

La ecofisiología como herramienta para la selección de clones más adaptados y productivos en el marco de una selvicultura clonal con chopos

L. Corcuera*, C. Maestro y E. Notivol

Unidad de Recursos Forestales. Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria-CITA. Gobierno de Aragón.
Avda. de Montañana 930. 50080 Zaragoza

Resumen

El género *Populus* constituye un material excelente para cualquier tipo de estudio debido a su rapidez de crecimiento y a su gran facilidad de propagación vegetativa que permite la producción de una gran cantidad de material clonal para la experimentación. Esto ha sido confirmado mediante numerosos estudios ecofisiológicos cuyo objetivo ha sido la determinación de las bases fisiológicas del crecimiento y la adaptación para la obtención de altas productividades. Los parámetros de crecimiento más influyentes en la producción se encuentran relacionados con la captura de luz y su transformación en biomasa, como son el área y la longevidad foliar y la eficiencia en el uso de la luz. Se han estudiado los factores de estrés que afectan a la productividad del chopo. En concreto se presenta la influencia del estrés hídrico por defecto o exceso de agua, estrés salino y estrés por ozono en la fisiología del chopo, así como los parámetros que permiten la selección de los clones más tolerantes. La mejora de la productividad mediante la selección clonal de caracteres morfológicos y fisiológicos deseables, y su asociación a marcadores moleculares, permitirá una selección más eficiente de los genotipos.

Palabras clave: *Populus*, selección clonal, fisiología, crecimiento, adaptación, variación genética.

Abstract

Ecophysiology as a tool for selecting more adapted and productive clones, in a clonal silvicultural frame of poplars

The genus *Populus* makes an excellent subject for any study due to its rapid growth and ease of vegetative propagation which facilitates the production of large amounts of clonal material for experimentation. Many ecophysiological studies confirm this fact and are aimed to determine the physiological basis of growth and adaptation to produce greater yield. Key growth traits in productivity are related to the capture of radiation and its conversion to biomass, such as leaf area, lifespan and light use efficiency. Stress factors influencing poplar productivity have been studied. The effects of water, salinity and ozone stresses on poplar physiology and the parameters for the selection of more tolerant clones are presented. Gains in productivity by clonal selection of desirable morphological and physiological characters, and their association to molecular markers, will allow a more efficient selection of genotypes.

Key words: *Populus*, clonal selection, physiology, growth, adaptation, genetic variation.

Introducción

Las especies del género *Populus* han sido ampliamente estudiadas para su empleo en sistemas de selvicultura intensiva debido a su rápido crecimiento,

facilidad de propagación, amplia plasticidad y transformación en una gran variedad de productos (Dickmann *et al.*, 1996). Son especies dioicas en las que las hibridaciones intra e interespecíficas se producen con facilidad en la naturaleza o bien de forma controlada en los programas de selección y mejora. Su aptitud para la propagación vegetativa permite la producción de gran cantidad de material clonal, facilitando la selección (Michler y Bauer, 1991). Actualmente, la mayor parte

* Autor para la correspondencia: lcorcuera@aragon.es
Recibido: 01-07-05; Aceptado: 05-07-05.

de los clones comerciales cultivados en Europa proceden de cruzamientos entre las especies *P. deltoides* y *P. nigra* (*P. × euramericana*) y entre *P. deltoides* y *P. trichocarpa* (*P. × interamericana*) y sus retrocruzamientos. Los clones híbridos han demostrado poseer una alta variabilidad en los caracteres fenológicos, fisiológicos y de crecimiento, en las propiedades de la madera y en la facilidad de enraizamiento (Yu, 2001; Yu *et al.*, 2001a,b,c), lo que sugiere la obtención de grandes ganancias genéticas a través de la selección y permite determinar las estrategias óptimas en la silvicultura clonal. Los criterios planteados para la selección clonal hace décadas continúan vigentes: rápido crecimiento, amplia adaptabilidad, resistencia a enfermedades y heladas, fustes rectos y cilíndricos y madera homogénea, blanca y resistente (Bisoffi y Gullberg, 1996). El objetivo último es la obtención de altas producciones de madera en un amplio rango de condiciones climáticas y edáficas, por lo que la selección se ha orientado a la obtención de altas tasas de crecimiento y la resistencia a factores adversos. Dado que la productividad depende de la interacción del genotipo con el ambiente, su incremento implica la mejora simultánea del genotipo y de las técnicas de cultivo (marcos de plantación, podas, profundidad de plantación, turno de corta, riego, abonado,...), los cuales modifican la fisiología del crecimiento (Ceulemans y Deraedt, 1999). La producción es un carácter complejo en el que intervienen componentes morfológicos, fisiológicos y bioquímicos regulados por diferentes genes (Yu, 2001). Los caracteres que presentan una alta heredabilidad y una alta correlación con la producción de biomasa, como el crecimiento en altura (Farmer *et al.* 1988) y en diámetro (Yu y Pulkkinen, 2003), y con la tasa de supervivencia, como la capacidad de enraizamiento (Riemenschneider *et al.* 1996), han sido utilizados tradicionalmente como criterio en los programas de selección. Actualmente existe un enfoque alternativo para asistir la selección clonal, el «ideotipo», modelo conceptual que describe las características deseables (de crecimiento, fisiológicas, ecológicas, morfológicas, del fuste, madera, y raíces) que conllevan una mayor producción en un sistema silvicultural intensivo (Dickmann, 1985; Dickmann y Keathley, 1996). El género *Populus* está siendo utilizado como árbol modelo en estudios de genética y fisiología para la comprensión de los mecanismos de crecimiento de las plantas leñosas (Taylor, 2002). Su validez como modelo ha sido demostrada recientemente con la obtención, por primera vez, de la secuencia completa

del genoma de un árbol, un *Populus trichocarpa*, el tercer vegetal descrito después de *Arabidopsis* y el arroz. Además, su fácil manipulación ha favorecido su empleo en el desarrollo de nuevas tecnologías en leñosas (transformación genética, micropropagación, identificación de genes de resistencia, genómica, etc.; Stettler y Bradshaw, 1996). La mayor parte de los trabajos orientados al estudio de las bases fisiológicas de la producción y de la respuesta a los distintos estreses se han realizado en plantaciones destinadas a la producción de biomasa, sobre plantas jóvenes (Deraedt y Ceulemans, 1998; Ceulemans y Deraedt, 1999). En Europa la silvicultura del chopo se orienta principalmente a la obtención de madera de desarrollo aunque tras el protocolo de Kioto se ha potenciado su uso como fuente de energía renovable debido a su papel tan importante como sumidero de CO₂.

Fisiología aplicada a la selección clonal

El uso de material clonal presenta la ventaja de una mayor precisión en la estimación del error experimental y facilita el estudio de la correlación entre caracteres. Los caracteres más influyentes en la productividad y adaptación al medio ambiente han sido estudiados desde una perspectiva fisiológica y a diferentes niveles de organización (hoja, copa e individuo).

Parámetros ecofisiológicos relacionados con caracteres productivos

Caracteres relacionados con la capacidad de enraizamiento

La aptitud a la propagación vegetativa es una de las características fundamentales tanto para el establecimiento inicial de un clon como para el éxito posterior de su multiplicación masiva y del establecimiento de cualquier tipo de plantación. La capacidad de enraizamiento es muy variable entre las especies de chopo y se encuentra bajo un fuerte control genético (Wilcox y Farmer, 1968), siendo, por tanto, el primer factor a considerar en la selección clonal y una de las características deseables del ideotipo de Dickmann y Keathley (1996). Algunas especies del género *Populus* presentan una capacidad limitada de propagación debido a su baja

capacidad de enraizamiento. Ciertos clones que presentan buenas características productivas, tecnológicas y de resistencia pueden ver limitada su utilización a gran escala por este motivo. El contenido en carbohidratos de las estaquillas ha sido empleado como indicador del éxito de enraizamiento (Nanda *et al.*, 1971), aunque no está claro que un contenido insuficiente de estas reservas sea la causa de la escasa producción de raíces (Okoro y Grace, 1976). Las condiciones que favorecen la fotosíntesis, y por tanto la producción de carbohidratos, aumentan la capacidad de enraizamiento (Molnar y Cumming, 1968), aunque también existen evidencias de lo contrario (Hansen y Eriksen, 1974). Se ha estudiado el papel de las citoquininas y auxinas en la estimulación de la formación de raíces en el chopo y se ha observado una mayor actividad de la citoquinina en clones de difícil enraizamiento (Okoro y Grace, 1978). También se han observado diferencias clonales en la capacidad de enraizamiento asociadas a diferencias en la actividad de la enzima oxidasa, responsable del catabolismo de las auxinas (Auxin-oxidasa, IAA-O; Günes, 2000). Las prácticas culturales también influyen en el éxito del enraizamiento, aunque de una forma generalizada en todo el material clonal (Edwards y Kissock, 1975; Frison 1972). La combinación de irrigación y fertilización, aunque incrementa el crecimiento de las plántulas (Coyle y Coleman, 2005), no aumenta la tasa de supervivencia (Van den Driessche *et al.*, 2003).

Caracteres relacionados con el crecimiento

Entre los caracteres de crecimiento deseables, propuestos por Dickmann y Keathley (1996) en el ideotipo de *Populus*, se encuentran un rápido crecimiento en altura y diámetro, una alta tasa fotosintética por unidad de área o masa y una alta relación fotosíntesis/respiración. En condiciones no limitantes de agua y nutrientes la producción de biomasa se encuentra determinada en gran medida por el desarrollo de la copa, responsable de la intercepción solar (Barigah *et al.*, 1990; Ceulemans *et al.* 1992; Ceulemans y Daraedt, 1999; Souch y Stephens, 1998). La variabilidad en la productividad puede ser el resultado de las diferencias en la cantidad de radiación absorbida por la copa, en la eficiencia con que la energía absorbida se convierte en biomasa (eficiencia en el uso de la luz, LUE), o de ambos factores (Cannell, 1999). La cantidad de radiación fotosintéticamente activa interceptada por la copa depende princi-

palmente del área foliar y su orientación (Cannell, 1989). Por el contrario, la LUE viene determinada por la tasa fotosintética (Medlyn, 1998), que a su vez depende de las propiedades estructurales y bioquímicas de la hoja (Ishida *et al.* 1999) como la concentración foliar de nitrógeno (Anten *et al.*, 1995) y el peso por unidad de área foliar (LMA, Peterson *et al.*, 1999). Por tanto, para conocer las causas de la variación de la LUE en el género *Populus* se han evaluado características foliares morfológicas, bioquímicas y fotosintéticas. Green *et al.* (2001) sugirieron que la LUE era el factor determinante en la producción de biomasa. Sin embargo, Bunn *et al.* (2004) concluyeron que las características fotosintéticas foliares no permiten una discriminación tan buena entre clones más y menos productivos como los caracteres morfológicos. En ese caso el área foliar (tamaño y rápida expansión de la hoja) resultó ser el carácter más importante para la selección temprana de una alta productividad, al asociarse a una mayor biomasa en la parte aérea y subterránea. En estudios precedentes tampoco se apreciaron diferencias entre clones en la LUE y se propuso que el incremento en la producción de biomasa podría ser el resultado de diferencias en la fenología (duración del ciclo vegetativo) y/o en los patrones de distribución de carbono (Cannell *et al.*, 1988).

El área foliar total y área foliar individual pueden ser empleados como caracteres para predecir la productividad (Barigah *et al.*, 1994; Scarascia-Mugnozza *et al.*, 1997; Ferris *et al.*, 2001; Monclus *et al.* 2005). El área foliar específica (SLA), o relación entre el área y el peso seco foliar, y el número de hojas se correlacionan con la productividad dependiendo del clon, las condiciones de crecimiento y la edad (Pellis *et al.* 2004b; Zhang *et al.* 2004; Marron *et al.* 2005). Existe una variación clonal importante en varios componentes fisiológicos que controlan el área foliar total del chopo: el crecimiento foliar, la tasa de producción de hojas y la duración de la expansión de la hoja (Ridge *et al.* 1986; Ceulemans *et al.* 1988). Se ha observado que los clones más productivos no tienen necesariamente las tasas más altas de producción foliar sino las hojas más grandes y unas altas tasas de expansión foliar (Niinemets *et al.* 2004). Existe una variación significativa del tamaño de la hoja a distintos niveles de la copa (Casella y Ceulemans, 2002) y se ha demostrado la influencia positiva de la irradiación en el tamaño foliar (Pieters, 1983) y en la concentración de N por unidad de área foliar y su influencia negativa en el SLA (Niinemets *et al.*, 2004).

También el ángulo de las hojas y las características del peciolo, como sus dimensiones y ángulo, varían con el gradiente de luz. Los clones con peciolo más largos y hojas más grandes interceptan la luz de forma más eficiente (Niinemets *et al.*, 2004). Las hojas de la parte superior de la copa son mayores, más pesadas, con menor SLA, peciolo más largos y gruesos y una mayor concentración de N por unidad de peso seco. Además se ha observado una variación clonal significativa en características foliares como el LAI (área foliar total por unidad de superficie proyectada) y de los peciolo (Al Alfás *et al.*, 2005). Las diferencias clonales en la concentración foliar de N se han asociado directamente a las diferencias en la capacidad fotosintética de la hoja, y por tanto, a la productividad de los clones (Pellis *et al.*, 2004a). Pellis *et al.* (2004b) observaron que varias características foliares genéticamente controladas determinaban la producción de biomasa, el LAI en primer lugar y el área foliar total y el SLA en segundo lugar. Además distinguieron dos estrategias de crecimiento diferentes en los clones cuyo resultado era una producción de biomasa similar: la formación de muchas hojas pequeñas por brote o de pocas hojas grandes por brote. Laureysens *et al.* (2005) también obtuvieron que un alto LAI asociado a una gran cantidad de hojas pequeñas era el parámetro foliar más relacionado con la producción de biomasa. La morfología foliar del chopo, en concreto la relación longitud/anchura de la hoja, ha sido empleado como el indicador más temprano y fiable del potencial de crecimiento (Saieed *et al.*, 1994a). Su relación con varios parámetros de intercambio gaseoso y de fijación de carbono ha servido para identificar líneas de superior comportamiento al de los parentales (Saieed *et al.*, 1994b).

Caracteres relacionados con la producción de madera

La selección clonal se orienta a la obtención de fustes altos, rectos y con pocas ramas (Laureysens *et al.*, 2005), aunque cuando el producto final se destina a la producción de pulpa o energía el tamaño y la forma son aspectos menos importantes. En la actualidad existe una demanda creciente de fibra de chopo de alta calidad para la producción de pulpa y papel (Ranua, 2002). Tanto la calidad de la madera como la tasa de crecimiento y de propagación varían en gran medida incluso dentro de la misma especie, de forma que la

selección clonal constituye una manera rápida de mejorar dichos caracteres (Yu *et al.*, 2001a,b, Haapala *et al.*, 2004). La alta capacidad de rebrote del chopo ha propiciado el estudio de las diferencias clonales en la mortalidad de las cepas, número de brotes por cepa, producción de biomasa y la producción de fustes rectos, altos y con pocas ramas (Laureysens *et al.*, 2003; Laureysens *et al.*, 2004). La altura del fuste, diámetro basal y número de brotes son los caracteres que presentan una mayor influencia en la producción de biomasa y que muestran una alta heredabilidad (Rae *et al.*, 2004). Además, la facilidad de su medición los convierte en unos parámetros muy útiles en los programas de selección. Las prácticas intensivas de manejo para abastecer la gran demanda de fibra y madera incluyen la selección de material genético superior y el control de la competencia y enfermedades (Stanton *et al.*, 2002). Las prácticas culturales influyen en las propiedades de la madera de chopo, especialmente en el peso específico y la longitud de la fibra, ya que los crecimientos rápidos producen menores pesos específicos y fibras más cortas. También las condiciones del sustrato influyen en la calidad de la madera. Los suelos arenosos incrementan el peso específico de la madera (Blankenhorn *et al.*, 1992). La densidad de la madera es la característica más valorada en la producción de madera de calidad de chopo. Esta depende del clon, de los factores ambientales y de su posición (altura) en el tronco (Yanchuck *et al.*, 1983). Los análisis realizados sobre diversos clones comparando dos zonas de cultivo en España (Ebro y Duero) han revelado un efecto significativo del clon en la variación de la densidad (Gutiérrez y Baonza, 2001), mientras que en la producción de madera de tensión influye también de forma significativa la zona de cultivo (Casado, 2001). El incremento de la concentración de CO₂ en la atmósfera y de la deposición de nitrógeno ha llevado al estudio de sus efectos en la estructura y calidad de la madera de distintos clones (Luo *et al.*, 2005). En general, la combinación de ambos factores tiene efectos negativos en la estructura del xilema que se reflejan en una menor densidad, empeoramiento de las propiedades mecánicas de la madera y un mayor tamaño de los vasos, lo que aumenta el riesgo de cavitación. Por separado, los dos parámetros afectan a la estructura de la madera de forma diferente. El incremento de la disponibilidad de N disminuye el grosor de la pared celular en todos los clones y estimula la formación de madera de tensión. La formación de madera de tensión, sin

embargo, depende del clon y es independiente de sus características de crecimiento (diámetro y altura). El incremento de la concentración de CO₂ produce un descenso en el grosor de la pared celular y aumenta el diámetro de los vasos y es clon-dependiente.

Parámetros ecofisiológicos relacionados con la adaptación

Respuesta al estrés hídrico

El agua, tanto por defecto como por exceso, constituye un factor importante de estrés. El género *Populus* se caracteriza por una alta demanda de agua (Barigah *et al.*, 1990) y su cultivo va asociado a su disponibilidad, ya sea por la capa freática cercana o por el riego. No obstante, debido a su extensa y variada área de cultivo se han realizado numerosos estudios sobre los mecanismos de resistencia al estrés hídrico. Los fenómenos de selección y adaptación y la plasticidad de la planta a las distintas demandas evapotranspirativas y de disponibilidad de agua le permiten sobrevivir y competir con éxito en distintas condiciones medioambientales. La existencia de una gran variación en la tolerancia a la sequía en los clones del género *Populus* (Chen *et al.*, 1997; Tschaplinski *et al.*, 1994) ha facilitado el análisis de un gran número de caracteres morfológicos y fisiológicos (Brignolas *et al.*, 2000; Amlin y Rood, 2003). Entre los objetivos principales de las investigaciones sobre los mecanismos de control fisiológico destacan la caracterización de diferentes modelos de respuesta a la sequía en los clones y la identificación temprana de caracteres asociados a la tolerancia al estrés hídrico (Marron *et al.*, 2002; 2003) y al crecimiento (Rhodenbaugh y Pallardy, 1993). El cierre estomático a niveles moderados de estrés hídrico, el ajuste osmótico y la alta eficiencia en el uso del agua son caracteres fisiológicos hacia los que se orienta la selección en el género *Populus* (Dickmann y Keathley, 1996). La fluorescencia de la clorofila ha sido empleada como herramienta para determinar la capacidad fotosintética en condiciones de estrés hídrico. Dreyer *et al.* (1992) no encontraron relación entre la resistencia a la sequía y la sensibilidad del aparato fotoquímico en una gran variedad de especies forestales caracterizadas por su diferente capacidad para soportar periodos de sequía. Todas las especies mostraron una destacable estabilidad del fotosistema II hasta niveles de contenido de agua en las hojas muy por

debajo del punto de pérdida de turgencia. Se sugirió que el descenso en la actividad fotosintética en respuesta a la falta de agua era consecuencia del cierre estomático y los altos niveles de irradiación y temperatura en las hojas. No obstante, la fluorescencia de la clorofila ha resultado útil para revelar diferencias clonales en la respuesta a la sequía mediante la estimación de la disponibilidad de CO₂ en los cloroplastos y las tasas de carboxilación y fotorespiración (Ridolfi y Dreyer, 1997).

Los mecanismos de tolerancia a la desecación permiten a la planta sobrevivir en condiciones de bajos potenciales hídricos. La capacidad de ajuste osmótico entre genotipos dentro de la especie ha sido empleado como criterio de selección en la tolerancia a la desecación (Augé *et al.*, 1998). Se ha observado ajuste osmótico en estaquillas de varios clones de chopo en ambiente controlado y en condiciones de campo debido principalmente a la acumulación de carbohidratos y de iones inorgánicos (Tschaplinski y Blake, 1989; Gebre *et al.*, 1994; Tschaplinski y Tuskan, 1994). Sin embargo, el bajo ajuste osmótico observado por Gebre *et al.* (1998) en algunos clones no explicaba las diferencias en la resistencia a la sequía de dichos clones. Además, las concentraciones de soluto observadas no justificaban por completo las diferencias clonales en el ajuste osmótico. Por este motivo se propusieron mecanismos funcionales y estructurales (diferencias en la conductancia estomática o el desarrollo radical) como responsables de las diferencias en la resistencia a la sequía de estos clones.

Los mecanismos de evitación de la sequía como son el cierre estomático, la reducción del área foliar (por abscisión foliar o por reducción del crecimiento foliar, que aumentan la relación parte radical/parte aérea) y los sistemas radicales bien desarrollados permiten mantener altos potenciales hídricos (Turner, 1979). El cierre estomático es un mecanismo esencial para reducir las pérdidas de agua por transpiración. Un rápido cierre de estomas en respuesta a la disminución de agua en el suelo puede evitar la cavitación de los vasos del xilema (Harvey y Van den Driessche, 1997) y la abscisión foliar (Lui y Dickmann, 1992). En condiciones de sequía moderada se ha observado una mayor resistencia a la sequía (mayor volumen del tronco) en clones con mejor regulación estomática y con mayor inversión de carbono en las raíces (Tschaplinski *et al.*, 1998). Sin embargo, cuando la limitación de agua es severa se reduce en gran medida la inversión de carbono en las raíces, fre-

nando tanto el crecimiento subterráneo como el aéreo. El sistema radical juega un papel muy importante en la regulación de la absorción de agua y en el mantenimiento del balance hídrico. La capacidad para producir numerosas raíces que se extiendan ampliamente e el perfil del suelo se asocia a una mayor resistencia al estrés hídrico en el género *Populus* (Tschaplinski y Blake, 1989) y es uno de los caracteres propuestos en el ideotipo de Dickmann y Keathley (1996). Para comprender los mecanismos que regulan el transporte de agua en las raíces de chopo se ha analizado el flujo de agua en el interior de las raíces con diferentes niveles de estrés hídrico, observándose que bajo estrés hídrico severo el ratio de transporte de agua apoplástica/transcelular-simplástica se incrementa y la conductividad hidráulica en las raíces se inhibe de forma irreversible (Siemens y Zwiazek, 2003). El género *Populus* presenta una alta vulnerabilidad a la cavitación, lo cual es consistente con su hábito freatofítico (Tyree *et al.*, 1994). Se ha observado variación en la resistencia a la cavitación, cierre de estomas y conductividad hidráulica en poblaciones de *P. trichocarpa* (Sparks y Black, 1999). Las poblaciones más vulnerables a la cavitación presentan un control estomático más limitado y una mayor conductividad hidráulica específica (conductividad hidráulica por área de xilema). Esta variación está relacionada con la demanda evaporativa del lugar y podría reflejar un ajuste de las características fisiológicas para maximizar la conductancia estomática sin inducir una embolia generalizada del xilema. La nutrición mineral afecta a la vulnerabilidad a la cavitación del chopo (Harvey y Van den Driessche, 1999). Un bajo aporte de N descende el riesgo de cavitación. Sin embargo, se pueden realizar fertilizaciones con alta concentración de N si se asocian con P, lo que permite un crecimiento aceptable sin una excesiva pérdida de conductividad hidráulica.

Entre los mecanismos de adaptación a la sequía se encuentran el ajuste en la tasa de crecimiento y en la distribución de la materia seca y el aumento en la eficiencia del uso del agua (WUE, ratio entre la materia seca acumulada y el consumo de agua durante el periodo de crecimiento). En condiciones de estrés hídrico la producción de biomasa (altura y diámetro de tronco, biomasa total, número de hojas, área foliar total) descende, mientras que se produce un incremento significativo en las relaciones raíces finas/raíces totales, peso radical/área foliar, peso radical/peso parte aérea y en la WUE (Marron *et al.*, 2002; Yin *et al.*,

2005; Zhang *et al.*, 2004). Farquhart y Richards (1984) observaron que la WUE se correlaciona con la productividad dependiendo de la especie. La WUE generalmente presenta una alta correlación con el crecimiento, sin embargo esta relación puede ser positiva o negativa. Cuando la disponibilidad de agua es limitada, el empleo de agua de forma más eficiente mediante la producción de una mayor biomasa por unidad de agua transpirada permite un mayor crecimiento, aumentando la productividad. Esta relación positiva entre la WUE y la productividad ha sido observada en el eucalipto (Li, 1999) e implica que la WUE depende principalmente de la capacidad fotosintética (Farquhart *et al.*, 1989). En el chopo, la WUE aumenta mediante el cierre parcial de estomas, que ocasiona una reducción en la asimilación neta de carbono en relación a las plantas cuyos estomas están completamente abiertos, aunque con esta estrategia la WUE se correlaciona negativamente con la productividad (Li *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2005). La relación negativa entre la WUE y la productividad sugiere que la variabilidad entre genotipos en la WUE está controlada principalmente por la conductancia estomática. Por lo tanto, la selección para una mayor WUE resultará en una mayor o menor productividad dependiendo del factor predominante que influya en la WUE (Condon *et al.*, 1987). La composición isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) se ha empleado como indicador de la WUE debido a la alta correlación existente entre ambos (Farquhar *et al.*, 1989), tanto en condiciones de sequía como en condiciones de abundancia de agua (Yin *et al.*, 2005). Este parámetro proporciona una medida integrada de las características fisiológicas de la planta y del medio ambiente que influyen en el intercambio gaseoso durante el periodo en el que se produce la fijación de carbono (Ponton *et al.*, 2002). Se ha observado variabilidad clonal en el $\delta^{13}\text{C}$ (Zhang *et al.*, 2004, Marron *et al.*, 2005) y en la WUE (Tschaplinski *et al.*, 1994), lo que puede ser empleado como criterio para la selección y la mejora. Los clones que combinan una alta productividad con una alta eficiencia en el uso del agua son los más apreciados en zonas que pueden experimentar sequía (Braatne *et al.*, 1992). La relación entre la productividad y el $\delta^{13}\text{C}$ varía según la especie, siendo positiva en algunos casos (Zhang *et al.*, 2004). También se ha observado la falta de relación entre ambos parámetros (Rae *et al.*, 2004, Marron *et al.*, 2005) bajo diferentes condiciones ambientales, y con diferentes edades y tamaño de chopos (Monclus *et al.*,

2005). En ese caso, la falta de correlación permite la selección de genotipos que muestren una alta productividad y una alta eficiencia en el uso del agua de forma simultánea. Otros parámetros como el área foliar y el contenido foliar de N pueden emplearse para la selección conjunta de clones productivos y con una alta eficiencia en el uso del agua debido a su alta correlación con la productividad y el $\delta^{13}\text{C}$, respectivamente, su alta heredabilidad y la ausencia de correlación entre ambos (Monclus *et al.*, 2005).

El ácido abscísico (ABA) es un parámetro que permite la diferenciación entre clones tolerantes y sensibles a la sequía. El papel del ABA en la tolerancia a la sequía ha sido analizado a través de la concentración de ABA en brotes y su relación con la conductancia estomática y el crecimiento foliar (Chen *et al.*, 1997). Tanto la conductancia estomática como el crecimiento foliar se correlacionan negativamente con la concentración de ABA del xilema (Zhang y Davies, 1990), que a su vez está relacionado con las reservas de agua del suelo (Tardieu *et al.* 1992). Se han obtenido diferencias clonales en la acumulación de ABA en condiciones de sequía en hojas (Lui y Dickmann, 1992) y xilema (Chen *et al.*, 1997). Muchos estudios han demostrado que el ABA aumenta la tolerancia de las plantas a los estreses ambientales (Giraudat *et al.*, 1994), tanto por aplicación exógena (Li *et al.*, 2004) como por los niveles endógenos de ABA en la planta (Li y Wang, 2003). La aplicación exógena de ABA ha demostrado el papel tan importante que puede realizar en el control de la tolerancia a la sequía en el género *Populus*. Su aplicación produce un descenso en el intercambio gaseoso y en la acumulación de materia seca y un incremento del desarrollo radical y del $\delta^{13}\text{C}$ (Yin *et al.*, 2004). Las diferencias interespecíficas encontradas sugieren una diferenciación adaptativa de las especies de chopo.

Un aspecto importante en condiciones de sequía es la supervivencia de las plántulas de chopo en la fase inicial de establecimiento (Marron *et al.*, 2002, Li *et al.*, 2004). Se han observado dos estrategias contrastadas (Zhang *et al.*, 2004). Por una parte, la de un ecotipo de clima seco que presenta una mayor sensibilidad al estrés hídrico, reflejada en una menor altura, biomasa total, área foliar, número de hojas, SLA, fotosíntesis neta, transpiración, conductancia estomática y una mayor relación parte radical/parte aérea, WUE, ABA y $\delta^{13}\text{C}$ (Zhang *et al.*, 2005). Es decir, muestra una estrategia conservadora en el uso del agua y se encuentra

adaptado a periodos de sequía prolongados, lo que se asocia a una gran capacidad de tolerancia a la sequía y a bajas tasas de crecimiento. Por el contrario, el ecotipo de clima húmedo muestra una estrategia derrochadora en el uso del agua, siendo un ecotipo adaptado a sequías moderadas de corta duración, donde la planta consume el agua disponible rápidamente hasta que casi toda el agua del suelo se agota y que posee altas tasas de crecimiento. Ambas estrategias han sido observadas en distintas especies de chopo, lo que confirma la existencia de diferencias genéticas interespecíficas en el crecimiento, distribución de materia seca y WUE en condiciones de estrés hídrico que pueden ser empleadas como criterio para la selección y mejora (Yin *et al.*, 2005).

En general, el chopo es bastante tolerante al exceso de humedad en el suelo (Harrington, 1987). No obstante, en condiciones aluviales el drenaje del suelo es muy importante si existe una elevación del nivel freático con riesgo de encharcamiento duradero, ya que impide la normal respiración de las raíces (Harrington, 1987). Además, en suelos arcillosos de escaso drenaje las labores culturales que ocasionan suela de labor favorecen la aparición de fenómenos de encharcamiento. La reducción del intercambio de gases entre las raíces y la atmósfera aumenta la resistencia a la absorción y al transporte de agua en las raíces (Smit y Stachowiak, 1988), provocando el amarilleo de las hojas, la reducción del crecimiento (Lui y Dickmann, 1992) y en algunos casos la muerte del árbol (Padró y Orensanz, 1987). Existe variabilidad en la tolerancia al encharcamiento en los clones de chopo (Neuman *et al.*, 1996), por lo que la selección de los clones más tolerantes permitirá un aumento de la productividad. El vigor del árbol (altura y acumulación de biomasa) ha sido empleado como criterio en la selección clonal (Cao y Conner, 1999). La tolerancia al encharcamiento se ha relacionado con la capacidad de mantener los estomas abiertos al observarse que el cierre estomático era una de las respuestas más rápidas (Cao y Conner, 1999). Por otra parte, la inhibición de la fotosíntesis por inundación puede ser debida a otras causas como la reducción de la concentración de clorofila, la senescencia prematura de hojas y la reducción del área foliar (Sena Gomes and Kozlowski, 1980a,b). También se ha observado un descenso en la fluorescencia de la clorofila y la formación de raíces adventicias y de lenticelas hipertrofiadas en respuesta al encharcamiento (Cao y Conner, 1999).

Respuesta al estrés salino

La acumulación de sales tiene efectos muy negativos en la estructura del suelo ya que reduce la infiltración y retención de agua, la aireación y aumenta la resistencia a la expansión de las raíces. Se ha demostrado que la salinidad afecta a la fisiología del chopo, alterando las relaciones hídricas y la actividad enzimática, así como el estado nutricional y hormonal (Catalán *et al.*, 1994). La respuesta a la salinidad es muy rápida, reduciéndose el área foliar, fotosíntesis, altura y diámetro del tronco significativamente en pocos días. Estos cambios van acompañados de un aumento de la resistencia estomática y del potencial hídrico antes del amanecer (Fung *et al.*, 1998). El descenso en la fotosíntesis es el resultado de la reducción en la eficiencia fotosintética y del incremento de la fotorrespiración (Ma *et al.*, 1997). Se han observado diferencias interespecíficas en el crecimiento del fuste, transpiración y compartimentación y transporte de iones de Na^+ y K^+ (Chen *et al.* 2003). Existe un componente genético en la tolerancia a la salinidad (Allen *et al.*, 1994) y evidencias de variabilidad clonal con respecto a la sensibilidad a la salinidad (Fung *et al.*, 1998; Singh *et al.* 1999; Sixto *et al.* 2005). En España especies como *P. alba* presentan tolerancia a la salinidad y variabilidad intraespecífica (Sixto *et al.*, 2004), de tal modo que se ha propuesto como especie modelo en las investigaciones genómicas y ecofisiológicas de los mecanismos implicados en el estrés salino (Sixto *et al.*, 2005). Varios parámetros relacionados con la fluorescencia de la clorofila (Sixto *et al.*, 2004), la fotosíntesis neta y la concentración foliar de Na^+ (Sixto *et al.*, 2005) han permitido la detección de diferencias significativas en clones de esta especie. La supervivencia y parámetros de crecimiento como altura, peso seco de la parte aérea y el área foliar también presentan variación en clones de *P. alba* e híbridos de *P. deltoides* $\times$ *P. alba* (Sixto *et al.*, 2001).

Respuesta al estrés por ozono

La concentración de ozono troposférico (O_3), generado a partir de combustibles fósiles, se está incrementando en la atmósfera. Los chopos se encuentran entre los árboles más sensibles a la polución atmosférica (Novak *et al.*, 2003). Así, el ozono ha sido documentado como causa de la senescencia y abscisión prematura y moteado y necrosis de las hojas en el género *Populus*. En general, el ozono tiene un efecto negativo en la productividad del chopo, que se correlaciona con un descenso en el contenido de clorofila, fotosíntesis, prematura abscisión de las hojas y descensos en la adquisición y acumulación de carbono (Karnosky *et al.*, 1996; Coleman *et al.*, 1995a; 1995b). El cierre estomático para evitar la absorción de ozono reduce la asimilación de carbono, afectando al crecimiento y a la distribución de fotosintatos (Torsethaugen *et al.*, 1999, Zhang *et al.*, 2000; Novak *et al.*, 2005). Se han encontrado diferencias clonales en el crecimiento de los chopos en respuesta a la exposición al O_3 (Wang *et al.*, 1986; Coleman *et al.*, 1995a), lo que permitirá la selección de los clones menos sensibles.

Conclusiones

La obtención de altas tasas de crecimiento y grandes productividades en el género *Populus* depende de la variabilidad genética de distintos caracteres fisiológicos de producción y adaptabilidad al medio en combinación con las prácticas culturales. Por tanto, los estudios sobre la fisiología del chopo son esenciales para respaldar los programas de selección genética. Entre los caracteres fisiológicos y de crecimiento empleados como indicadores para la selección de material vegetal más productivo y resistente se encuentran:

Indicadores de crecimiento	Indicadores de adaptación
Altura	Control estomático
Diámetro del fuste	Ajuste osmótico
N.º brotes/cepa	Área foliar
Patrones de distribución de carbono	Abscisión foliar
Área foliar total	Peso sistema radical/peso parte aérea
Área foliar individual	Eficiencia en el uso del agua (WUE)
Área foliar específica (SLA): área/peso seco	Raíces finas/raíces totales
Área foliar total por unidad de suelo que cubre (LAI)	Peso sistema radical/área foliar
Peso por unidad de área foliar (LMA)	Sistema radical bien desarrollado
Tasa de expansión foliar	Formación de raíces adventicias
Duración de la expansión de la hoja	Producción de lenticelas hipertrofiadas
Duración del ciclo vegetativo	Conductividad hidráulica específica
Eficiencia en el uso de la luz (LUE)	Fluorescencia de la clorofila
Concentración foliar de N	Composición isotópica de carbono
Longitud del peciolo	Ácido abscísico (ABA)
Morfología foliar: longitud/anchura	Concentración foliar de clorofila
Arquitectura del tronco: rectitud de fuste y escasa ramosidad	Concentración foliar de nitrógeno
Densidad de la madera	Concentración foliar de sodio
Capacidad de enraizamiento	Fotosíntesis neta
	Vigor (altura y acumulación de biomasa)
	Tasa de supervivencia
	Capacidad de enraizamiento

Bibliografía

- AL ALFAS N., PELLIS A., NIINEMETS Ü., CEULEMANS R., 2005. Growth and production of a short rotation coppice culture of poplar. II. Clonal and year-to-year differences in leaf and petiole characteristics and stand leaf area index. *Biomass and Bioenergy* 28, 536-547.
- ALLEN J.A., CHAMBERS J.L., STINE M., 1994. Prospects for increasing the salt tolerance of forest trees: a review. *Tree Physiol.* 14, 843-853.
- ANTEN N.E.R., SCHIEVING F., MEDINA E., WERGER M.J.A., SCLIUFFELEN P., 1995. Optimal leaf area indices in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species at low and high nitrogen availability. *Physiol. Plant.* 95, 541-550.
- AMLIN N.M., ROOD S.B., 2003. Drought stress and recovery of riparian cottonwoods due to water table alteration along Willow Creek, Alberta. *Trees* 17, 371-378.
- AUGÉ R.M., DUAN X., CROKER J.L., WITTE W.T., GREEN C.D., 1998. Foliar dehydration tolerance of twelve deciduous tree species. *J. Exp. Bot.* 49, 753-759.
- BARIGAH T., GUITTET J., MOUSSEAU M., PONTAILLER J.Y., SAUGIER B., DREUILLAUX J.M., LEGAY B., LIEBERT J., 1990. Physiological constraints on productivity of poplar clones. En: *Biomass for energy and industry*, vols 1 and 2 - Policy, environment, production and harvesting / conversion and utilisation of biomass: a424-a428 (Grassi G., Gasse G., Dossantos G., eds.). International conf on biomass for energy and industry Lisbon, Portugal, oct 09-13, 1989.
- BARIGAH T.S., SAUGIER B., MOUSSEAU M., GUITTET J., CEULEMANS R., 1994. Photosynthesis, leaf area and productivity of 5 poplar clones during their establishment year. *Ann. Sci. Forest.* 51, 613-625.
- BISOFFI S., GULLBERG U., 1996. Poplar breeding and selection strategies. In: Stettler, R.F., Bradshaw, Jr., H.D., Heilman, P.E., Hinckley, T.M. (Eds.), *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*. Part II. Chap. 15. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON, pp. 139-158.
- BLANKENHORN P.R., BOWERSOX T.W., STRAUSS C.H., KESSLER K.R., STOVER L.R., KILMER W.R., DICOLA M.L., 1992. Effects of management strategy and site on specific gravity of a *Populus* hybrid clone. *Wood Fiber Sci.* 24, 274-279.
- BRAATNE I.H., HINCKLEY T.M., STETTLER R.F., 1992. Influence of soil water on the physiological and morphological components of plant water balance in *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and their F1 hybrids. *Tree Physiol.* 11, 325-339.
- BRIGNOLAS F., THIERRY C., GUERRIER G., BOUDOU-RESQUE E., 2000. Compared water deficit response of two *Populus × euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp. *Ann. For. Sci.* 57, 261-266.
- BUNN S.M., RAE A.M., HERBERT C.S., TAYLOR G., 2004. Leaf-level productivity traits in *Populus* grown in short rotation coppice for biomass energy. *Forestry* 77, 307-323.
- CANNELL M.G.R., SHEPPARD I.J., MILNE R., 1988. Light use efficiency and woody biomass production of poplar and willow. *Forestry* 61, 125-136.
- CANNELL M.G.R., 1989. Physiological basis of wood production: a review. *Stand. J. For. Res.* 4, 459-490.
- CANNELL M.G.R., 1999. Growing trees to sequester carbon in the UK: answers to some common questions. *Forestry* 72, 237-247.
- CASADO SANZ M., 2001. Evaluación de las tensiones de crecimiento en diferentes clones de *Populus* de los *Populeta* de Valladolid y Zaragoza. I Simposio del Chopo. Zamora, 9-11 mayo. Pp. 443-451.
- CASELLA E., CEULEMANS R., 2002. Spatial distribution of leaf morphology and physiological characteristics in relation to local radiation regime within the canopies of 3-year-old *Populus* clones in coppice culture. *Tree Physiol.* 22, 1277-1288.
- CATALAN L., BALZARINI M., TALESKNIK E., SERENO R., KARLIN U., 1994. Effects of salinity on germination and seedling growth of *Prosopis flexuosa* DC. *For. Ecol. Manage.* 63, 347-357.
- CAO F.L., CONNER W.H., 1999. Selection of flood-tolerant *Populus deltoides* clones for reforestation projects in China. *For. Ecol. Manage.* 117, 211-220.
- CEULEMANS R., IMPENS I., IMLER R., 1988. Stomatal conductance and stomatal behavior in *Populus* clones and hybrids. *Can. J. Bot.* 66, 1404-1414.
- CEULEMANS R., SCARASCIA-MUGNOZZA B.M., WIARD J.H., BRAATNE J.H., HINCKLEY T.M., STETTLER R.E., ISEBRANDS J.G., HEILMAN P.E., 1992. Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation: I. Clonal comparisons of 4-year growth and phenology. *Can. J. For. Res.* 22, 1937-1947.
- CEULEMANS R., DERAEDT W., 1999. Production physiology and growth potential of poplars under short-rotation forestry culture. *For. Ecol. Manage.* 121, 9-23.
- CHEN S., WANG S., ALTMAN A., HÜTTERMANN. 1997. Genotypic variation in drought tolerance of poplar in relation to abscisic acid. *Tree Physiol.* 17, 797-783.
- CHEN S., LI J., WANG S., FRITZ E., HÜTTERMANN A., ALTMAN A. 2003. Effects of NaCl on shoot growth, transpiration, ion compartmentation, and transport in regenerated plants of *Populus euphratica* and *Populus tomentosa*. *Can. J. For. Res.* 33, 967-975.
- CONDON A.G., RICHARDS R.A., FARQUHAR G.D., 1987. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. *Crop Science* 27, 996-1001.
- COLEMAN M.D., ISEBRANDS J.G., DICKSON R.E., KARNOSKY D.F. 1995a. Photosynthetic productivity of aspen clones varying in sensitivity to tropospheric ozone. *Tree Physiol.* 15, 585-592.
- COLEMAN M.D., DICKSON R.E., ISEBRANDS J.G., KARNOSKY D.F., 1995b. Carbon allocation and partitioning in aspen clones varying in sensitivity to tropospheric ozone. *Tree Physiol.* 15, 593-604.

- COYLE D.R., COLEMAN M.D. 2005. Forest production responses to irrigation and fertilization are not explained by shifts in allocation. *For. Ecol. Manage.* 208, 137-152.
- DERAEDT W., CEULEMANS R., 1998. Clonal variability in biomass production and conversion efficiency of poplar during the establishment year of a short rotation coppice plantation. *Biomass and Bioenergy* 15, 391-8.
- DICKMANN, D.I. 1985. The ideotype concept applied to forest trees. In: Cannell, M.G.R., Jackson, J.E. (Eds.), *Attributes of trees as crop plants*. Inst. of Terrestrial Ecol., Huntington, England, pp. 89-101.
- DICKMANN D.I., KEATHLEY D.E., 1996. Linking physiology, molecular genetics, and the *Populus* ideotype. In: Stettler, R.F., Bradshaw, Jr., H.D., Heilman, P.E., Hinkley, T.M. (Eds.), *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*. Part II. Chap. 15. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON, pp. 491-514.
- DICKMANN D.I., NGUYEN P.V., PREGITZER K.S., 1996. Effects of irrigation and coppicing on above-ground growth, physiology, and fine root-dynamics of two field-grown hybrid poplar clones. *For. Ecol. Manage.* 80, 163-74.
- DREYER E., EPRON D., MATIG O., 1992. Photochemical efficiency of photosystem-II in rapidly dehydrating leaves of 11 temperate and tropical tree species differing in their tolerance to drought. *Ann. Sci. For.* 49, 615-625.
- EDWARDS W.R.N., KISSOCK W.J. 1975. Effect of soaking and deep planting on vegetative propagation of *Populus* and *Salix*. 15th Session J.P.C. FO: CIP/75/45. 12 pp.
- FARMER R.E., GARLICK K., WATSON S., 1988. Heritability and C effects in a 3-year-old balsam poplar clonal test. *Can. J. For. Res.* 18, 1059-1062.
- FARQUHAR G.D., RICHARDS R.A., 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 539-552.
- FARQUHAR G.D., EHLENGER J.R., HUBICK K.T., 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40, 503-537.
- FERRIS R., SABATTI M., MIGLIETTA F., MILLS R.F., TAYLOR G., 2001. Leaf area is stimulated in *Populus* by free air CO₂ enrichment (POPFACE), through increased cell expansion and production. *Plant Cell Environ.* 24, 305-315.
- FRISON G., 1972. Prove di radicamento con piopelle di *Populus deltoides* Bartr. var. *deltoides*. *Cellulosa e Carta* 11, 29-58.
- FUNG L.E., WANG S.S., ALTMAN A., HUTTERMAN A., 1998. Effect of NaCl on growth, photosynthesis, ion and water relations of four poplar genotypes. *For. Ecol. Manage.* 107, 135-146.
- GEBRE G.M., KUHN M.R., BRANDLE J.R., 1994. Organic solute accumulation and dehydration tolerance in three water-stressed *Populus deltoides* clones. *Tree Physiol.* 14, 575-587.
- GEBRE G.M., TSCHAPLINSKI T.J., TUSKAN G.A., TODD D.E., 1998. Clonal and seasonal differences in leaf osmotic potential and organic solutes of five hybrid poplar clones grown under field conditions. *Tree Physiol.* 18, 645-652.
- GIRAUDAT J., PARCY F., BERTAUCHE N., GOSTI F., LEUNG J., MORRIS P.C., BOUVIER-DURAND M., VARTANIAN N., 1994. Current advances in abscisic acid action and signaling. *Plant Mol. Biol.* 26, 1557-1577.
- GREEN D.S., KRUGER E.L., STANOSZ G.R., ISEBRANDS J.G., 2001. Light-use efficiency of native and hybrid poplar genotypes at high levels of intracopy competition. *Can. J. For. Res.* 31: 1030-1037.
- GÜNES T., 2000. Peroxidase and IAA-Oxidase activities during rooting in cuttings of three poplar species. *Turk J Bot.* 24, 97-101.
- GUTIERREZ OLIVA A., BAONZA MERINO M.V., 2001. Propiedades físicas de la madera de diferentes clones de chopo. I Simposio del chopo. Zamora, 9-11 mayo. Pp. 419-434.
- HAAPALA T., PAKKANEN A., PULKKINEN P., 2004. Variation in survival and growth of cuttings in two clonal propagation methods for hybrid aspen (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides*). *For. Ecol. Manage.* 193, 345-354.
- HANSEN J., ERICKSEN E.N., 1974. Root formation of pea cutting in relation to the irradiance of the stocks plants. *Physiol. Plant.* 32, 170-173.
- HARRINGTON C.A., 1987. Response of red alder and black cottonwood seedlings to flooding. *Physiol. Plant.* 69, 35-48.
- HARVEY H.P., VAN DEN DRIESCHE R., 1997. Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar. *Tree Physiol.* 17, 647-654.
- HARVEY H.P., VAN DEN DRIESCHE R., 1999. Nitrogen and potassium effects on xylem cavitation and water-use efficiency in poplars. *Tree Physiol.* 19, 943-950.
- ISHIDA A., TOMA T., MARGEN A.H., 1999. Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth, and canopy position in the tropical pioneer tree, *Macaranga conifera*. *Tree Physiol.* 19, 117-124.
- KARNOSKY D.F., GAGNON Z.E., DICKSON R.E., COLEMAN M.D., LEE E.H., ISEBRANDS J.G., 1996. Changes in growth, leaf abscission, and biomass associated with seasonable troposphere ozone exposures of *Populus tremuloides* clones and seedlings. *Can. J. For. Res.* 16, 23-27.
- LAUREYSENS I., DERAEDT W., INDEHERBERGE T., CEULEMANS R., 2003. Population dynamics in a 6-year old coppice culture of poplar. I. Clonal differences in stool mortality, shoot dynamics and shoot diameter distribution in relation to biomass production. *Biomass and Bioenergy* 24, 81-95.
- LAUREYSENS I., BOGAERT J., BLUST R., CEULEMANS R., 2004. Biomass production of 17 poplar clones in a short-rotation coppice culture on a waste disposal site and its relation to soil characteristics. *For. Ecol. Manage.* 187, 295-309.
- LAUREYSENS I., PELLIS A., WILLEMS J., CEULEMANS R., 2005. Growth and production of a short rota-

- tion coppice of poplar. III. Second rotation results. Biomass and Bioenergy 29, 10-21.
- LI C., 1999. Carbon isotope composition, water use efficiency and biomass productivity of *Eucalyptus microtheca* populations under different water supplies. Plant Soil 214, 165-171.
- LI C., WANG K., 2003. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. Populations. For. Ecol. Manage. 179, 377-385.
- LI C., YIN C., LIU S., 2004. Different responses of two contrasting *Populus davidiana* populations to exogenous abscisic acid application. Environ. Exp. Bot. 51, 237-246.
- LUI Z., DICKMANN D.I., 1992. Responses of two hybrid *Populus* clones to flooding, drought, and nitrogen availability. I. Morphology and growth. Can. J. Bot. 70, 2265-2270.
- LUO Z.B., LANGENFELD-HEYSE R., CALFAPIETRA C., POLLE A., 2005. Influence of free air CO₂ enrichment (EUROFACE) and nitrogen fertilisation on the anatomy of juvenile wood of three poplar species after coppicing. Trees 19, 109-118.
- MA H.C., FUNG L., WANG S.S., ALTMAN A., HIITTERMANN A., 1997. Photosynthetic response of *Populus euphratica* to salt stress. For. Ecol. Manage. 93,55-61.
- MARRON N., DELAY D., PETIT J.M., DREYER E., KAHLEM G., DELMOTTE F.M., BRIGNOLAS F., 2002. Physiological traits of two *Populus × euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp, during a water stress and re-watering cycle. Tree Physiol. 22, 849-858.
- MARRON N., DREYER E., BOUDOURESQUE E., DELAY D., PETIT J.M., DELMOTTE F.M., BRIGNOLAS F., 2003. Impact on successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus × canadensis* (Moench) clones, «Dorskamp» and «Luisa Avanzo». Tree Physiol. 23, 1225-1235.
- MARRON N., VILLAR M., DREYER E., DELAY D., BOUDOURESQUE E., PETIT J.-M., DELMOTTE F.M., GUEHL J.M., BRIGNOLAS F., 2005. Diversity of leaf traits related to productivity in 31 *Populus deltoides × Populus nigra* clones. Tree Physiol. 25, 425-435.
- MEDLYN B.E., 1998. Physiological basis of the light use efficiency model. Tree Physiol. 18, 167-176.
- MICHLER C.H., BAUER E.O., 1991. High frequency somatic embryogenesis from leaf tissue of *Populus* spp. Plant. Sci. 77, 111-118.
- MOLNAR J.M., CULMMING W.A., 1968. Effect of CO₂ on propagation of softwood, conifer and herbaceous cuttings. Can. J. Plant Sci. 48, 595-599.
- MONCLUS R., DREYER E., DELMOTTE F.M., VILLAR M., DELAY D., BOUDOURESQUE E., PETIT J.M., MARRON N., BRÉCHET C., BRIGNOLAS F., 2005. Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltoides × P. nigra* clones. New Phytol. 167, 53-62.
- NANDA K.K., JAIN M.K., MALHOTRA S., 1971. Effect of glucose and auxins in rooting etiolated stem segments of *Populus nigra*. Ibid. 24, 387-391.
- NEUMAN D.S., WAGNER M., BRAATNE J.H., HOWE J., 1996. Stress physiology - abiotic. In: Stettler, R.F., Bradshaw, Jr., H.D., Heilman, P.E., Hinckley, T.M. (Eds.), Biology of *Populus* and its Implications for Management and Conservation. Part II. Chap. 15. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON, pp. 423-458.
- NIINEMETS Ü., AL AFAS N., CESCATTI A., PELLIS A., CEULEMANS R., 2004. Petiole length and biomass investment in support modify light-interception efficiency in dense poplar plantations. Tree Physiol. 24, 141-154.
- NOVAK K., SKELLY J.M., SCHAUB M., KRÄUCHI N., HUG C., LANDOLT W., BLEULER P., 2003. Ozone air pollution and foliar injury development on native plants of Switzerland. Environ. Pollut. 125, 41-52.
- NOVAK K., SCHAUB M., FUHRER J., SKELLY J.M., HUG C., LANDOLT W., BLEULER P., KRÄUCHI N., 2005. Seasonal trends in reduced leaf gas exchange and ozone-induced foliar injury in three ozone sensitive woody plant species. Environ. Pollut. 136, 33-45.
- OKORO O.O., GRACE J. 1976. The physiology of rooting *Populus* cuttings. I. Carbohydrates and photosynthesis. Physiol. Plant. 36, 133-138.
- OKORO O.O., GRACE J. 1978. The physiology of rooting *Populus* cuttings. II. Cytokinin activity in leafless hardwood cuttings. Physiol. Plant. 44, 167-170.
- PADRÓ A., ORENSANZ J., 1987. El chopo y su cultivo. En: Serie Técnica. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid, 446 pp.
- PELLIS A., LAUREYSENS I., CEULEMANS R., 2004 a. Genetic variation of the bud and leaf phenology of seventeen poplar clones in a short rotation coppice culture. Plant Biol. 6, 38-46.
- PELLIS A., LAUREYSENS R., CEULEMANS R., 2004b. Growth and production of a short rotation coppice culture of poplar I. Clonal differences in leaf characteristics in relation to biomass production. Biomass and Bioenergy 27, 9-19.
- PETERSON A.G., FIELD C.B., BALL J.T., AMTHOR J.S., DRAKE B., EMANUEL W.R., JOHNSON D.W., 1999. Reconciling the apparent difference between mass- and area-based expressions of the photosynthesis-nitrogen relationship. Oecologia 118, 144-150.
- PIETERS G.A., 1983. Growth of *Populus euramericana*. Physiol. Plant. 57, 455-462.
- PONTON S., DUPOUEY J.L., BRÉDA N., DREYER E., 2002. Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype environment interactions. Tree Physiol. 22, 413-422.
- RAE A.M., ROBINSON K.M., STREET N.R., TAYLOR G., 2004. Morphological and physiological traits influencing biomass productivity in short-rotation coppice poplar. Can. J. For. Res. 34, 1488-1498.
- RANUA J., 2002. Industrial use of aspen fibres. In: Pulkkinen P, Tigerstedt PMA, Viirros R. (Eds.), Aspen in Papermaking. T. Haapala *et al.* / Forest Ecology and Management 193 (2004) 345-354 353. Publication No 5.

- Department of Applied Biology, University of Helsinki, Helsinki.
- RHODENBAUGH E.J., PALLARDY S.G., 1993. Water stress, photosynthesis and early growth patterns of cuttings of three *Populus* clones. *Tree Physiol.* 13, 213-226.
- RIDGE C.R., HINCKLEY T.M., STETTLER R.F., VAN VOLKENBURGH E., 1986. Leaf growth characteristics of fast-growing poplar hybrids *Populus trichocarpa* × *P. deltoides*. *Tree Physiol.* 1, 209-216.
- RIDOLFI M., DREYER E., 1997. Responses to water stress in an ABA-unresponsive hybrid poplar (*Populus koreana* × *trichocarpa* cv Peace). III. Consequences for photosynthetic carbon assimilation. *New Phytol.* 135: 31-40.
- RIEMENSCHNEIDER D.E., STELZER H.E., FOLSTER G.S., 1996. Quantitative genetics of poplars and poplar hybrids. In: Stettler, R.F., Bradshaw, Jr., H.D., Heilman, P.E., Hinckley, T.M. (Eds.), *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*. Part II. Chap. 15. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON, pp. 159-181.
- SAIEED N.T.H., DOUGLAS G.C., FRY D.J., 1994a. Somaclonal variation in growth, leaf phenotype and gas exchange characteristics of poplar: utilization of leaf morphotype analysis as a basis for selection. *Tree Physiol.* 14, 17-26.
- SAIEED N.T.H., DOUGLAS G.C., FRY D.J., 1994b. Induction and stability of somaclonal variation in growth, leaf phenotype and gas exchange characteristics of poplar regenerated from callus culture. *Tree Physiol.* 14, 1-16.
- SCARASCIA-MUGNOZZA G.E., CEULEMANS R., HEILMAN P.E., ISEBRANDS J.G., STETTLER R.F., HINCKLEY T.M., 1997. Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. II. Biomass components and harvest index of hybrid and parental species clones. *Can. J. For. Res.* 27, 285-294.
- SENA GOMES A.R., KOZLOWSKI T.T., 1980a. Effects of flooding on *Eucalyptus camaldulensis* and *Eucalyptus globulus* seedlings. *Oecologia* 46, 139-142.
- SENA GOMES A.R., KOZLOWSKI T.T., 1980b. Responses of *Pinus halepensis* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 10, 308-311.
- SIEMENS J.A., ZWIAZEK J.J., 2003. Effects of water deficit stress and recovery on the root water relations of trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings. *Plant Sci.* 165, 113-120.
- SINGH M., JAIN M., PANT R.C., 1999. Clonal variability in photosynthetic and growth characteristics of *Populus deltoides* under saline irrigation. *Photosynthetica* 36, 605-609.
- SIXTO H., GRAU J.M., MONTOTO J.L., ALBA N., 2001. Comportamiento de diferentes clones de *Populus alba* y de *P. deltoides* × *P. alba* a tratamientos salinos. III Congreso Forestal Español. Libro de Actas vol. 3, pp 335-341. Granada, 25-28 septiembre 2001.
- SIXTO H., ARANDA I., ALBA N., GRAU J.M., 2004. Methodology for the detection of salt tolerance differences among *P. alba* L. clones using chlorophyll fluorescence as a tool. In: *The contribution of poplars and willows to sustainable forestry and rural development*. 22nd International Poplar Commission. Santiago, Chile, 29 nov-2 dic.
- SIXTO H., GRAU J.M., ALBA N., ALIA R., 2005. Response to sodium chloride in different species and clones of genus *Populus* L. *Forestry* 78, 93-104.
- SMIT B.A., STACHOWIAK M.L., 1988. Effects of hypoxia and elevated carbon dioxide concentration on water flux through *Populus* roots. *Tree Physiol.* 4, 153-165.
- SOUCH C.A., STEPHENS W., 1998. Growth, productivity and water use in three hybrid poplar clones. *Tree Physiol.* 18, 829-835.
- SPARKS J.P., BLACK R.A., 1999. Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. *Tree Physiol.* 19, 453-459.
- STANTON B., EATON J., JOHNSON J., RICE D., SCHUETTE B., MOSER B., 2002. Hybrid poplar in the Pacific Northwest: the effects of market-driven management. *J. For.* 100, 28-33.
- STETTLER R.F., BRADSHAW Jr. H.D., 1996. Evolution, genetics and genetic manipulation. Overview. In: Stettler, R.F., Bradshaw, Jr., H.D., Heilman, P.E., Hinckley, T.M. (Eds.), *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*. Part II. Chap. 15. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON, pp. 1-6.
- TARDIEU F., ZHANG J., KATERJI N., BETHENOD O., PALMER S., DAVIES W.J., 1992. Xylem ABA controls the stomatal conductance of field grown maize subjected to soil compaction or drying soil. *Plant Cell Environ.* 15, 193-197.
- TAYLOR G., 2002. *Populus: Arabidopsis* for forestry. Do we need a model tree? *Ann. Bot.* 90, 681-689.
- TORSETHAUGEN G., PELL E.J., ASSMANN S.M., 1999. Ozone inhibits guard cell K⁺ channels implicated in stomatal opening. *Plant Biol.* 96, 13577-13582.
- TSCHAPLINSKI T.J., BLAKE T.J. 1989. Water relations, photosynthetic capacity, and root/shoot partitioning of photosynthate as determinants of productivity in hybrid poplar. *Can. J. Bot.* 67, 1689-1697.
- TSCHAPLINSKI T.J., TUSKAN G.A., 1994. Water-stress tolerance of black and eastern cottonwood clones and four hybrid progeny. II. metabolites and inorganic ions that constitute osmotic adjustment. *Can. J. For. Res.* 24, 681-687.
- TSCHAPLINSKI T.J., TUSKAN G.A., GUNDERSON C.A., 1994. Stress tolerance of black and eastern cottonwood clones and four hybrid progeny. Part I. Growth, water relations, and gas exchange. *Can. J. for. Res.* 24, 364-371.
- TSCHAPLINSKI T.J., TUSKAN G.A., GEBRE G.M., TODD D.E., 1998. Drought resistance of two hybrid *Populus* clones grown in a largescale plantation. *Tree Physiol.* 18, 653-658.
- TURNER N.C., 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. En: *Stress physiology in crop plants* (Mussell h., Staples R.C., eds). Wiley-Interscience, New York, pp. 181-194.
- TYREE M.T., KOLB K.J., ROOD S.B., PATIÑO S., 1994. Vulnerability to drought-induced cavitation of riparian

- cottonwoods in Alberta: a possible factor in the decline of the ecosystem? *Tree Physiol.* 14, 455-466.
- VAN DEN DRIESSE R., RUDE W., MARTENS L., 2003. Effect of fertilization and irrigation on growth of aspen (*Populus tremuloides* Michx.) seedlings over three seasons. *For. Ecol. Manage.* 186, 381-389.
- WANG D., KARNOSKY D.F., BORMANN F.H., 1986. Effects of ambient ozone on the productivity of *Populus tremuloides* Michx. Grown under field conditions. *Can. J. For. Res.* 16, 47-55.
- WILCOX J.F., FARMER R.E., 1968. Heritability and C effects in early root growth of eastern cottonwood cuttings. *Heredity* 23, 239-245.
- YANCHUCK A.D., DANKIC B.P., MICKO M.M., 1983. Intraclonal variation in wood density of trembling aspen in Alberta. *Wood and Fiber Sci.* 15, 387-394.
- YIN C., DUAN B., WANG X., LI C., 2004. Morphological and physiological responses of two contrasting Poplar species to drought stress and exogenous abscisic acid application. *Plant Sci.* 167, 1091-1097.
- YIN C., WANG X., DUAN B., LUO J., LI C., 2005. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Env. Exp. Bot.* 53, 315-322.
- YU Q., 2001. Can physiological and anatomical characters be used for selecting high yielding hybrid aspen clones? *Silva Fennica* 35, 137-146.
- YU Q., MÄNTYLÄ N., SALONEN M., 2001a. Rooting of hybrid clones of *Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx. by stem cuttings derived from micropropagated plants. *Scand. J. For. Res.* 16, 238-245.
- YU Q., TIGERSTEDT P.M.A., HAAPANEN M., 2001b. Growth and phenology of hybrid aspen clones (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.). *Silva Fennica* 35, 15-25.
- YU Q., PULKKINEN P., RAUTIO M., HAAPANEN M., ALÉN R., STENER L.G., BEUKER E., TIGERSTEDT P.M.A., 2001c. Genetic control of wood physiochemical properties, growth and phenology in hybrid aspen clones. *Can. J. For. Res.* 31, 1348-1356.
- YU Q., PULKKINEN P., 2003. Genotype-environment interaction and stability in growth of aspen hybrid clones. *For. Ecol. Manage.* 173, 25-35.
- ZHANG J., DAVIS W.J., 1990. Does ABA in the xylem control the rate of leaf growth in soil-dried maize and sunflower plants. *J. Exp. Bot.* 41, 1125-1132.
- ZHANG J., FERDINAND J.A., VANDERHEYDEN D.J., SKELLY J.M., INNES J.L., 2000. Variation in gas exchange within native plant species of Switzerland and relationships with ozone injury: an open-top experiment. *Environ. Pollut.* 113, 117-185.
- ZHANG X., ZANG R., LI C., 2004. Population differences in physiological and morphological adaptations of *Populus davidiana* seedlings in response to progressive drought stress. *Plant Sci.* 166, 791-797.
- ZHANG X., WU N., LI C., 2005. Physiological and growth responses of *Populus davidiana* ecotypes to different soil water contents. *J. Arid Environ.* 60, 567-579.