ISSN impreso: 0258-5936
ISSN digital: 1819-4087

Ministerio de Educación Superior. Cuba
Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas
http://ediciones.inca.edu.cu

Revisión bibliográfica
ESTRÉS TÉRMICO EN CULTIVO DEL TRIGO. IMPLICACIONES FISIOLÓGICAS, BIOQUÍMICAS Y AGRONÓMICAS

Review
Heat stress in wheat crop. Physiological, biochemical and agronomic implications

Leandris Argentel Martínez[1], Jaime Garatuza Payán[1]✉, María M. Armendáriz Ontiveros[1], Enrico A. Yépez González[1], José T. Arredondo Moreno[2] y Jorge González Aguilera[3]

ABSTRACT. Heat stress in plants trigger responses that affect phenology, physiology, metabolism, and in some cases modify genetic expression, causing variations on agronomic and industrial yield in crops such as wheat. Although not all species and varieties show similar responses to heat stress, monitoring the response of the available germplasm through physiological, biochemical and molecular indicators will allow to identify possible progenitors for genetic improvement, and to recommend tolerant genotypes to regionalize varieties. Given the imminence of climate change that includes significant increases of temperature in several regions where wheat is grown, it is necessary to assess its effects. An important step in this direction is to know the actual state of current research related to the heat stress response. In the present article some heat stress effects on wheat are described due to its importance for human and animal food, and its contributions to the international economy.

Key words: heat, climate change, tolerance, *Triticum*

RESUMEN. El estrés por altas temperaturas en las plantas origina respuestas que afectan su fenología, fisiología, metabolismo y en algunos casos se modifica la expresión génica, ocasiona variaciones en los rendimientos y la calidad de industrialización de cultivos como el trigo *(Triticum aestivum L. y T. durum L.)*. Aunque no todas las especies y cultivares responden del mismo modo al calor, el monitoreo de la respuesta del germoplasma disponible a través de indicadores fisiológicos, bioquímicos y moleculares permitirá identificar posibles progenitores para la mejora genética, y recomendar genotipos tolerantes. El cambio climático incluye aumentos significativos de la temperatura en regiones donde se cultiva trigo, por lo cual un paso importante es conocer el estado actual de las investigaciones relacionadas con su respuesta al estrés térmico. En el presente artículo se describen algunos de los efectos del estrés por calor en el cultivo del trigo por su importancia para la alimentación humana y animal, además su contribución a la economía internacional.

Palabras clave: calor, cambio climático, tolerancia, *Triticum*

INTRODUCCIÓN

Entre las condiciones adversas afrontadas por los sistemas agrícolas a nivel mundial, el estrés por altas temperaturas constituye uno de los factores abióticos de mayor impacto en la productividad de las plantas cultivadas (1). Aproximadamente el 59 % de la superficie agrícola mundial se encuentra afectada por esta condición estresante que, en su mayoría, supera la tolerancia de las especies de cultivos tradicionales (2)[A].

[1]Instituto Tecnológico de Sonora. 5 de febrero, 818 Sur, Cd. Obregón, Sonora, México. CP: 85000.
[2]Instituto Potosino de investigación Científica y Tecnológica. Camino a la Presa San José 2055 Col. Lomas 4 sección. CP. 78216
[3]Embrapa Trigo, Rodovia BR 285, Km 294, Passo Fundo – RS. Brasil. Caixa Postal 451 99001-970
✉ garatuza@itson.edu.mx

[A] Pérez, P.; Morcuende, R.; Vicente, R.; Córdoba, J.; Valeros, F.; Verdejo, Á. L.; Boyero, M. Á.; Martínez-Carrasco, R. y Méndez, A. M. Adaptación de los cereales al cambio climático: Contribuciones de la investigación de la fotosíntesis y el metabolismo de las plantas [en línea]. 10 de noviembre de 2014, Póster presentado en la Feria del Sector Agropecuario Salamaq 14, [Consultado: 10 de enero de 2017], Disponible en: <https://digital.csic.es/handle/10261/104719>

El estrés térmico afecta directamente el rendimiento de los cultivos, tras la alteración de su óptimo desarrollo, modificando las relaciones hídricas, fundamentalmente la tasa de transpiración, el balance fotosíntesis-respiración, eficiencia del uso de agua (3), la síntesis proteica, la actividad enzimática y en consecuencia disminuyen los rendimientos agrícolas e industriales (4). Actualmente se estima que será el trigo uno de los cultivos mayormente afectados por el estrés térmico en los próximos diez años debido fundamentalmente a la estrecha relación del rendimiento con la cantidad de horas frío que necesita el cultivo (1).

Entre las estrategias de producción de alimentos ante el cambio climático (CC), el uso de especies y cultivares tolerantes al estrés térmico se considera de primordial importancia y ha tenido especial atención en el mundo durante los últimos cinco años (1, 5). Sin embargo, los estudios de aclimatación y tolerancia aún no cumplen todas las expectativas por lo que se tendrá que trabajar en la mejora genética para este carácter (6). También es necesario desarrollar alternativas como las asociaciones entre especies y consorcios microbianos que permitan incrementar la tolerancia al calor (7, 8).

Algunos estudios demuestran que el rendimiento disminuye en más de un 5 % cuando ocurre un incremento térmico diurno de 3 °C durante la fenofase de amacollamiento y, en general se prevé que la producción global de trigo podría reducirse en 6 % por cada grado centígrado de incremento en temperatura (1). El carácter poligénico de la tolerancia a estrés abiótico en general y el térmico en particular, ha sido la principal limitante para la mejora genética en el trigo (9, 10). Por ello es necesario monitorear el germoplasma disponible e identificar caracteres morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y agronómicos promisorios en cultivares y especies ante los escenarios del cambio climático global que pudieran ser utilizados en programas de mejora (11, 12). En la presente revisión se recopilan algunas de las principales investigaciones realizadas en diversas latitudes sobre las implicaciones fisiológicas, bioquímicas y agronómicas del estrés térmico en el cultivo del trigo y se discuten los mecanismos para su adaptación y producción ante tal condición estresante.

METODOLOGÍA

La búsqueda de documentos se realizó en los meses de octubre de 2015 a enero de 2016, mediante google académico. Se usaron las normas internacionales para la revisión de artículos científicos publicados. La revisión bibliográfica se basó en artículos científicos, libros, capítulos de libros, memorias de seminarios y congresos, tesis, y trabajos desarrollados por centros de investigación y universidades donde se estudia el cultivo del trigo. Se revisaron un total de 62 referencias, en su mayoría relacionadas con el cultivo del trigo en condiciones de estrés abiótico particularmente por altas temperaturas.

DESARROLLO

El término estrés térmico

El estrés térmico se define como el aumento en la temperatura por encima de un determinado umbral, por un lapso suficiente para causar efectos negativos irreversibles en el desarrollo y rendimiento de los cultivos (4). Las altas temperaturas tienen un efecto complejo en muchas especies vegetales y la influencia final al rendimiento dependerá fuertemente de las características de dicho estrés (intensidad, duración o combinación con otros tipos de estrés), del cultivo (etapa fenológica y especie/genotipo) y la interacción con otros factores ambientales (1).

Las fluctuaciones de altas temperaturas ocurren en la mayoría de las regiones agrícolas y es un estrés común y universal que en ocasiones no se cuantifica su efecto (13). Sin embargo, se ha calculado que la reducción del rendimiento en los cereales de invierno es debido a las altas temperaturas en el período de llenado de los granos, podría estar entre 10-15 % (14).

Aunque el impacto del estrés térmico no ha sido evaluado en todas las regiones del mundo debido a la amplia variabilidad espacial de las temperaturas, se tiene bien definido que en las zonas agrícolas tradicionales se esperan aumentos en la ocurrencia de estrés térmico y se predice que tanto la temperatura diurna como la nocturna aumentarán entre 1,8-5,8 ºC en los años próximos (15, 16). Recientemente se ha estudiado que en algunos cultivos como el arroz (*Oryza sativa L.)*, el sorgo *(Sorghum bicolor (L.)* Moench*)* y el maíz (*Zea mays L.*) las altas temperaturas nocturnas son más perjudiciales que las diurnas (17-19).

El estrés por altas temperaturas causa considerables cambios en la morfología de las plantas y la ultraestructura celular (20). El efecto morfológico más común de este tipo de estrés es el aumento en la tasa de desarrollo de los cultivos y en consecuencia, la reducción en la duración de las etapas fenológicas afecta negativamente el rendimiento (21). Las altas temperaturas afectan considerablemente la permeabilidad de las membranas celulares en las raíces (2) y, en consecuencia, se modifica su selectividad, aumenta la sensibilidad de las plantas a la condición de sequía fisiológica, y a la toxicidad iónica cuando se combinan otros tipos de estrés tales como el estrés hídrico (22) y el estrés salino (7).

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.21.176, on 11/25/24.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

Como la permeabilidad de la membrana es un factor importante en la actividad de las enzimas asociadas a ésta, las células vegetales han desarrollado mecanismos de termorregulación mediante cambios en dicha permeabilidad. Varios estudios revelan la existencia de correlación positiva entre el incremento en la saturación de los ácidos grasos de la membrana plasmática y la tolerancia a las temperaturas elevadas (2, 23).

Las células vegetales expuestas a estrés por altas temperaturas pierden la capacidad de mantener gradientes de concentración a través de las membranas y en ocasiones el ajuste osmótico se modifica. Tal situación se debe a la movilización activa de cationes (20). En trigo, en condiciones de estrés térmico se acumulan iones osmóticamente activos (principalmente K+) y se sintetizan compuestos orgánicos para asegurar la osmorregulación, entre ellos: aminas cuaternarias (glicina betaína, β-alanina, betaína y dimetilsulfonio propionato), aminoácidos (prolina) y diversos tipos de azúcares (sacarosa y manitol) para disminuir los potenciales osmótico e hídrico y mantener la absorción de agua y la transpiración (23). Este tipo de estrés daña las membranas mediante la oxidación de ácidos grasos poli-insaturados. La peroxidación lipídica puede ocurrir mediante rutas enzimáticas y por radicales libres (17, 24). La termoestabilidad de las membranas basada en el mantenimiento de electrolitos es un indicador eficiente de tolerancia de la planta al estrés térmico y se considera que tiene alta correlación con el rendimiento (25); sin embargo, se ha demostrado la existencia de variabilidad genética para este carácter (26).

Efecto general del estrés térmico

Sistema radical

En las plantas sometidas a estrés térmico, se ha observado una mayor elongación y densidad de raíces en la región de pelos absorbentes. Al mismo tiempo ocurre un aumento de su conductividad hidráulica y disminución de la selectividad de las células de la banda de Caspary lo que favorece la hidratación de la planta con menos consumo energético (26). Tal respuesta se debe a la exploración de mayor cantidad de agua capilar para mantener la transpiración y por ende la termorregulación; sin embargo, esto propicia susceptibilidad a otros tipos de estrés como el salino y al pH del suelo (27). Estos procesos generalmente son regulados entre otras hormonas por el ABA (ácido abscísico) (2).

Área foliar

Entre las principales modificaciones estructurales foliares en condiciones de estrés térmico se encuentran la reducción del área foliar, la presencia de ceras, la lignificación de cutículas y la disminución de la abertura estomática, debido a la disminución del tamaño del estoma. Tal situación origina disminuciones en la transpiración y en la actividad fotosintética (26).

Durante la reproducción

Morfológicamente durante la etapa reproductiva (espigamiento, floración, llenado de los granos y maduración) disminuyen la cantidad y el tamaño de las flores (28) principalmente la cantidad de flores viables (29). También se ha informado el desfasaje del cultivo a partir del amacollamiento, acelerándose la aparición de la espiga, la senescencia y la abscisión (29, 30), aborto de las espiguillas distales debido a la producción de polen estéril, disminución de la cantidad y el tamaño de la espiga, peso de los granos y el rendimiento en general (26). El mayor efecto adverso del estrés térmico en esta fenofase es durante la formación y llenado del grano de las espiguillas distales del eje floral principal (31). Tal respuesta se debe al incremento de la concentración de ABA, aunque existen informes contradictorios a lo antes expuesto, ya que durante el estrés térmico la concentración de ácido giberélico (AG) se incrementa con relación al ABA, lo que dificulta el llenado de los granos (32).

Procesos fisiológicos más afectados por el estrés térmico

Aunque el estrés térmico afecta en general la morfología y la fisiología de las plantas, se ha estudiado que los procesos mayormente impactados en esta condición de estrés son: la transpiración, fotosíntesis y respiración celular[A].

Efectos en la transpiración

Bajo estrés térmico la transpiración es más intensa pero menos estable en el tiempo (23, 29). En trigo la transpiración se acelera para asegurar la termorregulación aunque cuando la temperatura supera los 25 °C por un tiempo mayor de 10 minutos se observa un rápido cierre estomático durante el amacollamiento (33). Algunos investigadores sostienen que el cierre parcial o total de los estomas no es una buena respuesta adaptativa al estrés térmico, dado que el cierre estomático, para evitar la pérdida de agua, incrementa la temperatura tanto a nivel apoplástico como simplástico ocasionando daño celular (32). Este proceso, al igual que otros involucrados en tal respuesta al estrés térmico, también está regulado por el ácido abscísico (34).

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.21.176, on 11/25/24.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

Se ha demostrado que un aumento de la temperatura en las células del mesófilo incrementa la entalpía iónica propiciando disminución del potencial osmótico y en consecuencia el potencial hídrico de las células para absorber más agua capilar, cuestión favorable para reducir el estrés (17). Sin embargo, ocasiona un consumo energético adicional porque la apertura y cierre de los estomas ocurren de forma activa, cuestión que aumenta la respiración celular (14).

El ajuste osmótico, desarrollado por las plantas en condiciones de estrés térmico, en ocasiones, propicia que una hoja bien hidratada pueda transpirar varias veces su propio volumen de agua durante un día, para lograr la termorregulación del tejido parenquimático (8). La planta utiliza para lograr la homeostasis mecanismos que permiten la apertura del estoma y, por consiguiente, la transpiración y la fotosíntesis (35).

Fotosíntesis

Cuando se produce el cierre estomático para disminuir la pérdida de agua durante la transpiración en condiciones de estrés térmico, también reduce la entrada del CO_2, lo cual repercute directamente en el proceso fotosintético y, a mediano plazo en el rendimiento (35).

El aumento de la temperatura incrementa la eficiencia catalítica enzima Ribulosa 1,5 carboxilasa/ oxigensasa (RuBisCO) activasa, por consiguiente la capacidad de carboxilización es mayor; sin embargo, el modulador alostérico negativo de la reacción de fijación del carbono es el CO_2, concentración que puede disminuir con el cierre activo de los estomas y afectar el proceso de carboxilización (36).

La fotosíntesis es una de las rutas metabólicas más sensibles a la temperatura, especialmente la ruta del fotosistema II. Las temperaturas elevadas causan desorganización del "complejo antena", propiciando cambios en el apilamiento de las granas, alteraciones en el tamaño y distribución de los componentes de la membrana e incremento en la permeabilidad de los tilacoides. La capacidad de síntesis y función de las clorofilas también se reduce a temperaturas superiores a 25 ºC en el trigo durante el amacollamiento (30). Cuando se incrementa la temperatura por encima del óptimo para la actividad fotosintética es posible alcanzar el punto de compensación rápidamente, lo que afectaría el rendimiento. A temperaturas superiores la planta sufre pérdida neta de fotoasimilados, moviliza metabolitos de reserva y se inhibe el crecimiento (32, 37).

Entre los factores que modulan la apertura/cierre estomático están el contenido de CO_2 en los espacios intercelulares, el contenido relativo de agua y la radiación fotosintéticamente activa. La luz induce la apertura; por el contrario, un déficit hídrico así como temperaturas muy altas inducen su cierre. Un aumento extremo de la temperatura provoca una disminución de la humedad relativa del aire; así como, un aumento de la concentración de vapor de agua saturante y en consecuencia aumenta la transpiración. La planta, en tal situación adversa, para evitar las pérdidas de agua cierra sus estomas de manera activa (8).

En el cultivo del trigo, la senescencia de las hojas se acelera apreciablemente en condiciones de estrés térmico debido a un descenso significativo del contenido de "clorofila a" por el incremento de la actividad clorofilasa, acelerando el catabolismo clorofílico a temperaturas superiores a 30 ºC (21) y el porcentaje de daño celular foliar por desecación se incrementa debido a la pérdida del área fotosintéticamente activa (29).

Bajo intensidad luminosa elevada, combinada con un aumento de la temperatura de las hojas, se ha observado una migración lateral del complejo Fotosistema II (LHCII) (38). Este evento previene la sobreexcitación del PSII. Altas temperaturas reducen el transporte de electrones (proporcional a la saturación por intensidad lumínica). Se ha observado que altas temperaturas provocan un decline en el transporte de electrones por parte del PSII en *Triticum durum* L. cuando las temperaturas diurnas durante el amacollamiento ascendían a 25 ºC, lo que denota la superioridad de tolerancia de esta especie respecto a *T. aestivum* L. (39). Otro estudio señala que el PSII en trigos harineros también se afecta cuando la temperatura se incrementa en dos grados a partir de 27 °C lo que afecta significativamente el aparato fotosintético (40).

En relación con la asimilación del carbono, uno de los efectos más marcados del estrés térmico es la actividad RuBisCO, dado que la capacidad de carboxilización es el parámetro bioquímico de mayor correlación con el rendimiento agrícola (29, 41). Temperaturas diurnas mayores a 35 °C reducen significativamente la actividad de la RuBisCO, y como resultado final la fotosíntesis (42). En general cultivos expuestos a temperaturas altas, superiores a 5°C sobre las óptimas exhiben cambios en la captación y metabolismo del carbono (43). Estos efectos incluyen ev la reducción de la síntesis de las proteínas estructurales y el aumento en la síntesis de proteínas de "choque térmico" (HSPs), la producción de fitohormonas (entre otras el ABA) y antioxidantes (44). Esta respuesta quizás se deba a que la RuBisCO requiere una activación que es sensible a altas temperaturas.

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.21.176, on 11/25/24.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

El estrés térmico induce alteraciones en la estructura cuaternaria de la RuBisCO, y se ha encontrado variabilidad genética en la tolerancia de esta enzima al calor, en tanto que la estructura terciaria se mantiene estable hasta los 46 °C (2).

Algunos estudios demuestran variabilidad de la actividad enzimática de oxigenación/carboxilación de la RuBisCO, con mayor actividad oxigenasa cuando la temperatura es alta por más de 72 horas en cultivares de trigo duro (27). La capacidad de regeneración de la RuBisCO se ve reducida también a altas temperaturas, aspectos que disminuyen la eficiencia fotosintética (16, 29). La eficiencia de la actividad fotosintética en condiciones de estrés térmico, en la etapa de llenado de los granos puede mejorarse con el empleo de fitohormonas como los brasinoesteroides; los cuales confieren tolerancia por su acción sobre los procesos de síntesis de proteínas con baja disponibilidad de agua y elevan la eficiencia del uso del fertilizante nitrogenado (26).

Rendimiento

Aunque el rendimiento en el trigo tiene carácter poligénico se sabe que depende significativamente de la eficiencia del uso de agua y el balance fotosíntesis-respiración (45). Durante el estrés térmico la actividad respiratoria y en ocasiones la fotorrespiración se aceleran, por tanto las pérdidas energéticas son altas. Este proceso es de los que más afecta el rendimiento en cultivares de verano. Por ello, el mejoramiento fisiológico se ha enfocado principalmente en este tipo de cultivares dada la cantidad de área que se establece para contribuir a la producción de trigo en diversas latitudes, donde ya se observan fluctuaciones significativas en la temperatura como efecto del cambio climático global (46).

La relación directa entre la fotosíntesis y el rendimiento agrícola en el trigo ha sido un tema polémico. Existen dos aproximaciones complementarias para determinar el rendimiento: (I) componentes del rendimiento y (II) acumulación y partición de materia seca (47). Por su simplicidad (tanto conceptual como por su aplicación en estudios de campo), la aproximación de componentes del rendimiento en trigo ha sido la más empleada para evaluar la respuesta a condiciones de estrés abiótico en general (46).

Las altas temperaturas influyen en la actividad de diversas enzimas involucradas en la formación de almidón en el endospermo (48). Se ha observado que las enzimas almidón sintetasa y ADP-glucosa pirofosforilasa son termosensibles y podrían ser causantes de la reducción de la acumulación de almidón en trigo en condiciones de altas temperaturas, y por tanto las más relacionadas con la variación del rendimiento (44). Tales enzimas son las que mayormente contribuyen a un buen llenado de los granos y a una mayor cantidad de granos llenos por espiga; son las variables de mayor correlación con el rendimiento agrícola (49).

Horas frío y su relación con el rendimiento agrícola

Muchas especies como el trigo necesitan un número de horas de bajas temperaturas durante algunas etapas fenológicas, para la realización de los procesos fisiológicos, bioquímicos y la preparación de sus órganos para la etapa reproductiva (29). En trigo, se necesitan aproximadamente 300 horas frío para asegurar un buen amacollamiento, este proceso está directamente correlacionado con el rendimiento (46). Los cultivares que durante esta fenofase no alcancen la cantidad de horas frio requeridas son propensos a disminuir su rendimiento agrícola (21). En regiones donde las temperaturas en el período poco lluvioso no disminuyen de 10 °C y la cantidad total de horas frío no rebasan las 200 horas se han logrado rendimientos de entre 5,8 – 6,5 t ha^{-1} en condiciones experimentales controladas en trigo a campo abierto (7), mientras que otras con mayor cantidad de horas frío han expresado rendimientos menores del 10 % (49), ello demuestra la variabilidad de respuesta entre especies.

El fundamento bioquímico y molecular de la cantidad de horas frío aún no está del todo descrito; sin embargo, se supone que durante esta etapa se produce un desbalance entre la relación hormonal ABA-AG a partir del Isopentenilpirofosfato, metabolito inmediato entre la síntesis de estas dos fitohormonas (50). Quizás alguna sobrexpresión de un gen o grupo de ellos pudiera explicar mejor la respuesta a las necesidades de cierta cantidad de horas frío en el trigo (51). No obstante algunos de los principales estudios sobre la respuesta interespecífica del trigo al estrés abiótico en general apuntan a que los trigos hexaploides AABBDD son más tolerantes que los tetraploides AABB y los diploides AA, lo cual señala que el factor genético que controla la tolerancia a cierta cantidad de horas frío se localiza en el genoma DD y su integración con familias de genes (AABB) (52, 53).

Actualmente se han correlacionado diversas condiciones ecologeográficas con el rendimiento de los trigos y la cantidad de horas frío y, teniendo en cuenta los escenarios del CC para esas latitudes se auguran disminuciones en los rendimientos del 15 % donde los productores de trigo prefieren establecer otros cultivos, elemento que atenta contra la producción local, regional y mundial del cereal[A].

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.21.176, on 11/25/24.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

Principales procesos bioquímicos vulnerables al estrés térmico en trigo

Desde el punto de vista bioquímico muchas especies de climas fríos como el centeno y el trigo ante el estrés térmico manifiestan una respuesta común para desarrollar mecanismos protectores ante las oxidaciones y desnaturalizaciones térmicas (54). Tal es el caso de las especies activas de oxígeno, especies que en condiciones normales se generan como consecuencia de los procesos metabólicos sin implicaciones energéticas significativas (38). Las especies reactivas de oxígeno y sus productos pueden reducir la fotosíntesis y la transpiración, acelerar la senescencia, aumentar la respiración y provocar el flujo de los electrolitos y pueden ocasionar mutaciones genéticas en las plantas cuando la condición de estrés es extrema (55).

El estrés oxidativo es el estado bioquímico de la célula y el tejido donde la generación de especies químicas oxidantes rebasa la capacidad de producción o la actividad de especies antioxidantes (4). Puede ocurrir en cortos o largos plazos y es inducido por la mayoría de los tipos de estrés abióticos, como consecuencia de la producción excesiva de las especies activas de oxígeno, tales como el oxígeno singlete ($^1O_2$), el radical superóxido (O_{2-}), el peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y el radical hidroxilo (OH-) (4). A pesar de la inestabilidad de los radicales libres, se han desarrollado estudios para determinar directamente su formación, aunque no siempre se ha identificado la naturaleza de los radicales (40). Las especies activas de oxígeno se forman en varios de los organelos celulares. La generación del H_2O_2 puede ocurrir a partir de la enzima NADPH oxidasa que se localiza en la membrana citoplasmática y las peroxidasas de la pared celular en trigo. Otras fuentes de especies activas de oxígeno son los procesos del transporte de los electrones en los cloroplastos y el estrés foto-oxidativo en los peroxisomas (13).

Para minimizar los efectos tóxicos de las especies activas de oxígeno, las plantas han desarrollado mecanismos altamente regulados de protección enzimática y no enzimática que las atrapan e inactivan eficientemente para lograr el balance entre la producción y la destrucción de las mismas (50).

La habilidad de las plantas para sobreponerse al estrés oxidativo por efecto de la temperatura depende de sus capacidades para desencadenar tales mecanismos de respuesta de manera eficaz, en los diferentes organelos celulares. Los antioxidantes intracelulares se han caracterizado mejor que los localizados en el apoplasto y en la mayoría de las especies la capacidad de los sistemas antioxidantes declina conforme avanza la fenología (44).

Antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos

Entre los principales antioxidantes enzimáticos se encuentran las enzimas que remueven oxidantes tóxicos como las superóxido dismutasas, las peroxidasas, las catalasas y otras enzimas que mantienen los niveles de antioxidantes en sus estados reducidos como son deshidroascorbato reductasa, monodeshidroascorbato reductasa, y glutationa reductasa. Todas estas enzimas se activan en condiciones de estrés térmico para evitar el daño celular (29, 44). Actualmente son poco comprendidos los mecanismos específicos que modulan la expresión de los genes antioxidantes en condiciones de estrés térmico, especialmente de los genes que codifican para varias isoenzimas de una misma proteína (56).

Los antioxidantes no enzimáticos pueden ser metabolitos lipofílicos entre los que se destacan los tocoferoles, los carotenoides, los polifenoles y los alcaloides. También pueden ser hidrofílicos como la glutationa, el ascorbato, la prolina, las poliaminas y la cisteína, que pueden secuestrar directamente las especies activas de oxígeno o servir como sustratos para los sistemas de protección enzimáticos (57). En trigo las cisteínas proteinasas son alrededor del 90 % de la actividad total de degradación de prolamina, (proteína almacenada más abundante en cereales). Las ß-1,3 - glucanasas (glucano endo-1,3-ß- glucosidasas) son enzimas altamente reguladas y ampliamente distribuidas en las semillas de muchas especies vegetales, participan en diversos procesos fisiológicos y de desarrollo cuando se presentan situaciones de estrés como el térmico y el salino (58).

En tal sentido el mecanismo de defensa más eficiente es el sistema no enzimático (ácido ascórbico, polifenoles, chalconas, tocoferol, antocianinas, carotenoides, glutatión, entre otros), pero el sistema enzimático también actúa (catalasa, peroxidasa, ascorbato peroxidasa, glutatión reductasa, superóxido dismutasa, entre otras), pero con consumo energético (59).

Los azúcares también cumplen, durante el estrés térmico, funciones muy complejas y desempeñan un rol vital en las plantas (60); además de funcionar como osmolitos, como reserva de energía y como parte de la estructura vegetal, son importantes en diferentes procesos metabólicos como transporte y señalización (57). Se han explicado varios procesos bioquímicos y moleculares afectados por el estrés térmico en trigo durante la etapa de antesis y floración que involucran la disminución del contenido de azúcares en la fotosíntesis, y aceleran la hidrólisis y movilización del almidón, y el metabolismo lipídico (61).

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.21.176, on 11/25/24.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

Expresión de genes ante condiciones de estrés térmico

Hasta el momento se han identificado varios locus de carácter cuantitativo (QTLs) que durante el estrés térmico participan en la protección de las estructuras celulares de diversos cereales, entre ellos los de mayor trascendencia son: tasa de crecimiento relativo (TCR), *tasa de senescencia* 2A (10), 6A 6B *verdor durante la máxima senescencia* 4B 5D 3A, 6B SPAD *contenido de clorofila* 7B Fv/Fm *fluorescencia* 7A, *temperatura del dosel* 4A y rendimiento 4A (61). Combinado con este último existen genes que codifican variables del rendimiento, tales como número de granos: (1A, 2A, 3B, 4A, 5B), y masa de los granos: (1B, 2B, 3B, 5A, 6D) (56). Además existen genes asociados a la fenología como: días a la floración 2D, 7D (62) y estado verde: 1A, 3B, 7D (53), este último bien estudiado para diferenciar líneas en programas de mejoramiento genético (55, 62). Así, el impacto del estrés por el incremento de temperatura afecta diversos grupos génicos dependiente del genotipo y del estado fenológico de éste (57).

De esta manera, las plantas presentan diversas estrategias para contrarrestar este tipo de estrés, entre las que destacan la reprogramación de sus perfiles de expresión génica, metabólica, o proteómica (58). Así, los factores de transcripción para la síntesis de proteínas NAC (meristemo apical) presentan una característica importante, una región N-terminal altamente conservada, incluyendo NAM (meristemo no apical) que permiten desarrollarse durante su exposición al estrés por ejemplo: ATAF1, ATAF2, y CUC2 en Arabidopsis. Estas proteínas están generalmente relacionadas con la expresión de la respuesta a estrés abiótico, fundamentalmente por sequía, salinidad y calor (59).

Recientemente se han encontrado aproximadamente un 68,4 % de genes con expresión de tolerancia a los tipos de estrés térmico y salino (54, 55), demostrándose la existencia de variabilidad genética y de considerable heredabilidad en el estudio de genotipos (53). Actualmente se trabaja en la identificación de variabilidad genética en germoplasmas a partir de técnicas más precisas de la biología celular y molecular como los microsatélites (SSR) y el estudio del polimorfismo de nucleótido simple (SNPs) para emprender programas de mejoramiento genético (60).

CONCLUSIONES

- Las temperaturas altas causan estrés térmico en trigo y se espera que tales temperaturas sigan aumentando en las diferentes regiones productoras en el mundo. Los principales daños al cultivo ocurren durante la etapa reproductiva, disminuyendo la cantidad de polen viable por consiguiente el número y peso de granos.
- El monitoreo de la respuesta del germoplasma disponible puede ser una alternativa para implementar programas de mejoramiento genético y obtener genotipos tolerantes a este tipo de estrés ante el cambio climático, cuestión que permitirá elevar la producción de este importante cereal, elevar el coeficiente de utilización de los suelos cultivados en ecosistemas frágiles que, por efectos del cambio climático global, han sido abandonados porque algunas especies y cultivares no expresan su potencial genético productivo.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Tecnológico de Sonora, al CONACYT, al proyecto de Ciencia Básica 220788 y la colaboración de instituciones nacionales y extranjeras a las que pertenecen los autores.

BIBLIOGRAFÍA

1. Asseng, S.; Ewert, F.; Martre, P.; Rötter, R. P.; Lobell, D. B.; Cammarano, D.; Kimball, B. A.; Ottman, M. J.; Wall, G. W.; White, J. W.; Reynolds, M. P.; Alderman, P. D.; Prasad, P. V. V.; Aggarwal, P. K.; Anothai, J.; Basso, B.; Biernath, C.; Challinor, A. J.; De Sanctis, G.; Doltra, J.; Fereres, E.; Garcia-Vila, M.; Gayler, S.; Hoogenboom, G.; Hunt, L. A.; Izaurralde, R. C.; Jabloun, M.; Jones, C. D.; Kersebaum, K. C.; Koehler, A.-K.; Müller, C.; Naresh Kumar, S.; Nendel, C.; O'Leary, G.; Olesen, J. E.; Palosuo, T.; Priesack, E.; Eyshi Rezaei, E.; Ruane, A. C.; Semenov, M. A.; Shcherbak, I.; Stöckle, C.; Stratonovitch, P.; Streck, T.; Supit, I.; Tao, F.; Thorburn, P. J.; Waha, K.; Wang, E.; Wallach, D.; Wolf, J.; Zhao, Z. y Zhu, Y. "Rising temperatures reduce global wheat production". *Nature Climate Change*, vol. 5, no. 2, 2015, pp. 143-147, ISSN 1758-678X, DOI 10.1038/nclimate2470.
2. Kurepin, L. V.; Ivanov, A. G.; Zaman, M.; Pharis, R. P.; Allakhverdiev, S. I.; Hurry, V. y Hüner, N. P. A. "Stress-related hormones and glycinebetaine interplay in protection of photosynthesis under abiotic stress conditions". *Photosynthesis Research*, vol. 126, no. 2-3, 2015, pp. 221-235, ISSN 1573-5079, DOI 10.1007/s11120-015-0125-x.
3. Azcón-Bieto, J. y Talón, M. Fundamentos de fisiología vegetal. 2a ed., Ed. McGraw-Hill/Interamericana, 2008, Barcelona, España, 651 p., ISBN 978-84-481-5168-3.
4. Walter, J.; Jentsch, A.; Beierkuhnlein, C. y Kreyling, J. "Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes". *Environmental and Experimental Botany*, vol. 94, 2013, (ser. Cross-stress tolerance and stress «memory» in plants), pp. 3-8, ISSN 0098-8472, DOI 10.1016/j.envexpbot.2012.02.009.

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.21.176, on 11/25/24.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

5. Bolger, A.; Scossa, F.; Bolger, M. E.; Lanz, C.; Maumus, F.; Tohge, T.; Quesneville, H.; Alseekh, S.; Sørensen, I.; Lichtenstein, G.; Fich, E. A.; Conte, M.; Keller, H.; Schneeberger, K.; Schwacke, R.; Ofner, I.; Vrebalov, J.; Xu, Y.; Osorio, S.; Aflitos, S. A.; Schijlen, E.; Jiménez-Goméz, J. M.; Ryngajllo, M.; Kimura, S.; Kumar, R.; Koenig, D.; Headland, L. R.; Maloof, J. N.; Sinha, N.; van Ham, R. C. H. J.; Lankhorst, R. K.; Mao, L.; Vogel, A.; Arsova, B.; Panstruga, R.; Fei, Z.; Rose, J. K. C.; Zamir, D.; Carrari, F.; Giovannoni, J. J.; Weigel, D.; Usadel, B. y Fernie, A. R. "The genome of the stress-tolerant wild tomato species *Solanum pennellii". Nature Genetics*, vol. 46, no. 9, 2014, pp. 1034-1038, ISSN 1546-1718, DOI 10.1038/ng.3046.
6. Gutierrez, M.; Reynolds, M. P. y Klatt, A. R. "Effect of leaf and spike morphological traits on the relationship between spectral reflectance indices and yield in wheat". *International Journal of Remote Sensing*, vol. 36, no. 3, 2015, pp. 701-718, ISSN 0143-1161, 1366-5901, DOI 10.1080/01431161.2014.999878.
7. Vijayalakshmi, K.; Fritz, A. K.; Paulsen, G. M.; Bai, G.; Pandravada, S. y Gill, B. S. "Modeling and mapping QTL for senescence-related traits in winter wheat under high temperature". *Molecular Breeding*, vol. 26, no. 2, 2010, pp. 163-175, ISSN 1380-3743, 1572-9788, DOI 10.1007/s11032-009-9366-8.
8. Argentel, L.; Garatuza, J.; Yépez, E. A. y de los Santos-Villalobos, S. "Evaluación de la tolerancia de variedades mexicanas de trigo a la salinidad, a través de indicadores fisiológicos, bioquímicos y agronómicos, cultivadas en Cuba en condiciones de campo". *Cultivos Tropicales*, vol. 37, no. 1, 2016, pp. 91-101, ISSN 0258-5936.
9. FAO. World agriculture: Towards 2015/2030: An FAO perspective [en línea]. Ed. *FAO*, 2003, Rome, Italy, 154 p., ISBN 92-5-104835-5, [Consultado: 10 de enero de 2017], Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/005/y4252e/y4252e00.htm>.
10. IPCC. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [en línea]. (eds. Barros V. R., Field C. B., Dokken D. J., Mastrandrea M. D., Mach K. J., Bilir T. E., Chatterjee M., Ebi K. L., Estrada Y. O., Genova R. C., Girma B., Kissel E. S., Levy A. N., y MacCracken S.), Ed. *Cambridge University Press*, 2014, Cambridge, United Kingdom, 688 p., ISBN 978-1-107-05816-3, [Consultado: 10 de enero de 2017], Disponible en: <http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/wg2/WGIIAR5-FrontMatterB_FINAL.pdf>.
11. IPCC. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [en línea]. (eds. Barros V. R., Field C. B., Dokken D. J., Mastrandrea M. D., Mach K. J., Bilir T. E., Chatterjee M., Ebi K. L., Estrada Y. O., Genova R. C., Girma B., Kissel E. S., Levy A. N., y MacCracken S.), Ed. *Cambridge University Press*, 2014, Cambridge, United Kingdom, 1132 p., ISBN 978-1-107-05816-3, [Consultado: 10 de enero de 2017], Disponible en: <http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/wg2/WGIIAR5-FrontMatterB_FINAL.pdf>.
12. Bahuguna, R. N. y Jagadish, K. S. V. "Temperature regulation of plant phenological development". *Environmental and Experimental Botany*, vol. 111, 2015, pp. 83-90, ISSN 0098-8472, DOI 10.1016/j.envexpbot.2014.10.007.
13. Khatun, S.; Ahmed, J. U. y Mohi-Ud-Din, M. "Variation of wheat cultivars in their relationship between seed reserve utilization and leaf temperature under elevated temperature". *Journal of Crop Science and Biotechnology*, vol. 18, no. 2, 2015, pp. 97-101, ISSN 1975-9479, 2005-8276, DOI 10.1007/s12892-014-0117-y.
14. IPCC. Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [en línea]. (eds. Pachauri R. K., Meyer L. A., y The Core Writing Team), Ed. *IPCC, 2015, Geneva, Switzerland*, 151 p., ISBN 978-92-9169-143-2, [Consultado: 10 de enero de 2017], Disponible en: <http://ar5-syr.ipcc.ch/ipcc/ipcc/resources/pdf/IPCC_SynthesisReport.pdf>.
15. Chi, Y.; Xu, M.; Shen, R. y Wan, S. "Acclimation of leaf dark respiration to nocturnal and diurnal warming in a semiarid temperate steppe". *Functional Plant Biology*, vol. 40, no. 11, 2013, pp. 1159-1167, ISSN 1445-4416, DOI 10.1071/FP12369.
16. Zilberman, D. "IPCC AR5 overlooked the potential of unleashing agricultural biotechnology to combat climate change and poverty". *Global Change Biology*, vol. 21, no. 2, 2015, pp. 501-503, ISSN 1365-2486, DOI 10.1111/gcb.12765.
17. Archontoulis, S. V.; Yin, X.; Vos, J.; Danalatos, N. G. y Struik, P. C. "Leaf photosynthesis and respiration of three bioenergy crops in relation to temperature and leaf nitrogen: how conserved are biochemical model parameters among crop species?". *Journal of Experimental Botany*, vol. 63, no. 2, 2012, pp. 895-911, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/err321.
18. Narayanan, S.; Prasad, P. V. V.; Fritz, A. K.; Boyle, D. L. y Gill, B. S. "Impact of High Night Time and High Daytime Temperature Stress on Winter Wheat". *Journal of Agronomy and Crop Science*, vol. 201, no. 3, 2015, pp. 206-218, ISSN 1439-037X, DOI 10.1111/jac.12101.

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.21.176, on 11/25/24.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

19. Rojas, A. J. y Rufasto, C. E. M. "Relación de la conductividad eléctrica de los suelos con la reflectancia de imágenes de satélite en la Región de Lambayeque – Perú". *Revista de Investigación de Física*, vol. 14, no. 2, 2011, ISSN 1728-2977, [Consultado: 10 de enero de 2017], Disponible en: <http://revistasinvestigacion.unmsm.edu.pe/index.php/fisica/article/view/8700>.
20. Ganem, D. G.; Equiza, M. A.; Lorenzo, M. y Tognetti, J. "Cambios en la anatomía epidérmica foliar de cereales de clima templado en respuesta al frío". *Revista de la Facultad de Agronomía*, vol. 113, no. 2, 2014, pp. 157-164, ISSN 1669-9513.
21. Mahalingam, R. "Consideration of Combined Stress: A Crucial Paradigm for Improving Multiple Stress Tolerance in Plants" [en línea]. En: ed. Mahalingam R., Combined Stresses in Plants, Ed. *Springer International Publishing*, 2015, pp. 1-25, ISBN 978-3-319-07898-4, DOI 10.1007 /978-3-319-07899-1_1, [Consultado: 11 de enero de 2017], Disponible en: <http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-07899-1_1>.
22. Fariduddin, Q.; Varshney, P.; Yusuf, M.; Ali, A. y Ahmad, A. "Dissecting the role of glycine betaine in plants under abiotic stress". *Plant Stress*, vol. 7, no. 1, 2013, pp. 8–18, ISSN 1749-0359.
23. Carmo-Silva, A. E.; Gore, M. A.; Andrade-Sanchez, P.; French, A. N.; Hunsaker, D. J. y Salvucci, M. E. "Decreased CO_2 availability and inactivation of Rubisco limit photosynthesis in cotton plants under heat and drought stress in the field". *Environmental and Experimental Botany*, vol. 83, 2012, pp. 1-11, ISSN 0098-8472, DOI 10.1016/j.envexpbot.2012.04.001.
24. Mickelbart, M. V.; Hasegawa, P. M. y Bailey-Serres, J. "Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability". *Nature Reviews. Genetics*, vol. 16, no. 4, 2015, pp. 237-251, ISSN 1471-0064, DOI 10.1038/nrg3901.
25. Wang, X.; Vignjevic, M.; Liu, F.; Jacobsen, S.; Jiang, D. y Wollenweber, B. "Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat". *Plant Growth Regulation*, vol. 75, no. 3, 2015, pp. 677-687, ISSN 0167-6903, 1573-5087, DOI 10.1007/s10725-014-9969-x.
26. Wang, X.; Dinler, B. S.; Vignjevic, M.; Jacobsen, S. y Wollenweber, B. "Physiological and proteome studies of responses to heat stress during grain filling in contrasting wheat cultivars". *Plant Science*, vol. 230, 2015, pp. 33-50, ISSN 0168-9452, DOI 10.1016/j.plantsci.2014.10.009.
27. Wang, X.; Cai, J.; Jiang, D.; Liu, F.; Dai, T. y Cao, W. "Pre-anthesis high-temperature acclimation alleviates damage to the flag leaf caused by post-anthesis heat stress in wheat". *Journal of Plant Physiology*, vol. 168, no. 6, 2011, pp. 585-593, ISSN 1618-1328, DOI 10.1016/j.jplph.2010.09.016.
28. Sharma, D. K.; Andersen, S. B.; Ottosen, C.-O. y Rosenqvist, E. "Wheat cultivars selected for high Fv/Fm under heat stress maintain high photosynthesis, total chlorophyll, stomatal conductance, transpiration and dry matter". *Physiologia Plantarum*, vol. 153, no. 2, 2015, pp. 284-298, ISSN 1399-3054, DOI 10.1111/ppl.12245.
29. Stratonovitch, P. y Semenov, M. A. "Heat tolerance around flowering in wheat identified as a key trait for increased yield potential in Europe under climate change". *Journal of Experimental Botany*, vol. 66, no. 12, 2015, pp. 3599-3609, ISSN 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/erv070.
30. Farooq, M.; Irfan, M.; Aziz, T.; Ahmad, I. y Cheema, S. A. "Seed Priming with Ascorbic Acid Improves Drought Resistance of Wheat". *Journal of Agronomy and Crop Science*, vol. 199, no. 1, 2013, pp. 12-22, ISSN 1439-037X, DOI 10.1111/j.1439-037X.2012.00521.x.
31. Perdomo, J. A.; Conesa, M. À.; Medrano, H.; Ribas-Carbó, M. y Galmés, J. "Effects of long-term individual and combined water and temperature stress on the growth of rice, wheat and maize: relationship with morphological and physiological acclimation". *Physiologia Plantarum*, vol. 155, no. 2, 2015, pp. 149-165, ISSN 1399-3054, DOI 10.1111/ppl.12303.
32. Tao, F.; Zhang, Z.; Zhang, S. y Rötter, R. P. "Heat stress impacts on wheat growth and yield were reduced in the Huang-Huai-Hai Plain of China in the past three decades". *European Journal of Agronomy*, vol. 71, 2015, pp. 44-52, ISSN 1161-0301, DOI 10.1016/j.eja.2015.08.003.
33. Mohammadi, M. "Effects of kernel weight and source-limitation on wheat grain yield under heat stress". *African Journal of Biotechnology*, vol. 11, no. 12, 2012, pp. 2931-2937, ISSN 1684-5315, DOI 10.5897/AJB11.2698.
34. Palakolanu, S. R.; Vadez, V.; Nese, S. y Kishor, P. B. K. "Tackling the Heat-Stress Tolerance in Crop Plants: A Bioinformatics Approach" [en línea]. En: eds. Kavi-Kishor P.B, Bandopadhyay R., y Suravajhala P., *Agricultural Bioinformatics*, Ed. Springer India, 2014, pp. 33-57, ISBN 978-81-322-1879-1, DOI 10.1007/978-81-322-1880-7_3, [Consultado: 11 de enero de 2017], Disponible en: <http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-81-322-1880-7_3>.
35. Murchie, E. H. y Niyogi, K. K. "Manipulation of Photoprotection to Improve Plant Photosynthesis". *Plant Physiology*, vol. 155, no. 1, 2011, pp. 86-92, ISSN 0032-0889, DOI 10.1104/pp.110.168831.
36. Chauhan, H.; Khurana, N.; Nijhavan, A.; Khurana, J. P. y Khurana, P. "The wheat chloroplastic small heat shock protein (sHSP26) is involved in seed maturation and germination and imparts tolerance to heat stress". *Plant, Cell & Environment*, vol. 35, no. 11, 2012, pp. 1912-1931, ISSN 1365-3040, DOI 10.1111/j.1365-3040.2012.02525.x.

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.21.176, on 11/25/24.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

37. Flexas, J.; Niinemets, U.; Gallé, A.; Barbour, M. M.; Centritto, M.; Diaz-Espejo, A.; Douthe, C.; Galmés, J.; Ribas-Carbo, M.; Rodriguez, P. L.; Rosselló, F.; Soolanayakanahally, R.; Tomas, M.; Wright, I. J.; Farquhar, G. D. y Medrano, H. "Diffusional conductances to CO_2 as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency". *Photosynthesis Research*, vol. 117, no. 1-3, 2013, pp. 45-59, ISSN 1573-5079, DOI 10.1007/s11120-013-9844-z.
38. Joshi, R. y Chinnusamy, V. "Antioxidant Enzymes: Defense against High Temperature Stress" [en línea]. En: Oxidative Damage to Plants, Ed. *Academic Press, San Diego*, 2014, pp. 369-396, ISBN 978-0-12-799963-0, [Consultado: 11 de enero de 2017], Disponible en: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780127999630000125>.
39. Lavania, D.; Dhingra, A.; Siddiqui, M. H.; Al-Whaibi, M. H. y Grover, A. "Current status of the production of high temperature tolerant transgenic crops for cultivation in warmer climates". *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 86, 2015, pp. 100-108, ISSN 0981-9428, DOI 10.1016/j.plaphy.2014.11.019.
40. Argentel, L.; López, R. D.; González, L. M.; Ortega, E.; Rodés, R. y Fernández, Y. "Actividad de la enzima ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa en variedades de trigo en condiciones de salinidad". *Centro Agrícola*, vol. 41, no. 3, 2014, pp. 85-91, ISSN 0253-5785, 2072-2001.
41. Galmés, J.; Aranjuelo, I.; Medrano, H. y Flexas, J. "Variation in Rubisco content and activity under variable climatic factors". *Photosynthesis Research*, vol. 117, no. 1-3, 2013, pp. 73-90, ISSN 1573-5079, DOI 10.1007/s11120-013-9861-y.
42. Galmés, J.; Flexas, J.; Medrano, H.; Niinemets, Ü. y Valladares, F. "Ecophysiology of photosynthesis in semi-arid environments" [en línea]. En: eds. Flexas J., Loreto F., y Medrano H., Terrestrial Photosynthesis in a Changing Environment. A Molecular, Physiological, and Ecological Approach, Ed. *Cambridge University Press*, 2012, pp. 453–469, ISBN 978-1-139-05147-7, [Consultado: 11 de enero de 2017], Disponible en: <https://doi.org/10.1017/CBO9781139051477.035>.
43. Zhu, C.; Zhu, J.; Cao, J.; Jiang, Q.; Liu, G. y Ziska, L. H. "Biochemical and molecular characteristics of leaf photosynthesis and relative seed yield of two contrasting rice cultivars in response to elevated (CO_2)". *Journal of Experimental Botany*, vol. 65, no. 20, 2014, pp. 6049-6056, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/eru344.
44. Semenov, M. A. "Heat tolerance in wheat identified as a key trait for increased yield potential in Europe under climate change". *FACCE MACSUR Reports*, vol. 5, 2015, pp. 5-60, [Consultado: 11 de enero de 2017], Disponible en: <http://ojs.macsur.eu/index.php/Reports/article/view/SP5-60>.
45. O'Leary, G. J.; Christy, B.; Nuttall, J.; Huth, N.; Cammarano, D.; Stöckle, C.; Basso, B.; Shcherbak, I.; Fitzgerald, G.; Luo, Q.; Farre-Codina, I.; Palta, J. y Asseng, S. "Response of wheat growth, grain yield and water use to elevated CO_2 under a Free-Air CO_2 Enrichment (FACE) experiment and modelling in a semi-arid environment". *Global Change Biology*, vol. 21, no. 7, 2015, pp. 2670-2686, ISSN 1365-2486, DOI 10.1111/gcb.12830.
46. Zhao, Z.; Qin, X.; Wang, E.; Carberry, P.; Zhang, Y.; Zhou, S.; Zhang, X.; Hu, C. y Wang, Z. "Modelling to increase the eco-efficiency of a wheat–maize double cropping system". *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 210, 2015, pp. 36-46, ISSN 0167-8809, DOI 10.1016/j.agee.2015.05.005.
47. Tian, D.; Asseng, S.; Martinez, C. J.; Misra, V.; Cammarano, D. y Ortiz, B. V. "Does decadal climate variation influence wheat and maize production in the southeast USA?". *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 204, 2015, pp. 1-9, ISSN 0168-1923, DOI 10.1016/j.agrformet.2015.01.013.
48. Ummenhofer, C. C.; Xu, H.; Twine, T. E.; Girvetz, E. H.; McCarthy, H. R.; Chhetri, N. y Nicholas, K. A. "How climate change affects extremes in maize and wheat yield in two cropping regions". *Journal of Climate*, vol. 28, no. 12, 2015, pp. 4653-4687, ISSN 0894-8755, DOI 10.1175/JCLI-D-13-00326.1.
49. Awasthi, R.; Bhandari, K. y Nayyar, H. "Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops". *Frontiers in Environmental Science*, vol. 3, 2015, ISSN 2296-665X, DOI 10.3389/fenvs.2015.00011, [Consultado: 11 de enero de 2017], Disponible en: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fenvs.2015.00011/abstract>.
50. Khanna-Chopra, R. y Chauhan, S. "Wheat cultivars differing in heat tolerance show a differential response to oxidative stress during monocarpic senescence under high temperature stress". *Protoplasma*, vol. 252, no. 5, 2015, pp. 1241-1251, ISSN 0033-183X, 1615-6102, DOI 10.1007/s00709-015-0755-z.
51. Liu, Z.; Xin, M.; Qin, J.; Peng, H.; Ni, Z.; Yao, Y. y Sun, Q. "Temporal transcriptome profiling reveals expression partitioning of homeologous genes contributing to heat and drought acclimation in wheat (*Triticum aestivum* L.)". BMC *Plant Biology*, vol. 15, 2015, p. 152, ISSN 1471-2229, DOI 10.1186/s12870-015-0511-8.
52. Xue, G.-P.; Drenth, J. y McIntyre, C. L. "TaHsfA6f is a transcriptional activator that regulates a suite of heat stress protection genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) including previously unknown Hsf targets". J*ournal of Experimental Botany*, vol. 66, no. 3, 2015, pp. 1025-1039, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/eru462.

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.21.176, on 11/25/24.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

53. Sheikh, I.; Sharma, P.; Verma, S. K.; Kumar, S.; Malik, S.; Mathpal, P.; Kumar, U.; Singh, D.; Kumar, S.; Chugh, V. y Dhaliwal, H. S. "Characterization of interspecific hybrids of Triticum aestivum x Aegilops sp. without 5B chromosome for induced homoeologous pairing". *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, vol. 25, no. 1, 2016, pp. 117-120, ISSN 0971-7811, 0974-1275, DOI 10.1007/s13562-015-0307-9.
54. Hasanuzzaman, M.; Nahar, K.; Alam, M. M.; Roychowdhury, R. y Fujita, M. "Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants". *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 14, no. 5, 2013, pp. 9643-9684, ISSN 1422-0067, DOI 10.3390/ijms14059643.
55. Pinto, R. S. y Reynolds, M. P. "Common genetic basis for canopy temperature depression under heat and drought stress associated with optimized root distribution in bread wheat". *Theoretical and Applied Genetics*, vol. 128, no. 4, 2015, pp. 575-585, ISSN 0040-5752, 1432-2242, DOI 10.1007/s00122-015-2453-9.
56. Barnabás, B.; Jäger, K. y Fehér, A. "The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals". *Plant, Cell & Environment*, vol. 31, no. 1, 2008, pp. 11-38, ISSN 0140-7791, DOI 10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x.
57. Zhang, L.; Zhang, Q.; Gao, Y.; Pan, H.; Shi, S. y Wang, Y. "Overexpression of heat shock protein gene PfHSP21.4 in Arabidopsis thaliana enhances heat tolerance". *Acta Physiologiae Plantarum*, vol. 36, no. 6, 2014, pp. 1555-1564, ISSN 0137-5881, 1861-1664, DOI 10.1007/s11738-014-1531-y.
58. Aida, M.; Ishida, T.; Fukaki, H.; Fujisawa, H. y Tasaka, M. "Genes involved in organ separation in Arabidopsis: an analysis of the cup-shaped cotyledon mutant". *The Plant Cel*l, vol. 9, no. 6, 1997, pp. 841-857, ISSN 1040-4651, DOI 10.1105/tpc.9.6.841.
59. Gourdji, S. M.; Sibley, A. M. y Lobell, D. B. "Global crop exposure to critical high temperatures in the reproductive period: historical trends and future projections". *Environmental Research Letters*, vol. 8, no. 2, 2013, ISSN 1748-9326, DOI 10.1088/1748-9326/8/2/024041, [Consultado: 11 de enero de 2017], Disponible en: <http://stacks.iop.org/1748-9326/8/i=2/a=024041>.
60. Narayanan, S.; Prasad, P. V. V. y Welti, R. "Wheat leaf lipids during heat stress: II. Lipids experiencing coordinated metabolism are detected by analysis of lipid co-occurrence: Lipid co-occurrence during heat stress". *Plant, Cell & Environment*, vol. 39, no. 3, 2016, pp. 608-617, ISSN 0140-7791, DOI 10.1111/pce.12648.
61. Marco, F.; Bitrián, M.; Carrasco, P.; Rajam, M. V.; Alcázar, R. y Tiburcio, A. F. "Genetic Engineering Strategies for Abiotic Stress Tolerance in Plants" [en línea]. En: eds. Bahadur B., Rajam M. V., Sahijram L., y Krishnamurthy K. V., *Plant Biology and Biotechnology*, Ed. Springer India, 2015, pp. 579-609, ISBN 978-81-322-2282-8, DOI 10.1007/978-81-322-2283-5_29, [Consultado: 11 de enero de 2017], Disponible en: <http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-81-322-2283-5_29>.
62. Mason, R. E.; Mondal, S.; Beecher, F. W.; Pacheco, A.; Jampala, B.; Ibrahim, A. M. H. y Hays, D. B. "QTL associated with heat susceptibility index in wheat (*Triticum aestivum* L.) under short-term reproductive stage heat stress". *Euphytica*, vol. 174, no. 3, 2010, pp. 423-436, ISSN 0014-2336, 1573-5060, DOI 10.1007/s10681-010-0151-x.

Recibido: 25 de noviembre de 2016
Aceptado: 12 de enero de 2017

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.21.176, on 11/25/24.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions