



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Forestales – Programa de Magister en Ciencias Forestales

**CRECIMIENTO, SUPERVIVENCIA E INTERCAMBIO GASEOSO DE DOS
CLONES DE *Paulownia elongata* × *fortunei* AL PRIMER AÑO DE DESARROLLO
VEGETATIVO EN TRES SITIOS DEL CENTRO SUR DE CHILE**

Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Forestales

DAVID MOISÉS SALGUERO AVILA
CONCEPCIÓN-CHILE
2015

Profesor Guía: Fernando Edgardo Muñoz Sáez
Departamento de Silvicultura
Facultad de Ciencias Forestales
Universidad de Concepción

**CRECIMIENTO, SUPERVIVENCIA E INTERCAMBIO GASEOSO DE DOS
CLONES DE *Paulownia elongata* × *fortunei* AL PRIMER AÑO DE DESARROLLO
VEGETATIVO EN TRES SITIOS DEL CENTRO SUR DE CHILE**

Comisión Evaluadora:

Fernando Muñoz Sáez (Profesor guía)
Ingeniero Forestal, Dr.

Jorge Cancino Cancino (Profesor co-guía)
Ingeniero Forestal, Dr.

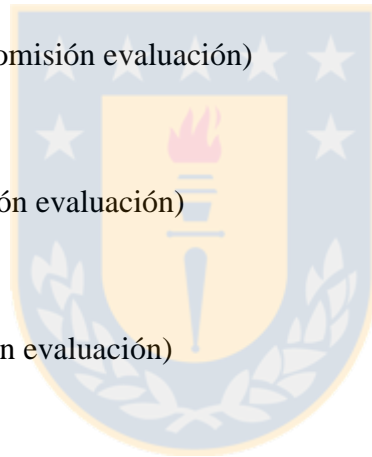
Eduardo Acuña Carmona (Comisión evaluación)
Ingeniero Forestal, Dr.

Rafael Rubilar Pons (Comisión evaluación)
Ingeniero Forestal, Ph. D.

Jorge Jara Ramírez (Comisión evaluación)
Ingeniero Agrónomo, Ph. D.

Director de Postgrado:
Regis Marcelo Teixeira Mendonca
Ingeniero Químico, Dr.

Decano Facultad de Ciencias Forestales:
Manuel Sánchez Olate
Ingeniero Forestal, Dr.





A Dios

A Ana, mi esposa

A Hannah, Kahylina, Michelle y Yelka, mis hijas

A mis padres Moisés y Esthela y mis hermanos...

Agradecimientos

Quiero expresar mi agradecimiento a todas las personas e instituciones que de una u otra forma hicieron posible que esta tesis se haya llevado a cabo y haya llegado a su fin, logrando alcanzar así mis estudios de magister.

En primer lugar, la realización del siguiente trabajo ha sido posible gracias a la beca otorgada por la Agencia de Cooperación Internacional de Chile (AGCI), convocatoria 2011, y al financiamiento y logística del proyecto FONDEF B09I 1008: “Introducción y evaluación del cultivo de *Miscanthus* y *Paulownia* como fuente de biomasa lignocelulósica para la generación de energía renovable en la zona centro sur de Chile”.

Al profesor guía Dr. Fernando Muñoz S., por su permanente apoyo, confianza, paciencia y amistad, por la entrega de conocimientos y consejos indispensables para haber finalizado esta memoria. Al profesor co-guía Dr. Jorge Cancino C., por su incondicional apoyo, amabilidad, conocimientos y certeros consejos y comentarios que contribuyeron de manera significativa en la elaboración de este trabajo. Del mismo modo, mis agradecimientos se extienden para los profesores Ph. D. Rafael Rubilar P., Ph. D. Jorge Jara R. y Dr. Eduardo Acuña C., quienes me brindaron amistad y apoyo en la realización de este trabajo.

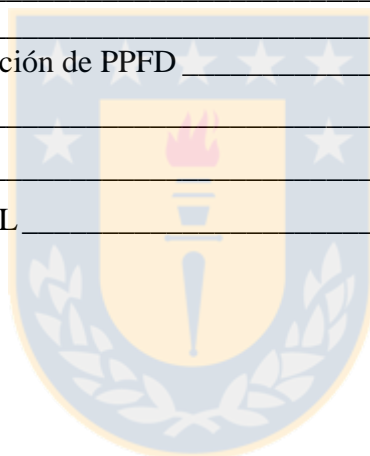
A Dios por darme, salud, fuerza, conocimientos y por brindarme la posibilidad de concluir una vez más una etapa importante en mi vida.

A mi inseparable esposa Ana, y a mis hijas, por ser mis grandes soportes y por sus infinitas paciencias que han sobrellevado mis arrebatos e irritable malhumor que frecuentemente me aquejó. A mis padres y hermanos que son pilares fundamentales en mi vida, por sus consejos, ayuda y energía entregada para culminar hermosa labor. Sin ellos, nada de esto se habría concretado, GRACIAS.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
ESTRUCTURA DE LA TESIS	3
I. INTRODUCCIÓN GENERAL	4
ANTECEDENTES CIENTÍFICOS GENERALES DE LA ESPECIE	6
Historia Taxonómica.	7
Descripción del Árbol	7
Distribución	8
Aspectos Genéticos	9
Requerimientos edafoclimáticos y aspectos biológicos	10
Producción de plantas	16
Establecimiento y manejo de la plantación	19
Crecimiento y rendimiento de la plantación	22
Prácticas Agroforestales	22
Enfermedades y Plagas	24
Propiedades y uso de la madera	25
REFERENCIAS	27
Hipótesis General	35
OBJETIVOS	35
Objetivo General	35
Objetivos específicos	35
II. CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE DOS CLONES DE <i>Paulownia elongata</i> × <i>fortunei</i> AL PRIMER AÑO DE DESARROLLO VEGETATIVO EN TRES SITIOS DEL CENTRO SUR DE CHILE	36
RESUMEN	36
INTRODUCCIÓN	37
MATERIALES Y MÉTODOS	39
Descripción de los sitios de estudio	39
Material vegetal y establecimiento de los ensayos	40
Diseño experimental	41
Mediciones de parámetros de crecimiento y supervivencia	41
Medición de características físicas y químicas del suelo	42
Medición de características climáticas y estado hídrico del suelo	44
Análisis y modelo estadístico	46
RESULTADOS	46
Crecimiento y supervivencia	46
DISCUSIÓN	48
Crecimiento	48
Supervivencia	51
CONCLUSIÓN	52
REFERENCIAS	53

III. INTERCAMBIO GASEOSO DE DOS CLONES DE <i>Paulownia elongata</i> × <i>fortunei</i> AL PRIMER AÑO DE DESARROLLO VEGETATIVO EN TRES SITIOS DEL CENTRO SUR DE CHILE	57
RESUMEN	57
INTRODUCCIÓN	58
MATERIALES Y MÉTODOS	60
Descripción de los sitios de estudio	60
Material vegetal y establecimiento de los ensayos	60
Diseño experimental	60
Medición de intercambio gaseoso	60
Medición de características físicas y químicas del suelo	62
Medición de características climáticas y estado hídrico del suelo	62
Análisis y modelo estadístico	65
RESULTADOS	66
Intercambio gaseoso	66
Tasa fotosintética en función de PPFD	68
DISCUSIÓN	72
Intercambio gaseoso	72
Tasa fotosintética en función de PPFD	73
CONCLUSIÓN	75
REFERENCIAS	77
CONCLUSIÓN GENERAL	82



ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Morfología general de *Paulownia elongata* × *fortunei*. Cultivo establecido en sitio Chaimávida (A) y en sitio La Isla (B), ambos localizados en la región del Biobío, Chile.....6
- Figura 2. Distribución geográfica de las especies precursoras del clon híbrido *P. elongata* × *fortunei* (zonas resaltadas) (Barton *et al.*, 2007).....9
- Figura 3. Daño causado por heladas en árboles jóvenes de *Paulownia* sp., a nivel de tallo (A), ápice (B) y rebrote (C). Imagen (A), tomada en ensayo de *Paulownia* en Chile; imágenes (B) y (C), tomada en ensayos en la provincia de Albacete, España (Barja 2009).11
- Figura 4. Crecimiento de *Paulownia elongata* × *fortunei* en un sitio de ensayo en Chile, con presencia de vientos fuertes. (a) Rotura y caída de ramas, (b) daños en las hojas, y (c) arquitectura de copa irregular (ramas basales de mayor tamaño). Foto de la izquierda corresponde a planta de un año de edad y de la derecha, dos años de edad.15
- Figura 5. Método de propagación *in vitro* de *Paulownia elongata*, *P. fortunei* y el híbrido *P. elongata* × *fortunei*: (A) etapa de iniciación, (B) preparación de micro esquejes de brotes para ser utilizados en la etapa de multiplicación, (C) etapa de multiplicación, (D) proliferación y multiplicación de brotes, (E – F) etapas de enraizamiento *ex vitro* utilizando perlita flotante (E) y pellets de turba (Jiffy-7®) (F), (G – H) etapas de crecimiento y aclimatación *ex vitro* en vivero (Clapa *et al.* 2014).....17
- Figura 6. Método de propagación vegetativa de *Paulownia elongata* × *fortunei* a partir de esquejes de raíz, en plantaciones establecidas en Chile. (A1-A2-A3) Excavación de raíces del árbol a lo largo del subsolado para extracción de esquejes. (B1-B2-B3) Corte y transporte de esquejes de raíz. (C) Cama de enraizamiento. (D) Emergencia de brotes. (E) Traspaso de plantas a bolsa.19
- Figura 7. Sistemas de cultivo intercalado con *Paulownia* sp. en China. A) *Paulownia*-Trigo, B) *Paulownia*-Té, C) *Paulownia*-Maíz (Barton *et al.* 2007).24
- Figura 8. Deformación de la rama (imagen izquierda) y el fuste (imagen derecha) en la especie *Paulownia* sp., causada por la enfermedad denominada “escoba de bruja” (Ciesla 2010).24
- Figura 9. Ubicación geográfica de los tres sitios de estudio.40
- Figura 10. Incrementos de tres meses de desarrollo vegetativo en a) diámetro a la altura de cuello (DAC), b) altura (H), c) índice de crecimiento (IC) y d) tasa de supervivencia, para el clon P1 y P2 en cada sitio evaluado. Las barras muestran valores promedio ± error estándar. A, B, C y D) Diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas entre clones en un mismo sitio y entre sitios para un mismo clon (Tukey, $P \leq 0,05$).48
- Figura 11. 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 y P2 en cada sitio evaluado. Las barras muestran valores promedios ± error estándar. A, B, C y D) Diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas entre clones en un mismo sitio y entre sitios para un mismo clon (Tukey, $P \leq 0,05$).68

Figura 12. Curva de respuesta de la tasa fotosintética neta (A) en función de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), medido mensualmente en la hoja de una planta por clon por sitio.70



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Distribución y condiciones edafoclimáticas en las cuales se desarrollan distintas especies del género <i>Paulownia</i> en China.	11
Tabla II. Características físicas y químicas del suelo ⁽¹⁾ de los sitios de ensayo de clones de <i>Paulownia elongata</i> × <i>fortunei</i>	43
Tabla III. Características climáticas y contenido de humedad disponible en el suelo para las plantas, registrado mensualmente de enero a marzo de 2012, en cada sitio de estudio, durante las mediciones de crecimiento. La precipitación acumulada, temperatura y humedad relativa corresponde a datos de estaciones meteorológicas cercanas a los sitios de ensayo.	45
Tabla IV. Valores p del análisis de varianza para el efecto de sitio, clon y su interacción sitio × clon en el incremento de crecimiento y la tasa de supervivencia, a los tres meses de crecimiento de los clones desde el establecimiento.	47
Tabla V. Medias de incrementos y tasa de supervivencia para cada clon en cada sitio evaluado, obtenidos a los tres meses de crecimiento de los clones desde el establecimiento.	47
Tabla VI. Características climáticas y contenido de humedad disponible en el suelo para las plantas, registrado mensualmente de enero a marzo de 2012, en cada sitio de estudio, durante las mediciones de intercambio gaseoso. La precipitación acumulada corresponde a datos de estaciones meteorológicas cercanas a los sitios de ensayo. La Temperatura y humedad relativa corresponde a datos obtenidos con un medidor digital, al momento de medición de intercambio gaseoso.	64
Tabla VII. Valores p del análisis de varianza para el efecto de sitio, clon, tiempo y sus interacciones en las variables de intercambio gaseoso, de acuerdo a la estructura de covarianza de cada variable.	66
Tabla VIII. Medias de las variables de intercambio gaseoso para cada clon en cada sitio evaluado, de acuerdo a la estructura de covarianza de cada variable. Valores puntuales fueron obtenidos a PPFD de 1.500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	67
Tabla IX. Parámetros del modelo [1] ajustado para estimar la tasa fotosintética neta (A) en función de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) para cada clon, según sitio y mes.	69
Tabla X. Diferencias entre los parámetros obtenidos del ajuste del modelo [1] en cada clon (P1 y P2) según sitio y mes.	71

RESUMEN

La producción de biomasa lignocelulósica desde cultivos especialmente establecidos para su uso en la generación de energía, contribuye a la diversificación energética y proporciona alternativas de uso a suelos forestales. Entre las diferentes especies forestales utilizadas para tal fin, se encuentran varias especies del género *Paulownia*, que han sido utilizadas en distintos países del mundo, porque presentan rápida tasa de crecimiento y alta producción de biomasa para energía, cultivadas en gran variedad de climas similares a la zona centro sur de Chile. Sin embargo, para garantizar el establecimiento y potencialidad de estas especies es necesario investigar su adaptabilidad y productividad, donde el material base a emplear es importante en los resultados que se esperan. Por tal razón, el objetivo general de este documento fue evaluar el crecimiento, supervivencia e intercambio gaseoso de dos clones de *Paulownia elongata* × *fortunei* (112®, P1; y clon liberado, P2), al primer año de desarrollo vegetativo, en ensayos establecidos en tres sitios ubicados en el centro sur de Chile.

Los ensayos se realizaron en tres sitios ubicados en la Región del Maule y del Biobío. Las variables analizadas fueron los incrementos alcanzados en altura total (H), diámetro a la altura de cuello (DAC) e índice de crecimiento (IC), y la supervivencia al final del primer año de desarrollo vegetativo. Adicionalmente, se analizaron las siguientes variables de intercambio gaseoso a nivel de hoja a una densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD, sigla en inglés), de $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: fotosíntesis neta (A_n), transpiración (E), conductancia estomática (g_s) y eficiencia instantánea en uso del agua (WUE). También se desarrolló una curva de luz que explica la respuesta fotosintética neta (A) en función de PPFD. Como resultado se detectó interacción sitio × clon para las variables de crecimiento (DAC, H, IC), supervivencia e intercambio gaseoso (A_n , g_s , E). En sitios con características edafoclimáticas más favorables, que permiten mayor crecimiento de las plantas, no se detectó diferencias significativas entre clones. Las condiciones de temperatura del aire, humedad relativa y especialmente humedad disponible en el suelo del sitio El Vergel resultaron más favorables para el cultivo de ambos clones de *Paulonia*.

ABSTRACT

The production of lignocellulosic biomass from crops specially established for use in power generation, contributes to energy diversification and provides alternatives to forest land use. Among the different forest species used for this purpose, there are several species of the genus *Paulownia*, which have been used in different countries of the world, because they present rapid rate of growth and high production of biomass for energy, cultivated in a variety of similar climates to the south-central Chile. However, to ensure the establishment and potential of these species, it is necessary to investigate its adaptability and productivity, where used base material is important in the expected results. For this reason, the overall objective of this document was to evaluate the growth, survival and gas exchange of two clones of *Paulownia elongata* × *fortunei* (112®, P1, and clone released, P2), to the first year of vegetative development, in trials established at three sites located in south-central Chile.

Trials were conducted at three sites located in the Region of Maule and Biobio. The analyzed variables were the increases in total height (H), diameter at the height of neck (DAC) and index of growth (IC), and survival at the end of the first year of vegetative development. Additionally, analysed the following variables of gas exchange at leaf level to a photosynthetic photon flux density (PPFD) of 1,500 mol m⁻² s⁻¹: net photosynthesis (*An*), transpiration (*E*), stomatal conductance (*gs*) and instantaneous water use efficiency (*WUE*). Was also developed a curve of light explaining the net photosynthetic response (*A*) according to PPFD. As result was detected interaction site × clone for the variables (DAC, H, IC) growth, survival and gas exchange (*An*, *gs*, *E*). In sites with characteristics more favorable edapho climatic, allowing faster growth of plants, were not detected significant differences between clones. The conditions of air temperature, relative humidity and especially moisture available in the soil of the site El Vergel were more favourable for the cultivation of both clones of *Paulownia*.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

Este documento está estructurado en tres capítulos, cada uno de los cuales cubre un aspecto específico. En el Capítulo 1 se entregan antecedentes científicos generales de la especie y se describen la hipótesis y objetivos del estudio. En el Capítulo 2 se evalúa el crecimiento y supervivencia al primer año de desarrollo vegetativo de dos clones de *Paulownia elongata* × *fortunei*, establecidos en los tres sitios de estudio. En el Capítulo 3 se evalúa el intercambio gaseoso al primer año de desarrollo vegetativo de dos clones de *Paulownia elongata* × *fortunei*, establecidos en los tres sitios de estudio.



I. INTRODUCCIÓN GENERAL

El actual modelo de explotación de combustibles fósiles con fines energéticos resulta insostenible, al estar basado en la utilización de recursos naturales no renovables que lleva consigo la amenaza de su agotamiento, y a la vez, estar asociado a problemas ambientales como el cambio climático, debido a la emisión masiva de CO₂ y otros contaminantes a la atmósfera.

Distintos gobiernos están poniendo el acento en nuevos aprovechamientos energéticos basados en la utilización de recursos naturales renovables (Michelena y Martín 2008). En este sentido, la utilización de biomasa lignocelulósica con fines energéticos presenta una elevada potencialidad por su disponibilidad y carácter poco contaminante, basado en el hecho que durante la combustión de biomasa se produce CO₂, pero la cantidad emitida de este gas, fue captada previamente de la atmósfera por las plantas durante su crecimiento (Jefferson 2006).

Los cultivos energéticos leñosos cobran cada vez más relevancia, al constituir una forma adecuada de proporcionar biomasa lignocelulósica en plazos relativamente cortos (entre 2 y 10 años). Esta producción, al ser destinada a la generación de energía, contribuye a disminuir la dependencia energética de los combustibles fósiles. A su vez, los cultivos energéticos presentan una nueva oportunidad para reducir el abandono paulatino de cultivos tradicionales agrícolas, mejorar el uso de terrenos subutilizados y ocupar superficies forestales abandonadas (Sixto *et al.* 2007), apoyando de este modo la economía rural y evitando el despoblamiento de estas zonas. Es previsible que dichos cultivos energéticos se establezcan en terrenos marginales, pobres en nutrientes y degradados, en primer lugar, debido a la limitada disponibilidad de tierras de buena calidad para el establecimiento y, en segundo lugar debido a que varias especies utilizadas presentan una elevada capacidad de adaptación.

En este contexto, el estudio de nuevas especies forestales es necesario y evidente en los últimos años. Actualmente, distintos países del mundo están desarrollando plantaciones específicamente concebidas para la producción de biomasa lignocelulósica. En general se trata de cultivos con altas densidades, altas tasas de acumulación anual y cortos períodos de rotación, usando genotipos mejorados (Sixto *et al.* 2007, Baettig *et al.* 2010). Entre los géneros más utilizadas están *Populus* sp., *Salix* sp., *Eucalyptus* sp., *Alnus* sp., *Casuarina* sp., *Gmelina* sp., *Prosopis* sp. y *Paulownia* sp.

En relación a *Paulownia*, varias especies de este género, que han sido introducidas en una amplia variedad de sitios alrededor del mundo, podrían presentar buenas perspectivas de desarrollo en Chile, debido a la similitud de condiciones ambientales y edáficas presentes en los sitios donde han sido introducidas. Estas especies pueden constituirse como fuente potencial de biomasa lignocelulósica con distintos fines, ya sean energéticos, madereros u otros (López *et al.* 2012), ampliando las oportunidades de diversificación e innovación para el sector agrícola y forestal.

La investigación sobre introducción de especies es el primer paso para descubrir especies forestales que por sus características genéticas que determinan su crecimiento, adaptación a condiciones ambientales especiales, calidad o cantidad de su madera y otros productos, pueden ser utilizadas en programas de forestación para resolver una determinada demanda de la sociedad (Montero *et al.* 2005). Debido a la diversidad de condiciones climáticas y edáficas que presenta Chile, el efecto de la interacción genotipo-ambiente en la producción de biomasa lignocelulósica, i.e. relacionado directamente con la respuesta morfofisiológica experimentada por el genotipo, es un componente particularmente delicado en la selección del material genético para fines energéticos u otros usos. Sin duda, el éxito de un programa de plantaciones con especies o clones de *Paulownia* para Chile dependerá del conocimiento de la respuesta morfofisiológica del material genético disponible para las diferentes zonas potenciales de cultivo. Este conocimiento se genera a través de ensayos de comparación, que permitan la elección del genotipo o genotipos más idóneos, siendo éste un requisito necesario para la correcta implantación de estos cultivos (Ayan *et al.* 2003).

ANTECEDENTES CIENTÍFICOS GENERALES DE LA ESPECIE

Paulownia elongata × *fortunei* es originaria de China donde se ha cultivado por más de 3.000 años con fines madereros y agroforestales, presentando características de rusticidad y rápido crecimiento en zonas de clima templados y subtropicales (Zhu *et al.* 1986). Este híbrido pertenece a la familia *Paulowniaceae*, única familia mono-genérica del orden *Lamiales*, clase *Magnoliopsida*, género *Paulownia*, a veces incluida en la familia *Scrophulariaceae* (Woods 2008, Freeman *et al.* 2012). El género es conocido en algunos lugares como árbol Kiri, árbol princesa, *Paulownia* real, árbol emperatriz, árbol dragón zafiro en Estados Unidos y árbol dedalera en Europa (Carpenter *et al.* 1983, Ayanz 1985, Bergman y Whetten 1998, Clatterbuck y Hodges 2004, Kirkham y Fay 2009, Freeman *et al.* 2012, Nagata *et al.* 2013) (Figura 1).



Figura 1. Morfología general de *Paulownia elongata* × *fortunei*. Cultivo establecido en sitio Chaimávida (A) y en sitio La Isla (B), ambos localizados en la región del Biobío, Chile

Historia Taxonómica.

Engelbert Kaempfer (1651 – 1716) naturalista alemán, explorador y médico, que arribó a Dejima (Japón), fue el primer científico occidental en describir y registrar a *Paulownia* en su libro ‘*Amoenitatum exoticarum*’ (1712) usando su nombre Japones ‘*Kiri*’ (Nagata *et al.* 2013). Más tarde, el naturalista y botánico sueco Carl Peter Thunberg (1743 – 1828), registra a *Paulownia* en su libro ‘*Flora Japonica*’ (1784) con el nombre *Bignonia tomentosa* Thunb., creyendo que era pariente cercano de *Catalpa* Scop., clasificándola así en la familia *Bignoniaceae* (Kirkham y Fay 2009, Gutiérrez y Delgado 2009, Nagata *et al.* 2013). Análisis filogenéticos modernos basados en datos moleculares confirman la separación de *Paulownia* de *Catalpa*, y de *Scrophulariaceae* y *Bignoniaceae* (Oxelman *et al.* 2005, Kirkham y Fay 2009, Erbar y Gülden 2011, Nagata *et al.* 2013). En la actualidad *Paulownia* se ubica en la familia mono-genérica *Paulowniaceae*, que es grupo hermano de *Orobanchaceae* (Kirkham y Fay 2009, Erbar y Gülden 2011, Nagata *et al.* 2013).

Paulownia y *Catalpa* son superficialmente similares en los hábitos y en la forma de sus hojas y copa cuando el árbol es adulto, pero los dos géneros son muy diferentes en sus frutos y otras características (Kirkham y Fay, 2009, Nagata *et al.* 2013).

Descripción del Árbol

La *Paulownia* es un árbol caducifolio de zonas templadas y subtropicales, y perennifolio en zonas tropicales, pudiendo alcanzar 20-30 metros de altura, de copa ancha y ramas ascendentes, de corteza de color grisáceo, fisurada. Sus hojas son de enorme tamaño, pudiendo el primer año alcanzar hasta 60 cm de ancho; reduciéndose conforme pasan los años, hasta un tamaño de 12 cm; las hojas están dispuestas en par, opuestas, anchamente cordado-ovalado, acuminadas, largamente pecioladas, cubiertas de un fino y suave tormento. Son de color verde algo oscuro. Las flores se forman en otoño, en panículas de 10 a 30 cm de longitud y permanecen cerradas hasta primavera; son de unos 5 cm de longitud, acampanadas, con 5 lóbulos de color violeta pálido. El fruto es una cápsula leñosa, dehiscente de forma ovoide puntiaguda con diminutas semillas (Zhu *et al.* 1986, Kasamaki 2007).

Distribución

El género *Paulownia* crece de forma natural en los bosques templados del sur de China, de donde es originaria y cultivada por más de 3.000 años, dispersándose y diversificándose al norte de Laos, Vietnam, Taiwán y al este de Asia, notablemente en Corea y Japón hace unos 1.000 años (Barton *et al.* 2007).

En Europa el género *Paulownia* se introdujo desde la base de comercio holandesa “East India Company” (Japón), primero en Holanda y Bélgica, y luego se expandió a Francia en 1834, Inglaterra en 1838, Austria en 1863, Roma en 1888, y en Australia un poco antes de 1922 (Barton *et al.* 2007). *Paulownia* sp. se asilvestró en Estados Unidos en la década de 1800, cuando las semillas que habían sido utilizadas como material de embalaje para el transporte de vajilla de porcelana China, fueron dispersadas por el viento una vez desembalado el material, dando como resultado el florecimiento en gran parte de los estados del este, Tennessee, Kentucky, Indiana, Carolina del Norte y del Sur, Virginia Occidental, Virginia y Maryland (El-Showk y El-Showk 2003, Barton *et al.* 2007, Woods 2008, Yadav *et al.* 2013).

Debido a su relativamente rápida tasa de crecimiento, *Paulownia* ha sido descrito como “el árbol futuro” (Woods 2008). Desde la década de 1800 hasta la actualidad atrae continuamente más interés, con varias especies mejoradas genéticamente, entre clones e híbridos, que han ido distribuyéndose en varias partes del mundo como Alemania (Keiermeier 1977), Brasil (Yamazone *et al.* 1979), Argentina (Dimitri 1984; Fernández *et al.* 1998), España (Ayanz 1985), Panamá (Williams-Linera 1990, Silva Tree Panama S.A. 2010), Rumanía (Finkeldey 1992), India (Mehrotra 1997), Nicaragua (Johnson 2000), Turquía (Ayan *et al.* 2003, Ozaslan *et al.* 2005), Marruecos (El-Showk y El-Showk 2003), Kenia (Muthuri *et al.* 2005), Nueva Zelanda (Barton *et al.* 2007), Irlanda del Norte (Woods 2008), Paraguay (Martínez *et al.* 2009), Italia (Puxeddu *et al.* 2012), México (Castillo *et al.* 2012, Gutiérrez *et al.* 2013), y otros países. En esos países se le cultiva con fines comerciales y se destina exclusivamente a la producción de biomasa y principalmente madera que se exporta a China y Japón (Kasamaki 2007, Woods 2008).

Aspectos Genéticos

El género *Paulownia* posee alrededor de diecisiete especies (Barton *et al.* 2007, Woods 2008). Siete de ellas, originarias de China, son las más estudiadas y utilizadas para proyectos forestales y agroforestales: *Paulownia 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 y H.J. Chang, *P. fargesii* Franch. (Zhu *et al.* 1986, Hong *et al.* 1998).

Es en China, y otros países asiáticos como Japón, Taiwán y Corea, donde existe la mayor tradición y conocimiento de la silvicultura de la especie. En estos lugares se dispone de clones híbridos naturales y artificiales, los cuales son incapaces de producir semillas viables, que presentan adaptabilidad a gran variedad de climas y suelos, con amplios rangos de temperatura y precipitación, y buen desempeño en suelos pobres (Barton *et al.* 2007, Kasamaki 2007).

Aunque todas las especies y clones de este género, son similares en apariencia y propiedades de la madera, el clon *P. elongata* × *fortunei* se diferencia por corresponder a un híbrido natural que combina en su genotipo las características de dos especies (Figura 2) destacadas por su gran crecimiento y adaptabilidad a diferentes tipos de sitios (Van de Hoef y Hill 2003, Zhu *et al.* 1986).

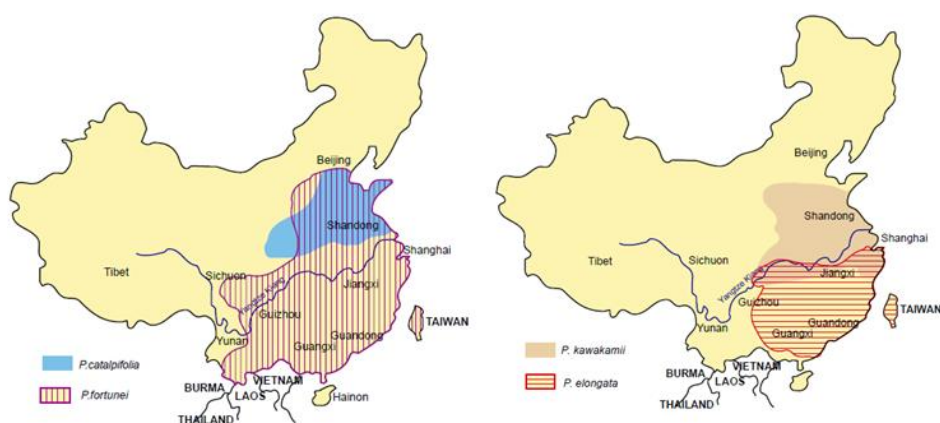


Figura 2. Distribución geográfica de las especies precursoras del clon híbrido *P. elongata* × *fortunei* (zonas resaltadas) (Barton *et al.*, 2007).

En España la empresa Cotevisa S.A posee un híbrido *P. elongata* × *fortunei* denominado clon 112® que comercializa con derechos exclusivos de propiedad (Cotevisa 2004). También en España existen otros clones del híbrido que son comercializados por empresas, entre las cuales se tiene a la empresa Consultores y Bioenergía S.L. (CyB 2015), que comercializa material que no tiene derechos de propiedad.

Bajo los principios básicos de la genética, un clon es un organismo que deriva de otro organismo, a través de un proceso de reproducción asexual, portando las mismas características genéticas del individuo original (Arnold *et al.* 1991). Sin embargo, esto no implica necesariamente que el fenotipo (la expresión de un genotipo), es decir los rasgos observables a nivel morfológico y fisiológico, sean idénticos al individuo de origen si el clon se desarrolla en condiciones ambientales distintas (García 2011). De la misma manera, individuos de la misma especie que se desarrollan en distintas condiciones ambientales, los clones obtenidos presentarán fenotipos distintos en los lugares de ensayos (Cortina *et al.* 2006, Sotolongo *et al.* 2015). En este sentido, para asegurar el éxito de un programa de plantación con clones de *P. elongata* × *fortunei*, en variedad de sitios, es importante conocer la respuesta morfofisiológica de los clones disponibles para las diferentes zonas potenciales de cultivo. Este conocimiento se genera a través de ensayos de comparación, que permitan la elección del genotipo o genotipos más idóneos, siendo éste un requisito necesario para la correcta implantación de estos cultivos (Ayan *et al.* 2003).

Requerimientos edafoclimáticos y aspectos biológicos

Temperatura. *Paulownia* crece en clima templado a tropical con un amplio rango de temperaturas, con mínimas absolutas de -20 °C en plena dormancia y máximas absolutas de 41 °C (Tabla I).

Un buen crecimiento de las especies está estrechamente unido a la temperatura. Aunque el crecimiento de la especie se inicia a temperatura alrededor de 8 °C, para alcanzar un crecimiento óptimo en altura y en diámetro se requiere una temperatura media diaria de 24 a 29 °C, y cuanto más prolongada sea la temperatura diaria ideal, mayor será el crecimiento. Por ejemplo, la temperatura media anual, en las zonas de Brasil donde *Paulownia* se cultiva en plantaciones con el objetivo de producir madera, es de 20 a 24 °C

(Lawrence 2011). En Australia investigadores informaron que *Paulownia* crece a temperaturas que van desde 24 hasta 30 °C (Woods 2008), y en México creciendo a una temperatura ideal de 32 °C (Gutiérrez y Ocaña 2009). Esos ejemplos evidencian que el crecimiento de *Paulownia* es mayor a temperaturas altas (Zhu *et al.* 1986). En cuanto a las temperaturas mínimas, *Paulownia* es sensible a heladas primaverales fuertes, las que pueden matar los brotes jóvenes en la época de crecimiento vegetativo, o dañar el tallo gravemente, afectando el crecimiento y la forma de la planta (Van de Hoef y Hill 2003) (Figura 3).

Tabla I. Distribución y condiciones edafoclimáticas en las cuales se desarrollan distintas especies del género *Paulownia* en China.

Especies	Distribución			Temperatura			Precipitación		Suelo	
	Lat.(N)	Long.(E)	Altitud (m.s.n.m)	Min. (°C)	Max. (°C)	Media (°C)	Anual (mm)	Meses secos	pH	Textura
<i>P. tomentosa</i>	28-40°	105-128°	1.500	-20	40	11-17	500-1.500	3 - 9	5,0-8,5	Arcillo-arenoso
<i>P. elongata</i>	28-36°	112-120°	1.200	-15	40	12-17	600-1.500	3 - 9	5,0-8,5	Franco-arenoso
<i>P. catalpifolia</i>	32-36°	113-120°	800	-15	38	12-15	700-1.300	4 - 8	6,0-8,0	Arcillo-arenoso
<i>P. fortunei</i>	18-30°	105-122°	1.100	-10	40	15-23	1.200-2.500	2 - 3	4,5-7,5	Arcillo-arenoso
<i>P. taiwaniana</i>	22-25°	120-122°	1.000	-2	39	20-23	1.800-2.300	2 - 3	4,5-7,0	Arcillo-arenoso
<i>P. albiphloea</i>	28-30°	110-122°	600	-3	41	18-20	900-1.400	3 - 4	4,5-7,5	Arcillo-arenoso
<i>P. australis</i>	22-30°	110-122°	700	-6	38	14-20	900-2.100	2 - 3	4,5-7,0	Arcillo-arenoso
<i>P. kawakamii</i>	22-30°	110-122°	800	-8	38	14-20	1.100-2.200	2 - 4	4,5-7,5	Arcillo-arenoso
<i>P. fargesii</i>	23-31°	100-110°	2.000	-11	34	13-18	1.200-1.900	1 - 2	4,5-6,5	Arcillo-arenoso

Fuente: Zhu *et al.* 1986.

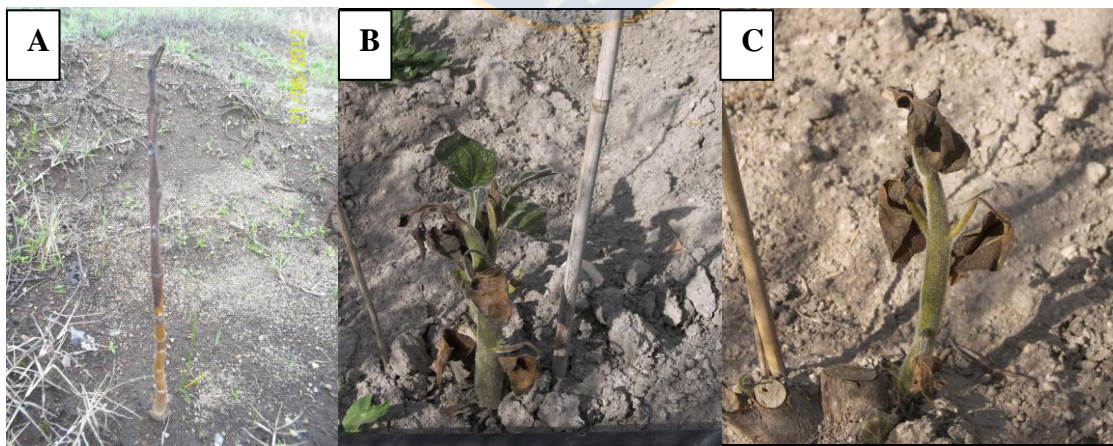


Figura 3. Daño causado por heladas en árboles jóvenes de *Paulownia* sp., a nivel de tallo (A), ápice (B) y rebrote (C). Imagen (A), tomada en ensayo de *Paulownia* en Chile; imágenes (B) y (C), tomada en ensayos en la provincia de Albacete, España (Barja 2009).

Precipitación. El área de distribución natural de *Paulownia* presenta pluviometría que oscila entre 500 y 2.500 mm (Tabla I). Para promover el crecimiento rápido para producción comercial de madera en un clima cálido, se requieren al menos 700 mm de lluvia o proveer agua mediante un sistema de riego suplementario (Zhu *et al.* 1986, Lawrence 2011). Estudios realizados en España, en plantas de *P. elongata* × *fortunei*, bajo diferentes niveles de fertilización y riego, en un sitio de suelo franco arcilloso, determinaron que el crecimiento de las plantas durante el primer y segundo año de establecimiento dependían en mayor grado de la cantidad de agua que de los diferentes niveles de fertilización en el suelo (Barja 2009).

Paulownia puede desarrollarse bajo condiciones de sequía, pero su buen desarrollo durante el primer y segundo año de crecimiento demandará altas cantidades de agua, ya que las hojas son grandes, presentando tasa de transpiración alta (Lawrence 2011). Por lo tanto, suficiente humedad en el suelo es muy importante para compensar las altas tasas transpiratorias de las hojas y maximizar su eficiencia fotosintética. Su capacidad metabólica C4 la hace eficiente en la optimización del agua y nutrientes disponibles cuando la luz y la temperatura son altas (Woods 2008).

Las plantas son afectadas negativamente en su desarrollo ante la escasez de agua en el suelo. Para hacer frente a esto, las plantas han desarrollado mecanismos que van desde respuestas fisiológicas y bioquímicas a cambios moleculares y genéticos (Coll *et al.* 2001). Tan pronto se presenta un cambio de presión de vapor entre la atmósfera y los espacios intercelulares de las hojas, las plantas cierran total o parcialmente sus estomas para reducir la pérdida de agua por transpiración, reduciendo a la vez la tasa fotosintética; esta es una respuesta estomática que es inducida por la fitohormona ácido abscísico (ABA). Por otra parte, el contenido de agua de las células es luego mantenida por sintetización y acumulación de diversos grupos de compuestos de moléculas pequeñas, incluyendo carbohidratos solubles y aminoácidos que, según los niveles presentes, confieren a diversas especies de plantas una mayor o menor resistencia al estrés hídrico (Larcher 2003). En este contexto, estudios realizados en *Paulownia* sp., bajo diferentes condiciones hídricas, han detectado una disminución de los pigmentos (clorofila a, b y total; β – caroteno) en las hojas y un aumento en la cantidad de compuestos, en diferentes niveles, de prolina, peroxidasas y proteínas totales, que les confieren a distintas especies del género un grado

mayor o menor de tolerancia a la sequía con diferencias en las tasas de asimilación de CO₂ (Llano-Sotelo *et al.* 2010, Llano-Sotelo y Alcaraz-Meléndez 2012).

Suelo. En forma natural, *Paulownia* se encuentra principalmente en suelos arenosos y arcillosos, variando el porcentaje de arcilla tolerado para cada especie, exceptuando aquellos con más del 30% de componente arcilloso y los demasiados rocosos (Tabla I).

Paulownia es muy tolerante a variaciones en la fertilidad de suelo. Aunque crece mucho mejor en suelos fértiles, las especies son tolerantes a suelos pobres, en los que también pueden lograr incrementos de diámetro apreciables. Sin embargo, los mejores crecimientos se obtienen en suelos profundos ($\geq 0,50$ m), sueltos (franco-arenoso), con porosidad superior a 50% y bien drenados, con el nivel freático al menos un metro bajo la superficie. Un buen drenaje es esencial, ya que ninguna de las especies soporta las aguas estancadas por períodos prolongados, es decir, desde unos días (3-4 días) hasta varias semanas, como ocurre a fines de invierno o primavera en sectores poco profundos, ya que las plántulas presentan asfixia y pudrición radical, llevando a la muerte de la plántula (Johnson 2000). *Paulownia* tiene un potente sistema radical con una raíz pivotante que puede alcanzar hasta una profundidad de 9 metros (Kasamaki 2007).

Con respecto al pH del suelo, existe un amplio rango de variación tolerado para cada especie, desarrollándose en su distribución natural en suelos desde ácidos muy fuertes a moderadamente alcalinos, con un pH de 4,5-8,5 (Zhu *et al.* 1986 (Tabla I), aunque su mejor crecimiento se ha observado en suelos con un pH de 5,0-7,0 (Johnson 2000). Lo anterior es aplicable también a resultados exitosos de germinación (98%) de semillas y al crecimiento de las plántulas en vivero (Turner *et al.* 1988, Melhuish *et al.* 1990).

De la misma manera, la supervivencia y el crecimiento se ve afectado si el contenido de sal en el suelo alcanza el 1% (Zhu *et al.* 1986), puesto que la salinidad alta en los suelos reduce la absorción de agua y de nutrientes por las raíces (Reigosa *et al.* 2003), provocando efectos negativos sobre el funcionamiento bioquímico y fotosintético, como modificaciones en el desarrollo del aparato fotosintético (Ayala-Astorga y Alcaraz-Meléndez 2010). Sin embargo, existe variación en la tolerancia de la salinidad de los suelos para cada especie del género *Paulownia*. En Australia Sun y Dickinson (1997), en

un experimento de 28 especies forestales, incluidas *P. fortunei* y *P. tomentosa*, a los 24 meses detectaron que en condición de sitio moderadamente salino (aproximadamente 0,8 ds m⁻¹ de conductividad eléctrica en el suelo, equivalente a 0,8% de concentración salina), las especies presentaron diferencias significativas en la supervivencia y altura (53,3%, 0,98 m; 6,7%, 0,32 m, respectivamente), en comparación a la supervivencia y altura alcanzada en condición de sitio no salino (96,7%, 2,28 m; 73,3%, 0,87 m, respectivamente). Estos valores sugieren que *P. fortunei* es más tolerante a la salinidad que *P. tomentosa*.

Altitud. En su rango de distribución natural, las especies de *Paulownia* se encuentran en altitudes entre 600 y 2.000 m.s.n.m. (Tabla I), creciendo tanto en colinas como en los valles bien drenados. La mayor diversificación de las especies y clones naturales se acentúa en valles con altitudes entre 1.000 y 1.500 m.s.n.m. (Zhu *et al.* 1986).

Luz. Las especies de *Paulownia* son intolerantes a la sombra y por lo tanto no aptas para ser mezcladas con otras especies heliófilas. Si un árbol recibe sombra en un 70 %, esto puede provocar deformaciones en el árbol o, aún más, llegar a morir (Zhu *et al.* 1986). En forma natural se encuentran generalmente en el borde de los bosques donde la disponibilidad de la luz solar es mayor que en el interior. Tanto la germinación de las semillas como el crecimiento de las plántulas exigen luz intensa, de manera que su regeneración se da en áreas abandonadas, quemadas o en bosques talados, donde el banco de semillas existente encuentra las condiciones de luz abundante para su germinación, pudiendo ser considerada así como una especies pioneras (Zhu *et al.* 1986).

Trabajos de curva de luz realizados con *P. elongata*, *P. fortunei*, *P. imperialis* y un híbrido (*P. tomentosa* × *fortunei* 33) (Li *et al.* 2008, Muthuri *et al.* 2009, Llano-Sotelo *et al.* 2010), han demostrado que el punto de saturación de luz, a la cual se alcanza la tasa máxima fotosintética, se encuentra a una densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) superior a 1.600 μmol m⁻² s⁻¹. Este es un valor alto en comparación a especies de Eucalipto (*E. globulus* y *E. nitens*), cuyo punto de saturación de luz se presenta a PPFD entre 800 y 1.200 μmol m⁻² s⁻¹ (Pereira *et al.* 1992, Battaglia *et al.* 1996). Además de la intensidad de la luz, el fotoperíodo es también muy importante para el desarrollo de las especies de *Paulownia*. En un experimento de plántulas de *P. tomentosa* bajo fotoperíodos de 8, 12, 16 y 24 horas, Carpenter *et al.* (1983) encontraron que a mayor fotoperíodo (i.e. 16 y 24

horas) se produce mayor crecimiento en altura y producción de materia seca total, incluyendo follaje, raíz y tallo.

Viento. Las especies del género no son adecuadas para zonas con vientos fuertes ($> 40 \text{ km h}^{-1}$), debido que las hojas de los árboles jóvenes son fácilmente dañadas, a la vez que el fuste y ramas pueden ser rotos (El-Showk y El-Showk 2003, Woods 2008). Por ello se recomienda seleccionar sitios de cultivo protegidos de los vientos fuertes o que estos no superen los 28 km hr^{-1} . No obstante, al parecer en árboles maduros que tienen un fuste y ramas bien lignificadas, el viento fuerte no causa la rotura de estos, aunque afecta la forma de la copa, provocando que el árbol desarrolle mayor número de ramas basales que apicales, inhibiendo el crecimiento en altura pero potenciando el crecimiento en diámetro (Figura 4) (Zhu *et al.* 1986, Barton *et al.* 2007).



Figura 4. Crecimiento de *Paulownia elongata* \times *fortunei* en un sitio de ensayo en Chile, con presencia de vientos fuertes. (a) Rotura y caída de ramas, (b) daños en las hojas, y (c) arquitectura de copa irregular (ramas basales de mayor tamaño). Foto de la izquierda corresponde a planta de un año de edad y de la derecha, dos años de edad.

Producción de plantas

Las especies de *Paulownia* se propagan de manera convencional a través del método de semillas y multiplicación vegetativa de esquejes de tallo y raíz, y cultivo de tejidos *in vitro*; siendo el crecimiento de plántulas procedentes de semilla más lento que el de plantas multiplicadas vegetativamente (Bergmann 1998, Bergmann y Whetten 1998). La propagación mediante esquejes de raíz requiere menor tiempo que la multiplicación *in vitro*. Es más fácil de ejecutar y presenta resultados de crecimiento de plántulas uniformes, con un alto porcentaje de supervivencia (Zhu *et al.* 1986). Es el método de propagación más ampliamente usado por propietarios de plantaciones forestales de esta especie, debido a su menor costo de producción.

Los avances tecnológicos para la propagación *in vitro*, y la mejora de protocolos para la transformación genética, ha acelerado el desarrollo de árboles genéticamente modificados en los últimos 15 años. La multiplicación de especies forestales mediante el método de cultivo *in vitro*, ha permitido obtener plantas clonales mejoradas, libres de enfermedades y virosis (Hinchee *et al.* 2009). Actualmente la gran mayoría de los clones mejorados de *Paulownia* son obtenidos por medio de la hibridación, y la única manera de multiplicar estas plantas es por el método de cultivo *in vitro* o por esquejes de raíz. La obtención de semillas de árboles clonales para su germinación no es posible, debido a que sus semillas son infértiles. Con la propagación *in vitro* se ha asegurado que se satisfaga la demanda creciente por un material superior para biomasa y productos forestales (Kasamaki 2007).

El avance en la micropropagación de diversas especies del género *Paulownia* es amplio, sin embargo, ha sido necesario el desarrollo de protocolos de micropropagación más eficientes, mejorando la composición de macronutrientes, micronutrientes y la concentración de reguladores de crecimiento del medio de cultivo, para obtener una respuesta óptima de brotes en los tipos de explantes utilizados durante el cultivo *in vitro* (Castellanos *et al.* 2006, Castillo *et al.* 2012).

Propagación *in vitro*. Clapa *et al.* (2014) describen protocolo de micropropagación para *Paulownia* sp. (*P. elongata*, *P. fortunei* y *P. elongata* × *fortunei*). Para la etapa de iniciación del cultivo *in vitro* recomiendan utilizar explantes consistentes de yemas

axilares, las cuales deben ser desinfectadas, extirpadas e inoculadas en tubo de ensayos con medio de cultivo Murashige y Skoog (MS), obteniéndose plántulas bien desarrolladas con un porcentaje de supervivencia de 96 %. Para la etapa de multiplicación, recomiendan utilizar 5 microesquejes por recipiente de cultivos, provenientes de la etapa de iniciación, consistentes en fragmentos de brotes de al menos 2 cm de longitud, con tres nodos. Una porción de 2/3-3/4 de la parte basal de los microesquejes deben ser sumergidos en medio de cultivo MS, suplementado con 1 mg L⁻¹ de meta-topolina y gelicado en 50 g L⁻¹ de almidón de trigo. Luego llevado a período de incubación en la sala de crecimiento con temperatura de 23 ± 3 °C y una intensidad de luz de 36 μmol m⁻²s⁻¹, obteniéndose de esta manera altas tasas de proliferación y multiplicación de brotes (Figura 5).

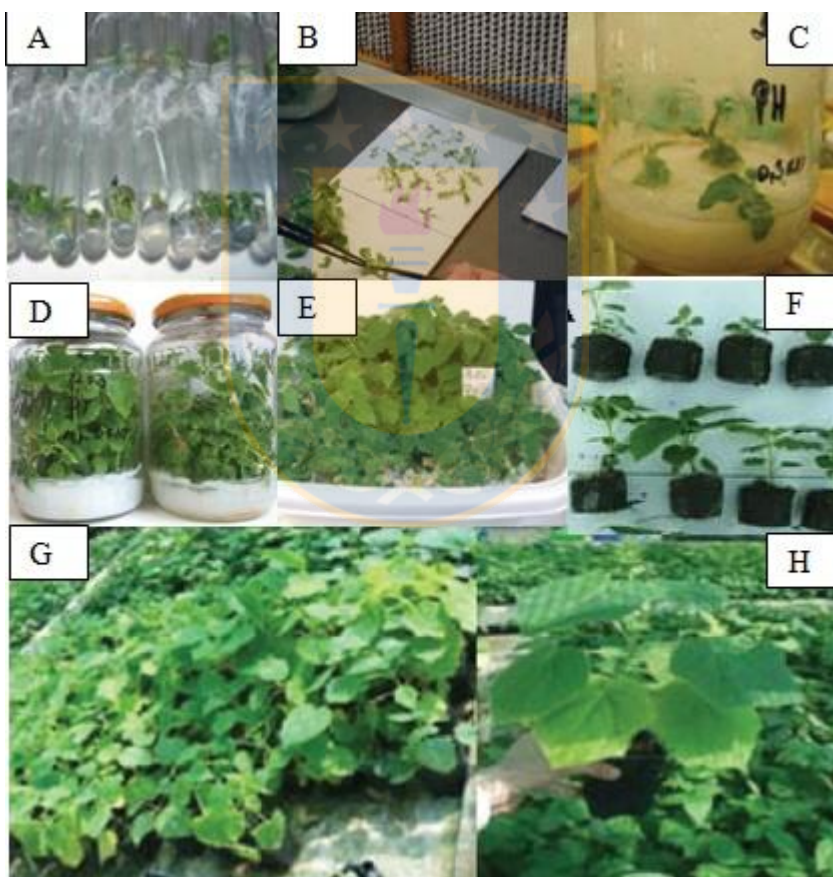


Figura 5. Método de propagación *in vitro* de *Paulownia elongata*, *P. fortunei* y el híbrido *P. elongata* × *fortunei*: (A) etapa de iniciación, (B) preparación de micro esquejes de brotes para ser utilizados en la etapa de multiplicación, (C) etapa de multiplicación, (D) proliferación y multiplicación de brotes, (E – F) etapas de enraizamiento *ex vitro* utilizando perlita flotante (E) y pellets de turba (Jiffy-7®) (F), (G – H) etapas de crecimiento y aclimatación *ex vitro* en vivero (Clapa *et al.* 2014).

Finalmente, Clapa *et al.* (2014) desarrollaron un protocolo de enraizamiento y aclimatación *ex vitro* de los brotes obtenidos de la etapa de multiplicación, haciendo uso de pellets de turba (Jiffy-7®) y perlita flotante, siendo esta última técnica más económica y eficiente que la utilización de pellets de turba, obteniendo porcentaje de enraizamiento de más del 80% en los brotes de 3 a 5 cm de largo, y más del 60% en los brotes de 2 a 2,5 cm de largo. Se obtuvo así plantas jóvenes de *Paulownia* sp. *ex vitro*, prescindiendo de la etapa de enraizamiento *in vitro* (Figura 5).

Esquejes de raíz. El procedimiento de multiplicación de *P. elongata* × *fortunei* se inicia con los esquejes de raíz, que se obtienen a finales de invierno o a inicio de primavera, en plantas de 1 a 2 años de crecimiento o de árboles maduros en terreno. La raíz es seccionada, en segmentos de entre 8 y 12 cm de longitud y de 1,2 a 2,5 cm de diámetro (Ayanz 1985; Barton *et al.* 2007; Riffo *et al.* 2015), y trasladada al vivero en un balde con tierra húmeda, y establecidas en bandejas germinadoras, con mezcla de tierra + arena + compost en proporciones de 1:1:1. Se siembra a 2 ó 3 cm de profundidad y de forma inclinada, obteniéndose enraizamientos y brotes en más de 90% de los esquejes sembrados, entre los 25 a 40 días. Luego, cuando los brotes poseen de 3 a 5 cm de largo, las plántulas se trasladan a bolsas de polietileno, con mezcla parecida a la contenida en las bandejas de germinación (Figura 6). Considerando las dimensiones prescriptas, de cada planta se puede obtener entre 20 a 30 esquejes de raíz, cosechándose en una hectárea de plantación entre 150.000 y 200.000 piezas de material vegetativo (Zhu *et al.* 1986).

En algunos casos, la reproducción puede realizarse directamente en terreno, para lo cual se usan esquejes de raíz de 10 cm de largo y 3 cm de diámetro, y se plantan directamente en terreno; sin embargo, la supervivencia es baja (Kays *et al.* 1914).



Figura 6. Método de propagación vegetativa de *Paulownia elongata* × *fortunei* a partir de esquejes de raíz, en plantaciones establecidas en Chile. (A1-A2-A3) Excavación de raíces del árbol a lo largo del subsolado para extracción de esquejes. (B1-B2-B3) Corte y transporte de esquejes de raíz. (C) Cama de enraizamiento. (D) Emergencia de brotes. (E) Traspaso de plantas a bolsa.

Establecimiento y manejo de la plantación

Para obtener resultados exitosos en el establecimiento de plantación con especies del género *Paulownia*, es esencial la selección cuidadosa de los sitios a reforestar, en función de los requerimientos edafoclimáticos de la especie a establecer (Barton *et al.* 2007). La

preparación del sitio, la densidad inicial y marco de plantación, como también el manejo posterior, dependerán del objetivo de producción. En China y Taiwán, para producción de madera, se han empleado espaciamientos iniciales que oscilan desde 6×6 ; 5×5 a 5×4 m. Más tarde, a la edad de 5 ó 6 años se realiza un raleo eliminando hileras alternas, para tener espaciamientos finales de 6×12 ; 5×10 ó 5×8 m. En las plantaciones en hileras, el espaciamiento sobre hilera es de 4 a 5 m (Zhu *et al.* 1986). En las llanuras, cuando se instalan en forma asociada a cultivos agrícolas como trigo, algodón o maíz, el espaciamiento es de 5×20 m o de 5×50 m para permitir el crecimiento del componente agrícola, lo que facilita además el laboreo del suelo con maquinarias (Johnson 2000).

En Europa, el establecimiento de las plantaciones de *Paulownia* para producción de biomasa, se realizan con espaciamientos menores entre árboles, desde 2×2 m hasta 3×3 m (2.500 a 1.100 árboles ha^{-1}), alcanzando densidades superiores a las requeridas para la producción de madera (270 a 500 árboles iniciales ha^{-1}). La densidad de plantación recomendada para *P. elongata* con fines de biomasa es de 1.667 árboles ha^{-1} , con un espaciamiento de 2×3 m (Woods 2008).

El establecimiento de las plantas requiere un subsolado que penetre 40 a 50 cm en el suelo, para permitir una penetración profunda de las raíces. Se recomienda un subsolado un mes antes del establecimiento de las plantas, para que el suelo pueda asentarse y las bolsas de aire puedan desaparecer. El subsolado generalmente se realiza en línea donde van a ser establecidas las plantas, aunque un subsolado cruzado es mejor para una mayor expansión radical. Las plántulas se establecen en hoyos profundos y amplios de al menos 50×50 cm, ya sea mediante el uso de barra plantadora, pala, o plantador de bulbos (Wang y Shogren 1991).

Para el establecimiento de las plantas en los hoyos, se recomienda humedecer el suelo antes y después del establecimiento. En sitios con baja precipitación, la aplicación de riego es necesaria durante parte o todo el período de crecimiento, lo cual permitirá un mayor crecimiento de la planta y un rápido establecimiento radical, donde ya luego de establecidas las raíces, las plantas pueden hacer frente a las condiciones hídricas normales (Kays *et al.* 1914). La aplicación de fertilizante inorgánico a base de nitrógeno, fósforo y potasio puede ser necesaria sólo cuando los árboles están recientemente establecidos, para

promover su potencial durante el primer año de crecimiento; la formulación del fertilizante va a depender de las características químicas del suelo, como también de su previa evaluación en el sitio (Hui-jun y Torsten 1984, Fernández *et al.* 1998).

Paulownia elongata × *fortunei* es intolerante a la sombra, por lo que se vuelve sensible a la competencia por maleza, la cual además de competir por luz, lo hace también por los nutrientes y recurso hídrico del suelo. En este sentido, el buen crecimiento de la especie se verá favorecido por un entorno libre de maleza en un radio de 50 a 60 cm alrededor de la planta. Se requiere el control continuo de la competencia durante los primeros años de crecimiento, debido que un 70% de sombra puede ser mortal para la planta en la supervivencia o, en otro caso, provocar la deformación del fuste (El-Showk y El-Showk 2003). Un experimento realizado en plántulas de *P. tomentosa*, establecidas en un sitio del estado de Maryland, con control de maleza presentó supervivencia y altura de 21% y 53%, respectivamente, mayores que en el sitio sin control de maleza, demostrando con ello el efecto del control de maleza en el crecimiento de la especie (Beckjord *et al.* 1985). La aplicación de herbicidas a base de glifosato suelen ser muy efectivos, utilizando una capucha en la boquilla u otro método que evite el contacto del químico con el tronco o las hojas del árbol (Kays *et al.* 1914, Woods 2008). La maleza, además de competir directamente y afectar el crecimiento de las plantas, constituye un hábitat para insectos y roedores que pueden dañar los árboles (Kays *et al.* 1914, Beckjord 1984).

Es sabido que *Paulownia* en plantaciones para madera posee algunos problemas de forma, ocasionados principalmente por su crecimiento pseudo-dicotómico, que genera la bifurcación del fuste en especies como *P. fortunei*, o curvaturas en especies como *P. tomentosa* o *P. elongata*, por lo que es necesario ejecutar podas correctivas. Se recomienda empezar la poda al tercer o cuarto año, según las características del crecimiento; esta actividad, además de mejorar las características del fuste, puede favorecer un rápido crecimiento en altura (Zhu *et al.* 1986). Durante la época de crecimiento se desarrollan yemas vegetativas en la porción axial del fuste y alrededor de los pecíolos. Estas yemas pueden ser desprendidas manualmente evitándose así el desarrollo de ramas y, en consecuencia, la necesidad de una poda posterior (Kays *et al.* 1914).

En plantaciones para producción de biomasa no es necesaria la ejecución de podas, debido que se requiere la mayor cantidad de biomasa seca por unidad de superficie sin importar su forma o apariencia, a diferencia de las plantaciones para la producción de madera (Lawrence 2011).

Crecimiento y rendimiento de la plantación

El crecimiento del género es muy dependiente de las condiciones del sitio y la edad del árbol. En estado maduro, los árboles de *Paulownia* pueden alcanzar hasta 50 m de altura y 2 m de diámetro a la altura del pecho. Durante el primer año de crecimiento, pueden alcanzar de 4 a 6 m de altura, y el segundo año, sumar el crecimiento de 2 a 3 m. En el cuarto año de edad, cultivos manejados con poda, puede tener hasta 10 m de altura, con 5 m de fuste limpio de ramas y 22 cm de diámetro. En Australia, en clima mediterráneo, el género ha sido ampliamente promovido como de rápido crecimiento en cultivos de madera de corta rotación; durante el primer año de crecimiento se han observado crecimientos de 4 a 6 m de altura y 2 a 3 m en los años subsiguientes (Van de Hoef y Hill 2003).

Las plantaciones de *Paulownia* poseen altos rendimientos en biomasa para la producción de energía. Además de producir madera de buena calidad, posee la capacidad de recuperar suelos degradados, estabilizar la erosión, fijar altas cantidades de CO₂, y posee altos rendimientos en biomasa por unidad de tiempo (Zhu *et al.* 1986, Bergmann 2003). En Brasil, se demostró que puede tener rendimiento en volumen de 11 a 30 m³ ha⁻¹ año⁻¹ (Barton *et al.* 2007). En EEUU, alcanzó crecimiento de 5,5 m de altura en 16 meses, con rendimiento en biomasa de hasta 84 ton ha⁻¹ año⁻¹ de materia seca, bajo condiciones de riego y fertilización (Woods 2008). En plantaciones de corta rotación, con ciclos de 3 años, se puede obtener rendimientos entre 30 y 45 ton ha⁻¹ año⁻¹ de materia seca (Zhang *et al.* 2010).

Prácticas Agroforestales

Paulownia tiene efecto positivo sobre muchos cultivos agrícolas, incluyendo té, maíz, trigo y otros cereales. El efecto principal de los árboles es la reducción de la velocidad del viento y por lo tanto de la transpiración y evaporación, manteniendo una temperatura más estable en el cultivo asociado.

También *P. elongata* permite el desarrollo de cultivos agrícolas debido a que posee un sistema radical particularmente profundo, encontrándose 76% de las raíces absorbentes entre los 40 y 100 cm de profundidad y solo 12% en la zona cultivada. Contrariamente, el sistema radical de los cultivos agrícolas se distribuye principalmente en la capa superficial, lo que evita una competencia fuerte por agua o por nutrientes (Zhu *et al.* 1986).

En el período seco, los árboles son capaces de captar agua subterránea, humidificando el aire a través de la transpiración, lo que es benéfico para el crecimiento de los cultivos (Zhu *et al.* 1986). Además, las copas de los árboles de *Paulownia* son delgadas y un monto bastante alto de luz puede pasar a través de ellas, por lo que los cultivos pueden recibir una cantidad suficiente de luz durante todo el año. Las hojas aparecen más tarde respecto a otras especies arbóreas, lo que favorece el crecimiento de los cultivos durante la primavera, y caen posteriormente para proteger a los cultivos de eventuales heladas.

El follaje y las flores de *Paulownia* son ricos en nutrientes y una buena fuente de nitrógeno (16 - 20%), que en el invierno al caer las hojas al suelo, incorporan los nutrientes en forma de humus, mejorando así la composición química y la estructura de los suelos (Wang y Shogre 1992, Woods 2008).

En China, alrededor de 1,3 millones de hectáreas de tierra son cultivadas bajo el sistema de cultivos agrícolas intercalados con *Paulownia*, donde se ha visto un incremento en los rendimientos de trigo de 16%, el de algodón de 7%, y el de maíz de 11%, superiores a los obtenidos en parcelas sin *Paulownia* (Johnson 2000, Woods 2008). Pero la ventaja principal de estas combinaciones no es solo el incremento de la productividad de los cultivos, sino también, la producción adicional obtenida con la componente arbórea (Figura 7).

Tanto las hojas como las flores son un buen alimento para cerdos, ovejas y conejos, debido a que contienen cantidades de grasas, azúcares y proteínas. El contenido de nitrógeno en las hojas se puede comparar favorablemente con algunas leguminosas. En Kwangsi (China) se hace abono verde con hojas de *Paulownia*, probando ser un excelente fertilizante (Ayan *et al.* 2003).



Figura 7. Sistemas de cultivo intercalado con *Paulownia* sp. en China. A) Paulownia-Trigo, B) Paulownia-Té, C) Paulownia-Maíz (Barton *et al.* 2007).

Enfermedades y Plagas

En China, las especies de *Paulownia* son atacadas por diversas plagas y enfermedades (Zhu *et al.* 1986), las que se indican a continuación son las principales.

Escoba de bruja. Es una enfermedad bastante grave que afecta la anatomía y morfología de la planta, impidiendo el crecimiento y desarrollo de la misma, y que puede llegar a causar la muerte de plantas y árboles en estado juvenil (Figura 8). Es causada por agentes fitopatológicos que generan proliferación de yemas adventicias que al desarrollarse desde un solo lugar dan origen a “escobas de bruja”.



Figura 8. Deformación de la rama (imagen izquierda) y el fuste (imagen derecha) en la especie *Paulownia* sp., causada por la enfermedad denominada “escoba de bruja” (Ciesla 2010).

Antracnosis. Es una de las enfermedades fúngicas que afecta a los principales árboles jóvenes, dañando las hojas, tallos de las hojas y brotes. Las láminas de las hojas lesionadas presentan manchas pálidas que se amplían en manchas marrones circulares rodeadas de amarillo-verde. Las manchas más tarde se agrietan en el centro y las hojas infectadas caen

antes de tiempo. Las esporas germinan a 25 °C y humedad relativa de 90 a 100% (El-Showk y El-Showk 2003)

Sphaceloma paulowniae. Es una enfermedad común que daña tanto las plantas como los árboles en estado juvenil. Sus manifestaciones son similares a las provocadas por la antracnosis (Van de Hoef y Hill 2003).

Los principales insectos que atacan *Paulownia* son los siguientes (Loewe 1991): *Agrotis ypsilon* (Rott.), *A. toxionis* (Butler), *Euxoa segetum* (Schiff), *Serica orientalis* (Matsch), *Anomala corpulenta* (Matsch), *Holotrichia diomphalia*, *Gryllotalpa unispina* (Saussure), *G. africana* Palisot de Beauvois, *Empoasca flavescens* (Fabricius), *Cicadalla viridis* L., *Cryptotothlea variegata* (Snellen), *Psilogamma menephron* (Cramer), *Batocera horsfieldi* (Hope), *Megopis sínica* (White) y *Basiprionota bisignata* (Boh). Los daños producidos por estos insectos varían en intensidad y magnitud en diferentes localidades.

Propiedades y uso de la madera

La madera de *Paulownia* es casi tan ligera como la madera de balsa, pero aproximadamente el doble más resistente. Su densidad varía entre 260 y 330 kg m⁻³, según la especie y las condiciones del sitio (Zhu *et al.* 1986). Es suave, de fibra recta, de colores claros y sin olor (Donald 1990). Es fácil de trabajar y de aserrar y posee una veta y un color hermoso (Beel *et al.* 2005).

Es una madera poco resistente para componentes estructurales. Sin embargo, es bastante resistente a la pudrición y sus productos no se curvan ni se deforman fácilmente. Posee buenas propiedades de aislación y se seca fácilmente, pudiendo alcanzar entre 10 y 12% de humedad entre 25 y 30 días a temperatura ambiente. Presenta buena resonancia y conductividad del sonido, por lo que tradicionalmente se ha usado para hacer instrumentos musicales (Zhu *et al.* 1986).

Es usada ampliamente en la construcción de casas en elementos no estructurales como techos, puertas, ventanas, tableros, recubrimientos para interior y exterior, con excelente características de trabajo y elevada resistencia al fuego, pues su temperatura de ignición

está entre 420 y 430 °C (Li y Oda 2007, Kaygin *et al.* 2009). También se la usa en muebles, especialmente mesas, sillas, closets, y para embalajes de productos, debido que su peso es 40% menor que las maderas comunes (Donald 1990). Es una madera promisoría para la producción de pulpa y papel, produciendo pulpa de buena calidad y resistencia, con una característica más próxima a los residuos agrícola (paja de trigo, tallo de girasol, sarmientos de vid, tallos de sorgo, podas de olivo, etc.) que a las maderas de pino y eucalipto (Jiménez *et al.* 2005, López *et al.* 2012).



REFERENCIAS

- Arnold, R., J.C. Carmona y C. Balocchi. 1991. Programa de propagación clonal para *Eucalyptus globulus* en Chile. *Bosque* 12(1): 3-9.
- Ayala-Astorga, G.I. and L. Alcaraz-Meléndez. 2010. Salinity effects on protein content, lipid peroxidation, pigments, and proline in *Paulownia imperialis* (Siebold and Zuccarini) and *Paulownia fortunei* (Seemann and Hemsley) grown in vitro. *Electronic Journal of Biotechnology* 13(5): 13-14.
- Ayanz, A.SM. 1985. Germinación, siembras, producción de plantitas, estaquillado y crecimiento de *Paulownia tomentosa* (Thumb.) Steud. Instituto Nacional de Investigación Agraria, Serie: Recursos naturales, España. 1-22 pp.
- Ayan, S., I. Sadlam and A. Sivaciödlü. 2003. *Paulownia* Sieb. & Zucc: A new exotic genus for multi-purpose use in Kastamonu-Turkey. *Decision Support for Multiple Purpose Forestry*. 1-9 pp.
- Barja, A.C. 2009. Informe del Proyecto de Investigación: "Forestación de zonas semiáridas de Castilla-La Mancha con *Paulownia spp.*". Disponible en <http://paulownia112.com/wp-content/uploads/2012/11/INFORME-FINAL-PAULOW.pdf> [Consultado: Junio 2014].
- Barton, I.L., I.D. Nicholas and C.E. Ecroyd. 2007. *Paulownia*. *Forest Research Bulletin* No. 231: 1174-5096.
- Battaglia, M., C. Beadle and S. Loughhead. 1996. Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology*, 16(1-2): 81 – 89.
- Baettig, R., M. Yañez y M. Albornoz. 2010. Cultivos dendroenergéticos de híbridos de álamo para la obtención de biocombustibles en Chile: estado del arte. *Bosque* 31(2): 89 - 99.
- Beckjord, P.R. 1984. *Paulownia tomentosa*: A brief guide for the tree farmer. University of Maryland, Maryland Agricultural Experiment Station. Miscellaneous publication N° 984.
- Beckjord, P.R., J.H. Melhuish Jr and J.F. Kundt. 1985. Survival and growth of *Paulownia* seedlings are enhanced through weed control. *Journal of Environmental Horticulture* 3(3): 115-117.
- Beel, M., S. Davis, J. Murphy and P. Piper. 2005. Product potential of *Paulownia* timber. *Australian Forestry* 68(1): 3-8.

- Bergmann, B. and R. Whetten. 1998. *In vitro* rooting and early greenhouse growth of micropropagated *Paulownia elongata* shoots. *New Forests* 15(2): 127-138.
- Bergmann, B. 1998. Propagation method influences first year field survival and growth of *Paulownia*. *New Forests* 16(3): 251-264.
- CyB (Consultores y Bioenergía S.L., ES). 2015. Disponible en <http://www.cybioenergia.es/la-empresa> [consultado: Mayo 2015].
- Carpenter, S.B., M.J. Immel and N.D. Smith. 1983. Effect of photoperiod on the growth and photosynthetic capacity of *Paulownia* seedlings. *Castanea*. 13-18 p.
- Castellanos, O.A., A. Rodríguez, J.M. Rodríguez y B. Rodríguez. 2006. Organogénesis indirecta y enraizamiento in vitro de *Paulownia elongata*. *e-Gnosis* 4(15): 1-4.
- Castillo, C.R., M.A. Gutiérrez, M.T. Buenrostro, V.M. Cetina y J. Cadena. 2012. Regeneración de plantas de *Paulownia elongata* Steud. por organogénesis directa. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 3(10): 41-49.
- Ciesla, W.M. 2010. Witches' broom (general) Symptoms on princess tree. Disponible en <http://www.invasive.org/browse/detail.cfm?imgnum=3943089> [consultado: Mayo 2015].
- Cortina, J., J.L. Peñuelas, J. Puértolas, R. Savé y A. Vilagrosa. 2006. Calidad de plantas forestales para la restauración en ambientes mediterráneos: Estado actual de conocimientos. 1ª ed. Editorial Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 191 p.
- Cotevisa S.A. 2004. *Paulownia*: Distribuidor en exclusiva de Cotevisa para paulownias (clon Cotevisa 2) en Italia y Alemania. Disponible en <http://www.cotevisa.com/productos/paulownia> [consultado: Mayo 2015].
- Clapa, D., F.I. Alexandru, S.I. Manuela, L. Balcu-Vasu and D. Buduroi. 2014. Improved In Vitro Propagation of *Paulownia elongata*, *P. fortunei* and its interspecific Hybrid *P. elongata* × *fortunei*. *Bulletin of University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine Cluj-Napoca. Horticulture* 71(1): 6-14.
- Clatterbuck, W.K. and D.G. Hodges. 2004. Tree Crops for Marginal Farmland. *Paulownia*, With a Financial Analysis. The University of Tennessee, Extension PB 1465. 1-32 pp. Disponible en http://www.paulownia.rs/pub/download/137960705585_paulowniastudijaisplativosti__b_wilistracija__eng_3.pdf [consultado: Agosto 2014].

- Coll, J.B., G.N. Rodrigo, B.S. García y R.S. Tamés. 2001. Fisiología Vegetal. 6^a ed. Editorial Pirámide S.A., Madrid. 568 p.
- Dimitri, M.J. 1984. Congreso sobre estudio dendrológico de las especies arbóreas cultivadas en la Argentina. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria, Tomo XXXVIII, Argentina. 1-17 pp. Disponible en http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/29546/Documento_completo.pdf%3Fsequence%3D1 [Consultado: Agosto 2014].
- Donald, D.G.M. 1990. *Paulownia*-the tree of the future?. South African Forestry Journal 154(1): 94-98.
- El-Showk, S. and N. El-Showk. 2003. The *Paulownia* Tree. An alternative for sustainable forestry, Crop Development, Morocco. 1-8pp.
- Erbar, C. and C. Gülden. 2011. Ontogeny of the flowers in *Paulownia tomentosa* – A contribution to the recognition of the resurrected monogeneric family *Paulowniaceae*. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 206(3): 205-218.
- Fernández, R., A. Lupi, N. Pahry C. Domecq. 1998. Efecto de la aplicación de N, P y K sobre la productividad del Kiri (*Paulownia spp.*). Resultados a los 36 meses de edad. Actas XVI Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Carlos Paz, Argentina. 1-5 pp.
- Finkeldey, R. 1992. The hybrid origin of *Paulownia taiwaniana* Hu and Chang-evidence from isozyme gene markers. *Silvae Genet* 41:278-282
- Freeman, C.C., R.K. Rabeler and W.J. Elisens. 2012. *Paulowniaceae*. Flora of North America, 17: 1-4. Disponible en <http://floranorthamerica.org/files/Paulowniaceae04a%20SI.CH%20for%20Web.pdf> [consultado: Agosto 2014].
- García, L. 2011. Clones: individuos idénticos. Mito o realidad?. *Brangus* 33(62): 72-74.
- Gutiérrez, J.L. y R. Ocaña. 2009. Manual para el cultivo de *Paulownia elongata*. Universidad Autónoma del Estado de México. Cuaderno de Investigación, 1^a ed. México, 1-20 pp. Disponible en http://148.215.126.225/siestudiosa/FrmEditorial/2009/09_C_422_0643.pdf [consultado: Agosto 2014].
- Gutiérrez, J.L., R. Reyes y M.A. Villalobos. 2013. Evaluación del comportamiento y adaptación del árbol de *Paulownia elongata* en condiciones semiáridas en

- Zumpango, Estado de México. Cuerpo Académico Agronomía del Centro Universitario UAEM, Universidad Autónoma del Estado México. Disponible en http://paraninfouniversitario.com/doc/13/Ensayos/Ensayo_89.pdf [Consultado: Agosto 2014].
- Hinchee, M., W. Rottmann, L. Mullinax, C. Zhang, S. Chang, M. Cunningham, L. Pearson and N. Nehra. 2009. Short-rotation woody crops for bioenergy and biofuels applications. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 45(6): 619-629.
- Hong, D., H. Yang, C. Jin and N.H. Holmgren. 1998. Scrophulariaceae. *Flora of China* 18: 1-212.
- Hui-Jun, J. and I. Torsten. 1984. Nutrient requirements and stress response of *Populussimonii* and *Paulownia tomentosa*. *Physiologia Plantarum* 62(2): 117-124.
- Jefferson, M. 2006. Sustainable energy development: performance and prospects. *Renewable Energy* 31(5): 571-582.
- Jiménez, L., A. Rodríguez, J.L. Ferrer, A. Pérez and V. Angulo. 2005. La *Paulownia*: una planta de rápido crecimiento como materia prima para la fabricación de papel. *Afinidad* 62(516): 100-105.
- Johnson, D.V. 2000. Use of *Paulownia* for forest plantations in the Leon Region of Nicaragua. Agriculture Reconstruction Assistance Program, United States Agency for International Development Managua, Nicaragua. Disponible en <http://www.bio-nica.info/biblioteca/Johnson2000PaulowniaPlantation.pdf> [Consultado: Agosto 2014].
- Kasamaki, P. 2007. La *Paulownia* como base de cultivos energéticos. Disponible en <http://www.vicedex.com/pdf/paulownia.pdf>. [Consultado: Agosto 2014].
- Kaygin, B., G. Gunduz and D. Aydemir. 2009. Some physical properties of heat-treated *Paulownia (Paulownia elongata)* Wood. *Drying Technology* 27(1): 89-93.
- Kays, J., D. Johnson and J. Stringer. 1914. How to produce and market Paulownia. Disponible en <https://paulowniamp.files.wordpress.com/2010/05/eb319.pdf> [consultado: Agosto 2014].
- Keiermeier, P. 1977. Erfahrungen mit *Paulownia tomentosa* (Thunb.) Steud. im Rheingau. *Mitt. Der Deutschen dendrologischen gesellschaft* 69: 11-22.
- Kirkham, T. and M.F. Fay. 2009. 645. *Paulownia kawakami*. *Curtis's Botanical Magazine* 26(1-2): 111-119.

- Larcher, W. 2003. Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional group. 4^a ed, Editorial Springer Verlag, Berlin. 513p.
- Lawrence, J. 2011. *Paulownia* biomass production. Disponible en <http://www.toadgully.com.au/files/Paulownia%20Biomass%20Production.pdf> [Consultado: Agosto 2014].
- Li, F., P. Meng and D. Fu. 2008. Light distribution, photosynthetic rate and yield in a *Paulownia*-wheat intercropping system in China. *Agroforestry Systems* 74(2): 163-172.
- Li, P. and J. Oda. 2007. Flame retardancy of *Paulownia* Wood and its mechanism. *Journal of Materials Science* 42(20): 8544-8550.
- Loewe, V. 1991. Apuntes sobre algunas latifoliadas de maderas valiosas. 2. *Paulownia spp.* *Ciencia e investigación forestal, Chile* 5(2): 279-299.
- López, F., A. Pérez, M. Zamudio, H.E. De Alva and J. C. García. 2012. *Paulownia* as raw material for solid biofuel and cellulose pulp. *Biomass and Bioenergy* 45: 77-86.
- Llano-Sotelo, J.M., L. Alcaraz-Meléndez and 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.
- Llano-Sotelo, J.M. y L. Alcaraz-Meléndez. 2012. Análisis de pigmentos, peroxidasa, prolina y proteínas de tres especies de *Paulownia* bajo estrés hídrico. *Rev. Mex. Cien. For* 3(9): 69 - 80.
- Martínez, E., M.E. Borja, M. Abellán, F.R. López, F.A. García y A. Barja. 2009. Adaptación de las especies del género *Paulownia* para su uso como cultivos forestales en el ámbito mediterráneo. Congreso Forestal. Disponible en <http://secforestales.org/publicaciones/index.php/congresos/article/view/8194> [consultado: Agosto 2014].
- Mehrotra, M.D. 1997. Diseases of *Paulownia* and their management. *Indian Forester* 123(1): 66-72.
- Melhuish, J.H., C.E. Gentry and P.R. Beckjord. 1990. *Paulownia tomentosa* seedling growth at differing levels of pH, nitrogen, and phosphorus. *Journal of Environmental Horticulture* 8(4): 205-207.
- Michelena, M.C. y F.M. Martín. 2008. Los Biocombustibles. 2^a ed. Editorial Mundi-Prensa, Madrid. 382 p.

- Montero, G., S. Roig, B. Martín, J. de Miguel y R. Alía. 2005. Red de parcelas de introducción de especies del IFIE-INIA (1966-1983). Distribución natural, ecología, silvicultura y producción de 42 especies de coníferas. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria, Madrid. 382 pp.
- Muthuri, C.W., C.K. Ong, C.R. Black, V.W. Ngumi and B.M. Mati. 2005. Tree and crop productivity in *Grevillea*, *Alnus*, and *Paulownia*-based agroforestry Systems in semi-arid Kenya. *Forest Ecology and Management* 212(1-3): 23-39.
- Muthuri, C.W., C.K. Ong, J. Craigon, B.M. Mati, V.W. Ngumi and C.R. Black. 2009. Gas Exchange and water use efficiency of trees and maize in agroforestry Systems in semi-arid Kenya. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129(4): 497-507.
- Nagata, T., A. Du Val, M. Schull, T.A. Tchernaja and P.R. Crane. 2013. *Paulownia tomentosa*: A Chinese plant in Japan. *Curtis's Botanical Magazine* 30(3): 261-274.
- Nakai, T. 1949. Classes, ordinae, familiae, subfamiliae, tribus, genera nova quae attinent ad plantas Koreanas. *Journal of Japanese Botany* 24: 8-14.
- Oxelman, B., P. Kornhall, R.G. Olmstead and B. Bremer. 2005. Further disintegration of *Scrophulariaceae*. *Taxon* 54(2): 411-425.
- Ozaslan, M., C. Can and T. Aytekin. 2005. Effect of explant source on in vitro propagation of *Paulownia tomentosa* Steud. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 19(3): 20-26.
- Pereira, J.S., M.M. Chaves, F. Fonseca, M.C. Araújo and F. Torres. 1992. Photosynthetic capacity of leaves of *Eucalyptus globulus* (Labill.) growing in the field with different nutrient and water supplies. *Tree Physiology* 11(4): 381-389.
- Puxeddu, M., G. Marras and G. Murino. 2012. *Paulownia* Tree Planting in Sardinia (Italy) and Its Evaluation for Agroforestry Systems and Sustainable Land Use. Formerly part of *Journal of Environmental Science and Engineering*, ISSN 1934-8932. *Journal of Environmental Science and Engineering B1*, 1192-1195.
- Reigosa, M.J., N. Pedroly A. Sánchez. 2003. *La Ecofisiología Vegetal: Una Ciencia De Síntesis*. 1ª ed., Editorial Paraninfo, S.A., España. 1195p.
- Riffo, G., F. Muñoz, M. Uribe, J. Cancino, E. Acuña y R. Rubilar. 2015. Macropropagación de *Paulownia elongata* × *fortunei* a partir de esquejes de raíz en la Región del Biobío, Chile. *Gayana Botánica* 72(1): 246-258.
- Silva Tree Panama S.A. 2010. *Paulownia* Biomass Project. Investing in a biomass forestation Project in Panama. *Silva Tree Biomass for Energy Fund*. 1-17 pp.

- Disponible en http://www.paulownia.rs/pub/download/13796072233255_paulownia_biomassinvestmentproject.pdf [Consultado: Agosto 2014].
- Sixto, H., M. Hernández, M. Barrio, J. Carrasco y I. Cañellas. 2007. Plantaciones del género *Populus* para la producción de biomasa con fines energéticos: revisión. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentación (INIA). Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales 16(3): 277-294.
- Sotolongo, R., G. Geada y M. Cobas. 2015. Mejoramiento genético forestal. Texto para estudiantes de Ingeniería Forestal. Disponible en http://www.fao.org/fileadmin/user_upload/training_material/docs/Mejoramiento%20Genetico%20Forestal.pdf [consultado: Mayo 2015].
- Sun, D. and G.R. Dickinson. 1997. A screening trial of 28 species conducted on non-saline and saline soils in dry tropical northeast Australia. *Journal of Sustainable Forestry* 5(3-4): 1-13.
- Turner, G.D., R. Robyne and D.R. Young. 1988. Effect of acidity on germination and seedling growth of *Paulownia tomentosa*. *Journal of Applied Ecology* 25: 561-567.
- Van de Hoef, L. and B. Hill. 2003. Paulownia. Agriculture Notes (AGO778), ISSN 1329-8062, Department of Primary Industries, State of Victoria, 1-3pp. Disponible en <http://www.cotevisa.com/old/pdf/Paulownia-Eng.pdf> [Consultado: Agosto 2014].
- Wang, Q. and J.F. Shogren. 1991. Characteristics of the crop-*Paulownia* system in China. *Agriculture, ecosystems & environment* 39(3-4): 145-152.
- Williams-Linera, G. 1990. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22(3): 235-241.
- Woods, V.B. 2008. *Paulownia* as a novel biomass crop for Northern Ireland?. Occasional publication No.7. Global Research Unit, Agri-Food Bioscience Institute, Hillsborough. 47 pp.
- Yadav, N.K., B.N. Vaidya, K. Henderson, J.F. Lee, W.M. Stewart, S.A. Dhekney and N. Joshee. 2013. A Review of Paulownia Biotechnology: A Short Rotation, Fast Growing Multipurpose Bioenergy Tree. *American Journal of Plant Sciences* 4(11): 2070 p.
- Yamazone, G., M.S.M. Victor y W.M. Vila. 1979. Aspectos del cultivo de *Paulownia spp.* FAO-FO-FGB-79-7/4. 634.917 T22 v.1

- Zhang, L., C. Xuand P. Champagne. 2010. Overview of recent advances in thermo chemical conversion of biomass. *Energy conversion and Management* 51(5): 969-982.
- Zhu, Z.H., C.J. Chao, X.Y. Lu and Y.G. Xiong. 1986. *Paulownia* in China: cultivation and utilization. Asian Network for Biological Sciences and International Development Research Centre, Singapore. 1-65pp.



HIPÓTESIS GENERAL

La respuesta de crecimiento, supervivencia e intercambio gaseoso de clones de *Paulownia elongata* × *fortunei* presenta interacción genotipo-ambiente.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el crecimiento, supervivencia e intercambio gaseoso al primer año de desarrollo de dos clones de *Paulownia elongata* × *fortunei* (112@, P1; y clon liberado, P2), establecidos en tres sitios ubicados en el centro sur de Chile.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Evaluar la interacción genotipo-ambiente en la respuesta de crecimiento en altura, diámetro a la altura de cuello de planta e índice de crecimiento.

Evaluar la interacción genotipo-ambiente en la respuesta de supervivencia.

Evaluar la respuesta de los dos clones en variables de intercambio gaseoso: fotosíntesis neta, transpiración, conductancia estomática y eficiencia instantánea del agua en cada sitio.

II. CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE DOS CLONES DE *Paulownia elongata* × *fortunei* AL PRIMER AÑO DE DESARROLLO VEGETATIVO EN TRES SITIOS DEL CENTRO SUR DE CHILE

RESUMEN

Paulownia elongata × *fortunei* es una especie de rápido crecimiento que es cultivada en distintos sitios alrededor del mundo. En Chile existe interés para introducir su cultivo en sitios de la zona centro sur. Se investigó la respuesta de crecimiento y supervivencia de dos clones (112®, P1; y clon liberado, P2) de la especie al primer año de desarrollo vegetativo, en tres lugares de condiciones edafoclimáticas diferentes (sitios). Se analizó los incrementos alcanzados en altura (H), diámetro a la altura de cuello (DAC) e índice de crecimiento (IC). La interacción sitio × clon resultó significativa para todas las variables analizadas. Los incrementos de DAC, H e IC y la supervivencia son diferentes, dependiendo del sitio y el clon. Sitio con condiciones edafoclimáticas más favorables (i.e. Contenido de humedad disponible (CH) en el suelo, temperatura del aire y humedad relativa), en especial alto CH para las plantas y baja influencia de vientos fuertes, propició que los clones alcanzaran los mayores incrementos de DAC, H e IC y las mayores tasas de supervivencia, no presentando diferencias significativas entre clones.

PALABRAS CLAVES: Incremento, biomasa, cultivo energético, *Paulowniaceae*.

INTRODUCCIÓN

El género *Paulownia*, perteneciente a la familia *Paulowniaceae*, es originario de China en donde es cultivado desde hace más de 3.000 años (Zhu *et al.* 1986). 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: *Paulownia 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 y H.J. Chang, *P. fargesii* Franch. (Zhu *et al.* 1986, Hong *et al.* 1998).

Las especies del género *Paulownia* presentan altas tasas de crecimiento y supervivencia en sus áreas de distribución natural. A partir de la década de 1990, empiezan a ser desarrolladas genéticamente con el objeto de adaptarlas a distintos climas y permitir su cultivo para reforestación con fines maderables y energéticos (Bergmann y Whetten 1998, Woods 2008, Castellanos *et al.* 2009, Kumarmangalam *et al.* 2013); esto último por su gran potencial de rebrote desde tocón y alta producción de biomasa.

Actualmente, el género se encuentra presente en diversos países del mundo, donde ha sido introducido como un cultivo en una amplia variedad de sitios (Hu 1961, Zhu *et al.* 1986, Barton *et al.* 2007, Hassanzad y Rostami 2007, Woods 2008). A pesar de su amplia distribución, existe muy poca información científica sobre la respuesta de crecimiento del género a la variabilidad ambiental de los sitios en que ha sido introducido, información que es relevante para la toma de decisiones sobre introducción de especies o híbridos del género en sitios específicos. Es conocido que para un mismo material genético la producción de biomasa depende fundamentalmente de las características del sitio de plantación (suelo, relieve, disponibilidad de agua del suelo, clima y nutrientes); es decir, la tasa de crecimiento está influenciada por la interacción genotipo \times sitio (Hunt 1982, Orlovic *et al.* 1998, Lambers *et al.* 1998, Villar *et al.* 2004, Monteoliva y Marlats 2007).

Igualmente, el potencial productivo de una determinada locación forestal define la calidad de ese sitio y puede medirse, para una determinada especie o clon, como la cantidad de madera o biomasa producida dentro de un cierto período de tiempo. Tal volumen de producción se relaciona directamente con el crecimiento experimentado por los individuos

que componen la población (Monteoliva y Marlats 2007). Así, el conocimiento de los patrones de crecimiento como también de la supervivencia manifestada en diferentes sitios, es requisito indispensable para la toma de decisiones en la actividad forestal (Whitmore y Otarola 1976, Muñoz *et al.* 2009). De ello depende, entre otros, la correcta elección de la localización forestal para un cierto genotipo, así como de las prácticas de manejo adecuadas.

Bergmann 1998, Mueller *et al.* 2001, Bergmann 2003, Hassanzad y Rostami 2007, Hernández *et al.* 2008 y Barja 2009, han reportado curvas de crecimiento en altura y diámetro, como también supervivencia para diversas especies de *Paulownia*, que permiten evidenciar su potencial de crecimiento y producción en diferentes sitios. Entre las especies, un híbrido que destaca por su potencial de crecimiento en su lugar de origen es *Paulownia* × “Henan1”. Este clon es producto del cruce entre *P. elongata* y *P. fortunei* y es llamado así por la provincia China donde se evidenció su gran potencial. Sin embargo, pruebas de cultivos en sitios de Carolina del Norte (EEUU), con las especies originales que produjeron su hibridación, obtuvieron variación del crecimiento entre especies y entre sitios, determinando que tanto en mortalidad como en crecimiento en diámetro y altura hay interacción genotipo × sitio (Bergmann 1998, 2003).

A pesar que el género *Paulownia* está presente en diferentes localidades de Chile, principalmente como árbol ornamental, descrito como *P. tomentosa* (Thund.) Steud. (Hoffmann 1998, Alvarado *et al.* 2013), no hay estudios sobre supervivencia, crecimiento en diámetro y altura. Estudios de este tipo son necesarios para entender la respuesta de crecimiento y supervivencia a diferentes condiciones ambientales y asegurar una introducción exitosa (Zhu *et al.* 1986). De acuerdo a esto, el objetivo del estudio es evaluar el crecimiento y supervivencia al primer año de desarrollo de dos clones de *P. elongata* × *fortunei* (112®, P1; y clon liberado, P2) establecidos en tres sitios del centro sur de Chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de los sitios de estudio

El estudio se realizó en tres lugares con características edafoclimáticas diferentes (sitios), localizados en la zona centro sur de Chile, en las Regiones del Maule y del Biobío, i.e. El Vergel, La Isla y Trehualemu (Figura 9).

El Vergel está ubicado en el predio El Vergel ($36^{\circ}50'33.39''S$ - $72^{\circ}54'29.83''O$), en la comuna de Concepción, Región del Biobío, propiedad de la empresa Forestal Collague Ltda. El sitio pertenece a la zona agroclimática del secano costero (Del Pozo y Del Canto 1999), presenta clima templado cálido con estación seca de 4 a 5 meses, entre noviembre y marzo. Posee temperatura promedio anual de $12,2^{\circ}C$ con máximas y mínimas en el período estival de $22,3$ y $7,6^{\circ}C$ e invernal $13,5$ y $4,7^{\circ}C$, respectivamente (Del Pozo y Del Canto 1999). La precipitación media anual es de 1.196 mm y la evapotranspiración potencial de 660 mm (Del Pozo y Del Canto 1999, Tigo 2011). El terreno en el área del ensayo posee una pendiente de 30% .

La Isla está ubicado en el predio La Isla ($36^{\circ}44'17.09''S$ - $72^{\circ}26'52.48''E$), en la comuna de Quillón, Región del Biobío, propiedad de la empresa Forestal y Agrícola La Montaña Ltda. El sitio pertenece a la zona agroclimática del valle central, presenta clima mediterráneo templado cálido con estación seca de 4 a 5 meses, entre noviembre y marzo. Posee temperatura promedio anual que oscila entre $13,3$ y $15,6^{\circ}C$, con amplitud térmica anual (T° máxima en enero – T° mínima en julio) que supera los $22^{\circ}C$. En la época invernal la temperatura oscila alrededor de los $10^{\circ}C$, con mínimas entre $3,9$ y $5,2^{\circ}C$ (Del Pozo y Del Canto 1999). La precipitación media anual es de 1.025 mm y la evapotranspiración potencial varía entre 1.100 y 1.200 mm (Del Pozo y Del Canto 1999). El terreno en el área del ensayo posee una pendiente no superior a 3% .

Trehualemu está ubicado en el predio Trehualemu ($35^{\circ}58'43.36''S$ - $72^{\circ}45'21.26''O$), en la comuna de Pelluhue, Región del Maule, propiedad de la empresa MASISA S.A. El sitio pertenece a la zona agroclimática del secano costero, presenta clima templado cálido con estación seca de 4 a 6 meses, entre octubre y marzo. Posee temperatura promedio anual de $14,1^{\circ}C$ con máximas y mínimas en el período estival de $24,4$ y $11,2^{\circ}C$ e invernal $14,6$ y

6,0 °C, respectivamente (Del Pozo y Del Canto 1999). La precipitación media anual es de 898 mm y la evapotranspiración potencial varía entre 109 y 720 mm, con vientos fuertes en la época de otoño e invierno (Del Pozo y Del Canto 1999). El terreno en el área del ensayo posee una pendiente de 5 a 8%.

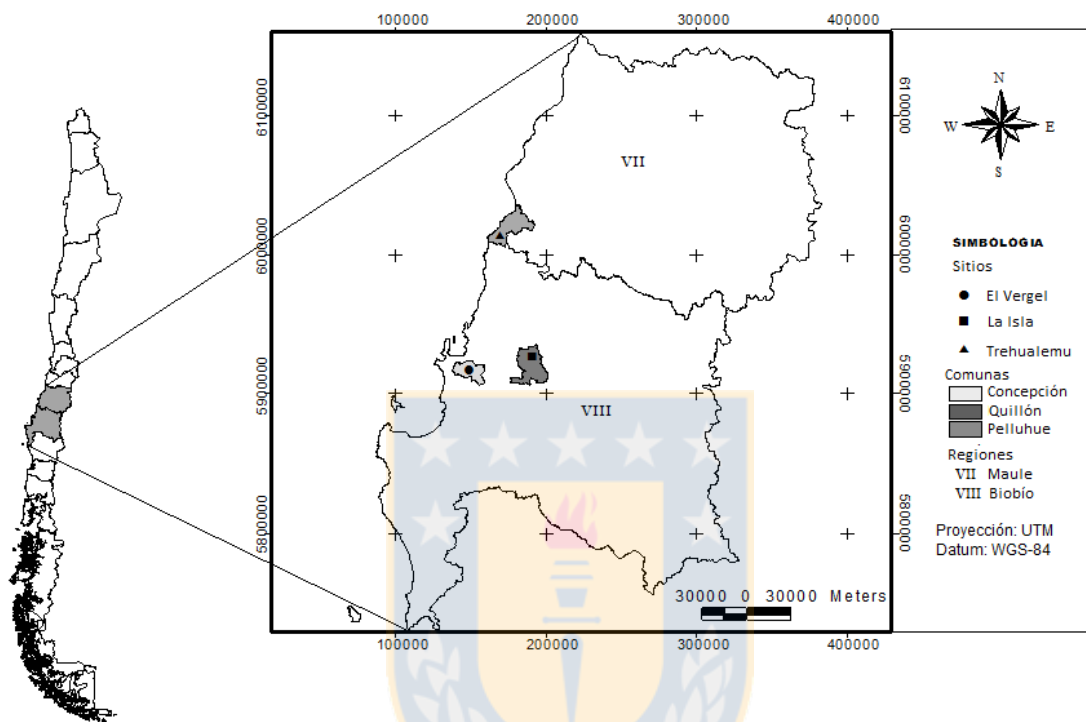


Figura 9. Ubicación geográfica de los tres sitios de estudio.

Material vegetal y establecimiento de los ensayos

El establecimiento de los ensayos, en cada uno de los sitios, se realizó entre mayo y diciembre de 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 pre-plantación con herbicidas sin efecto residual, mediante una mezcla compuesta por 3 L ha⁻¹ de Panzer® Gold y 0,5 L ha⁻¹ de Starane® Xtra en el sitio La Isla, 3 L ha⁻¹ de Panzer® Gold y 0,7 L ha⁻¹ de Garlon 4 en el sitio El Vergel, y 4 L ha⁻¹ de Roundup® Full II en el sitio Trehualemu. La delimitación del área de estudio, i.e. instalación de cerco perimetral con malla cuadrada galvanizada de 1 m de alto y 3 hileras

de alambre de púa, se realizó en septiembre, con el fin de impedir el ingreso de animales domésticos que pudieran causar daños a las plantas.

En cada ensayo, entre el 27 de octubre y 14 de diciembre, se plantaron dos clones híbridos de *P. elongata* × *fortunei*, denominados clon 112® (P1) y clon liberado (P2). El material vegetal de ambos clones, introducido desde España, fue multiplicado *in vitro* en dos viveros de la Región del Biobío; las plantas del clon P1 provienen del vivero BIOAGROTEC EIRL (Chillán), se produjeron en contenedores individuales de polietileno rígido soplado, con 220 cm³ de sustrato en mezcla de 70% de turba y 30% de perlita. Las plantas del clon P2 provienen del vivero PROPLANTAS LTDA (Quinchamalí), se produjeron en bandejas de poliestireno expandido de pirámide invertida, conformada de 60 cavidades con 280 cm³ de sustrato en mezcla de turba y perlita. Durante la plantación de *P. elongata* × *fortunei*, se realizaron casillas de tamaño 30 × 30 cm de ancho y 30 cm de profundidad, con 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, i.e. espaciamiento 2 × 5 m, equivalente a 1.000 plantas por hectárea, y se incorporó al suelo 2 g de hidrocaptador (ALCOMER B-3) por casilla, en una base de 1 L de agua. Después de la plantación y hasta marzo de 2012, se regó semanalmente con 1 L de agua por planta. Para mayor seguridad de la planta al interior del área de estudio, frente a daños que pudieran ser provocados por roedores o conejos, cada planta fue protegida con una malla tejida de alambre hexagonal galvanizada de 30 cm de diámetro y 30 cm de alto.

Diseño experimental

En cada sitio, los ensayos se establecieron siguiendo un diseño experimental de bloques completos al azar, con dos clones de *P. elongata* × *fortunei* (112®, P1; y clon liberado, P2) y tres repeticiones, donde la unidad experimental correspondió a una parcela de 81 plantas, i.e. nueve hileras con nueve plantas por hilera, dos hileras de borde y 25 plantas en el núcleo de la parcela para medición.

Mediciones de parámetros de crecimiento y supervivencia

A las 25 plantas localizadas en cada núcleo de las parcelas, de cada unidad experimental en cada ensayo, se les realizó mediciones de diámetro a la altura de cuello (DAC) y altura

total (H), y determinación del índice de crecimiento (IC) y supervivencia. Debido que las plantas (P1 y P2) fueron producidas en distintos viveros, presentando tamaños diferentes (i.e. DAC y H) entre clones. La primera medición de las variables DAC y H se efectuó dos semanas luego de finalizado el establecimiento en todos los sitios de ensayos, entre los días 29 y 31 de diciembre de 2011.

Considerando las diferencias de DAC y H iniciales en cada sitio, se determinó evaluar el incremento de las variables durante el período de crecimiento. De esta manera, se midió el crecimiento desde el establecimiento de las plantas (diciembre de 2011) hasta el mes de marzo de 2012. El DAC fue medido con un pie de metro digital a 3 cm sobre el nivel del suelo y en dos direcciones en cruz, marcando el punto de medición a objeto de medir permanentemente en el mismo punto. La H fue determinada desde el nivel del suelo hasta el ápice, midiéndose con una huincha metálica. El IC fue dado por el producto entre el DAC al cuadrado, en cm y H en cm (i.e. $IC = DAC^2 \times H$). La supervivencia se estimó en porcentaje, a partir de la relación entre el número de plantas vivas al final del periodo de crecimiento sobre el número total de plantas establecidas inicialmente y que se midieron en cada núcleo de parcela. Para esta variable, la cual se expresa en términos porcentuales, previo al análisis de varianza se realizó la transformación arco seno (Gaete 1979, Little y Hills 1987) para la normalización de los valores. La expresión matemática fue la siguiente:

$$Y = \text{arco seno } \sqrt{X/100} \quad [1]$$

donde Y es la variable transformada con aproximación a la distribución normal y X es el valor en porcentaje de la variable observada.

Medición de características físicas y químicas del suelo

En agosto de 2011, en cada uno de los ensayos, se obtuvieron muestras de suelo de 0 a 20 cm de profundidad, 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 Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción; el análisis químico se realizó en el Laboratorio de Suelos y Plantas del INIA, Estación Quilamapu, Chillán (Tabla II).

Tabla II. Características físicas y químicas del suelo⁽¹⁾ de los sitios de ensayo de clones de *Paulownia elongata* × *fortunei*.

Sitio	Da (g cm ⁻³)	CC (m ³ m ⁻³)	PMP (m ³ m ⁻³)	HD (m ³ m ⁻³)	Arcilla (%)	Limo (%)	Arena (%)	Textura			
La Isla	1,45	0,12	0,04	0,08	2,43	5,50	92,07	Arenoso			
Trehualemú	0,94	0,36	0,18	0,19	41,07	44,17	14,76	Arcillo limoso			
El Vergel	1,31	0,36	0,17	0,19	41,17	20,00	38,83	Arcilloso			
	N (ppm)	P (ppm)	K (cmol(+) kg ⁻¹)	Ca (cmol(+) kg ⁻¹)	Mg (cmol(+) kg ⁻¹)	Mn (ppm)	Fe (ppm)	Zn (ppm)	Cu (ppm)	MO (%)	pH
La Isla	5,92	4,17	0,19	1,55	1,34	1,98	35,84	0,14	0,36	2,11	6,54
Trehualemú	18,24	7,54	0,75	3,81	1,83	28,72	112,41	1,03	0,64	10,55	5,36
El Vergel	15,01	2,00	0,57	3,18	1,04	38,00	33,37	0,52	0,23	4,76	5,72

Donde, Da: es la densidad aparente del suelo; CC: capacidad de campo; PMP: punto de marchitez permanente; HD: es la humedad disponible para la planta (HD= CC – PMP).⁽¹⁾ Profundidad de medición de 0-20 cm.

Medición de características climáticas y estado hídrico del suelo

Las características climáticas mensuales de temperatura del aire y humedad relativa (Tabla III) se obtuvieron a partir de estaciones meteorológicas ubicadas a la cercanía de los sitios de ensayo, dos pertenecientes al Instituto de Investigación Agropecuaria (INIA): Nueva Aldea-Ránquil ($36^{\circ}38'56''\text{S} - 72^{\circ}30'49''\text{O}$) y Chanco-Chanco ($35^{\circ}42'24''\text{S} - 72^{\circ}30'40''\text{O}$); y una perteneciente a la Universidad de Concepción: TIGO ($36^{\circ}50'34''\text{S} - 73^{\circ}1'31''\text{O}$). La medición de la precipitación (Tabla III) se complementó con los registros de tres estaciones meteorológicas pertenecientes a la Dirección General de Aguas (DGA), ubicadas a las cercanías de los sitios de ensayo: Chillancito ($36^{\circ}45'44''\text{S} - 72^{\circ}25'26''\text{O}$), Tutuven Embalse ($35^{\circ}53'48''\text{S} - 72^{\circ}22'25''\text{O}$) y Andalién ($36^{\circ}48'47''\text{S} - 72^{\circ}56'21''\text{O}$).

Con el propósito de evaluar el estado hídrico del suelo para las plantas, en cada unidad experimental de cada ensayo se realizó la medición del contenido de humedad volumétrica del suelo. Para su registro se utilizó un equipo de medición de contenido de humedad (TDR, MiniTrase 6050X3K1B). Para esto, se escogió una muestra de dos plantas de tamaño cercano al tamaño promedio del núcleo de la parcela de cada unidad experimental (total 12 plantas por sitio de ensayo), a las cuales se les instaló en el suelo un par de varillas fijas de 20 cm de longitud, enterradas sobre el subsolado, en sentido de la pendiente, a 30 cm de distancia de cada planta. Las mediciones se realizaron con una frecuencia mensual entre enero y marzo de 2012, durante la semana última de cada mes, midiéndose siempre 24 horas después del riego. Para la utilización del equipo fue necesario su calibración previa en cada ensayo, siguiendo la metodología indicada por Vargas *et al.* (2011) (Tabla III).

Al contenido de humedad volumétrica del suelo ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$) se le restó el punto de marchitez permanente (PMP, $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$) que fue obtenido en el análisis físico del suelo, con el objetivo de determinar el contenido de humedad disponible (CH) en el suelo para las plantas en el momento de medición.

Tabla III. Características climáticas y contenido de humedad disponible en el suelo para las plantas, registrado mensualmente de enero a marzo de 2012, en cada sitio de estudio, durante las mediciones de crecimiento. La precipitación acumulada, temperatura y humedad relativa corresponde a datos de estaciones meteorológicas cercanas a los sitios de ensayo

Sitio	CH ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$)* profundidad 0 – 20 cm				Precipitación acumulada (mm)				Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)				Humedad relativa (%)			
	Ene.	Feb.	Mar.	Promedio Ene. – Mar.	Ene.	Feb.	Mar.	Promedio Ene. – Mar.	Ene.	Feb.	Mar.	Promedio Ene. – Mar.	Ene.	Feb.	Mar.	Promedio Ene. – Mar.
La Isla	0,03	0,04	0,03	0,03	8,0	31,5	4,5	14,7	20,5	20,3	19,0	19,9	56,6	60,0	62,7	59,8
Trehualemu	0,12	0,19	0,10	0,14	3,7	45,4	1,4	16,8	16,3	15,5	15,3	15,7	78,5	79,5	78,5	78,8
El Vergel	0,10	0,11	0,08	0,10	14,0	32,0	12,0	19,3	16,9	16,6	16,5	16,7	72,4	76,0	74,0	74,0

*Corresponden al promedio de 12 plantas medidas mensualmente.

Análisis y modelo estadístico

A los datos de crecimiento y supervivencia se les realizó un análisis de varianza (ANDEVA) y prueba de separación de medias Tukey, para evaluar diferencias significativas entre los tratamientos. El modelo estadístico utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + C_k + S_i + (SC)_{ik} + B(S)_{ij} + E_{ijk} \quad [2]$$

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

donde Y_{ijk} es el valor de la variable de supervivencia o crecimiento, i.e. DAC, H e IC, observado en el sitio i , en el bloque j y con el tratamiento (clon) k ; μ es la media general; S_i es el efecto del i -ésimo sitio; $B(S)_{ij}$ es el efecto del j -ésimo bloque dentro del i -ésimo sitio; C_k es el efecto del k -ésimo clon; $(SC)_{ik}$ es el efecto de la interacción entre sitio y clon; y E_{ijk} es el error aleatorio residual.

La normalidad de los residuos del modelo, para cada una de las variables de crecimiento y supervivencia, se comprobó mediante la prueba de normalidad de Shapiro-Wilks (Macchiavelli 2013), y la homogeneidad de varianza mediante la gráfica de dispersión de los residuos frente a los predichos. Se normalizó los datos de DAC, H e IC mediante la transformación de Box-Cox (1964). Para el análisis se utilizó el software estadístico SAS Versión 9.1 (SAS Institute Inc. 2011).

RESULTADOS

Crecimiento y supervivencia

El resultado del análisis de varianza de las variables altura (H), diámetro a la altura del cuello (DAC), índice de crecimiento (IC) y supervivencia, mostró presencia de interacción sitio \times clon, para todas las variables mencionadas ($P \leq 0,05$) (Tabla IV).

Tabla IV. Valores p del análisis de varianza para el efecto de sitio, clon y su interacción sitio \times clon en el incremento de crecimiento y la tasa de supervivencia, a los tres meses de crecimiento de los clones desde el establecimiento.

Variables		DAC ¹	H ¹	IC ¹	Supervivencia (arco seno)
Efecto	GL	P valor	P valor	P valor	P valor
Sitio	2	0,001	0,003	0,005	0,050
Bloque	6	0,194	0,072	0,099	0,893
Clon	1	0,013	0,003	0,005	0,040
Sitio \times Clon	2	0,017	0,024	0,013	0,027

DAC: diámetro a la altura del cuello; H: altura; IC: índice de crecimiento. ¹: Denota transformación logarítmica de Box-Cox.

Al comparar entre clones en un mismo sitio (Tabla V) se determinó que en el sitio Trehualemu los clones P1 y P2 presentaron diferencias significativas ($P \leq 0,05$) en las variables respuestas DAC, H e IC, alcanzando el clon P2 el más alto valor en las tres variables mencionadas. En cambio, en los sitios La Isla y El Vergel, no se detectaron diferencias significativas entre ambos clones ($P > 0,05$) en las tres variables respuesta, mostrando sin embargo, el clon P2 un valor relativamente más alto que el clon P1 (Tabla V y Figura 10 a, b y c).

Tabla V. Medias de incrementos y tasa de supervivencia para cada clon en cada sitio evaluado, obtenidos a los tres meses de crecimiento de los clones desde el establecimiento.

Sitio	Clon	Variables			
		DAC (cm)	H (cm)	IC (cm ³)	Supervivencia (%)
La Isla	P1	0,6 b	13,7 b	4,3 b	41,3 b
	P2	0,6 b	16,6 b	5,8 b	98,7 a
Trehualemu	P1	0,6 b	11,1 b	4,7 b	93,3 a
	P2	1,2 a	25,4 a	38,1 a	94,7 a
El Vergel	P1	0,8 a	25,5 a	18,7 a	97,3 a
	P2	0,9 a	29,7 a	29,2 a	96,0 a

DAC: diámetro a la altura del cuello; H: altura; IC: índice de crecimiento. Letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas entre medias (Tukey, $P \leq 0,05$).

El clon P2 alcanzó en los tres sitios los mayores valores de las variables analizadas en comparación al clon P1, aunque solo con diferencia significativa en el sitio Trehualemu (Tabla V y Figura 10 a, b y c).

En los sitios El Vergel y Trehualemu, los clones P1 y P2 presentaron altas tasas de supervivencia (i.e. 97,3% y 96,0%; 93,3% y 94,7%, respectivamente), con diferencias no

significativas entre clones. En cambio, en el sitio La Isla, los clones P1 y P2 difirieron significativamente (i.e. 41,3% y 98,7%, respectivamente), alcanzando el clon P2 mayor tasa de supervivencia (Tabla V y Figura 10 d).

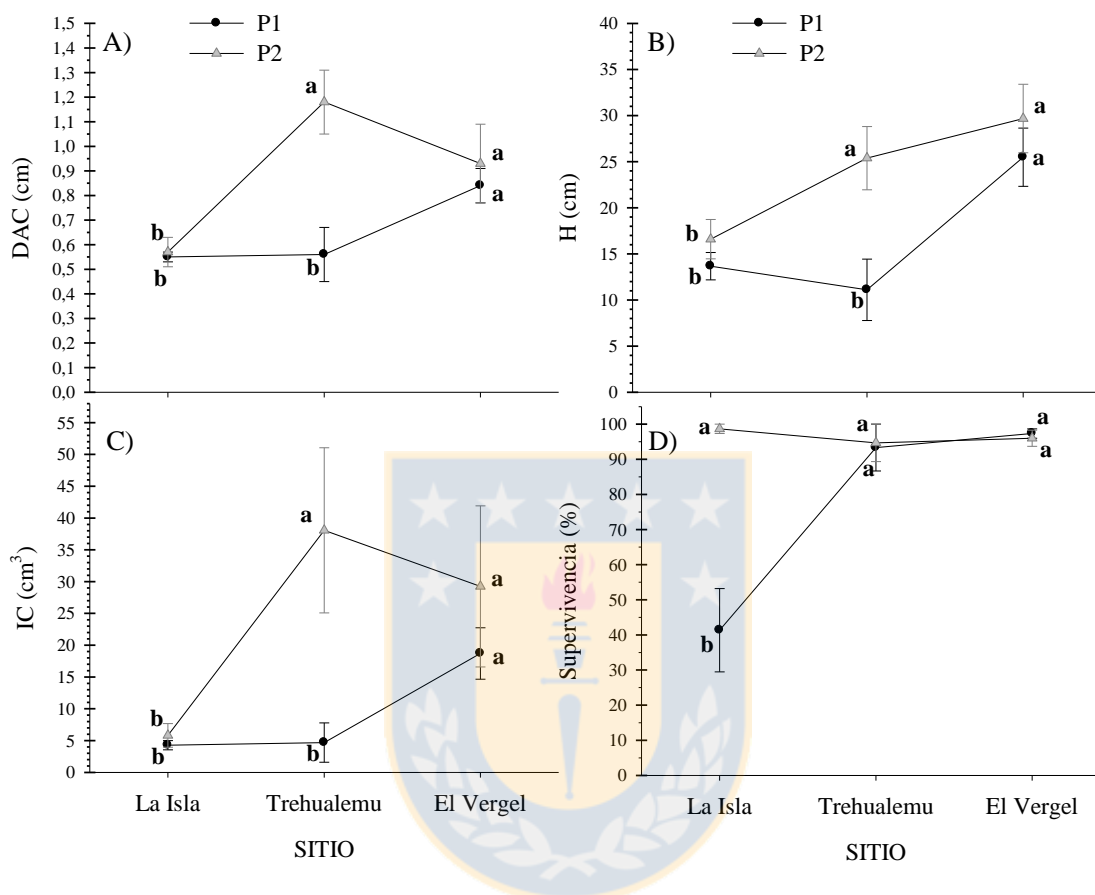


Figura 10. Incrementos de tres meses de desarrollo vegetativo en a) diámetro a la altura de cuello (DAC), b) altura (H), c) índice de crecimiento (IC) y d) tasa de supervivencia, para el clon P1 y P2 en cada sitio evaluado. Las barras muestran valores promedio \pm error estándar. A, B, C y D) Diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas entre clones en un mismo sitio y entre sitios para un mismo clon (Tukey, $P \leq 0,05$).

DISCUSIÓN

Crecimiento

La interacción entre los factores sitio y clon fue significativa ($P \leq 0,05$) para todas las variables de crecimiento (i.e. DAC, H, IC) estudiadas (Tabla IV). Los resultados corroboran la tendencia de crecimiento encontrados en las referencias bibliográficas para el género *Paulownia*, que indican que interacción sitio \times genotipo es significativo en

variables de crecimiento. Esto determina que los clones no tienen el mismo comportamiento en los tres sitios, reaccionando de diferente manera respecto a las condiciones edafoclimáticas del sitio (Bergmann 1998, Johnson *et al.* 2003).

Las condiciones edáficas que presenta La Isla, principalmente el bajo contenido de humedad disponible (CH), sumado a la alta temperatura superficial presente en el sitio durante la época estival de enero-marzo, determina el comportamiento de los clones P1 y P2, los que presentaron bajo crecimiento en DAC y H, significativamente inferiores a El Vergel (Figura 10 a y b), cuyo sitio posee mayor CH con clima más favorable durante la época estival de enero-marzo (Tabla III).

El crecimiento de las especies está determinado no solo por la cantidad de humedad disponible en el suelo, nutriente, radiación, temperatura superficial y humedad relativa, sino que también hay otros factores que influyen, como por ejemplo el viento. Esto es lo que probablemente ocurre en Trehualemú donde este factor (viento) limita el crecimiento de los clones, a pesar de que este sitio presenta mayor CH y disponibilidad de nutrientes que los otros sitios (Tabla II y Tabla III) y por lo tanto, se podría esperar mayor crecimiento. El sitio se ubica en un terreno expuesto a fuertes vientos, cuyos efectos es posible observar en los árboles, ya sea en su inclinación o en el borde de hojas deformadas. El efecto del viento en el crecimiento ha sido demostrado en varios estudios con otras especies forestales (Rees y Grace 1980; 1981, Telewski y Jaffe 1986, Pruyn *et al.* 2000) cuyo fenómeno es denominado tigmomorfogénesis (Jaffe 1973); las plantas, por acción mecánica del viento, disminuyen su elongación celular (i.e. H) aumentando el crecimiento radial (i.e. DAC), lo que les da mayor resistencia al volcamiento y mayor supervivencia (Kin y Ledent 2003, Golberg 2010). Estos efectos pueden variar entre especies y genotipos creciendo en las mismas condiciones ambientales (Telewski y Jaffe 1986, Pruyn *et al.* 2000). Un indicador para relacionar el efecto del viento sobre las plantas es el coeficiente de esbeltez (ce) ($ce = \text{altura}/\text{dac}$, Muñoz *et al.* 2005). Al aplicar este indicador al cultivo ubicado el sitio Trehualemú se tiene que el clon P1 y clon P2 presentan una relación altura/dac de 18,5 y 21,2 cm, respectivamente, que son inferiores a los indicadores obtenidos en sitio El Vergel (i.e. P1, 31,9 cm; P2, 33,0 cm). De acuerdo a esto, el menor indicador (i.e. ce) refleja los cambios de las plantas ante la acción del viento, entre los cuales se encuentran los cambios de las variables de crecimiento.

Las diferencias de condiciones edafoclimáticas entre sitios (i.e. CH, temperatura del aire, humedad relativa, viento y disponibilidad de nutrientes) afectan la producción de biomasa (Índice de crecimiento, IC). En el sitio El Vergel (tanto para el clon P1 como P2, Tabla V y Figura 10 c), se alcanza los mayores valores de IC con diferencia significativa con el sitio La Isla, que presenta las condiciones edafoclimáticas menos favorables.

Respuestas de crecimiento en altura y diámetro para diversas especies de *Paulownia*, al primer año de desarrollo vegetativo, en distintas condiciones de sitio y tratamientos han sido reportados por Barja (2009), Hassanzad y Rostami (2007), Johnson *et al.* (2003) y Hernández *et al.* (2008) que permiten comparar su potencial de crecimiento con este estudio. Barja (2009) estudió el incremento de DAC y H al primer año de desarrollo vegetativo (aproximadamente cinco meses vegetativos) de varias plantas de *P. elongata* × *fortunei*, bajo diferentes tratamientos de marco de plantación: M1-M2 (1.111 y 1.666 plantas ha⁻¹), dosis de riego: R1-R2 (baja y alta), y dosis de fertilización: F0-F1 (sin y con fertilización), implantados en un sitio de la provincia de Albacete en España (textura del suelo franco arcillosa). Determinó que, al primer año de desarrollo vegetativo de la especie en los tratamientos M1R1F0 y M1R2F0, se alcanza incremento medio mensual en DAC de 0,42 cm mes⁻¹ y 0,44 cm mes⁻¹, respectivamente; y H de 5,64 cm mes⁻¹ y 7,14 cm mes⁻¹, respectivamente, obteniendo con dosis alta de riego altura significativamente mayor comparado con dosis baja de riego. Esto indica que los niveles de humedad en el suelo poseen importancia en el potencial de crecimiento de la especie. La textura del suelo del sitio en el cual Barja (2009) realizó sus experimentos es relativamente similar al sitio El Vergel; donde los incrementos del DAC y altura son inferiores y superiores, respectivamente, a los obtenidos por Barja (2009) (Tabla V).

Hassanzad y Rostami (2007), estudiando el crecimiento en altura (H) en seis meses de desarrollo vegetativo de *P. fortunei*, establecida en la provincia de Guilán al norte de Irán, obtuvieron H de 99 cm (incremento medio de 16,5 cm mes⁻¹), indicando que el crecimiento alcanzado en el área de estudio no difiere significativamente del crecimiento de la especie en su área de distribución natural (i.e. China y Vietnam) al primer año de desarrollo vegetativo (Van de Hoef y Hill 2003). El incremento medio de la altura obtenida por Hassanzad y Rostami (2007) es mayor que el incremento del mejor sitio de este ensayo (9,9 cm mes⁻¹, clon P2 sitio El Vergel) (Tabla V).

En cambio, en Estados Unidos, para un sitio de Virginia, Johnson *et al.* (2003) analizando el crecimiento de la especie *P. tomentosa* durante seis meses de desarrollo vegetativo, bajo tratamiento de preparación del terreno subsolado y zanja, obtuvieron incremento medio mensual de DAC (i.e. 0,17 cm mes⁻¹ y 0,20 cm mes⁻¹, respectivamente) y H (i.e. 7,3 cm mes⁻¹ y 7,9 cm mes⁻¹, respectivamente) significativamente mayores en comparación al tratamiento control, con DAC de 0,12 cm mes⁻¹ y H de 4,6 cm mes⁻¹. Concluyen los autores que la preparación de suelo (subsolado y zanja) para este sitio (> 30% de arcilla) hace más favorable el crecimiento de la especie. Las condiciones de textura del suelo (franco arcilloso) y subsolado del sitio (75 cm de profundidad) en el cual Johnson *et al.* (2003) realizaron su experimento son relativamente similares al sitio El Vergel. Los mejores resultados de DAC (i.e. 0,17 cm mes⁻¹) y H (i.e. 7,3 cm mes⁻¹) obtenidos por los autores, son inferiores a los incrementos de DAC y H obtenidos por los clones P1 y P2 en el sitio El Vergel, i.e. 0,27 cm mes⁻¹; 8,5 cm mes⁻¹ y 0,30 cm mes⁻¹; 9,9 cm mes⁻¹, respectivamente (Tabla V).

Finalmente, los registros de crecimiento de DAC y H presentado en estos tres estudios, son similares a los determinados en el sitio El Vergel del presente trabajo, tanto para el clon P1 como P2. Cabe hacer notar que el incremento de este estudio corresponde a una parte del período vegetativo (máximo período de crecimiento de la especie, enero-marzo), en cambio los incrementos obtenidos desde literatura corresponden al crecimiento de todo el período vegetativo que se indica en cada oportunidad.

Supervivencia

La interacción entre los factores sitio y clon fue significativa ($P \leq 0,05$) para la supervivencia (Tabla IV). El análisis de la tasa de supervivencia alcanzada por los clones en los sitios establecidos indica que, con excepción del clon P1 en el sitio La Isla, la tasa fluctúa entre 93,3 y 98,7% sin presentar diferencias significativas (Tabla V). El bajo nivel de supervivencia alcanzado en La Isla por el clon P1 (41,3%), comparado con el clon P2 (98,7%), puede deberse a que las plantas del clon P1 fueron producidas en un contenedor de 220 cm³ con gran área foliar (apreciación de cantidad y tamaño de hojas) con respecto a las plantas del clon P2 producidas en un contenedor de 280 cm³ y reducida área foliar. Esto sumado al bajo CH, altas temperaturas y bajas humedades relativas presentes durante la

época estival en La Isla, le confiere al sitio características críticas para la supervivencia. Es conocido que tanto la capacidad fotosintética como el nivel de transpiración de las plantas está determinado por la cantidad de área foliar, y si la transpiración, que forma parte del proceso fisiológico para el crecimiento, no es compensada por un continuo y adecuado aprovisionamiento de agua contenida en el sustrato, esto puede ser una limitante para la capacidad de supervivencia de las plantas en el establecimiento (Stewart y Bernier 1995, Villar 2003).

Existen evidencias que la manipulación de las características morfológicas (e.g. relación área foliar/volumen de contenedor) de las plantas en vivero puede afectar decisivamente la respuesta al crecimiento y supervivencia en terreno, aunque persisten considerables incertidumbres (Villar 2003, Navarro *et al.* 2006, Escobar 2007, Quiroz *et al.* 2014). Sin embargo, de acuerdo a Escobar (2007), el valor predictivo de la supervivencia utilizando variables morfológicas es alto, especialmente cuando el sitio de plantación presenta factores edafoclimáticos que limita el desarrollo de las plantas. Por el contrario, si el sitio es de buena calidad y no presenta limitaciones edafoclimáticas para el cultivo, las variables morfológicas pueden no tener efecto inicial. Lo anterior se puede apreciar en los resultados obtenidos en El Vergel, donde las plantas del clon P1 y P2 logran altas tasas de supervivencia, sin diferencias significativas entre clones, a pesar de que las plantas presentaban diferente relación área foliar/volumen de contenedor al momento del establecimiento (Figura 10 d).

La supervivencia alcanzada en este estudio es similar, a excepción del clon P1 del sitio La Isla por las razones antes indicadas, a lo reportado en otros estudios, con supervivencia sobre el 85,0% registrado en China y otros países (Zhu *et al.* 1986, Bergmann 1998; 2003, Johnson *et al.* 2003, Hassanzad y Rostami 2007, Hernández *et al.* 2008).

CONCLUSIÓN

El crecimiento y supervivencia que experimentan los clones en los diferentes sitios de establecimiento son influenciados por las características edafoclimáticas de los sitios. Esto es evidenciado por la interacción significativa sitio \times clon detectado en este estudio. Las características edafoclimáticas del sitio El Vergel son favorables para el cultivo de los clones P1 y P2.

REFERENCIAS

- Alvarado, A., A. Baldini y F. Guajardo. 2013. Árboles urbanos de Chile. Programa de arborización: Un chileno, un árbol. Guía de reconocimiento. 2^a ed. Editorial e Imprenta Maval Ltda., Santiago de Chile. 376 pp.
- Barja, A.C. 2009. Informe del Proyecto de Investigación: “Forestación de zonas semiáridas de Castilla-La Mancha con *Paulownia* spp”. Disponible en <http://paulownia112.com/wp-content/uploads/2012/11/INFORME-FINAL-PAULOW.pdf> [Consultado: Junio 2014].
- Barton, I.L., I.D. Nicholas and C.E. Ecroyd. 2007. *Paulownia*. Forest Research Bulletin No. 231. Rotorua, New Zealand. 9 pp.
- Bergmann, B. 1998. Propagation method influences first year field survival and growth of *Paulownia*. *New Forests* 16(3): 251-264.
- Bergmann, B. and R. Whetten. 1998. *In vitro* rooting and early greenhouse growth of micropropagated *Paulownia elongata* shoots. *New Forests* 15(2): 127-138.
- Bergmann, B. 2003. Five years of *Paulownia* field trials in North Carolina. *New Forests* 25(3): 185-199.
- Box, G.E.P and D.R. Cox. 1964. An Analysis of Transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 26(2): 211-252.
- Castellanos, O.A., A. Rodríguez, G.J. Acevedo, B. Rodríguez, J.L. Cabrera and L.R. Herrera. 2009. Transgenic *Paulownia elongata* S. Y. Hu plants using biolistic-mediated transformation. *Plant Cell Tiss Organ Cult* 99(2): 175-181.
- Del Pozo, A. y 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. Serie Quilamapu N° 113 ISSN 0716-6265.
- Escobar, R. 2007. Manual de viverización: *Eucalyptus globulus* a raíz cubierta. Proyecto INNOVA – CORFO CHILE 03C9FM-01. 1^a ed., Editorial Instituto Forestal, INFOR, Concepción. 229 pp.
- Gaete, A.J. 1979. Teoría y aplicación de la transformación de variables en geografía. Norte Grande, Inst. De Geografía, Universidad Católica de Chile, Santiago. 44 pp.
- Golberg, A.D. 2010. El viento y la vida de las plantas. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo* 42(1): 221-243.

- Hassanzad, N.I. and T. Rostami. 2007. Evaluation of the growth potential of *Paulownia fortunei* in Guilan Province. In Improving the Triple Bottom Line Returns from Small-scale Forestry, University of Queensland 1: 197-204.
- Hernández, M.J., H. Sixto, P. Ciria, J. Carrasco and I. Cañellas. 2008. *Paulownia* plantations for bioenergy in Spain. 16th European Biomass Conference & Exhibition, 2-6 June 2008, Valencia, Spain. 125-131 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 and N.H. Holmgren. 1998. Scrophulariaceae. Flora of China 18: 1-212.
- Hu, S.Y. 1961. The Economic Botany of the Paulownias. Economic Botany 15(1): 11-27.
- Hunt, R. 1982. Plant Growth Curves. The Functional Approach to Plant Growth Analysis. Londres, reino Unido. Edward Arnold Ltd. 248 pp.
- Jaffe, M.J. 1973. Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation. Planta 114(2): 143-157.
- Johnson, J.E., D.O. Mitchem and R.E. Kreh. 2003. Establishing royal *Paulownia* on the Virginia Piedmont. New Forests 25(1): 11-23.
- Kin, A.G. y J.F. Ledent. 2003. Efectos del viento sobre las plantas. En: Viento, suelo y plantas. Golberg, A.D. & A.G. Kin, eds. Ediciones INTA. 45-72 p.
- Kumarmangalam, N., B. Nanda, K. Henderson, J. Frost, W. Marshay, S. Arun and N. Joshee. 2013. A Review of *Paulownia* Biotechnology: A Short Rotation, Fast Growing Multipurpose Bioenergy Tree. American Journal of Plant Sciences 4(11): 2070-2082.
- Lambers, H., F.S. Chapin III and N.T.J. Pons. 1998. Plant Physiological Ecology. Springer, New York. 540 pp.
- Little, T.M. y F.J. Hills. 1987. Métodos Estadísticos para la investigación en la Agricultura. Trillas, México. 270 pp.
- Macchiavelli, R.E. 2013. Agro 6600: Biometría avanzada. Notas de clase. URL: <http://academic.uprm.edu/rmacchia/agro6600/agro6600.pdf> [Consultado: Enero 2013].
- Monteoliva, S. y R.M. Marlats. 2007. Efecto del sitio, clon y edad sobre el crecimiento y la calidad de madera en sauces de corta rotación. Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales 16(1): 15-24.

- Mueller, J.P., J.M. Luginbuhl and B.A. Bergmann. 2001. Establishment and early growth characteristics of six *Paulownia* genotypes for goat browse in Raleigh, NC, USA. *Agroforestry Systems* 52(1): 63-72.
- Muñoz, C., J. Cancino y M. Espinoza. 2005. Análisis de biomasa del vuelo de un rodal adulto de *Pinus radiata*. *Bosque* 26(3): 33-40.
- Muñoz, H.J., V.M. Coria, J.J. García y M. Balam. 2009. Evaluación de una plantación de tres especies tropicales de rápido crecimiento en Nuevo Urecho, Michoacán. *Ciencia Forestal en México* 34(106): 61-68.
- Navarro, R.M., P. Villar y A. Campo. 2006. Morfología y establecimiento de los plantones. Calidad de planta forestal para la restauración en ambientes mediterráneos. Estado actual de conocimientos. Madrid, España. Ministerio de Medio Ambiente, Serie Forestal. 67-88 pp.
- Orlovic, S., V. Guzina, B. Krstic and 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.
- Pruyn, M.L., B.J. Ewers and F.W. Telewski. 2000. Thigmomorphogenesis: Changes in the morphology and mechanical properties of two *Populus* hybrids in response to mechanical perturbation. *Tree Physiology* 20(8): 535-540.
- Quiroz, I., M.P. Pincheira, J.A. Hernández, M. González, E. García y H. Soto. 2014. Efecto del volumen radicular sobre el crecimiento de *Acacia dealbata* Link. en vivero y en terreno en seco de la Región del BioBío, Chile. *Revista Árbore* 38(1): 155-164.
- Rees, D.J. and J. Grace. 1980. The effects of wind on the extension growth of *Pinus contorta* Douglas. *Forestry* 53(2): 145-153.
- Rees, D.J. and J. Grace. 1981. The effect of wind and shaking on the water relations of *Pinus contorta*. *Physiologia Plantarum* 51(2): 222-228.
- SAS Institute, Inc., 2011. SAS/STAT User's Guide: Version 9.1. SAS Institute, Inc., North Carolina, U.S.A.
- Stewart, J.D. and P.Y. Bernier. 1995. Gas exchange and water relations of 3 sizes of containerized *Picea mariana* seedlings subjected to atmospheric and edaphic water stress under controlled conditions. *Annales des Sciences Forestières* 52(1): 1-9.

- Telewski, F.W., and M.J. Jaffe. 1986. Thigmomorphogenesis: Anatomical, morphological and mechanical analysis of genetically different sibs of *Pinus taeda* in response to mechanical perturbation. *Physiologia Plantarum* 66(2): 219-226.
- Tigo. 2011. Datos meteorológicos. Observatorio Geodésico Integrado Transportable. Disponible en http://www.tigo.cl/index.php?option=com_tigometeo&Itemid=195&lang=es. [Consultado: Junio 2013].
- Van de Hoef, L. and Hill. 2003. *Paulownia*, Agriculture Notes (AGO778), ISSN 1329-8062, A site in north east Victoria state, Department of Primary Industries, Box Hill, Melbourne, Australia. 1-3 pp. Disponible en <http://www.cotevisa.com/old/pdf/Paulownia-Eng.pdf> [consultado: Junio 2014].
- Vargas, J.G., R. España y J. Guerrero. 2011. Calibración de la sonda TDR-300 para mediciones de humedad del suelo en San Rafael de Onoto, Estado Portuguesa. *Unellez de Ciencia y Tecnología* 29: 89-93.
- Villar, P. 2003. Importancia de la calidad de planta en los proyectos de revegetación. En: Rey Benayas JM., *et al.*, (Ed.). *Restauración de Ecosistemas en Ambientes Mediterráneos*. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares. 65-86 pp.
- Villar, R., J. Ruíz-Robledo, J.L. Quero, H. Poorter, F. Valladares y T. Marañón. 2004. Tasa de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares, F., (Ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 191-227 pp.
- Whitmore, A. y T. Otarola. 1976. *Acrocarpus fraxinifolius* Wight, especie de rápido crecimiento inicial, Buena forma y Madera de usos múltiples. *Turrialba* 26(2): 201-204.
- Woods, V.B. 2008. *Paulownia* as a novel biomass crop for Northern Ireland?. Occasional publication No.7. Global Research Unit, Agri-Food Bioscience Institute, Hillsborough. 47 pp.
- Zhu Z.H., C.J. Chao, X.Y. Lu and Y.G. Xiong. 1986. *Paulownia* in China: Cultivation and utilization. Asian Network for Biological Sciences and International Development Research Centre, Singapore. 1-65 pp.

III. INTERCAMBIO GASEOSO DE DOS CLONES DE *Paulownia elongata* × *fortunei* AL PRIMER AÑO DE DESARROLLO VEGETATIVO EN TRES SITIOS DEL CENTRO SUR DE CHILE

RESUMEN

Las especies del género *Paulownia* presentan alta tasa de intercambio gaseoso. Se investigó la respuesta de intercambio gaseoso, al primer año de desarrollo vegetativo de dos clones (112®, P1; y clon liberado, P2) de *Paulownia elongata* × *fortunei* establecidos en tres lugares de condiciones edafoclimáticas diferentes (sitios) ubicados en las Regiones del Maule y del Biobío, en Chile central. Mediciones de intercambio gaseoso se realizaron en seis plantas por clon, sitio y mes (144 mediciones), utilizando densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) de $1.500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, para determinar fotosíntesis neta (A_n , $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiración (E , $\text{mmol H}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$), conductancia estomática (g_s , $\text{mmol H}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$) y eficiencia instantánea en uso del agua (WUE , $\mu\text{molCO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$). Se ajustó curvas de luz (A/PPFD) a PPFD de 2.400, 1.500, 1.200, 900, 750, 400, 150, 100 y $0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para determinar la tasa máxima fotosintética a saturación lumínica (A_{sat}), en una planta por clon, sitio y mes (24 mediciones). Para determinar diferencias significativas entre clones, se compararon los parámetros obtenidos del ajuste. Todas las mediciones se realizaron utilizando equipo IRGA CIRAS 1. Como resultado se determinó interacción significativa sitio × clon ($P \leq 0,05$) en A_n , g_s y E , no así en WUE . Los sitios con mayor contenido de humedad alcanzaron valores máximos de A_n entre 17,1 y $21,3 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ sin diferencias significativas entre clones. La respuesta de A_n fue afectada significativamente por g_s y E . Dependiendo del sitio y clon, altas tasas fotosintéticas netas (entre 19,7 y $33,4 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) fueron alcanzadas a los $2.400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, no encontrándose saturación lumínica (A_{sat}). Los parámetros del modelo de curva de luz no presentaron diferencias significativas entre clones en sitios con mejores condiciones edafoclimáticas.

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

INTRODUCCIÓN

El género *Paulownia*, perteneciente a la familia *Paulowniaceae*, es originario de China en donde es cultivado desde hace más de 3.000 años (Zhu *et al.* 1986). Posee alrededor de diecisiete especies (Barton *et al.* 2007, Woods 2008), de las cuales siete son las más estudiadas y utilizadas para proyectos forestales y agroforestales (Zhu *et al.* 1986, Hong *et al.* 1998).

Las especies del género *Paulownia* presentan rápido crecimiento, el cual es atribuible a su condición metabólica C4, que se caracteriza por una alta tasa de asimilación de CO₂ (Wood 2008) y la eficiente utilización de altos flujos de fotones fotosintéticos para la fijación de carbono. Esto las distingue de las plantas con metabolismo C3, que son ineficientes ante altos flujos de fotones fotosintéticos, 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 encuentra presente en diversos países del mundo, donde ha sido introducido como un cultivo en una amplia variedad de sitios (Zhu *et al.* 1986, Barton *et al.* 2007, Woods 2008). A pesar de esta amplia distribución, existe muy poca información científica sobre la respuesta fisiológica del género a los sitios en que ha sido introducido, información que es relevante para la toma de decisiones sobre introducción de especies o variedades del género en sitios específicos.

Un híbrido que destaca por su potencial de crecimiento en su lugar de origen es *Paulownia* × “*Henan1*”. Este clon es producto del cruce entre las especies de *P. elongata* y *P. fortunei* y es llamado así por la provincia China donde se evidenció su gran potencial. Sin embargo, pruebas de cultivos en sitios de Carolina del Norte (EEUU), con las especies originales que produjeron su hibridación, determinaron que tanto en mortalidad como en crecimiento en diámetro y altura hay interacción genotipo × sitio (Bergmann 1998, 2003).

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, González *et al.* 2009). Por ejemplo, Liu *et al.* (2003) detectaron diferencias en los parámetros de intercambio gaseoso en tres especies del género *Salix* (*S. matsudana*, *S. gordejvii* y *S. microstachya*) establecidos en un sitio semiárido de China, donde *S. matsudana*, especie introducida, presentó a lo largo del día las menores tasas de fotosíntesis y conductancia estomática que las especies nativas *S. gordejvii* y *S. microstachya*. El efecto del agua en la tasa de fotosíntesis y conductancia estomática, fue estudiado por Ngugi *et al.* (2003, 2004). Los investigadores determinaron para dos especies del género *Eucalyptus* (*E. argophloia* y *E. cloeziana*), en presencia de 100% de contenido de agua en el suelo, altas tasas de fotosíntesis (i.e. 13,4 y 7,8 $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, para las respectivas especies) y conductancia estomática (i.e. 194,3 y 70,5 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente), que se vieron reducidas para ambas especies en un 30 y 50% al disminuir el contenido de agua en el suelo a 70 y 50%, respectivamente (Ngugi *et al.* 2003, 2004).

La tasa de fotosíntesis depende 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); mecanismo que puede ser beneficioso para la planta al conseguir reducir la pérdida de agua por las hojas cuando el recurso hídrico se encuentre limitado. De esta manera, se evidencia una estrecha relación entre el intercambio gaseoso y el déficit hídrico, lo que a su vez se verá reflejado en la inhibición de la tasa de crecimiento de las plantas (Donoso y Ruiz 2001).

A pesar que el género *Paulownia* está presente en diferentes localidades de Chile, principalmente como árbol ornamental, descrito como *P. tomentosa* (Thund.) Steud. (Hoffmann 1998, Alvarado *et al.* 2013), no hay ningún estudio conocido sobre respuesta fisiológica. Este estudio es necesario 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). De acuerdo a esto, el objetivo del estudio es evaluar la respuesta de intercambio gaseoso al primer año de desarrollo de dos clones de *P. elongata* × *fortunei* (112®, P1; y clon liberado, P2) establecidos en tres sitios del centro sur de Chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de los sitios de estudio

El estudio se realizó en tres lugares con características edafoclimáticas diferentes (sitios), localizados en la zona centro sur de Chile, en las Regiones del Maule y del Biobío, i.e. El Vergel, La Isla y Trehualem (Figura 9). Mayor información sobre la descripción de los sitios de estudio se encuentra en el capítulo 2.

Material vegetal y establecimiento de los ensayos

El establecimiento de los ensayos, en cada uno de los sitios, se realizó entre mayo y diciembre de 2011. Este consistió en la preparación del suelo, delimitación del área de estudio y plantación del material vegetal. Mayor información sobre la descripción del material vegetal y establecimiento de los ensayos se encuentra en el capítulo 2

Diseño experimental

En cada sitio, los ensayos se establecieron siguiendo un diseño experimental de bloques completos al azar, con dos clones de *P. elongata* × *fortunei* (112®, P1; y clon liberado, P2) y tres repeticiones, donde la unidad experimental correspondió a una parcela de 81 plantas, i.e. nueve hileras con nueve plantas por hilera, dos hileras de borde y 25 plantas en el núcleo de la parcela.

Medición de intercambio gaseoso

Las mediciones de intercambio gaseoso se realizaron mensualmente entre diciembre de 2011 y marzo de 2012. En cada oportunidad de medición se registró la tasa de fotosíntesis neta (A_n , $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), tasa de transpiración (E , $\text{mmol H}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$) y conductancia estomática (g_s , $\text{mmol H}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$). La eficiencia instantánea en uso del agua (WUE , μmol

$\text{CO}_2\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$), se determinó mediante la relación entre la fotosíntesis neta (A_n) y la transpiración (E) obtenida en el momento de la medición (Llano-Sotelo *et al.* 2010), y se analizó en conjunto con las variables de intercambio gaseoso de la planta.

La medición se realizó en una muestra de dos plantas de tamaño promedio ubicadas en el núcleo de la parcela de cada unidad experimental (144 mediciones considerando las cuatro oportunidades de medición, los tres sitios y los dos clones). En cada planta se seleccionó una hoja joven expuesta al Norte y localizada a 10 cm del ápice, la cual fue marcada para su identificación en mediciones posteriores. El horario más adecuado para realizar las mediciones de intercambio gaseoso se determinó realizando una prueba de fotosíntesis neta (A_n), en tres plantas del clon P2, 24 horas después de la aplicación de riego, en el mes de noviembre, en el sitio La Isla. La medición se realizó entre las 9:00 y 17:00 hr. El período óptimo de medición determinado fue entre las 10:00 y 15:00 hr, debido a que las tasas de fotosíntesis de las plantas permanecían relativamente estables en ese horario. En cada medición, se utilizó una cámara de gases de $2,5\text{ cm}^2$, PPF_D máxima de $1.500\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ y una concentración de CO_2 igual a 380 ppm, i.e. cercana a la concentración de CO_2 en la atmósfera (Feely *et al.* 2004).

Todas las mediciones fueron realizadas con un analizador de gases infrarrojo (IRGA) CIRAS-1 (PP Systems, Haverhill, MA). El equipo se calibró siguiendo la metodología indicada por Fernández y Gyenge (2010).

En la **elaboración de la curva de luz** se utilizaron mediciones de la tasa fotosintética neta (A) a diferentes densidades de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD). La medición A se obtuvo aplicando en la hoja, de forma descendiente, nueve niveles de PPF_D, i.e. 2.400, 1.500, 1.200, 900, 750, 400, 150, 100 y $0\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ (Fernández y Gyenge 2010). Para esto, se usó la fuente de luz artificial externa, instalada en la cámara, la cual alcanza $1.500\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$; el valor de PPF_D igual a $2.400\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ se consiguió exponiendo la hoja de medición a la luz directa del día, i.e. entre las 12:00 y 14:00 hr, 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. Las mediciones fueron realizadas en una planta seleccionada al azar por clon y por sitio (6 plantas), la cual fue remediada entre diciembre de 2011 y marzo de 2012 (cuatro oportunidades).

La modelación de la variación de la A en respuesta a la variación de PPFD, en cada oportunidad de 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). La forma de este modelo es el siguiente:

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

donde A es la tasa fotosintética neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); PPFD es la densidad de flujo de fotones fotosintéticos ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); r es la tasa de respiración oscura, a_{max} es la tasa máxima de asimilación de CO_2 y k es la constante de saturación por luz de Michaelis-Menten, la que es definida como la mitad del PPFD saturante (Givnish *et al.* 2004, Solarte *et al.* 2010).

Medición de características físicas y químicas del suelo

En agosto de 2011, en cada uno de los ensayos, se obtuvieron muestras de suelo de 0 a 20 cm de profundidad, para análisis de las características físicas y químicas. Mayor información sobre las características físicas y químicas del suelo se encuentra en el capítulo 2.

Medición de características climáticas y estado hídrico del suelo

En el momento de mediciones de las variables de intercambio gaseoso en la planta, durante los meses de enero a marzo 2012, se registraron las variables climáticas de temperatura del aire y humedad relativa a 1 m por encima del suelo (Tabla VI), usando un medidor digital (Traceable® Jumbo Thermo-Hygrometer, 6066N53). La medición de la precipitación (Tabla VI) se complementó con los registros mensuales de tres estaciones meteorológicas pertenecientes a la Dirección General de Aguas (DGA), ubicadas a las cercanías de los sitios de ensayo: Chillancito ($36^{\circ}45'44''\text{S} - 72^{\circ}25'26''\text{O}$), Tutuven Embalse ($35^{\circ}53'48''\text{S} - 72^{\circ}22'25''\text{O}$) y Andalién ($36^{\circ}48'47''\text{S} - 72^{\circ}56'21''\text{O}$).

Con el propósito de evaluar el estado hídrico del suelo para las plantas, en cada unidad experimental de cada ensayo se realizó la medición del contenido de humedad volumétrica del suelo. Para su registro se utilizó un equipo de medición de contenido de humedad (TDR, MiniTrase 6050X3K1B). Para esto, se escogió las mismas plantas que fueron usadas para medición de variables de intercambio gaseoso (total 12 plantas por sitio de ensayo, total 36 plantas), que fueron medidas en tres oportunidades (entre enero y marzo 2012). A cada planta se le instaló en el suelo un par de varillas fijas de 20 cm de longitud, enterradas sobre el subsolado, en sentido de la pendiente, a 30 cm de distancia de cada planta. Las mediciones se realizaron con una frecuencia mensual entre enero y marzo de 2012, al momento de medición de intercambio gaseoso en la planta. Para la utilización del equipo fue necesario su calibración previa en cada ensayo, siguiendo la metodología indicada por Vargas *et al.* (2011) (Tabla VI).

Al contenido de humedad volumétrica del suelo ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) se le restó el punto de marchitez permanente (PMP, $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) que fue obtenido en el análisis físico del suelo, con el objetivo de determinar el contenido de humedad disponible (CH) en el suelo para las plantas al momento de medición.

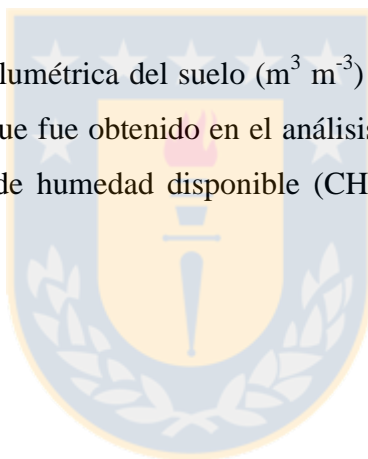


Tabla VI. Características climáticas y contenido de humedad disponible en el suelo para las plantas, registrado mensualmente de enero a marzo de 2012, en cada sitio de estudio, durante las mediciones de intercambio gaseoso. La precipitación acumulada corresponde a datos de estaciones meteorológicas cercanas a los sitios de ensayo. La Temperatura y humedad relativa corresponde a datos obtenidos con un medidor digital, al momento de medición de intercambio gaseoso.

Sitio	CH ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$)* profundidad 0 – 20 cm				Precipitación (mm)				Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)				Humedad relativa (%)			
	Ene.	Feb.	Mar.	Promedio Ene. – Mar.	Ene.	Feb.	Mar.	Promedio Ene. – Mar.	Ene.	Feb.	Mar.	Promedio Ene. – Mar.	Ene.	Feb.	Mar.	Promedio Ene. – Mar.
La Isla	0,03	0,04	0,03	0,03	8,0	31,5	4,5	14,7	31,7	27,0	26,8	28,5	24,3	34,7	31,4	30,1
Trehualemú	0,12	0,19	0,10	0,14	3,7	45,4	1,4	16,8	27,3	18,1	22,4	22,6	41,8	54,5	36,5	44,3
El Vergel	0,10	0,11	0,08	0,10	14,0	32,0	12,0	19,3	29,0	23,8	26,7	26,5	37,2	39,8	36,2	37,7

*Corresponde al promedio de 12 plantas medidas mensualmente.

Análisis y modelo estadístico

Los datos de intercambio gaseoso (i.e. An , E , gs y WUE) se sometieron a análisis de varianza (ANDEVA) usando medidas repetidas y separación de medias Tukey, para evaluar diferencias significativas entre los tratamientos. El modelo estadístico utilizado es el siguiente:

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

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

donde Y_{ijkl} es el valor de la variable fisiológica de intercambio gaseoso, i.e. An , E , gs , WUE , observada en el sitio i , bloque j , clon k , en el mes l ; μ es la media general; S_i es el efecto del i -ésimo sitio; $B(S)_{ij}$ es el 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-Wilks (Macchiavelli 2013). La normalidad se logró mediante la transformación de Box-Cox (1964), en aquellos casos que fuera necesario. En el análisis se utilizó el procedimiento PROC MIXED del software estadístico SAS Versión 9.1 (SAS Institute Inc., 2011), con el comando REPEATED/SUBJECT=unidad experimental (Littell *et al.* 1998, Wang y 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 PROC MIXED, utilizando el comando TYPE= (opción), las cuales fueron comparadas y seleccionadas usando el índice de Akaike (AIC) (Littell *et al.* 1998, Wang y Goonewardene 2004). De acuerdo a lo anterior, en el análisis de varianza, se usó la estructura de covarianza media móvil autorregresiva de primer orden (ARMA (1,1)) para An , ante dependiente de primer orden (ANTE (1)) para gs , Toeplitz heterogénea de orden 1 (TOEPH (1)) para E y, Toeplitz de orden 1 (TOEP (1)) para WUE .

El efecto de clon en la variación de la A en respuesta a la variación de la PPFD, se analizó mediante el uso de variables indicadoras (*dummy variables*) asociadas a los parámetros del modelo ajustado, en cada medición y en cada ensayo (Ott 1997) de la manera siguiente:

$$A = [r_0 + r_1 d_1] + \left[\frac{[a_{max0} + a_{max1} d_1] PPFD}{[k_0 + k_1 d_1] + PPFD} \right] \quad [3]$$

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_{max1} y k_1 son las diferencias entre los respectivos parámetros estimados de cada clon.

RESULTADOS

Intercambio gaseoso

El análisis de varianza evidenció interacción sitio \times clon, sitio \times tiempo y clon \times tiempo sobre la fotosíntesis neta (An), conductancia estomática (gs) y transpiración (E) ($P \leq 0,05$). En cambio, para la variable eficiencia instantánea en uso del agua (WUE) solo el efecto interacción sitio \times tiempo fue significativo ($P \leq 0,05$) (Tabla VII).

Tabla VII. Valores p del análisis de varianza para el efecto de sitio, clon, tiempo y sus interacciones en las variables de intercambio gaseoso, de acuerdo a la estructura de covarianza de cada variable.

Variables		An	gs^1	E	WUE^1
Efecto	GL	P valor	P valor	P valor	P valor
Sitio	2	0,004	<,001	<,001	<,001
Bloque	6	0,224	0,418	<,001	0,004
Clon	1	0,002	0,001	0,001	0,087
Tiempo	3	<,001	<,001	0,002	<,001
Sitio \times Tiempo	6	0,007	0,009	<,001	0,016
Clon \times Tiempo	3	0,039	0,001	<,001	0,703
Sitio \times Clon	2	0,048	0,031	0,012	0,384

Intercambio gaseoso: fotosíntesis neta (An), conductancia estomática (gs), transpiración (E) y eficiencia instantánea en uso del agua (WUE). ¹: Denota transformación logarítmica de Box-Cox.

Como era de esperar, el análisis longitudinal detectó efectos altamente significativos del tiempo (mes) de medición sobre todas las variables analizadas (i.e. An , gs , E , WUE),

evidenciando cambios en el tiempo en la respuesta de estas variables (Tabla VII). Este efecto, probablemente, se explica por el crecimiento de las plantas a lo largo del tiempo. Por otra parte, el efecto significativo del tiempo en interacción con el sitio y el clon determinan que dependiendo del sitio van a verse respuesta diferentes de las variables en el tiempo. En el mismo sentido, dependiendo del clon las respuestas de las variables serán diferentes en el tiempo. Estos efectos, probablemente, se explican por factores edafoclimáticos del sitio y a respuestas genéticas del clon.

Al comparar entre clones en un mismo sitio (Tabla VIII) se determinó que en el sitio La Isla los clones P1 y P2 presentaron diferencias significativas ($P \leq 0,05$) en las variables respuestas An , gs y E , alcanzando el clon P2 el más alto valor para las tres variables mencionadas. En cambio, en los sitios Trehualemu y El Vergel ambos clones no presentaron diferencias significativas ($P > 0,05$) en las tres variables respuesta (Tabla VIII, Figura 11a, b y c). Por otra parte, al comparar entre sitios un mismo clon (Tabla VIII) se determinó que el clon P2 alcanzó en los tres sitios los mayores valores de las variables analizadas en comparación al clon P1, aunque solo con diferencia significativa en el sitio La Isla (Tabla VIII, Figura 11a, b y c).

Tabla VIII. Medias de las variables de intercambio gaseoso para cada clon en cada sitio evaluado, de acuerdo a la estructura de covarianza de cada variable. Valores puntuales fueron obtenidos a PPFD de $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Sitio	Clon	Variables			
		An ($\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	gs ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	WUE ($\mu\text{mol CO}_2\text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)
La Isla	P1	12,4 b	166,0 b	2,2 b	6,2 a
	P2	19,2 a	206,4 a	3,4 a	6,3 a
Trehualemu	P1	17,1 a	329,9 a	2,3 a	9,6 a
	P2	19,6 a	388,5 a	2,4 a	9,7 a
El Vergel	P1	19,7 a	266,2 a	3,2 a	6,6 a
	P2	21,3 a	328,2 a	3,8 a	6,9 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 entre medias (Tukey, $P \leq 0,05$).

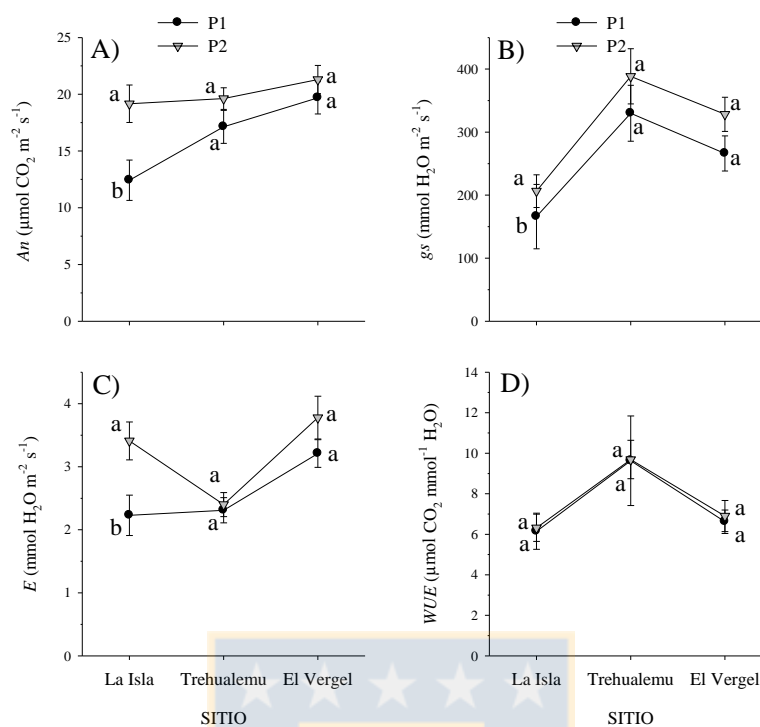


Figura 11. A) fotosíntesis neta (An), B) conductancia estomática (g_s), C) transpiración (E) y D) eficiencia instantánea en uso del agua (WUE), para el clon P1 y P2 en cada sitio evaluado. Las barras muestran valores promedios \pm error estándar. A, B, C y D) Diferentes letras minúsculas indican diferencias significativas entre clones en un mismo sitio y entre sitios para un mismo clon (Tukey, $P \leq 0,05$).

Tasa fotosintética en función de PPFD

Los parámetros del modelo [1] ajustado con los datos de las tasas fotosintéticas netas (A) en función del flujo PPFD, medidos a nivel de hoja, para cada clon, sitio y mes, se presentan en la Tabla IX. En todos los casos, el modelo explicó una alta proporción 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.

Tabla IX. Parámetros del modelo [1] ajustado para estimar la tasa fotosintética neta (A) en función de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) para cada clon, según sitio y mes.

Sitio	Clon	P1				P2			
		r	a_{max}	k	R^2	r	a_{max}	k	R^2
La Isla	Diciembre	-5,04*	15,64*	249,65*	1,00	-4,46*	36,75*	1947,50*	0,96
	Enero	-3,86*	16,60*	360,34*	1,00	-5,33*	29,84*	639,45*	1,00
	Febrero	-2,34*	40,36*	1105,90*	0,99	-3,78*	59,42*	1546,10*	0,98
	Marzo	-2,32*	34,01*	1309,00*	0,98	-2,61*	58,00*	1778,10*	0,99
Trehualemu	Diciembre	-3,13*	22,09*	544,54*	0,99	-1,76*	17,14*	796,03*	0,98
	Enero	-3,85*	30,86*	642,61*	1,00	-3,36*	31,55*	760,84*	1,00
	Febrero	-3,17*	47,89*	912,12*	0,99	-2,53*	44,40*	966,54*	1,00
	Marzo	-1,79*	51,00*	1780,30*	0,99	-1,65*	48,56*	1627,80*	1,00
El Vergel	Diciembre	-3,54*	27,77*	1541,00*	0,98	-2,75*	30,43*	1435,10*	0,97
	Enero	-3,04*	22,99*	879,52*	0,99	-4,10*	33,59*	827,76*	1,00
	Febrero	-2,87*	28,37*	782,02*	1,00	-2,95*	32,58*	668,73*	1,00
	Marzo	-2,85*	49,69*	1130,60*	0,99	-2,97*	54,67*	1209,40*	0,99

*: Denota significancia del parámetro ($P < 0,05$); R^2 : coeficiente de determinación.

El modelo [1] generó buenas estimaciones de la tasa fotosintética neta en los diferentes sitios y meses evaluados (Tabla IX) en ambos clones. Las tasas fotosintéticas netas (A) medidas a diferentes niveles de PPFD, en cada clon, sitio y mes, se presentan en la Figura 12. Este modelo ha sido utilizado para estimar la tasa fotosintética en respuesta a PPFD en una variedad de especies; por ejemplo, de Givnish *et al.* (2004) obtuvieron $R^2 > 0,98$ en la aplicación del modelo a 11 especies tropicales medidas en terreno.

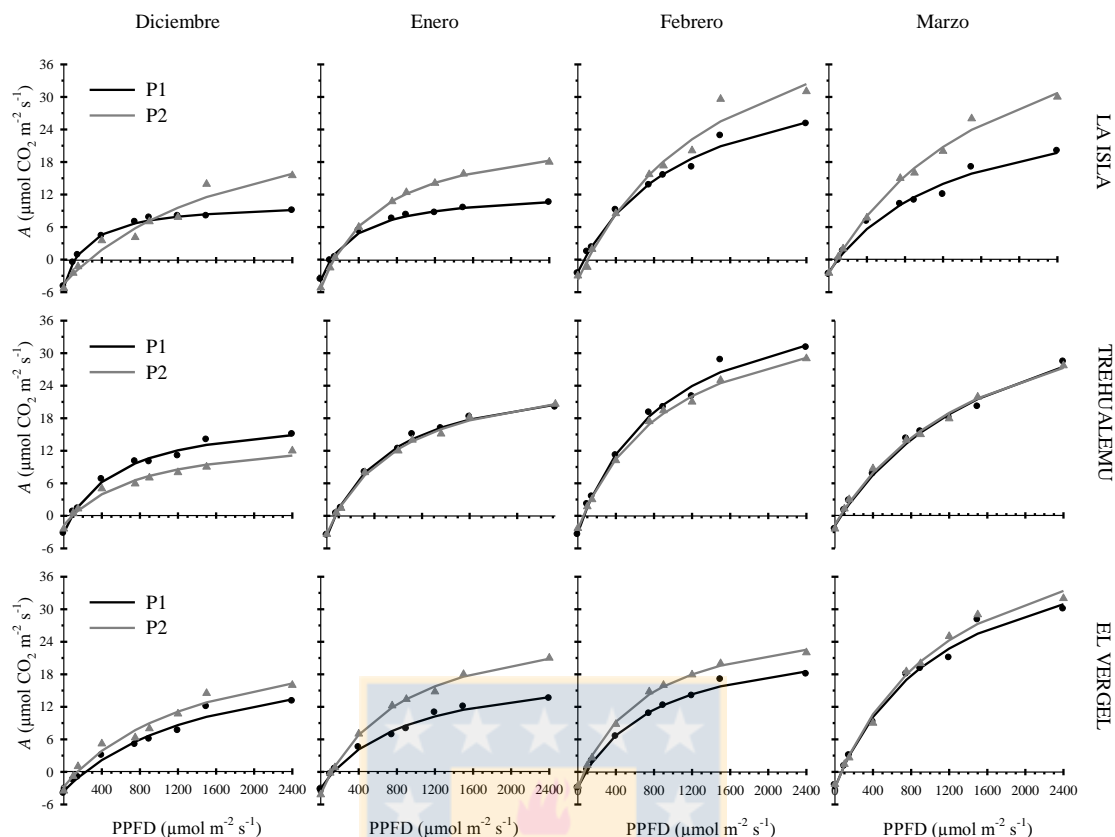


Figura 12. Curva de respuesta de la tasa fotosintética neta (A) en función de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), medido mensualmente en la hoja de una planta por clon por sitio.

Se observa que a $2.400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, los clones presentan tasas fotosintéticas netas (A) cada vez más altas a lo largo del tiempo (Figura 12); el sitio El vergel alcanza en marzo la mayor tasa de A con $30,9$ y $33,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para los clones P1 y P2, respectivamente; por otra parte los sitios La Isla y Trehualem alcanzan en febrero los mayores valores. En La Isla se alcanza A de $25,3$ y $32,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para P1 y P2 respectivamente, y en Trehualem valores de $31,5$ y $29,1 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para P1 y P2 respectivamente (Figura 12) (Los valores fueron obtenidos reemplazando en el modelo [1] el valor estimado de los parámetros de la Tabla IX). Por otra parte, las tasas fotosintéticas netas (A) medidas a diferentes niveles de PPFD, en cada clon, sitio y mes, no presentaron punto de saturación lumínico (A_{sat}) a los $2.400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Givnish *et al.* 2004) (Figura 12).

Al analizar las tasas fotosintéticas netas (A) medidas a diferentes niveles de PPFD (Figura 12), para cada clon a nivel de sitio y mes, se observa que en La Isla y El Vergel las tasas A

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 (Figura 12).

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 [1] ajustado para cada sitio y mes, demostró que en Trehualemu 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, los parámetros r , a_{max} y k , difirieron significativamente entre clones en un grado menor en El Vergel y en un grado mayor en La Isla, en todos los meses (Tabla X). Esto quiere decir que, probablemente, estas diferencias de los parámetros entre clones estén determinadas por las condiciones edafoclimáticas de cada sitio. Esto significa que en el sitio donde las condiciones edafoclimáticas son más favorables, las diferencias de los parámetros entre clones no sean significativos a lo largo del tiempo.

Tabla X. Diferencias entre los parámetros obtenidos del ajuste del modelo [1] en cada clon (P1 y P2) según sitio y mes.

MES	CLON	SITIO	P1								
			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_1	0,58ns			1,37ns			0,79ns		
		a_{max1}		21,11*			-4,95ns			2,66ns	
		k_1			1697,85*			251,49ns			-105,9ns
Enero	P2	r_1	-1,47*			0,50ns			-1,06ns		
		a_{max1}		13,24*			0,69ns			10,60*	
		k_1			279,11*			118,23ns			-51,76ns
Febrero	P2	r_1	-1,44ns			0,64ns			-0,08ns		
		a_{max1}		19,06ns			-3,49ns			4,21ns	
		k_1			440,20ns			54,42ns			-113,29ns
Marzo	P2	r_1	-0,29ns			0,14ns			-0,12ns		
		a_{max1}		23,99*			-2,44ns			4,98ns	
		k_1			469,10ns			-152,50ns			78,80ns

*: Denota significancia ($P < 0,05$); ns: denota no significancia ($P > 0,05$).

DISCUSIÓN

Intercambio gaseoso

El intercambio gaseoso de cada clon (i.e. An , gs y E) varía entre sitios (Tabla VIII). El clon P1 presenta valores de An , gs y E significativamente mayores en los sitios Trehualemu y El Vergel que en La Isla. En cambio, para el clon P2 los valores de An , gs y E si bien variaron entre los tres sitios, estos no fueron significativos. Estas variaciones observadas podrían deberse a las condiciones edafoclimáticas (i.e. temperatura, humedad relativa y CH) de cada sitio, especialmente al CH. Los sitios Trehualemu y el Vergel presentan CH mayores comparado con La Isla, permitiendo que los clones P1 y P2 logren mayor intercambio gaseoso. Pero también la variación del intercambio gaseoso de los clones podría deberse a mecanismo de respuesta genética del clon. El clon P2 es probablemente más tolerante que el clon P1 al bajo CH de La Isla (i.e. $0,03 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$), al presentar mejor respuesta en las variables An , gs y E (Tabla VI, Figura 11a). Llano-Sotelo *et al.* (2010) estudiaron el intercambio gaseoso en tres especies de *Paulownia* (*P. imperialis*, *P. elongata*, *P. fortunei*), demostrando que *P. imperialis* y *P. elongata* alcanzan mayor tasa de fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración, ante diferentes niveles de CH en el suelo, que *P. fortunei*. Indican que *P. imperialis* y *P. elongata* son más tolerantes al estrés por déficit hídrico. Llano-Sotelo y Alcaraz-Meléndez (2012) corroboraron los reportes previos obtenidos por Llano-Sotelo *et al.* (2010), quienes al evaluar bioquímicamente la respuesta del estrés hídrico evidenciaron que *P. imperialis* y *P. elongata* presentaron mejores mecanismos genéticos de tolerancia al estrés hídrico que *P. fortunei*, debido al alto contenido de prolina y proteínas solubles, cuya función de estos osmolitos es la de proteger las células ante un evidente estrés por déficit hídrico, permitiendo la disminución del potencial osmótico e incrementándose así la presión de turgencia de las células, para facilitar una mejor conductancia estomática y continuidad fotosintética (Mitchell *et al.* 1992, Reigosa *et al.* 2003). De acuerdo a esto, algunas especies de un mismo género o clones de una misma especie responden a cambios en las condiciones edafoclimáticas de los sitios con diferentes niveles de intercambio gaseoso (Orlovic *et al.* 1998, Yu 2001, Liu *et al.* 2003, Ngugi *et al.* 2003), como reflejo de la posible existencia de diferencias genéticas intraespecíficas (Tsialtas *et al.* 2001, Ponton *et al.* 2002, Yin *et al.* 2005).

Con respecto a la WUE, la diferencia entre clones no es significativa en cada sitio, sin embargo el clon P2 presenta valores relativamente mayores al clon P1, determinado, probablemente, por una mayor tasa de fotosíntesis neta (A_n), independientemente de su alta tasa transpiratoria (E) (Tabla VIII, Figura 11 d).

Tasa fotosintética en función de PPFD

Los parámetros (r , a_{max} y k) del modelo [1] ajustado con los datos de las tasas fotosintéticas netas (A) en función de PPFD para cada clon, según sitio y mes son todos significativos ($P < 0,05$) (Tabla IX). Este resultado determina que los parámetros del modelo son buenos estimadores de la tasa fotosintética neta para los clones P1 y P2 según sitio y mes, al presentar valores altos de coeficiente correlación (R^2) entre 0,96 y 1. Este procedimiento ha sido utilizado por Givnish *et al.* (2004) en la modelación de la respuesta fotosintética de la hoja de algunas especies forestales presentando buenos resultados en los estimadores de los parámetros con $R^2 > 0,98$, tal como se obtuvo en este estudio.

Algunos estudios indican que los coeficientes de los parámetros estimados de modelos de la fotosíntesis representan adecuadamente la variación de las condiciones edafoclimáticas de un sitio (i.e. humedad disponible en el suelo, irradiación, temperatura del aire, entre otros); como también a factores intrínsecos de la especie o genotipo (i.e. edad de la planta y follaje, particularidad genética de adaptación y temperatura de la hoja, entre otros) (Thornley y Johnson 1990, Battaglia *et al.* 1996, Cannell y Thornley 1998, Calama *et al.* 2013, Fernández y Gyenge 2010). En este sentido, en el estudio se observa que el coeficiente de a_{max} , presenta una tendencia a aumentar con el CH. Esto debido a que la baja disponibilidad de agua en el suelo afectaría la conductancia estomática en la hoja y con ello, menor tasa de asimilación del CO_2 (Coll *et al.* 2001, Larcher 2003, Zavala 2004). Existen estudios que 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 internos de los vegetales, tales como los fisiológicos y bioquímicos, actuando como un regulador osmótico que permite una expansión estomática y un ajuste fotosintético en la asimilación del CO_2 , confiriéndoles a distintas especies o genotipos un grado mayor de tolerancia a la sequía, que se verá reflejado en tasas de asimilación de CO_2 mayores (Ilahi y Dorffling 1982, Martínez y Moreno 1992, Llano-Sotelo y Alacarez-Meléndez 2012).

Los resultados obtenidos mediante la incorporación de las variables *dummy*, para la comparación entre clones, de los parámetros (r , a_{max} y k) obtenidos de los ajustes del modelo [1] para cada sitio y mes, demuestra que en Trehualemu los parámetros entre clones r , a_{max} y k , no presentan diferencias significativas ($P > 0,05$) en ninguno de los meses, determinando así, que las tasas A de los clones a diferentes niveles de PPF (para Trehualemu), son iguales en todos los meses. El Vergel presenta solo diferencia significativa ($P < 0,05$) en el parámetro a_{max} en el mes de enero, y por lo tanto, diferencias de tasas A en el mismo mes. Por otra parte, en La Isla los tres parámetros entre clones r , a_{max} y k , presentan diferencias significativas ($P > 0,05$) en diciembre, enero y marzo, determinando así, tasas A diferentes en esos meses (Tabla X, Figura 12).

Estos resultados diferenciales de los parámetros, se explican como respuesta de los clones a las condiciones edafoclimáticas de cada sitio, en especial al CH (Tabla VI), demostrando que el alto CH en el sitio Trehualemu, permite que los parámetros entre clones no difieran significativamente a lo largo del tiempo. En cambio, en sitios donde el CH es bajo a muy bajo, 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 (Calama *et al.* 2013, Fernández y Gyenge 2010), en trabajos referidos a otras especies forestales.

Las diferentes tasas A alcanzadas por los clones a lo largo del tiempo (Figura 12), se explican en primer lugar, porque las plantas se encontraban en su etapa de crecimiento inicial y, además, probablemente existía una menor expansión radical que les impidiera optimizar la captación de agua cuando ésta escaseaba, reflejándose en menores tasas A . Esto ha sido demostrado por Joesting *et al.* (2009) en estudios de respuesta fotosintética realizados con plantas de diferentes edades de castaño americano (*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 A en hojas de plantas jóvenes, presentan menores valores que en hojas de plantas adultas (Larcher 2003, Taiz y Zeiger 2006, Muthuri *et al.* 2009).

Por otro parte, particularmente en los sitios La Isla y Trehualem, se observa que en el mes de febrero los clones P1 y P2 alcanzaron a los $2.400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ tasas fotosintéticas netas (A) superiores al mes de marzo. Estas tasas A alcanzadas en La Isla entre los clones P1 y P2, i.e. 25,3 y $32,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fueron respectivamente 28% y 6% superiores a las tasas A alcanzadas en el mes de marzo. En Trehualem, las tasas A alcanzadas entre los clones P1 y P2 i.e. 31,4, y $29,1 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, fueron respectivamente 14% y 7% superiores a las tasas A alcanzadas en el mes de marzo (Figura 12). De acuerdo a lo anterior, el alto porcentaje de tasa A alcanzada entre los clones P1 y P2 en el mes de febrero, para estos sitios, se explica por su mayor CH (33,3% en La Isla y 90,0% en Trehualem) comparado con el mes de marzo (Tabla VI); corroborando, la sensibilidad de la fotosíntesis a cualquier cambio en la disponibilidad del agua en el suelo (Reigosa *et al.* 2003, Larcher 2003, Taiz y Zeiger 2006).

En este estudio, al igual que el desarrollado por Muthuri *et al.* (2009) en *Paulownia fortunei*, no se encontró saturación (A_{sat}) a los $2.400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de PPFD. 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 700 a $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Percy *et al.* 1981, Percy y Ehleringer 1984, Reigosa *et al.* 2003). Por ejemplo, Battaglia *et al.* (1996) encontraron en *Eucalyptus globulus* y *E. nitens* desarrollándose en las mismas condiciones (suelo, riego, fertilización, temperatura de 20°C , humedad relativa de 50%), una tasa A_{sat} de $13,9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *E. globulus* y $18,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *E. nitens*, a una PPFD de saturación de 700 y $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Estos resultados indican que los clones de *P. elongata* \times *fortunei* utilizados en este estudio, al no alcanzar la saturación lumínica, presentan alta capacidad fotosintética, bajo condiciones favorables de radiación, temperatura y CH, tal como ha sido documentado para otras especies del género *Paulownia* en China (Zhu *et al.* 1986).

CONCLUSIÓN

Las tasas de fotosíntesis neta (A_n) que experimentan los clones son influenciadas por las características edafoclimáticas de los sitios. Esto es evidenciado por la interacción sitio \times clon detectada en este estudio. La limitación hídrica del sitio La Isla fue el factor

determinante en las menores tasas de A_n , dado que en este estudio se observa mayores tasas de A_n en sitios con mayor contenido de humedad disponible (CH) en el suelo.

La radiación es un factor ambiental importante en la determinación de la tasa de fotosíntesis de los clones P1 y P2, ya que altas tasas fotosintéticas netas (A) son alcanzadas a los $2.400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en todos los sitios, no encontrándose saturación lumínica (A_{sat}).

El tiempo (mes) de medición es también un factor que influye de manera significativa en la fotosíntesis neta (A_n) de los clones en cada sitio. Esto es evidenciado por la interacción significativa clon \times tiempo detectado en este estudio.



REFERENCIAS

- Alvarado, A., A. Baldini y F. Guajardo. 2013. Árboles urbanos de Chile. Programa de arborización: Un chileno, un árbol. Guía de reconocimiento. 2ª ed. Editorial e Inprenta Maval Ltda., Santiago de Chile. 376 pp.
- Barton, I.L., I.D. Nicholas and C.E. Ecroyd. 2007. *Paulownia*. Forest Research Bulletin No. 231. Rotorua, New Zealand. 9 pp.
- Battaglia, M., C. Beadle and S. Loughhead. 1996. Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology* 16: 81-89.
- Bergmann, B. 1998. Propagation method influences first year field survival and growth of *Paulownia*. *New Forests* 16(3): 251-264.
- Bergmann, B. 2003. Five years of *Paulownia* field trials in North Carolina. *New Forests* 25(3): 185-199.
- Box, G.E.P and D.R. Cox. 1964. An Analysis of Transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 26(2): 211-252.
- Calama, R., J. Puértolas, G. Madrigal and M. Pardos. 2013. Modeling the environmental response of leaf net photosynthesis in *Pinus pinea* L. natural regeneration. *Ecological Modelling* 251: 9-21.
- Cannell, M.G.R. and J.H.M. Thornley. 1998. Temperature and CO₂ 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 y R.S. Tamés. 2001. *Fisiología Vegetal*. 6ª ed. Editorial Piramide S.A., Madrid. 568 p.
- Donoso, S. y 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 and F.J. Millero. 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science* 305(5682): 362–366.
- Fernández, M. y J. Gyenge. 2010. Técnicas de medición en ecofisiología vegetal. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA. ISBN N° 978-987-1623-76-1. 140 pp.

- Givnish, T.J., A.M. Rebecca and 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.
- González, A., V. Villalobos, G. Pereyra, E. Rengifo, O. Marín y W. Tezara. 2009. Comparación ecofisiológica de tres especies del género *Lantana* L. (Verbenaceae). *Acta Botánica Venezuelica* 32(2): 417-431.
- Harrington, CA. 1999. Forest planted for ecosystem restoration or conservation. *New Forest* 17(1-3): 175-190.
- 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 and N.H. Holmgren. 1998. Scrophulariaceae. *Flora of China* 18: 1-212.
- Ilahi, I. and 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 and 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 and 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 and 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 and 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 and 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.
- Llano-Sotelo, J.M y 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.

- 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. y U. Moreno. 1992. Expresiones fisiológicas de resistencia a la sequia 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 and L. Sennerby-Forsse (Editors). 1992. *Ecophysiology of short rotation forest crops*. Elsevier, London. 308 pp.
- Muthuri, C.W., C.K. Ong, J. Craigon, B.M. Mati, V.W. Ngumi and C.R. Black. 2009. Gas Exchange and water use efficiency of trees and maize in agroforestry Systems in semi-arid Kenya. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129(4): 497-507.
- Ngugi, M., D. Doley, M. Hunt, P. Dart and 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 and 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 and 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., N. Tumosa and K. Williams. 1981. Relationships Between Growth, Photosynthesis and Competitive Interactions for a C₃ and a C₄ Plant. *Oecologia* 48(3): 371-376.
- Pearcy, R.W. and J. Ehleringer. 1984. Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants. *Plant, Cell and Environment* 7: 1-13.
- Peña-Rojas, K., X. Aranda and I. Fleck. 2004. Stomatal limitation to CO₂ 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 and E. Dreyer. 2002. Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype \times environment interactions. *Tree Physiology* 22(6): 413 - 422.
- Reigosa, M.J., N. Pedrol y A. Sánchez. 2003. *La Ecofisiología Vegetal: Una Ciencia De Síntesis*. 1ª ed. Editorial Paraninfo, S.A., España. 1195 pp.
- Rodríguez, J. y J. Álvarez. 2010. *Nutrición y fertilización de las plantaciones forestales*. Edición Gráfica LOM, Santiago, Chile. 520 pp.
- SAS Institute, Inc., 2011. *SAS/STAT User's Guide: Version 9.1*. SAS Institute, Inc., North Carolina, U.S.A.
- Solarte, M.E., L.V. Pérez, L.M. Melgarejo. 2010. *Ecofisiología Vegetal*. En Melgarejo, L.M. 2010. *Experimentos en fisiología vegetal*. 1ª ed. Editorial Charlie's impresores Ltda., Laboratorio de fisiología y bioquímica vegetal, Universidad Nacional de Colombia, Colombia. 249 pp.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. *Plant physiology*. 2ª ed. Editorial Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 884 pp.
- Thornley, J.H.M. and I.R. Johnson. 1990. *Plant and Crop Modelling. 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 and 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.
- Vargas, J.G., R. España y J. Guerrero. 2011. Calibración de la sonda TDR-300 para mediciones de humedad del suelo en San Rafael de Onoto, Estado Portuguesa. *Unellez de Ciencia y Tecnología* 29: 89-93.
- Wang, Z. and 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?. Occasional publication No.7. Global Research Unit, Agri-Food Bioscience Institute, Hillsborough. 47 pp.
- Yin, C., X. Wang, B. Duan, J. Luo and 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 and Y.G. Xiong. 1986. *Paulownia* in China: Cultivation and utilization. Asian Network for Biological Sciences and International Development Research Centre, Singapore. 1-65 pp.



CONCLUSIÓN GENERAL

De acuerdo a los estudios desarrollados en este trabajo, se puede señalar preliminarmente las siguientes conclusiones:

- a) El crecimiento (DAC, H, IC), supervivencia e intercambio gaseoso (A_n , g_s , E) que experimentan los clones en los diferentes sitios de establecimiento son influenciados por las características edafoclimáticas de los sitios. Esto es evidenciado por la interacción significativa sitio \times clon detectado en este estudio.
- b) El clon liberado (P2) presenta mejor adaptación a los sitios La Isla, Trehualem y El Vergel, considerando su alta tasa de crecimiento, supervivencia e intercambio gaseoso. De entre los sitios estudiados, El Vergel es claramente favorable para el cultivo de *P. elongata* \times *fortunei*.
- c) La limitación hídrica del sitio La Isla fue el factor determinante en el menor crecimiento, supervivencia y respuesta fotosintética de los clones de *P. elongata* \times *fortunei*.
- d) Los clones pueden alcanzar tasas fotosintéticas a altas densidades de flujo de fotones fotosintéticos (hasta $2400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en todos los sitios, sin evidencia de saturación lumínica. Esto significa que en sitios con suficientes recursos (radiación, humedad, nivel nutritivo) es posible alcanzar gran crecimiento.
- e) Las diferencias de crecimiento de los clones P1 y P2 se explican por las condiciones edafoclimáticas de los sitios ensayados. De allí que establecer cultivos experimentales de *P. elongata* \times *fortunei* en un número mayor de sitios, permitiría disponer de mejor información, aspecto a considerar en futuras investigaciones.