

# Selaginella y sus adaptaciones a ambientes estresantes

**Lic. Andrés Romero Freg**  
**Dra. Susana Valencia A.**  
*Departamento de Biología Comparada, UNAM*

### Abstract

The origin of terrestrial plants goes back to the Ordovician and since then these organisms have developed the ability to colonize the terrestrial environment through the emergence of adaptations to conquer even the most extreme environments. This article presents information collected about *Selaginella*, in particular, data on its origin, general morphological characteristics, its life cycle and richness in Mexico; with special emphasis on the morpho-anatomical and physiological adaptations that allow them to face challenging climates with water deficit, intense light and high temperatures, thanks to the acquisition of morphological and physiological adaptations that place them as an important gene bank for the development of better crops that can overcome climate change and above all the scarcity of water that humanity faces today.

**Keywords:** water stress, *Selaginella* morphology, tolerance, desiccation

### Resumen

El origen de las plantas terrestres nos remonta al periodo Ordovícico y desde entonces estos organismos han desarrollado la capacidad de colonizar el medio terrestre a través del surgimiento de adaptaciones para conquistar incluso los ambientes más extremos. En este artículo se presenta información recopilada sobre *Selaginella*, en particular se presentan datos sobre su origen, características morfológicas generales, su ciclo de vida y riqueza en México; con énfasis especial en las adaptaciones morfo-anatómicas y fisiológicas que les permiten enfrentar climas desafiantes con déficit de agua, luminosidad intensa y altas temperaturas,

gracias a la adquisición de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que los colocan como un importante banco de genes para el desarrollo de mejores cultivos que puedan sortear el cambio climático y sobre todo la escases de agua que hoy enfrenta la humanidad.

**Palabras clave:** estrés hídrico, morfología de *Selaginella*, tolerancia, desecación.

### Introducción

Desde su aparición en el periodo Ordovícico las plantas desarrollaron la capacidad de colonizar ambientes inhóspitos, partiendo de un ambiente acuático estricto a ambientes subacuáticos en las orillas de cuerpos de agua dulce y después, avanzando hacia áreas más secas para completar su terrenalización gracias a la presencia de cutículas, estomas, tejidos de sostén, de conducción de agua y de protección de sus esporas, que les permitieron evitar la desecación y así colonizar diversos ambientes. Con el desarrollo de la semilla durante el Devónico, las plantas se expandieron a prácticamente todos los rincones del planeta, aún en sitios semidesérticos o desérticos (Figura 1).

A lo largo de su historia sobre la tierra, las plantas desarrollaron formas diversas que les permitieron adaptarse a diferentes ambientes, resultando en más de 300,000 especies que actualmente viven en los ambientes más increíbles en todo el mundo.

Un caso apasionante es el de las adaptaciones en las plantas de ambientes extremadamente secos, con alta intensidad lumínica y con temperaturas que sobrepasan los 40°C. Estas condiciones pueden ser nocivas y causar daños irreversibles en el metabolismo, la desnatu-

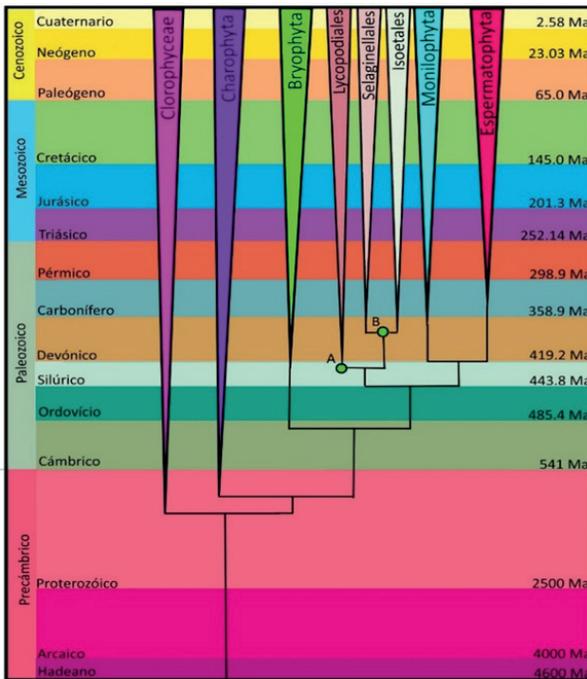


Figura 1: Filogenia del reino plantae. A nodo escisión Lycoposida (*Lycopodiales*) e isoetopsida (*Selaginellales* e *Isoetales*) (392-451Ma), B. Divergencia de *Selaginellales* e *isoetales* (372-392 Ma). Elaborado con base en Philip *et al.*, (2021), Schmidt *et al.*, (2020) y, Zhang *et al.*, (2019).

ralización de las proteínas y deterioro de los organelos celulares. Plantas como algunos musgos, ciertas especies de *Selaginella* (la doradilla), las suculentas y los cactus, han conseguido adaptaciones morfológicas y fisiológicas para desarrollarse en estos sitios que resultan muy interesantes de conocer.

De esta forma, en el presente escrito se presenta una compilación de las principales características anatómicas, morfológicas y fisiológicas de las especies de *Selaginella* con tolerancia a condiciones ambientales extremas de temperatura, luz y desecación.

### Selaginella, diversidad

### y relaciones filogenéticas

Las *selaginellas* conforman un grupo de plantas que surgieron en ambientes húmedos y cálido-templados (Mickel *et al.* 2004) durante el Devónico tardío (Figura 1). Actualmente la mayoría de las especies se desarrollan en estos climas, pero algunas crecen en ambientes xéricos altamente estresantes, con prevalencia de suelos salinos, alcalinos o yesosos, y con largas temporadas sin lluvia que van de 7 a 12 meses. El estudio de estas especies ha revelado información importante para entender su sobrevivencia en ambientes desafiantes. La interesante información generada al respecto promete ser útil en la obtención de “mejoras” en cultivos de maíz, trigo, arroz y cebada, que son hoy en día la base de la alimentación humana.

Las *selaginellas* se clasifican en las Lycophyta, éstas son las plantas vasculares actuales más antiguas que se conocen y son el grupo hermano del resto de las plantas vasculares. Lycophyta incluye tres grupos vivientes: Lycopodiales, Isoetales y *Selaginellales*; este último comprende a la familia *Selaginellaceae* con un solo género, *Selaginella* que agrupa entre 700 y 800 especies con amplia distribución ecológica, se le puede encontrar tanto en climas húmedos como selvas tropicales, en climas fríos como los bosques árticos de pinos, en climas extremos como el matorral xerófilo y en desiertos rocosos.

Villaseñor (2016) señala que para México existen 79 especies de *Selaginella* distribuidas en todos los estados, excluyendo Quintan Roo de donde no se cita ninguna (Figura 2). Mientras que Mickel y colaboradores (2004) citan 80 especies,

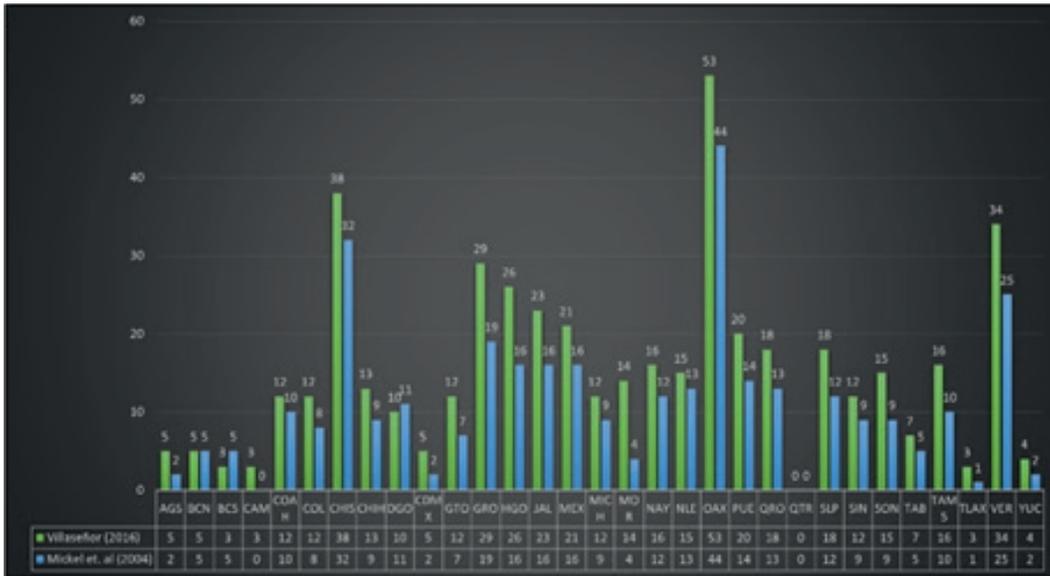


Figura 2: Gráfica comparativa de la distribución por estado de las especies de Selaginella en México.

excluyendo los estados de Campeche y Quintana Roo nuevamente. (Figura 2).

### Ciclo de vida

Las *selaginellas* son hierbas que pueden vivir varios años. Como todas las plantas terrestres, su ciclo de vida presenta alternancia de fases, es decir, presentan una etapa que recibe el nombre de esporofito (porque produce esporas a través de meiosis) y que alterna con una etapa que se llama gametofito (porque produce gametos femeninos y masculinos).

La fase esporofítica es la más larga y notoria de *Selaginella*. Ésta es diploide (2n) y se conforma por raíces, tallos y hojas. Las raíces surgen de una estructura llamada rizóforo. Los tallos generalmente se ramifican de forma dicotómica y llevan a las hojas. Las hojas tienen un sólo haz vascular central y longitudinalmente ubicado, además presentan un apéndice basal en la cara superior llamado lígula. Se pueden encontrar especies con hojas de distinta

**MITOSIS:** Proceso de división celular en células somáticas, que da como resultado dos células con la misma información genética ( No hay recombinación genética)

**MEIOSIS:** Proceso de división celular en células sexuales, que da como resultado cuatro células con la mitad de la información genética ( Hay recombinación genética)

forma y posición en la planta (plantas anisófilas). También hay especies isófilas en las que todas las hojas son similares y se disponen de forma helicoidal alrededor del tallo.(Figura 3).

En etapa reproductiva, las hojas de los ápices de las ramas producen un esporangio en la superficie superior, estas hojas se llaman esporófilas y su agrupación en el ápice de las ramas forma una estructura de forma prismática llamada estróbilo (Figura 4 ).

Las esporas se forman en los esporangios a través de meiosis. Son de dos tipos, micro y megasporas, éstas se originan en micro y megasporangios respectivamente. Los

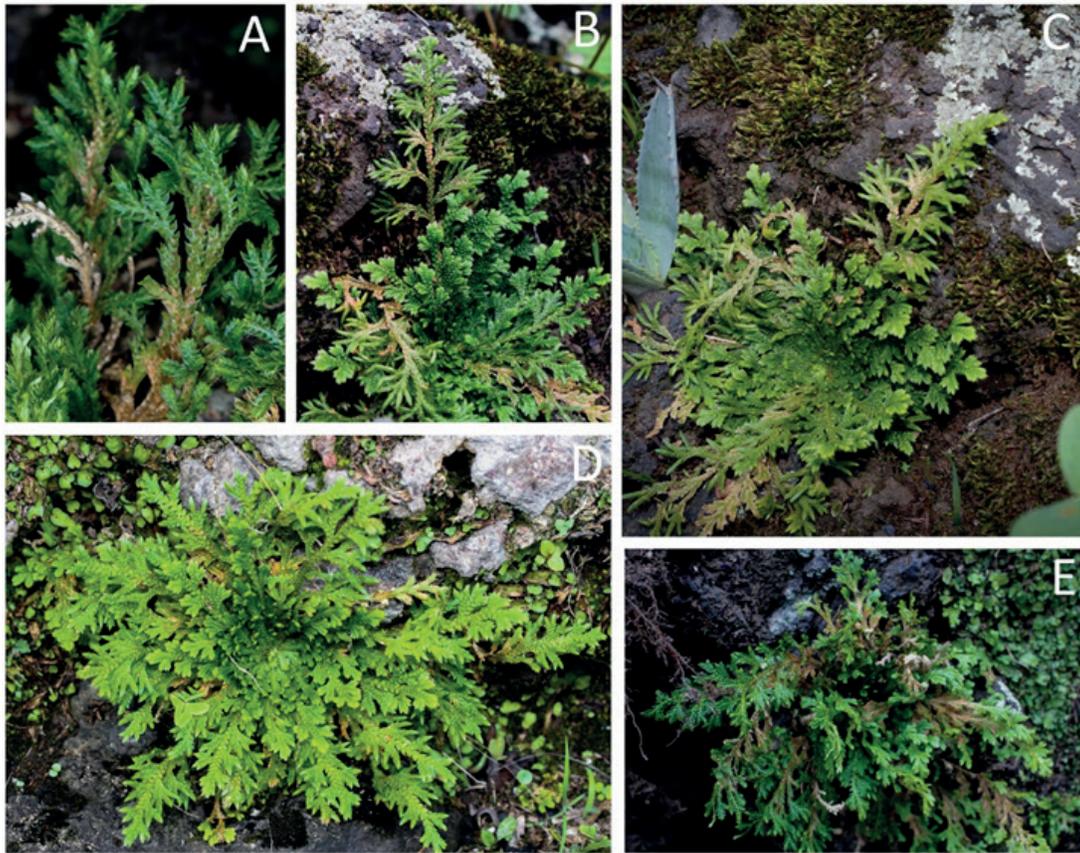


Figura 3: Diferentes Selaginellas anisófilas en su hábitat natural. En la 3C y 3D se muestra el crecimiento helicoidal.

microsporangios forman miles de microsporas, mientras que los megasporangios se caracterizan por formar cuatro megasporas funcionales en cada uno (Adame-González *et al.*, 2019). Las megasporas germinan endospóricamente y dan origen a los gametofitos femeninos y a los gametangios (arquegonios), cada arquegonio forma una ovo-célula o gameto femenino (oosfera). Las microsporas originan gametofitos masculinos endospóricos (dentro de la pared de la espora) reducidos a un anteridio, éstos formarán numerosos gametos masculinos biflagelados (anterozoides). Los gametos masculinos requieren de agua para trasladarse hasta el gametofito femenino y fecundar a la oosfera para formar el cigoto (2n) y con esto vuelve a

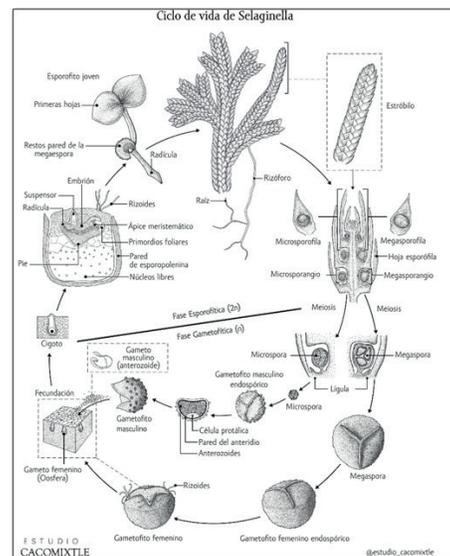


Figura 4: Ciclo de vida general de Selaginella.

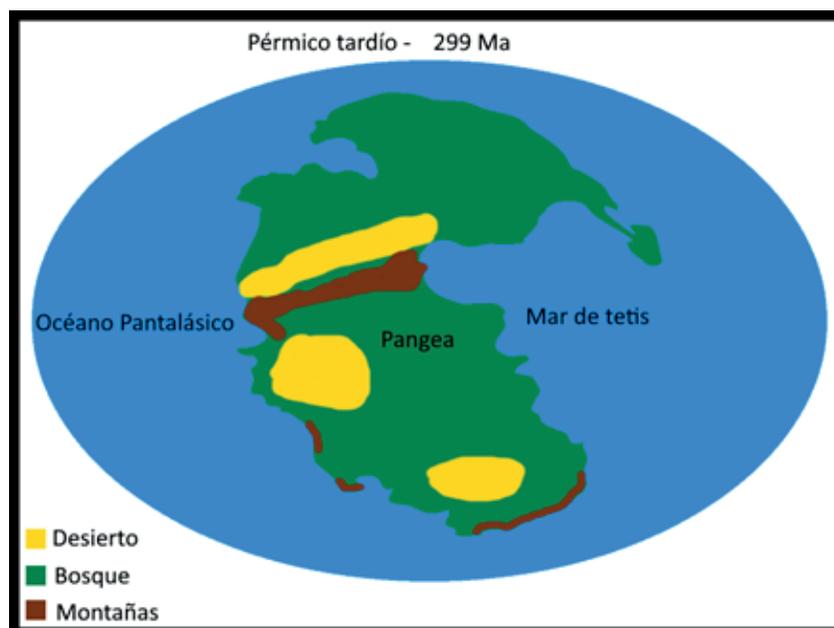


Figura 5. Distribución general de ecosistemas en Pangea. (Modificado del portal de la NASA, 2019 y Klaus et al., 2016).

iniciar la fase diploide ( $2n$ ) o esporofítica. El cigoto dará origen a un embrión que se protege y se nutre del gametofito femenino hasta alcanzar la independencia y formar rizoides con raíces, tallos y hojas, cerrándose así el ciclo de vida. Una característica interesante en el ciclo es la permanencia de los gametofitos (tanto del femenino como del masculino) dentro de la pared de las esporas respectivas (gametofitos endospóricos), abriéndose y liberando a los anterozoides cuando éstos están maduros y dejando expuestos los arquegonios, también cuando éstos alcanzan la madurez. De esta forma, la pared de esporopolenina, uno de los biopolímeros más resistentes de la naturaleza, le proporciona protección a la fase más frágil del ciclo de vida de las plantas, a la fase gametofítica o productora de gameto. (Figura 4).

### ¿Cuándo surge *Selaginella*?

Se estima que el género se originó en el Devónico, hace alrededor de 383 millones de años (Figura 1). Aunque el microfósil más

antiguo data del Carbonífero temprano, de entre 323 y 358 Ma. Se propone que los ancestros de *Selaginella* eran plantas arborescentes que evolucionaron a través de un proceso de variación en el hábito, el cual se fue modificando de un porte arborescente a uno arbustivo para al final decantar por el porte herbáceo que hoy en día es el que se presenta en el grupo (Figura 1).

Durante el Pérmico tardío hace unos 299 millones de años, en el supercontinente Pangea, ocurrió un efecto de isla caracterizado por tener un clima con alto contraste entre las zonas que tenían contacto con el gran océano y las que se localizaban al centro de Pangea. Esto produjo la fragmentación del género *Selaginella* en dos ambientes que propiciaron la adaptación ecológica del género a dos grandes ecosistemas, uno con bajas precipitaciones similar al de la sabana y matorrales y el otro con precipitaciones elevadas como el de las selvas tropicales, surgiendo así es-

pecies tolerantes a la desecación y otras que son sensibles al estrés hídrico (Klaus *et al.*, 2016). (Figura 5).

En México podemos encontrar especies de *Selaginella* tolerantes a la desecación en climas extremos como son los que presentan el Desierto de Chihuahua, la Cuenca del Balsas y la región de Tehuacán-Cuicatlán (Figura 6).

### Adaptaciones morfo-anatómicas de las especies de *Selaginella* tolerantes a la desecación.

Las especies isófilas de *Selaginella* y las anisófilas con crecimiento en roseta (como *Selaginella lepidophylla*, comúnmente conocida como Doradilla) (Figura 3C y 3D), presentan varias modificaciones morfológicas que les permite desarrollarse en climas estresantes.

De acuerdo con Adame-González *et al.* (2019), en las plantas isófilas las hojas se distribuyen de forma helicoidal y muy apretada (con entrenudos muy cortos), provocando que las hojas se superpongan generando “autosombra” y mejorando la capacidad de la planta de minimizar la pérdida de agua por transpiración, además de proteger al tejido de daño oxidativo. Las hojas presentan una cutícula gruesa y las células de la epidermis tienen paredes engrosadas que evitan la pérdida de agua, además están cubiertas de ceras epicuticulares que las dotan de protección adicional al reflejar la incidencia de los rayos UV evitando el sobrecalentamiento que podría dañar el material genético. En el envés los estomas se concentran principalmente en la parte central de la lámina a lo largo de la hoja, en una zona hundida (conocida como surco estomático), y ocasionalmente rodeados por tricomas que los

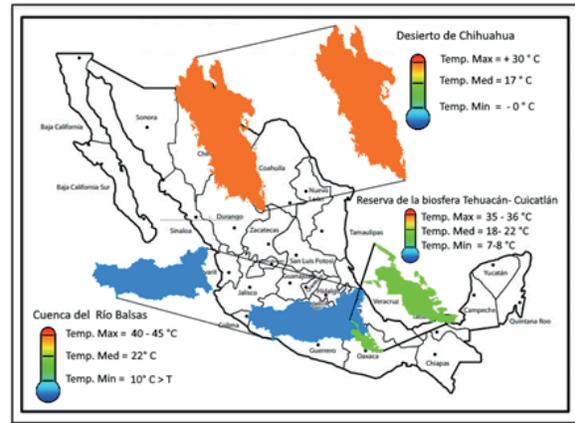


Figura 6: Áreas con climas extremos en donde se distribuyen especies de *Selaginella* con adaptaciones al estrés hídrico, altas temperaturas y alta incidencia lumínica. (Datos tomados de CONAMP, 2003, INECC, 2007, INEGI, n.f, CONAP y PNUD, 2020).

protegen y disminuyen la pérdida de agua por evapotranspiración. En el mesófilo, al interior de la epidermis inferior (envés), hay un par de zonas con tejido esclerenquimático que flanquea el surco estomático y que se extienden longitudinalmente, este tejido compensa la presión producida por la turgencia que causa la expansión o el plegamiento por deshidratación (como un acordeón) de acuerdo al potencial hídrico dentro de la planta.

Las especies de *Selaginella* con hojas anisófilas conocidas como plantas de la resurrección, presentan un crecimiento particular denominado “en roseta”, en éstas las hojas también se disponen apretadamente creando sombra entre ellas. Las hojas presentan una epidermis con paredes externas altamente engrosadas y con una cutícula muy gruesa, principalmente en la cara que queda expuesta cuando la planta está sometida a mayor estrés ambiental. En México tenemos nueve especies con este tipo de crecimiento, aunque la más estudiada es *S. lepidophylla*. En

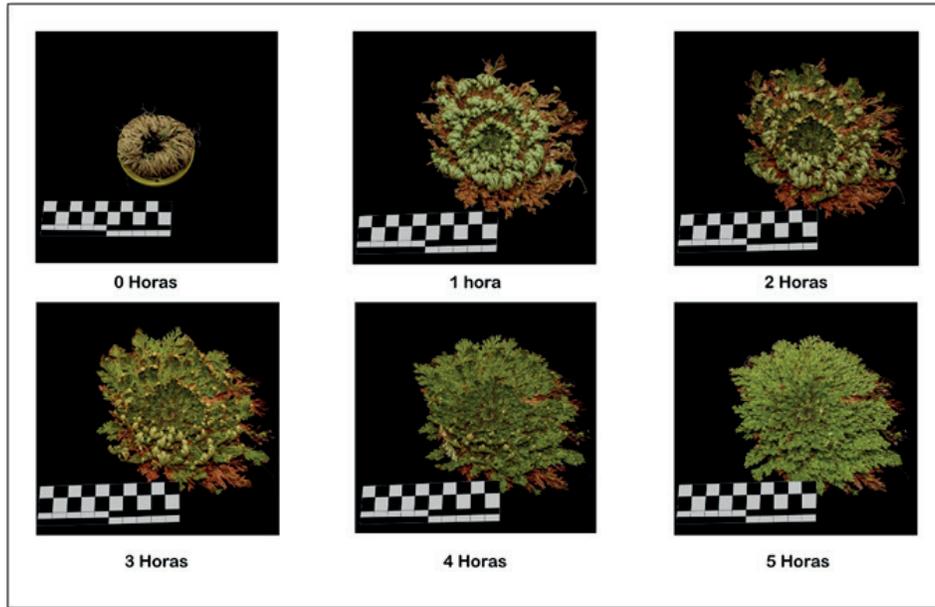


Figura 7: Proceso de rehidratación de *Selaginella lepidophylla*. El tiempo indicado en la base de cada fotografía indica el tiempo después de suministrar agua a la planta.

el crecimiento en roseta, las ramas surgen apretadamente formando una hélice sobre el rizoma principal, lo cual origina un crecimiento helicoidal que resulta en una roseta, en donde la zona principal de crecimiento queda ubicada en el centro de la planta, esta disposición de las ramas se puede observar cuando la planta está hidratada. ( Figura 3).

El crecimiento en roseta les da ventajas a las *selaginellas* de la resurrección cuando se enfrentan al período seco del año que puede extenderse por varios meses. Durante esta época las ramas, que tienen una morfología aplanada y que crecieron apretadamente se curvan sobre sí mismas hacia el centro de la planta formando una “esfera” que protege al meristemo (zona de crecimiento) y la superficie fotosintética de daño por fotoirradiación, esta acción deja expuesta solo la cara abaxial de las hojas laterales más viejas, que además presentan una coloración grisácea que

refleja la luz para evitar el sobrecalentamiento. Cuando las condiciones hídricas son favorables, sus ramas se vuelven a extender en unas cuantas horas y se observa una planta con un aspecto fresco y verde a lo cual deben su nombre como plantas de la “resurrección”, exponiendo el haz o cara adaxial de las hojas (Figuras 3C, 3D y 7F).

Los movimientos de curvamiento y extensión que presentan las ramas de las *selaginellas* de la resurrección son posibles gracias a que en la zona del cortex de las ramas hay una distribución diferencial entre la zona del haz y la del envés en cuanto a la cantidad de lignina y hemicelulosa en los tejidos que conforman la zona del cortex. Esto produce un gradiente de rigidez a lo largo de la rama y entre las dos caras del tallo; teniendo mayor fuerza la cara superior y mayor flexibilidad la cara inferior. Además, Brulé *et al.* (2019) encontraron que hay una distribución diferencial de lignina y hemicelulosa entre los tallos

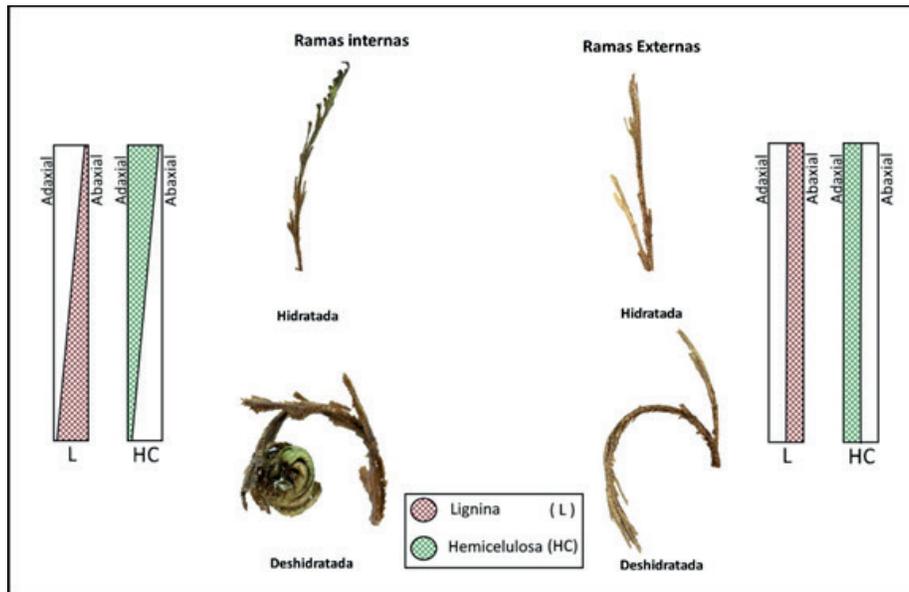


Figura 8: Distribución de lignina y hemicelulosa en las ramas de *Selaginella modificada* de Brulé et al. (2019).

internos y externos. Los tallos internos presentan mayor curvatura gracias a la presencia de lignina en la base, que decrece hacia la punta, mientras que la hemicelulosa decrece de las puntas a la base, dando así una zona altamente flexible en las puntas y en la base una zona más rígida. Mientras que en los tallos externos la variación se presenta entre la cara adaxial que presenta tejidos con paredes engrosadas de hemicelulosa y la cara abaxial con tejidos con paredes celulares engrosadas principalmente con lignina (Figura 8).

En cuanto a los tejidos de conducción en el tallo de *Selaginella*, éstos se arreglan en un cilindro vascular central con el xilema en el centro rodeado de floema formando lo que se conoce como una haplostela. El cilindro vascular puede estar separado de la zona del córtex por una laguna llena de aire, la evidencia sugiere que ésta se forma como consecuencia de la disminución del potencial hídrico en hasta un 80% menos en al-

gunas especies de *Selaginella*. La laguna de aire evita el colapso del tejido vascular por déficit de agua. La corteza y el periciclo están interconectados por trabéculas a través de los plasmodesmos. Adicionalmente se ha sugerido que las cavidades de aire almacenan CO<sub>2</sub>, lo cual es una característica que pueden presentar las plantas con hábitat acuático o semiacuático, y que apoyaría la propuesta del origen de *Selaginella* en sitios húmedos o inundables. Según Green (2010), el almacenamiento de CO<sub>2</sub> en cavidades aéreas para su posterior utilización en el proceso fotosintético, podría representar una ruta fotosintética distinta a las conocidas C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> y CAM, pero que de alguna forma puede ser comparada con el metabolismo CAM. Green la llamó “lycopsid photosynthetic pathway” o ruta fotosintética de las licópsidas.

El xilema en *Selaginella* está conformado generalmente por células conocidas como traqueidas, pero en algunas especies isófi-

las y en *S. lepidophylla* se han encontrado elementos de vaso que permiten entender su presencia a través de su funcionamiento en un hábitat xérico, ya que los vasos permiten conducir de manera más eficiente y rápida el agua una vez que ésta está disponible y reestablecer el metabolismo de la planta (Schneider y Carlquist, 2000).

### Adaptaciones fisiológicas del género *Selaginella* a los ambientes con estrés hídrico:

Las *selaginellas* isófilas y las de la resurrección acompañan sus adaptaciones morfológicas y anatómicas para enfrentar los climas desafiantes, con cambios fisiológicos regulados genéticamente, que le confieren tolerancia al déficit de agua, a las altas temperaturas y a la alta incidencia lumínica. Además, le permiten la protección del aparato fotosintético y su pronta recuperación cuando el agua está disponible, estas adaptaciones juegan un papel crítico en la supervivencia de la planta.

Eunchae *et al.* (2021) identificaron a los genes ELIP, PPR, LEA, SNF, TTP, TPS y ABCG como los principales involucrados en la tolerancia a la desecación de la planta de la resurrección *S. tamariscina*. Los dos primeros están involucrados en la protección del fotosistema de la planta, mientras que LEA confiere a las estructuras bioquímicas reducción del daño oxidativo, SNF participa en la resistencia fisiológica de la planta, TTP y TPS participan en el metabolismo de los azúcares y ABCG en el metabolismo de las purinas y tiaminas (Tabla 2).

Adicionalmente existen proteínas anti-golpe de calor o HSP's (por sus siglas en inglés), que ayudan a la planta a protegerse de variaciones súbitas de temperatura

manteniendo la estabilidad metabólica y fotosintética (Wahid *et al.*, 2007) (Tabla 2).

NOMBRE DEL GEN	ETAPA EN LA QUE SE REGULA	ACTIVIDAD PRINCIPAL
ELIP (proteínas inducidas por la luz temprana)	Regulado + en deshidratación y menos en rehidratación	Protección de las hojas durante el estrés lumínico y papel importante en la fotoprotección.
PPR (pentatricopéptidos repetidos)	-Deshidratación y +Rehidratación	Favorece el mantenimiento y desarrollo de los cloroplastos
LEA (Proteínas abundantes tardías de la embriogénesis)	En rehidratación	Resistencia a la desecación reduciendo el daño oxidativo de las estructuras bioquímicas después de la desecación
SNF (Proteínas de sacarosa no fermentada)	Rehidratación	Resistencia fisiológica de las plantas. Participa en la regeneración del metabolismo de carbohidratos (biosíntesis de almidón).
TTP (Trehalosa fosfato-fosfatasa)	Se activa en la rehidratación completa.	Codifica para la enzima que transforma a la Trehalosa-6-phosphato a Trehalosa.
TPS (trehalosa fosfato-sintetasa)	Se activa en la rehidratación completa	Involucrada en la formación de trehalosa. Codifica para la enzima que cataliza la formación de Trehalosa-6-phosphato desde el sustrato UDO-glucosa
ABCG (sub familia G de Transportadores dependientes de ATP)	En rehidratación	Actúan con ABA para regular la apertura y cierre de estomas en condiciones de estrés

Tabla 2. Principales genes involucrados en la tolerancia a la desecación de *S. tamariscina* y su función principal. (Elaborada con base en Eunchae *et al.*, 2021 y Wahid *et al.*, 2007).

Mención especial merecen los genes involucrados en la vía de señalización de la fitohormona ABA (ácido abscísico), ya que éstos están directamente relacionados con la respuesta al estrés y juegan un papel crucial en la tolerancia a la sequía, reduciendo hasta en un 95% la pérdida de agua por transpiración al inducir el cierre estomático.

La acumulación de compuestos de bajo peso molecular que promueven el equilibrio osmótico en los tejidos vegetales sometidos a estrés, resulta en una estrategia efectiva contra la sequía, salinidad y altas temperaturas. *Selaginella*, almacena diversos compuestos para este fin, entre ellos polialcoholes como el sorbitol y xilitol, flavonoides y glutatión (Alejo-Jacuinde *et al.*, 2020), aminoácidos como la

prolina, aminos como la glicina-betaína (y otras enzimas antioxidantes (Tabla 3).

COMPUESTO	FUNCIÓN
Sorbitol y xilitol	Actúan como osmoprotectores estabilizando la estructura de las proteínas.
Flavonoides y glutatión	Presentes en rutas metabólicas para evitar el estrés oxidativo.
Prolina y manitol	Aumentan la osmolaridad, controlando el agua que entra y sale de las células.
Glicina-betaína	Protege enzimas y proteínas del fotosistema II

Tabla 3. Principales osmolitos almacenados en *Selaginella*.

Toldi y colaboradores (2009) señalan que, aunque hay una drástica inhibición en la fotosíntesis, particularmente en la reducción de la eficiencia del fotosistema II en las especies de *Selaginella* en condiciones estresantes, éstas mantienen el contenido de clorofila de sus células sin variación significativa, por lo que se conocen como plantas homoioclorófilas. Esta condición conlleva a la producción continua de radicales libres también conocidas como especies reactivas del oxígeno (ROS) que pueden dañar la estructura y función celular. Las especies de *Selaginella* con alto estrés hídrico, han desarrollado sistemas de protección ante los ROS, utilizando enzimas como las superóxido-dismutasa (SOD), la cual es la única enzima en las plantas que es capaz de oxidar y reducir al mismo tiempo (dismutar). Otro antioxidante que regula la homeostasis de los (ROS), es el ascorbato, que protege a las membranas celulares. Los metabolitos secundarios como taninos, flavonoides, alcaloides y carotenoides ayudan a disminuir el efecto oxidativo en periodos largos de sequía.

La Trehalosa es un disacárido compuesto por dos moléculas de glucosas y con concentraciones elevadas en *S. lepidophylla* y en otras especies con tolerancia a la desecación. La Trehalosa funciona como se-

cuestrador de oxidantes, previene la desnaturalización de proteínas y detiene la fusión de membranas en la células. Además, produce el efecto de “vitrificación” del citoplasma, que en términos prácticos es similar a rellenar la célula con gelatina muy densa que atrapa todo en el interior, por lo que se aumenta la protección ante el daño físico y químico que pueda causar el déficit de agua. La “vitrificación”, genera que el citoplasma tenga mayor contención de la forma y función celular, previniendo daños en los tejidos o en los organelos de la célula, dotando de flexibilidad al momento del plegamiento propio de *Selaginella*, como respuesta ante la disminución del potencial hídrico.

Este importante funcionamiento en la protección celular durante la desecación en *Selaginella*, proviene de genes TPS (Trehalosa fosfato sintetasa) de origen microbial. La presencia de bacterias tiene un papel crítico en la supervivencia de la planta, tal como lo muestran los cultivos in vitro en condiciones estériles que, sin la presencia de los microorganismos resultó en un desarrollo limitado de *Selaginella* (Pampurova *et al.*, 2014). La presencia de microorganismos endófitos, principalmente de bacterias y hongos, se conserva tanto en las células secas como hidratadas de *Selaginella*.

### Consideraciones sobre las adaptaciones de *Selaginella* a la tolerancia a la desecación

Las especies de *Selaginella* tolerantes a la desecación pueden no estar emparentadas entre sí, pero comparten características morfológicas, anatómicas, histológicas, fisiológicas y genéticas que les permiten sortear por años, las condiciones cíclicas de deshidratación severa y rehidratación e

inicio de su metabolismo unas horas después de estar en presencia de agua, lo anterior producto de la selección adaptativa a la que han estado sometidas a lo largo de su historia evolutiva.

Las grandes capacidades de “resurrección” de *Selaginella* frente a condiciones estresantes de agua, temperatura y luz, colocan a su biblioteca genómica como una propuesta notable para la exploración y futura aplicación de su conocimiento en la edición genética de cultivos de importancia para el ser humano, a través de transgénesis, que puede desarrollar genes exóticos estables y heredables para dotar de mejores herramientas a los cultivos para hacerlos más resistentes y con mejor uso del agua. Esto podría ser realmente importante ante las puertas del cambio climático, que traerá consigo menor acceso a recursos hídricos y climas más extremos en un futuro no muy lejano.

Ejemplo de esto son los estudios de Madhavi y colaboradores (2022) quienes encontraron en *S. lepidophylla* un factor de transcripción, que permite aumentar significativamente el crecimiento, desarrollo y eficiencia en el uso del agua en las plantas. Otra aplicación es la que se le da a la trehalosa, como un promotor de la actividad metabólica de proteínas en condiciones de estrés biótico, volviéndolo un producto de alta importancia en el desarrollo de productos comerciales para aumentar la osmoprotección en plantas ornamentales (Mascorro *et al.*, 2005).

Gracias al estudio y entendimiento de plantas sorprendentes como las *selagine-llas* de la resurrección y las isofilas, podemos obtener información útil para desarrollar tecnología y aplicaciones en los

cultivos de la actualidad, para prepararlos para el futuro, con mejores herramientas genéticas para sortear el inevitable escenario, donde la falta de agua y el aumento de la temperatura global, hagan de la termorresistencia y la tolerancia a la desecación, no solo una ventaja competitiva en el medio, sino también un factor selectivo y determinante en la producción de cultivos de importancia. Actualmente, ya se utilizan algunas aplicaciones del conocimiento sobre *Selaginella*, pero falta recorrer un largo camino para lograr un entendimiento más amplio y robusto sobre la tecnología aplicable a partir de plantas como esta.

#### Referencias:

1. Adame-González, A. B., Muñiz-DL, M. E., & Valencia-A. S., Comparative leaf morphology and anatomy of six *Selaginella* species (*Selaginellaceae*, subgen. *Rupestrea*) with notes on xerophytic adaptations. *Flora*, 260, 151482. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151482> . 2019.\*
2. Alejo-Jacuinde, G., González-Morales, S. I., Oropeza-Aburto, A., Simpson, J., & Herrera-Estrella, L., Comparative transcriptome analysis suggests convergent evolution of desiccation tolerance in *Selaginella* species. *BMC Plant Biology*, 20(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02638-3> . 2020.
3. Brulé, V., Rafsanjani, A., Asgari, M., Western, T. L. & Pasini, D., Three-dimensional functional gradients direct stem curling in the resurrection plant *Selaginella lepidophylla*. *Journal of The Royal Society Interface*, 16(159), 20190454. <https://doi.org/10.1098/rsif.2019.0454> , 2019.
4. Eunhae Kwon, Prakash Basnet, Neha Samir Roy, Jong-Hwa Kim, Kweon Heo, Kyong-Cheul Park, Taeyoung Um, Nam-

- Soo Kim & Ik-Young Choi, Identification of resurrection genes from the transcriptome of dehydrated and rehydrated *Selaginella tamariscina*, 16:12, DOI: <https://doi.org/10.1080/15592324.2021.1973703> , 2021.\*
5. Gechev, T.S., van Breusegem, F., Stone, J.M., Denev, I. y Laloi, C., Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death. *BioEssays* 28, 1091-1101., <https://doi.org/10.1002/bies.20493> , 2006.
6. Green, W. A., The function of the Aerenchyma in arborescent lycopsids: Evidence of an unfamiliar metabolic strategy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1692), 2257–2267. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0224> , 2010.
7. Iba, K., Acclimative response to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53:225-245., <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.53.100201.160729>, 2002.
8. J. O. Mascorro Gallardo, N. Avonce, G. Iturriaga., BIOTECNOLOGÍA DE LA TREHALOSA EN LAS PLANTAS Revista Chapingo. Serie horticultura, julio-diciembre, año/vol. 11, número 002 Universidad Autónoma Chapingo Chapingo, México pp. 193-202, 2005.
9. Klaus, K. V., Schulz, C., Bauer, D. S., & Stützel, T., Historical biogeography of the ancient lycophyte genus *Selaginella*: early adaptation to xeric habitats on Pangea. *Cladistics*, 33(5), 469–480. <https://doi.org/10.1111/cla.12184> , 2016.\*
10. Madhavi A. Ariyaratne, Bernard W.M. Wone, Overexpression of the *Selaginella lepidophylla* bHLH transcription factor enhances water-use efficiency, growth, and development in *Arabidopsis*, *Plant Science*, Volume 315, 111129, ISSN 0168-9452, <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2021.111129>, 2022.
11. Martí, M.C., Camejo, D., Fernández-García, N., Rellán-Aílvarez, R., Marques, S., Sevilla, F. y Jiménez, A, Effect of oil refinery sludges on the growth and antioxidant system of alfalfa plants. *Journal of Hazardous Materials* 172, 879-885, <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.06.083>, 2009.
12. Mickel, J.T., A.R. Smith, & I.A. Valdespino Q., *Selaginella*. In: J.T. Mickel and Smith (eds.). *The pteridophytes of Mexico*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 88: 550-602, 2004.
13. Nagesh, R., and V.R. Devaraj., High temperature and salt stress response in French bean (*Phaseolus vulgaris*). *Aust. J. Crop Sci.* 2:40-48, 2008.
14. Pampurova, S., Verschooten, K., Avonce, N. & Van Dijck, P., Functional screening of a cDNA library from the desiccation-tolerant plant *Selaginella lepidophylla* in yeast mutants identifies trehalose biosynthesis genes of plant and microbial origin. *Journal of Plant Research*, 127(6), 803-813. <https://doi.org/10.1007/s10265-014-0663-x> , 2014.\*
15. Schneider, E. L., & Carlquist, S., SEM Studies on the Vessels of Heterophyllous Species of *Selaginella*. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 127(4), 263–270. <https://doi.org/10.2307/3088644> , 2000.
16. Schwacke, R., S. Grallath, K.E. Bre-

- itkreuz, E. Stransky, H. Stransky, W.B Frommer, and D. Rentscha., LeProT1, a transporter for proline, glycine betaine, and g-amino butyric acid in tomato pollen. *Plant Cell* 11:377-391., 1999.
17. Toldi O, Tuba Z, Scott P. Vegetative desiccation tolerance: Is it a goldmine for bioengineering crops? *Plant Sci* 2009;176:187–99, 2009.
18. Villaseñor, J. L., Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 29–30. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>, 2016.
19. Wahid, A., S. Gelani, M. Ahsraf, and M.R. Fooland., Heat tolerance in plants: an overview. *Environ. Exp.Bot.* 61:199-223. 2007. \* Lecturas recomendadas.