SANTIAGO E-ISSN 2227-6513

SANTIAGO, 169, 2026
Artículo de Investigación

Edición genética con crispr-cas9 para la resistencia a la sequía en especies forestales: revisión narrativa (2019–2025) aplicada al guayacán amarillo (handroanthus chrysanthus)

Genetic editing with crispr-cas9 for drought resistance in forest species: a narrative review (2019–2025) applied to yellow guayacan (handroanthus chrysanthus)

Edição genética com crispr-cas9 para resistência à seca em espécies florestais: revisão narrativa (2019–2025) aplicada ao guaiaco amarelo (handroanthus chrysanthus)

Rosa Clemencia Cruel Angulo, https://orcid.org/0000-0002-9105-9862

Universidad Técnica "Luis Vargas Torres" de Esmeraldas, Esmeraldas-Ecuador

Autor para correspondencia: rosa.cruel@utelvt.edu.ec

RESUMEN

El cambio climático intensifica la frecuencia y severidad de los períodos de déficit hídrico, generando presiones crecientes sobre los ecosistemas forestales. La edición genómica mediante CRISPR-Cas9 constituye una herramienta de precisión con potencial para modificar genes asociados a la tolerancia a la sequía. El objetivo de esta revisión narrativa fue analizar la evidencia científica publicada entre 2019 y 2025 sobre aplicaciones de CRISPR-Cas9 relacionadas con la tolerancia a la sequía en especies forestales y valorar su pertinencia para Handroanthus chrysanthus. Se realizó una búsqueda documental en Scopus, Web of Science y Google Scholar, empleando combinaciones de términos sobre CRISPR-Cas9, edición genómica, especies forestales, sequía y H. chrysanthus, mediante operadores booleanos. Se consideraron artículos y revisiones publicados entre 2019 y 2025 en español, inglés y portugués. La síntesis evidenció que las investigaciones en árboles se concentran en Populus, donde la edición de genes vinculados con crecimiento radical, cierre estomático, regulación hormonal y homeostasis redox ha permitido dilucidar mecanismos de respuesta a la sequía. En H. chrysanthus se identifican avances en caracterización genómica, diversidad genética y respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico, pero no se halló evidencia de una línea CRISPR-Cas9 desarrollada específicamente para incrementar su tolerancia a la sequía. Se concluye que la especie posee una base científica inicial que permite plantear una ruta de investigación basada en genómica, transcriptómica, identificación de genes candidatos y validación funcional antes de implementar la edición genética.

Palabras clave: CRISPR-Cas9; edición genómica; sequía; especies forestales; Handroanthus chrysanthus; tolerancia hídrica.

ABSTRACT

Climate change is intensifying the frequency and severity of water deficit periods, placing growing pressure on forest ecosystems. CRISPR-Cas9 genome editing is a precision tool with the potential to modify genes associated with drought tolerance. This narrative review aimed to analyze scientific evidence published between 2019 and 2025 on CRISPR-Cas9 applications related to drought tolerance in forest species and to assess its relevance for Handroanthus chrysanthus. A documentary search was conducted in Scopus, Web of Science, and Google Scholar using combinations of terms on CRISPR-Cas9, genome editing, forest species, drought, and H. chrysanthus, with Boolean operators. Articles and reviews published between 2019 and 2025 in Spanish, English, and Portuguese were considered. The synthesis showed that research in trees is concentrated on Populus, where editing genes linked to root growth, stomatal closure, hormonal regulation, and redox homeostasis has helped elucidate drought response mechanisms. In H. chrysanthus, advances are identified in genomic characterization, genetic diversity, and ecophysiological responses to water stress, but no evidence was found of a CRISPR-Cas9 line specifically developed to increase its drought tolerance. It is concluded that the species has an initial scientific basis that allows proposing a research pathway based on genomics, transcriptomics, candidate gene identification, and functional validation before implementing genetic editing.

Keywords: CRISPR-Cas9; genome editing; drought; forest species; Handroanthus chrysanthus; water tolerance.

Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

RESUMO
As mudanças climáticas intensificam a frequência e a severidade dos períodos de déficit hídrico, gerando pressões crescentes sobre os ecossistemas florestais. A edição genômica mediante CRISPR-Cas9 constitui uma ferramenta de precisão com potencial para modificar genes associados à tolerância à seca. O objetivo desta revisão narrativa foi analisar a evidência científica publicada entre 2019 e 2025 sobre aplicações de CRISPR-Cas9 relacionadas à tolerância à seca em espécies florestais e avaliar sua pertinência para Handroanthus chrysanthus. Realizou-se uma busca documental em Scopus, Web of Science e Google Scholar, empregando combinações de termos sobre CRISPR-Cas9, edição genômica, espécies florestais, seca e H. chrysanthus, mediante operadores booleanos. Foram considerados artigos e revisões publicados entre 2019 e 2025 em espanhol, inglês e português. A síntese evidenciou que as investigações em árvores se concentram em Populus, onde a edição de genes vinculados ao crescimento radicular, fechamento estomático, regulação hormonal e homeostase redox tem permitido elucidar mecanismos de resposta à seca. Em H. chrysanthus, identificam-se avanços na caracterização genômica, diversidade genética e respostas ecofisiológicas ao estresse hídrico, mas não foi encontrada evidência de uma linhagem CRISPR-Cas9 desenvolvida especificamente para aumentar sua tolerância à seca. Conclui-se que a espécie possui uma base científica inicial que permite propor uma rota de pesquisa baseada em genômica, transcriptômica, identificação de genes candidatos e validação funcional antes de implementar a edição genética.
Palavras-chave: CRISPR-Cas9; edição genômica; seca; espécies florestais; Handroanthus chrysanthus; tolerância hídrica.

Recibido 1/10/2026 Aprobado 20/10/2026

Introducción

La intensificación del cambio climático representa uno de los desafíos más apremiantes para la conservación y productividad de los ecosistemas forestales. El aumento de las temperaturas, la alteración de los patrones de precipitación y la mayor recurrencia de períodos de déficit hídrico amenazan la supervivencia, el crecimiento y la distribución geográfica de numerosas especies arbóreas. En este contexto, comprender los mecanismos que determinan la respuesta de los árboles al estrés hídrico adquiere una relevancia ecológica, productiva y estratégica para la gestión de los recursos genéticos forestales.

Los árboles presentan características biológicas que dificultan la aplicación de estrategias convencionales de mejoramiento genético. Sus largos ciclos de vida, elevada heterocigosidad, complejidad genómica y prolongados períodos juveniles hacen que la selección fenotípica tradicional pueda requerir varias generaciones antes de obtener materiales con características deseables. Por esta razón, las herramientas de genómica avanzada y edición genética han adquirido una importancia creciente como mecanismos complementarios al mejoramiento forestal convencional (Cao ***et al***., 2022; Pak & Li, 2022).

Dentro de estas tecnologías, el sistema CRISPR-Cas9 ha transformado la investigación genética debido a su capacidad para generar modificaciones dirigidas en secuencias específicas del ADN. En plantas leñosas, se ha utilizado para estudiar funciones génicas relacionadas con el crecimiento, la arquitectura vegetal, las características de la madera, la reproducción y la respuesta a diversos tipos de estrés. No obstante, la transferencia de esta tecnología desde especies modelo hacia árboles forestales de interés ecológico enfrenta dificultades asociadas con la transformación genética, la regeneración de plantas editadas, la eficiencia de edición, la especificidad de los sitios diana y la evaluación de efectos fuera del objetivo (Min ***et al***., 2022; Pak & Li, 2022; Pinto ***et al***., 2023).

La tolerancia a la sequía constituye un carácter particularmente complejo, pues no depende de un único gen, sino de redes moleculares que integran la percepción del déficit hídrico, la señalización por ácido abscísico (ABA), la regulación estomática, la arquitectura radical, la homeostasis osmótica, las especies reactivas de oxígeno (ROS), el metabolismo hormonal y las modificaciones anatómicas del sistema vascular. Por consiguiente, la edición genética debe concebirse como una herramienta para intervenir mecanismos específicos dentro de redes biológicas complejas y no como una solución aislada al estrés climático (Cao ***et al***., 2022; Min ***et al***., 2022).

Los avances experimentales en especies del género Populus proporcionan uno de los antecedentes más relevantes para esta línea de investigación. Zhou ***et al***. (2020) demostraron que el factor de transcripción PdNF-YB21 interviene en el crecimiento radical y la resistencia a la sequía; mediante CRISPR-Cas9, los mutantes presentaron menor crecimiento radical y menor resistencia al déficit hídrico. Este resultado evidencia que la edición génica no solo permite generar materiales mejorados, sino también demostrar experimentalmente

la función de genes asociados con la adaptación al estrés. De manera complementaria, Shen et al. (2021) demostraron que PdGNC participa en la tolerancia a la sequía a través de mecanismos relacionados con el cierre estomático y la producción de óxido nítrico y peróxido de hidrógeno. Investigaciones posteriores ampliaron este conocimiento: Bai et al. (2023) encontraron que OSIC1 regula el cierre estomático, mientras que Zhang et al. (2023) desarrollaron una estrategia de mejoramiento dirigida a PagHyPRP1 en Populus alba × P. glandulosa, obteniendo mutantes con mejora en la tolerancia a sequía y salinidad. Otro avance corresponde a PtoMYB142, cuya edición permitió demostrar su participación en la regulación de la tolerancia a la sequía en Populus tomentosa, relacionada con el metabolismo de giberelinas y modificaciones foliares y vasculares (Song et al., 2024).

En el contexto latinoamericano, Handroanthus chrysanthus (guayacán amarillo) constituye una especie de especial interés ecológico, paisajístico y forestal. Su presencia en bosques tropicales estacionalmente secos y su interacción con períodos de déficit hídrico la convierten en un organismo relevante para estudiar mecanismos de adaptación y vulnerabilidad frente al cambio climático. Investigaciones ecofisiológicas han mostrado que la especie presenta respuestas específicas a la disponibilidad hídrica. En bosques secos tropicales, H. chrysanthus ha demostrado capacidad para mantener acceso a fuentes superficiales y subsuperficiales de agua y soportar descensos importantes del potencial hídrico durante períodos secos. Sin embargo, estudios realizados bajo condiciones controladas en Ecuador han reportado una respuesta diferente durante las primeras etapas de desarrollo. Aponte Ortiz y Pucha Cofrep (2021) y Quezada Armijos y Pucha Cofrep (2022) encontraron que H. chrysanthus presenta mayor sensibilidad al estrés hídrico que Cedrela montana, con modificaciones significativas en variables morfológicas y mayor mortalidad bajo determinados tratamientos de déficit hídrico. Estos resultados muestran que la respuesta de la especie depende del estadio de desarrollo, la intensidad y duración del estrés y las condiciones ambientales.

Desde la perspectiva genómica, el panorama resulta prometedor. Zhou et al. (2022) caracterizaron el genoma completo del cloroplasto de H. chrysanthus, proporcionando información útil para estudios filogenéticos y genéticos. Más recientemente, Shang et al. (2025) analizaron 126 germoplasmas mediante genotipificación por secuenciación y obtuvieron 124.574 SNP de alta calidad, además de identificar loci y genes candidatos asociados con caracteres morfológicos de las semillas. Este avance constituye un antecedente fundamental para desarrollar futuras investigaciones de asociación genómica y selección de genes candidatos.

La relación entre estos avances revela un problema científico concreto: existe un desarrollo considerable de conocimientos sobre CRISPR-Cas9 y tolerancia a la sequía en árboles, así como avances genómicos y ecofisiológicos en H. chrysanthus, pero ambos campos aún no están suficientemente integrados. La información se encuentra dispersa entre investigaciones de genética forestal, fisiología del estrés, genómica, biotecnología y mejoramiento vegetal. Por ello, resulta necesario organizar y sintetizar la evidencia científica disponible para determinar qué mecanismos moleculares relacionados con la tolerancia a la sequía han sido demostrados mediante edición genética en especies forestales y cuáles podrían constituir candidatos para futuras investigaciones en H. chrysanthus. La revisión también resulta necesaria para evitar extrapolaciones indebidas: un gen que confiere tolerancia a la sequía en Populus no necesariamente tendrá idéntica función en Handroanthus.

El objetivo de esta revisión fue analizar la literatura científica publicada entre 2019 y 2025 sobre el empleo de CRISPR-Cas9 en mecanismos de resistencia o tolerancia a la sequía en especies forestales, identificar los principales genes y rutas fisiológicas estudiadas, reconocer las limitaciones metodológicas y tecnológicas existentes y valorar la aplicabilidad prospectiva de estos conocimientos al mejoramiento genético de Handroanthus chrysanthus. La revisión se justifica por tres razones: la necesidad de integrar conocimientos actualmente fragmentados; la importancia de actualizar el estado de la evidencia sobre edición genética en árboles; y la necesidad de establecer una base científica rigurosa para futuras investigaciones aplicadas al guayacán amarillo.

Metodología

Tipo y diseño de la revisión

Se planteó una revisión narrativa de literatura científica, con síntesis cualitativa de evidencia. Aunque el presente estudio corresponde a una revisión narrativa, se adoptaron algunos principios de transparencia documental inspirados en PRISMA 2020 (Page ***et al***., 2021) para describir la estrategia de búsqueda y selección bibliográfica. La revisión se organizó en cinco componentes lógicos: identificación de literatura; depuración y eliminación de duplicados; evaluación de elegibilidad; inclusión de estudios pertinentes; y extracción y síntesis de información.

Fuentes de información

La búsqueda bibliográfica se planteó en las bases de datos Scopus, Web of Science Core Collection y Google Scholar. Como fuentes complementarias se consideraron PubMed/PMC y repositorios académicos institucionales cuando permitieron localizar información primaria relevante para Handroanthus chrysanthus. La búsqueda se delimitó temporalmente entre enero de 2019 y diciembre de 2025.

Estrategia de búsqueda

Se utilizaron palabras clave en inglés y español debido al predominio de publicaciones científicas internacionales en inglés. La estrategia principal fue: ("CRISPR-Cas9" OR "CRISPR/Cas9" OR "CRISPR genome editing" OR "gene editing") AND ("drought tolerance" OR "drought resistance" OR "water stress" OR "water deficit") AND ("forest tree" OR "forest species" OR "woody plant" OR "tree species"). Para la especie objetivo se empleó: ("Handroanthus chrysanthus" OR "Tabebuia chrysantha") AND (drought OR "water stress" OR "water deficit" OR "drought tolerance" OR genomics OR transcriptomics OR "genome editing"). La combinación de términos mediante operadores booleanos permitió ampliar la recuperación de estudios sin perder especificidad temática.

Criterios de inclusión y exclusión

Se consideraron elegibles los documentos que cumplieron con los siguientes criterios: publicaciones comprendidas entre 2019 y 2025; artículos científicos arbitrados y revisiones de relevancia para el objeto de estudio; estudios sobre CRISPR-Cas9, edición genómica o tecnologías directamente relacionadas; investigaciones sobre árboles forestales, especies leñosas o especies perennes; estudios relacionados con sequía, déficit hídrico, estrés osmótico o mecanismos fisiológicos asociados; investigaciones genómicas relevantes para H. chrysanthus; publicaciones en español, inglés o portugués; y documentos con información metodológica suficiente para valorar sus resultados. Se excluyeron documentos publicados fuera del período 2019–2025, publicaciones duplicadas, artículos sin relación directa con edición genética, árboles o estrés hídrico, estudios exclusivamente agrícolas cuando no aportaban información transferible a mecanismos de estrés en plantas leñosas, documentos de divulgación sin respaldo científico, publicaciones cuyo texto no permitiera verificar la información relevante y estudios centrados exclusivamente en especies herbáceas cuando no proporcionaban elementos comparativos pertinentes.

Variables de análisis

Las variables analíticas fueron: a) tecnología genética (CRISPR-Cas9, edición múltiple, edición de bases y otras tecnologías relacionadas); b) especie vegetal (género, especie y condición experimental); c) gen o factor molecular (gen objetivo, factor de transcripción o componente de señalización); d) mecanismo fisiológico (arquitectura radical, cierre estomático, regulación hormonal, homeostasis osmótica, ROS, anatomía vascular y crecimiento); e) respuesta a sequía (supervivencia, biomasa, crecimiento, potencial hídrico, contenido relativo de agua, apertura estomática, actividad antioxidante y otras variables); y f) aplicabilidad a H. chrysanthus (evidencia directa, evidencia indirecta o hipótesis de investigación).

Procedimiento de análisis

La información seleccionada se organizó en una matriz de extracción bibliográfica que incluyó autor, año, especie, gen estudiado, tecnología utilizada, tipo de modificación, mecanismo de respuesta al déficit hídrico, principales resultados y posibilidad de extrapolación a H. chrysanthus. Posteriormente se realizó una síntesis temática cualitativa, agrupando los estudios en cinco categorías: regulación radical y absorción de agua; regulación estomática y pérdida de agua; señalización hormonal; regulación redox y osmótica; y anatomía vascular y crecimiento. No se planteó metaanálisis debido a la elevada heterogeneidad de especies, genes, tratamientos de sequía, variables fisiológicas y condiciones experimentales.

Consideraciones éticas

La investigación se fundamentó exclusivamente en información documental publicada. No involucró experimentación directa con organismos vivos, seres humanos ni datos personales. Se adoptaron criterios de integridad científica, trazabilidad documental, reconocimiento de autoría y diferenciación entre evidencia demostrada, inferencia científica y propuesta prospectiva.

Resultados y Discusión

Tendencia general de la edición genética en especies forestales

La literatura revisada muestra una evolución desde el empleo de CRISPR-Cas9 como herramienta de validación funcional hacia su integración progresiva con programas de mejoramiento genético forestal. Las revisiones de Cao ***et al***. (2022), Min ***et al***. (2022) y Pak y Li (2022) coinciden en señalar que los recursos genómicos de los árboles forestales han aumentado considerablemente y permiten identificar genes potencialmente

relacionados con características de interés. Sin embargo, la aplicación práctica de la edición genética sigue concentrándose en un número relativamente reducido de especies con protocolos de transformación y regeneración mejor establecidos.

En este sentido, Populus representa uno de los sistemas forestales mejor desarrollados. Su utilización como organismo modelo se relaciona con la disponibilidad de genomas de referencia, métodos de transformación y regeneración, y conocimiento acumulado sobre fisiología y genética forestal. La revisión de Cao et al. (2024) evidencia que las tecnologías CRISPR aplicadas a la silvicultura están ampliando su alcance hacia la resistencia a estrés abiótico, la modificación de propiedades de la madera, el crecimiento y la resistencia a patógenos. No obstante, la misma literatura enfatiza que persisten limitaciones relacionadas con la regeneración, la entrega de reactivos, la estabilidad genética y la validación a largo plazo (Pinto ***et al***., 2023).

Genes relacionados con arquitectura radical y captación de agua

La raíz constituye uno de los principales componentes de la adaptación al déficit hídrico porque determina la capacidad de explorar el suelo y acceder a fuentes de agua. Uno de los antecedentes más relevantes corresponde a PdNF-YB21. Zhou et al. (2020) demostraron que este factor de transcripción favorece el crecimiento radical y la resistencia a sequía en Populus. La alteración mediante CRISPR/Cas9 redujo el crecimiento de las raíces y la tolerancia al déficit hídrico. Este hallazgo permite establecer un primer nexo lógico: gen regulador → desarrollo radical → acceso al agua → estado hídrico → tolerancia a sequía. Para H. chrysanthus, esta ruta resulta particularmente interesante porque los estudios ecofisiológicos muestran que la especie puede modificar su relación con las fuentes de agua disponibles según las condiciones ambientales. Sin embargo, sería científicamente incorrecto asumir que PdNF-YB21 constituye automáticamente un gen candidato para editar en H. chrysanthus. El procedimiento adecuado requeriría identificar primero el ortólogo correspondiente en la especie, determinar su expresión bajo estrés y posteriormente validar experimentalmente su función.

Regulación estomática y control de pérdida de agua

Los estomas representan otro componente crítico de la respuesta a sequía porque regulan simultáneamente el intercambio gaseoso y la pérdida de agua. Shen ***et al***. (2021) demostraron mediante mutantes CRISPR/Cas9 que PdGNC interviene en el cierre estomático de Populus. La alteración del gen incrementó la apertura estomática y la pérdida de agua, reduciendo la resistencia a la sequía. Posteriormente, Bai et al. (2023) demostraron que OSIC1 interviene en la regulación de la apertura estomática mediante mecanismos relacionados con peróxido de hidrógeno y señalización hormonal; los mutantes CRISPR/Cas9 presentaron menor tolerancia al estrés osmótico. Estos resultados muestran que la respuesta hídrica no depende únicamente de la cantidad de agua disponible en el suelo, sino también de la capacidad de la planta para regular su pérdida. El modelo conceptual puede expresarse como: déficit hídrico → percepción de estrés → señalización hormonal/redox → cierre estomático → reducción de transpiración → conservación de agua. Esta ruta constituye un posible marco para estudiar H. chrysanthus, pero nuevamente exige validación específica de los genes ortólogos antes de cualquier intervención de edición.

Regulación hormonal

Las fitohormonas, particularmente el ácido abscísico y las giberelinas, desempeñan funciones importantes en la respuesta de las plantas al déficit hídrico. La investigación de Song et al. (2024) mostró que PtoMYB142 participa en la regulación de la tolerancia a sequía en Populus tomentosa. La sobreexpresión del gen modificó características foliares y vasculares, mientras que su pérdida mediante CRISPR/Cas9 redujo la resistencia a sequía. Este resultado es relevante porque evidencia que la adaptación al déficit hídrico puede involucrar modificaciones morfofisiológicas coordinadas con la regulación hormonal. Para H. chrysanthus, el interés radica en determinar si existen genes homólogos con funciones equivalentes y si su expresión se modifica durante períodos de déficit hídrico.

Regulación de especies reactivas de oxígeno

Las especies reactivas de oxígeno cumplen una función dual. En concentraciones controladas actúan como moléculas señalizadoras; cuando se acumulan excesivamente pueden generar daño oxidativo. Zhang ***et al***. (2023) aportaron evidencia particularmente importante al editar PagHyPRP1 en Populus alba × P. glandulosa. El estudio obtuvo mutantes con mayor tolerancia a sequía y salinidad y permitió relacionar la edición con cambios en ROS, señales iónicas y mecanismos de regulación osmótica. Este trabajo constituye uno de los antecedentes más sólidos para el desarrollo de árboles forestales editados con mayor tolerancia a condiciones ambientales restrictivas. Su relevancia para H. chrysanthus no reside en transferir directamente PagHyPRP1, sino en proporcionar una estrategia metodológica: fenotipificación bajo sequía → análisis transcriptómico/genómico → identificación de genes candidatos → edición funcional → evaluación fisiológica → selección de genotipos.

Anatomía vascular y resistencia hidráulica

La respuesta de los árboles a sequía también está estrechamente relacionada con el sistema vascular. Cambios en el diámetro de los vasos, la densidad vascular y las características del xilema pueden modificar la capacidad de transportar agua y reducir el riesgo de pérdida de conductividad hidráulica. En P. tomentosa, la investigación sobre PtoMYB142 demostró que la regulación de la giberelina y la arquitectura vascular puede modificar la respuesta de la planta al déficit hídrico (Song et al., 2024). Esta dimensión adquiere particular relevancia para H. chrysanthus, debido a que estudios realizados en Ecuador han identificado modificaciones morfológicas y anatómicas bajo estrés hídrico (Aponte Ortiz & Pucha Cofrep, 2021; Quezada Armijos & Pucha Cofrep, 2022). Por tanto, una futura estrategia de edición no debería considerar únicamente variables moleculares, sino integrar: expresión génica; arquitectura radical; potencial hídrico; conductancia estomática; contenido relativo de agua; características del xilema; crecimiento; mortalidad; y recuperación después de la rehidratación.

Evidencia específica disponible para Handroanthus chrysanthus

La evidencia específica sobre H. chrysanthus constituye uno de los principales hallazgos de esta revisión. En primer lugar, existen antecedentes sobre la respuesta de la especie a la variabilidad climática. Estudios dendroecológicos han mostrado que su crecimiento está relacionado con la disponibilidad de precipitación durante el período de crecimiento y que la respuesta puede variar entre sitios con diferentes condiciones climáticas. En segundo lugar, estudios ecofisiológicos han demostrado que H. chrysanthus puede mantener acceso a fuentes de humedad durante períodos secos y alcanzar potenciales hídricos muy bajos, lo que indica mecanismos relevantes de tolerancia al déficit hídrico en determinados contextos ecológicos. En tercer lugar, investigaciones experimentales desarrolladas en Ecuador muestran que las plántulas pueden presentar sensibilidad al estrés hídrico prolongado, especialmente durante etapas iniciales de desarrollo (Aponte Ortiz & Pucha Cofrep, 2021; Quezada Armijos & Pucha Cofrep, 2022). Esta aparente diferencia no debe interpretarse como contradicción. Es posible que la respuesta de la especie dependa de la edad, el tamaño, la profundidad radical, la disponibilidad de agua, la duración e intensidad del estrés, las características edáficas, la temperatura, la historia ambiental y la condición fisiológica. La integración de estas variables es fundamental para diseñar futuros experimentos de edición genética.

Avances genómicos de H. chrysanthus

Un elemento especialmente significativo para una futura estrategia CRISPR-Cas9 es la disponibilidad creciente de recursos genómicos. La caracterización del genoma cloroplastidial de H. chrysanthus proporcionó una referencia molecular para estudios filogenéticos (Zhou et al., 2022). Posteriormente, Shang et al. (2025) utilizaron GBS en 126 germoplasmas y obtuvieron 124.574 SNP de alta calidad. El estudio identificó 29 SNP asociados significativamente con características morfológicas de las semillas y permitió seleccionar genes candidatos. Estos resultados no demuestran resistencia genética a sequía, pero sí proporcionan una plataforma metodológica para avanzar hacia estudios de asociación relacionados con caracteres adaptativos. La secuencia lógica propuesta sería: caracterización fenotípica → caracterización molecular → identificación de genes candidatos → validación funcional → edición genética. Este enfoque es científicamente más sólido que comenzar directamente con edición genética.

Tabla 1. Principales mecanismos de tolerancia a sequía identificados mediante edición genética en árboles

Mecanismo	Gen/factor estudiado	Especie	Evidencia	Potencial para H. chrysanthus
Crecimiento radical	PdNF-YB21	Populus	CRISPR/Cas9	Alto, previa validación
Cierre estomático	PdGNC	Populus	CRISPR/Cas9	Alto, previa identificación de ortólogo
Regulación osmótica	OSIC1	Populus alba	CRISPR/Cas9	Potencial
Regulación hormonal	PtoMYB142	Populus tomentosa	CRISPR/Cas9	Potencial
ROS y homeostasis iónica	PagHyPRP1	Populus alba × P. glandulosa	CRISPR/Cas9	Alto interés experimental
Arquitectura vascular	PtoMYB142	Populus tomentosa	CRISPR/Cas9	Alto interés fisiológico
Diversidad genética	SNP/GBS	H. chrysanthus	GBS-GWAS	Evidencia directa
Respuesta hídrica	Potencial hídrico	H. chrysanthus	Estudios ecofisiológicos	Evidencia directa

Nota: Elaboración propia a partir de las fuentes citadas (Zhou *et al*., 2020; Shen *et al*., 2021; Bai *et al*., 2023; Zhang et al., 2023; Song et al., 2024; Shang *et al*., 2025)

Implicaciones para el mejoramiento genético del guayacán amarillo

La principal aportación conceptual de esta revisión consiste en diferenciar entre evidencia demostrada y aplicabilidad potencial. La evidencia demuestra que CRISPR-Cas9 puede utilizarse para modificar genes relacionados con la tolerancia a sequía en árboles, particularmente en Populus. Sin embargo, no existe evidencia suficiente para afirmar que esta tecnología ya haya generado H. chrysanthus resistentes a sequía. Por tanto, la aplicación a esta especie debería desarrollarse mediante etapas progresivas.

Etapa 1. Caracterización fenotípica. Seleccionar germoplasmas de H. chrysanthus con diferentes comportamientos frente al estrés hídrico y evaluar: supervivencia; crecimiento; biomasa; potencial hídrico; conductancia estomática; eficiencia en uso del agua; contenido relativo de agua; arquitectura radical; y características del xilema.

Etapa 2. Caracterización molecular. Comparar individuos tolerantes y sensibles mediante: RNA-seq; análisis de expresión génica; GWAS; identificación de SNP; análisis de genes ortólogos; y estudios de redes regulatorias.

Etapa 3. Selección de genes candidatos. Los candidatos deberían relacionarse con: ABA; factores de transcripción; regulación estomática; arquitectura radical; transporte de agua; señalización ROS; regulación osmótica; biosíntesis y catabolismo hormonal; y anatomía vascular.

Etapa 4. Validación funcional. Antes de editar H. chrysanthus, deberían realizarse experimentos de validación mediante: expresión transitoria; silenciamiento génico; sobreexpresión; análisis de ortólogos; y ensayos funcionales.

Etapa 5. Edición genética. Una vez demostrado el papel funcional de un gen candidato, podría evaluarse CRISPR-Cas9 mediante edición dirigida, seguida de: genotipificación; secuenciación; evaluación de mutaciones fuera del objetivo; regeneración de plantas; comparación con controles; y pruebas de estrés hídrico.

Etapa 6. Evaluación ecológica y bioética. Los árboles son organismos longevos y forman parte de comunidades ecológicas complejas. Por ello, una modificación genética que incremente la tolerancia a sequía no debe evaluarse exclusivamente desde la productividad. También deben considerarse: flujo génico; interacción con organismos asociados; competencia ecológica; estabilidad del carácter; efectos pleiotrópicos; biodiversidad; conservación del germoplasma; aceptación social; bioseguridad; y regulación nacional.

Consideraciones éticas y de bioseguridad

La edición genética aplicada a especies forestales plantea responsabilidades científicas particulares debido a la longevidad y capacidad de dispersión de los árboles. El principio ético fundamental debe ser la precaución basada en evidencia, evitando tanto el rechazo tecnológico injustificado como la adopción acrítica de la tecnología. En el caso de H. chrysanthus, la finalidad de una eventual edición debería orientarse prioritariamente a fortalecer la conservación genética, la restauración ecológica y la adaptación al cambio climático, evitando que la modificación genética sea entendida únicamente como mecanismo de maximización productiva. Asimismo, cualquier aplicación futura debería diferenciar entre investigación confinada y liberación ambiental. La segunda requeriría estudios específicos de riesgo ecológico y cumplimiento del marco regulatorio correspondiente. La responsabilidad científica exige que cualquier resultado positivo sea contrastado con resultados negativos, efectos no previstos y posibles consecuencias a largo plazo.

Limitaciones de la evidencia disponible

La primera limitación es la concentración de estudios de edición genética en pocas especies forestales, especialmente Populus. La segunda es la diferencia entre experimentos de laboratorio o invernadero y condiciones ambientales reales. La tercera corresponde a la complejidad de la tolerancia a sequía, que presenta una naturaleza multigénica y depende fuertemente de la interacción genotipo × ambiente. La cuarta es la dificultad de regeneración y transformación genética en numerosas especies forestales (Pinto et al., 2023). La quinta corresponde a la limitada evidencia específica para H. chrysanthus. Aunque existen avances importantes en genética, genómica y ecofisiología, todavía no puede afirmarse que exista una plataforma CRISPR-Cas9 validada para resistencia a sequía en esta especie. La última es que al tratarse de una revisión narrativa, no se realizó una cuantificación exhaustiva de registros identificados, excluidos e incluidos, por lo que futuras revisiones sistemáticas podrían complementar estos hallazgos mediante protocolos de búsqueda y selección más estructurados

Conclusiones

La revisión narrativa realizada permite concluir que la edición genómica mediante CRISPR-Cas9 representa una herramienta científicamente prometedora para estudiar y potencialmente mejorar mecanismos de tolerancia a la sequía en especies forestales. La evidencia disponible demuestra que diferentes genes intervienen en mecanismos complementarios de respuesta al déficit hídrico. Entre ellos destacan genes relacionados con la

arquitectura radical, la regulación estomática, la señalización hormonal, las especies reactivas de oxígeno, la homeostasis iónica y la estructura vascular.

Los estudios realizados en Populus constituyen actualmente uno de los principales referentes experimentales para comprender cómo la edición genética puede modificar componentes de la respuesta forestal a la sequía. Los resultados obtenidos con PdNF-YB21, PdGNC, OSIC1, PtoMYB142 y PagHyPRP1 muestran que la edición funcional permite no solo modificar caracteres, sino también demostrar relaciones causales entre genes y mecanismos fisiológicos. En Handroanthus chrysanthus existe una base científica emergente constituida por estudios ecofisiológicos, dendroecológicos, genómicos y de diversidad genética. La caracterización del genoma cloroplastidial y los recientes análisis GBS-GWAS representan recursos importantes para avanzar hacia una genética funcional de la especie.

Sin embargo, la revisión no encontró evidencia suficiente para afirmar que H. chrysanthus haya sido editado mediante CRISPR-Cas9 específicamente para incrementar su resistencia a sequía durante el período 2019–2025. Esta ausencia no constituye una debilidad del estudio; por el contrario, representa un vacío científico claramente identificable. En consecuencia, se propone una ruta de investigación progresiva basada en la integración de fenotipificación de tolerancia al estrés hídrico, genómica, transcriptómica, GWAS, identificación de ortólogos, validación funcional y, únicamente después de comprobar la función de los genes candidatos, aplicación experimental de CRISPR-Cas9.

La aplicación de esta estrategia permitiría transformar el conocimiento disponible sobre H. chrysanthus desde una caracterización principalmente ecológica y fisiológica hacia un modelo de investigación de genética funcional orientado a la adaptación forestal frente al cambio climático. Finalmente, la utilización de edición genética en especies forestales debe desarrollarse bajo criterios de rigor científico, bioseguridad, precaución, conservación de la diversidad genética y responsabilidad ambiental. La innovación biotecnológica adquiere legitimidad científica cuando se articula con la conservación de los ecosistemas y el bienestar de las generaciones presentes y futuras.

Referencias bibliográficas

Aponte Ortiz, L. F., & Pucha Cofrep, D. A. (2021). Impacto de la sequía en la anatomía de la madera y morfología de Cedrela montana Moritz ex Turcz. y Handroanthus chrysanthus (Jacq.) S.O. Grose bajo condiciones controladas en el cantón Loja, Ecuador [Tesis de grado, Universidad Nacional de Loja]. Repositorio Digital UNL. https://dspace.unl.edu.ec/jspui/bitstream/123456789/24322/1/Lady%20Fernanda%20Aponte%20Ortiz.pdf

Bai, Y., Bai, Q., Niu, Z., Chen, Q., Gao, C., Zhu, M., Bai, J., ... & Wan, D. (2023). The C2H2-type zinc finger transcription factor OSIC1 positively regulates stomatal closure under osmotic stress in poplar. Plant Biotechnology Journal, *21*(5), 940–953. https://doi.org/10.1111/pbi.14007

Cao, H. X., Vu, G. T. H., & Gailing, O. (2022). From genome sequencing to CRISPR-based genome editing for climate-resilient forest trees. International Journal of Molecular Sciences, *23*(2), 966. https://doi.org/10.3390/ijms23020966

Cao, H. X., Michels, D., Vu, G. T. H., & Gailing, O. (2024). Applications of CRISPR technologies in forestry and molecular wood biotechnology. International Journal of Molecular Sciences, *25*(21), 11792. https://doi.org/10.3390/ijms252111792

Min, T., Hwarari, D., Li, D., Movahedi, A., & Yang, L. (2022). CRISPR-based genome editing and its applications in woody plants. International Journal of Molecular Sciences, *23*(17), 10175. https://doi.org/10.3390/ijms231710175

Page, M. J., McKenzie, J. E., Bossuyt, P. M., Boutron, I., Hoffmann, T. C., Mulrow, C. D., ... & Moher, D. (2021). The PRISMA 2020 statement: an updated guideline for reporting systematic reviews. bmj, 372. https://doi.org/10.1136/bmj.n71

Pak, S., & Li, C. (2022). Progress and challenges in applying CRISPR/Cas techniques to the genome editing of trees. Forestry Research, *2*, 6. https://doi.org/10.48130/FR-2022-0006

Pinto, R. T., Abeyratne, C. R., Paiva, L. V., & Benedito, V. A. (2023). Making headway toward enduring changes: Perspectives on breeding tree crops through genome editing. Tree Genetics & Genomes, *19*(1), 7. https://doi.org/10.1007/s11295-022-01577-4

Quezada Armijos, J. I., & Pucha Cofrep, D. A. (2022). Cambios morfológicos y formación de anillos de crecimiento por estrés hídrico bajo condiciones controladas en plantas de Cedrela montana Moritz ex Turcz y Handroanthus chrysanthus (Jacq.) S.O.Grose en el cantón Loja, Ecuador [Tesis de grado, Universidad Nacional de Loja]. Repositorio Digital UNL. https://dspace.unl.edu.ec/jspui/handle/123456789/24322

Shang, X., Wu, Z., Zhang, G., Wang, Y., Li, X., & Zhang, P. (2025). Population structure, genetic diversity and genome-

wide association analysis of the seed morphology traits in Handroanthus chrysanthus (Jacq.) S.O. Grose. BMC Plant Biology, *25*, 1249. https://doi.org/10.1186/s12870-025-07285-0

Shen, C., Zhang, Y., Li, Q., Liu, S., He, F., An, Y., ... & Xia, X. (2021). PdGNC confers drought tolerance by mediating stomatal closure resulting from NO and H2O2 production via the direct regulation of PdHXK1 expression in Populus. New Phytologist, 230(5), 1868-1882. https://doi.org/10.1111/nph.17301

Song, L., Kong, L., Yang, J., Lin, M., Zhang, Y., Yang, X., Wang, X., Zhao, Z., Zhang, M., Pan, J., Zhu, S., Jiao, B., Xu, C., & Luo, K. (2024). The transcription factor PtoMYB142 enhances drought tolerance in Populus tomentosa by regulating gibberellin catabolism. The Plant Journal, *118*(1), 42–57. https://doi.org/10.1111/tpj.16588

Zhang, T., Zhang, W., Ding, C., Hu, Z., Fan, C., Zhang, J., Li, Z., Diao, S., Shen, L., Zhang, B., Liu, G., & Su, X. (2023). A breeding strategy for improving drought and salt tolerance of poplar based on CRISPR/Cas9. Plant Biotechnology Journal, *21*(11), 2160–2162. https://doi.org/10.1111/pbi.14147

Zhou, Y., Zhang, Y., Wang, X., Han, X., An, Y., Lin, S., ... & Xia, X. (2020). Root-specific NF-Y family transcription factor, PdNF-YB21, positively regulates root growth and drought resistance by abscisic acid-mediated indoylacetic acid transport in Populus. New phytologist, 227(2), 407-426. https://doi.org/10.1111/nph.16524

Zhou, H., Liao, H. Z., Sun, M. M., Zhou, H., & Liu, X. (2022). Characterization of the complete chloroplast genome of Handroanthus chrysanthus (Bignoniaceae). Mitochondrial DNA Part B, *7*(7), 1313–1315. https://doi.org/10.1080/23802359.2022.2102445

Declaración de conflictos de intereses: La autora declara que no existen conflictos de intereses relacionados con la elaboración del presente artículo.

Declaración de contribución de los autores/as utilizando la Taxonomía CRediT:

Rosa Clemencia Cruel Angulo: conceptualización del tema, delimitación del objeto de revisión, búsqueda y organización de información, análisis documental, interpretación de resultados, redacción del manuscrito y revisión crítica de la versión final.

Declaración de originalidad del manuscrito: Por tratarse de una revisión de literatura científica, los datos analizados proceden de fuentes bibliográficas y bases de datos académicas identificadas en las referencias.