

# RESISTENCIA A SEQUÍA, UN AVISTAMIENTO

J.C. Raya-Pérez

CINVESTAV-IPN, Unidad Irapuato, km 9.6 Libram. Nte. Carr. Irapuato-León, Apdo. Postal 629, 36500 Irapuato, Gto.

## RESUMEN

La sequía constituye un problema a nivel mundial y el estudio de los mecanismos que las plantas utilizan para tolerarla o "lidiar" con ella han arrojado una gran cantidad de información que abarca distintos niveles y aproximaciones; a pesar de la complejidad de las respuestas, y de ser deseable medir o considerar sólo una o algunas características que nos permitan conocer el estado fisiológico de la planta en condiciones de estrés, es necesario considerar a ésta desde un punto de vista holístico para tener idea de qué es lo que está ocurriendo cuando se le somete a algún tipo de agobio, y así hacer un mejor uso del conocimiento para diseñar estrategias que permitan seleccionar poblaciones de plantas que tengan un buen comportamiento bajo estas condiciones.

**PALABRAS CLAVE:** Estrés hídrico, tolerancia a la sequía, fisiología de plantas.

## DROUGHT RESISTANCE, A GLIMPSE

### SUMMARY

Drought is worldwide problem, and the study of the mechanisms plants use to deal with drought has produced a large quantity of information at different levels and approaches. In spite of the complexity of the responses, if one or more characteristics is to be measured or considered when studying the physiological state of a plant under conditions of stress, it is necessary to have a holistic perspective in order to know what is happening, and thus make better use of the information to design strategies to select plant populations that are resistant.

**KEY WORDS:** Water stress, drought tolerance, plant physiology.

## INTRODUCCIÓN

La escasez de agua es un problema mundial y limita de manera importante la obtención de buenas cosechas al influir negativamente sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas (Boyer, 1982); para el caso de México este problema ha sido ampliamente reconocido y discutido.

La sequía ha sido definida por diversos autores, pero sin duda cuando se habla de ella se piensa en la carencia de agua que sufren los cultivos, y plantas en general, y que limita su crecimiento y su producción. Aunque parezca obvio quizá valga la pena señalar que hasta ahora no sabemos de plantas que crezcan y produzcan ante una falta absoluta de agua, de aquí que podemos hablar de vegetales que toleran mayor o menor desecación y condiciones xéricas, pero no de cultivos que produzcan en un suelo totalmente seco.

Los investigadores han hecho clasificaciones de las plantas que son capaces de crecer en ambientes secos y entre ellas se menciona a las efímeras, que crecen en

estos ambientes pero sólo cuando se presentan condiciones de buena humedad por lo que se dice que no toleran la sequía, sino que escapan a ella pues cuando se acaba la humedad éstas desaparecen. Las que almacenan agua en sus tejidos y sobreviven largos periodos de tiempo bajo estas condiciones las clasifican como evasoras, pues tienen agua disponible en el interior de su organismo. Entre éstas se encuentran principalmente las suculentas y también es conveniente señalar que si bien cuando hay escasez de agua crecen lentamente, si se les pone en condiciones de buena humedad pueden crecer a tasas comparables a las de otras plantas; en condiciones de humedad dejan de abrir los estomas sólo durante la noche (metabolismo ácido de las crasuláceas) para abrirlos durante el día (por ejemplo la piña, verdolaga, agave).

Las plantas tolerantes son aquellas que crecen en suelos o ambientes secos, presentan xeromorfismo como hojas pequeñas y coriáceas, estomas hundidos, raíces profundas, cutícula gruesa y pierden las hojas cuando ya no pueden extraer más agua del suelo. Algunas de éstas

son capaces de producir grandes cantidades de materia seca a lo largo del año, pero la mayoría no son utilizables por el humano (Boyer, 1982).

Otro tipo lo constituyen las plantas de resurrección, que se desecan totalmente cuando se agota la humedad ambiental, pero son capaces de, literalmente, regresar a la vida cuando son rehidratadas (Tuba *et al.*, 1996).

### El estado hídrico de la planta

Con la finalidad de poder estudiar y comparar el grado de desecación que tolera una planta, se han diseñado varios métodos para medir el status hídrico de la planta. Uno de los más usados es el potencial hídrico y aunque se han señalado varios inconvenientes respecto a su uso, por ejemplo, que es una medida indirecta del agua en la planta, la necesidad de destruir el tejido; también puede haber cambios en módulos elásticos o en la fracción de agua apoplasto/simplasto, que pueden retrasar la pérdida de turgencia (Maury *et al.*, 1996) y dado que el potencial de turgencia y el potencial osmótico son componentes del potencial hídrico, esto también contribuiría a no tener una estimación verdadera de este parámetro (Hsiao, 1973).

Se ha intentado correlacionar el potencial hídrico ( $\psi_w$ ) con el estado fisiológico de la planta, por ejemplo, con el momento en el que muere la planta, pero esto no ha sido concluyente pues el  $\psi_w$  al cual las plantas entran en estrés puede variar entre especies. La mayoría de los cultivos pierden la turgencia a alrededor de -20 bares y el alargamiento celular disminuye entre -0.2 y -0.4 Mpa (1 bar = 100,000 pascales) y el cierre estomatal se observa hasta -0.8 a 1 Mpa y las hojas se marchitan a -2 Mpa (Hsiao 1973; Ludlow y Muchow 1990).

Otro parámetro que se ha intentado utilizar como indicador del estado de hidratación de la planta, ha sido el contenido relativo de agua (CRA o RWC por sus siglas en inglés) y algunos autores han encontrado correspondencia entre este y el estado fisiológico de la planta. En plantas  $C_3$  la capacidad fotosintética disminuye cuando el CRA cae por debajo del 70% y en maíz se observó una inhibición del desprendimiento de  $O_2$ , dependiente de la fijación de  $CO_2$ , de casi 65% cuando el CRA cayó a 50% (Brown *et al.*, 1995); en pastos también se ha observado una relación entre el contenido relativo de agua y el momento en el que mueren estos (Ludlow y Muchow, 1990).

Debido a lo anterior, y a la relativa facilidad con que se mide, algunos investigadores opinan que el CRA podría ser un buen indicador del estado hídrico de la planta (Zhang y Kirkham, 1996).

### Características morfológicas

Entre éstas se cuentan la glaucocidad, enrollamiento de la hoja, número distribución y "tipo" de estomas, en-

grosamiento de la cutícula, disminución en el tamaño de la hoja y presencia de tricomas o pelos, menor longitud de la planta en general en la parte aérea, pero mayor capacidad de enraizamiento y dentro de esto se podría incluir el movimiento de las hojas para evitar la irradiación excesiva, que provoca el aumento de la temperatura de la hoja y mayor pérdida de agua (Ristic y Cass, 1993).

En cuanto a la glaucocidad, ésta se refiere a la coloración verde-azulosa que presentan algunas plantas y que se debe a la acumulación de ceras en las hojas. Esto también permite a la planta reflejar una buena cantidad de la luz que recibe y evitar así, indirectamente, mayor pérdida de agua; los tricomas o pelos se ha postulado que tienen una función igual o parecida, pues también ayudan a disminuir la temperatura de la hoja, pero además pueden influir mucho sobre la capa frontera "atrapando" el aire entre los pelos y, al disminuir la velocidad del aire, evitar la pérdida de agua. En esta capa el intercambio gaseoso se da sólo por movimientos moleculares y la corriente de aire tiene su mayor efecto al "arrastrar" el agua, más que en poner disponible o no el  $CO_2$ .

El engrosamiento de la cutícula es otro mecanismo que usan las plantas para evitar pérdida de agua y en algunas especies se ha medido la transpiración cuando los estomas están cerrados y prácticamente no hay salida de agua por sitios distintos a los estomas. Existe la preocupación de si una cutícula demasiado gruesa no irá en detrimento de la producción, aunque algunos autores opinan que lo que "sobra" es esqueletos de carbón, no así otros nutrimentos como nitrógeno o fósforo para construir biomoléculas, pero debería considerarse el balance metabólico total de la planta, genotipo, etc., aunque al parecer, esta característica no ha sido muy usada para seleccionar cultivares o poblaciones resistentes a la sequía.

El enrollamiento de la hoja es otra de las características consideradas y tiene el atractivo de que ella podría permitir el seleccionar visualmente a las plantas resistentes de las susceptibles. Esto también disminuye la temperatura de la hoja y la pérdida de agua, pero su correlación con el rendimiento no parece muy buena y por tanto no se utiliza mucho.

La mayor capacidad de enraizamiento que tienen algunas plantas les permite llegar a zonas que otras plantas dejan inexploradas y sobrevivir a períodos de sequía más o menos intensa pero como se ha señalado, se corre también el riesgo de agotar el agua antes de que la planta alcance la madurez (Ludlow y Muchow, 1990; Ristic y Cass, 1993).

De hecho, en los programas de mejoramiento al estar haciendo la selección, se obtiene generalmente una gran variabilidad en las poblaciones, pero queda a juicio del investigador cuáles o qué tipo de plantas selecciona o cuáles desecha o deja sin estudiar pues es muy difícil trabajar con todas las líneas que surgen al hacer la selec-

ción; de aquí la importancia de elegir plantas adecuadas o prometedoras, o el contar con una o algunas características que permitan seleccionar de modo rápido y eficaz aquellas plantas que tengan un buen comportamiento bajo sequía, en general parece que los fitomejoradores prefieren trabajar con el rendimiento como característica principal a evaluar, aun cuando simultáneamente se midan otras variables (Bolaños y Edmeades, 1993a, b; Bolaños *et al.*, 1993).

### Características bioquímicas

Se ha tratado de correlacionar la actividad de diversas enzimas con el grado de estrés que sufre la planta; la ascorbato peroxidasa catalasa, guayacol peroxidasa, deshidroascorbato reductasa, monodeshidroascorbato reductasa y superóxido dismutasa, han dado resultados contradictorios; estas enzimas están involucradas en la respuesta antioxidante y se cree que protegerían a la planta, al aumentar su actividad, de las especies reactivas de oxígeno, cuyo daño es mayor y más crítico en condiciones de calor y sequía; la glutatión reductasa y la ascorbato peroxidasa tampoco mostraron cambio en su actividad en maíz sometido a sequía (Zhang y Kirkham, 1996; Brown *et al.*, 1995).

El ciclo de las xantofilas se ha propuesto como otro mecanismo que protege a las plantas, sobre todo al aparato fotosintético, del daño por radicales libres y de hecho se ha correlacionado la mayor actividad de este ciclo con una mayor resistencia de las plantas al daño por fotooxidación. Al medir el contenido de carotenoides en hojas de plantas sometidas a sequía, reportan que no hubo diferencias significativas con respecto a los testigos y en las plantas de resurrección que mantienen prácticamente intacto el aparato fotosintético, durante la desecación se degrada algo de clorofila, pero los carotenoides permanecen casi iguales (Tuba *et al.*, 1996), lo cual podría relacionarse con el papel estabilizador de la membrana que tendrían estas moléculas, con una fracción de la violoxantina participando en el ciclo de las xantofilas (Lichtenthaler, 1987; Taylor, 1996a).

Se piensa que los carotenoides pueden reaccionar con especies reactivas de oxígeno o con los estados excitados de la clorofila apagándolos antes de que ocurra daño; por su parte la clorofila permanece también estable hasta periodos muy prolongados de estrés (Zhang y Kirkham, 1996) y su contenido, así como el de proteína, no disminuye a -0.5 Mpa y se empieza a ver afectada a -1 Mpa (Brown *et al.*, 1995); esto ha sido reportado por otros investigadores para diversas especies de plantas y parece algo generalizado (Demmig *et al.* 1987; Critchley, 1988), por lo que podría utilizarse como indicador del ajuste osmótico a que se somete la planta, pero cuando éste es ya muy intenso.

La transformación de plantas mediante ingeniería genética parece muy promisoría, y de acuerdo con los in-

vestigadores, las plantas que producen más prolina, por manipulación genética, tienen un mejor comportamiento (mayor resistencia) a las condiciones de sequía y salinidad, aunque los especialistas opinan que faltan por realizarse muchas pruebas y evaluaciones antes de poder afirmar la superioridad de estas plantas (Blum *et al.*, 1996; Sharp *et al.*, 1996; Taylor, 1996b). La prolina es uno de los metabolitos utilizados por las plantas para llevar a cabo el ajuste osmótico, que es la acumulación neta de solutos en una célula como respuesta a la caída del potencial de agua del medio que la rodea; al acumular osmolitos el potencial osmótico de la célula baja y esto le permite atraer agua adicional hacia su interior y así mantener la presión de turgencia. Otros compuestos sintetizados por las plantas para disminuir su potencial osmótico son ácidos orgánicos, azúcares, iones como el  $K^+$  y se ha propuesto que estos osmolitos no inactivan a las enzimas aun cuando estén presentes en altas concentraciones. Interesante resulta el reporte de que la actividad de la rubisco, su velocidad inicial, (ribulosa bifosfato carboxilasa/oxigenasa) medida *in vitro*, y la de la ATPasa cloroplástica medida *in situ* no cambia en plantas marchitas (Saccardy *et al.*, 1996). En relación con esto se ha observado también que un grupo de proteínas llamadas deshidrinas se presentan cuando hay estrés hídrico, aclimatación a frío, estrés salino, desarrollo del embrión y en respuesta al ABA (ácido abscísico). Estas proteínas son solubles a altas temperaturas y se cree que protegen a la planta en situaciones de estrés, especialmente en presencia de solutos compatibles como la sacarosa, la glicinbetaina y la prolina (Close, 1996) impidiendo la desnaturalización de las proteínas. La Bip es una proteína que ha sido detectada en jitomate, tabaco, frijol, espinaca y maíz y está relacionada con las HSP 70 y probablemente funcionen impidiendo la salida de proteínas mal plegadas del retículo endoplásmico. Esta Bip es inducible por ABA y giberelinas (Kermode, 1996). Las proteínas de choque de calor o HSPs, en general son inducidas también en condiciones de estrés, principalmente calor, como su nombre lo indica, pero no se sabe realmente cuál es su papel, aunque algunas de ellas parecen funcionar como chaperoninas, que se unen a las proteínas desnaturalizadas o en proceso de plegamiento y las llevan a adquirir la conformación correcta, esto con la utilización de ATP como fuente de energía. Organismos que no expresan las HSPs son capaces de resistir el choque de calor, lo cual no invalida el papel propuesto para estas proteínas, pero pide una explicación adicional para esta otra observación. Recientemente se descubrió que estas proteínas, Hsps 70 y Hsp 90, en animales funcionan formando complejos con los receptores de hormonas esteroideas; en plantas forman parte de complejos que intervienen en la regulación genética por luz, y hay algunas relacionadas con las Hsps de humano; participar en la regulación genética, tal vez indirectamente, parece ser uno de sus papeles (Chamovitz y Deng, 1996; Bohlen *et al.*, 1995).

Otras proteínas que toman parte en la respuesta al estrés son las cinasas, que intervienen en la de trans-

ducción de señales que responden o se activan durante la desecación y que también podrían formar parte de las vías que lleguen hasta el núcleo. Se han clonado los genes de varias proteínas que responden al estrés salino o la desecación como la ATCDPK1 y ATCDPK2 (Urao *et al.*, 1994). Mutantes que tienen cinasas dependientes de calcio (CDPKs) activas de manera constitutiva son capaces de activar un promotor que es inducible por estrés, sin que se requiera para esto las señales de estrés (Sheen, 1996) y están apareciendo cada vez más reportes sobre este tipo de cinasas como participantes en las vías de respuesta al estrés, proponiéndose incluso, que un posible sustrato lo sería las aquaporinas, que al ser moduladas por fosforilación/defosforilación permitirían una respuesta rápida de la planta a situaciones de emergencia (Johansson *et al.*, 1996).

Entre estas vías de transducción de señales parece natural considerar a aquellas que participan en la percepción de agua o gradientes de humedad en el suelo, pero no se han hecho muchos estudios al respecto y, al parecer, la razón es por la falta de modelos adecuados y también porque es difícil diferenciar el hidrotropismo del geotropismo, pero se ha intentado profundizar en esto, pues parece que la percepción de suelo seco por parte de las raíces es un estímulo suficiente para provocar una respuesta en la planta, sin que se altere su estatus hídrico (Stinemetz *et al.*, 1996; Davies *et al.*, 1994). Receptores muy interesantes son sin duda los que se proponen como sensores de cambio de turgencia y que están anclados a la pared celular, atraviesan la membrana citoplásmica y tienen uno de sus extremos en el citosol. Actualmente, hay todavía poca información sobre estos sensores pero podrían participar en la respuesta al estrés (Carpita *et al.*, 1996).

## Los estomas

Es a través de ellos que ocurre la mayor parte de la pérdida de agua en las plantas, pero es también por donde entra el CO<sub>2</sub> necesario para la fijación fotosintética de este compuesto.

La atención que han recibido los estomas parece justificada por este hecho, además de que tienen características que parecen no estar presentes en otros tipos de células vegetales, tal como una dependencia grande de la respiración para la obtención de energía, una tasa respiratoria varias veces mayor que la de las células del mesófilo y altas actividades enzimáticas del ciclo de los ácidos tricarbónicos, así como un sistema complejo de transducción de señales que les permite responder a muy diversos estímulos, adaptándose a las necesidades de la planta (Parvathi y Raghavendra, 1995). Hasta ahora todavía se tiene la visión de que el cierre estomatal es inducido y de algún modo controlado por ABA, al parecer se requiere que esté presente dentro y fuera de las células guarda para inducir el cierre y uno de sus mecanismos de acción podría ser a través de la apertura de ca-

nales de K<sup>+</sup> y Ca<sup>2+</sup>, para permitir la salida del primero y la entrada del segundo (Schroeder y Thuleau, 1991), también se ha visto que provoca una disminución en el bombeo de protones por parte de la H<sup>+</sup>ATPasa, probablemente por disminuir su actividad, provocando despolarización de la membrana plasmática y favoreciendo la salida de K<sup>+</sup> (Zoechi y Nisi, 1996); se ha seleccionado incluso para plantas con alto contenido de este compuesto, las cuales presentan xeromorfismo y aparentemente mayor capacidad de sobrevivencia (Ristic y Cass, 1993) aunque al presente no se sabe si esto esté relacionado con el hecho de que una planta sometida a estrés previo soporta mejor un segundo período de estrés más prolongado y a la observación un tanto empírica de que plantas que responden rápido al estrés pueden tener mayor capacidad de sobrevivencia (Maury *et al.*, 1996). El fenómeno de aclimatación también parece merecedor de mayor atención; Maury *et al.* (1996) reportan que dos líneas de girasol no presentaron aclimatación cuando se sometieron a pretratamiento, pero el producto de la cruce de ambas sí, lo que invita a investigar qué mecanismos son los que intervienen en él.

Parece ser que es en las semillas donde resulta más claro el papel del ABA pues se ha visto que participa en la síntesis de material de reserva, inicio del letargo y su mantenimiento, pérdida de agua y tolerancia a la desecación; las deshidrinas, mencionadas anteriormente, forman parte de las proteínas LEA (late embryogenesis abundant) y su expresión está influida por ABA, pero la diversidad de patrones de expresión no han permitido asignarle un papel preciso en la regulación de su expresión *in vivo*. Algunos estudios indican que la expresión de genes inducida por ABA puede ser incrementada por factores adicionales presentes únicamente en plantas estresadas (Chandler y Robertson, 1994; Davies *et al.*, 1994), lo cual de cierta forma se corresponde con la observación de que sólo los estomas de plantas de *Commelina* sometidas a altas temperaturas se cierran cuando se les aplica este compuesto, proponiéndose que quizá uno de los efectos del estrés sea incrementar la sensibilidad de los estomas a iones u otros mensajeros (Ward *et al.*, 1995; Davies *et al.*, 1994). También se ha observado que las hojas expuestas a metil-jasmonato pueden dar transcritos procesados (RNAm) de modo muy distinto a los de aquellos provenientes de hojas mantenidas en agua y que los ribosomas provenientes de las plantas estresadas discriminan entre estos transcritos, así como los RNAm inducidos por choque de calor desplazan a los RNAm que no se inducen por choque de calor, además de que algunos genes inducidos por metil-jasmonato lo son también por ABA (Reinbothe *et al.*, 1994).

Al final del periodo que se trabajó sobre resistencia a sequía, bajo la dirección de la Dra. Cecilia Peña y con la asesoría del Dr. Edmeades, del CIMMYT, pude viajar a Tlaltizapán, Morelos, y observar en campo el maíz que fue nuestro modelo experimental: se le siembra en condiciones verdaderamente drásticas y las plantas apenas y

llegan al metro y medio, no obstante que el tuxpeño original alcanza 2.82 metros de altura y 1.79 el ciclo ocho resistente a sequía, a simple vista, parecía justificarse lo que diversos investigadores han señalado: que la sequía impuesta en invernadero (o laboratorio) difiere de la de campo, pero nosotros al trabajar con maíz tuxpeño resistente a la sequía, seleccionado en el CIMMYT, (Bolaños y Edmeades, 1993a,b; Bolaños *et al.*, 1993) comprobamos en parte algunos resultados obtenidos por estos investigadores en el campo (de aquellas variables que decidimos también evaluar para tener un mejor control de nuestros experimentos y una mejor idea del comportamiento de las plantas). Nuestros resultados han sido publicados en parte (Raya Pérez *et al.*, 1996).

Se ha diferenciado también entre el estrés hídrico y por frío (congelamiento) a aquel impuesto por someter a las plantas o células a soluciones hipertónicas. No obstante, dado que los genes de respuesta al estrés pueden ser inducidos por distintos agobios o inductores como el metiljasmonato o ABA, podría pensarse en que efectivamente comparten algunas vías de transducción de señales y por esto desencadenan respuestas por lo menos en parte similares (Palta, 1990).

Otra técnica propuesta y utilizada para tratar de diferenciar entre materiales resistentes y susceptibles a diferentes agobios ha sido la fluorescencia (Hetherington *et al.*, 1983), también utilizada por nosotros, pero quien esté interesado puede consultar a Krauze y Weis (1991) o Raya (1995).

El uso de marcadores moleculares en los estudios de resistencia a sequía también parece muy prometedor y uno de los enfoques es el tratar de asociar características que han probado ser valiosas en campo, como la reducción de la asincronía entre las floraciones masculina y femenina en maíz o reducción del periodo antesis-llenado de grano (González *et al.*, 1994), con bandas o secuencias específicas en el DNA que permitirían seleccionar otras poblaciones utilizando estos marcadores.

Es importante conocer los mecanismos de respuesta básicos o generales que utilizan las plantas ante una situación de alarma o riesgo y los mecanismos más específicos ante un tipo de estrés particular; algunos genes pueden responder a varios reguladores, pero pueden ser diferencialmente expresados dependiendo del tipo de agobio (Reinbothe *et al.*, 1994); relacionar las secuencias de DNA, o marcadores moleculares, con comportamientos sobresalientes en condiciones de estrés e integrarlo con otras características como el rendimiento, morfología, capacidad de aclimatación o endurecimiento y en general procesos celulares que intervienen en la resistencia al estrés, permitirá tener un mejor y más comprensible panorama del comportamiento de las plantas en este tipo de situaciones y poder seleccionar características importantes en los cultivares resistentes a los distintos tipos de estrés, así como diseñar estrategias para ayudar o inducir en la planta los tipos de respuestas que

más nos convengan, desde un punto de vista antropocéntrico.

## LITERATURA CITADA

- BOHEN, S.P.; KRALLI, A.; YAMAMOTO, K.R. 1995. Holdem and fold'em: chaperones and signal transduction. *Science* 268: 1303-1304.
- BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G.O. 1993a. Eighth cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize.I. Responses in grain yield, biomass and radiation utilization. *Field Crops Res.* 31:233-252.
- BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G.O. 1993b. Eighth cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize.II. Responses in reproductive behavior. *Field Crops Res.* 253-268.
- BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G.O.; MARTÍNEZ, L. 1993. Eighth cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize.III. Responses in drought adaptative, physiological and morphological traits. *Field Crops Res.* 31:269-286.
- BOYER, J.S. 1982. Plant productivity and environment. *Science* 218: 443-448.
- BROWN, P.S.; KNIEVEL, D.P.; PELL, E.J. 1995. Effects of moderate drought on ascorbate peroxidase and glutathione reductase activities in mesophyll and bundle sheath cells of maize. *Physiol. Plantarum* 95: 274-280.
- BLUM, A.; MUNNS, R.; PASSIOURA, J.B.; TURNER, N.C. 1996. Genetically Engineered Plants Resistant to soil Drying and Salt Stress: How to interpret osmotic relations? *Plant Physiol.* 110: 1051-1053.
- CARPITA, N.; McCANN, M.; GRIFFING, L.R. 1996. The plant extracellular matrix: News from the cell's frontier. *Plant Cell* 8: 1451-1463.
- CLOSE, T.J. 1996. Dehydrins: emergence of a Biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiol. Plantarum* 97: 795-803.
- CHAMOVITZ, D.A.; DENG, X.W. 1996. Light Signaling in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences* 15: 455-478.
- CHANDLER, P.M.; ROBERTSON, M. 1994. Gene expression regulated by abscisic acid and its relation to stress tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 113-141.
- DAVIES, W.J.; TARDIEU, F.; TREJO, C.L. 1994. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil? *Plant Physiol.* 104: 309-314.
- DEMMIG, B.; WINTER, K.; KRÜGER, A.; FRANZ-CHRISTIAN, C. 1987. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves *Plant Physiol.* 84: 218-224.
- GONZÁLEZ CH., M.; PONS H., J.L.; ARREOLA T., J.; SIMPSON, J. 1994. Identificación de los loci que controlan el Intervalo de Floración en Maíz utilizando RFLP's. *Memorias del XI Congreso Latinoamericano de Genética y XV Congreso de Fitogenética.* p. 402.
- HETHERINGTON, S.E.; SMILLIE, R.M.; HARDACRE, A.K.; EAGLES, H.A. 1983. Using Chlorophyll Fluorescence *in vivo* to measure. The chilling tolerances of different populations of maize. *Aust. J. Plant Physiol.* 10: 247-256.
- HSIAO, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.

- JOHANSSON, I.; LARSSON, C.; EK, BO; KJELLBOM, P. 1996. The major integral proteins of spinach leaf plasma membranes are putative aquaporins and are phosphorylated in response to Ca<sup>2+</sup> and apoplastic water potential. *Plant Cell* 8: 1181-1191.
- KERMODE, A.R. 1996. Mechanisms of intracellular protein transport and targeting in plant cells. *Critical Reviews in Plant Sciences* 15: 285-423.
- KRAUSE, G.H.; WEIS, E. 1991. Chlorophyll Fluorescence and photosynthesis: the basics. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 313-349.
- LICHTENTHALER, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol.* 148: 350-385.
- LUDLOW, M.M.; MUCHOW, R.C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crops yields in water limited environments. *Adv. Agronomy* 43: 107-149.
- MAURY, P.; MOJAYAD, F.; BERGER, M.; PLANCHON, C. 1996. Photochemical response to drought acclimation in two sunflower genotypes. *Physiol. Plant.* 98: 57-66.
- PALTA, J.P. 1990. Stress interactions at the cellular and membrane levels. *Hort Science.* 25: 1377-1381.
- PARVATHI, K.; RAGHAVENDRA, A.S. 1995. Bioenergetic processes in guard cells related to stomatal function. *Physiol. Plantarum* 93: 146-154.
- RAYA PÉREZ, J.C. 1995. Procesos Bioquímico-Fisiológicos del maíz involucrados en la tolerancia a sequía. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México.
- RAYA PÉREZ, J.C.; PEÑA VALDIVIA, C., EDMEADES, G.O. 1996. En prensa.
- REINBOTHE, S.; MOLLENHAUER, B.; REINBOTHE, C. 1994. JIPs and RIPs: the regulation of plant gene expression by jasmonates in response to environmental cues and pathogens. *Plant Cell* 6: 1197-1209.
- RISTIC, Z.; CASS, D.D. 1993. Dehydration avoidance and damage to the plasma and thylakoid membranes in lines of maize differing in endogenous levels of abscisic acid. *J. Plant Physiol.* 142: 759-764.
- SHARP, R.E.; BOYER, J.S.; NGUYEN, H.T.; HSIAO, T. 1996. Genetically engineered plants resistant to soil Drying and salt stress: How to interpret osmotic relations. *Plant Physiol.* 110: 1051-1053.
- SHEEN, J. 1996. Ca<sup>2+</sup> dependent protein kinases and stress signal transduction in plants. *Science* 274: 1900-1902.
- SACCARDY, K.; CORNIC, G.; BRULFERT, J.; REYSS, A. 1996. Effect of drought stress on net CO<sub>2</sub> uptake by Zea leaves. *Planta* 199: 589-595.
- SCHROEDER, J.I.; THULEAN, P. 1991. Ca<sup>2+</sup> Channels in Higher plants *Cells. Plant Cell* 3: 555-559.
- STINEMETZ CH.; TAKAHASHI, H.; SUGE, H. 1996. Characterization of hydrotropism: The timing of perception and signal movement from the root cap in the agravitropic pea mutant ageotropum. *Plant Cell Physiol.* 37: 800-805.
- TAYLOR, C.B. 1996a. Control of cyclic carotenoid biosynthesis: no lutein, no problem. *Plant Cell* 8: 1447-1450.
- TAYLOR, C.B. 1996b. Proline and water Deficit: ups, Downs, ins. and outs 1996. *Plant Cell* 8: 1221-1124.
- TUBA, Z.; LICHTENTHALER, H.K.; CSINTALAN, Z.S.; NAGY, Z.; SZENTE, K. 1996. Loss of chlorophylls, cessation of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation and respiration in the poikilochlorophyllous plant *Xerophyta scabrada* during dessication. *Physiol. Plant.* 96: 383-388.
- URAO, T.; KATAGIRI, T.; MIZOGUCHI, T.; YAMAGUCHI-S, K.; HAYASHIDA, N.; SHINOZAKI, K. 1994. Two genes that encode Ca<sup>2+</sup>-dependet protein kinases are induced by drought and High-Salt Stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Gen. Genet.* 244: 331-340.
- WARD, J.M.; PEI, Z.M.; SCHOEDER, J.I. 1995. Roles of ion channels in initiation of signal transduction in Higher plants. *Plant Cell* 7: 833-844.
- ZHANG, J.; KIRKHAM, M.B. 1996. Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seed lings. *New. Phytol.* 132: 361-373.
- ZOECHI, G.; DE NISI, P. 1996. Physiological and biochemical mechanisms involved in the response to abscisic acid in maize coleoptiles. *Plant Cell Physiol.* 37:840-846.