

Leñosas perennes para ambientes afectados por salinidad. Una sinopsis de la contribución argentina a este tema

EDITH TALEISNIK[✉] Y DIEGO LÓPEZ LAUNESTEIN

³ IFFIVE, Instituto de Fitopatología y Fisiología Vegetal - INTA. Córdoba. Argentina.

RESUMEN. La salinidad es una preocupación en la Argentina que, ocupa el tercer lugar después de Rusia y Australia en cuanto a la superficie del suelo afectado por la salinidad. El propósito de esta revisión es indicar la contribución de los científicos argentinos en el tema general de las plantas leñosas perennes y la salinidad. Quedan expresamente excluidos de esta revisión los estudios de la vegetación de lugares salinos y las investigaciones realizadas sobre especies no leñosas. En Argentina, la atención se ha centrado particularmente en la tolerancia a la salinidad de los árboles del bosque nativo, en especial en los miembros del género *Prosopis*, en los efectos de la forestación sobre el agua y la salinidad del suelo, y en los microorganismos que interactúan con árboles y arbustos en condiciones salinas. Además de estos temas específicos, se ha trabajado sobre la tolerancia a la salinidad en otros árboles y en arbustos del género *Atriplex*.

[Palabras clave: estrés salino, bosque nativo, árboles, *Prosopis*]

ABSTRACT. **Woody perennials for environments affected by salinity. A synopsis of the Argentine contribution on this topic:** Salinity is a concern in Argentina, which ranks third after Russia and Australia in soil surface affected by this condition. The purpose of this review is to point to the contribution of Argentine scientists to research on woody perennials in relation to salinity. Studies on the vegetation of saline areas in Argentina and on the responses of non-woody plants are beyond the scope of this review. In Argentina, attention has focused mainly on the salt tolerance of native forest trees, especially in members of the genus *Prosopis*, on the effects of afforestation on water and soil salinity and on microorganisms interacting with trees and shrubs under saline conditions. Besides these specific topics, there has been some work on salt tolerance of other trees and in *Atriplex* shrubs.

[Keywords: salinity stress, native forest, trees, *Prosopis*]

MAGNITUD DEL PROBLEMA DE SALINIDAD Y SALINIZACIÓN DE SUELOS EN LA ARGENTINA

En el nivel global, se estima que existen 800 millones de hectáreas afectadas por salinidad (Rains 1991), y resulta inevitable que las prácticas agrícolas tiendan a agravar

este panorama (Flowers & Yeo 1995). Se considera que Argentina es el tercer país, luego de Rusia y Australia, en suelos afectados por salinidad (Lavado 2008). Esta condición afecta particularmente a las zonas áridas y semiáridas, pero no de manera exclusiva ya que existen suelos afectados por salinidad también en ambientes húmedos (Cisneros et al. 2008).

✉ IFFIVE, Instituto de Fitopatología y Fisiología Vegetal - INTA. Camino a 60 Cuadras, km 5.5, (5119) Córdoba. Argentina.
etaleisnik@iffive.inta.gov.ar

Recibido: 13 de agosto de 2010; Fin de arbitraje: 3 de noviembre de 2010; Revisión recibida: 23 de noviembre de 2010; Aceptado: 30 de noviembre de 2010

En la Región Pampeana existen alrededor de 19 millones de hectáreas con algún grado de salinización (Gorgas & Bustos 2008). En esta región, donde el balance hídrico es positivo o neutral, se ha postulado que gradientes locales de salinidad edáfica han sido la fuerza principal que ha llevado a la distribución de especies C4 en la vegetación nativa (Feldman et al. 2008). En el Chaco Semiárido, sub-región de la región fitogeográfica del Chaco, la principal limitante al crecimiento de las plantas es la disponibilidad de agua, pero la salinidad de suelos constituye una de las primordiales condicionantes al uso de la tierra (Angueira 1986). En las provincias argentinas de Santiago del Estero, Formosa y Chaco, que pertenecen en parte a esta subregión fitogeográfica, existen amplias extensiones de suelos salinos (Taleisnik et al. 2008). Mendoza, ubicada en la región fitogeográfica del Monte, también tiene una proporción elevada de suelos afectados por salinidad y es una provincia con una larga trayectoria en el estudio de la salinidad de suelos y aguas (tal como fue resumido por Vallone 2008). En promedio, se estima que en Argentina, además de las zonas con salinidad natural, esta condición alcanza al 30% del área irrigada.

Los suelos afectados por salinidad se caracterizan por una conductividad eléctrica del extracto a saturación que excede los 4 dS/m, o bien por un exceso de Na^+ en la solución del suelo o en los sitios de intercambio catiónico (en este caso se denominan suelos sódicos). Las causas de la salinidad en suelos pueden ser naturales (i.e., cuando la condición deriva de la meteorización de las rocas madres), o bien antrópicas [i.e., cuando se origina en actividades que conducen a la elevación de capas freáticas y/o al incremento en la conductividad de la solución del suelo, asociadas a drenajes insuficientes, riegos con aguas de mala calidad o excesos de fertilización (Lavado 2008; Cisneros et al. 2008)]. En ambientes áridos y semiáridos el reemplazo de la vegetación perenne natural (que estaba en equilibrio hídrico con el ambiente) por cultivos irrigados ha contribuido a la salinidad de origen antrópico. Al subir las napas freáticas, la irrigación puede elevar sales que estaban depositadas profundamente en el terreno. Al

mismo tiempo, la transpiración de los cultivos, movilizaba por el déficit hídrico del ambiente, deja tras sí agua de mayor concentración salina; si este agua se encuentra cerca de la superficie, al evaporarse conduce a la salinización de los suelos.

La incorporación productiva de suelos afectados por salinidad requiere la integración de técnicas de ingeniería destinadas a reducir el ascenso de las napas freáticas, a promover la infiltración y a mejorar las condiciones químicas y físicas del suelo (Cisneros et al. 2008), conjuntamente con la implantación de especies tolerantes a la salinidad. La incorporación de plantas perennes de estas características es una de las alternativas para reducir el aporte de aguas salinas a zonas de recarga e incorporar tierras marginales a la agricultura (Ridley & Pannell 2005).

En esta revisión se abordará en forma general el tema de la tolerancia a la salinidad en especies leñosas, con énfasis en aquellas leñosas propias de zonas semiáridas y en la contribución del trabajo de investigadores argentinos sobre este tema. Los estudios de la vegetación natural de las zonas salinas y los trabajos sobre respuestas a la salinidad de especies no leñosas están fuera del ámbito de esta revisión y no serán abordados. Cada sección de este trabajo comienza con una breve introducción, apoyada por un número reducido de referencias bibliográficas, que provee el marco conceptual para considerar el trabajo realizado en Argentina. Las omisiones involuntarias son casi inevitables, y se piden expresas disculpas a aquellos autores cuyo trabajo no se haya incluido.

VARIABILIDAD DE LA TOLERANCIA A LA SALINIDAD EN LEÑOSAS PERENNES

La investigación sobre la tolerancia a la salinidad en plantas fue estimulada por el consenso de que la incorporación productiva de suelos afectados por salinidad requiere genotipos tolerantes. La salinidad impone a las plantas restricciones hídricas (por descenso del potencial hídrico del suelo) y también efectos derivados del exceso de

iones en sí, ya sea por la acumulación de iones potencialmente dañinos para el crecimiento y desarrollo o por desbalances nutricionales causados por las concentraciones elevadas de algunos iones (principalmente Na^+ , Cl^- , SO_4^{2-} y CO_3H^-) (Munns & Tester 2008). En una revisión muy citada sobre tolerancia a la salinidad en cultivos, Maas & Hoffmann (1977) incluyeron árboles frutales e indicaron que las palmeras datileras estaban entre las especies más tolerantes. Allen et al. (1994) y luego Kozłowski (1997) resumieron la bibliografía existente a ese momento acerca de la tolerancia a la salinidad en leñosas. Más recientemente, Niknam & McComb (2000) se centraron en especies australianas, en especial de los géneros *Eucalyptus*, *Acacia* y *Casuarina*. Qadir et al. (2008) hicieron un relevamiento crítico de la tolerancia a la salinidad y los usos potenciales de las leñosas perennes para la recuperación de suelos salinizados, y señalaron una serie de accesiones promisorias de *Acacia*, *Eucalyptus* y *Melaleuca* para propósitos silvopastoriles en suelos afectados por salinidad.

En términos generales, se puede decir que la investigación sobre la tolerancia a la salinidad en leñosas ha sido promovida por el uso local de este tipo de plantas, ya sea como fuente de frutos, madera, fibras, combustible o como componente silvopastoril. Por ende, en muchos casos la fuente geográfica de información está asociada al recurso local prevalente. Así, en las investigaciones sobre frutales predominan los estudios sobre cítricos (Storey & Walker 1998; Iglesias et al. 2004; Syvertsen & Levy 2005) y olivos (Aragués et al. 2005; Ahmed et al. 2008), y numerosos trabajos han sido realizados por investigadores asentados en la cuenca del Mediterráneo, donde la salinización de napas es una restricción generalizada. En la tolerancia a la salinidad de especies para pulpa y madera puede decirse que predominan las investigaciones sobre *Eucalyptus* y *Populus*. En cuanto a *Eucalyptus*, los aportes más importantes provienen de Australia, de países del norte de Europa, de Canadá y de Pakistán (e.g., Falkiner et al. 2006; Akhtar et al. 2008; Cha-Um & Kirdmanee 2008). En relación a *Populus*, además de los países mencionados también contribuyeron mayoritariamente China y Japón (Ehlting et al. 2007; Imada

et al. 2009; Yang et al. 2009, entre otros). Para la forestación en suelos afectados por salinidad se han evaluado muchas especies de leguminosas, como *Acacia* y *Prosopis*, tema al que han hecho contribuciones significativas investigadores de Pakistán, de los Estados Unidos y de América del Sur, entre otros (Qadir et al. 2008; Villagra et al. 2010).

En Argentina, la atención se ha centrado principalmente en la tolerancia a la salinidad de especies forestales nativas, en especial en miembros del género *Prosopis* (ver revisión de Villagra et al. 2010), en los efectos de la forestación sobre la calidad de aguas y suelos (Jobbágy & Jackson 2004; Nasetto et al. 2008) y en los microorganismos que interactúan con árboles y arbustos en suelos salinos (Caucas & Abril 1996; Sgroy et al. 2009). Hay trabajos sobre la tolerancia a la salinidad de otras especies forestales nativas pertenecientes al género *Schinopsis* (Carnevale et al. 2004; Meloni et al. 2008a), sobre vid (Cavagnaro et al. 2006) y arbustos de uso forrajero como *Atriplex* (Aiazzi et al. 2002). Por otra parte, en la Argentina existen implantaciones de arbustos tolerantes a la salinidad como la jojoba (*Simmondsia chinensis*) y la jatrophia (*Jatropha curcas*), que producen aceites de uso industrial y que constituyen un testimonio de que la incorporación productiva de leñosas en tierras afectadas por salinidad no sólo es factible sino también rentable en términos económicos.

MECANISMOS DE TOLERANCIA A LA SALINIDAD EN LEÑOSAS PERENNES

En los comienzos de los estudios sobre mecanismos involucrados en la tolerancia a la salinidad en plantas, la atención estuvo dirigida a las especies halofíticas (i.e., aquellas que crecen naturalmente en ambientes salinos); estos mecanismos fueron investigados de manera intensa en las leñosas perennes *Avicennia* y *Atriplex* (Flowers et al. 1977; Osmond 1980). Los trabajos sobre halófitas sentaron las bases para la comprensión de los mecanismos que contribuyen a la tolerancia a la salinidad en este tipo de plantas, y establecieron la noción

de que tales mecanismos son comunes para plantas halofíticas y glicofíticas (estas últimas no adaptadas a ambientes salinos) (Glenn et al. 1999). Como se expresó más arriba, las limitaciones impuestas por la salinidad al desarrollo vegetal están asociadas a los componentes hídrico y iónico y al resultante desbalance nutricional (Munns & Tester 2008). La restricción del acceso de iones potencialmente dañinos a sitios metabólicamente activos, tanto en el nivel de órgano como en el subcelular (Chen et al. 2001b; Imada et al. 2009), es el aspecto fundamental de la tolerancia a la salinidad. La compartimentalización de iones implica desajustes hídricos en los mismos niveles. Estos desajustes suelen ser compensados por la acumulación de solutos orgánicos a los que, en general, se los denomina osmocompatibles (Wyn Jones & Gorham 1982) dado que proveen al equilibrio de potencial hídrico manteniendo la funcionalidad metabólica [como se ha visto en *Eucalyptus* (Merchant & Adams 2005)]. En algunas halófitas, la presencia de glándulas salinas [cuya estructura fue descripta en detalle en *Tamarix aphylla* (Bosabalidis & Thomson 1985)] contribuye al control de la acumulación de iones. Muchas condiciones de estrés, incluyendo el salino, conducen a la generación de especies activas de oxígeno (Mittler 2002). Los mecanismos tendientes a mitigar la generación de daño oxidativo (Wang et al. 2007; Wang et al. 2008) también son un componente esencial de la tolerancia a este y a otros tipos de estrés.

Entre las investigaciones orientadas a relacionar la tolerancia a la salinidad con algunos de estos mecanismos pueden mencionarse, a modo de ejemplo, las que se llevaron a cabo sobre varias especies de *Casuarina* (uno de los géneros de leñosas considerados particularmente tolerantes a esta condición). La tolerancia a la salinidad en *C. obesa*, *C. glauca* y *C. equisetifolia* se relacionó con la exclusión de Na^+ y Cl^- , iones que son acumulados en la parte aérea de otras especies del género con menor tolerancia, como *C. cunninghamiana* y *C. cristata* (Van der Moezel et al. 1989). En *Melaleuca cuticularis*, la tolerancia a la salinidad se asoció con el control de las concentraciones foliares de Na^+ , Cl^- y

K^+ (Carter et al. 2006). Un comportamiento similar se observó en *Prosopis alpataco* en comparación con *P. argentina* (Villagra & Cavagnaro 2005). Se ha sugerido que el desarrollo temprano de la endodermis en *P. strombulifera* puede contribuir a la exclusión de iones en condiciones de alta salinidad en el medio (Reinoso et al. 2004). Sin embargo, la exclusión de iones no es necesariamente sinónimo de tolerancia a la salinidad. Por ejemplo, *Populus eurphatica* puede tolerar altos niveles foliares de Na^+ y Cl^- (Gu et al. 2004). El control de la captación, transporte y compartimentalización de iones es ejercido por transportadores y canales ubicados en las membranas celulares (Hasegawa et al. 2000). De *Eucalyptus* se han aislado y expresado ectópicamente transportadores que median la captación de Na^+ y K^+ , pero su función en la planta permanece desconocida (Fairbairn et al. 2000).

Cuando el potencial hídrico del medio disminuye por sequía o por salinidad, las plantas pueden acumular solutos orgánicos que contribuyen a mantener el gradiente de potencial hídrico entre la planta y el medio contribuir a la captación de agua, y así conservar la turgencia. Eso se denomina ajuste osmótico (Zhang et al. 1999). Los solutos que pueden acumularse son diversos, como, por ejemplo, azúcares y alcoholes, prolina y compuestos de amonio cuaternarios como la glicina betaína (Wyn Jones & Gorham 1982). En *Prosopis alba* se detectaron incrementos significativos en glicinabetaína cuando las plantas se cultivaron bajo estrés salino (Meloni et al. 2004) y se sugirió que estos solutos participaban del ajuste osmótico. En raíces de *Schinopsis quebracho colorado* se informó sobre incrementos en la concentración de prolina que podrían contribuir a mantener el crecimiento en condiciones de salinidad (Meloni et al. 2008a).

El daño oxidativo es una de las consecuencias más perjudiciales del estrés salino. En olivo, el daño oxidativo generado por la acción conjunta del estrés salino y las altas irradiancias es contrarrestado de manera parcial por incrementos en las concentraciones de manitol, de pigmentos del ciclo de la violoxantina y de

flavonoides (Cimato et al. 2010). En muchos casos se informa sobre incrementos en la actividad de enzimas antioxidantes, como se vio en *Prosopis ruscifolia* en relación al estrés salino (Meloni et al. 2008b).

El control de los mecanismos mencionados arriba es ejercido por una red compleja de señalización, cuyos componentes y funciones se van conociendo gradualmente (Hasegawa et al. 2000; Munns 2005). En leñosas perennes, la información más reciente sobre estas redes de control está centrada en la regulación de la compartimentalización intracelular de iones (Silva et al. 2009), y los estudios en *Populus* aparentemente lideran el tema (Nanjo et al. 2004). En esta especie se ha informado sobre incremento en la tolerancia a la salinidad luego de la introducción de un gen cuya expresión conduce a incrementos en la acumulación de manitol (Hu et al. 2005) y de otro que codifica para un factor de transcripción que responde al etileno (Li et al. 2009). Los micro ARNs (miARNs) son un grupo de pequeños ARNs que juegan papeles vitales en el crecimiento y desarrollo de las plantas y que están siendo intensamente estudiados en la actualidad. Varios miARNs clonados en *P. trichocarpa* participan en respuestas diferenciales al estrés (Lu et al. 2008). Este tipo de estudios contribuirán a la comprensión de las redes regulatorias que determinan el crecimiento prolongado en leñosas y proveerán información de importancia para el desarrollo de árboles con mayores niveles de tolerancia al estrés. Y también serían oportunos en especies forestales adaptadas a lugares salinos. No existen estudios de esta naturaleza en los árboles nativos argentinos.

La tolerancia a la salinidad varía ontogénicamente. Los estudios en la etapa de germinación son particularmente relevantes en el caso de los bosques naturales establecidos en terrenos salinos (Misra & Singh 1981; Krauss et al. 1998; Madsen & Mulligan 2006). Tal como podría esperarse, la germinación es generalmente afectada de forma negativa por la salinidad del medio, aun en halófitas (Ungar 1978). En Argentina, los trabajos en este tema han utilizado varios abordajes. Por ejemplo, se ha probado que diversos tipos de suelos

irrigados con soluciones salinas dan resultados diferentes: mientras que en *P. argentina* la emergencia y el establecimiento estarían limitados principalmente por la salinidad del suelo, en *P. alpataco*, otras restricciones edáficas (e.g., textura o fertilidad) serían más importantes (Villagra & Cavagnaro 2005). La mayoría de los estudios han sido efectuados en cámara de germinación bajo condiciones controladas (Sosa et al. 2005; Meloni et al. 2008a). La salinidad en suelos se atribuye a varios iones (Richards 1954). Se demostró que la naturaleza de esos iones y sus interacciones pueden afectar significativamente la germinación (Sosa et al. 2005), así como la interacción de la salinidad con otros factores ambientales (e.g., la temperatura), como fuera estudiado en *Prosopis* (Villagra 1997). En general, se ha puesto de manifiesto que existe variabilidad para la tolerancia a la salinidad en la etapa de germinación. Así, la capacidad de germinación de *Prosopis flexuosa* fue mayor que la de *P. chilensis* tanto bajo estrés hídrico como salino (Cony & Trione 1998). Por otra parte, *P. alpataco* se mostró más tolerante que *P. argentina* (Villagra 1997). En cuanto a la tolerancia relativa de la etapa de germinación con respecto a otras, mientras que algunos estudios señalan a ésta como la etapa más sensible (Villagra & Cavagnaro 2005; Meloni et al. 2008a), en *P. flexuosa* el crecimiento de las plántulas resultó ser más sensible que la germinación (Catalán et al. 1994).

Una pregunta recurrente es si las semillas de árboles implantados en lugares salinos son más tolerantes a esta condición que las provenientes de otros ambientes (Kozłowski 1997). Bazzaz (1973) informó que las semillas de *P. farcata* provenientes de áreas salinas tenían porcentajes de germinación y tasas de respiración más altas que aquéllas de ambientes no salinos cuando se las probó en una gama de soluciones de NaCl. Esto podría generalizarse, pero también es importante considerar que existe variabilidad natural elevada entre semillas obtenidas de árboles implantados en un mismo sitio (Farrell et al. 1996; Cony & Trione 1998).

En general, dado que los estudios a largo plazo son prolongados y costosos, la mayoría

de las investigaciones sobre tolerancia a la salinidad en leñosas se realizan en las primeras etapas del desarrollo vegetativo, bajo condiciones controladas (Somashekhar 1998; Singh 2000; Villagra & Cavagnaro 2005; Steppuhn et al. 2008; Khamzina et al. 2009), y son menos los que abarcan productividad a tiempos mayores (Boland et al. 1997; Tomar et al. 2003; Patil et al. 2005). En la etapa de plántulas, diversas accesiones de *Prosopis* (*P. alba*, *P. alba/nigra*, *P. articulata*, *P. chilensis* y *P. juliflora*) resultaron ser tan tolerantes como *Casuarina* (Rhodes & Felker 1988) en este estadio. En pruebas de hidroponia, *P. pallida* resultó más tolerante que *P. alba* (Niknam & McComb 2000). Sin embargo, en 36 especies de árboles, una comparación entre resultados de estudios realizados a campo y en invernadero mostró que las tendencias eran similares sólo en 20 casos (Velarde et al. 2003). Estos autores destacan que si el objetivo es identificar líneas tolerantes para el terreno, las pruebas a campo son las indicadas, a pesar de su costo y complejidad.

En los casos de árboles frutales, un aspecto importante es la tolerancia a la salinidad del portainjertos (Fernández-Ballester et al. 2003) y su influencia sobre el injerto (Cerdá et al. 1990; Storey & Walker 1998; Ferguson et al. 2002; García-Sánchez et al. 2006). Los portainjertos pueden afectar la acumulación de iones en el injerto (Levy & Shalhevet 1990; Mickelbart & Arpaia 2002; Castro et al. 2009; Gimeno et al. 2009) y, eventualmente, determinar diversas probabilidades de rendimiento y supervivencia. La tolerancia del portainjerto puede ser también importante en el contexto de los bosques nativos. *Prosopis ruscifolia* abunda en los suelos afectados por salinidad en la región del Chaco, pero sus espinas largas y duras lo hacen difícil de manejar e impalatable para el ganado (Felker et al. 2008). No obstante, se han logrado injertar exitosamente brotes de *P. alba* sobre pies de *P. ruscifolia* (Felker et al. 2000); esta tecnología podría abrir otra avenida para el uso productivo de los suelos afectados por salinidad de esa región.

Un tema estrechamente relacionado a la tolerancia a la salinidad en leñosas es la búsqueda de simbiosis apropiados, tanto bacterianos (Bala et al. 1990; Basak & Goyal

1980; Jenkins 2003; Kumar et al. 1999; Sgroy et al. 2009) como micorrízicos (Caucas & Abril 1996; Chen et al. 2001a; Diouf et al. 2005; Langenfeld-Heyser et al. 2007; Mancuso & Rinaldelli 1996; Porras-Soriano et al. 2009; Rinaldelli & Mancuso 1996; Yi et al. 2008) que se asocien de manera efectiva con leñosas establecidas en lugares salinos. Bacterias endofíticas generadoras de reguladores del crecimiento, que actúan tanto en condiciones salinas como no salinas, podrían contribuir a la adaptación a la salinidad de *P. strombulifera* (Sgroy et al. 2009). Se ha informado que las asociaciones con *Glomus intraradices* mejoran el balance hídrico y la fotosíntesis de *P. alba* y *P. hassleri* en condiciones de salinidad (Scambato et al. 2008).

IMPACTO DE LA FORESTACIÓN SOBRE LA SALINIDAD DE LOS SUELOS

La forestación con especies tolerantes a la salinidad es una de las alternativas productivas más atractivas para la recuperación de suelos degradados o afectados por salinidad; ha sido adoptada en muchas partes del mundo, en particular con especies fijadoras de nitrógeno (Qadir et al. 2008). En este contexto, las especies de *Prosopis* son especialmente promisorias. El género *Prosopis* incluye un grupo de especies interfértiles que conforman un complejo homogamético (Verga 1995). En el sur de la Provincia de Santiago del Estero se encuentran individuos que expresan caracteres morfológicos y genéticos intermedio entre *P. alba* y *P. ruscifolia* (López 2006). También se han encontrado híbridos de *P. flexuosa* y *P. chilensis* (Verga 1995; Mottura et al. 2005; Córdoba & Verga 2008), y de *P. chilensis*, *P. flexuosa*, *P. alba* y *P. nigra* (Verga & Gregorius 2007). Los híbridos de *P. alba* y *P. flexuosa* con seguridad mostrarán una adaptación mayor a sustratos salinos y retendrán la calidad maderera de *P. alba*.

Si bien los estudios destinados a caracterizar la tolerancia a la salinidad han dominado las investigaciones, en la actualidad existe un interés creciente en determinar las consecuencias de la introducción de árboles sobre la salinidad de suelos y aguas (Thorburn

1999). La sustentabilidad y los beneficios ambientales de la plantación de árboles en terrenos con napas salinas próximas a la superficie han sido considerados por Morris & Collopy (1999), quienes subrayan que los efectos están asociados al tipo de árbol, su demanda evapotranspiratoria y los movimientos de las napas. Nosetto et al. (2008), en estudio crítico sobre los efectos de la forestación de praderas sobre el nivel de las napas y la salinidad de suelos en Argentina, sostienen que los resultados están determinados fuertemente por las precipitaciones, la evapotranspiración, la relativa tolerancia a la salinidad de los árboles introducidos, y que las conclusiones también dependen del tamaño de las plantaciones. En forestaciones a gran escala, la salinización ocurre de forma rápida en parcelas establecidas cuando la precipitación no es suficiente para cubrir los requerimientos hídricos de los árboles y el uso de agua freática para balancear este déficit lleva al incremento en acumulación de sales en los estratos superficiales del suelo. Mahmood et al. (2001), informaron sobre la acumulación de sal en la rizósfera de plantaciones de *Eucalyptus*, *Acacia* y *Prosopis* que captaban agua freática salina. La concentración de sal acumulada varió estacionalmente como resultado de las fluctuaciones en la napa freática y los procesos de redistribución de sales en la zona insaturada. Sus resultados los llevaron a expresar un apoyo cauto al establecimiento de árboles como medida de control para las napas freáticas superficiales y la salinización de suelos en Pakistán. Aún así, los árboles, y en particular las leguminosas leñosas, proveen diversos beneficios ambientales que se traducen en madera y leña, refugios de fauna, ciclado de nutrientes, secuestro de carbono, etc. Por ende, si se contabilizan los beneficios ambientales se puede esperar un balance positivo de la incorporación de leñosas tolerantes a la salinidad en áreas afectadas por esta condición.

REFLEXIONES FINALES

Tradicionalmente, la investigación sobre especies leñosas para ambientes salinos en

Argentina se ha enfocado a la fenotipificación de especies de árboles y arbustos para ser establecidos en esos ambientes. Las especies de *Prosopis*, en función de sus adaptaciones morfo-fisiológicas a ambientes caracterizados por estrés abiótico (Villagra et al. 2010), tienen el potencial de ser usadas en la restauración de áreas degradadas y pueden catalizar el desarrollo de nuevos sistemas de producción en los ecosistemas áridos argentinos. La mejora en la producción de *Prosopis* históricamente se ha basado sobre estrategias de manejo. Con seguridad, la aplicación de herramientas de biología molecular a *Prosopis* y a otras leñosas perennes de Argentina va a abrir otras vías de acceso a los objetivos de promover el desarrollo de nuevos sistemas de producción en ambientes semiáridos y los afectados por salinidad.

Por otra parte, la investigación sobre las bases fisiológicas de las respuestas a la salinidad en leñosas no es muy abundante, y estudios de este tipo son necesarios para contribuir a interpretar los resultados de aquellos destinados a indagar las consecuencias de la introducción de árboles sobre los patrones salinos del ecosistema. Estos últimos sin duda tendrán una influencia importante en las decisiones sobre el uso de las tierras y por ende resultan de fundamental utilidad. La constitución de equipos multidisciplinarios que encaren estas cuestiones aparece como una evidente prioridad para el futuro.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Pablo Villagra y Darién Prado por su generosa contribución de literatura y asesoramiento. ET: Investigadora de CONICET y DLL: Técnico investigador de INTA

BIBLIOGRAFÍA

AHMED, CB; BB ROUINA & M BOUKHRIS. 2008. Changes in water relations, photosynthetic activity and proline accumulation in one-year-old olive trees (*Olea europaea* L. cv. Chemlali) in response to NaCl salinity. *Acta Physiol. Plant* 30:553-560.

- AIAZZI, M; P CARPANE; J DI RIENZO & J ARGUELLO. 2002. Effects of salinity and temperature on the germination and early seedling growth of *Atriplex cordobensis* Gandoger et Stuckert (Chenopodiaceae). *Seed Sci. Technol.* **30**:329-338.
- AKHITAR, J; ZA SAQIB; ET AL. 2008. The effect of spacing on the growth of *Eucalyptus camaldulensis* on salt-affected soils of the Punjab, Pakistan. *Can. J. Forest Res* **38**:2434-2444.
- ALLEN, JA; JL CHAMBERS & M STINE. 1994. Prospects for increasing the salt tolerance of forest trees: A review. *Tree Physiol.* **14**:843-853.
- ANGUEIRA, MC. 1986. Geomorfología de la provincia de Santiago del Estero. Curso Taller Internacional "Desmonte y habilitación de tierras en zonas semiáridas". Santiago del Estero, Red de Cooperación Técnica en uso de Recursos Naturales-FAO **1**:32-54.
- ARAGUÉS, R; J PUY; A ROYO & JL ESPADA. 2005. Three-year field response of young olive trees (*Olea europaea* L., cv. Arbequina) to soil salinity: Trunk growth and leaf ion accumulation. *Plant Soil* **271**:265-273.
- BALA, N; PK SHARMA & K LAKSHMINARAYANA. 1990. Nodulation and nitrogen fixation by salinity-tolerant rhizobia in symbiosis with tree legumes. *Agric. Ecosyst. Environ.* **33**:33-46.
- BASAK, MK & SK GOYAL. 1980. Studies on tree legumes. Characterization of the symbionts and direct and reciprocal cross inoculation studies with tree legumes and cultivated legumes. *Plant Soil* **56**:39-51.
- BAZZAZ, FA. 1973. Seed germination in relation to salt concentration in three populations of *Prosopis farcata*. *Oecologia* **13**:73-80.
- BOSABALIDIS, AM & WW THOMSON. 1985. Ultrastructural development and secretion in the salt glands of *Tamarix aphylla* L. *J. Ultrastruct. Res.* **92**:55-62.
- BOLAND, AM; P JERIE & E MAAS. 1997. Long-term effects of salinity on fruit trees. *Acta Hort.* **449**: 599-606.
- CARNEVALE, N; C ALZUGARAY & D LÓPEZ. 2004. Efecto de la salinidad sobre el establecimiento de dos especies arbóreas dominantes en un "Quebrachal" de *Schinopsis balansae* Engl. (Argentina). *Revista de Inves. Fac. Cs. Agr. - UNRosario* **6**:1515-9116.
- CARTER, JL; TD COLMER & EJ VENEKLAAS. 2006. Variable tolerance of wetland tree species to combined salinity and waterlogging is related to regulation of ion uptake and production of organic solutes. *New Phytol.* **169**:123-134.
- CASTRO, M; R ITURRIETA & C FASSIO. 2009. Rootstock effect on the tolerance of avocado plants cv. Hass to NaCl stress. *Chil. J. Agric. Res.* **69**:316-324.
- CATALÁN, L; M BALZARINI; E TALEISNIK; R SERENO & U KARLIN. 1994. Effects of salinity on germination and seedling growth of *Prosopis exuosa* (D.C.). *For. Ecol. Manage.* **63**:347-357.
- CAUCAS, V & A ABRIL. 1996. *Frankia* sp. infects *Atriplex cordobensis*. Cross-inoculation assays and symbiotic efficiency. *Phyton* **59**:103.
- CAVAGNARO, JB; M PONCE; J GUZMÁN & M CIRINCIONE. 2006. Argentinean cultivars of *Vitis vinifera* grow better than European ones when cultured in vitro under salinity. *Biocell* **30**:1-7.
- CERDÁ, A; M NIEVES & MG GUILLEN. 1990. Salt tolerance of lemon trees as affected by rootstock. *Irrigation Sci.* **11**:245-249.
- CHA-UM, S & C KIRDMANEE. 2008. Assessment of salt tolerance in *Eucalyptus*, rain tree and Thai neem under laboratory and the field conditions. *Pak. J. Botany* **40**:2041-2051.
- CHEN, DM; S ELLUL; K HERDMAN & JWG CAIRNEY. 2001a. Influence of salinity on biomass production by Australian *Pisolithus* spp. isolates. *Mycorrhiza* **11**:231-236.
- CHEN, S; J LI; S WANG; A HÜTTERMANN & A ALTMAN. 2001b. Salt, nutrient uptake and transport, and ABA of *Populus euphratica*; a hybrid in response to increasing soil NaCl. *Trees - Struct. Func.* **15**: 186-194.
- CIMATO, A; S CASTELLI; M TATTINI & ML TRAVERSI. 2010. An ecophysiological analysis of salinity tolerance in olive. *Environ. Exp. Bot.* **68**:214-221.
- CISNEROS, JM; A DEGIOANNI; JJ CANTERO & A CANTERO. 2008. Caracterización y manejo de suelos salinos en el área pampeana. Pp. 17-46 en: Taleisnik, E; K Grunberg & G. Santa María (eds.). *La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria*. EDUCC (Editorial Universidad Católica de Córdoba), Córdoba. ISBN 978-987-626-013-8.
- CONY, MA & SO TRIONE. 1998. Inter- and intraspecific variability in *Prosopis exuosa* and *P. chilensis*: seed germination under salt and moisture stress. *J. Arid. Environ.* **40**:307-317.
- CÓRDOBA, A & A VERGA. 2008. Método de análisis fenológico de un rodal: Su aplicación en un enjambre híbrido de *Prosopis* spp. *Ciencia Inves. For. - Inst. For. I / Chile* **14**:92-109.
- DIOUF, D; R DUPONNOIS; AT BA; M NEYRA & D LESUEUR. 2005. Symbiosis of *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* with mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium* spp. improves salt tolerance in greenhouse conditions. *Func. Plant Biol.* **32**:1143-1152.
- EHLTING, B; P DLUZNIEWSKA; ET AL. 2007. Interaction of nitrogen nutrition and salinity in Grey poplar

- (*Populus tremula x alba*). *Plant Cell Environ.* **30**: 796-811.
- FAIRBAIRN, DJ; W LIU; ET AL. 2000. Characterisation of two distinct HKT1-like potassium transporters from *Eucalyptus camaldulensis*. *Plant Mol. Bio.* **43**: 515-525.
- FALKNER, RA; EKS NAMBIAR; PJ POLGLASE; S THEIVEYANATHAN & LG STEWART. 2006. Root distribution of *Eucalyptus grandis* and *Corymbia maculata* in degraded saline soils of south-eastern Australia. *Agroforest. Syst.* **67**:279-291.
- FARRELL, RCC; DT BELL; K AKILAN & JK MARSHALL. 1996. Morphological and physiological comparisons of clonal lines of *Eucalyptus camaldulensis*. II. Responses to waterlogging/salinity and alkalinity. *Aust. J. Plant. Physiol.* **23**: 509-518.
- FELDMAN, SR; V BISARO; NB BIANI & DE PRADO. 2008. Soil salinity determines the relative abundance of C3/C4 species in Argentinean grasslands. *Global Ecol. Biogeogr.* **17**:708-714.
- FELKER, P; M EWENS & H OCHOA. 2000. Environmental influences on grafting success of *Prosopis ruscifolia* (vinal) onto *Prosopis alba* (algarrobo blanco). *J. Arid. Environ.* **6**:433-439.
- FELKER, P; M EWENS; M VELARDE & D MEDINA. 2008. Initial evaluation of *Prosopis alba* Griseb clones selected for growth at seawater salinities. *Arid Land Res. Manag.* **22**:334-345.
- FERGUSON, L; JA POSS; ET AL. 2002. Pistachio rootstocks influence scion growth and ion relations under salinity and boron stress. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* **127**:194-199.
- FERNÁNDEZ-BALLESTER, G; F GARCÍA-SÁNCHEZ; A CERDÁ & V MARTÍNEZ. 2003. Tolerance of citrus rootstock seedlings to saline stress based on their ability to regulate ion uptake and transport. *Tree Physiol.* **23**:265-271.
- FLOWERS, TJ; PF TROKE & AR YEO. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **28**:89-125.
- FLOWERS, TJ & AR YEO. 1995. Breeding for salinity resistance in crop plants: where next? *Aust. J. Plant Physiol.* **22**:875-884.
- GARCÍA-SÁNCHEZ, F; JP SYVERTSEN; V MARTÍNEZ & JC MELGAR. 2006. Salinity tolerance of 'Valencia' orange trees on rootstocks with contrasting salt tolerance is not improved by moderate shade. *J. Exp. Bot.* **57**:3697-3706.
- GIMENO, V; JP SYVERTSEN; ET AL. 2009. Additional nitrogen fertilization affects salt tolerance of lemon trees on different rootstocks. *Sci. Hort.* **121**:298-305.
- GLENN, EP; JJ BROWN & E BLUMWALD. 1999. Salt tolerance and crop potential of halophytes. *Crit. Rev. Plant. Sci.* **18**:227-255.
- GORGAS, J & M BUSTOS. 2008. Dinámica y evaluación de los suelos de Córdoba con problemas de drenaje, salinidad y alcalinidad. Pp. 47-62 en: Taleisnik, E; K Grunberg & G. Santa María (eds.). *La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria*. EDUCC (Editorial Universidad Católica de Córdoba), Córdoba. ISBN 978-987-626-013-8.
- GU, R; Q LIU; D PEI & X JIANG. 2004. Understanding saline and osmotic tolerance of *Populus euphratica* suspended cells. *Plant Cell Tiss. Org.* **78**:261-265.
- HASEGAWA, PM; RA BRESSAN; JK ZHU & HJ BOHNERT. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Phys.* **51**:463-499.
- HU, L; H LU; Q LIU; X CHEN & X JIANG. 2005. Overexpression of mtID gene in transgenic *Populus tomentosa* improves salt tolerance through accumulation of mannitol. *Tree Physiol.* **25**:1273-1281.
- IGLESIAS, DJ; Y LEVY; ET AL. 2004. Nitrate improves growth in salt-stressed citrus seedlings through effects on photosynthetic activity and chloride accumulation. *Tree Physiol.* **24**:1027-1034.
- IMADA, S; N YAMANAKA & S TAMAI. 2009. Effects of salinity on the growth, Na partitioning, and Na dynamics of a salt-tolerant tree, *Populus alba* L. *J. Arid. Environ.* **73**:245-251.
- JENKINS, MB. 2003. Rhizobial and bradyrhizobial symbionts of mesquite from the Sonoran Desert: Salt tolerance, facultative halophily and nitrate respiration. *Soil Bio. Biochem.* **35**:1675-1682.
- JOBÁGY, EG & RB JACKSON. 2004. Groundwater use and salinization with grassland afforestation. *Glob. Change Biol.* **10**:1299-1312.
- KHAMZINA, A; R SOMMER; JPA LAMERS & PLG VLEK. 2009. Transpiration and early growth of tree plantations established on degraded cropland over shallow saline groundwater table in northwest Uzbekistan. *Agr. Forest. Meteorol.* **149**: 1865-1874.
- KOZLOWSKI, TT. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* **1**:1-29.
- KRAUSS, KW; JL CHAMBERS & JA ALLEN. 1998. Salinity effects and differential germination of several half-sib families of baldcypress from different seed sources. *New Forests* **15**:53-68.
- KUMAR, H; NK ARORA; V KUMAR & DK MAHESHWARI. 1999. Isolation, characterization and selection of salt tolerant rhizobia nodulating *Acacia catechu* and *A. nilotica*. *Symbiosis* **26**:279-288.
- LANGENFELD-HEYSER, R; J GAO; ET AL. 2007. *Paxillus involutus* mycorrhiza attenuate NaCl-stress responses in the salt-sensitive hybrid poplar

- Populus x canescens*. *Mycorrhiza* **17**:121-131.
- LAVADO, R. 2008. Visión sintética de la distribución y magnitud de los suelos afectados por salinidad en la Argentina. Pp. 11-16 en: Taleisnik, E; K Grunberg & G. Santa María (eds.). *La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria*. EDUCC (Editorial Universidad Católica de Córdoba), Córdoba. ISBN 978-987-626-013-8.
- LEVY, Y & J SHALHEVET. 1990. Ranking the salt tolerance of citrus rootstocks by juice analysis. *Sci. Hort.* **45**: 89-98.
- LI, H; Y WANG; ET AL. 2009. Identification of genes responsive to salt stress on *Tamarix hispida* roots. *Gene* **433**:65-71.
- LÓPEZ, V. 2006. *Estudio de diferenciación de tres morfotipos simpátricos, pertenecientes a la sección Algarrobia del género Prosopis, utilizando marcadores RAPD y caracteres morfométricos de hoja*. Tesis de Licenciatura. Departamento de Ecología, Genética y Evolución - Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires.
- LU, S; YH SUN & VL CHIANG. 2008. Stress-responsive microRNAs in *Populus*. *Plant J.* **55**:131-151.
- MAAS, EV & GJ HOFFMAN. 1977. Crop salt tolerance. Current assessment. *J. Irr. Drain. Div-ASCE*. **102**: 115-134.
- MADSEN, PA & DR MULLIGAN. 2006. Effect of NaCl on emergence and growth of a range of provenances of *Eucalyptus citriodora*, *Eucalyptus populnea*, *Eucalyptus camaldulensis* and *Acacia salicina*. *For. Ecol. Manage.* **228**:152-159.
- MAHMOOD, K; J MORRIS; J COLLOPY & P SLAVICH. 2001. Groundwater uptake and sustainability of farm plantations on saline sites in Punjab province, Pakistan. *Agr. Water. Manage.* **48**:1-20.
- MANCUSO, S & E RINALDELLI. 1996. Response of young mycorrhizal and non-mycorrhizal plants of olive tree (*Olea europaea* L.) to saline conditions. II. Dynamics of electrical impedance parameters of shoots and leaves. *Ad. Hort. Sci.* **10**:135-145.
- MELONI, D; M GULOTTA; C MARTÍNEZ & M OLIVA. 2004. The effects of salt stress on growth, nitrate reduction and proline and glycinebetaine accumulation in *Prosopis alba*. *Braz. J. Plant Physiol.* **16**:32-40.
- MELONI, D; M GULOTTA & C MARTÍNEZ. 2008a. Salinity tolerance in *Schinopsis quebracho colorado*: Seed germination, growth, ion relations and metabolic responses. *J. Arid Environm.* **72**:1785-1792.
- MELONI, D; M GULOTTA & M OLIVA CANO. 2008b. El estrés salino incrementa la actividad de enzimas antioxidantes y la concentración de polifenoles en Vinal (*Prosopis ruscifolia* G.). *Quebracho*. **15**:27-31.
- MERCHANT, A & M ADAMS. 2005. Stable osmótica in *Eucalyptus spathulata* - Responses to salt and water deficit stress. *Func. Plant Biol.* **32**:797-805.
- MICKELBART, MV & ML ARPAIA. 2002. Rootstock influences changes in ion concentrations, growth, and photosynthesis of 'Hass' avocado trees in response to salinity. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* **127**: 649-655.
- MISRA, CM & SL SINGH. 1981. Seed germination studies on three predominant tree species of southern Uttar Pradesh. *Ann. of Arid Zone* **20**: 193-198.
- MITTLER, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* **9**:405-10.
- MORRIS, JD & JJ COLLOPY. 1999. Water use and salt accumulation by *Eucalyptus camaldulensis* and *Casuarina cunninghamiana* on a site with shallow saline groundwater. *Agricul. Water Manage.* **39**: 205-227.
- MOTTURA, MC; R FINKELDEY; AR VERGA & O GAILING. 2005. Development and characterization of microsatellite markers for *Prosopis chilensis* and *Prosopis exuosa* and cross-species amplification. *Mol. Ecol. Notes*. **5**:487-489.
- MUNNS, R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol* **167**:645-63.
- MUNNS, R & M TESTER. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* **59**:651-81.
- NANJO, T; N FUTAMURA; ET AL. 2004. Characterization of full-length enriched expressed sequence tags of stress-treated poplar leaves. *Plant Cell Physiol.* **45**:1738-1748.
- NIKNAM, SR & J McCOMB. 2000. Salt tolerance screening of selected Australian woody species - A review. *For. Ecol. Manage.* **139**:1-19.
- NOSETTO, MD; EG JOBBÁGY; T TÓTH & RB JACKSON. 2008. Regional patterns and controls of ecosystem salinization with grassland afforestation along a rainfall gradient. *Global Biogeochem. Cycles* **22**, GB2015, doi:10.1029/2007GB003000.
- OSMOND, CB; O BJORKMAN & DJ ANDERSON. 1980. Physiological processes in plant ecology, toward a synthesis with *Atriplex*. Ed. Springer-Verlag, New York, EE.UU. Pp. 222.
- PATIL, BN; SG PATIL; ET AL. 2005. Bioameliorative role of tree species in salt-affected vertisols of India. *J. Trop. For. Sci.* **17**:346.
- PORRAS-SORIANO, A; ML SORIANO-MARTÍN; A PORRAS-PIEDRA & R AZCÓN. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi increased growth, nutrient uptake and tolerance to salinity in olive trees under nursery conditions. *J. Plant Physiol.* **166**: 1350-1359.
- QADIR, M; A TUBEILEH; ET AL. 2008. Productivity enhancement of salt-affected environments

- through crop diversification. *Land Degrad. Deve.* **19**:429-453.
- RAINS, DW. 1991. Salinity and alkalinity as an issue in world agriculture. Pp. 19-31 en: Choukr-Allah, R (ed.). *Plant salinity research. New challenges*. Institut Agronomique et veterinaire Hassan II: Agadir.
- REINOSO, H; L SOSA; L RAMÍREZ & V LUNA. 2004. Salt-induced changes in the vegetative anatomy of *Prosopis strombulifera* (Leguminosae). *Can. J. Bot.* **82**:618-628.
- RIDLEY, AM & DJ PANNELL. 2005. The role of plants and plant-based research and development in managing dryland salinity in Australia. *Aust. J. Exp. Agric.* **45**:1341-1355.
- RHODES, D & P FELKER. 1988. Mass screening of *Prosopis* (mesquite) seedlings for growth at seawater salinity concentrations. *For. Ecol. Manage.* **24**:169-176.
- RICHARDS, LA (ed). 1954. *Diagnosis and Improvement of Saline and Alkali Soils*. United States Department of Agriculture. Washington, D.C. EE.UU.
- RINALDELLI, E & S MANCUSO. 1996. Response of young mycorrhizal and non-mycorrhizal plants of olive tree (*Olea europaea* L.) to saline conditions. I. Short-term electrophysiological and long-term vegetative salt effects. *Adv. Hort. Sci.* **10**:126-134.
- SCAMBATO, A; P SANSBERRO; M ECHEVERRÍA; O RUIZ & A MENÉNDEZ. 2008. Estudio de la influencia de *Glomus intraradices* sobre el estatus hídrico de *Prosopis hassleri* y *Prosopis alba* sometidas a estrés salino. XII Reunión Latinoamericana y XXVII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. Rosario - Argentina.
- SGROY, V; F CASSÁN; O MASCIARELLI; MF DEL PAPA; A LAGARES; ET AL. 2009. Isolation and characterization of endophytic plant growth-promoting (PGPB) or stress homeostasis-regulating (PSHB) bacteria associated to the halophyte *Prosopis strombulifera*. *Appl. Microbiol. Biot.* **85**:371-381.
- SILVA, P; AR FRACAHA; RM TAVARES & H GEROS. 2009. Role of tonoplast proton pumps and Na⁺/H⁺ antiport system in salt tolerance of *Populus euphratica* Oliv. *J. Plant Growth Regul.* DOI 10.1007/s00344-009-9110-y.
- SINGH, K. 2000. Seedling growth and mineral composition of *Eucalyptus* hybrid in light and heavy saline and sodic soils. *Indian For.* **126**: 376-381.
- SOMASHEKHAR, R. 1998. Effect of salinity on *Prosopis juli ora* during early growth phase. *Indian For.* **124**:240-247.
- SOSA, L; A LLANES; H REINOSO; M REGINATO & V LUNA. 2005. Osmotic and specific ion effects on the germination of *Prosopis strombulifera*. *Ann. Bot.* **96**:261-267.
- STEPPUHN, H; J KORT & KG WALL. 2008. First year growth response of selected hybrid poplar cuttings to root-zone salinity. *Can. J. Plant Sci.* **88**:473-483.
- STOREY, R & RR WALKER. 1998. Citrus and salinity. *Sci. Hort.* **78**:39-81.
- SYVERTSEN, J & Y LEVY. 2005. Salinity interactions with other abiotic and biotic stresses in citrus. *Hort. Tech.* **15**:100-103.
- TALEISNIK, E; K GRUNBERG & G SANTA MARÍA (EDS.). 2008. La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria. EDUCC (Editorial Universidad Católica de Córdoba), Córdoba.
- THORBURN, PJ (ED.). 1999. Interactions between plants and shallow, saline water tables: Implications for the management of salinity in Australian agriculture. *Agr. Water Manag.* Special Issue.
- TOMAR, OS; PS MINHAS; VK SHARMA; YP SINGH & RK GUPTA. 2003. Performance of 31 tree species and soil conditions in a plantation established with saline irrigation. *For. Ecol. Manage.* **177**:333-346.
- UNGAR, IA. 1978. Halophyte seed germination. *The Botanical Review* **44**:233-264.
- VALLONE, R. 2008. Situación de salinidad en Mendoza. Pp. 63-77 en: Taleisnik, E; K Grunberg & G. Santa María (eds.). *La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria*. EDUCC (Editorial Universidad Católica de Córdoba), Córdoba. ISBN 978-987-626-013-8.
- VAN DER MOEZEL, PG; CS WALTON; GVN PEARCE-PINTO & DT BELL. 1989. Screening for salinity and waterlogging tolerance in five *Casuarina* species. *Landscape Urban Plan.* **17**:331.
- VELARDE, M; P FELKER & C DEGANO. 2003. Evaluation of Argentine and Peruvian *Prosopis* germplasm for growth at seawater salinities. *J. Arid Environ.* **55**:515-531.
- VERGA, A. 1995. *Genetic study of Prosopis chilensis y Prosopis flexuosa (Mimosaceae) in the dry Chaco of Argentina*. Doctoral Thesis, Faculty of Forest Sciences and Forest Ecology, Georg-August University of Göttingen. Germany.
- VERGA, A & H-R GREGORIUS. 2007. Comparing morphological with genetic distances between populations: A new method and its application to the *Prosopis chilensis* - *P. exuosa* complex. *Silvae Genet* **56**:45-51.
- VILLAGRA, PE. 1997. Germination of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* seeds under saline conditions. *J. Arid Environ.* **37**:261-267.
- VILLAGRA, PE & JB CAVAGNARO. 2005. Effects of salinity on the establishment and early growth

- of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco* seedlings in two contrasting soils: Implications for their ecological success. *Austral Eco.* **30**:325-335.
- VILLAGRA, PE; A VILELA; C GIORDANO; JA ÁLVAREZ. 2010. Ecophysiology of *Prosopis* species from the arid lands of Argentina: what do we know about adaptation to stressful environments? Pp. 321-340 en: Ramawat, KG (ed.). *Desert Plants*. Springer. Berlin. Germany.
- WANG, R; S CHEN; ET AL. 2007. Leaf photosynthesis, fluorescence response to salinity and the relevance to chloroplast salt compartmentation and anti-oxidative stress in two poplars. *Trees -Struct. Funct.* **21**:581-591.
- WANG, R; S CHEN; ET AL. 2008. Ionic homeostasis and reactive oxygen species control in leaves and xylem sap of two poplars subjected to NaCl stress. *Tree Physiol.* **28**:947-957.
- WYN JONES, G & J GORHAM. 1982. Osmoregulation. Pp 35-61 en: Lange, OL; PS Nobel; CB Osmond & H Ziegler (eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology New Series V 12*. Berlin, Springer Verlag. Germany.
- YANG, F; X XIAO; S ZHANG; H KORPELAINEN & C LI. 2009. Salt stress responses in *Populus cathayana* Rehder. *Plant Sci.* **176**:669-677.
- YI, H; M CALVO POLANCO; MD MACKINNON & JJ ZWIAZEK. 2008. Responses of ectomycorrhizal *Populus tremuloides* and *Betula papyrifera* seedlings to salinity. *Environ. Exp. Bot.* **62**:357-363.
- ZHANG, J; H NGUYEN & A BLUM. 1999. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J. Exp. Bot* **50**:291-302.