

Mejoramiento genético del álamo, una ciencia en apoyo a la producción forestal sostenible.

Ing. Agr. (M. Sc.) Silvia Cortizo.

Coordinadora del Programa de Mejoramiento de Álamo para usos de alto valor de INTA.

Directora Técnica del Vivero de la Asociación Cooperadora la EEA Delta del Paraná
Docente Genética y Mejoramiento Vegetal. Facultad de Agronomía. UBA.

cortizo.silvia@inta.gob.ar

Desde tiempos remotos, los álamos han sido de utilidad para la humanidad gracias a su rápido crecimiento juvenil, facilidad de propagación vegetativa, buena capacidad de rebrote, adaptabilidad a diferentes sitios, alta plasticidad en respuesta a los cambios ambientales y variados usos de la madera (aserrado, debobinado, celulosa, fibras y/o partículas para la producción de tableros y biomasa con fines energéticos) (Dickmann, 2001; Dillen *et al.*, 2010; Zsuffa *et al.*, 1996). También juegan un rol de importancia en la mejora y conservación del ambiente, especialmente en la protección de las cuencas y cultivos; en la remediación de aguas y suelos contaminados, y en el balance de dióxido de carbono (Isebrand and Karnosky, 2001; Pilipovic *et al.*, 2006; Schultz *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 1999).

Se los puede encontrar en bosques nativos en el hemisferio norte y en plantaciones en latitudes templadas de ambos hemisferios ya sea en macizos, cortinas o pequeños grupos de árboles aislados, según cuál sea el objetivo, o en sistemas silvopastoriles (Dickmann, 2006; Pincemin *et al.*, 2007). Asimismo, *Populus nigra* 'Itálica', seleccionado en el siglo 17 en la región de la Lombardía, es el árbol ornamental más plantado en el mundo (Li, 1996).

En la actualidad las plantaciones de álamo ocupan una superficie de 32,5 millones de hectáreas (Figura 1), las que sumadas a los bosques nativos totalizan unas 92,8 millones de hectáreas. Los países con mayor superficie plantada son Canadá y China, mientras que Argentina ocupa el noveno lugar (Carle, 2016).

Superficie plantada a nivel global
31.4 millones de has

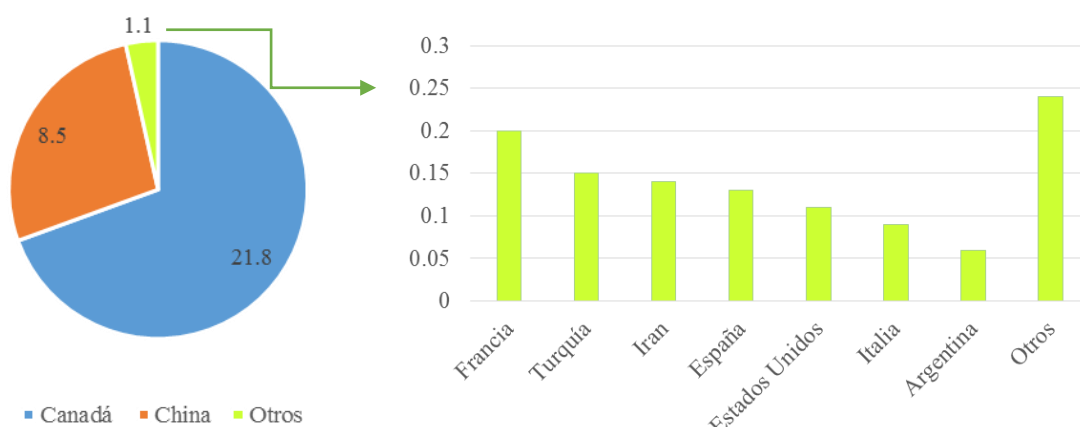


Figura 1: Superficie ocupada por las plantaciones de álamo a nivel global, distribuidas por país.

En Argentina las plantaciones se encuentran principalmente en el Delta del Paraná, Cuyo, Patagonia y en las zonas de secano de la Provincia de Buenos Aires.

Para lograr un desarrollo forestal sostenible se necesita de un abordaje multidisciplinario que permita brindar un paquete tecnológico acorde a las necesidades y problemáticas de cada región, en el cual sin dudas la selección de especies y el desarrollo de clones genéticamente mejorados que respondan a los requerimientos actuales, así como la generación de variabilidad genética para afrontar los nuevos desafíos tienen una importancia fundamental.

Los programas de domesticación de especies forestales, en contraste con los de los cultivos agrícolas que empezaron hace unos 10.000 años, se encuentran en sus primeras etapas. El proceso de domesticación consiste en desviar el consumo de energía en sistemas que presentan ventajas adaptativas para la supervivencia en rodales naturales hacia la producción de madera y servicios ambientales, a través de la explotación y manipulación de la variabilidad genética (Bradshaw y Strauss, 2001). Para el caso particular del álamo el proceso de domesticación comenzó en Europa hacia fines del siglo 18 con la introducción de *P. deltoides* desde Estados Unidos (Schreiner, 1959), pero el primer programa de mejoramiento se inició en 1912 en el Real Jardín Botánico de Kew en Londres, Inglaterra (Henry, 1914). En la actualidad 37 países de América, Asia, Australasia y Europa llevan a cabo programas con muy diferentes enfoques y tecnologías que van desde la hibridación tradicional para la creación de nuevos cultivares hasta las más sofisticadas investigaciones moleculares sobre la estructura del genoma (Stanton, 2009). Mediante la aplicación nuevos métodos de mejoramiento molecular los tiempos dedicados a la obtención de nuevas variedades pueden acelerarse significativamente ya sea por el uso de genes de floración temprana, la selección asistida por marcadores (MAS), selección genómica y/o la utilización de las más novedosas técnicas como la cisgénesis, la mutagénesis dirigida por oligonucleótidos (ODM), las nucleasas dirigidas a sitios específicos (SDR)/Cas9 y el silenciamiento de genes mediante ARNi (Stanton *et al.* 2010; Evans *et al.*, 2014; Biswal *et al.*, 2015; Guerra *et al.*, 2016; Fladung, 2016; Kersten *et al.*, 2016).

Desde su creación en 1992, el Registro Internacional de Cultivares de Álamo (Viart, 1992) da cuenta de los logros realizados por dichos programas con más de 125 genotipos élite que se encuentran en uso alrededor del mundo (FAO, 2008).

Gracias a la mejora genética puede lograrse, entre otras cosas, mayor productividad; mejor calidad del producto; adaptación a áreas marginales de cultivo; reducción del turno de aprovechamiento, y de los costos de establecimiento, cosecha y/o procesos industriales.

La obtención de árboles con una arquitectura de copa que les permitan capturar la luz de forma más eficiente, que concentren la producción de fotosintatos en el tallo, que presenten menor cantidad de ramas, entrenudos más largos, mejor aptitud y comportamiento en los procesos de transformación de la madera para fines específicos, entre otras características, mejorarán la calidad y cantidad del producto final.

La primera decisión genética de importancia para iniciar tanto un programa de plantación como un programa de mejora es la elección de la especie adecuada (White *et al.*, 2007).

No existe un acuerdo en la determinación del número de especies del género *Populus*, los más conservadores consideran que existen unas 32 especies (Tabla 1) (Eckenwalder, 1996; Allaby, 1998) mientras que otros autores consideran que existen unas 85 especies, de las cuales 60 se encuentran en China (Zhenfu *et al.*, 1999).

Solamente doce especies han sido escogidas por los mejoradores para el desarrollo de sus programas. Cuatro de ellas son originarias de América del Norte (*P. balsamifera*, *P. deltoides*, *P. trichocarpa* y *P. tremuloides*) y ocho originarias de Europa y Asia (*P. alba*, *P. cathayana*, *P. ciliata*, *P. euphratica*, *P. maximowiczii*, *P. nigra*, *P. simonii* y *P. tremula*) (Stanton, 2009). Entre ellas, las pertenecientes a la sección *Aigeiros*, han sido las más ampliamente utilizadas.

Se estima que más del 90 % del álamo cultivado en el mundo corresponde a especies puras o combinaciones híbridas de especies de esta sección (Thielges, 1985). Ello se debe principalmente a la facilidad de hibridación, la adaptabilidad a regiones templadas y subtropicales y la posibilidad de propagación vegetativa.

Tabla 1: Especies del género *Populus*.
Adaptada de Dickmann and Kuzovkina, 2008.

Sección	Taxón
Abaso	<i>P. mexicana</i> Wesmael
Turanga	<i>P. euphratica</i> Olivier
	<i>P. ilicifolia</i> (Engler) Rouleau
	<i>P. pruinosa</i> Schrenk
Leucoides	<i>P. glauca</i> Haines
	<i>P. heterophylla</i> Linnaeus
	<i>P. lasiocarpa</i> Oliver
Aigeiros	<i>P. deltoides</i> Marshall
	<i>P. fremontii</i>
	<i>P. nigra</i> Linnaeus
Tacamahaca	<i>P. angustifolia</i> James
	<i>P. balsamifera</i> Linnaeus
	<i>P. cathayana</i> Rehder
	<i>P. ciliata</i> Royle
	<i>P. koreana</i> Rehder
	<i>P. laurifolia</i> Ledebour
	<i>P. maximowiczii</i> Henry
	<i>P. simonii</i> Carrière
	<i>P. suaveolens</i> Fischer
	<i>P. szechuanica</i> Schneider
	<i>P. trichocarpa</i> Torrey & Gray
	<i>P. yunnanensis</i> Dode
Populus	<i>P. alba</i> Linnaeus
	<i>P. guzmanantlensis</i> Vazquez & Cuevas
	<i>P. monticola</i> Brandegees
	<i>P. simaroa</i> Rzedowski
	<i>P. adenopoda</i> Maximowicz
	<i>P. gamblei</i> Haines
	<i>P. grandidentata</i> Michaux
	<i>P. sieboldii</i> Miquel
	<i>P. tremula</i> Linnaeus
	<i>P. tremuloides</i> Michaux

En esta sección merecen destacarse *Populus deltoides* Marshall y *Populus nigra* Linnaeus.

Populus deltoides tiene un amplio rango de distribución que va desde el sudeste hasta el centro-oeste de Estados Unidos y sur de Canadá. Se desarrolla bien en suelos bajos aluvionales y corredores ribereños de textura franco limosa o arenosa, pero también se lo encuentra en áreas montañosas, algunas de ellas con frecuentes episodios de sequía, y es un invasor común de sitios perturbados. También se lo encuentra en las dunas a lo largo de la costa del Lago Michigan (Dickmann and Kuzovkina, 2008). En los mejores sitios del Delta del Mississippi, puede crecer más de 4 m por año en altura durante las etapas juveniles y desarrollar un fuste de 3 m de diámetro (Knowe *et al.*, 1998), y puede llegar a producir más de 145 m³ de madera para pasta en una rotación de 12 años (McKnight, 1970). Algunos genotipos presentan problemas de enraizamiento durante la propagación agámica, por lo cual esta

característica, que constituye un importante criterio de selección, debe ser tenida muy en cuenta en esta especie.

Se puede cruzar con facilidad con otras especies. El primer híbrido natural data de 1755 y los híbridos artificiales (realizados principalmente con *P. nigra* y *P. trichocarpa*) tomaron popularidad a principios del siglo XX (Henry, 1914).

Debido a su alta tasa de crecimiento, excelente forma, la adaptabilidad a distintas condiciones de sitio, facilidad de propagación, y diversidad genética en el área de distribución natural, ha sido, sin lugar a dudas, la especie más importante en todos los programas de mejoramiento (Figura 2) y en plantaciones forestales de todo el mundo (Steenackers, 2000).



Figura 2: Ensayo de clones de *P. deltoides*. Southern Research Station. Stoneville, Estados Unidos.

Populus nigra es una especie agresiva originaria de Europa, norte de África y oeste de Asia con una amplia diversidad genética. Coloniza las áreas ubicadas en las inmediaciones de los ríos, así como cualquier otro sitio arenoso expuesto, después de las inundaciones estacionales (Figura 3). Los árboles adultos pueden alcanzar 40 m de altura y más de 2 m de diámetro y vivir unos 300 años (Weisgerber, 1999).

A diferencia de *P. deltoides* tiene un alto porcentaje de prendimiento a partir de estacas, siendo el porcentaje de enraizamiento superior al 80 %. La madera es de excelente calidad y por esa razón se lo utiliza en plantaciones destinadas a la producción de madera para aserrado y debobinado, y en programas de mejoramiento para la producción de híbridos interespecíficos en combinaciones con *P. deltoides* y *P. trichocarpa* de América del Norte y con *P. maximowiczii* y *P. simonii* de Asia.



Figura 3: Regeneración de *P. nigra* en las márgenes del río Paglia, Italia.

Debido a la alta densidad poblacional, la construcción de canales y diques y a la introducción de álamos exóticos en su región de origen, las poblaciones nativas se encuentran amenazadas o presentan un alto grado de introgresión. Esto dio origen a un importante programa colaborativo entre países europeos, denominado EUFORGEN (Vanden Broeck, 2003, www.euforgen.org), cuya finalidad es promover la conservación y el uso sustentable de los recursos genéticos forestales.

Dentro de la sección *Tacamahaca* se destacan *P. maximowiczii* Henry y *P. trichocarpa* Torrey & Gray. El primero se desarrolla hasta los 2000 m de altura en el noreste de China, este de Rusia, Japón y Corea, mientras que el segundo se encuentra distribuido en el oeste de América del Norte bajo la influencia del océano Pacífico desde el sur de California hasta Alaska.

P. maximowiczii es típico de los suelos con grava encontrados a orillas de los ríos, pero también puede colonizar suelos con cenizas volcánicas y laderas bajas de volcanes activos

(Haruki y Tsuyuzaki, 2001). Es la especie de origen asiático más conocida, los ejemplares adultos pueden alcanzar una altura de 30 m y un diámetro de 1,5 m. Ha sido ampliamente hibridada con *P. balsamifera*, *P. ciliata*, *P. deltoides*, *P. nigra*, y *P. trichocarpa*. Algunos híbridos han resultado altamente susceptibles a *Septoria musiva* Peck y/o a daños producidos por viento, nieve y hielo, posiblemente debido a una escasa cantidad y/o mala distribución de raíces (Figura 4).



Figura 4: Daño provocado por una tormenta de viento en híbridos con sangre de *P. maximowiczii*.

P. trichocarpa ha sido extensivamente utilizado en plantaciones y programas de hibridación, tiene rápido crecimiento en suelos aluvionales pudiendo alcanzar hasta 50 m de altura y 1,5 m de diámetro (DeBell, 1990). Puede ser clonada con facilidad, tiene un alto porcentaje de prendimiento, pero es susceptible a *Septoria musiva* Peck.

Sus excelentes características han sido la base del desarrollo de las plantaciones y de la industria de aserrío y papel en el noroeste de los Estados Unidos.

Dentro de la sección *Populus* se destaca ***Populus alba*** Linnaeus, originaria del norte de África, sur de Europa y centro-oeste de Asia. Esta especie tuvo un menor protagonismo en plantaciones y programas de mejoramiento. Debido a su capacidad de desarrollar nuevos brotes a partir de raíces, se ha naturalizado en aquellas áreas en donde fue introducida. Crece bien en una amplia gama de condiciones ecológicas y resulta tolerante a sequía, viento, salinidad y altas temperaturas. Sin embargo, su corteza es dañada por bajas temperaturas y frecuentemente desarrolla canchales bajo condiciones de estrés.

Otras especies que no han sido ampliamente utilizadas en programas de mejoramiento, pueden ser excelentes donantes de genes de tolerancia a factores de estrés. Tal es el caso de *P. euphratica* tolerante a altas temperaturas, sequía y salinidad (Zsuffa *et al.*, 1996), o de híbridos *P. balsamifera* x *P. maximowiczii* tolerantes a sequía y bajas temperaturas (Eckenwalder, 2001; Roller *et al.*, 1972). Estudios genómicos recientes revelan que varias de las familias génicas asociadas al control de la transcripción de genes en respuesta a estrés abiótico (el Mby, factores de unión a elementos que responden a etileno (ERF), zipper de leucina y WRKY), se encuentran expandidas en *P. euphratica* ha atravesado por un proceso de expansión de genes en comparación con su par mesófilo *P. trichocarpa* (Ma *et al.*, 2013).

Del mismo modo *P. simonii* puede ser una buena fuente de tolerancia al escarabajo asiático de antenas largas *Anoplophora glabripennis* (Figura 5) que perfora la corteza y taladra galerías en la madera produciendo considerables daños en plantaciones de Europa.



Figura 5: Escarabajo asiático de antenas largas *Anoplophora glabripennis*.

Teniendo en cuenta las condiciones ecológicas de las regiones en donde se cultiva el álamo en Argentina, la experiencia acumulada y las características de las distintas especies del género *Populus* con reconocida calidad para la producción de madera, podríamos decir que:

P. deltoides es la especie mejor adaptada a la región del Delta del Paraná (Alonzo, 1987; Cortizo *et al.*, 2005; Cortizo y Mema, 2006; Cortizo *et al.*, 2009; Cortizo y Monteverde, 2011; Piussan, 1995; Ragonese, 1993). Es también la especie más difundida en áreas de secano de la Provincia de Buenos Aires (Achinelli, 2006; Achinelli *et al.*, 2004) y si bien los híbridos de *P. xcanadensis* tienen poca difusión en las plantaciones comerciales podrían ser una alternativa muy interesante para dichas condiciones. De hecho existe una gran colección de estos híbridos en el Vivero Forestal de 25 de Mayo que debería ser más detalladamente evaluada.

Los híbridos de *P. xcanadensis* presentan buen desarrollo en la región de regadío de Cuyo, salvo Valle de Uco y otra áreas en donde el ataque de *Septoria musiva* es importante. En estos casos *P. deltoides* es una buena alternativa (Calderón, 2006; Calderón *et al.*, 2004).

En la Patagonia, dada su extensión y diferentes condiciones ecológicas, se presentan distintas alternativas. Los híbridos de *P. xcanadensis* son los más adecuados para la producción de madera de calidad en Norpatagonia (García, 2002; Davel *et al.*, 2008), mientras que la especie *P. nigra* parece tener mejor adaptación en Patagonia sur (Peri *et al.*, 2009) y para la instalación de cortinas forestales en toda la región. Sin embargo, si el ataque de *Septoria musiva* es importante, tal como sucede en el Valle medio e inferior del Río Negro y del Río Colorado, *P. deltoides* se presenta como una alternativa viable (Ares, 2002; García, 2002). Finalmente algunos clones de *P. trichocarpa* se han desarrollado exitosamente en Patagonia, aunque con menores crecimientos que los de *P. nigra* (Peri *et al.*, 2009).

Una vez definidas las especies y/o híbridos interespecíficos, la elección de los clones adecuados tiene una alta componente de experiencia local y por lo tanto es importante la instalación de ensayos en cada una de las regiones. Esta tarea viene siendo desarrollada en mayor o menor medida por varios grupos de trabajo pertenecientes al INTA y a distintas Universidades e Institutos, por lo que un contacto de los productores con los especialistas y extensionistas de cada región permitirá un buen asesoramiento.

En cuanto a los programas de mejoramiento, dado que la Argentina no cuenta con álamos nativos, deben valerse de la introducción de materiales exóticos (Cortizo *et al.*, 2005). Estos materiales pueden obtenerse mediante recolecciones en donde se desarrolla naturalmente la especie o mediante introducciones desde otros programas de mejora o en colecciones vivas en distintos Institutos, Jardines Botánicos y Universidades debido a la imposibilidad de conservación de las semillas en bancos de germoplasma. Aún los países que cuentan con álamos nativos en donde pueden realizarse campañas de recolección, recurren a introducciones desde otros países o regiones, dado que no siempre se encuentra la variabilidad

deseada. Así por ejemplo, no se dispone de individuos resistentes a cancrisis en poblaciones de *P. trichocarpa*, la cual debe ser introducida desde otras especies tales como *P. deltoides*.

La información disponible hoy en día nos facilita un mejor entendimiento de la variación alélica asociada a rasgos comercialmente importantes (Cervera *et al.*, 2004; Wegrzyn *et al.*, 2010) y a la elección de los materiales adecuados.

También pueden generar variabilidad genética mediante cruzamientos o por la aplicación de otras tecnologías tales como la ingeniería genética, la mutagénesis y la edición génica (Bradshaw and Strauss, 2001; Cortizo, 2006; White *et al.*, 2007; Fladung, 2016).

En nuestro país se han introducido principalmente clones de especies puras e híbridos de *P. deltoides*, *P. nigra*, *P. alba* y *P. trichocarpa* y semillas de *P. deltoides* provenientes de e árboles plus en la región del Delta del Mississippi y de *P. trichocarpa* del noroeste de Estados Unidos. Estos materiales han constituido la base para el desarrollo de los programas de mejoramiento y la selección de los clones que actualmente se encuentran en cultivo.

Paralelamente al proceso de introducción se iniciaron sendos programas de mejoramiento local que generaron nuevos genotipos a partir de hibridaciones intra e interespecíficas utilizando principalmente *P. deltoides* y *P. nigra*. En la figura 6 se muestra el esquema del programa de mejoramiento del álamo llevado a cabo en la E.E.A. Delta del Paraná, que permitió desarrollar e inscribir en el Registro Nacional de Cultivares los siguientes clones de álamo: Carabelas INTA (Res. INASE 168/08), Guayracá INTA (Res. INASE 199/2015), Ñacurutú INTA (Res. INASE 196/2015), Paycarabí INTA (Res. INASE 361/2016) y Hovyú INTA (Res. INASE 364/2016). Entre ellos Carabelas INTA liberado en el 2008 participa en alrededor de un 20% del volumen de material de propagación de álamo utilizado para la instalación de plantaciones comerciales en el Delta, mientras que el resto, de inscripción más reciente, se encuentran en proceso de expansión (Cortizo. *et al.*, 2014; Cortizo. *et al.*, 2015; Cortizo. *et al.*, 2016).

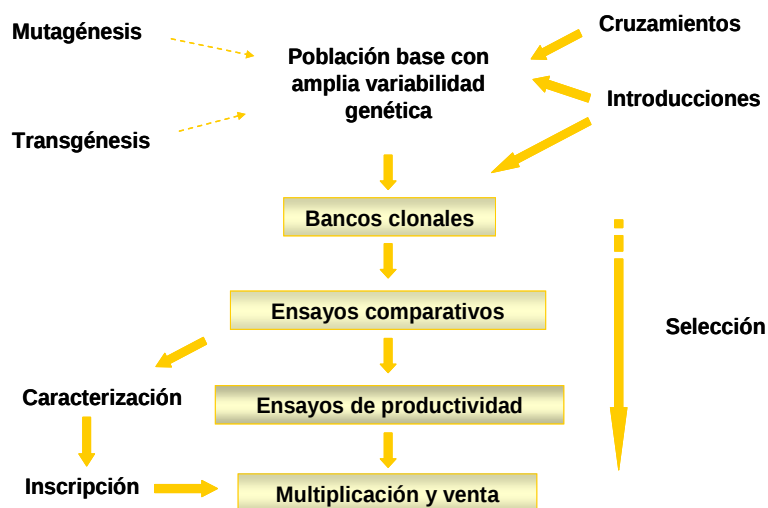


Figura 6: Esquema del programa de mejoramiento del álamo de la E.E.A. Delta del Paraná.

A éstos se sumaron otros programas desarrollados por otras instituciones y empresas del sector, como por ejemplo el llevado a cabo por el Centro de Investigaciones y Experiencias Forestales (CIEF). Sin embargo, el proceso es continuo por lo que se hace necesario seguir trabajando en la producción de material mejorado que asegure la adaptabilidad, productividad y sostenibilidad del recurso forestal (Cortizo, 2006).

La mayor parte de los programas utilizan principalmente dos estrategias: los cruzamientos intraespecíficos o interespecíficos y la selección clonal (Bisoffi, 1990; Bisoffi and Gullberg, 1996; Stanton *et al.*, 2010). La hibridación interespecífica permite explorar un rango más amplio de la variación genética existente (Riemenschneider *et al.*, 2001; Stanton *et al.*, 2014) y es común en aquellos programas que operan en latitudes mayores 32°, esta estrategia es reemplazada por mejoramiento recurrente intraespecífico de *P. deltoides* en latitudes menores con la finalidad de mantener la adaptación fenológica al corto fotoperíodo otoñal (Stanton, 2009).

Los híbridos combinan las características de sus padres, dado que se hereda tanto lo bueno como lo malo, es muy recomendable utilizar los mejores genotipos y por esta razón es crucial la existencia de programas de mejoramiento para las especies puras (Denison and Kietzka, 1992). Sin embargo, mantener esquemas de producción de híbridos y de selección recurrente resulta altamente costoso y muy pocos países lo están llevando a cabo.

Asociado a la técnica de hibridación aparece el concepto de superioridad híbrida, para indicar complementariedad (debida a genes de acción aditiva) cuando el híbrido combina características deseadas de ambos padres y heterosis o vigor híbrido (debida a genes de acción no aditiva), toda vez que el híbrido es superior, generalmente en términos de crecimiento, a la media de los dos padres. Así por ejemplo, en los híbridos interespecíficos de *P. xcanadensis*, se complementan características de ambos padres. El parental *P. deltoides* aporta rápido crecimiento, buena calidad de madera y resistencia a la mayoría de las enfermedades de la hoja y la corteza, mientras que *P. nigra* suministra resistencia a virus y buena habilidad de enraizamiento.

Un ejemplo de vigor híbrido lo constituyen los híbridos de *P. xgenerosa*, donde la superioridad observada para la variable crecimiento puede ser explicada por la acción de alelos dominantes en altura y en diámetro provenientes de *P. trichocarpa* y *P. deltoides* respectivamente (Bradshaw and Stettler, 1995).

Los híbridos tienen un gran potencial como exóticas toda vez que puedan generarse árboles para ambientes específicos o ambientes marginales (Van Wyk *et al.*, 1988), con mayor resistencia a heladas, plagas y enfermedades, o con ciertas propiedades de madera. En la mayoría de los casos la disponibilidad y accesibilidad al material floral y la facilidad con que se propaguen vegetativamente los híbridos, contribuye de gran manera a su utilización operacional. Los híbridos F₁ son los genotipos más frecuentemente utilizados en plantaciones comerciales (Chauhan *et al.*, 2004; Stettler *et al.*, 1988), habiendo pocos ejemplos de generaciones más avanzadas de mejora (Stettler *et al.*, 1996).

La introducción de genes mediante retrocruza, utilizada para mejorar alguna característica gobernada por genes de expresión cualitativa, fue utilizada en Estados Unidos al retrocruzar híbridos de (*P. deltoides* x *P. maximowiczii*) x *P. deltoides*. En este caso la estrategia permitió mejorar la capacidad de enraizamiento de *P. deltoides* manteniendo su tolerancia a cancrisis (Ostry and Berguson, 1993). La retrocruza podría ser una herramienta de utilidad para incorporar tolerancia a *Septoria musiva* en híbridos de *P. xcanadensis*. La combinación de retrocruza y selección asistida por marcadores moleculares o selección genómica, disponible hoy en día gracias al desarrollo de mapas de alta resolución y sofisticadas técnicas de marcado de los cromosomas, permitiría mejorar los resultados al detectar los individuos que recuperaron la mayor proporción del fondo genético de la especie recurrente (Peleman and van der Voort, 2003; Zhang *et al.*, 2006; Guerra *et al.*, 2016).

Además de estas estrategias que permiten la liberación de clones en el corto plazo, deberían llevarse a cabo programas de infusión de variabilidad a partir de poblaciones externas y de selección recurrente, como se mencionó previamente, para la concentración de alelos favorables (White, 2007).

La realización de cruzamientos es frecuentemente realizada en invernáculo utilizando ramas floríferas extraídas de árboles adultos de al menos 6 años de edad. Nuestro programa utiliza una versión adaptada del protocolo de Stanton y Shuren (2001) que nos permite tener

una adecuada progenie (Figura 7) en un período de dos a tres meses (Cortizo y Monteverde 2013)



Figura 7: Plantas madres durante el proceso de cruce y maduración de amentos (izq.), amentos maduros y semillas germinadas (centro) y plántulas repicadas a bandejas (der.).

Para aumentar la eficiencia programa de mejora se puede acortar el período correspondiente a la fase juvenil en donde el álamo no produce yemas florales modulando por ejemplo la expresión de los genes que controlan la floración (Constants/flowering locus T) (Böhlenius *et al.*, 2006; Hsu *et al.*, 2006)

Una vez lograda una amplia variabilidad genética se puede iniciar la selección, la cual se ve favorecida por la relativa facilidad y precisión de los métodos de evaluación de clones y la factibilidad de propagación vegetativa que permite la maximización de los beneficios en el corto plazo. El criterio de selección uniformemente aplicado en todos los programas de mejoramiento es el crecimiento, debido a que es la base biológica del retorno económico de las plantaciones. La tolerancia a enfermedades (Figura 8) juega también un papel de vital importancia, pues las enfermedades han sido la principal causa de la necesidad del reemplazo clonal en plantaciones comerciales, tal como sucedió en Argentina (Cortizo *et al.*, 2006).



Figura 8: daño provocado en la madera por canchales de *Septoria musiva* Peck (izq.). Pústulas de *Melampsora medusae* Thuem (der.).

La tolerancia a insectos plaga es también de gran importancia, un buen ejemplo es la tolerancia al barrenador (*Cryptorhynchus lapathi*) encontrada en *P. maximowiczii* (Hannon *et al.*, 2008; Broberg *et al.*, 2010).

Otras características ampliamente utilizadas son rectitud del fuste; disposición, tamaño y ángulo de inserción de las ramas, tolerancia a plagas y a condiciones desfavorables del

ambiente (sequías, inundaciones, etc.). En los últimos años, una mayor demanda de calidad de la materia prima por parte de las industrias (Cortizo *et al.*, 2004), ha obligado a los mejoradores a introducir criterios de selección para calidad de madera, entre los cuales la densidad básica es la más utilizada (Pryor y Willing, 1983). Solamente algunos programas consideran otros atributos, tales como tensiones de crecimiento, estabilidad dimensional, colapso (Zobel, 1992; Cortizo *et al.*, 2004; Cortizo *et al.*, 2016).

Todos estos caracteres exhiben una importante variación genética y responden adecuadamente a la metodología de selección clonal (Dunlap and Stettler, 1996; Marron *et al.*, 2007; Dillen *et al.*, 2011). En la actualidad se están empezando a tener en cuenta características relacionadas a la eficiencia del uso del agua (Fichot *et al.*, 2010).

Dada la gran cantidad de criterios a tener en cuenta a la hora de seleccionar, los mejoradores utilizan una mezcla de estrategias definidas en base a criterios biológicos y logísticos que son aplicadas en las sucesivas etapas de multiplicación vegetativa. Así por ejemplo, es posible seleccionar adecuadamente individuos tolerantes a enfermedades en etapas tempranas, retrasando la selección por crecimiento, forma y características de la madera (Cortizo, 2006). Sin embargo, la alta correlación genética juvenil-adulta y el desarrollo de marcadores moleculares han permitido acortar los tiempos de selección (Atwood *et al.*, 2002; Bailleres *et al.*, 2002; Greaves *et al.*, 1995; Gwaze *et al.*, 2002; Turner, 2001; Riemenschneider *et al.*, 2001; White *et al.*, 2007).

Las estrategias de evaluación y selección en álamo difieren de las utilizadas en la mayoría de las especies de árboles y otros cultivos, debido a la cantidad de semillas que pueden ser generadas y a la facilidad de propagación agámica de la progenie (Riemenschneider *et al.*, 2001). El número de genotipos se reduce secuencialmente a través de las distintas etapas de evaluación en concordancia con los incrementos del número de replicaciones, el espacio, los lugares de prueba, y la edad de rotación (Cooper, 1976).

Dado el amplio rango de usos de la madera, la selección de los genotipos superiores se centró también en una amplia gama de criterios definidos en base a cuestiones biológicas y logísticas, los cuales fueron aplicados en las sucesivas etapas del programa. Este método conocido como “de niveles independientes de descarte” se aplicó por primera vez a principios de la década del 40 (Hazel y Lush, 1942) y es ampliamente utilizado por los mejoradores de álamo (Cortizo, 2005; Cortizo, 2011; Stanton, 2009; Stanton *et al.*, 2010; Zamudio *et al.*, 2012).

Actualmente existe un enfoque alternativo para asistir la selección clonal, el “ideotipo”, que es un modelo conceptual que describe las características deseables (de crecimiento, fisiológicas, ecológicas, morfológicas, del fuste, madera, y raíces) que conllevan una mayor producción en un sistema silvicultural intensivo (Dickmann, 1985; Dickmann y Keathley, 1996).

El tamaño de la población de mejora se va reduciendo a medida que vamos avanzando en las distintas etapas del programa (bancos de progenie, bancos clonales, ensayos comparativos) al mismo tiempo que el número de repeticiones por clon y tamaño de las parcelas se va incrementando.

La utilización de un diseño single tree-plot en fila-columna durante las primeras etapas permite mejorar el muestreo de la variación ambiental del sitio y reduce el error de varianza (Gezan *et al.*, 2006), lo cual sumado al análisis mediante modelos mixtos posibilita una adecuada precisión para la selección de los mejores genotipos en comparaciones clonales (Zamudio *et al.*, 2008).

La identidad genética de los individuos de un mismo clon no es garantía de que estos exhibirán exactamente las mismas características. La modelación ambiental del genotipo da origen al fenotipo y puede ser considerablemente distinto según el ambiente (norma de reacción) por eso estudios de estabilidad fenotípica a través de los sitios en donde se va a desarrollar el cultivo son de gran importancia. Así mismo, también requieren especial atención los estudios de interacción genotipo ambiente que permiten identificar los mejores clones para cada una de las situaciones de cultivo.

Los clones seleccionados son multiplicados y caracterizados en base a los descriptores establecidos en cada país. En nuestro caso 58 características en estaqueo y 13 en árboles adultos deben ser observadas por un período de al menos tres años de acuerdo con la normativa vigente (<http://www.inase.gov.ar/tikiwiki/tiki-index.php?page=rncRnpc>) para su inscripción en el Registro Nacional de Cultivares. Así mismo la Comisión Internacional del Álamo posee un registro Internacional de clones del género cuya versión actualizada puede encontrarse en www.fao.org/forestry/site/ipc.

Novedosas aproximaciones han sido parcialmente utilizadas por distintos programas, entre ellas podemos mencionar: la fusión de protoplastos (Wakita *et al.*, 2005), la inducción de poliploides (Mashkina and Isakov, 2002), pero sin dudas la genómica y la transformación genética son las que han generado grandes progresos en el conocimiento y manipulación de características de importancia económica (Boerjan, 2005; Merkle and Nairn, 2005; Wegrzyn *et al.*, 2010).

Dentro de estas aplicaciones los marcadores han sido particularmente útiles como fingerprint tanto a nivel científico como comercial (Fossati *et al.*, 2005; Rahman and Rajora, 2002; Rajora and Rahman, 2003). En nuestro país se han desarrollado marcadores microsatélites (Garay *et al.*, 2009) utilizados en la diferenciación de los clones actualmente inscriptos en el Registro Nacional de Cultivares (Cortizo, 2009). Los programas de mejoramiento más avanzados han incorporado marcadores moleculares para facilitar el proceso de selección de genes específicos (en general los relacionados a resistencia a roya, crecimiento, duración del período vegetativo, etc.). La aplicación de esta metodología fue posible gracias a la generación de mapas genéticos de alta resolución de las características de interés como los desarrollados en Estados Unidos (Bradshaw and Stettler, 1995) y Francia (Villar *et al.*, 1996) y la posterior secuenciación del genoma (<http://genome.jgi-psf.org/Poptr1/Poptr1.home>; Tuskan *et al.*, 2006; Wulschleger *et al.*, 2002).

Asimismo, el álamo fue el primer árbol en ser modificado genéticamente en 1986 (Filatti *et al.*, 1987) utilizando los genes *Cry* de *Bacillus thuringiensis*, y se dispone hoy día de plantaciones de dos clones de álamo resistentes a insectos a escala comercial en China (FAO, 2008). Existen en la bibliografía numerosos ejemplos de eventos de transformación que involucran resistencia a herbicidas (Confalonieri *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2008; Meilan *et al.*, 2002), tolerancia a plagas (Ellis and Raffa, 1997; Genisse *et al.*, 2003; Zhang *et al.*, 2005), resistencia a hongos (Liang *et al.*, 2001), contenido de lignina (Boerjan *et al.*, 1997; Hu *et al.*, 1999), modificaciones en el metabolismo del nitrógeno (Boerjan, 2005; Merkle and Nairn, 2005), esterilidad (Brunner *et al.*, 2007), fitoremediación (Chen *et al.*, 2003; Doty, 2008; Doty *et al.*, 2000; Doty *et al.*, 2007; Merkle *et al.*, 2007), etc.

El desarrollo de tecnologías de secuenciación automática permiten además, mapear la variación alélica y deducir la función génica a través de la asociación del fenotipo y marcadores funcionales generados por la técnica de SNPs (Polimorfismos de un solo nucleótido) (Cronk, 2005; Gonzalez-Martinez *et al.*, 2007; Neale and Savolainen, 2004; Varshney *et al.*, 2005).

Ya se encuentran algunos ejemplos de silenciamiento de genes mediante ARNi, tal es el caso de la desregulación del gen GUT12 en *P. deltoides* para incrementar favorecer la degradación de las paredes celulares en el proceso de obtención de biocombustibles (Biswal *et al.*, 2015).

El camino recorrido desde el inicio de la domesticación fue muy importante. Sin embargo, para poder afrontar de una manera más eficiente las exigencias de continuas ganancias genéticas para los rasgos que permiten beneficios económicos reconocidos y responder a las demandas que puedan ir surgiendo por la aparición de nuevos productos o expectativas de mercado, reduciendo los riesgos económicos y ambientales asociados a la silvicultura clonal, los mejoradores del álamo deben enfrentar el gran desafío de mejorar el manejo de la diversidad genética y los protocolos de selección (Bastien, 2010).

Entre los principales retos se destacan:

- ✓ Mejorar la precisión del proceso de selección
- ✓ La incorporación de resistencia durable a plagas y enfermedades
- ✓ La mejora de los híbridos interespecíficos favoreciendo la complementación génica
- ✓ La integración del concepto de plasticidad fenotípica
- ✓ La combinación de alelos y genotipos favorables en las poblaciones que serán utilizadas como base en el mejoramiento a largo plazo
- ✓ El ajuste de la intensidad de selección y la reducción de los costos de la selección asistida por marcadores
- ✓ La incorporación de la selección genómica, aunque este punto requerirá de genetistas moleculares y mejoradores

Bibliografía

- Achinelli, F. 2006. Silvicultura de álamos y sauces en la pampa húmeda. Jornadas de Salicáceas: 21-36.
- Achinelli, F.; Denegri, G. Y Marlats, R. 2004. Evolución y perspectivas del cultivo de Salicáceas en la pampa húmeda Argentina. SAGPyA Forestal N° 32: 14-23.
- Allaby, M. (ed.) 1998. A Dictionary of Plant Sciences. Oxford University Press, Reading, UK.
- Alonzo, A. 1987. Estado actual del mejoramiento de Salicáceas en la Argentina. Actas del Simposio sobre Silvicultura y Mejoramiento genético de especies forestales. Bs. As. CIEF. Tomo I: 157-171.
- Ares, A. 2002. Changes through time in traits of poplar clones in selection trials. New Forests 23: 105–119.
- Atwood, A.; White, T. L. and Huber, D. A. 2002. Genetic parameters and gains for growth and wood properties in Florida source loblolly pine in the southern United State. Can. J. For. Res. 32: 1025-1038.
- Bailleres, H.; Davrieux, F. and Ham-Pichavant, F. 2002. Near infrared analysis as a tool rapid screening of some major wood characteristics in a Eucalyptus breeding program. Ann. For. Sci. 59: 479-490.
- Bastien, C. 2010. How can poplar breeding benefit from applied genomics? Book of abstracts. Fifth International Poplar Symposium 'Poplars and willows: from research models to multipurpose trees for a bio-based society'. Orvieto, Italy. 20 – 25 September.
- Bisoffi, S. 1989. Recent developments of poplar breeding in Italy. Proceedings of recent developments in poplar selection and propagation techniques. IUFRO: 1-28.
- Bisoffi, S. 1990. The development of a breeding strategy for poplars. Trab. Ad Hoc Committee for Poplar and Willow breeding. Meeting of International Poplar Commission. 19-23 March, Buenos Aires, Argentina.
- Bisoffi, S. and Gullberg, U. 1996. Poplar breeding and selection strategies. Ed: Stettler, R.F., Bradshaw, H.D. Jr., Heilman, P.E., and Hinckley, T.M. Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canadá: 139-158.
- Boerjan, W. 2005. Biotechnology and the domestication of forest trees. Current Opinion in Biotechnology 16: 159-166.
- Boerjan, W., Baucher, M., Chabbert, B., Petit-Conil, M., Leple, J.-C., Pilate, G., Cornu, D., Monties, B., Inze, D., Van Doorsselaere, J., Jouanin, L. and Van Montagu, M. with Tsai, C. J., Podila, G. K., Joshi, C. P., and Chiang, V. L. 1997. Genetic modification of lignin biosynthesis in quaking aspen and poplar. In Micropropagation, Genetic Engineering, and Molecular Biology of *Populus*. Section V. Chapter 26. Edited by N. B. Klopfenstein, Y. W. Chun, M.S. Kim, and M. R. Ahuja. USDA Forest Service Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. General Technical Report RM-GTR-297, Fort Collins, CO. pp. 193-205.
- Böhlenius, H.; Huang, T.; Charbonnel-Campaa, L.; Brunner, A.M.; Jansson, S. et al. 2006. CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. Science 312:1040–43
- Bradshaw, H.D., Jr., and Stettler, R.F. 1995. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. 4. Mapping QTLs with large effects on growth, form, and phenology in a forest tree. Genetics, 139: 963-973.
- Bradshaw, H.D. and Strauss, S. 2001. Breeding strategies for the 21st Century: domestication of poplar. In Poplar culture in North America. Part B. chapter 14. Edited by: Dickmann, D.I., Isebrand, J.G.,

- Eckenwalde, J.E. and Richardson, J.. NCR Research Press, National research Council of Canada, Ottawa, Ontario Canada: 383-394.
- Broberg, C.L.; Inkster, J.A.H. and Borden, J.H. 2010. Phenological and chemical differences among hybrid poplar clones (Salicaceae) varying in resistance to *Cryptorhynchus lapathi* (L.) (Coleoptera: Curculionidae). *Biochemical Systematics and Ecology* 38, 29–48.
- Brunner, A.; Li, J.; DiFazio, S.; Shevchenko, O.; Montgomery, B.; Mohamed, R.; Wei, H.; Ma, C.; Elias, A.; Van Wormer, K., and Strauss, S. 2007. Genetic containment of forest plantations. *Tree Genetics and Genomes* 3: 75-100.
- Calderón, A. 2006. Silvicultura y situación de los álamos en Cuyo. *Jornadas de Salicáceas*: 71-79.
- Calderón, A.; Bustamante, J.; Riu, N., Settepani, V. y Perz, S. 2004. Red de ensayos de adaptación y comportamiento de los clones de álamos en la región regadía de Cuyo. *SAGPyA Forestal* N° 32: 31-35.
- Carle, J. 2016. Trends & Perspectives in Poplar & Willow Cultivation: Global Synthesis. 25th Session of the International Poplar Commission (IPC). Berlín. Alemania.
https://ipc25berlin2016.com/fileadmin/allgemein/pdf/veranstaltungen/IPC25_2016/Plenary_4/Carle_JB_Global_Synthesis_Keynote_Plenary_16_Sept_2016.pdf
- Cervera, M.T.; Sewell, M.M.; Faivre-Rampant, P.; Storme, V. and Boerjan, W. 2004. Genome mapping in *Populus*. In: Kumar, S. and Fladung, M. (eds.) *Molecular Genetics and Breeding of Forest Trees*. The Haworth Press, Philadelphia, Pennsylvania: 387–410.
- Chauhan, N.; Negi, M.; Sabharwal, V.; Khurana, D. and Lakshmikumaran, M. 2004. Screening interspecific hybrids of *Populus* (*P. ciliata* × *P. maximowiczii*) using AFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics* 108: 951-957.
- Chen, J., Dai, L.-Y., Wang, X.-P., Tian, Y.-C., and Lu, M.-Z. 2005. The *cry3Aa* gene of *Bacillus thuringiensis* Bt886 encodes a toxin against long-horned beetles. *Applied Microbiology and Biotechnology* 67: 351-356.
- Confalonieri, M.; Belenghi, B.; Balestrazzi, A.; Negri, S.; Facciotto, G.; Schenone, G. And Delledonne, M. 2000. Transformation of elite white poplar (*Populus alba* L.) cv. ^Villafranca^ and evaluation of herbicide resistance. *Plant Cell Reports* 19: 978-982.
- Cooper DT. 1976 Cottonwood breeding strategies for the future. *Proceedings, Symposium on Eastern Cottonwood and Related Species*: 151–155.
- Cortizo S. 2005. Álamos en el Delta. Capítulo III. En: *Mejores árboles para más forestadores. El programa de producción de Material de propagación Mejorado y el Mejoramiento Genético en el Proyecto Forestal de Desarrollo*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca, y Alimentos: 137-160.
www.sagpya.mecon.gov.ar/new/0-0/forestacion/biblos/protapa.pdf
- Cortizo, S. 2006. Mejoramiento genético del álamo. *Jornadas de Salicáceas 2006*: 102-106.
- Cortizo, S. 2009. Identificación clonal. Importancia en la certificación de viveros de Salicáceas. *Jornadas Salicáceas*: 8 pp.
- Cortizo S. 2011. Mejoramiento genético del álamo, una ciencia en apoyo a la producción forestal sostenible. 3^{er} Congreso Internacional de las Salicáceas en Argentina. Neuquén. Argentina: 14 pp.
http://64.76.123.202/new/0-0/forestacion/salicaceas/jornadas%20salicaceas%202011/Actas/Trabajos_completos_Formato%20pdf/CORTIZO_D.pdf
- Cortizo, S.; Abiatti, N. y Mema, V. 2009. Nuevas posibilidades para ampliar la diversidad clonal de las plantaciones de álamo del Delta del Paraná. *Jornadas de Salicáceas*: 8 pp.
- Cortizo, S.; Borodowski, E.; Mema, V. y Suárez, R. 2005. Crecimiento de cinco clones de álamo en el Delta del Paraná. I. Ensayo comparativo clonal. III Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. AFOA.: 10 pp.
- Cortizo, S.; Cerrillo, T.; Thomas, E. y Monteverde, M.S. 2016. Subprograma Salicáceas. (*Salix* y *Populus*): 85-112. En *Domesticación y Mejoramiento de Especies Forestales* / Martín Alberto Marcó *et al.*; editado por Martín Alberto Marcó; Carolina Isabel Llavallol; fotografías de Cintia V. Acuña *et al.* - 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Ministerio de Agroindustria. Unidad para el Cambio Rural, UCAR, 2016. 422 p. ISBN 978-987-1873-40-1
- Cortizo, S. y Mema, V. 2006. Crecimiento de nuevos clones de álamo en el Delta del Paraná. Resultados de un ensayo comparativo clonal. *Actas de las XXI Jornadas Forestales de Entre Ríos*. E.E.A. Concordia, INTA: 6 pp.
- Cortizo, S.; Mema, V.; Graciano, C.; Abiatti, N. y Guiamet, J. 2006. Efecto de la roya del álamo sobre el follaje y el crecimiento. *Jornadas de Salicáceas 2006*: 207-214.

- Cortizo, S.; Mema, V.; Pathauer, P. and Lopez, G. 2004. Basic wood density estimation using Pilodyn inbreeding programs of *Populus spp.* Proceedings of the 22° Session International Poplar Commission: 129.
- Cortizo, S. y Monteverde, S. 2011. Nuevos genotipos para diversificar las plantaciones del Delta del Paraná. Resultados de un ensayo comparativo clonal. Jornadas Salicáceas: 8 pp.
- Cortizo, S.; Monteverde, M. S. y Abbiati, N. 2016. Diferencias físicas y mecánicas de la madera de cuatro clones de *Populus deltoides* seleccionados por el Programa de Mejora de INTA. En: J.A. López; L.F. Fornes (Ed.), VII Reunión GemFO (37-40). Libro digital, DXReader. ISBN 978-987-42-1792-9.
- Cortizo, S.; Monteverde, S.; Fernandez Tschierder, E.; Refort, M.; Taraborelli, C.; Keil, G.; Abbiati, N. 2014. Características técnicas de un nuevo genotipo de álamo para su inscripción en el Registro Nacional de Variedades. En: Jornadas de Salicáceas 2014. ISSN 1850-3543: 10 pp.
- Cortizo, S. y Monteverde, M.S. 2013. Programa de mejoramiento de álamo del INTA. Selección de genotipos en poblaciones obtenidas mediante cruzamientos controlados. En: 4^{to} Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. AFOA: 13 pp.
- Cortizo, S.; Monteverde, M. S.; Refort, M.M., Keil, G. y Abbiati, N. 2015. Guayracá INTA, un nuevo clon de álamo remitido a inscripción en el Registro Nacional de Variedades. En: XXIX Jornadas Forestales de Entre Ríos. ISSN: 2469-0147: 5 pp.
- Cronk, Q. C. B. 2005. Plant eco-devo: the potential of poplar as a model organism. New Phytologist 166: 39-48.
- Davel, M.; Havrylenko, S. y Barbé, A. 2008. Estudio exploratorio para el desarrollo de forestaciones de Salicáceas en tres zonas de la patagonia. Patagonia Forestal. Año 2008, Nº 1 y Nº 2: 14 pp.
- DeBell, D.S. 1990. *Populus trichocarpa* Torr. & Gray. Black Cottonwood. In R.M. Burns and B.H. Honkala (editors), Silvics of North America. Vol. 2: Hardwoods. Washington DC, USA: U.S.D.A. ForestService Agriculture Handbook 271. p. 570-576.
- Denison, N.P. and J. E. Kietzka. 1992. The use and importance of hybrid intensive forestry in South Africa IUFRO Conference: Resolving Tropical Forest resource Concerns through Tree Improvement, Gene Conservation and Domestication of New Species. Cartagena and Cali, Colombia, 348-358.
- Dickmann, D.I. 1985. The ideotype concept applied to forest trees. In: Cannell, M.G.R., Jackson, J.E. (Eds.), Attributes of trees as crop plants. Inst. of Terrestrial Ecol., Huntington, England, pp. 89-101.
- Dickmann, D.I. 2001. An overview of the genus *Populus*. Ed: Dickmann, D.I., Isebrand, J.G., Eckenwalde, J.E. and Richardson, J. Poplar culture in North America. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canadá: 1-42.
- Dickmann, D.I. 2006. Silviculture and biology of short-rotation woody crops in temperate regions: Then and now. Biomass & Bioenergy 30: 696-705.
- Dickmann, D.I., Keathley D.E., 1996. Linking physiology, molecular genetics, and the *Populus* ideotype. In: Stettler, R.F., Bradshaw, Jr., H.D., Heilman, P.E., Hinckley, T.M. (Eds.), Biology of *Populus* and its Implications for Management and Conservation. Part II. Chap. 15. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON, pp. 491-514.
- Dickmann, D.I and Kuzovkina, J. 2008. Poplars and willows in the world. Chapter 2. In Poplars and willows of the world, with emphasis on silviculturally important species. International Poplar Commission Thematic Papers. FAO: 130 pp.
- Dillen, S.Y, Rood, S.B., and Ceulemans, R. 2010. Growth and Physiology. Ed: S. Jansson et al.. Genetics and Genomics of Populus: Plant Genetics and Genomics: Crops and Models 8. Springer Science: 39-63.
- Dillen, S.Y.; Monclus, R.; Barbaroux, C.; Bastien, C.; Ceulemans, R.; Dreyer, E., et al. 2011. Is the ranking of poplar genotypes for leaf carbon isotope discrimination stable across sites and years in two different full-sib families? Annals of Forest Science 68: 1265–1275.
- Doty, S. 2008. Enhancing phytoremediation through the use of transgenics and endophytes. New Phytologist 179: 318-333.
- Doty, S.; James, C.; Moore, A.; Vajzovic, A.; Singleton, G.; Ma, C., Khan, Z.; Xin, G.; Kang, J.; Park, J.; Meilan, R.; Strauss, S.; Wilkerson, J.; Farin, F., and Strand, S. 2007. Enhanced phytoremediation of volatile environmental pollutants with transgenic trees. Proc. Nat. Acad. Sci. 104: 16816-16821.
- Doty, S.; Shang, T.; Wilson, A.; Tangen, J.; Westergreen, A., Newman, L.; Strand, S., and Gordon, M. 2000. Enhanced metabolism of halogenated hydrocarbons in transgenic plants containing mammalian cytochrome P450 2E1. Proceedings National Academy Sciences 97: 6287–6291.
- Dunlap, J.M. and Stettler, R.F. 1996. Genetic variation and productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids. IX. Phenology and *Melampsora rust* incidence of native black cottonwood clones from four river valleys in Washington. Forest Ecology and Management 87: 233–256.

- Eckenwalder, J.E. 2001. Descriptions of clonal characteristics. In D.I. Dickmann, J.G. Isebrands, J.E. Eckenwalder, and J. Richardson (editors), *Poplar Culture in North America*. Ottawa, Canada: NRC Research Press. p. 331-382.
- Eckenwalder, J.E. 1996. Systematics and evolution of *Populus*. In: Stettler, R.F., Bradshaw, H.D. Jr; Heilman, P.E. and Hinckley, T.M. (eds.) *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*. National Research Council of Canada Research Press, Ottawa, pp. 732.
- Ellis, D. and Raffa, K. 1997. Expression of transgenic *Bacillus thuringiensis* δ -endotoxin in poplar. In *Micropropagation, Genetic Engineering, and Molecular Biology of Populus*. Section IV. Chapter 24. Edited by N. B. Klopfenstein, Y. W. Chun, M.S. Kim, and M. R. Ahuja. USDA Forest Service Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. General Technical Report RM-GTR-297, Fort Collins, CO. pp. 178-186.
- Evans, L.M.; Slavov, G. T.; Rodgers-Melnick, E.; Martin, J.; Ranjan, P.; Muchero, W.; Brunner, A.M.; Schackwitz, W.; Gunter, L.; Chen, J.; Tuskan, G.A. & DiFazio, S. P. 2014. Population genomics of *Populus trichocarpa* identifies signatures of selection and adaptive trait associations. *Nature Genetics* 46, 1089–1096.
- Fichot, R.; Chamaillard, S.; Depardieu, C.; Le Thiec, D.; Cochard, H.; Barigah, T.S.; et al. 2010. Hydraulic efficiency and coordination with xylem resistance to cavitation, leaf function, and growth performance among eight unrelated *Populus deltoides* $\times$ *Populus nigra* hybrids. *Journal of Experimental Botany* 62: 2093–2106.
- Fillatti, J.J., Selmer, J., McCown, B., Hassig, B. and Comai, L. 1987. Agrobacterium mediated transformation and regeneration of *Populus*. *Molecular and General Genetics*, 206:192-199.
- Fossati, T., Zapelli, I., Bisoffi, S., Micheletti, A., Vietto, L., Sala, F., and Castiglione, S. 2005. Genetic relationships and clonal identity in a collection of commercially relevant poplar cultivars assessed by AFLP and SSR. *Tree Genetics and Genome* 1: 11-20.
- Garay, M. R.; Noceda, P.; Guariniello, J.; Cortizo, S.; Mujica, G. y Ríos, R. 2009. Identificación de clones de álamo y sauce mediante microsatélites. *Jornadas de Salicáceas*: 6 pp
- García, J. 2002. Forestación con Salicáceas en áreas bajo riego en Patagonia. <http://ebookbrowse.com/search/garc%C3%ADa-2002-forestaci%C3%B3n-con-salic%C3%A1ceas-en-%C3%A1reas-bajo-riego-de-patagonia>: 36 pp.
- Génissel, A.; Leplé, J.C.; Millet, N.; Augustin, S. ; Jouanin, L. and Pilate, G. 2003. High tolerance against *Chrysomela tremulae* of transgenic poplar plants expressing a synthetic cry3Aa gene from *Bacillus thuringiensis* ssp tenebrionis. *Molecular Breeding* 11: 103-110.
- Gezan, S.A.; White, T.L. and Huber, D.A. 2006. Achieving higher heritabilities through improved design and analysis of clonal trials. *Can J For Res* 36: 2148–2156.
- Gonzalez-Martinez, S. C., Wheeler, N. C., Ersoz, E., Nelson, C. D., and Neale, D. B. 2007. Association genetics in *Pinus taeda* L. I. Wood property traits. *Genetics* 175: 399-409.
- Greaves, B.; Borralho, N. and Raymond, C. 1995. Use of Pilodyn for indirect Selection of basic density in *Eucalyptus nitens*. CRCTHF-IUFRO Conference, Hobart, Australia 19-24 February: 106-109.
- Guerra, F.; Zamudio, F.; Valdés, J. and Espinosa, C. 2016. Development of an information platform for genomic selection of poplar hybrids in Chile. FAO, 2016. Abstracts of Submitted Papers prepared for the 25th Session of the International Poplar Commission, jointly hosted by FAO and the German Federal Ministry of Food and Agriculture, Berlin, Germany, 13-16 September 2016. International Poplar Commission Working Paper IPC/14. Forestry Policy and Resources Division, FAO, Rome. Published at <http://www.fao.org/forestry/ipc/69946/en/>
- Gwaze, D.; Harding, K.; Purnell, R. and Briggwater, F. 2002. Optimun selection age for wood density in loblolly pine. *Can. J. For. Res.* 32: 1393-1399.
- Haruki, M. and Tsuyuzaki, S. 2001. Woody plant establishment during the early stages of volcanic succession on Mount Usu, northern Japan. *Ecological Research* 16:451-457.
- Hazel LN and Lush, J.L. 1942. The efficiency of three methods of selection. *Journal of Heredity* 33: 393-399.
- Henry, A. 1914. Note on *P. generosa*. *Gardeners Chronicle*: 257-258.
- Hannon, E.R.; Kittelson, N.T.; Eaton, J.A. and Brown, J.J. 2008. Screening hybrid poplar clones for susceptibility to *Cryptorhynchus lapathi* (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Economic Entomology* 101: 199–205.
- Hu, W.-J.; Harding, S.A.; Lung, J.; Popko, J.L.; Ralph, J.; Stokke, D.D.; Tsai, C.-J. & Chiang, V.L. 1999. Repression of lignin biosynthesis promotes cellulose accumulation and growth in transgenic trees. *Nature Biotechnology*, 17, 808-812.

- Hsu, C.Y.; Liu, Y.; Luthe, D.S. and Yuceer, C. 2006. Poplar FT2 shortens the juvenile phase and promotes seasonal flowering. *Plant Cell* 18:1846–61
- Isebrands, J.G. and D.F. Karnosky 2001. Environmental benefits of poplar culture. In *Poplar Culture in North America*. Eds. D.I. Dickmann, J.G. Isebrands, J.E. Eckenwalder and J. Richardson. NRC Research Press, Ottawa, Canada, pp 207–218.
- FAO, octubre de 2008. Síntesis de los informes nacionales de progreso recibidos, elaborados para la 23ª Reunión de la Comisión Internacional del Álamo, FAO en colaboración con la Universidad Forestal de Beijing, China, 27-30 de octubre de 2008. Documento de trabajo de la Comisión Internacional del Álamo IPC/6, división de ordenación Forestal, FAO, Roma www.fao.org/forestry/ipc2008.
- Fladung, M. 2016. Plant remodeling in trees-breeding perspectives in poplar. FAO, 2016. Abstracts of Submitted Papers prepared for the 25th Session of the International Poplar Commission, jointly hosted by FAO and the German Federal Ministry of Food and Agriculture, Berlin, Germany, 13-16 September 2016. International Poplar Commission Working Paper IPC/14. Forestry Policy and Resources Division, FAO, Rome. Published at <http://www.fao.org/forestry/ipc/69946/en/>
- Kersten, B.; Faivre Rampant, P.; Mader, M.; Le Paslier, M.C.; Bounon, R.; Berard, A.; Vettori, C.; Schroeder, H.; Leplé, J. C. and Fladung, M. 2016. Complete genome sequences of *Populus tremula* chloroplast and mitochondrion as new resources for holistic poplar breeding. 25th Session of the International Poplar Commission (IPC). Berlín. Alemania.
https://ipc25berlin2016.com/fileadmin/allgemein/pdf/veranstaltungen/IPC25_2016/E2/BirgitKersten_presentatio_edited.pdf
- Knowe, S.A.; Foster, G.S.; Rousseau, R.J. and Nance, W.L. 1998. Height-age and height-diameter relationships for monocultures and mixtures of eastern cottonwood clones. *Forest Ecology and Management* 106:115-123.
- Li, H-L. 1996. *Shade and Ornamental Trees: Their Origin and History*. Philadelphia, USA: University of Pennsylvania Press.
- Li, J.; Meilan, R.; Ma, C.; Barish, M. and Strauss, S. 2008. Stability of herbicide resistance over 8 years of coppice in field-grown, genetically engineered poplars. *West. J. Appl. For.* 23 (2): 89-93.
- Liang, H.; Maynard, C.; Allen, R. and Powell, W. 2001. Increased *Septoria musiva* resistance in transgenic hybrid poplar leaves expressing a wheat oxalate oxidase gene. *Plant molecular biology* 45: 619-629.
- Ma, T.; Wang, J.; Zhou, G.; Yue, Z.; Hu, Q.; Chen, Y.; Liu, B.; Qiu, Q.; Wang, Z.; Zhang, J.; Wang, K.; Jiang, D.; Gou, C.; Yu, L.; Zhan, D.; Zhou, R.; Luo, W.; Ma, H.; Yang, Y.; Pan, S.; Fang, D.; Luo, Y.; Wang, X.; Wang, G.; Wang, J.; Wang, Q.; Lu, X.; Chen, Z.; Liu, J.; Lu, Y.; Yin, Y.; Yang, H.; Abbott, R.J.; Wu, Y.; Wan, D.; Li, J.; Yin, T.; Lascoux, M.; Difazio, S. P.; Tuskan, G. A.; Wang, J.; Liu, J. 2013. Genomic insights into salt adaptation in desert poplar. *Nat. Commun* 4: 2797.
- Marron, N.; Dillen, S.Y. and Ceulemans, R. 2007. Evaluation of leaf traits for indirect selection of high yielding poplar hybrids. *Environmental and Experimental Botany* 61, 103–116.
- Mashkina, O. S. and Isakov, Y. N. 2002. Genetic improvement of poplar. *Lesovedenie* 3: 68-73.
- Meilan, R., Han, K-H., Ma, C., DiFazio, S. P., Eaton, J. A., Hoiem, E. A., Stanton, B. J., Crockett, R. P., Taylor, M. L., James, R. R., Skinner, J. S., Jouanin, L., Pilate, G., and Strauss, S. H. 2002. The *CP4* transgene provides high levels of tolerance to Roundup® herbicide in field-grown hybrid poplars. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 967-976.
- Merkle, S. A. and Nairn, C. J. 2005. Hardwood tree biotechnology. *In Vitro Cellular and Developmental Biology* 41: 602-619.
- Merkle, S. A., Andrade, G. M., Nairn, C. J., Powell, W. A., and Maynard, C. A. 2007. Restoration of threatened species: a noble cause for transgenic trees. *Tree Genetics and Genomes* 3: 111-118.
- McKnight, J.S. 1970. Planting cottonwood cuttings for timber production in the South. U.S.D.A. Forest Service Research Paper SO-60.
- Neale, D. and Savolainen, O. 2004. Association genetics of complex traits in conifers. *Trends in Plant Science* 9: 325-330.
- Ostry, M. and Berguson, W. 1993. Selecting hybrid poplars to reduce disease risk may also reduce biomass yield. *Tree Planters' Notes* 44: 128-131.
- Peleman, J. and van der Voort, J. 2003. Breeding by design. *Trends in Plant Science* 8: 330-334.
- Peri, P.; Monelos, H.; Sepulveda, E. y Arriola, H. 2009. Resultados finales de ensayo de introducción de clones de Salicáceas en el noroeste de la Provincia de Santa Cruz. *Actas Jornadas Salicáceas*: 7pp.

- Pilipovic, A.; Orlovic, S.; Nikolic, N.; Galic, Z. 2006. Investigating potential of some poplar (*Populus sp.*) clones for phytoremediation of nitrates through biomass production. Environmental Applications of Poplar and Willow Working Party. 18-20 May 2006, Northern Ireland.
<http://www.fao.org/forestry/10720-0e35704feecf003b18624d9e69301dac.pdf>
- Pincemin, J.M., Monlezun, S.J.; Zunino, H.; Cornaglia, P.S. y Borodowski, E. 2007. Sistemas Silvopastoriles en el Delta del Río Paraná: Producción de materia seca y estructura de gramíneas templadas bajo álamos. APPA ALPA- Cusco, Perú.
http://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/manejo%20silvopastoril/82-Pincemin-silvopastoril.pdf
- Piussan, C. 1995. Mejorar para competir. Campo y tecnología. INTA. Año IV, N° 19: 56-58.
- Pryor, L.D. y Willing, R.R. 1983. Growing and breeding poplars. Canberra Publishing and Printing Co.: 56
- Rahman, M. H. and Rajora, O. P. 2002. Microsatellite DNA fingerprinting, differentiation, and genetic relationships of clones, cultivars, and varieties of six poplar species from three sections of the genus *Populus*. Genome 45: 1083-1094.
- Ragonese, A.E. 1993. Fitotécnia de Salicáceas en el Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias. INTA. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria. Tomo XLVII N° 2: 35 pp.
- Rajora, O. and Rahman, M. 2003. Microsatellite DNA and RAPD fingerprinting, identification and genetic relationships of hybrid poplar (*Populus × canadensis*) cultivars. Theoretical and Applied Genetics 106: 470-477.
- Riemenschneider, R.E., Stanton, B.J., Vallée, G. and Périnet, P. 2001. Poplar breeding strategies. Ed: Dickmann, D.I., Isebrand, J.G., Eckenwalde, J.E. and Richardson, J. Poplar culture in North America. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canadá: 43-76.
- Roller, K.J., D.H. Thibault, and V. Hidahl. 1972. Guide to the identification of poplar cultivars on the prairies. Canadian Forestry Service Publication no. 1311.
- Schreiner E.J. 1959. Production of poplar timber in Europe and its significance and application in the United States. United States Department of Agriculture Forest Service Agriculture Handbook N° 150: 124pp.
- Schultz, R.C., J.P. Colletti, T.M. Isenhardt, C.O. Marquez, W.W. Simpkins and C.J. Ball. 2000. Riparian forest buffer practices. In North American Agroforestry: an Integrated Science and Practice. Eds. H.E. Garrett, W.J. Rietveld and R.F. Fisher. Am. Soc. Agron., Madison, WI, pp 189–281.
- Serventi N. y García J., 2004. Revista SAGPyA Forestal N° 32: 24-27.
- Stanton, B. 2009. The Domestication and Conservation of *Populus* Genetic Resources. Chapter 4. In Poplars and willows of the world, with emphasis on silviculturally important species. International Poplar Commission Thematic Papers. FAO: 92 pp.
- Stanton, B.J.; Neale, D.B. and Li, S. (2010) *Populus* breeding: from the classical to the genomic approach. In: Jansson, S., Bhalerao, R.P. and Groover, A.T. (eds.) Genetics and Genomics of *Populus*. Springer, New York, pp. 309–348.
- Stanton, B.; Michelle, J.; Serapiglia, J. and Smart, L. B. The Domestication and Conservation of *Populus* and *Salix* Genetic Resources. In: Poplars and willows: trees for society and the environment / Isebrands, J.G. and Richardson, J. (eds.) CAB International and FAO: 124-176.
- Steenackers, V. 2000. Poplars and willows in the 21st century. What can research do to meet the needs of society? Proceedings of the 21st Session of the International Poplar Commission. Poplar and Willow Culture: Meeting the Needs of Society and Environment.
- Stettler, R., Fenn, R., Heilman, P., and Stanton, B. 1988. *Populus trichocarpa* × *Populus deltoides* hybrids for short rotation culture: Variation patterns and 4-year field performance. Canadian Journal of Forest Research 18: 745-753.
- Stettler, R. F., Zsuffa, L., and Wu, R. 1996. The role of hybridization in the genetic manipulation of *Populus*. In Biology of *Populus* and its Implications for Management and Conservation. Part I, Chapter 4. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw, Jr., P.E. Heilman, and T.M. Hinckley. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON, Canada. pp. 87-112.
- Thielges, B. 1985. Breeding poplars for disease resistance. FAO Forestry paper N° 56. Roma. Italy. 66pp.
- Turner, P. 2001. Strategic and tactical options for managing the quality and value of eucalypt plantation resource. IUFRO Conference "Developing the Eucalypt of the future". Actas en CD: 17 p.
- Tuskan, G. A.; DiFazio, S.; Jansson, S.; Bohlmann, J.; Grigoriev, I.; Hellsten, U.; Putnam, N.; Ralph, S.; Rombauts, S.; Salamov, A.; Schein, J.; Sterck, L.; Aerts, A.; Bhalerao, R. R.; Bhalerao, R. P.; Blaudez, D.; Boerjan, W.; Brun, A.; Brunner, A.; Busov, V.; Campbell, M.; Carlson, J.; Chalot, M.; Chapman, J.; Chen, G. L.; Cooper, D.; Coutinho, P. M.; Couturier, J.; Covert, S.; Cronk, Q.

- Cunningham, R.; Davis, J.; Degroove, S.; Dejardin, A.; de Pamphilis, C.; Detter, J.; Dirks, B.; Dubchak, I.; Duplessis, S.; Ehlting, J.; Ellis, B.; Gendler, K.; Goodstein, D.; Griboskov, M.; Grimwood, J.; Groover, A.; Gunter, L.; Hamberger, B.; Heinze, B.; Helariutta, Y.; Henrissat, B.; Holligan, D.; Holt, R.; Huang, W.; Islam-Faridi, N.; Jones, S.; Jones Rhoades, M.; Jorgensen, R.; Joshi, C.; Kangasjarvi, J.; Karlsson, J.; Kelleher, C.; Kirkpatrick, R.; Kirst, M.; Kohler, A.; Kalluri, U.; Larimer, F.; Leebens Mack, J.; Leple, J. C.; Locascio, P.; Lou, Y.; Lucas, S.; Martin, F.; Montanini, B.; Napoli, C.; Nelson, D. R.; Nelson, C.; Nieminen, K.; Nilsson, O.; Pereda, V.; Peter, G.; Philippe, R.; Pilate, G.; Poliakov, A.; Razumovskaya, J.; Richardson, P.; Rinaldi, C.; Ritland, K.; Rouze, P.; Ryaboy, D.; Schmutz, J.; Schrader, J.; Segerman, B.; Shin, H.; Siddiqui, A.; Sterky, F.; Terry, A.; Tsai C.J.; Uberbacher, E.; Unneberg, P.; Vahala, J.; Wall, K.; Wessler, S.; Yang, G.; Yin, T.; Douglas, C.; Marra, M.; Sandberg, G.; Van de Peer, Y. and Rokhsar, D. 2006. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *Science* 313:1596-1604.
- Valor Agregado, 2005. Anuario 2005 – Valor Agregado 04/2005. La industria maderera en cifras. Ed: E.H. Rodrigo. Bs.As. Argentina: 41-49.
- Vanden Broeck, A. 2003. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for European black poplar (*Populus nigra*). Rome: International Plant Genetic Resources Institute.
- Van Wyk, G., A.P.G. Schonau and P.P. Schon. 1988. Growth potential and adaptability of young eucalypt hybrids in South Africa. Proceedings "Breeding Tropical Trees" IUFRO, Pataya, Thailand: 348-358.
- Varshney, R. K., Graner, A., and Sorrells, M. E. 2005. Genomics-assisted breeding for crop improvement. *Trends in Plant Science* 10: 621-630.
- Viard M. 1992. International Register of *Populus* Cultivars. In Proceedings of "19th Session of the International Poplar Commission", Zaragoza. Ed: Padró A: 49-105.
- Villar, M., Lefevre, F., Bradshaw, H. D., Jr. and Teissier du Cros, E. 1996. Molecular genetics of rust resistance in poplars (*Melampsora larici-populina* Kieb/*Populus* sp.) by bulked segregant analysis in a 2 x 2 factorial mating design *Genetics* 143: 531-536.
- Wakita, Y., Yokota, S., Yoshizawa, N., Katsuki, T., Nishiyama, Y., Yokoyama, T., Fukui, M., and Sasamoto, H. 2005. Interfamilial cell fusion among leaf protoplasts of *Populus alba*, *Betula platyphylla* and *Alnus firma*: assessment of electric treatment and *in vitro* culture conditions. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 83: 319-326.
- Wang, X., L.A. Newman, M.P. Gordon and S.E. Strand 1999. Biodegradation of carbon tetrachloride by poplar trees: results from cell culture and field experiments. In *Phytoremediation and Innovative Strategies for Specialized Remedial Applications*. Eds. A. Leeson and B.C. Allenman. Battelle Press, Columbus, OH, pp 133-138.
- Wegrzyn, J.L.; Eckert, A.J.; Choi, M.; Lee, J.M.; Stanton, B.J.; Sykes, R., *et al.* 2010 Association genetics of traits controlling lignin and cellulose biosynthesis in black cottonwood (*Populus trichocarpa*, Salicaceae) secondary xylem. *New Phytologist* 188: 515-532.
- Weisgerber, H. 1999. *Populus nigra* Linné, 1753. *Enzyklopädie der Holzgewächse* 16, 24 p.
- White, T.; Adams, T. and Neale, D. 2007. Tree improvement. In *Forest genetics*. CABI Publishing: 682 pp
- Wullschlegel, S. D., Jansson, S., and Taylor, G. 2002. Genomics and forest biology: *Populus* emerges as the perennial favorite. *The Plant Cell* 14: 2651-2655.
- Zamudio, F.; Wolfinger, R.; Stanton, B. and Guerra, F. 2008. The use of linear mixed model theory for the genetic analysis of repeated measures from clonal tests of forest trees. I. A focus on spatially repeated data. *Tree Genet Genomes* 4: 299-313.
- Zamudio F, Yañez M, Baettig R, Guerra F and Espinosa C. 2012. Review of the research conducted by the Poplar Technology Center in Chile: 1999-2011. *The Forestry Chronicle* 88 (2):154-164.
- Zhang, Q.; Zhang, Z.; Lin, S. and Lin, Y. Resistance of transgenic hybrid triploids in *Populus tomentosa* Carr against 3 species of Lepidopterans following two winter dormancies conferred by high level expression of Cowpea Trypsin Inhibitor gene. *Silvae genética* 54: 108-116.
- Zhang, D., Zhang, Z., and Yang, K. 2006. QTL analysis of growth and wood chemical content traits in an interspecific backcross family of white poplar (*Populus tomentosa* x *P. bolleana*) x *P. tomentosa*. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2015-2023.
- Zhenfu, F., Z. Shidong, and. Skvortsov, A.K. 1999. Salicaceae. In W. Zheng-yi and P.H. Raven (editors), *Flora of China*. St. Louis, USA: Missouri Botanical Garden Press. p. 139-274.
- Zobel, B. 1992. Silvicultural effects on wood properties. IPEF International. Piracicaba, Brazil. 2: 31-38.
- Zsuffa, L., Giordano, E. Pryor, L.D. and Stettler, R. F. 1996. Trends in poplar culture: some global and regional perspectives. Ed: Stettler, R.F., Bradshaw, H.D. Jr., Heilman, P.E., and Hinckley, T.M. *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada: 515-539.