 27 de octubre y 14 de diciembre, se plantaron dos clones del híbrido de *Paulownia elongata* × *fortunei*, denominados clon 112® (P1) y clon liberado (P2). El material vegetal, de ambos clones, introducidos desde España, fue multiplicado *in vitro* en dos viveros de la zona centro-sur de Chile; las plantas del clon P1 se produjeron en contenedores individuales de polietileno rígido soplado, con 220 cm<sup>3</sup> de sustrato en mezcla de 70% de turba y 30% de perlita. Las plantas del clon P2 se produjeron en bandejas de poliestireno expandido de pirámide invertida, conformada de 60 cavidades con 280 cm<sup>3</sup> de sustrato en mezcla de turba y perlita. La plantación se realizó en casillas de tamaño 30 cm x 30 cm de ancho y 30 cm de profundidad, utilizando pala plantadora neozelandesa (dimensión de la cuña de 15 cm de ancho y 30 cm de largo), ubicadas cada 5 m dentro de las líneas de subsolado, espaciamiento 2 m x 5 m (1000 plantas ha<sup>-1</sup>). Al momento de la plantación se incorporó al suelo 2 g de hidrocapturador (ALCOMER B-3) por casilla, en una base de 1 L de agua. En los tres sitios de ensayo se establecieron 1.458 plantas (81 plantas en cada una de las 18 unidades experimentales), en una superficie de 1,458 ha. Después de la plantación y hasta abril de 2012

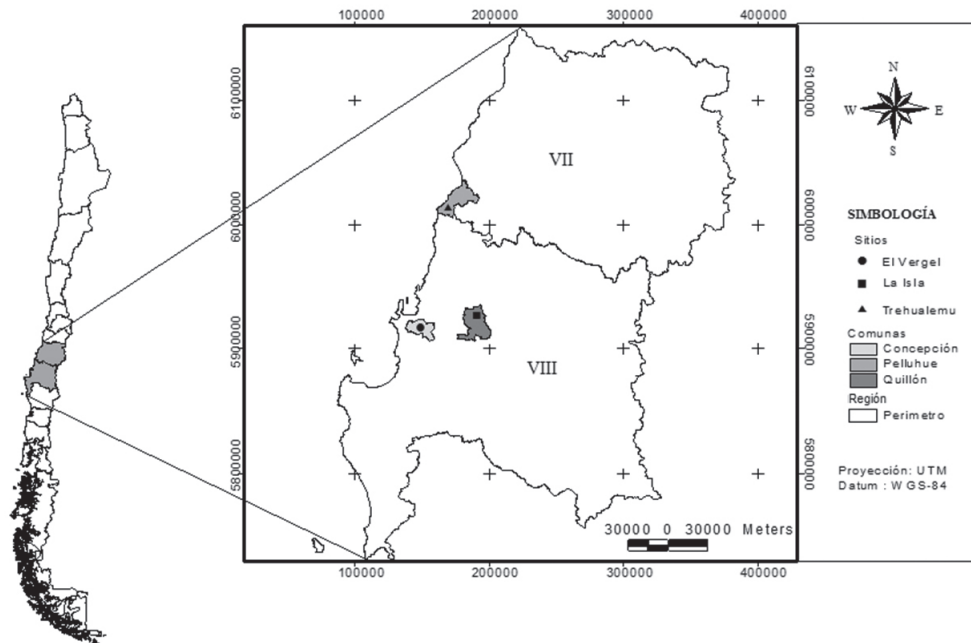


FIGURA 1. Localización de los tres sitios experimentales en las Regiones del Maule y Biobío en el centro-sur de Chile.

FIGURE 1. Location of the three experimental sites in the regions of Maule and Biobío in south-central Chile.

TABLA I. Resumen de variables climáticas y de suelo de los sitios utilizados en los ensayos.

TABLE I. Summary of climatic and soil variables of the sites used in the trials.

VARIABLES	SITIO		
	LA ISLA	TREHUALEMU	EL VERGEL
Ubicación: Región/comuna/ coordenadas	Del Biobío/Quillón/ 36°44'12''S - 72°26'49''O	Del Maule/Pelluhue/ 35°58'29''S - 72°45'8''O	Del Biobío/Concepción/ 36°50'30''S - 72°54'26''O
Zona Agroclimática	Valle central	Secano costero	Secano costero
Clima	Mediterráneo templado cálido con estación seca de 4 a 5 meses, entre noviembre y marzo	Templado cálido con estación seca de 4 a 6 meses, entre octubre y marzo	Templado cálido con estación seca de 4 a 5 meses, entre noviembre y marzo
Temperatura promedio anual	13,5°C	14,1°C	12,2°C
Temperatura estival	Max 28,0°C Min 10,9°C	Max 24,4°C Min 12,0°C	Max 22,8°C Min 8,9°C
Temperatura invernal	Max 12,3°C Min 3,7°C	Max 14,6°C Min 6,0°C	Max 12,9°C Min 5,1°C
Precipitación media anual	1055 mm	898 mm	1196 mm
Humedad relativa mensual	30,1%	44,3%	37,7%
Evapotranspiración potencial	846 mm	720 mm	660 mm
Suelo: Serie/ tipo/pendiente	Llahuecuy (LHY)/ Entisol/0-3%	Cobquecura (CBC)/ Inceptisol/5-8%	Treguaco (TG)/ Inceptisol/30 %

se efectuó riego semanal de 1 L de agua por planta, lo cual permitió mantener mínimas condiciones de humedad en el periodo estival. Mediciones de humedad se efectuaron mensualmente en cada sitio de ensayo entre enero y marzo de 2012 (Tabla II).

#### DISEÑO EXPERIMENTAL Y MEDICIÓN DE PARÁMETROS FISIOLÓGICOS

Los ensayos se establecieron, en cada sitio, siguiendo un diseño experimental de bloques completos al azar, con dos tratamientos (clones) y tres repeticiones (6 unidades experimentales por sitio, en total en los tres sitios evaluados son 18 unidades experimentales); donde cada unidad experimental correspondió a una parcela de 81 plantas (nueve hileras con nueve plantas por hilera), que incluye plantas en hileras de borde y 25 plantas en el núcleo de la parcela.

La medición de contenido de humedad en el suelo y las variables de intercambio gaseoso en la planta, se realizó usando una submuestra de dos plantas por unidad experimental seleccionadas al azar (total 36 plantas en todo el ensayo), de tamaño cercano al tamaño promedio del núcleo de la parcela, medidas en 4 oportunidades (144 mediciones). Adicionalmente, la determinación de curva de luz se realizó en una planta por clon, seleccionada al azar en cada sitio de ensayo (total 6 plantas), medidas en 4 oportunidades con nueve niveles de PPF (216 mediciones). Las mediciones de intercambio gaseoso y

curva de luz se realizaron mensualmente, entre diciembre de 2011 y marzo de 2012, y el contenido de humedad en el suelo, entre enero y marzo de 2012. En cada oportunidad de medición de intercambio gaseoso se registró, en cada planta, la tasa de fotosíntesis neta o asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $An$ ,  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{seg}$ ), tasa de transpiración ( $E$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{seg}$ ), conductancia estomática ( $G_s$ ,  $\mu\text{mol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{seg}$ ) y, como curva de luz, la respuesta fotosintética neta ( $A$ ) a la variación de la densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD,  $\mu\text{mol fotones}/\text{m}^2/\text{seg}$ ); y en el suelo, el contenido de humedad volumétrico ( $CH$ ,  $\text{cm}^3\text{H}_2\text{O}/\text{cm}^3\text{suelo}$ ).

La eficiencia instantánea en uso del agua ( $WUE$ ,  $\text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ ), se determinó mediante la relación entre la fotosíntesis neta ( $An$ ) y la transpiración ( $E$ ) obtenida en el momento de la medición, y se analizó en conjunto con las variables de intercambio gaseoso de la planta.

El horario más adecuado para realizar las mediciones de intercambio gaseoso se determinó en el mes de noviembre en el sitio La Isla, realizando una prueba de fotosíntesis neta ( $An$ ), en tres plantas del Clon P2, 24 h después de la aplicación de riego. La medición se realizó entre las 9:00 y 17:00 h en una hoja joven expandida y de exposición norte, distante a 10 cm del ápice de cada planta. El periodo óptimo de medición determinado fue entre las 10:00 y 15:00 h, debido a que las tasas de fotosíntesis de las plantas permanecían relativamente estables en ese horario.

TABLA II. Contenido de agua (CH) disponible en el suelo para las plantas (medición TDR), en los tres sitios de estudio, medido mensualmente de enero a marzo de 2012, 24 horas después del riego.

TABLE II. Available soil water content (CH) for the plants in the three study sites (TDR measurement), measured monthly from January to March 2012, 24 hours after irrigation.

SITIO	PROFUNDIDAD (cm)	CH (% H <sub>2</sub> O disponible)			
		ENERO	FEBRERO	MARZO	PROMEDIO (20-40 cm)
					ENERO - MARZO
La Isla	20	2,23	3,03	2,30	1,53
	40	0,39	0,66	0,56	
Trehualemu	20	12,86	19,68	10,18	13,15
	40	11,03	16,05	9,08	
El Vergel	20	2,27	2,69	0,58	4,50
	40	7,25	7,96	6,27	

Las mediciones de fotosíntesis neta (*A<sub>n</sub>*) se realizaron con analizador de gases infrarrojo (IRGA) CIRAS-1 (PP Systems, Haverhill, MA), a una máxima densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) de 1500 ± μmol fotones/m<sup>2</sup>/s, la cual es entregada por una fuente de luz externa instalada a la cámara de gases.

El contenido de humedad en el suelo se midió con un reflectómetro de dominio de tiempo (TDR; Minitrase 6050X3K1B). Para esto, se instaló en el suelo dos juegos permanentes de varillas de acero inoxidable, compuestos por un par de varillas de 20 cm y 40 cm de longitud cada una, enterradas sobre el subsolado, en sentido de la pendiente, a 30 cm y 40 cm de distancia de cada planta, respectivamente. La medición se realizó mensualmente entre enero y marzo de 2012, en las mismas dos plantas por unidad experimental seleccionadas para la medición de intercambio gaseoso.

En agosto de 2011, en cada uno de los ensayos, se obtuvieron muestras de suelo a la profundidad de medición de 0 - 20 cm y 20 - 40 cm, para análisis de las características físicas y químicas. El análisis físico de las muestras se realizó en el laboratorio de suelos y nutrición forestal de la Universidad de Concepción, y el análisis químico en el laboratorio de suelo y planta del INIA-Quilamapu (Chillán), cuyos resultados se resumen en la Tabla III.

MEDICIÓN DE INTERCAMBIO GASEOSO

La medición de las variables *A<sub>n</sub>*, *E*, y *G<sub>s</sub>*, se realizó utilizando el equipo IRGA. Para esto, se seleccionó en cada planta, una hoja joven totalmente expandida, expuesta al Norte y localizada a 10 cm del ápice; la cual fue marcada para su identificación en mediciones posteriores. En cada medición se verificó la localización de la hoja a medir y se seleccionó, en el caso que fuera necesario, otra hoja con las mismas características. En cada medición, se utilizó una

cámara de gases de 2,5 cm<sup>2</sup>, densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos de 1500 ± μmol fotones/m<sup>2</sup>/s y una concentración de CO<sub>2</sub> igual a 380 ppm, i.e. cercana a la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmosfera (Feely *et al.* 2004). El equipo se calibró siguiendo la metodología indicada por Fernández & Gyenge (2010).

La medición de la respuesta fotosintética neta (*A*) a la variación de la densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos PPFD, se obtuvo haciendo variar en la hoja, de forma descendente, los valores de PPFD en nueve niveles, i.e. 2400, 1500, 1200, 900, 750, 400, 150, 100 y 0 μmol fotones/m<sup>2</sup>/s (Fernández & Gyenge 2010). Para esto se usó la fuente de luz artificial externa, instalada en la cámara, la cual alcanza 1500 μmol fotones/m<sup>2</sup>/s; el valor de PPFD igual a 2400 μmol fotones/m<sup>2</sup>/s, se consiguió exponiendo la hoja de medición a la luz directa del día, entre las 12:00 y 14 h, registrándose esta intensidad en el equipo a través de un sensor externo de la cámara, la misma que estuvo presente en cada oportunidad de medición.

La modelación de la variación de *A* en respuesta a la variación de PPFD, en cada medición para cada clon, en cada ensayo, se realizó utilizando el modelo de regresión no lineal de Michaelis-Menten (Givnish *et al.* 2004, Solarte *et al.* 2010) [1].

$$A = r + \left[ \frac{a_{max} * PPFD}{k + PPFD} \right] \quad [1]$$

Donde, *A*: es la respuesta fotosintética neta (μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/s); PPFD: es la densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activos (μmol fotones/m<sup>2</sup>/s); *r* es la tasa de respiración oscura, *a<sub>max</sub>* es la tasa máxima de asimilación de CO<sub>2</sub> y *k* es la constante de saturación por luz de Michaelis-Menten, i.e. definida como la mitad de la PPFD saturante (Givnish *et al.* 2004, Solarte *et al.* 2010).

## ANÁLISIS Y MODELO ESTADÍSTICO

Los datos de intercambio gaseoso ( $An$ ,  $E$ ,  $G_s$  y  $WUE$ ) se analizaron con un análisis de varianza (ANOVA) usando medidas repetidas y separación de medias (Tukey), para evaluar diferencias significativas entre los tratamientos. El modelo estadístico utilizado es el siguiente [2]:

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + B(S)_{ij} + C_k + T_l + (ST)_{il} + (CT)_{kl} + (SC)_{ik} + E_{ijkl} \quad [2]$$

$$i = 1, \dots, 3; j = 1, \dots, 3; k = 1, 2; l = 1, \dots, 4$$

Donde,  $Y_{ijkl}$ : es el valor de la variable fisiológica de intercambio gaseoso, i.e.  $An$ ,  $E$ ,  $G_s$ ,  $WUE$ , observada en el sitio  $i$ , bloque  $j$ , clon  $k$ , en el mes  $l$ ;  $\mu$ : es la media general;  $S_i$ : efecto del  $i$ -ésimo sitio;  $B(S)_{ij}$ : efecto del  $j$ -ésimo bloque dentro del  $i$ -ésimo sitio;  $C_k$ : es el efecto del  $k$ -ésimo clon;  $T_l$ : es el efecto del  $l$ -ésimo mes de medición;  $(ST)_{il}$ ,  $(CT)_{kl}$  y  $(SC)_{ik}$ : representan las interacciones entre sitio y tiempo, clon y tiempo, sitio y clon; y  $E_{ijkl}$ : es el efecto aleatorio del error residual.

La normalidad de los residuos del modelo, para cada una de las variables fisiológicas, se comprobó mediante la prueba de Shapiro-Wilk (Macchiavelli 2013), y se normalizó mediante la transformación de Box & Cox (1964), según el caso fuera necesario. En el análisis se utilizó el procedimiento MIXED del software estadístico SAS (SAS Institute Inc., 2011) (Littell *et al.* 1998, Wang & Goonewardene 2004), para el análisis de medidas repetidas. La estructura de covarianza para los datos de cada variable respuesta, se modeló usando varias opciones de estructuras ofrecidas en el procedimiento MIXED, las cuales fueron comparadas y seleccionadas usando el índice de Akaike (AIC) y Bayesiano de Schwart (BIC), incluido en la salida SAS (Littell *et al.* 1998, Wang & Goonewardene 2004).

La variación de la  $A$  en respuesta a la variación de la PPDF, se analizó mediante el uso de variables indicadoras (*Dummy variable*) sobre los parámetros de los modelos ajustados para cada clon, en cada medición y en cada ensayo (Ott 1997) de acuerdo a [3].

$$A = [r_0 + r_1 d_1] + \left[ \frac{[a_{max0} + a_1 d_1] PPDF}{[k_0 + k_1 d_1] + PPDF} \right] \quad [3]$$

Donde,  $d_1$ : es la variable indicadora *dummy*, con valor 0 para el clon P1 y valor 1 para clon P2. Así,  $r_0$ ,  $a_{max0}$  y  $k_0$  corresponden a los parámetros del clon P1, en tanto que  $r_1$ ,  $a_1$  y  $k_1$  son las diferencias entre los respectivos parámetros estimados de cada clon.

## RESULTADOS

## CONTENIDO DE HUMEDAD EN EL SUELO

En los tres sitios analizados, el contenido de agua (CH) disponible en el suelo para las plantas varió a lo largo del tiempo; presentándose en febrero el mayor valor. Por otra

parte, en Trehulemu y El Vergel el CH, entre enero y marzo, fue en promedio 8,6 y 2,9 veces superior al CH de La Isla, respectivamente (Tabla II).

## INTERCAMBIO GASEOSO

El análisis de varianza mostró presencia de interacción sitio  $\times$  clon en la fotosíntesis neta ( $An$ ), conductancia estomática ( $G_s$ ) y transpiración ( $E$ ) ( $P \leq 0,05$ ), no así la variable eficiencia instantánea en uso del agua ( $WUE$ ) ( $P > 0,05$ ) (Tabla IV).

El análisis de medias indicó que la  $An$  promedio de los clones establecidos en El Vergel y Trehulemu no fueron significativamente diferentes entre sí, i.e. 20,49 y 18,37  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ , respectivamente (Tabla V). En comparación con el sitio La Isla, donde la  $An$  promedio de los clones establecidos fue de 15,79  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ , valor significativamente diferente, siendo 23 y 14% respectivamente inferior a los otros dos sitios (Tabla V). La misma relación de diferencia no significativa entre los sitios El Vergel y Trehulemu se presentó en  $G_s$ , con valores de 297,19 y 359,19  $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$ , respectivamente. En comparación con el sitio La Isla, donde el valor  $G_s$  promedio de los clones establecidos fue significativamente diferente (186,17  $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$ ), siendo un 37 % y 48% inferior a los sitios El Vergel y Trehulemu respectivamente. En cambio, el valor promedio de  $E$  en los clones fue significativamente diferente en los tres sitios, presentando Trehulemu porcentajes de variación de un 33 y 17% respecto de El Vergel y La Isla, respectivamente (Tabla V).

Los clones P1 y P2 presentaron en La Isla diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) en las variables respuestas  $An$ ,  $G_s$  y  $E$ , alcanzando el clon P2 el más alto valor para las tres variables. En los sitios Trehulemu y El Vergel ambos clones presentaron diferencias no significativas para las mismas variables (Tabla V, Fig. 2 a, b y c).

## RESPUESTA FOTOSINTÉTICA NETA SEGÚN VARIACIÓN DE PPDF

Los parámetros del modelo [1] ajustado con los datos de la respuesta fotosintética neta ( $A$ ) en función del flujo PPDF, medidos a nivel de hoja, para cada clon, sitio y mes, se presentan en la Tabla VI y Figura 3. En todos los casos, el modelo explicó una proporción alta de la variabilidad fotosintética, a juzgar por los valores altos obtenidos para el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) cuyos valores variaron entre 0,96 y 1.

Los resultados obtenidos mediante la incorporación de la variable *dummy* [3], para la comparación entre clones, de los parámetros ( $r$ ,  $a_{max}$  y  $k$ ) obtenidos del modelo ajustado [1] para cada sitio y mes, demostró que en Trehulemu los parámetros  $r$ ,  $a_{max}$  y  $k$ , entre clones, no presentaron diferencias significativas ( $P > 0,05$ ) en todos los meses. En cambio en El Vergel y La Isla estos parámetros difirieron entre clones significativamente en un grado menor en El Vergel y en un grado mayor en La Isla, en todos los meses (Tabla VII).

Se observa que a 2400  $\mu\text{mol}$  fotones/ $\text{m}^2/\text{s}$ , los clones presentan respuestas fotosintéticas netas ( $A$ ) cada vez más altas de diciembre a marzo (Fig. 3); en marzo se alcanzan las mayores tasas de  $A$ , donde los clones P1 y P2 lograron valores de 19,69 y 30,71  $\mu\text{mol}$   $\text{CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$  en La Isla, 27,49 y

27,29  $\mu\text{mol}$   $\text{CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$  en Trehulemu, y en El Vergel 30,92 y 33,39  $\mu\text{mol}$   $\text{CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$  (Fig. 3). La respuesta fotosintética neta ( $A$ ) medida al máximo nivel de PPFD (2400  $\mu\text{mol}$  fotones/ $\text{m}^2/\text{s}$ ), en cada clon, sitio y mes, no presentó punto de saturación lumínico ( $A_{\text{sat}}$ ) (Givnish *et al.* 2004) (Fig. 3).

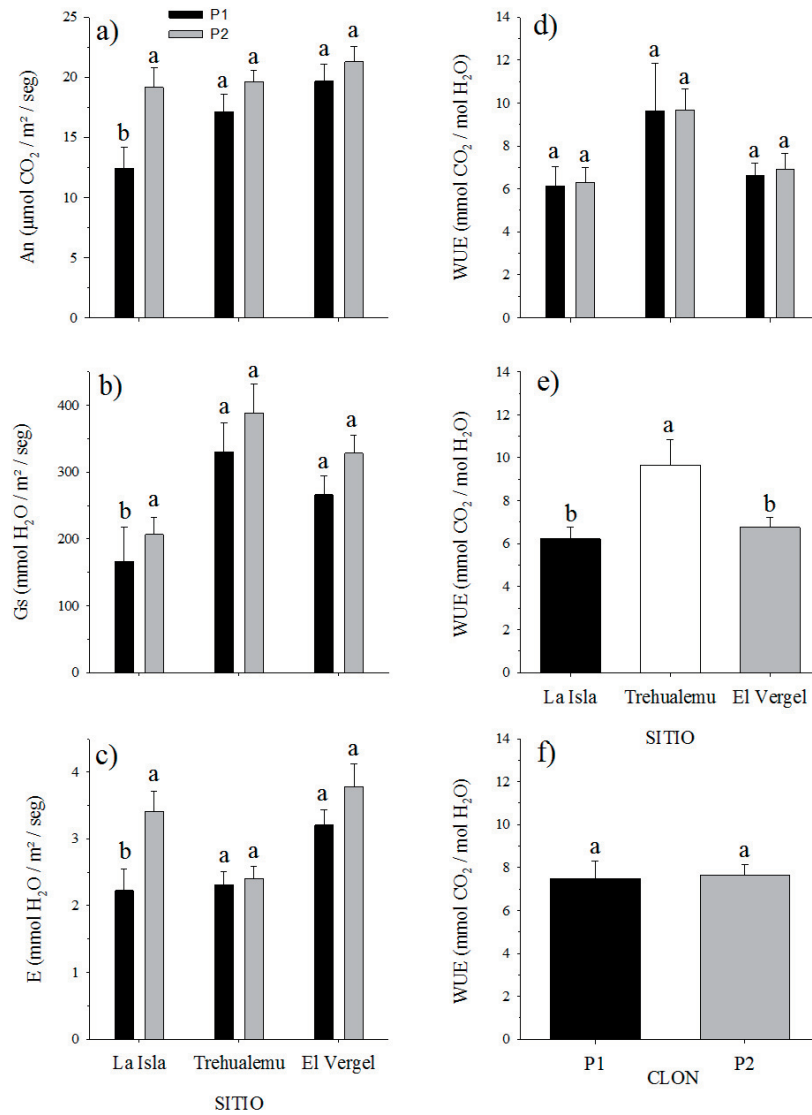


FIGURA 2. Efecto del sitio en: a) fotosíntesis neta ( $A_n$ ), b) conductancia estomática ( $G_s$ ), c) transpiración ( $E$ ) y d) eficiencia instantánea en uso del agua ( $WUE$ ), para el clon P1 (barras negras) y P2 (barras grises). e) Eficiencia instantánea en uso del agua por sitio y f) clon. Barras verticales muestran valores promedios con su error estándar ( $n=24$ ). Letras diferentes en las barras indican diferencias significativas entre clones dentro de sitio y entre sitios dentro de clon, e) entre sitios independiente de los clones y f) entre clones independiente de los sitios (Tukey,  $P \leq 0,05$ ).

FIGURE 2. Effect of the site on: a) net photosynthesis ( $A_n$ ), b) stomatal conductance ( $G_s$ ), c) transpiration ( $E$ ) and d) instantaneous efficiency in water use ( $WUE$ ), for clones P1 (black bars) and P2 (gray bars). e) Instantaneous efficiency in water use per site and f) clone. Vertical bars show mean values with standard error ( $n=24$ ). Different letters in the bars indicate significant differences between clones within a same site and between sites within a same clone, e) between sites independent of clones and f) between clones independent of the sites (Tukey,  $P \leq 0.05$ ).

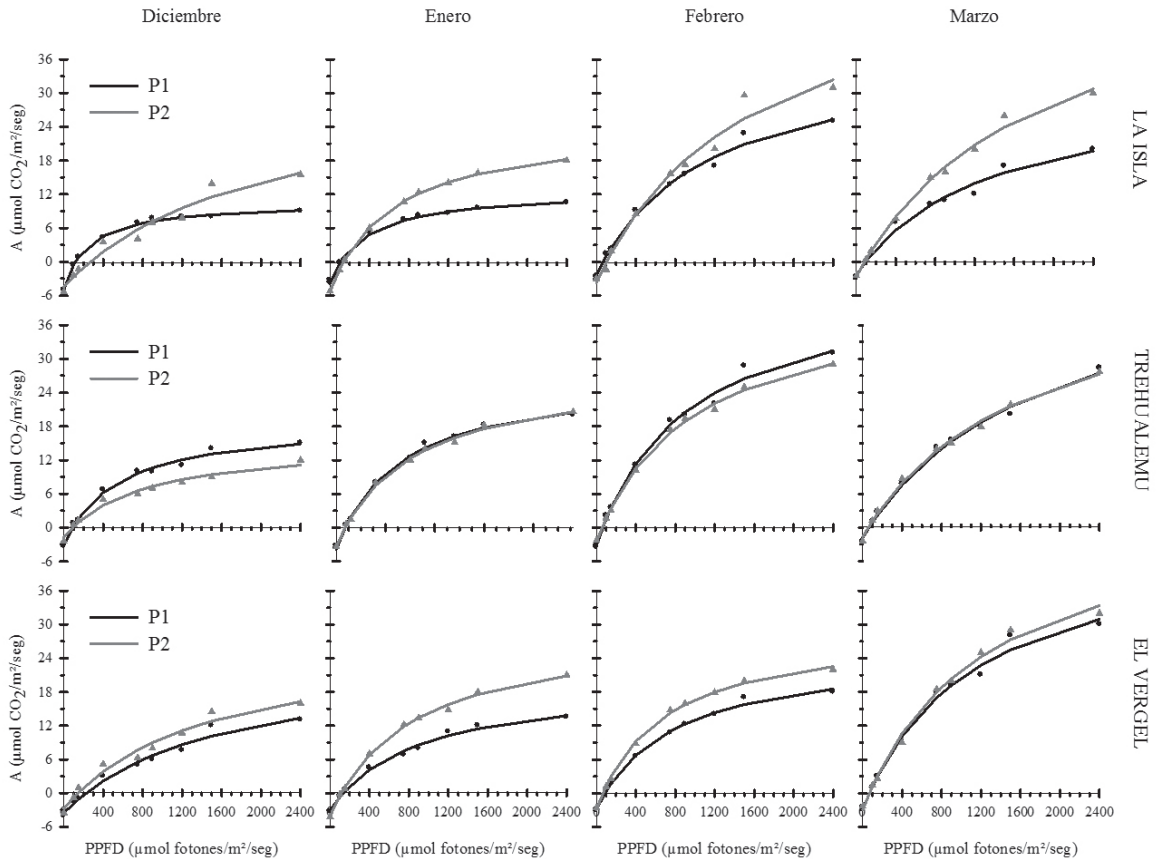


FIGURA 3. Respuesta fotosintética neta ( $A$ ) en función de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), medido mensualmente en una hoja de una planta por clon por sitio (P1: clon 112® y P2: clon liberado).

FIGURE 3. Net photosynthetic response ( $A$ ) in function of the photosynthetic photon flux density (PPFD), measured monthly in a plant leaf per clone per site (P1: clone 112® and P2: clone released).

## DISCUSIÓN

### CONTENIDO DE HUMEDAD EN EL SUELO

El mayor contenido de agua (CH) disponible en el suelo para las plantas, registrado en el mes de febrero (Tabla II), en los tres sitios, estuvo determinado fundamentalmente por una marcada precipitación estival cercana a los días de medición. Mientras tanto, la gran diferencia en los valores de CH entre sitios se debe a las características físicas de los suelos (Tabla III) y a los factores climáticos presentes en cada sitio, siendo éstos los principales factores que determinan la velocidad máxima a la que el suelo se secará por evaporación (Baver *et al.* 1991, Fuentes 2003). En este sentido, el sitio La Isla presenta 1,53% de CH en el suelo a diferencia de Trehualemu con 13,15%, ambos promedios para la temporada enero-marzo.

El contenido de humedad del suelo depende de la textura, contenido de materia orgánica, porosidad y densidad aparente. La proporción de arcilla, limo y materia orgánica aumentan el volumen de pequeños

poros en el suelo, promoviendo así un mayor contenido de humedad en el mismo y, por lo tanto, el porcentaje de agua disponible para las plantas (Donoso 1992, Honorato 1993) (Tablas II y III). Estos espacios porosos en el suelo se encuentran determinados a la vez por la densidad aparente, donde a mayor densidad aparente habrá menos espacios de porosidad en el suelo y viceversa, presentando una variación del porcentaje de agua disponible para las plantas (Honorato 1993), tal es el caso del sitio Trehualemu donde la densidad aparente promedio es la menor con 1,05 gr/cm<sup>3</sup> (Tabla III) con el mayor CH (Tabla II). Por otra parte, una mayor densidad aparente puede reducir significativamente el crecimiento radicular, restringiendo mayor absorción de agua y nutrientes que llegan a los tejidos fotosintéticos y, por consiguiente, afectando el crecimiento de la planta (Rodríguez & Álvarez 2010). Otra razón del mayor CH en el suelo del sitio Trehualemu se explica por su textura arcillo-limosa a diferencia del sitio La Isla de textura arenosa (Tabla III) y bajo nivel de CH.



TABLA III. Características físicas y químicas del suelo de cada ensayo.

TABLE III. Physical and chemical characteristics of the soil of each trial.

SITIO	PROF.	<i>Da</i>	<i>CC</i>	<i>PMP</i>	<i>H</i>	ARCILLA	LIMO	ARENA	TEXTURA
		(g/cm <sup>3</sup> )	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	
La Isla	20	1,45	8,24	2,90	5,34	2,43	5,50	92,07	Arenosa
	40	1,50	5,75	4,44	1,31	1,70	4,07	94,23	Arenosa
Trehualemu	20	0,94	39,31	19,20	20,11	41,07	44,17	14,76	Arcillo limosa
	40	1,15	38,81	18,58	20,23	41,40	47,60	11,00	Arcillo limosa
El Vergel	20	1,31	27,37	13,17	14,20	41,17	20,00	38,83	Arcillosa
	40	1,44	29,93	12,10	17,83	49,80	18,00	32,20	Arcillosa

		N	P	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Zn	Cu	MO	pH
		(ppm)	(ppm)	(cmol(+)/kg)	(cmol(+)/kg)	(cmol(+)/kg)	(ppm)	(ppm)	(ppm)	(ppm)	(%)	
La Isla	20	5,92	4,17	0,19	1,55	1,34	1,98	35,84	0,14	0,36	2,11	6,54
	40	4,03	3,19	0,21	1,43	1,41	1,95	28,83	0,10	0,41	1,11	6,70
Trehualemu	20	18,24	7,54	0,75	3,81	1,83	28,72	112,41	1,03	0,64	10,55	5,36
	40	15,11	5,22	0,54	3,79	1,60	19,41	97,12	0,63	0,45	9,12	5,35
El Vergel	20	15,01	2,00	0,57	3,18	1,04	38,00	33,37	0,52	0,23	4,76	5,72
	40	11,76	1,70	0,54	2,63	0,99	24,47	17,91	0,17	0,17	3,33	5,61

Prof.: profundidad de medición; *Da*: densidad aparente del suelo; *CC*: capacidad de campo; *PMP*: punto de marchitez permanente; *H*: porcentaje de agua aprovechable por la planta cuando el suelo se encuentra a capacidad de campo ( $H = CC - PMP$ ). / Prof.: measuring depth; *Da*: soil bulk density; *CC*: field capacity; *PMP*: permanent wilting point; *H*: percentage of usable water by the plant when the soil is found at field capacity ( $H = CC - PMP$ ).

TABLA IV. Análisis de varianza para el efecto de sitio, clon y su interacción (sitio × clon) en las variables de intercambio gaseoso, de acuerdo a la estructura de covarianza de cada variable.

TABLE IV. Analysis of variance of the effect of site, clone and their interaction (site × clone) in gas exchange variables, according to the covariance structure of each variable.

PARÁMETROS	GL	<i>An</i>	<i>Gs</i>	<i>E</i>	<i>WUE</i>
		( $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ )	( $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$ ) <sup>1</sup>	( $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$ )	( $\text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ ) <sup>1</sup>
EFEECTO		Pr (F)	Pr (F)	Pr (F)	Pr (F)
Sitio	2	0,0043*	<0,0001*	<0,0001*	<0,0001*
Bloque (Sitio)	6	0,2238	0,4180	<0,0001*	0,0041*
Clon	1	0,0020*	0,0014*	0,0011*	0,0870
Tiempo	3	<0,0001*	<0,0001*	0,0002*	<0,0001*
Sitio x Tiempo	6	0,0070*	0,0089*	<0,0001*	0,0160*
Clon x Tiempo	3	0,1689	0,0005*	<0,0001*	0,7028
Sitio x Clon	2	0,0476*	0,0307*	0,0122*	0,3842

Intercambio gaseoso: fotosíntesis neta (*An*), conductancia estomática (*Gs*), transpiración (*E*) y eficiencia instantánea en uso del agua (*WUE*).<sup>1</sup>: transformación logarítmica de BOX-COX; \*: significancia ( $P \leq 0,05$ ). / Gas exchange: net photosynthesis (*An*), stomatal conductance (*Gs*), transpiration (*E*) and instantaneous water use efficiency (*WUE*).<sup>1</sup>: logarithmic transformation of BOX-COX; \*: significance ( $P \leq 0,05$ ).

El contenido de agua disponible en el suelo tiene un efecto directo y significativo en los procesos fisiológicos de la planta, tales como la transpiración y conductancia estomática y, por lo tanto, en la asimilación de carbono, pudiendo así verse manifestado en el crecimiento y la supervivencia (Baver *et al.* 1991).

#### INTERCAMBIO GASEOSO

La variación de la respuesta de intercambio gaseoso de los clones, entre sitios y dentro de los sitios (Tabla V), determina que las condiciones edafoclimáticas de temperatura, humedad relativa y en especial el contenido de agua (CH) disponible en el suelo para las plantas, afectan significativamente las variables de intercambio gaseoso. También la respuesta es afectada por el material genético (clon), lo que sugiere la presencia de mecanismos fisiológicos dependientes del genotipo para responder a diferentes niveles de CH. El clon P2 es probablemente más tolerante al estrés por déficit hídrico en el suelo que el clon P1, debido a que su intercambio gaseoso es mayor en todos los sitios, bajos distintas condiciones de CH (La Isla 1,53%, El Vergel 4,5% y Trehualemu 13,15%) (Tabla II, Fig. 2a). Los resultados son consistentes con reportes presentados por Llano-Sotelo *et al.* (2010) en estudios de respuesta de intercambio gaseoso de tres especies de *Paulownia* (*P. imperialis* Siebold & Zucc., *P. elongata* y *P. fortunei*), medidos en el campo a diferentes contenidos de humedad en el suelo (que va desde 7 a 26%), donde detectaron que *P. imperialis* y *P. elongata* mantuvieron altas tasas de fotosíntesis en comparación a *P. fortunei*, en los diferentes contenidos de humedad en el suelo, con mayores tasas de conductancia estomática y transpiración, pero al mismo tiempo, altas tasas de eficiencia instantánea en uso del agua, señalando a estas especies como tolerantes al estrés hídrico. También la tolerancia a la sequía es el resultado de la respuesta bioquímica de las especies, tal como lo indican Llano-Sotelo & Alcaraz-Meléndez (2012) quienes determinaron que *P. imperialis* y *P. elongata* son más tolerantes que *P. fortunei*, debido a su mayor contenido de prolina, más proteínas totales y solubles, indicadores de una mejor tolerancia a condiciones de estrés. Estos compuestos tienen como función proteger las células ante un cambio hídrico, facilitando mejor conductancia estomática y continuidad fotosintética (Mitchell *et al.* 1992, Reigosa *et al.* 2003). Por lo tanto, la capacidad de ajuste osmótico depende tanto de factores inherentes a la especie, como de su procedencia y factores edafoclimáticos (Herralde 2000, Pardos 2007).

En relación a lo anterior, la respuesta de fotosíntesis de los clones y su capacidad de ajuste osmótico, ante situaciones de estrés por déficit hídrico, depende del mecanismo de aclimatación del clon. Este efecto es concordante con los obtenidos en estudios realizados en algunas especies de *Eucalyptus* al ser evaluadas bajo tratamientos de estrés

hídricos, por ejemplo *E. argophloia* Blakely y *E. cloeziana* (Ngugi *et al.* 2003, 2004) y en *E. globulus* Labill. (Pardos 2007).

Los resultados de este trabajo corroboran aquellos reportes donde se muestra que algunas especies de un mismo género o clones de una misma especie, pueden responder a las condiciones edafoclimáticas de cada sitio con intercambios gaseosos diferentes, presentando de esta manera diferentes respuestas de tolerancia ante una situación de estrés (Orlovic *et al.* 1998, Yu 2001, Liu *et al.* 2003, Ngugi *et al.* 2003), como reflejo de la posible existencia de diferencias genéticas inter e intraespecíficas, esta última por su plasticidad a los sitios (Tsialtas *et al.* 2001, Ponton *et al.* 2002, Yin *et al.* 2005).

La mayor *WUE* promedio de los clones en Trehualemu con diferencia significativa respecto de los sitios La Isla y El Vergel, se explica por los factores climáticos presentes en el sitio, en especial la alta humedad relativa del aire (44,3%) que se compara con la humedad relativa de La Isla y El Vergel (30,1 y 37,7% respectivamente), que reduce la fuerza motriz de los clones para la transpiración y por tanto, una modulación de apertura mayor de los estomas y mayor asimilación de CO<sub>2</sub> (Reigosa *et al.* 2003). Esto determina que la *WUE* promedio de los clones en Trehualemu (9,66 mmol CO<sub>2</sub>/mol H<sub>2</sub>O) sea 30 y 35,5% respectivamente superior que El Vergel y La Isla (6,76 mmol CO<sub>2</sub>/molH<sub>2</sub>O y 6,23 mmol CO<sub>2</sub>/molH<sub>2</sub>O; Tabla V y Fig. 2e). Si bien la *WUE* entre clones, en cada sitio, no fue significativamente diferente, el clon P2 presenta valores relativamente mayores al clon P1, determinado por una mayor tasa de fotosíntesis neta (*An*), independientemente de su alta tasa transpiratoria (*E*) (Tabla V, Fig. 2d y f).

#### RESPUESTA FOTOSINTÉTICA NETA SEGÚN VARIACIÓN DE PPFD

Los parámetros del modelo [1] ajustado con los datos de la respuesta fotosintética neta en función del flujo PPFD, son significativos ( $P < 0,05$ ) (Tabla VI), generando buenas estimaciones en los diferentes sitios y meses evaluados. Este mismo modelo ha sido preferido para estimar la tasa fotosintética en respuesta de PPFD para una variedad de especies, tal como indica Givnish *et al.* (2004) quienes obtuvieron  $R^2 > 0,98$  en la aplicación del modelo en plantas de 11 especies tropicales. Se ha postulado, según algunos estudios fisiológicos en la modelación de la respuesta fotosintética de la hoja de algunas especies forestales, que los parámetros estimados del modelo (utilizando un modelo de hipérbola no rectangular) presentan una respuesta diferencial a las condiciones edafoclimáticas de un sitio (i.e. humedad del suelo e irradiación, entre otros); como también a factores intrínsecos de la especie o genotipo como la edad de la planta y follaje, particularidad genética de adaptación y temperatura de la hoja (Thornley & Johnson 1990, Battaglia *et al.* 1996, Cannell & Thornley 1998, Fernández & Gyenge 2010). En este sentido, en el estudio se observa

TABLA V. Comparación de medias de las variables de intercambio gaseoso por sitio y clon, de acuerdo a la estructura de covarianza de cada variable. Valores puntuales fueron obtenidos a PFD de 1500  $\mu\text{mol}$  fotones/ $\text{m}^2/\text{s}$ .

TABLE V. Means comparison of gas exchange variables per site and clone, according to the covariance structure of each variable. Point values were obtained to PFD of 1500  $\mu\text{mol}$  photons/ $\text{m}^2/\text{s}$ .

FACTORES	PARÁMETROS			
	<i>An</i> ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ )	<i>Gs</i> ( $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$ )	<i>E</i> ( $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$ )	<i>WUE</i> ( $\text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ )
Sitio				
La Isla	15,79 (1,30) b	186,17 (28,47) b	2,82 (0,23) b	6,23 (0,55) b
Trehualemu	18,37 (0,88) a	359,19 (31,12) a	2,35 (0,14) c	9,66 (1,19) a
El Vergel	20,49 (0,94) a	297,19 (19,79) a	3,50 (0,20) a	6,76 (0,48) b
Clon				
P1	16,41 (0,96) b	254,00 (25,33) b	2,58 (0,15) b	7,47 (0,83) a
P2	20,03 (0,76) a	307,69 (20,98) a	3,20 (0,18) a	7,64 (0,49) a
Sitio/Clon				
La Isla				
P1	12,42 (1,78) b	165,96 (51,01) b	2,23 (0,32) b	6,15 (0,89) a
P2	19,17 (1,65) a	206,38 (25,98) a	3,41 (0,30) a	6,32 (0,67) a
Trehualemu				
P1	17,13 (1,45) a	329,89 (44,34) a	2,31 (0,20) a	9,63 (2,21) a
P2	19,62 (0,95) a	388,50 (43,79) a	2,40 (0,19) a	9,69 (0,95) a
El Vergel				
P1	19,69 (1,42) a	266,17 (27,96) a	3,21 (0,22) a	6,62 (0,58) a
P2	21,30 (1,24) a	328,21 (27,13) a	3,78 (0,34) a	6,90 (0,77) a

Intercambio gaseoso: fotosíntesis neta (*An*), conductancia estomática (*Gs*), transpiración (*E*) y eficiencia instantánea en uso del agua (*WUE*). Letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas (Tukey,  $P \leq 0,05$ ). Los valores en paréntesis representan el error estándar. / Gas exchange: net photosynthesis (*An*), stomatal conductance (*Gs*), transpiration (*E*) and instantaneous water use efficiency (*WUE*). Different letters in each column indicate significant differences (Tukey,  $P \leq 0,05$ ). The values in parentheses represent the standard error.

una respuesta diferencial de los parámetros estimados por el modelo [1] a las condiciones edafoclimáticas del sitio, entre clon y en cada mes de medición (Tabla VI).

El parámetro estimado que es más evidente en su respuesta diferencial al factor edafoclimático de cada sitio, en especial a la capacidad de contenido de agua (CH) disponible en el suelo para las plantas, corresponde a la tasa máxima de asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $a_{max}$ ) (Tabla VI). Esto debido a que la presencia de un déficit hídrico del suelo afecta la disminución de la conductancia estomática, moderando el aumento de la tasa de transpiración producida por la alta intensidad de luz y temperatura; determinando así menor tasa de asimilación del  $\text{CO}_2$  (Coll *et al.* 2001, Larcher 2003, Zavala 2004). Por otro lado, algunos estudios han determinado que el déficit hídrico del suelo es también causante de un efecto químico (*i.e.* producción de prolina) que interviene en los procesos fisiológicos y bioquímicos de los vegetales, actuando

como un regulador osmótico que permite una expansión estomática y un ajuste fotosintético en la asimilación del  $\text{CO}_2$ , confiriéndoles a distintas especies o genotipos un grado mayor o menor de tolerancia a la sequía, que se verá reflejado en una diferencia de las tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  (Ilahi & Dorffling 1982, Martínez & Moreno 1992, Llano-Sotelo & Alcaraz-Meléndez 2012).

Por otra parte, se observa a nivel de sitio y mes, que en La Isla y El Vergel las respuestas fotosintéticas netas (*A*) medidas a diferentes niveles de PFD, son distintas entre clones en cada uno de los meses de medición. En cambio, en Trehualemu, las tasas *A* son aparentemente bastante similares entre clones en los meses de mediciones de enero y marzo, con excepción de diciembre y febrero, donde las tasas *A* se muestran distintas (Fig. 3).

Los resultados obtenidos mediante la incorporación de la variable *dummy* [3] (Tabla VII), para la comparación entre clones, de los parámetros (*r*,  $a_{max}$  y *k*) obtenidos de

TABLA VI. Parámetros del modelo [1] ajustado para estimar la respuesta fotosintética neta ( $A$ ) en función de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), según sitio, clon y mes.

TABLE VI. Parameters of the fitted [1] model to estimate the net photosynthetic response ( $A$ ) in function of the photosynthetic photon flux density (PPFD), according to the site, clone and month.

CLON		P1				P2			
SITIO	MES	$r$	$a_{max}$	$k$	R <sup>2</sup>	$r$	$a_{max}$	$k$	R <sup>2</sup>
LA ISLA	Diciembre	-5,0399*	15,638*	249,65*	1,00	-4,4562*	36,749*	1947,50*	0,96
	Enero	-3,8614*	16,597*	360,34*	1,00	-5,3308*	29,837*	639,45*	1,00
	Febrero	-2,3405*	40,358*	1105,90*	0,99	-3,7802*	59,423*	1546,10*	0,98
	Marzo	-2,3169*	34,011*	1309,00*	0,98	-2,6094*	58,004*	1778,10*	0,99
TREHUALEMU	Diciembre	-3,1330*	22,085*	544,54*	0,99	-1,7592*	17,136*	796,03*	0,98
	Enero	-3,8535*	30,855*	642,61*	1,00	-3,3559*	31,554*	760,84*	1,00
	Febrero	-3,1682*	47,886*	912,12*	0,99	-2,5324*	44,404*	966,54*	1,00
	Marzo	-1,7898*	51,000*	1780,30*	0,99	-1,6478*	48,564*	1627,80*	1,00
EL VERGEL	Diciembre	-3,5414*	27,769*	1541,00*	0,98	-2,7479*	30,434*	1435,10*	0,97
	Enero	-3,0423*	22,991*	879,52*	0,99	-4,0985*	33,591*	827,76*	1,00
	Febrero	-2,8746*	28,369*	782,02*	1,00	-2,9503*	32,580*	668,73*	1,00
	Marzo	-2,8534*	49,690*	1130,60*	0,99	-2,9658*	54,670*	1209,40*	0,99

Modelo [1]:  $A = r + [a_{max} * PPFD / k + PPFD]$ . Donde  $r$ ,  $a_{max}$  y  $k$  son parámetros estimados del modelo, donde  $r$ : tasa de respiración oscura,  $a_{max}$ : tasa máxima de asimilación de CO<sub>2</sub>,  $k$ : constante de saturación por luz de Michaelis-Menten, i.e. definida como la mitad de la PPFD saturante. \*: denota significancia del parámetro ( $P < 0,05$ ); R<sup>2</sup>: coeficiente de determinación; P1: clon 112® y P2: clon liberado. / Model [1]:  $A = r + [a_{max} * PPFD / k + PPFD]$ . Where  $r$ ,  $a_{max}$  and  $k$  are estimated model parameters, where  $r$ : dark respiration rate,  $a_{max}$ : maximum CO<sub>2</sub> assimilation rate,  $k$ : Michaelis-Menten constant light saturation, i.e. defined as half of the saturating PPFD. \*: denote significance of the parameter ( $P < 0,05$ ); R<sup>2</sup>: determination coefficient; P1: clone 112® and P2: clone released.

TABLA VII. Comparación entre clones, de parámetros obtenidos del ajuste del modelo [1] según sitio y mes, de acuerdo a variables indicadoras *dummy* [3]. Los valores en la tabla muestran la diferencia entre parámetros de cada clon, para cada sitio y mes.

TABLE VII. Comparison between clones of parameters obtained from the model fitting [1] according to site and month, according to *dummy* indicator variables [3]. The values in the table show the difference between parameters of each clone, for every site and month.

MES	CLON	P1									
		SITIO	LA ISLA			TREHUALEMU			EL VERGEL		
		PARÁMETROS	$r_0$	$a_{max0}$	$k_0$	$r_0$	$a_{max0}$	$k_0$	$r_0$	$a_{max0}$	$k_0$
Diciembre	P2	$r_l$	0,58ns			1,37ns			0,79ns		
		$a_{maxl}$		21,11*			-4,95ns			2,66ns	
		$k_l$			1697,80*			251,50ns			-106,0ns
Enero	P2	$r_l$	-1,47*			0,50ns			-1,06ns		
		$a_{maxl}$		13,24*			0,70ns			10,60*	
		$k_l$			279,10*			118,20ns			-51,76ns
Febrero	P2	$r_l$	-1,44ns			0,64ns			-0,08ns		
		$a_{maxl}$		19,06ns			-3,48ns			4,21ns	
		$k_l$			440,20ns			45,42ns			-113,30ns
Marzo	P2	$r_l$	-0,29ns			0,14ns			-0,11ns		
		$a_{maxl}$		23,99*			-2,44ns			4,98ns	
		$k_l$			469,10ns			-152,50ns			78,82ns

Modelo [3]:  $A = [r_0 + r_l d_l] + [[a_{max0} + a_l d_l] PPFD / [k_0 + k_l d_l] + PPFD]$ . Donde  $d_l$ : es la variable *dummy* con valor 0 para clon P1 y valor 1 para clon P2. \*: Diferencias significativas de los parámetros ( $P < 0,05$ ); ns: sin diferencias significativas de los parámetros ( $P > 0,05$ ); P1: clon 112® y P2: clon liberado. / Model [3]:  $A = [r_0 + r_l d_l] + [[a_{max0} + a_l d_l] PPFD / [k_0 + k_l d_l] + PPFD]$ . Where  $d_l$ : *Dummy* variable with value 0 for P1 clone and value 1 for P2 clone. \*: significant differences in the parameters ( $P < 0,05$ ); ns: no significant differences in the parameters ( $P > 0,05$ ); P1: clone 112® y P2: clone released.

los ajustes del modelo [1] para cada sitio y mes; demuestra que en Trehualemu estos parámetros entre clones no presentan diferencias significativas ( $P > 0,05$ ) en todos los meses; determinando así que las tasas  $A$  de los clones medidas a diferentes niveles de PPFd son estadísticamente iguales en todos los meses. En El Vergel se presenta algo similar con los parámetros  $r$  y  $k$ , no presentando diferencias significativas ( $P > 0,05$ ) en todos los meses, pero en cambio el parámetro  $a_{max}$  es significativamente diferente ( $P < 0,05$ ) solo en el mes de enero, determinando tasas  $A$  diferentes estadísticamente solo en el mes indicado. En cambio, en La Isla los tres parámetros ( $r$ ,  $a_{max}$  y  $k$ ) entre clones presentan diferencias significativas en diciembre, enero y marzo ( $P < 0,05$ ) y por lo tanto, tasas  $A$  diferentes estadísticamente, mostrándose el clon P2 como el mejor en estos meses (Tabla VII, Fig. 3).

Estos resultados diferenciales de los parámetros se explican como respuesta de los clones a las condiciones edafoclimáticas de cada sitio, en especial a la capacidad de CH (Tabla II); demostrando que la alta capacidad de CH en el sitio Trehualemu permite que los parámetros entre clones no difieran significativamente a lo largo del tiempo. En cambio, en sitios donde la capacidad de CH es baja a muy baja, los parámetros entre clones difieren significativamente en un grado menor (El Vergel) o mayor (La Isla) a lo largo del tiempo. Estos resultados corroboran lo indicado por algunos autores, en cuanto a la relación de los parámetros de una curva de  $A/PPFD$ , bajo diferentes condiciones hídricas (Fernández & Gyenge 2010), en trabajos referidos a otras especies forestales.

Las diferentes tasas de  $A$  alcanzadas por los clones a lo largo del tiempo (Fig. 3) se explican en primer lugar, porque las plantas en los meses de mediciones anteriores al mes de marzo eran juveniles y, además, probablemente existía una menor expansión radicular que les impidiera optimizar la captación de agua cuando ésta escaseaba, reflejándose en menores tasas de  $A$ ; tal como ha sido demostrado por Joesting *et al.* (2009) en estudios de respuesta fotosintética realizados con plantas de diferentes edades de *Castanea dentata* (Marsh.) Borkh. En segundo lugar, las diferencias se explican por los cambios morfológicos de las hojas en su desarrollo a medida que la planta va creciendo, influyendo en el cambio estructural del aparato fotosintético (i.e. cloroplastos y pigmentos fotosintéticos). Así, las tasas de  $A$  en hojas de plantas jóvenes difieren con valores menores a las tasas de hojas totalmente desarrolladas de plantas adultas (Larcher 2003, Taiz & Zeiger 2006, Muthuri *et al.* 2009).

Valores similares de tasas  $A$  obtenidas en este estudio, fueron encontrados por Muthuri *et al.* (2009) en *Paulownia fortunei*, donde a los 2400  $\mu\text{mol fotonos/m}^2/\text{s}$  se alcanzó una tasa  $A$  de 18,22  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ , no mostrando saturación ( $A_{sat}$ ). Este patrón es el que normalmente se encuentra en todas las especies con metabolismo C4, contrastante a las de metabolismo C3 donde las tasas  $A_{sat}$  se alcanzan a

PPFD entre el rango de 700 a 1500  $\mu\text{mol fotonos/m}^2/\text{seg}$  (Pearcy *et al.* 1981, Pearcy & Ehleringer 1984, Reigosa *et al.* 2003), y las C4 en un rango de PPFd mayor a las C3, no encontrándose saturación lumínica en la mayoría de los casos. Por ejemplo, Battaglia *et al.* (1996) encontraron en *Eucalyptus globulus* y *E. nitens* (plantas C3) desarrolladas en las mismas condiciones (suelo, riego, fertilización, temperatura de 20°C, humedad relativa de 50%), una tasa  $A_{sat}$  de 13,88  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$  para *E. globulus* y 18,65  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$  para *E. nitens*, a una PPFd de saturación de 700 y 800  $\mu\text{mol fotonos/m}^2/\text{s}$ , respectivamente. Los resultados obtenidos determinan que los clones P1 y P2 en estudio optimizan su capacidad fotosintética a altas intensidades de radiación y temperatura, bajo condiciones hídricas favorables, de igual forma como ha sido documentado para otras especies del género *Paulownia* en China (Zhu *et al.* 1986).

Por otro parte, particularmente en los sitios La Isla y Trehualemu, se observa que en el mes de febrero los clones P1 y P2 alcanzaron a los 2400  $\mu\text{mol fotonos/m}^2/\text{s}$  tasas  $A$  superiores al mes de marzo. Estas tasas  $A$  alcanzadas en La Isla entre los clones P1 y P2, i.e. 25,29 y 32,36  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ , fueron respectivamente 22% y 5% superiores a las tasas  $A$  alcanzada entre los clones en el mes de marzo i.e. 19,69 y 30,71  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ . En Trehualemu, las tasas  $A$  alcanzadas entre los clones P1 y P2 (31,44 y 29,12  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ ) fueron respectivamente 13 y 6% superiores a las tasas  $A$  alcanzadas entre los clones en el mes de marzo (27,49 y 27,29  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ ; Fig. 3). El alto porcentaje de tasa  $A$  alcanzada entre los clones P1 y P2 en el mes de febrero para estos sitios, se explica debido a un mayor CH comparado con el mes de marzo (Tabla II), corroborando la sensibilidad de la fotosíntesis a cualquier cambio en la disponibilidad del agua en el suelo (Reigosa *et al.* 2003, Larcher 2003, Taiz & Zeiger 2006).

## AGRADECIMIENTOS

Al financiamiento económico de la Beca AGCI (Agencia de Cooperación Internacional de Chile) otorgado al autor principal de este estudio. Al financiamiento y logística del proyecto FONDEF B09I 1008, y a la Ing. For. Magdalena Lisboa, por las facilidades otorgadas para el uso del equipo (IRGA) CIRAS-1, de la empresa Forestry Tasmania, Australia.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALVARADO, A., A. BALDINI & F. GUAJARDO. 2013. Árboles Urbanos de Chile. Programa de arborización: Un chileno, un árbol. Guía de reconocimiento. 2ª ed. Editorial e Imprenta Maval Ltda., Santiago de Chile. 376 pp.
- BARTON, I.L., I.D. NICHOLAS & C.E. ECROYD. 2007. *Paulownia*.

- Forest Research Bulletin No. 231. Rotorua, New Zealand. 9 pp.
- BATTAGLIA, M., C. BEADLE & S. LOUGHHEAD. 1996. Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology* 16: 81-89.
- BAVER, L.D., W.H. GARDNER & W.R. GARDNER. 1991. Física de suelos. Editorial Limusa S.A., Ciudad de México. 529 pp.
- BOX, G.E.P & D.R. COX. 1964. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 26(2): 211-252.
- CANNELL, M.G.R. & J.H.M. THORNLEY. 1998. Temperature and CO<sub>2</sub> responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. *Annals of Botany* 82(6): 883-892.
- COLL, J.B., G.N. RODRIGO, B.S. GARCÍA & R.S. TAMÉS. 2001. *Fisiología Vegetal*. 6ª ed. Editorial Pirámide S.A., Madrid. 568 pp.
- DEL POZO, A. & P. DEL CANTO. 1999. Áreas agroclimáticas y sistemas productivos en la VII y VIII regiones. Instituto de investigaciones agropecuarias INIA, Centro Regional de investigaciones Quilamapu, Ministerio de Agricultura de Chile. Serie Quilamapu N° 113. 115 pp.
- DONOSO, C. 1992. *Ecología Forestal: el bosque y su medio ambiente*. 5ª ed. Editorial Universitaria, Universidad Austral de Chile. Valdivia. 368 pp.
- DONOSO, S. & F. RUIZ. 2001. Potencial hídrico y crecimiento de *Eucalyptus globulus* plantado a diferentes espaciamientos en la Provincia de Huelva, España. *Bosque* 22(1): 37-44.
- FEELY, R.A., C.L. SABINE, K. LEE, W. BERELSON, J. KLEYPAS, V.J. FABRY & F.J. MILLERO. 2004. Impact of anthropogenic CO<sub>2</sub> on the CaCO<sub>3</sub> system in the oceans. *Science* 305(5682): 362-366.
- FERNÁNDEZ, M. & J. GYENGE (eds.). 2010. *Técnicas de medición en ecofisiología vegetal. Conceptos y procedimientos*. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Buenos Aires. 140 pp.
- FUENTES, J.L. 2003. *Técnicas de riego*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. 4ª ed. Editorial Mundi-Prensa, Madrid. 483 pp.
- GIVNISH, T.J., A.M. REBECCA & G. GOLDSTEIN. 2004. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points. *American Journal of Botany* 91(2): 228-246.
- HARRINGTON, C.A. 1999. Forest planted for ecosystem restoration or conservation. *New Forest* 17: 175-190.
- HERRALDE, F. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de variedades de almendro. Tesis Doctoral. Facultad de Biología, Universidad de Barcelona, España. 140 pp.
- HOFFMANN, A. 1998. El árbol urbano en Chile. 3ª ed. Editorial Fundación Claudio Gay, Santiago de Chile. 255 pp.
- HONG, D., H. YANG, C. JIN & N.H. HOLMGREN. 1998. Scrophulariaceae. *Flora of China* 18: 1-212.
- HONORATO, R. 1993. *Manual de edafología*. Editorial Universitaria S.A., Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago. 195 pp.
- ILAHİ, I. & K. DORFFLING. 1982. Changes in abscisic acid and proline levels in maize varieties of different drought resistance. *Physiologia Plantarum* 55(2): 129-135.
- JOESTING, H.M., B.C. MCCARTHY & K.J. BROWN. 2009. Determining the shade tolerance of American chestnut using morphological and physiological leaf parameters. *Forest Ecology and Management* 257(1): 280-286.
- LAMBERS, H., F.S. CHAPIN III & N.T.J. PONS. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York. 540 pp.
- LARCHER, W. 2003. *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional group*. 4ª ed. Editorial Springer Verlag, Berlin. 513 pp.
- LITTELL, R.C., P.R. HENRY & C.B. AMMERMAN. 1998. Statistical analysis of repeated measures data using SAS procedures. *Journal of Animal Science* 76(4): 1216-1231.
- LIU, M., G. JIANG, Y. LI, L. GAO, S. NIU, H. CUI & L. DING. 2003. Gas exchange, photochemical efficiency and leaf water potential in three *Salix* species. *Photosynthetica* 41(3): 393-398.
- LLANO-SOTELO, J.M. & L. ALCARAZ-MELÉNDEZ. 2012. Análisis de pigmentos, peroxidasa, prolina y proteínas de tres especies de *Paulownia* bajo estrés hídrico. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 3(9): 69-80.
- LLANO-SOTELO, J.M., L. ALCARAZ-MELÉNDEZ & A.E. CASTELLANOS. 2010. Gas exchange in *Paulownia* species growing under different soil moisture conditions in the field. *Journal of Environmental Biology* 31(4): 497-502.
- MACCHIAVELLI, R.E. 2013. *Agro 6600: Biometría avanzada*. Notas de clase. Disponible en <http://academic.uprm.edu/rmacchia/agro6600/agro6600.pdf> [Consultado: Enero 2013].
- MARTÍNEZ, C.A & U. MORENO. 1992. Expresiones fisiológicas de resistencia a la sequía en dos variedades de papa sometidas a estrés hídrico en condiciones de campo. *Revista Brasileira de Fisiología Vegetal* 4(1): 33-38.
- MITCHELL, C.P, J.B. FORD-ROBERTSON, T.M. HINCKLEY & L. SENNERBY-FORSSE. 1992. *Ecophysiology of short-rotation forest crops*. Elsevier, New York. 308 pp.
- MUTHURI, C.W., C.K. ONG, J. CRAIGON, B.M. MATI, V.W. NGUMI, & C.R. BLACK. 2009. Gas exchange and water use efficiency of trees and maize in agroforestry systems in semi-arid Kenya. *Agriculture Ecosystems & Environment* 129(4): 497-507.
- NGUGI, M., D. DOLEY, M. HUNT, P. DART & P. RYAN. 2003. Leaf water relations of *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* in response of water deficit. *Tree Physiology* 23(5): 335-343.
- NGUGI, M., D. DOLEY, M. HUNT, P. RYAN & P. DART. 2004. Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *E. argophloia* seedlings. *Trees* 18(4): 381-389.
- ORLOVIC, S., V. GUZINA, B. KRSTIC & L. MERKULOV. 1998. Genetic variability in anatomical, physiological and growth characteristics of hybrid poplar (*Populus x euramericana* Dode (Guinier)) and eastern cottonwood (*Populus deltoides* Bartr.) clones. *Silvae Genetica* 47(4): 183-190.
- OTT, P. 1997. The use of indicator variables in non-linear regression. *Biometrics Information*. Ministry of Forests Research Program, British Columbia. Pamphlet 56.
- PARDOS, J.A. 2007. Perspectiva fisiológica en la producción y mejora del Eucalipto (con énfasis en *Eucalyptus globulus* Labill). *Boletín del CIDEU* 3: 7-55.
- PEARCY, R.W. & J. EHLERINGER. 1984. *Comparative ecophysiology*

- of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant, Cell and Environment* 7: 1-13.
- PEARCY, R.W., N. TUMOSA & K. WILLIAMS. 1981. Relationships between growth, photosynthesis and competitive interactions for a C<sub>3</sub> and a C<sub>4</sub> plant. *Oecologia* 48(3): 371-376.
- PEÑA-ROJAS, K., X. ARANDA & I. FLECK. 2004. Stomatal limitation to CO<sub>2</sub> assimilation and down-regulation of photosynthesis in *Quercus ilex* resprouts in response to slowly imposed drought. *Tree Physiology* 24(7): 813-822.
- PONTON, S., J.L. DUPOUEY, N. BRÉDA & E. DREYER. 2002. Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype × environment interactions. *Tree Physiology* 22(6): 413-422.
- REIGOSA, M.J., N. PEDROL & A. SÁNCHEZ. 2003. La ecofisiología vegetal: una ciencia de síntesis. Editorial Paraninfo S.A., Madrid. 1216 pp.
- RODRÍGUEZ, J. & J. ÁLVAREZ. 2010. Nutrición y fertilización de las plantaciones forestales. Edición Gráfica LOM, Santiago. 520 pp.
- SANTIS, G. 2005. Mapa de reconocimiento de suelos de la región del Biobío (Sector Norte). Memoria de Título, Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile, Santiago. 178 pp.
- SAS Institute Inc. 2011. Base SAS® 9.3 Procedures Guide: Statistical Procedures. Cary, NC: SAS Institute Inc., USA. 528 pp.
- SOLARTE, M.E., L.V. PÉREZ & L.M. MELGAREJO. 2010. Ecofisiología Vegetal. En: L.M. Melgarejo (ed.), Experimentos en fisiología vegetal. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 249 pp.
- TAIZ, L. & E. ZEIGER. 2006. *Plant Physiology*. 2<sup>a</sup> ed. Editorial Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 884pp.
- THORNLEY, J.H.M. & I.R. JOHNSON. 1990. *Plant and crop modeling: A mathematical approach to plant and crop physiology*. Clarendon Press, Oxford. 669 pp.
- TSIALTAS, J.T., L.L. HANDLEY, M.T. KASSIOUMI, D.S. VERESOGLOU & A.A. GAGIANAS. 2001. Interspecific variation in potential water-use efficiency and its relation to plant species abundance in a water-limited grassland. *Functional Ecology* 15(5): 605-614.
- WANG, Z. & L.A. GOONEWARDENE. 2004. The use of MIXED models in the analysis of animal experiments with repeated measures data. *Canadian Journal of Animal Science* 84 (1): 1-11.
- WOODS, V.B. 2008. *Paulownia* as a novel biomass crop for Northern Ireland?: a review of current knowledge. Occasional publication N° 7. Agri-Food and Biosciences Institute, Global Research Unit, Hillsborough. 47 pp.
- YIN, C., X. WANG, B. DUAN, J. LUO & C. LI. 2005. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environmental and Experimental Botany* 53(3): 315-322.
- YU, Q. 2001. Can physiological and anatomical characters be used for selecting high yielding hybrid aspen clones? *Silva Fennica* 35(2): 137-146.
- ZAVALA, M.A. 2004. Integration of drought tolerance mechanisms in Mediterranean sclerophylls: a functional interpretation of leaf gas exchange simulators. *Ecological Modelling* 176(3): 211-226.
- ZHU, Z.H., C.J. CHAO, X.Y. LU & Y.G. XIONG. 1986. *Paulownia* in China: Cultivation and utilization. Asian Network for Biological Sciences, Singapore and International Development Research Centre, Ottawa. 65 pp.

Recibido: 14.05.14  
Aceptado: 05.09.16