



Mecanismos de respuesta al estrés abiótico: hacia una perspectiva de las especies forestales

Response mechanisms to abiotic stress: towards a forest species perspective

Claudia Méndez-Espinoza^{1*} y Miguel Ángel Vallejo Reyna¹

Abstract

Abiotic stress is the leading threat to the productivity and survival of the most important crops and forest ecosystems worldwide, as current climate change patterns indicate likely increases in the severity and frequency of extreme weather events such as drought, water and soil salinity, and extreme temperatures. Through evolution, plants have developed diverse molecular, morphological and physiological mechanisms to respond to adverse environments. Understanding such mechanisms is essential to develop and apply conservation and breeding strategies for plant species, with the larger aim of protecting biodiversity and producing tolerant/resistant organisms capable of overcoming abiotic stress conditions. However, most of the available knowledge about stress recognition, signaling and response in plants come from the study of annual species. Even though there are some studies regarding forest taxa like *Populus*, *Eucalyptus*, *Picea*, or *Pinus*, Mexican species are absent from the literature. With its vast biological richness and diversity, Mexico is a privileged country; nevertheless, the lack of knowledge regarding the susceptibility of its forest resources is the main obstacle to enacting policies oriented towards mitigating the negative consequences of this type of stress.

Key Words: Climate change, drought, forest ecosystems, abiotic stress, salinity, signaling transduction.

Resumen

El estrés de origen abiótico tiene un importante impacto negativo para la productividad y supervivencia de los principales cultivos agrícolas y ecosistemas forestales del mundo. Las tendencias actuales del cambio climático pronostican un aumento en la severidad y frecuencia de fenómenos climáticos y condiciones ambientales adversas como la sequía, salinidad del agua y suelo, así como temperaturas extremas. A lo largo de la evolución, las plantas han desarrollado diversos mecanismos moleculares, morfológicos y fisiológicos para responder a las condiciones desfavorables del entorno. La comprensión de dichos mecanismos es esencial para implementar estrategias de conservación y mejoramiento genético de especies vegetales, a fin de proteger la biodiversidad y producir organismos tolerantes / resistentes al daño ocasionado por el estrés abiótico. Sin embargo, la mayoría de los estudios disponibles sobre identificación, transducción de señales y procesos de respuesta al estrés en plantas deriva de investigaciones en especies anuales. Aunque existen algunos trabajos realizados en taxones forestales de los géneros *Populus*, *Eucalyptus*, *Picea* y *Pinus*, se carece de estudios dedicados a especies mexicanas. Por su alta riqueza y diversidad biológica, México es un país privilegiado; no obstante, la falta de conocimiento sobre la susceptibilidad de sus recursos forestales es el principal obstáculo para diseñar planes de acción orientados a mitigar las consecuencias perjudiciales del estrés abiótico.

Palabras clave: Cambio climático, deficiencia hídrica, ecosistemas forestales, estrés abiótico, salinidad, transducción de señales.

Fecha de recepción/Reception date: 15 de mayo de 2019
Fecha de aceptación/Acceptance date: 15 de agosto de 2019

¹Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales, INIFAP. México.

*Autor por correspondencia: mendez.claudia@inifap.gob.mx

Introducción

El estrés abiótico se refiere a los factores ambientales que alteran los procesos fisiológicos y metabólicos de las plantas (Taiz y Zeiger, 2010). Se considera la causa central de la pérdida de más de 50 % de los principales cultivos de interés agrícola en el mundo (Boyer, 1982; Bray *et al.*, 2000), así como de la reducción del crecimiento, desarrollo y rendimiento vegetales (Sah *et al.*, 2016) que afecta más de 95 % de la superficie agrícola (Cramer *et al.*, 2011). Esta situación se agrava con el cambio climático, el cual influye en la frecuencia de incendios, rápido incremento de la temperatura y disturbios en los patrones de precipitación pluvial, entre otros (IPCC, 2007).

En consecuencia, los genotipos y taxones sensibles a esas fluctuaciones podrían desaparecer y ser reemplazados por otros taxa (Alfaro *et al.*, 2014). Por ejemplo, *Oreomunnea mexicana* (Standl.) J. F. Leroy es una especie relicto (Palacios-Chávez y Rzendowski, 1993), catalogada como amenazada (González-Espinosa *et al.*, 2011), cuya distribución potencial bajo distintos escenarios de cambio climático evidenció de 36 a 55 % de reducción de su hábitat, debido a que su nicho ecológico es altamente especializado y sensible a cambios ambientales (Alfonso-Corrado *et al.*, 2017).

La incidencia de condiciones ambientales adversas implica modificaciones significativas en la productividad neta de los ecosistemas (Thornley y Cannell, 1996; Wang *et al.*, 2012). Los biomas forestales y sus comunidades e industrias dependientes no escapan a los efectos de tales alteraciones (Hof *et al.*, 2017), ya que influyen en la distribución y tasa de crecimiento de las especies forestales (Hamann y Wang, 2006).

Los bosques proporcionan recursos maderables y no maderables, además de una importante diversidad de servicios ambientales como la regulación del ciclo del agua y de los ciclos biogeoquímicos, control de la erosión del suelo y formación del mismo, entre otros (Ninan y Inoue, 2013). En cuanto a los primeros, el valor total de exportación global de productos forestales se estima en 262 mil millones de dólares (FAOSTAT, 2018). Respecto a muchos de los servicios ecosistémicos, estos carecen de mercado, de modo que no puede calcularse su valor económico (Pearce, 2001).

Los ecosistemas forestales ocupan cerca de 30 % de la superficie terrestre, lo que representa 42 millones de km² (Bonan, 2008), por lo que su manejo y conservación constituyen una estrategia esencial para mitigar los efectos del cambio climático, (Schimel *et al.*, 2001), ya que los árboles y plantas leñosas funcionan como mecanismos primarios de secuestro de carbono (C) (Thomas y Martin, 2012) que como parte de su crecimiento captan el C atmosférico y lo almacenan en el tronco, ramas y hojas (Justine *et al.*, 2015). La deficiencia hídrica, salinidad y las temperaturas extremas son los principales factores abióticos que limitan la supervivencia y productividad de las especies arbóreas (Choat *et al.*, 2012; Anderegg *et al.*, 2013; Harfouche *et al.*, 2014).

Además, se espera que las consecuencias negativas del estrés abiótico se agraven debido al cambio climático (Fedoroff *et al.*, 2010). Por ejemplo, una de las principales causas de la disminución de la productividad y mortalidad es la falla hidráulica durante la deficiencia hídrica, ya que se crean embolias de gas en el xilema, lo que impide el flujo eficiente del agua hacia las hojas para la fotosíntesis (Choat *et al.*, 2012) y, eventualmente, ocasiona la muerte como en el caso de *Picea abies* (L.) H. Karst. (Solberg, 2004), *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Bentouati, 2008) y *Populus tremuloides* Michx. (Hogg *et al.*, 2008). Allen *et al.* (2010) proporcionan un listado extenso de mortalidad de especies forestales por sequía.

Durante el proceso evolutivo, las plantas han desarrollado mecanismos de tolerancia y resistencia al estrés que les permiten, mediante las respuestas reguladoras, reestablecer la homeostasis celular o actúan para reducir los efectos nocivos (Mickelbart *et al.*, 2015). El estrés por condiciones ambientales ocasiona una serie de reacciones en las plantas, como la inhibición del crecimiento meristemático de estructuras aéreas para favorecer la elongación radicular, perturbaciones en el metabolismo del carbono (Xiong y Zhu, 2002), detrimento en la producción de polen viable (Alqudah *et al.*, 2011) e incluso disfunciones en la fenología que podrían causar la asincronía entre el desarrollo floral y la disponibilidad de polinizadores (Dawson *et al.*, 2011). Por ejemplo, *Cedrela odorata* L. es un taxon nativo de México y de las neotropicales de mayor importancia económica internacional (Patiño, 1997). Su polinización depende de insectos (Cavers *et al.*, 2013), de modo que la diacronía

con ellos resultaría en una reducida producción de semillas. Sin embargo, no hay investigaciones que evalúen las consecuencias de este tipo de alteraciones en *C. odorata*.

El conocimiento sobre los efectos del estrés abiótico se basa, principalmente, en investigaciones realizadas en especies modelo y de uso agrícola como: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (arabidopsis), *Nicotiana tabacum* L. (tabaco), *Oryza sativa* L. (arroz), *Triticum aestivum* L. (trigo), *Zea mays* L. (maíz), entre otros. Sin embargo, la información referente a la biología molecular y fisiología de taxones forestales ante condiciones de estrés es limitada, e incluso nula para un gran número de ellos, como es el caso de los recursos forestales de México. Al respecto, un reducido número de taxa ha sido objeto de estudios relacionados con la respuesta a estrés abiótico. Por ejemplo, se evaluó la sensibilidad a la deficiencia hídrica en *Pinus engelmannii* Carrière y *P. lumholtzii* Robinson and Fernald del norte de México en un gradiente altitudinal, por medio de un estudio dendrocronológico para el periodo 1945-2004 (Bickford *et al.*, 2011). Se determinó la sensibilidad del crecimiento a la sequía, principalmente, a baja altitud y *P. engelmannii* resultó la menos tolerante.

Por su relevancia para plantaciones forestales comerciales en la región tropical y subtropical de América, *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl, *Pinus patula* Schiede ex Schltdl y *Pinus pseudostrobus* Lindl. se sometieron a dos regímenes hídricos contrastantes para evaluar su tolerancia a la sequía (Flores *et al.*, 2018). Aunque los tres taxa mostraron un mecanismo de respuesta similar; es decir, un ajuste alométrico de brote / biomasa radicular, también se identificó variación intraespecífica en la plasticidad fenotípica del crecimiento en altura, biomasa de las acículas y tallo, así como en el área foliar específica. Por último, se evidenció la diferencia en cuanto a la proporción de supervivencia de las plántulas: 4 % para *P. pseudostrobus*, 12 % para *P. patula* y 30 % para *P. oocarpa*.

Si bien, estos trabajos sobre especies mexicanas son valiosos, no se aborda el origen molecular y fisiológico de la respuesta al estrés. Por lo tanto, el objetivo de la presente contribución es presentar las principales generalidades de los procesos de señalización y mecanismos de respuesta ante tres tipos de estrés abiótico: deficiencia hídrica, salinidad elevada y altas temperaturas. Se enfatiza en el conocimiento disponible sobre especies forestales para cada uno de los tipos de estrés mencionados.

Mecanismos generales de reconocimiento, transducción de señales y respuesta a condiciones de estrés en plantas

Las plantas han desarrollado mecanismos de adaptación y defensa contra los daños causados por las condiciones ambientales, en los cuales interviene una gran diversidad de compuestos químicos que regulan los transportadores, las reacciones bioquímicas y modulan la expresión génica (Tuteja y Sopory, 2008). Estos mecanismos implican tres etapas (Figura 1): el reconocimiento del estrés, la transducción de señales y, por último, la respuesta (Biswal *et al.*, 2011).

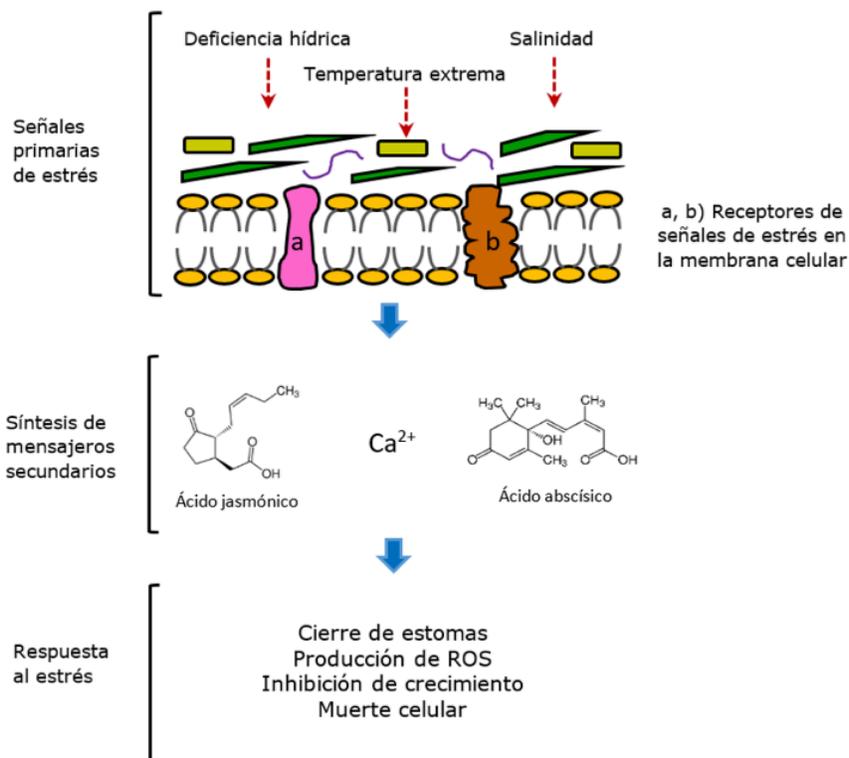


Figura 1. Mecanismo general de inducción de respuesta al estrés abiótico en plantas. Las señales primarias de estrés son percibidas por los receptores de la membrana celular que activan la producción de mensajeros secundarios. Esta cascada de señalización resulta en la expresión de genes de respuesta que inducen una serie de cambios bioquímicos y fisiológicos que conducirán a la tolerancia, adaptación o muerte.

Durante el reconocimiento, las señales primarias de estrés se procesan vía receptores de la membrana celular (Tuteja *et al.*, 2011). Por ejemplo, para la deficiencia hídrica la señal primaria es la hiperosmolaridad; mientras que, para la salinidad elevada las señales primarias son la presión osmótica alterada y la toxicidad iónica (Zhu, 2016). Respecto a la temperatura alta se han propuesto cuatro sensores putativos: un canal de membrana plasmática que inicia un influjo de Ca^{2+} , una histona sensor en el núcleo y dos sensores de proteínas en el retículo endoplásmico y el citosol (Mittler *et al.*, 2012). En general, a pesar de todos los recursos destinados al estudio de este tema, hasta la fecha solo se han logrado identificar algunos receptores potenciales (Zhu, 2016): receptores acoplados a proteínas G, canales iónicos, receptores tipo cinasa o histidina cinasa (Tuteja, 2007).

La transducción de señales (también llamada señalización celular o señalización transmembranal) forma parte del proceso mediante el cual las células se comunican con su ambiente y les permite responder a estímulos externos, a través de cambios en la expresión génica (Bradshaw y Dennis, 2010) que eventualmente culminarán en la adaptación o muerte del organismo (Tuteja, 2007). Es así que la recepción de las señales primarias ocasiona la producción de mensajeros secundarios (Dixit y Jayabaskaran, 2013), sobre todo de moléculas no proteicas como calcio, nucleótidos cíclicos, polifosfoinosítidos, óxido nítrico, azúcares, ácido abscísico, ácido jasmónico, ácido salicílico y poliaminas (Tuteja y Sopory, 2008).

Las plantas enfrentan diversos tipos de estrés de forma simultánea, lo que sugiere que las rutas de señalización interactúan unas con otras de manera que pueden ser aditivas, negativas o competir por algún blanco (Knight y Knight, 2001).

Las hormonas vegetales intervienen no solo en la regulación del crecimiento y desarrollo vegetal, sino también en la transducción de señales para responder a las condiciones ambientales (Sreenivasulu *et al.*, 2012). En este sentido, el ácido abscísico (ABA) es el más importante (Hadiarto y Tran, 2011; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Sah *et al.*, 2016), por lo que se le conoce como la hormona del estrés (Mehrotra *et al.*, 2014). La relevancia de este fitorregulador es tal, que los mecanismos de respuesta al estrés se clasifican en dos grandes grupos: ABA-dependientes y ABA-

independientes (Chinnusamy *et al.*, 2004). De manera general, ABA regula el aumento de factores de transcripción, cinasas y fosfatasa que confieren adaptación o tolerancia a diversos tipos de estrés abiótico (Tuteja, 2007; Sah *et al.*, 2016). Dado que el ABA se considera la principal señal de respuesta al estrés, se sugiere que debe ser parte central de las estrategias y programas orientados a la generación de cultivos tolerantes al estrés abiótico (Dar *et al.*, 2017). Publicaciones extensas, en las que se describe a detalle la importancia del ABA en la señalización celular pueden consultarse en Tuteja (2007); Kim (2014); Sah *et al.* (2016); y Dar *et al.* (2017).

Otro de los principales mensajeros secundarios del estrés abiótico es el calcio (Ca^{2+}) (Xiong y Zhu, 2002). Una vez que la planta recibe un estímulo, hay un incremento inmediato en la concentración de Ca^{2+} en el citosol, núcleo o mitocondria (Ranty *et al.*, 2016). Las señales de Ca^{2+} se diferencian en cuanto a su localización espacial, duración y frecuencia, por lo que cada respuesta específica se conoce como firma de calcio, y se detectan por diversas proteínas, lo que da continuidad a las cascadas de señalización (Yuan *et al.*, 2017). Revisiones exhaustivas sobre la función del calcio en la transducción de señales están disponibles en Sanders *et al.* (2002); Kim *et al.* (2010); Dixit y Jayabaskaran (2013); y Ranty *et al.* (2016).

Referente a los mecanismos de respuesta al estrés abiótico, estos se basan en genes agrupados en tres categorías mayores: 1) genes involucrados en cascadas de señalización y control transcripcional; 2) genes con funciones directas de protección de membranas y proteínas; y 3) genes de transporte y consumo de iones (Wang *et al.*, 2003). La respuesta depende del tipo y duración del estímulo; en el Cuadro 1 se presentan los mecanismos generales de respuesta a condiciones de deficiencia hídrica, salinidad y temperatura elevada.



Cuadro 1. Principales efectos del estrés abiótico en plantas y los mecanismos generales de respuesta.

| Tipo de estrés | Efectos en la planta | Mecanismos de respuesta |
|---------------------|---|---|
| Deficiencia hídrica | Reducción del potencial hídrico; deshidratación celular; reducción de la expansión celular y del metabolismo; cavitación; citotoxicidad iónica; muerte celular; inhibición de la fotosíntesis (Taiz y Zeiger, 2010). | Acumulación de proteínas LEA (Welin <i>et al.</i> , 1994), principalmente las dehidrinas (Arumingtyas <i>et al.</i> , 2013); elongación radicular disminuida, reducción del área foliar (Hu y Xiong, 2014); cierre de estomas (Froux <i>et al.</i> , 2005). |
| Alta salinidad | Reducción del potencial hídrico; deshidratación celular; toxicidad iónica; inhibición de la fotosíntesis (Taiz y Zeiger, 2010). | Compartimentación iónica en vacuolas; reducción del crecimiento de brotes; flujo iónico limitado de las raíces a los brotes (Munns y Tester, 2008). |
| Temperatura elevada | Desestabilización de la membrana celular y el citoesqueleto, de diversas proteínas y ARN; inhibición de la fotosíntesis y respiración; senescencia foliar; aborto de flores y frutos (Taiz y Zeiger, 2010; Mittler <i>et al.</i> , 2012). | Producción de antioxidantes; acumulación de solutos; inducción de proteínas cinasas activadas por mitógenos (MAPK); inducción de cascadas de proteínas cinasas (CDPK); activación de chaperonas (Wahid <i>et al.</i> , 2007); acumulación de protectores osmóticos; cierre de estomas; síntesis de metabolitos secundarios (Mathur y Jajoo, 2014); proteínas de choque térmico (Iba, 2002) y ácido salicílico (Nazar <i>et al.</i> , 2017). |

Estrés hídrico

El agua es esencial para el funcionamiento bioquímico y molecular de los organismos vivos (Xiong y Zhu, 2002). La deficiencia hídrica desencadena una serie de señales iónicas, mecánicas y osmóticas reconocidas por diversos receptores (Hamisch *et al.*, 2016). De forma general, se observa deshidratación celular, alteración de la mitosis, reducción del metabolismo, del volumen celular y de la turgencia, así como potencial hídrico negativo en el apoplasto y alta concentración iónica que puede resultar citotóxica (Taiz y Zeiger, 2010; Farooq *et al.*, 2009). Uno de los principales procesos afectados por el estrés hídrico es la fotosíntesis. En coníferas se observa una disminución en la producción de biomasa, expansión foliar reducida, ineficiencia de la función de los cloroplastos (Wahid *et al.*, 2007), baja difusión de CO₂ (Pinheiro y Chaves, 2011), disminución en la fotosíntesis neta y en la conductancia estomatal (Mena-Petite *et al.*, 2000; Bigras, 2005). En *Populus cathayana* Rehder también se

presenta la reducción del área foliar y del número total de hojas, de la transpiración, de la concentración intercelular de CO₂ y de la eficiencia de carboxilación (Xu *et al.*, 2008).

Dos de los principales grupos moleculares que intervienen en la resistencia y respuesta a la deficiencia hídrica son las proteínas LEA (por sus siglas en inglés, *late-embryogenesis abundant*) y el ácido abscísico (ABA). Las proteínas LEA fueron descubiertas en plantas terrestres (Hand *et al.*, 2010) y deben su nombre a que se identificaron durante las últimas etapas del desarrollo de las semillas (Pedrosa *et al.*, 2015). Sus principales funciones son la tolerancia a la deshidratación y la protección de la viabilidad seminal durante el almacenamiento *ex situ*, así como la resistencia al estrés por sequía, salinidad y frío; ya que estabilizan otros prótidos y membranas celulares, además de prevenir la agregación proteica en los periodos de estrés (Close, 1996; Goyal *et al.*, 2005; Hong-Bo *et al.*, 2005).

Los genes que codifican para la síntesis de proteínas LEA son una familia amplia que ha sido estudiada en forma extensa en angiospermas, principalmente de interés agrícola. La única especie forestal evaluada es *Populus trichocarpa* Torr. & A.Gray ex Hook. (Lan *et al.*, 2013). En cambio, en gimnospermas solo existen algunos trabajos parciales sobre grupos de proteínas de esta familia en *Picea glauca* (Moench) Voss (Jin-Zhuo y David, 1998; Sena *et al.*, 2017); *Pseudotsuga menziesii* (Mir.)Franco (Jarvis *et al.*, 1996), *Pinus pinaster* Aiton (Perdiguero *et al.*, 2014) y *Pinus tabuliformis* Carrière (Gao y Ting, 2016).

Las dehidrinas son un grupo de la familia de las proteínas LEA, y se acumulan de forma variable de acuerdo con el tipo e intensidad del estrés en semillas maduras o tejidos vegetativos en respuesta a la deshidratación, salinidad, frío y congelamiento (Close, 1996; Tunnacliffe y Wise, 2007). En *Picea glauca*, Sena *et al.* (2017) identificaron 41 secuencias codificantes completas de dehidrinas, lo que representa más de cuatro veces el número de secuencias determinadas en angiospermas, e incluso más que en las especies del género *Pinus* estudiadas hasta el momento.

Entre las respuestas morfológicas por deficiencia hídrica se pueden mencionar algunos de los siguientes ejemplos. La capa de cera cuticular de las hojas ocurre en

la superficie de todas las plantas terrestres (Jetter *et al.*, 2006) y constituye una de las primeras barreras protectoras contra diversos factores bióticos y abióticos (Shepherd y Griffiths, 2006). En varias especies comestibles, como trigo, alfalfa y chícharo se evidencia el aumento y cambio de composición de la cera cuticular al presentarse condiciones ambientales adversas (Sánchez *et al.*, 2001; Aharoni *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2005; Kosma *et al.*, 2009; Seo *et al.*, 2011; Lee y Suh, 2015; Zhang *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2015). En taxones forestales, destaca el estudio comparativo de seis coníferas: *Picea engelmannii* Engelm., *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt., *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus ponderosa* Douglas ex C.Lawsson y *Pinus flexilis* E.James, en las que a pesar de no identificarse la relación entre la dureza y composición de la cutícula con la resistencia a la deshidratación, sí se determinó el nivel de tolerancia a la sequía de cada taxón (Hadley y Smith, 1990).

El sistema radicular también responde al estrés hídrico; por ejemplo, en *Pinus pinaster*, dos procedencias con tolerancia diferencial a este tipo de estrés se sometieron a un elevado potencial osmótico (0.8 MPa), lo que resultó en la elongación radicular más rápida y extensa en la población tolerante a la sequía, en comparación con aquella susceptible (Nguyen y Lamant, 1989). Ese mecanismo de respuesta es inducido por el ABA y les permite a las plantas explorar sitios adyacentes en busca de agua, tal como se observa en maíz (Spollen *et al.*, 2000; Sharp *et al.*, 2002).

El ABA es la hormona vegetal más importante en la transducción de señales relacionadas con el estrés por sequía (Harfouche *et al.*, 2014). Una de sus funciones es la estimulación del cierre de estomas para reducir la pérdida de agua por transpiración (Kim *et al.*, 2010). Los estomas constan de dos células guarda que detectan los altos niveles de ABA, por lo que reducen su volumen y turgencia, mediante la salida de iones y aniones de potasio (MacRobbie, 1998). Además, ABA induce la sobreexpresión de casi 50 % de los genes asociados con la cutícula (Jenks *et al.*, 2007); no obstante, la relación entre los mecanismos moleculares de la cera cuticular y ABA aún deben elucidarse (Xue *et al.*, 2017).

El estrés iónico e hiperosmolaridad derivados de la deficiencia hídrica provocan, también, daño oxidativo por el exceso de especies de oxígeno reactivas (ROS, por sus siglas en inglés) (Xiong y Zhu, 2002). Las ROS tienen una función importante en la señalización de las plantas, intervienen en el crecimiento, desarrollo y respuesta al estrés biótico y abiótico, así como en la muerte celular programada (Bailey-Serres y Mittler, 2006). Sin embargo, en altas concentraciones, las ROS dañan los lípidos, carbohidratos, proteínas y ADN celulares (Das y Roychoudhury, 2014). En su mayoría, la defensa contra ROS es por medio de antioxidantes como el ácido ascórbico, glutatión, tioredoxina y carotenoides, así como por la actividad de enzimas como la super óxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), ascorbato peroxidasa (APX), monodeshidroascorbato reductasa (MDHAR), deshidroascorbato reductasa (DHAR), glutatión reductasa (GR) y guaiacol peroxidasa (GPX) (Xiong y Zhu, 2002; Das y Roychoudhury, 2014).

Salinidad

La salinidad en los suelos es un problema creciente para los cultivos en todo el mundo, especialmente, en tierras irrigadas (Negrão *et al.*, 2017). La principal afectación es la disminución del rendimiento, ya que la sal altera la osmolaridad, o bien propicia la toxicidad de los iones dentro de los tejidos vegetales. Ante esta situación, las plantas responden de manera rápida al reajustar el potencial osmótico, o de manera más lenta, al reducir los niveles tóxicos de sal en sus células (Munns y Tester, 2008). Los mecanismos adaptativos a la salinidad tienen tres propósitos: tolerar el estrés osmótico, excluir el exceso de iones (principalmente el Na^+) de los tejidos vegetales y aumentar la tolerancia de los tejidos a la acumulación de los iones (Munns y Tester, 2008). Estos pueden complementarse entre ellos, y variar sus respuestas en función de la severidad del estrés y de la especie afectada.

Dada su capacidad de sobrevivir en altas concentraciones de NaCl, *Populus euphratica* Oliv. ha servido como un modelo de estudio para elucidar los procesos fisiológicos y moleculares involucrados en la tolerancia de las especies arbóreas al estrés salino. La

compartimentación del Cl^- en las vacuolas de células del tejido radicular o del Na^+ en el apoplasto de las hojas; la disminución de los niveles de NaCl en el xilema y evitar la pérdida de K^+ por medio de los canales iónicos para mantener el balance iónico son ejemplos de los mecanismos fisiológicos en esta especie (Chen y Polle, 2010). Estudios genómicos sugieren que la tolerancia a la salinidad de *P. euphratica* es el resultado de la duplicación o de la regulación positiva de varias familias de genes implicados en el transporte de iones y en el mantenimiento de la homeostasis (Ma *et al.*, 2013).

El ejemplo más estudiado es la familia de genes HKT1, cuyas proteínas participan en el transporte de Na^+ en diferentes especies, funcionando como cotransportadores de Na^+/K^+ y como transportadores selectivos de Na^+ de alta y baja afinidad (Davenport *et al.*, 2007); *P. euphratica* tiene cuatro parálogos de HKT1 dentro de su genoma, a diferencia de *P. trichocarpa* que solo tiene uno (Ma *et al.*, 2013).

Gran parte de los genes relacionados con el estrés salino incluyen distintas proteínas que participan en la toma y transporte de sales. Sin embargo, también hay genes con función osmoprotectora, enzimas antioxidantes y algunos involucrados en el desarrollo y crecimiento: factores de transcripción, proteínas cinasas, proteínas fosfatasas o moléculas señalizadoras, como proteínas de unión a calmodulina o algunas inducidas por ABA (Munns, 2005).

La tecnología del ADN recombinante permite evaluar la utilidad potencial de algunos genes para conferir tolerancia a la salinidad en especies forestales; tal es el caso de *Pinus taeda* L., en la cual la sobreexpresión de enzimas osmoreguladoras incrementa su porcentaje de supervivencia en condiciones de alta salinidad (Tang *et al.*, 2005). En *Populus*, también se ha logrado aumentar la tolerancia al estrés salino, mediante la transferencia de un factor de transcripción de respuesta a etileno, cuya función se relaciona con el crecimiento y desarrollo de la planta (Li *et al.*, 2009).



Estrés térmico (temperatura elevada)

Entre 1880 y 2012 se ha registrado un aumento de 0.85 °C en la temperatura promedio global combinada de las superficies terrestre y oceánica (IPCC, 2014), y se prevé un incremento de 0.2 a 0.3 °C por década en los próximos años (Jones *et al.*, 1999; Fahad *et al.*, 2017). Aumentos en la temperatura ambiental de 10 – 15 °C se consideran estrés o choque térmico, que de manera general ocasiona la desnaturalización y agregación de proteínas, aumento en la fluidez de los lípidos de las membranas celulares (Wahid *et al.*, 2007), trastorno de la organización de los microtúbulos y de la división celular (Smertenko *et al.*, 1997), alteraciones en la fotosíntesis, metabolismo primario y secundario, así como de los lípidos (Xu *et al.*, 2006); y por consiguiente, un retraso en el desarrollo y crecimiento o la muerte (Mathur y Jajoo, 2014). Para una revisión exhaustiva de la señalización y respuesta a las altas temperaturas, se recomienda consultar Wahid *et al.* (2007), Mittler *et al.* (2012) y Wang *et al.* (2017).

Aunque los mecanismos precisos de detección de calor y señalización en plantas aún se ignoran, se sabe que moléculas como las proteínas ligadas a guanósín-trifosfato, nucleósido difosfato cinasa, anexina y cinasas brasinosteroides participan en la transducción de señales (Wang *et al.*, 2017).

La fotosíntesis es uno de los principales procesos metabólicos afectados por las altas temperaturas (Farooq *et al.*, 2009), ya que se altera el fotosistema II, las cadenas de transporte de electrones, hay disrupción de la membrana tilacoidal, inhibición del complejo de citocromo b6/f y ribulosa 1, 5 bifosfato carboxilasa/oxigenasa, de la síntesis de ATP y de la fijación de carbono (Biswal *et al.*, 2011; Ashraf y Harris 2013; Mathur y Jajoo, 2014); lo que podría explicar el crecimiento reducido de diversas especies y la senescencia temprana, como se observa en la caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) (Ebrahim *et al.*, 1998). En *Picea glauca*, temperaturas de 42 – 43 °C ocasionan la incapacidad de fotofosforilar de los tilacoides y proveer de agua al fotosistema II; mientras que temperaturas mayores (44 – 46 °C) reducen drásticamente el uso de NADPH y ATP en el ciclo de Calvin (Bigras, 2005).

El sistema radicular es más sensible al calor que algunas partes aéreas, ya que su nivel óptimo de crecimiento es entre 5 y 6 grados menor (DiPaola, 1992; Paulsen, 1994). Es por ello, que el calor afecta de forma negativa la conductividad hidráulica del sistema radicular (Morales et al., 2003), así como la capacidad de captación y asimilación de nutrimentos (Giri et al., 2017), principalmente nitrógeno, fósforo y potasio (Fahad et al., 2017). El equilibrio, estabilidad, concentración, biosíntesis y compartimentación de las hormonas de crecimiento vegetal se alteran en condiciones de calor elevado (Maestri et al., 2002). De manera similar a la deficiencia hídrica, la temperatura extrema provoca la liberación de ROS (Wang et al., 2017), y en respuesta al daño por estos radicales libres intervienen los mecanismos enzimáticos y no enzimáticos mencionados previamente.

En respuesta a la temperatura elevada, la principal estrategia de las plantas es la síntesis de proteínas de choque térmico (HSP, por sus siglas en inglés) (Iba, 2002) que confieren estabilidad membranal, eficiencia del uso de agua y nutrimentos, así como la protección del aparato fotosintético (Camejo et al., 2005; Ahn y Zimmerman, 2006; Momcilovic y Ristic, 2007; Horváth et al., 2008). Las HSP fueron identificadas en condiciones de estrés por calor, pero actualmente se sabe que participan en la respuesta al estrés biótico (Yu et al., 2016), así como al frío, deshidratación, luz UV, salinidad, metales pesados, y daño mecánico (Swindell et al., 2007). Además de las HSP, hay otros grupos de compuestos que intervienen en la respuesta al choque térmico de origen muy diverso, como las citocininas, ácidos grasos, terpenoides y flavonoides que son las rutas metabólicas de mayor influencia en la respuesta a las temperaturas elevadas en *Pinus radiata* (Escandón et al., 2018); así como giberelinas, etileno y brasinosteroides (Clarke et al., 2009; Zhang y Wang, 2011; Dubois et al., 2018).



Consideraciones finales

La adaptación al estrés abiótico es controlada por redes moleculares que desencadenan una serie de respuestas a nivel morfológico y fisiológico. Los procesos involucrados en la adaptación y resistencia a condiciones adversas se caracterizan por su alta complejidad, que aunada a los largos ciclos de vida y genomas extensos ralentiza el estudio de este tema en especies forestales. Ante la escasa información referente a especies arbóreas, es imposible formular una perspectiva completa derivada de este grupo de organismos. Sin embargo, el desarrollo constante de las herramientas *ómicas* representa una oportunidad para investigar de forma integrativa el funcionamiento de dichos seres vivos para describir, elucidar y comprender estos procesos.

Varios autores consideran que los mecanismos de respuesta, tolerancia y resistencia al estrés abiótico son difíciles de controlar y utilizar en programas de mejoramiento genético, ya que los procesos de respuesta son genéticamente complejos. No obstante, la caracterización y entendimiento de los mecanismos moleculares y de la fisiología del estrés permitirá explorar estrategias de uso de los caracteres y organismos de valor ecológico y productivo con fines de mejoramiento genético, en el cual es imprescindible incluir las principales especies forestales mexicanas.

Conflicto de intereses

Los autores declaramos no tener conflicto de intereses.

Contribución por autor

Claudia Méndez-Espinoza: elaboración de las secciones resumen, *abstract*, introducción, desarrollo del tema, conclusiones, diseño del cuadro y la figura; Miguel Ángel Vallejo Reyna: elaboración de la sección sobre salinidad y revisión general.

Referencias

- Aharoni, A., S. Dixit, R. Jetter, E. Thoenes, G. Van Arkel and A. Pereira. 2004. The SHINE clade of AP2 domain transcription factors activates wax biosynthesis, alters cuticle properties, and confers drought tolerance when overexpressed in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 16: 2463–2480. Doi: 10.1105/tpc.104.022897.
- Ahn, Y. J. and J. L. Zimmerman. 2006. Introduction of the carrot HSP17.7 into potato (*Solanum tuberosum* L.) enhances cellular membrane stability and tuberization *in vitro*. *Plant Cell Environment* 29: 95–104. Doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01403.x.
- Alfaro, R. I., B. Fady, G. G. Vendramin, I. K. Dawson, R. A. Fleming, C. Sáenz-Romero, R. A. Lindig-Cisneros, T. Murdock, B. Vinceti, C. M. Navarro, T. Skroppa, G. Baldinelli, Y. A. El-Kassaby and J. Loo. 2014. The role of forest genetic resources in responding to biotic and abiotic factors in the context of anthropogenic climate change. *Forest Ecology and Management* 333: 76-87. Doi: 10.1016/j.foreco.2014.04.006.
- Alfonso-Corrado, C., F. Naranjo-Luna, R. Clark-Tapia, J. E. Campos, O. R. Rojas-Soto, M. D. Luna-Krauletz, B. Bodenhorn, M. Gorgonio-Ramírez and N. Pacheco-Cruz. 2017. Effects of Environmental Changes on the Occurrence of *Oreomunnea mexicana* (Juglandaceae) in a Biodiversity Hotspot Cloud Forest. *Forests* 8: 261. Doi: 10.3390/f8080261.
- Alqudah, A. M., N. H. Samarah and R. E. Mullen. 2011. Chapter 6 - Drought stress effects on crop pollination, seed set, yield and quality. *In*: Lichtfouse, E. (ed.). *Alternative Farming Systems, Biotechnology, Drought Stress and Ecological Fertilisation, Sustainable Agriculture Reviews* 6. Springer. Netherlands. 354 p.
- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. Mcdowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling and D. D. Breshears. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259 (4): 660-p. 684. Doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001ff. fahal-00457602f.

- Anderegg, W. R. L., J. M. Kane and L. D. L. Anderegg. 2013. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change* 3: 30-36. Doi:10.1038/NCLIMATE1635.
- Arumingtyas, E. L., E. S. Savitri and R. D. Purwoningrahayu. 2013. Protein profiles and Dehydrin accumulation in some soybean varieties (*Glycine max* L. Merr) in drought stress conditions. *American Journal of Plant Science* 4:134-41. Doi: 10.4236/ajps.2013.41018.
- Ashraf, M. and P. J. C. Harris. 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica* 51: 163-190. Doi: 10.1007/s11099-013-0021-6.
- Bailey-Serres, J. and R. Mittler. 2006. The Roles of Reactive Oxygen Species in Plant Cells. *Plant Physiology* 141: 311. Doi: 10.1104/pp.104.900191.
- Bentouati, A. 2008. La situation du cèdre de l'Atlas en Algérie. *Forêt Méditerranéenne* 29: 203-209.
- Bickford, I. N., P. Z. Fulé and T. E. Kolb. 2011. Growth sensitivity to drought of co-occurring *Pinus* spp. along an elevation gradient in northern Mexico. *Western North American Naturalist* 71 (3): 338-348. Doi: 10.3398/064.071.0302.
- Bigras, F. J. 2005. Photosynthetic response of white spruce families to drought stress. *New Forests* 29 (2): 135-148. Doi: 10.1007/s11056-005-0245-9.
- Biswal, B., P. N. Joshi, M. K. Raval and U. C. Biswal. 2011. Photosynthesis, a global sensor of environmental stress in green plants: stress signaling and adaptation. *Current Science* 101 (1): 47-56.
- Bonan, G. B. 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320: 1444-1449. Doi: 10.1126/science.1155121.
- Boyer, J. S. 1982. Plant productivity and environment. *Science* 218: 443-448. Doi: 10.1126/science.218.4571.443.
- Bradshaw, R. A. and E. A. Dennis. 2010. Chapter 1 – Cell Signaling: Yesterday, Today, and Tomorrow. *In: Bradshaw, R. A. and E. A. Dennis (eds.). Handbook of Cell Signaling*. 2nd edition. Academic Press. San Diego, CA, USA. 3048 p.

- Bray, E. A., J. Bailey-Serres and E. Weretilnyk. 2000. Responses to abiotic stresses. *In*: Gruissem, W., B. Buchannan and R. Jones (eds.). Biochemistry and molecular biology of plants. American Society of Plant Physiologists. Rockville, MD, USA. pp 1158–1249.
- Camejo, D., P. Rodríguez, M. A. Morales, J. M. Dell'amico, A. Torrecillas and J. J. Alarcón. 2005. High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility. *Journal of Plant Physiology* 162: 281–289. Doi: 10.1016/j.jplph.2004.07.014.
- Cavers, S., A. Telford, F. Arenal Cruz, A. J. Pérez C., R. Valencia, C. Navarro, A. Buonamici and A. J. Lowe. 2013. Cryptic species and phylogeographical structure in the tree *Cedrela odorata* L. throughout the Neotropics. *Journal of Biogeography* 40: 732-746. Doi: 10.1111/jbi.12086.
- Chen, S. and A. Polle. 2010. Salinity tolerance of *Populus*. *Plant Biology* 12:317-333. Doi: 10.1111/j.1438-8677.2009.00301.x.
- Chinnusamy, V., K. Schumaker and J. K. Zhu. 2004. Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signaling in plants. *Journal of Experimental Botany* 55:225-236. Doi: 10.1093/jxb/erh005.
- Choat, B., S. Jansen, T. J. Brodribb, H. Cochard, S. Delzon, R. Bhaskar, S. J. Bucci, T. S. Field, S. M. Gleason, U. G. Hacke, L. Jacobsen, F. Lens, H. Maherali, J. Martínez-Vilalta, S. Mayr, M. Mencuccini, P. J. Mitchell, A. Nardini, J. Pittermann, R. B. Pratt, J. S. Sperry, M. Westoby, I. J. Wright and A. E. Zanne. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752-755. Doi: 10.1038/nature11688.
- Clarke, S. M., S. M. Cristescu, O. Miersch, F. J. M. Harren, C. Wasternack and L. A. Mur. 2009. Jasmonates act with salicylic acid to confer basal thermotolerance in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist* 182: 175-187. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02735.x.
- Close, T. J. 1996. Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiologia plantarum* 97:795–803. Doi: 10.1111/j.1399-3054.1996.tb00546.x.

Cramer, G. R., K. Urano, S. Delrot, M. Pezzotti and K. Shinozaki. 2011. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biology* 11: 163. Doi: 10.1186/1471-2229-11-163.

Dar, N. A., I. Amin, W. Wani, S. A. Wani, A. B. Shikari, S. H. Wani and K. Z. Masoodi. 2017. Abscisic acid: A key regulator of abiotic stress tolerance in plants. *Plant Gene* 11: 106-111. Doi: 10.1016/j.plgene.2017.07.003.

Das, K. and A. Roychoudhury. 2014. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Frontiers in Environmental Science* 2: 53. Doi: 10.3389/fenvs.2014.00053.

Dawson, I. K., B. Vinceti, J. C. Weber, H. Neufeldt, J. Russell, A. G. Lengkeek, A. Kalinganire, R. Kindt, J. P. B. Lillesø, J. Roshetko and R. Jamnadass. 2011. Climate change and tree genetic resource management: maintaining and enhancing the productivity and value of smallholder tropical agroforestry landscapes. A review. *Agroforestry Systems* 81: 67:tf. Doi: 10.1007/s10457-010-9302-2.

Davenport, R. J., A. Muñoz-Mayor, D. Jha, P. A. Essah, A. Rus and M. Tester. 2007. The Na⁺ transporter AtHKT1;1 controls retrieval of Na⁺ from the xylem in *Arabidopsis*. *Plant, Cell and Environment* 4:497-507. Doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01637.x.

DiPaola, J. 1992. Physiological responses of turfgrasses to heat stress. *In*: Waddington, D. V., R. N. Carrow and R.C. Shearman (eds.). *Turfgrass*. Agronomy Society of America. Madison, WI, USA. pp. 231–262.

Dixit, A. K. and C. Jayabaskaran. 2013. Calcium signaling during abiotic stress in plants: roles of calcium dependent protein kinases. *In*: Hemantaranjan, A. (ed.). *Advances in Plant Physiology*. Vol. 14. Scientific Publishers. Jodhpur, India. pp. 348-369.

Dubois, M., Van den Broeck, L. and Inzé, D. 2018. The pivotal role of ethylene in plant growth. *Trends in Plant Science* 23 (4): 311-323. Doi: 10.1016/j.tplants.2018.01.003.

- Ebrahim, M. K., O. Zingsheim, M. N. El-Shourbagy, P. H. Moore and E. Komor. 1998. Growth and sugar storage in sugarcane grown at temperature below and above optimum. *Journal of Plant Physiology* 153: 593–602.
Doi: 10.1016/S0176-1617(98)80209-5.
- Escandón, M., M. Meijón, L. Valledor, J. Pascual, G. Pinto and M. J. Cañal. 2018. Metabolome Integrated Analysis of High-Temperature Response in *Pinus radiata*. *Frontiers in Plant Science* 9: 485. Doi: 10.3389/fpls.2018.00485.
- Fahad, S., A. A. Bajwa, U. Nazir, S. A. Anjum, A. Farooq, A. Zohaib, S. Sadia, W. Nasim, S. Adkins, S. Saud, M. Z. Ihsan, H. Alharby, C. Wu, D. Wang and J. Huang. 2017. Crop production under drought and heat stress: Plant responses and management options. *Frontiers in Plant Science* 8: 1147.
Doi: 10.3389/fpls.2017.01147.
- Food and Agriculture Organization of United Nations Statistics (FAOSTAT). 2018. Forestry production and trade database
<http://www.fao.org/faostat/en/#data/FO/visualize> (28 de agosto de 2019).
- Farooq, M., A. Wahid, N. Kobayashi, D. Fujita and S. M. A. Basra. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development* 29 (1):185-212. Doi: 10.1051/agro:2008021.
- Fedoroff, N. V., D. S. Battisti, R. N. Beachy, P. J. Cooper, D. A. Fischhoff, C. N. Hodges, V. C. Knauf, D. Lobell, B. J. Mazur, D. Molden, M. P. Reynolds, P. C. Ronald, M. W. Rosegrant, P. A. Sanchez, A. Vonshak and J. K. Zhu. 2010. Radically rethinking agriculture for the 21st century. *Science* 327: 833–834.
Doi: 10.1126/science.1186834.
- Flores, A., J. Climent, V. Pando, J. López-Upton and R. Alía. 2018. Intraspecific variation in Pines from the Trans-Mexican volcanic belt grown under two watering regimes: implications for management of genetic resources. *Forests* 9(2): 71.
Doi: 10.3390/f9020071.

- Froux, F., M. E. Ducrey, Dreyer and R. Huc. 2005. Vulnerability to embolism differs in roots and shoots and among three Mediterranean conifers: consequences for stomatal regulation of water loss? *Trees* 19:137–144. Doi: 10.1007/s00468-004-0372-5.
- Gao, J. and L. Ting. 2016. Functional characterization of the late embryogenesis abundant (LEA) protein gene family from *Pinus tabuliformis* (Pinaceae) in *Escherichia coli*. *Scientific Reports* 6: 19467. Doi: 10.1038/srep19467.
- Giri, A., S. Heckathorn, S. Mishra and C. Krause. 2017. Heat stress decreases levels of nutrient-uptake and –assimilation proteins in tomato roots. *Plants* 6 (81): 6. Doi: 10.3390/plants6010006.
- González-Espinosa, M., J. A. Meave, F. G. Lorea-Hernández, G. Ibarra-Manríquez, A. C. Newton. 2011. *The Red List of Mexican Cloud Forest Trees*. 1st edition, Fauna and Flora International. Cambridge, UK. pp. 1-148.
- Goyal, K., L. J. Walton and A. Tunnacliffe. 2005. LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress. *Biochemical Journal* 388:151–157. Doi: 10.1042/BJ20041931.
- Hadiarto, T. and L. S. P. Tran. 2011. Progress studies of drought-responsive genes in rice. *Plant Cell Reports* 30: 297–310. Doi: 10.1007/s00299-010-0956-z.
- Hadley, J. L. and W. K. Smith. 1990. Influence of leaf Surface wax and leaf area to water content ratio on cuticular transpiration in western conifers, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1306-1311. Doi: 10.1139/x90-173.
- Hamann, A. and T. Wang. 2006. Potential effects of climate change on ecosystem and tree species distribution in British Columbia. *Ecology* 87 (11): 2773-2786. Doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[2773:PEOCCO]2.0.CO;2.
- Hamisch, D., D. Kaufholdt, J. C. Kuchernig, F. Bittner, R. R. Mendel, R. Hänsch and J. Popko. 2016. Transgenic Poplar Plants for the Investigation of ABA-Dependent Salt and Drought Stress Adaptation in Trees. *American Journal of Plant Sciences* 7: 1337-1356. Doi: 10.4236/ajps.2016.79128.

- Hand, S. C., M. A. Menze, M. Toner, L. Boswell and D. Moore. 2010. LEA Proteins During Water Stress: Not Just for Plants Anymore. *Annual Review of Physiology* 73 (1): 115-134. Doi: 10.1146/annurev-physiol-012110-142203.
- Harfouche, A., R. Meilan and A. Altman. 2014. Molecular and physiological responses to abiotic stress in forest trees and their relevance to tree improvement. *Tree Physiology* 34: 1181-1198. Doi: 10.1093/treephys/tpu012.
- Hof, A., C. C. Dymond and D. J. Mladenoff. 2017. Climate change mitigation through adaptation: the effectiveness of forest diversification by novel tree planting regimes. *Ecosphere* 8 (11): e01981.10.1002/ecs2.1981.
- Hogg, E. H., J. P. Brandt and M. Michaellian. 2008. Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestière* 38: 1373-1384. Doi:10.1139/X08-001.
- Hong-Bo, S., L. Zong-Suo and S. Ming-An. 2005. LEA proteins in higher plants: Structure, function, gene expression and regulation. *Colloids and surfaces* 45: 131-135. Doi: 10.1016/j.colsurfb.2005.07.017.
- Horváth, I., G. Multhoff, A. Sonnleitner and L. Vígh. 2008. Membrane-associated stress proteins: More than simply chaperones. *Biochimica et Biophysica Acta* 1778: 1653-1664. Doi:10.1016/j.bbamem.2008.02.012.
- Hu, H. and L. Xiong. 2014. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. *Annual Review of Plant Biology* 65: 715-741. Doi: 10.1146/annurev-arplant-050213-040000.
- Iba, K. 2002. Acclimative response to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 53: 225-245. Doi: 10.1146/annurev.arplant.53.100201.160729.

- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2007. Climate change 2007. *In: Pachauri, R. K. and A. Reisinger. (eds.). Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC. Geneva, Switzerland. 104 p.*
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. *In: Core Writing Team, R. K. Pachauri and L. A. Meyer (eds.). Proceedings of the Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland. 151 p.*
- Jarvis, S. B., M. A. Taylor, M. R. Macleod and H. V. David. 1996. Cloning and characterization of the cDNA clones of three genes that are differentially expressed during dormancy-breakage in the seeds of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Journal of Plant Physiology* 147: 559–566. Doi: 10.1016/S0176-1617(96)80046-0.
- Jenks, M. A., P. M. Hasegawa, S. M. Jain, D. K. Kosma and M. A. Jenks. 2007. Eco-physiological and molecular-genetic determinants of plant cuticle function in drought and salt stress tolerance. *In: Jenks, M. A., P. M. Hasegawa and S. M. Jain (eds.). Advances in Molecular Breeding toward Drought and Salt Tolerant Crops. Springer. Dordrecht, The Netherlands. pp. 91–120.*
- Jetter, R., L. Kunst and A. L. Samuels. 2006. Composition of plant cuticular waxes. *In: Riederer, M. and C. Müller (eds.). Biology of the Plant Cuticle. Annual Plant Reviews. Vol. 23. Blackwell Publishing. Oxford, UK. pp 145–181.*
- Jin-Zhuo, D. and I. D. David. 1998. Cloning and characterization of six embryogenesis-associated cDNAs from somatic embryos of *Picea glauca* and their comparative expression during zygotic embryogenesis. *Plant Molecular Biology* 39: 859–864. Doi: 10.1023/A:1006146622614.
- Jones, P. D., M. New, D. E. Parker, S. Martin and I. G. Rigor. 1999. Surface air temperature and its changes over the past 150 years. *Reviews of Geophysics* 37: 173–199. Doi: 10.1029/1999RG900002.

Justine, M. F., W. Yang, F. Wu, B. Tan, M. N. Khan and Z. Yeyi. 2015. Biomass stock and carbon sequestration in a chronosequence of *Pinus massoniana* plantations in the upper reaches of the Yangtze River. *Forests* 6:3665–3682.

Doi: 10.3390/f6103665.

Kim, T. H. 2014. Mechanism of ABA signal transduction: agricultural highlights for improving drought tolerance. *Journal of Plant Biology* 57: 1-8.

Doi: 10.1007/s12374-014-0901-8.

Kim, T. H., M. Böhmer, H. Hu, N. Nishimura and J. I. Schroeder. 2010. Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Abscisic Acid, CO₂, and Ca²⁺ Signaling. *Annual Reviews in Plant Biology* 61: 561-591.

Doi: 10.1146/annurev-arplant-042809-112226.

Knight, H. and Mr. Knight. 2001. Abiotic stress signalling pathways: specificity and cross-talk. *Trends in Plant Science* 6 (6): 262-267.

Doi: 10.1016/S1360-1385(01)01946-X.

Kosma, D. K., B. Bourdenx, A. Bernard, E. P. Parsons, S. Lu, J. Joubes and M. A. Jenks. 2009. The impact of water deficiency on leaf cuticle lipids of *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 151: 1918–1929. Doi: 10.1104/pp.109.141911.

Lan, T., J. Gao and Q-Y Zeng. 2013. Genome-wide analysis of the LEA (late embryogenesis abundant) protein gene family in *Populus trichocarpa*. *Tree Genetics and Genomes* 9 (1): 253–264. Doi: 10.1007/s11295-012-0551-2.

Lee, S. B. and M. C. Suh. 2015. Advances in the understanding of cuticular waxes in *Arabidopsis thaliana* and crop species. *Plant Cell Reports* 34: 557–572.

Doi: 10.1007/s00299-015-1772-2.

Li, Y., X. Su, B. Zhang, Q. Huang, X. Zhang and R. Huang. 2009. Expression of jasmonic ethylene responsive factor gene in transgenic poplar tree leads to increased salt tolerance. *Tree Physiology* 29(2):273-279.

Doi: 10.1093/treephys/tpn025.

- Ma, T., J. Wang, J. Wang, G. Zhou, Z. Yue, Q. Hu and L. Jianquan. 2013. Genomic insights into salt adaptation in a desert poplar. *Nature Communications* 4:2797. Doi: 10.1038/ncomms3797.
- MacRobbie, E. A. 1998. Signal transduction and ion channels in guard cells. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 353:1475–88. Doi: 10.1098/rstb.1998.0303.
- Maestri, E., N. Klueva, C. Perrotta, M. Gulli, H. T. Nguyen and N. Marmioli. 2002. Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals. *Plant Molecular Biology* 48: 667–681. Doi: 10.1023/A:1014826730024.
- Mathur, S. and A. Jajoo. 2014. Photosynthesis: Response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 137: 116–126. Doi: 10.1016/j.jphotobiol.2014.01.010.
- Mehrotra, R., P. Bhalothia, P. Bansal, M. K. Basantani, V. Bharti and S. Mehrotra. 2014. Abscisic acid and abiotic stress tolerance-different tiers of regulation. *Journal of Plant Physiology* 171: 486–496. Doi:10.1016/j.jplph.2013.12.007.
- Mena-Petite, A., B. González-Moro, C. González-Murua, M. Lacuesta and R. A. Muñoz. 2000. Sequential Effects of Acidic Precipitation and Drought on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence Parameters of *Pinus radiata* D. Don Seedlings. *Journal of Plant Physiology* 156 (1): 84-92. Doi: 10.1016/S0176-1617(00)80276-X.
- Mickelbart, M. V., P. M. Hasegawa and J. Bailey-Serres. 2015. Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. *Nature Reviews Genetics* 16 (4): 237-251. Doi: 10.1038/nrg3901.
- Mittler, R., A. Finka and P. Goloubinoff. 2012. How do plants feel the heat? *Trends in Biochemical Sciences* 37 (3): 118-125. Doi: 10.1016/j.tibs.2011.11.007.

- Momcilovic, I. and Z. Ristic. 2007. Expression of chloroplast protein synthesis elongation factor, EF-Tu, in two lines of maize with contrasting tolerance to heat stress during early stages of plant development. *Journal of Plant Physiology* 164: 90-99. Doi: 10.1016/j.jplph.2006.01.010.
- Morales, D., P. Rodríguez, J. Dell'Amico, E. Nicolás, A. Torrecillas and M. J. Sánchez-Blanco. 2003. High-temperature preconditioning and thermal shock imposition affects water relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato. *Biologia Plantarum* 47 (2): 203-208. Doi: 10.1023/B:BIOP.0000022252.70836.fc.
- Munns, R. 2005. Genes and salt tolerance: Bringing them together. *New Phytologist* 167(3):645-663. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01487.x.
- Munns, R. and M. Tester. 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59 (1): 651-681. Doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.
- Nazar, R., N. Iqbal and S. Umar. 2017. Heat Stress Tolerance in Plants: Action of Salicylic Acid. *In: Nazar, R., N. Iqbal and N. Khan (eds.). Salicylic Acid: A Multifaceted Hormone.* Springer. Singapore, Singapore. pp 145-161. Doi: 10.1007/978-981-10-6068-7_8.
- Negrão, S., S. M. Schmöckel and M. Tester. 2017. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany* 119 (1): 1-11. Doi: 10.1093/aob/mcw191.
- Nguyen, A. and A. Lamant. 1989. Variation in growth and osmotic regulation of roots of water stressed maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) provenances. *Tree Physiology* 5: 123-133. Doi: 10.1093/treephys/5.1.123.
- Ninan, K. N. and M. Inoue. 2013. Valuing forest ecosystem services: What we know and what we don't. *Ecological Economics* 93: 137-149. Doi: 10.1016/j.ecolecon.2013.05.005.
- Palacios-Chávez, R. y J. Rzedowski. 1993. Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 24: 1-96.

- Patiño V., F. 1997. Recursos genéticos de *Swietenia* y *Cedrela* en los neotrópicos: Propuestas para acciones coordinadas. FAO. Roma, Italia.
<http://www.fao.org/docrep/006/AD111S/AD111S03.htm#ch3> (10 junio 2019).
- Paulsen G. M. 1994. High temperature responses of crop plants. *In*: Boote, K.J., J. M. Bennett, T. R. Sinclair and G. M. Paulsen (eds.). Physiology and Determination of Crop Yield. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America. Madison, WI, USA. pp. 365–389.
- Pearce, D. W. 2001. The Economic Value of Forest Ecosystems. *Ecosystem Health* 7 (4): 284-296. Doi: 10.1046/j.1526-0992.2001.01037.x.
- Pedrosa, A. M., Cd. P. S. Martins, L. P. Gonçalves and M. G. C. Costa. 2015. Late Embryogenesis Abundant (LEA) Constitutes a Large and Diverse Family of Proteins Involved in Development and Abiotic Stress Responses in Sweet Orange (*Citrus sinensis* L. Osb.). *PLoS ONE* 10 (12): e0145785.
Doi:10.1371/journal.pone.0145785.
- Perdiguero, P., C. Collada and A. Soto. 2014. Novel dehydrins lacking complete K-segments in *Pinaceae*, the exception rather than the rule. *Frontiers in Plant Science* 5: 682. Doi: 10.3389/fpls.2014.00682.
- Pinheiro, C. and M. M. Chaves. 2011. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany* 62 (3): 869-882. Doi:10.1093/jxb/erq340.
- Ranty, B., D. Aldon, V. Cotelle, J. P. Galaud, P. Thuleau and C. Mazars. 2016. Calcium sensors as key hubs in plant responses to biotic and abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science* 7: 327. Doi: 10.3389/fpls.2016.00327.

Sah, S. K., K. R. Reddy and J. Li. 2016. Abscisic Acid and Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants. *Frontiers in Plant Science* 7: 571. Doi: 10.3389/fpls.2016.00571.

Sánchez, F. J., M. Manzanares, E. F. De Andrés, J. L. Tenorio and L. Ayerbe. 2001. Residual transpiration rate, epicuticular wax load and leaf color of pea plants in drought conditions. Influence on harvest index and canopy temperature. *European Journal of Agronomy* 15: 57–70. Doi: 10.1016/S1161-0301(01)00094-6.

Sanders, D., J. Pelloux, C. Browniee and J. F. Harper. 2002. Calcium at the Crossroads of Signaling. *The Plant Cell* 14: S401-S417. Doi: 10.1105/tpc.002899.

Schimel D. S., J. L. House, K. A. Hibbard, P. Bousquet, P. Ciais, P. Peylin, B. H. Braswell, M. J. Apps, D. Baker and A. Bondeau. 2001. Recent patterns and mechanisms of carbon Exchange by terrestrial ecosystems. *Nature* 414: 169-172. Doi: 10.1038/35102500.

Sena, J., I. Giguère, P. Rigault, J. Bousquet and J. MacKay. 2017. Expansion of the dehydrin gene family in the *Pinaceae* is associated with considerable structural diversity and drought-responsive expression. *Tree Physiology* 38 (3): 1-15. Doi: 10.1093/treephys/tpx125.

Seo, P. J., S. B. Lee, M. C. Suh, M. J. Park, Y. S. Go and C. M. Park. 2011. The MYB96 transcription factor regulates cuticular wax biosynthesis under drought conditions in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 23: 1138–1152. Doi: 10.1105/tpc.111.083485.

Sharp, R. E. and M. E. LeNoble. 2002. ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress. *Journal of Experimental Botany* 53 (36): 33-37. Doi: 10.1093/jexbot/53.366.33.

Shepherd, T. and W. Griffiths. 2006. The effects of stress on plant cuticular waxes. *New Phytologist* 171: 469-499. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01826.x.

Smertenko, A., P. Draber, V. Viklicky and Z. Opatrny. 1997. Heat stress affects the organization of microtubules and cell division in *Nicotiana tabacum* cells. *Plant Cell and Environment* 20: 1534–1542. Doi: 10.1046/j.1365-3040.1997.d01-44.x.

Solberg, S. 2004. Summer drought: a driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway. *Forest Pathology* 34: 93–107.

Doi: 10.1111/j.1439-0329.2004.00351.x.

Spollen, W. G., M. E. LeNoble, T. D. Samuels, N. Bernstein and R. E. Sharp. 2000. Abscisic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. *Plant Physiology* 122: 967–976.

Doi:10.1104/pp.122.3.967.

Sreenivasulu, N., V. T. Harshavardhan, G. Govind, C. Seiler and A. Kohli. 2012. Contrapuntal role of ABA: does it mediate stress tolerance or plant growth retardation under long-term drought stress? *Gene* 506: 265–273.

Doi: 10.1016/j.gene.2012.06.076.

Swindell, W. R., M. Huebner and A. P. Weber. 2007. Transcriptional profiling of *Arabidopsis* heat shock proteins and transcription factors reveals extensive overlap between heat and non-heat stress response pathways. *BMC Genomics* 8: 125.

Doi: 10.1186/1471-2164-8-125.

Taiz, L. and E. Zeiger. 2010. *Plant physiology*. 5th edition. Sinauer associates. Sunderland, MA, USA. 782 p.

Tang, W., X. Peng and R. J. Newton. 2005. Enhanced tolerance to salt stress in transgenic loblolly pine simultaneously expressing two genes encoding mannitol-1-phosphate dehydrogenase and glucitol-6-phosphate dehydrogenase. *Plant Physiology and Biochemistry* 43(2):139–146. Doi: 10.1016/j.plaphy.2005.01.009.

Thomas S. C. and A. R. Martin. 2012. Carbon content of tree tissues: A synthesis. *Forests* 3(2): 332-352. Doi: 10.3390/f3020332.

Thornley, J. H. M. and M. G. R. Cannell. 1996. Temperate forest responses to carbon dioxide, temperature and nitrogen: a model analysis. *Plant, Cell and Environment* 19: 1331-1340. Doi: 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00012.x.

Tunnacliffe, A. and M. J. Wise. 2007. The continuing conundrum of the LEA proteins. *Naturwissenschaften* 94:791–812. Doi: 10.1007/s00114-007-0254-y.

Tuteja, N. 2007. Mechanisms of High Salinity Tolerance in Plants. *In: Häussinger, D. and H. Sies (eds.). Osmosensing and Osmosignaling. Methods in Enzymology. Volume 428. Elsevier. CA, USA. 579 p.*

Tuteja, N. and S. K. Sopory. 2008. Chemical signaling under abiotic stress environment in plants. *Plant Signaling and Behavior* 3 (8): 525-536. Doi: doi.org/10.4161/psb.3.8.6186.

Tuteja, N., T. A. Fernandez, A. M. Fortes and D. Bartels. 2011. Plant Abiotic Stress. *Plant Signaling and Behavior* 6 (2): 173-174. Doi: 10.4161/psb.6.2.15430.

Wahid, A., S. Gelani, M. Ashraf and M. R. Foolad. 2007. Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany* 61: 199-223. Doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.05.011.

Wang, W., B. Vinocur and A. Altman. 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218: 1-14. Doi: 10.1007/s00425-003-1105-5.

Wang, W., C. Peng, D. D. Kneeshaw, G. Larocque, X. Song and X. Zhou. 2012. Quantifying the effects of climate change and harvesting on carbon dynamics of boreal aspen and jack pine forests using the TRIPLEX-Management model. *Forest Ecology and Management*. 281, 1522-1530. Doi: 10.1016/j.foreco.2012.06.028.

Wang, X., C. Xu, X. Cai, Q. Wang and S. Dai. 2017. Heat-Responsive Photosynthetic and Signaling Pathways in Plants: Insight from Proteomics. *International Journal of Molecular Sciences* 18: 2191. Doi: 10.3390/ijms18102191.

Welin, B. V., Å. Olson, M. Nylander and E. T. Palva. 1994. Characterization and differential expression of dhn/lea/rab-like genes during cold acclimation and drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology* 26:131–144.

Xiong, L. and J. K. Zhu. 2002. Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. *Plant, Cell and Environment* 25: 131-139.

Doi:10.1046/j.1365-3040.2002.00782.x.

Xu, S., J. Li, X. Zhang, H. Wei and L. Cui. 2006. Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress. *Environmental and Experimental Botany* 56: 274–285.

Doi: 10.1016/j.envexpbot.2005.03.002.

Xu, X., Q. Peng, C. Wu, H. Korpelainen and C. Li. 2008. Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology* 28: 1751-1759. Doi: 10.1093/treephys/28.11.1751.

Xue, D., X. Zhang, X. Lu, G. Chen and Z. Chen. 2017. Molecular and Evolutionary Mechanisms of Cuticular Wax for Plant Drought Tolerance. *Frontiers in Plant Science* 8: 621. Doi: 10.3389/fpls.2017.00621.

Yu, J., Y. Cheng, K. Feng, M. Ruan, Q. Ye, R. Wang, Z. Li, G. Zhou, Z. Yao, Y. Yang and H. Wan. 2016. Genome-Wide Identification and Expression Profiling of Tomato Hsp20 Gene Family in Response to Biotic and Abiotic Stresses. *Frontiers in Plant Science* 7: 1215. Doi: 10.3389/fpls.2016.01215.

Yuan, P., E. Jauregui, L. Du, K. Tanaka and B. W. Poovaiah. 2017. Calcium signatures and signaling events orchestrate plant-microbe interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 38: 173-183. Doi: 10.1016/j.pbi.2017.06.003.

Zhang, J., C. Broeckling, E. Blancaflor, M. Sledge, L. Sumner and Z. Wang. 2005. Overexpression of WXP1, a putative *Medicago truncatula* AP2 domain containing transcription factor gene, increases cuticular wax accumulation and enhances drought tolerance in transgenic alfalfa (*Medicago sativa*). *Plant Journal* 42: 689–707. Doi: 10.1111/j.1365-313X.2005.02405.x.

Zhang, S. and X. Wang. 2011. Overexpression of GASA5 increases the sensitivity of *Arabidopsis* to heat stress. *Journal of Plant Physiology* 168 (17): 2093-2101. Doi: 10.1016/j.jplph.2011.06.010.

Zhang, Z., W. Wang and W. Li. 2013. Genetic interactions underlying the biosynthesis and inhibition of beta-diketones in wheat and their impact on glaucousness and cuticle permeability. *PLoS ONE* 8:e54129. Doi: 10.1371/journal.pone.0054129.

Zhang, Z., W. Wei, H. Zhu, G. S. Challa, C. Bi, H. N. Trick, W. Li. 2015. W3 is a new wax locus that is essential for biosynthesis of beta-diketone, development of glaucousness, and reduction of cuticle permeability in common wheat. *PLoS ONE* 10:e0140524. Doi: 10.1371/journal.pone.0140524.

Zhu, J. 2016. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell* 167: 313-324. Doi: dx.doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029.



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales** –sin excepción– se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional)*, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.