



**Centro de Investigación en Alimentación y
Desarrollo, A.C.**

**ACUMULACIÓN DE GLICINA BETAÍNA Y PROLINA Y SU
RELACIÓN CON LA TOLERANCIA DEL TRIGO A ESTRÉS
POR CALOR EN EL VALLE DEL YAQUI**

Por

Grela Areli Morán Yañez

TESIS APROBADA POR LA

COORDINACIÓN DE CIENCIA DE LOS ALIMENTOS

Como requisito para obtener el grado de

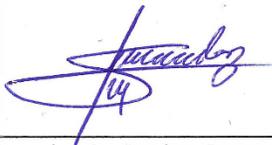
MAESTRA EN CIENCIAS

APROBACIÓN

Los miembros del comité designado para la revisión de la tesis de Gredla Areli Morán Yañez la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Maestra en Ciencias.



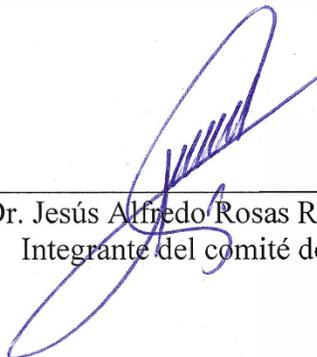
Dra. Elisa Miriam Valenzuela Soto
Directora de Tesis



Dr. Sergio Gerardo Hernández León
Integrante del comité de tesis



Dr. José Ángel Huerta Ocampo
Integrante del comité de tesis



Dr. Jesús Alfredo Rosas Rodríguez
Integrante del comité de tesis

DECLARACIÓN INSTITUCIONAL

La información generada en la tesis "Acumulación de Glicina Betaina y Prolina y su Relación con la Tolerancia del Trigo a Estrés por Calor en el Valle del Yaqui" es propiedad intelectual del Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. (CIAD). Se permiten y agradecen las citas breves del material contenido en esta tesis sin permiso especial de la autora Greda Areli Morán Yañez, siempre y cuando se dé crédito correspondiente. Para la reproducción parcial o total de la tesis con fines académicos, se deberá contar con la autorización escrita de quien ocupe la titularidad de la Dirección General del CIAD.

La publicación en comunicaciones científicas o de divulgación popular de los datos contenidos en esta tesis, deberá dar los créditos al CIAD, previa autorización escrita del director(a) de tesis.



CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN
ALIMENTACIÓN Y DESARROLLO, A.C.
Coordinación de Programas Académicos

A handwritten signature in blue ink, appearing to be "Graciela Caire Juvera", written over a horizontal line.

Dra. Graciela Caire Juvera
Directora General

AGRADECIMIENTOS

Gracias al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología (CONAHCYT) por el apoyo económico recibido durante mis estudios de Maestría.

Al Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C., (CIAD, A.C.) por la oportunidad de continuar con mi formación académica y de realizar mi trabajo de investigación en sus instalaciones.

Agradecimiento a COECYT y a Fondos Newton por el financiamiento de los recursos necesarios para el desarrollo del trabajo experimental de tesis.

Gracias a CIMMYT e INIFAP por permitirnos utilizar sus instalaciones y proporcionar equipo para el mantenimiento del trabajo en campo. Al M.C. Huizar L. Díaz Ceniceros, al Ing. Ramón Antonio Armenta Cejudo y el Tec. Carlos Chávez Pérez por su asesoría y apoyo en la siembra, cuidado y cosecha del cultivo.

A los miembros del comité, al Dr. Jesús Alfredo Rosas Rodríguez, Dr. José Ángel Huerta Ocampo y al Dr. Sergio Gerardo Hernández León por toda su retroalimentación y aportes al trabajo de tesis a lo largo de los seminarios.

Gracias al Laboratorio de Bioquímica de Proteínas de Estrés. A la Dra. Elisa Valenzuela Soto, por darme la oportunidad de desarrollándome en el área de investigación de su grupo de trabajo. A mis compañeras de laboratorio, MC. Magally L. E. Hernández Palomares y M.C. Andrea Romero Reyes, por compartir su experiencia y conocimientos conmigo.

Gracias al Dr. César Muñoz Bacasehua por su apoyo en la recolección y toma de muestras en campo; así como su mentoría en el proceso del trabajo experimental.

A mis compañeras de generación que se convirtieron en buenas amigas y un apoyo moral constante durante la realización de este trabajo.

DEDICATORIA

A mis padres, quienes siempre han sido mi mayor fuente de inspiración y modelo a seguir.

A mis hermanos, por ser un apoyo en esta etapa de crecimiento en mi vida; por siempre creer en mí y ayudarme cuando los necesité.

A mis amigas, mis compañeras durante esta experiencia; por darme aliento y estar conmigo durante los buenos y malos momentos.

CONTENIDO

APROBACIÓN	2
DECLARACIÓN INSTITUCIONAL	3
AGRADECIMIENTOS	4
DEDICATORIA	5
CONTENIDO	6
LISTA DE FIGURAS	8
LISTA DE CUADROS	9
RESUMEN	10
ABSTRACT	11
1. INTRODUCCIÓN	12
2. ANTECEDENTES	13
2.1. Cultivo de Trigo en México.....	13
2.2. Cambio Climático y su Efecto en el Cultivo de Trigo	16
2.2.1. Respuestas Morfológicas al Estrés por Altas Temperaturas.....	17
2.2.1.1. Crecimiento y Desarrollo.	18
2.2.1.2. Rendimiento.	19
2.2.1.3. Calidad del Grano.	19
2.2.2. Respuestas Fisiológicas al Estrés por Altas Temperaturas	20
2.2.2.1. Fotosíntesis.....	20
2.2.2.2. Respiración.....	21
2.2.2.3. Transpiración.	22
2.2.2.4. Daño oxidativo.....	22
2.2.3. Respuestas Bioquímicas al eEstrés por Altas Temperaturas	23
2.2.3.1. Síntesis y Acumulación de Osmolitos y Osmoprotectores.	23
3. HIPÓTESIS	28
4. OBJETIVO	29
4.1. Objetivo General.....	29
4.2. Objetivos Particulares.....	29
5. MATERIALES Y MÉTODOS	30
5.1. Material Biológico.....	30
5.2. Obtención de las Muestras.....	30
5.3. Fluorescencia del Fotosistema II	31
5.4. Cuantificación de Clorofila Total	31
5.5. Preparación de la Muestra	31
5.6. Cuantificación de Prolina	32
5.7. Cuantificación de Glicina Betaína.....	32

CONTENIDO (continuación)

5.8. Obtención del Extracto Enzimático.....	33
5.9. Ensayo de Actividad de Betaína-aldehído Deshidrogenasa	33
5.10. Cuantificación de Proteína	33
5.11. Biomasa	34
5.12. Análisis Estadístico	34
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	35
6.1. Temperatura Durante los Ciclos de Cultivo	35
6.2. Contenido de Clorofila y Eficiencia del Fotosistema II	36
6.3. Contenido de Prolina	39
6.4. Contenido de Glicina Betaína.....	41
6.5. Actividad de la Betaína-aldehído Deshidrogenasa	42
6.6. Parámetros de Biomasa	43
7. CONCLUSIÓN.....	47
8. RECOMENDACIONES.....	48
9. BIBLIOGRAFÍA.....	49

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Cambio en las temperaturas máximas (▲) y mínimas (●) anuales del Valle del Yaqui.....	15
2	Efecto del estrés por calor en el sistema fotosintético.....	22
3	Síntesis de prolina dentro de la célula vegetal.....	25
4	Síntesis de glicina betaína dentro de la célula vegetal.....	27
5	Cambios en el contenido de clorofila en la hoja de los trigos evaluados ante la exposición a altas temperaturas en la etapa vegetativa.....	39
6	Cambios en la eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) en el tejido de la hoja de los trigos evaluados ante la exposición a altas temperaturas en la etapa vegetativa.....	40
7	Cambios en el contenido de prolina en la hoja de los trigos evaluados ante la exposición a altas temperaturas en la etapa vegetativa.....	42
8	Cambios en el contenido de glicina betaína en la hoja de los trigos evaluados ante la exposición a altas temperaturas en la etapa vegetativa....	44
9	Efectos del estrés por calor durante la etapa vegetativa en los parámetros de biomasa.....	48

LISTA DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Principales estados productores de trigo en México y su producción (ton ha ⁻¹) en 2021.....	14
2	Temperaturas durante los ciclos de cultivo (otoño-invierno) en el Valle del Yaqui.....	16
3	Temperaturas óptimas en las diferentes etapas de crecimiento del trigo.....	18
4	Pedigrí de genotipos de trigo expuestos a estrés por calor en la etapa vegetativa.....	31
5	Temperaturas (°C) durante la etapa vegetativa de las fechas de siembra de cultivo control y bajo estrés por calor.....	37
6	Actividad de la betaína aldehído deshidrogenasa durante la etapa vegetativa de los ciclos de cultivo control y bajo estrés por calor (nmol min ⁻¹ mL ⁻¹).....	46

RESUMEN

El estrés por calor afecta irreversiblemente el desarrollo de cultivos como el trigo. Uno de los mecanismos de defensa que las plantas utilizan ante este tipo de estrés es la acumulación de osmolitos. Por lo que, en este trabajo, se analizó el efecto del estrés por calor en la etapa vegetativa en la acumulación de glicina betaína y prolina y su relación con la productividad en cuatro genotipos de trigos sembrados y cultivados en el Valle del Yaqui. Se midió biomasa aérea, fluorescencia de clorofila y concentración de clorofila total, se cuantificó la concentración de ambos osmolitos y se evaluó la actividad de la enzima betaína aldehído deshidrogenasa en dos fechas de siembra: una control y otra para exponer las plantas a calor en la etapa vegetativa. Los resultados mostraron una disminución en la biomasa aérea de todos los genotipos expuestos a calor en la etapa vegetativa. Así como una disminución de la concentración de clorofila en los genotipos SOKWB.6 y SOKWB.3, y un mantenimiento de la concentración en los genotipos WEEBL1.P y BORLAUG 100. No se observaron diferencias en la eficiencia máxima del fotosistema II de los genotipos evaluados. En todos los genotipos hubo una disminución en la concentración de prolina y un aumento de glicina betaína ante la exposición a calor. En todos los genotipos se detectó actividad de betaína aldehído deshidrogenasa, en tres de ellos la actividad tendió a incrementar, mientras que en SOKWB.6 no hubo cambios cuando las plantas estuvieron en estrés. Los genotipos con una mayor acumulación de glicina betaína, BORLOUG 100 y WEEBL1.P tuvieron una menor disminución en los parámetros de biomasa, lo que sugiere que este osmolito contribuye a la tolerancia al estrés por calor en estos genotipos.

Palabras Clave: Estrés por Calor, Glicina betaína, Prolina

ABSTRACT

Heat stress causes irreversible damage to different kinds of crops, like wheat. Plants have diverse mechanisms to endure this kind of abiotic stress, being osmolyte accumulation one of the most studied. Therefore, in this work, we analyzed the osmolyte accumulation of glycine betaine and proline under heat stress on the vegetative stage and its relationship with productivity in bread wheat genotypes grown in the Valle del Yaqui. Biomass parameters, chlorophyll content and fluorescence, osmolyte concentration, and betaine aldehyde dehydrogenase activity were measured in two sowing dates: a control and a heat stress exposure in the vegetative stage. The results showed a decrease in biomass in all genotypes under heat stress. Likewise, a decrease in chlorophyll content in genotypes SOKWB.6 and SOKWB.3 was also shown. All genotypes kept the maximum chlorophyll efficiency in photosystem II under heat stress. There was a decline in the concentration of proline and an increment in glycine betaine in all the heat-stressed genotypes. The activity of betaine aldehyde dehydrogenase was measured in all the genotypes under control and heat stress conditions, and there was a tendency to increase the activity under heat stress conditions in all the genotypes, except for SOKWB.6. The genotypes with the highest accumulation of glycine betaine, BORLOUG 100 and WEEBL1.P had less reduction in biomass parameters, suggesting that this osmolyte contributes to heat stress tolerance in these genotypes.

Key words: Glicina betaína, Betaína aldehído-deshidrogenasa, Prolina, Estrés por calor, Trigo, Eficiencia fotosintética

1. INTRODUCCIÓN

El incremento en las temperaturas causadas por el cambio climático ha afectado la producción y rendimiento de cultivos sensibles al estrés por calor. Cerca de un 45 % de las tierras cultivables en el mundo están expuestas a cambios en el medio ambiente como la sequía y altas temperaturas (Zhang *et al.*, 2022; Godoy *et al.*, 2021). La severidad del efecto de estos tipos de estrés depende de la duración de la exposición, la tasa de su incremento, la etapa de desarrollo de la planta o el momento del día en que fueron expuestas. Todo esto impacta en diferentes niveles la morfología, la fisiología y el balance bioquímico de la planta (Chávez-Barrantes y Gutiérrez-Soto, 2017).

En los últimos 37 años las temperaturas medias de las regiones donde se cultiva el trigo han afectado hasta un 5.5 % la producción mundial (Mall *et al.*, 2017). En México, se ha pronosticado una disminución de la producción del trigo entre 5-10 % en la mayoría de las zonas de cultivo para el año 2050; en Sonora podría ser de hasta el 75 % (Sosa-Baldivia y Ruíz-Ibarra, 2017). La productividad disminuida es resultado del efecto negativo del estrés por altas temperaturas sobre importantes procesos fisiológicos en el trigo, como fotorrespiración, que repercuten en el crecimiento y su rendimiento final (Argentel-Martínez *et al.*, 2017).

Cuando una planta se expone a cualquier tipo de estrés, las alteraciones fisiológicas estimulan la activación de mecanismos de respuesta, como la acumulación de osmolitos (Hemantaranjan *et al.*, 2018). Para cumplir la demanda de cultivo, se ha recurrido al mejoramiento de semillas de trigo enfocado en características morfológicas que confieran una mayor adaptabilidad a las altas temperaturas. Sin embargo, poco se sabe sobre los mecanismos bioquímicos que utilizan estas plantas para adaptarse al estrés por altas temperaturas en lugares como Sonora, México. Entre los mecanismos bioquímicos de adaptación utilizados por las plantas de trigo podrían estar la síntesis y acumulación de los osmolitos glicina betaína y prolina.

2. ANTECEDENTES

2.1. Cultivo de Trigo en México

Los cereales son uno de los productos alimenticios consumidos más comúnmente a nivel mundial. De entre estos, el trigo aporta un mayor porcentaje de proteína por gramo (12-15 %) y un mayor porcentaje calórico (43.4 %) en su consumo diario comparado con el maíz y el arroz, los otros cereales más consumidos alrededor del mundo. Además, cerca del 21 % de los alimentos a nivel mundial derivan del trigo (Abhinandan *et al.*, 2018; FAO, 2015). En México, este cereal es el segundo más consumido, estando solo por debajo del maíz en importancia alimentaria (Anaya-Pérez, 2020).

A pesar de ser un producto muy utilizado, en nuestro país la producción de trigo disminuyó 2-3 %, por década, desde 1980 a 2010; aun cuando el trigo se encuentra entre los cultivos con mayor área de siembra a nivel nacional, contando con 553, 825 hectáreas en 2021 (Anaya-Pérez 2020; Villaseñor, 2015; SIAP, 2023). México produce principalmente dos tipos de grano de trigo; el cristalino, utilizado para elaborar pastas; y el panadero, utilizado para la confección de pan y repostería. La principal producción de trigo en el país es la de trigo cristalino, la cual es, actualmente, suficiente para satisfacer la demanda nacional. Sin embargo, lo mismo no aplica para el trigo panadero. La demanda en el consumo humano de este tipo de trigo en México en 2020 fue de aproximadamente 7.1 millones de toneladas, mientras que su producción fue de 2.9 millones de toneladas (SIAP, 2023). La diferencia entre la producción y la demanda nos habla de la incapacidad en el país para satisfacer las necesidades de este producto (Anaya-Pérez, 2020).

Las principales zonas agrícolas para el trigo son el Noroeste y el Bajío (cuadro 1). En 2021, Sonora representó el 52.42 % de la producción total de grano trigo a nivel nacional, además de aportar casi dos quintas partes de la tierra de siembra total para este cultivo (SIAP, 2023). Sin embargo, la producción principal de este estado es el trigo cristalino, junto al estado de Baja California. Por otra parte, la producción de trigo panadero se da principalmente en los estados de Guanajuato y Michoacán, los cuales aportan el 18.4 % de la producción nacional (Anaya-Pérez, 2020; Valenzuela-Antelo *et al.*, 2018; SIAP, 2023).

Cuadro 1. Principales estados productores de trigo en México y su producción (ton ha⁻¹) en 2021.

Estado	Trigo Total	Trigo cristalino	Trigo panadero
Sonora	1,721,596	1,428,467	---
Guanajuato	357,867	74,213	283,654
Baja California	313,529	235,599	23,485
Michoacán	245,829	---	229,843
Sinaloa	238,194	41,291	196,903
Jalisco	147,057	---	146,153

Fuente: Cuadro generada a partir de datos de SIAP, 2023.

La producción agrícola mexicana ha intentado alcanzar la demanda de trigo panadero al aumentar en un 23 % el área destinada al cultivo de trigo y mediante mejoramiento de semillas que han llevado a aumentos de hasta el 67 % en el rendimiento de los cultivos (Sosa-Baldiva y Ruíz-Ibarra, 2017). Sin embargo, el objetivo está aún lejos de lograrse y las crecientes temperaturas complican el alcance de esta meta. Un estudio realizado por Hernández-Ochoa y colaboradores (2018), pronostica una disminución en la producción de trigo de entre 5-10 % en la mayoría de las zonas productoras de México para el año 2050. Además, sugieren un declive en la producción de 6.2 % por cada grado de temperatura que aumenta durante el invierno. SAGARPA y FAO (2012) han pronosticado una disminución de entre 20-75 % para el sur de Sonora debido al incremento de las temperaturas (Fig. 1). Estos pronósticos indican un aumento en la dependencia de la importación de este cereal para cubrir las necesidades alimentarias. En vista de la limitante que es la disponibilidad de tierra de cultivo, tanto a nivel nacional como mundial, se sugiere continuar con los estudios de investigación en el mejoramiento y mantenimiento de la producción del trigo (Wang *et al.*, 2018; Mall *et al.*, 2017; Sosa-Baldiva y Ruíz-Ibarra, 2017).

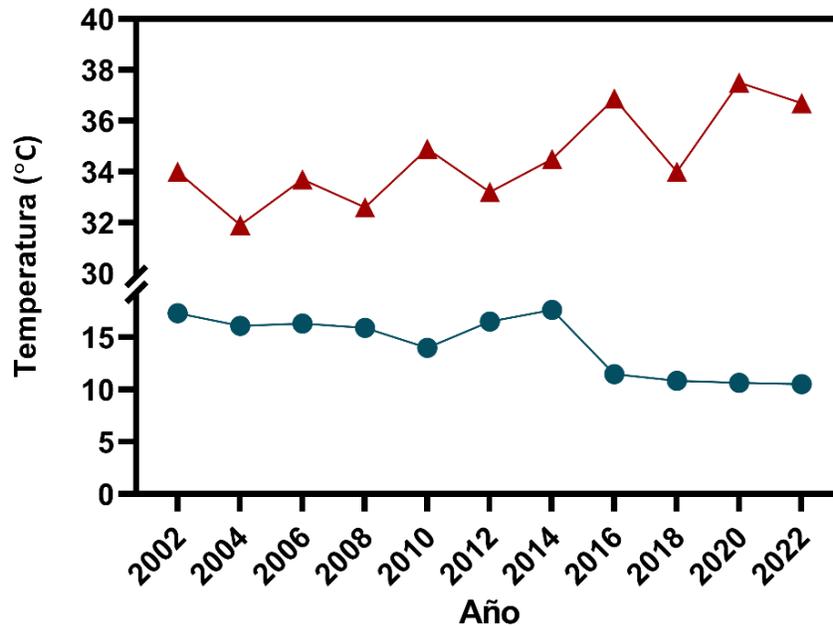


Figura 1. Cambio en las temperaturas máximas (▲) y mínimas (●) anuales del Valle del Yaqui. Gráfica generada a partir de datos de REMAS, 2023 y CONAGUA, 2023.

Sonora es un estado con un clima cálido y seco la mayor parte del año. Sin embargo, debido a sus sistemas de riego, el trabajo en mejoramiento de semillas de cultivo y desarrollo de tecnología agropecuaria se ha convertido en un estado líder en la producción de diferentes tipos de cultivos, siendo el trigo uno de los más destacados (Cerutti, 2019). La producción de trigo en el estado se centra en el Valle del Yaqui y el Valle del Mayo, los cuales representan el 61 % y el 32 % de todo el grano que se produjo en 2021, respectivamente (Moreno, 2018; SIAP, 2023). La siembra de trigo se realiza principalmente en el periodo otoño-invierno, al igual que en el resto del país, debido a que las temperaturas del Valle son menores y favorecen el crecimiento de este cultivo (cuadro 2). El estado se ha concentrado en la siembra de trigo cristalino debido a la mayor tolerancia que tiene a enfermedades y estrés abiótico, y un mayor rendimiento productivo en comparación con el trigo panadero (Moreno, 2018; FIRA, 2021).

Cuadro 2. Temperaturas durante los ciclos de cultivo (otoño-invierno) en el Valle del Yaqui.

Año	Temperatura Máxima	Temperatura Promedio	Temperatura Mínima
2016	32.3	17.4	4
2017	33.3	18.1	6
2018	32.6	18.2	4.5
2019	31.5	17.2	3.2
2020	32.1	17.7	3.7
2021	33	16.8	3
2022	32.9	17.4	4.3

Fuente: Promedios generados a partir de datos en REMAS, 2023.

2.2. Cambio Climático y su Efecto en el Cultivo de Trigo

La habilidad de las plantas de cultivo para tolerar los diferentes tipos de estrés abiótico, como la sequía, cambios de temperatura, salinidad y la falta de nutrientes, son cualidades que se buscan en la agricultura (Talaat, 2021). Esto debido a que el estrés abiótico limita la utilización de tierras cultivables y afecta negativamente la productividad de los cultivos. El estudio del efecto del estrés por temperatura en los cultivos ha sido de creciente interés debido al cambio climático, causante de temperaturas fluctuantes y sequías alrededor del mundo. Cerca de un 45 % de las tierras cultivables en el mundo están en riesgo de sequía. Además, se ha observado un incremento del 17 % al 27 % en el área mundial bajo estrés por altas temperaturas entre los años 1950 y 2020 (Zhang *et al.*, 2022; Godoy *et al.*, 2021).

Se define al estrés por calor como el aumento de temperatura por encima de un umbral que puede causar cambios en la homeostasis de la célula y daños irreversibles en el desarrollo de los cultivos. La gravedad del efecto de este tipo de estrés depende de factores como la duración de la exposición a las altas temperaturas, la tasa de su incremento, la etapa de desarrollo de la planta o el momento del día en que fue expuesta (Argentel-Martínez *et al.*, 2017; Chávez-Barrantes y Gutiérrez-Soto 2017). Con base en estas características se han propuesto diversas categorías en las que se puede clasificar la exposición de los cultivos al estrés por calor. El llamado “golpe de calor”, que consiste en la exposición durante un periodo corto a temperaturas extremas con valores de 20 °C o mayores a la óptima para el desarrollo de una planta. El estudio de las “ondas de calor” es otro tipo de exposición, el cual ocurre cuando la planta se enfrenta a las altas temperaturas desde varias horas

hasta días, repitiendo el episodio después de días o semanas. En estos el incremento de la temperatura suele ser de entre 5 °C y 10 °C por encima de las óptimas. Por último, existe la exposición de tipo “calentamiento climático”, las cuales implican la exposición de plantas a incrementos de temperaturas de entre 2 °C y 6 °C durante semanas o todo su ciclo de vida (Krishna-Jagadish *et al.*, 2021; Ahammed *et al.*, 2016).

El estudio del efecto del estrés por calor en periodos prolongados ha incrementado en relevancia en la agricultura, debido al incremento de temperaturas causado por el cambio climático. En la figura 1, la temperatura de la principal zona agrícola de Sonora, el Valle del Yaqui, también ha mostrado un incremento de aproximadamente 2 °C cada dos años, en la temperatura máxima. Estudiar la exposición de plantas a incrementos de temperaturas durante todo su ciclo de vida permite obtener resultados más acordes a lo que sucede durante el crecimiento en campo y el efecto en el rendimiento y producción de granos (Matsunaga *et al.*, 2021; Jung *et al.*, 2017). En la actualidad, se discute sobre la disminución en la producción mundial de trigo en rangos de 3-10 % por cada grado centígrado que aumenta la temperatura. Mediante estudios de datos empíricos se ha estimado que se pierden 0.25 toneladas por hectárea de trigo por cada aumento en un grado centígrado a nivel mundial (Wang *et al.*, 2018; Mall *et al.*, 2017). Teixeira y colaboradores (2013) encontraron que las áreas agrícolas templadas y subtropicales donde se cultivan cereales como el trigo, podrían sufrir pérdidas sustanciales en el rendimiento debido a episodios de temperaturas extremas. Un modelo francés realizado con datos de producción de cultivos de trigo panadero, propone que el rendimiento del trigo se reduciría entre un 3.5 % y un 12.9 % a mediano plazo, entre los años 2037 y 2065, y que la producción de trigo panadero a nivel mundial disminuiría entre 14.6 % y 17.2 % para finales de siglo (Mall *et al.*, 2017; Asseng *et al.*, 2015).

2.2.1. Respuestas Morfológicas al Estrés por Altas Temperaturas

El rango de temperaturas óptimas para el crecimiento del trigo, desde su germinación hasta el llenado de grano varía entre los 16-26 °C (cuadro 3), por lo que la exposición a temperaturas por encima de este rango afecta el crecimiento, desarrollo y rendimiento del cultivo (Khan *et al.*, 2021). Los cambios morfológicos que se pueden llegar a presentar debido al estrés por calor son variados

y dependerán de la etapa de crecimiento en la que se expuso a la planta a altas temperaturas. Estos pueden ser: germinación reducida, plántulas anormales y pérdida de vigor, índice de crecimiento reducido, quemaduras en hojas, ramas y tallos, así como senescencia y abscisión de hojas (Yadav *et al.*, 2022; Hemantaranjan *et al.*, 2018).

Cuadro 3. Temperaturas óptimas en las diferentes etapas de crecimiento del trigo.

Etapa	Temperatura Máxima	Temperatura Óptima	Temperatura Mínima
Crecimiento radicular	24 ± 1.2	17.2 ± 0.8	3.5 ± 0.7
Crecimiento del brote	20 ± 0.6	18.5 ± 1.9	4.5 ± 0.7
Surgimiento de hojas	23 ± 0.9	20.5 ± 1.2	1.5 ± 0.52
Embuche	20 ± 1.6	16 ± 2.3	2.5 ± 0.49
Antesis	26 ± 1	23 ± 1.7	10 ± 1.1
Llenado de grano	30 ± 2.1	26 ± 1.5	13 ± 1.4

Adaptado de: Khan *et al.*, 2021.

2.2.1.1. Crecimiento y desarrollo. La exposición a altas temperaturas afecta negativamente los tiempos de desarrollo del cultivo del trigo, llevando a modificaciones en los tiempos de floración y la formación de grano. Un estudio realizado por Talukder y colaboradores (2014), mostró que la exposición en la fase posterior a la floración y durante el llenado de grano, causó reducción en el tiempo de llenado de hasta 11 días. Las temperaturas superiores a 20 °C entre el inicio de la espiga y la antesis aceleran el desarrollo de la espiga, pero reducen el número de espiguillas y granos por espiga (Khan *et al.*, 2021). Un estudio realizado por Aiqing y colaboradores (2018) mostró que la exposición a altas temperaturas llevó a la planta de trigo a modificar sus tiempos de floración, acortando el tiempo de desarrollo y crecimiento. Exposiciones a altas temperaturas en periodos de duración corta, también pueden afectar el crecimiento del trigo, afectando la viabilidad del polen y llegando a causar reducciones de entre 2 % hasta 93 % en la germinación a temperaturas entre 26-34 °C (Bheemanahalli *et al.*, 2019). Además, la exposición a temperaturas de más de 30 °C durante el desarrollo de la flor puede causar esterilidad completa en el trigo y valores mayores de 45 °C causan la muerte de la planta (Hemantaranjan *et al.*, 2018; Akter y Rafiqul-Islam 2017).

Por otra parte, el efecto del estrés por calor en la etapa vegetativa causa una disminución en el crecimiento de los tallos y las radículas debido a una aceleración en el desarrollo de la planta que

provoca la exposición al calor (Impa *et al.*, 2021). Este tipo de respuesta ha sido clasificado como de adaptación (Mondal *et al.*, 2013) ya que le permite a la planta asegurar su llegada a la etapa reproductiva y la producción de grano; en ocasiones sin llegar a afectar la biomasa final de la planta (Jing *et al.*, 2016). Así mismo, se ha reportado que el estrés en esta etapa puede llegar a causar una disminución en el número de espigas por planta (Matsunaga *et al.*, 2021; Haque *et al.*, 2014; Gupta *et al.*, 2014).

2.2.1.2. Rendimiento. Una reducción en el periodo de llenado de grano ocasionada por la exposición al calor repercute en el peso y número de granos del trigo, así como en el número de espigas producidas por planta; lo cual ocasiona una disminución en el rendimiento final del cultivo (Abdelrahman *et al.*, 2020). Se estima que por cada grado centígrado que aumenta la temperatura por encima de la óptima de crecimiento, el periodo de llenado de grano puede llegar a reducirse 2.8 días (Bergkamp *et al.*, 2018). En el estudio de Talukder y colaboradores (2014), la reducción en el tiempo de llenado de grano causó una disminución de entre 12-24% en el rendimiento de grano. Un resultado similar se encontró en el trabajo de Bheemanahalli y colaboradores (2019), donde una exposición a 34 °C durante 10 días causó una reducción de hasta 22 % en el peso de la semilla y de 9.3 % en el número de granos por espiga.

La exposición a altas temperaturas durante un tiempo prolongado en la etapa vegetativa repercute en la habilidad de la planta para formar los granos, disminuyendo así su rendimiento (Hütsch *et al.*, 2018). El estrés por calor en la etapa vegetativa puede ocasionar cambios en la síntesis y almacenamiento de metabolitos que posteriormente serán movilizados a través de los tejidos de la planta para la formación de los granos (Abdelrahman *et al.*, 2020). Matsunaga y colaboradores (2021) evaluaron el estrés por calor en diferentes etapas de crecimiento del trigo, y encontraron que la exposición a calor en etapas tempranas causa una reducción en el peso y número de granos. Así mismo, Balla y colaboradores (2021) observaron cambios en el número de granos al exponer a las plantas a estrés por calor durante la etapa de elongación y crecimiento de las hojas.

2.2.1.3. Calidad del grano. El estrés por calor afecta también la calidad del grano de trigo, al causar cambios en los balances de contenido de proteína, carbohidratos y otros nutrientes. Las altas

temperaturas provocan una reducción en la deposición de almidón en el grano de trigo, lo que da como resultado un aumento en el contenido de proteína (Karki *et al.*, 2021; Akter y Rafiqul-Islam 2017). Se ha relacionado la reducción del contenido de almidón en el grano con una disminución de la eficiencia de las enzimas involucradas en su biosíntesis. Esto termina afectando la composición de la proteína y en última instancia, la masa del grano (Karki *et al.*, 2021; Halford *et al.*, 2015). También, se han observado cambios en la composición de carbohidratos en granos debido al estrés por altas temperaturas, como los encontrados por Aiqing y colaboradores (2018) y por Feng y colaboradores (2013); los cuales encontraron reducción en el contenido de carbohidratos de hasta un 25 %, por encima de los 30 °C.

2.2.2. Respuestas fisiológicas al estrés por altas temperaturas

Las afectaciones morfológicas en el trigo por las altas temperaturas son resultado de la pérdida de la homeostasis de la célula vegetal, al verse alterarse diferentes funciones fisiológicas. El estrés por altas temperaturas modifica las relaciones hídricas, lo cual causa cambios en la transpiración, pérdida del funcionamiento del aparato fotosintético y el proceso de respiración. Todas estas alteraciones se han asociado con una repercusión negativa en el crecimiento y el rendimiento de las plantas (Hemantaranjan *et al.*, 2018; Argente-Martínez *et al.*, 2017).

2.2.2.1. Fotosíntesis. El daño fisiológico más notable sobre las plantas bajo estrés por calor es la reducción de la actividad del sistema fotosintético, que se asocia de forma directamente proporcional al incremento de la temperatura sobre el rango óptimo de la planta. Esta reducción en la actividad puede causar senescencia prematura en las hojas, disminución en la expansión del área foliar y del periodo de crecimiento del cultivo, afectando así su productividad. Entre los complejos proteínicos que conforman el sistema fotosintético, el más afectado por el calor es el fotosistema II. (Zhao *et al.*, 2021; Akter y Rafiqul-Islam, 2017; Rezaei *et al.*, 2014).

Las altas temperaturas afectan la estabilidad de los pigmentos captadores de luz *a/b* del sistema fotosintético, causando así una disminución en su actividad. Así mismo, se ha estudiado cómo el

daño causado a las membranas tilacoidales y la desnaturalización de las proteínas D1 y D2, ocasionan una reducción en la actividad del sistema fotosintético al dificultar el proceso de captación de la luz (Ashraf, 2021; Fahad *et al.*, 2017). En un estado de homeostasis dentro de la célula vegetal, el proceso fotosintético requiere del proceso respiratorio para el transporte de electrones y protones a través de las membranas tilacoidales para la producción de energía (Sharkey y Zhang 2010). El estrés por calor puede interferir con el balance de estos procesos, al causar alteraciones en diferentes partes del sistema fotosintético (Fig. 2). Dependiendo de la intensidad y la duración de la exposición a estrés por calor, los daños en el fotosistema pueden ser irreversibles y llevar a la muerte celular (Yadav *et al.*, 2022).

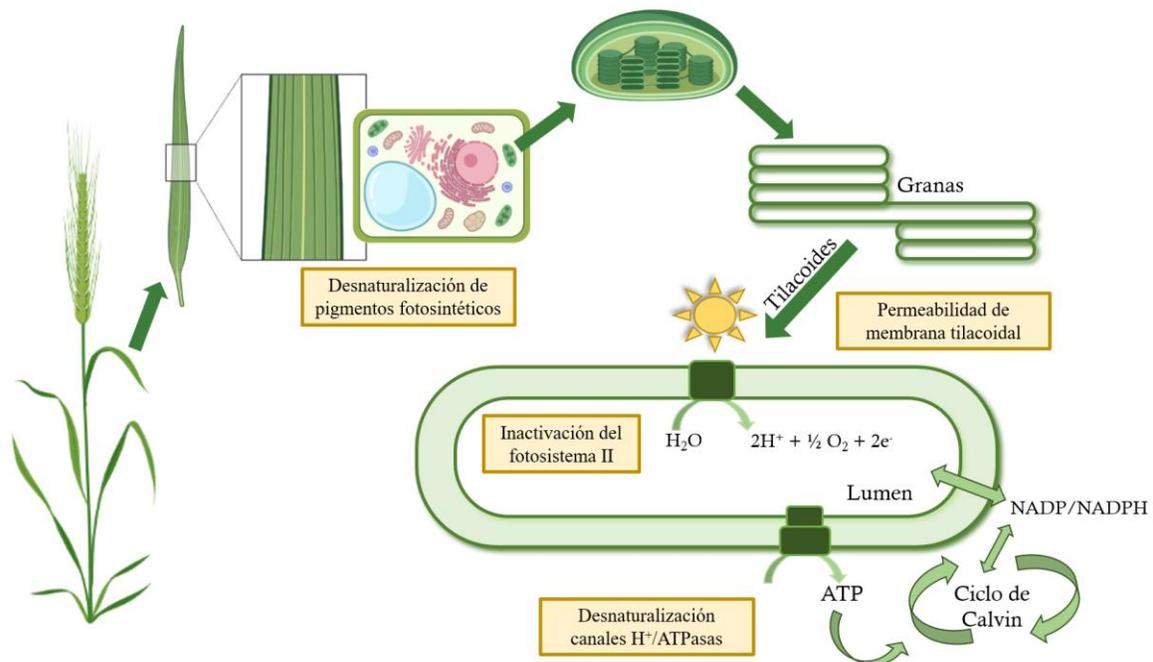


Figura 2. Efecto del estrés por calor en el sistema fotosintético (Imagen creada con BioRender.com)

2.2.2.2. Respiración. El estrés por calor causa una aceleración en el proceso de fotorrespiración ya que la exposición a altas temperaturas causa la desnaturalización de proteínas y enzimas como la ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco), y enzimas sintetizadoras de almidón (Balfagón *et al.*, 2020; Chávez-Barrantes y Gutiérrez-Soto 2017). Estos cambios causan una

reducción en la cantidad de fotoasimilados que se pueden almacenar dentro de los tejidos vegetales, y que en el futuro serán transportados para el desarrollo de los granos (Abdelrahman *et al.*, 2020). Almeselmani y colaboradores (2012), reportaron que el aumento de temperatura (35/25 °C día/noche) aumentó significativamente las tasas de respiración de las hojas en genotipos de trigo susceptibles al calor, causando una disminución en el rendimiento. Así mismo, en trabajos como los de Kumar y colaboradores (2017), y Hütsch y colaboradores (2018), se ha observado una relación entre el efecto del estrés por calor en la etapa vegetativa y una reducción en el rendimiento debido a la disminución de fotoasimilados.

2.2.2.3. Transpiración. El estrés por calor causa deshidratación y afecta el crecimiento y desarrollo de las plantas. La transpiración es un mecanismo contra el estrés por calor, sirve como mediador principal de la disipación de energía y es el método más común para enfriar los tejidos vegetales en las plantas. La tasa de transpiración está determinada por la diferencia de la presión de vapor entre el interior de las hojas y el aire circundante, así como por la intensidad de la radiación incidente, la temperatura de las hojas y del aire, la velocidad del viento y la humedad relativa (Rezaei *et al.*, 2014). El potencial hídrico y el contenido relativo de agua disminuyen sustancialmente con la exposición al estrés por altas temperaturas causando una reducción del tamaño celular, cierre del estoma y pérdida excesiva de agua (Hussain *et al.*, 2021; Zhao *et al.*, 2021).

2.2.2.4. Daño oxidativo. El daño oxidativo es el resultado final de la mayoría de los diferentes tipos de estrés abiótico. Esto, debido a la generación de especies reactivas de oxígeno como son los radicales superóxido (O_2^-), peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y radicales hidroxilo ($^{\cdot}OH$), formados en respuesta a la reducción de moléculas de oxígeno en la planta. Estos pueden formarse en diferentes organelos de la célula, principalmente en los cloroplastos, la mitocondria y los peroxisomas (Nadarajah, 2020; Fahad *et al.*, 2017). Ante estrés por calor, se altera el balance de especies reactivas de oxígeno que existen dentro de la célula, provocando una producción de especies reactivas de oxígeno mayor a la que la célula puede neutralizar permitiendo que estos radicales reaccionen con los pigmentos fotosintéticos, las proteínas, los lípidos y el ADN; oxiden proteínas,

ácidos grasos insaturados y ADN, y aumenten la permeabilidad de las membranas. Todo esto resulta en muerte celular, que en última instancia puede llevar a la senescencia temprana de las hojas del trigo (Balfagón *et al.*, 2020; Hassan *et al.*, 2020).

2.2.3. Respuestas bioquímicas al estrés por altas temperaturas

Cuando una planta se expone a cualquier tipo de estrés, sus células se enfrentan a diversas alteraciones que comprometen la homeostasis. El estrés por altas temperaturas puede causar la permeabilidad de sus membranas, desnaturalización de estructuras proteínicas y interrupción de cinéticas enzimáticas (Zhang *et al.*, 2022; Hemantaranjan *et al.*, 2018). Estas alteraciones estimulan la activación de diversos mecanismos de respuesta, como cambios en la concentración de las hormonas vegetales, y de las proteínas de choque térmico, activación de enzimas antioxidantes y en las de síntesis de osmoprotectores que actúan permitiendo la supervivencia de la planta (Dutta *et al.*, 2018).

2.2.3.1. Síntesis y Acumulación de Osmolitos y Osmoprotectores. Al exponerse a altas temperaturas, las plantas suelen responder activando la acumulación de osmolitos. Estos son compuestos orgánicos de bajo peso molecular que no tienen un papel directo en las diferentes vías metabólicas, son eléctricamente neutros, de bajo peso molecular y con bajos niveles de toxicidad, que permiten la retención de agua dentro de la célula ante situaciones de estrés (Akio-Kido *et al.*, 2019). Entre estos compuestos se encuentran la prolina, glicina betaína, trehalosa, ácido gamma-aminobutírico, polioles y metilaminas. Algunos de estos compuestos tienen además propiedades osmoprotectoras, como la estabilización de las membranas celulares, preservación e inducción de síntesis de enzimas antioxidantes, y estabilización del pH citosólico; las cuales le permiten a la planta preservar la osmosis dentro de sus células (Ozturk *et al.*, 2020; Sharma *et al.*, 2014).

Uno de los osmolitos más estudiados es la prolina (Pro), la cual se sintetiza en el citosol y las mitocondrias de las células vegetales ante distintos tipos de estrés como salinidad, sequía y por calor (Kaur y Asthir 2015; Sharma *et al.*, 2014). La concentración de prolina libre está determinada

por diversos factores, como su biosíntesis, degradación, consumo para la biosíntesis de proteínas; liberación durante la degradación de proteínas y transporte a diferentes componentes celulares. La biosíntesis citosólica de este osmolito se da principalmente mediante la vía del glutamato, en la cual participan las enzimas pirrolina-5-carboxilato sintetasa y pirrolina-5-carboxilato reductasa (Fig. 3). Por otra parte, la concentración de prolina mitocondrial es regulada por la vía de la ornitina, en la cual participa la enzima ornitina- Δ -aminotransferasa (Mundada *et al.*, 2021; Trovato *et al.*, 2019).

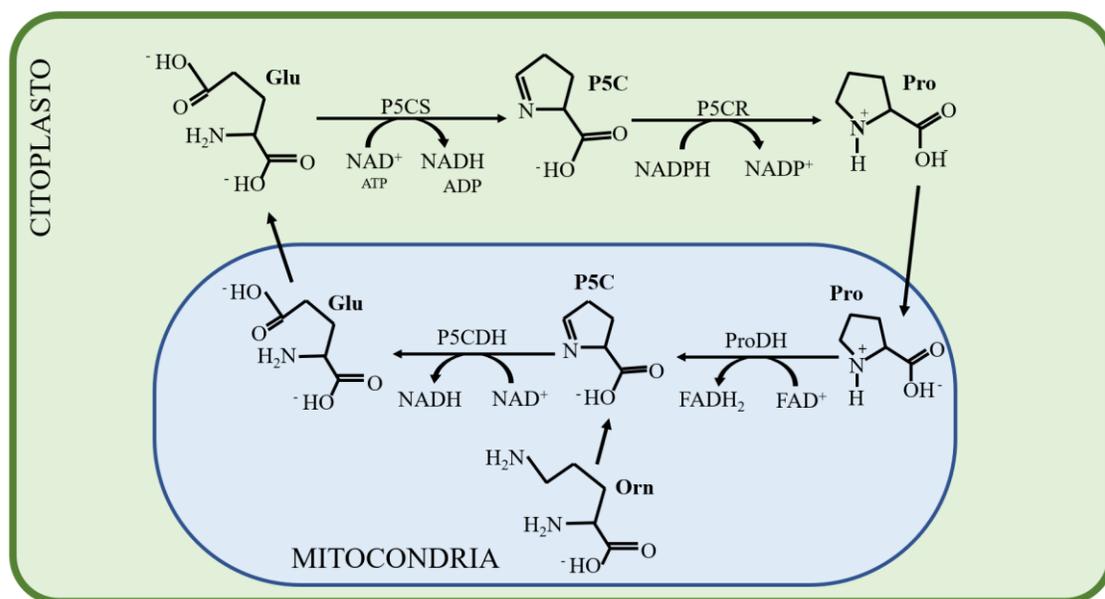


Figura 3. Síntesis de prolina dentro de la célula vegetal. **Glu:** Glutamato. **P5C:** ácido 1-pirrolina-5-carboxílico, **Pro:** prolina, **P5CS:** pirrolina-5-carboxilato sintetasa, **P5CR:** pirrolina-5-carboxilato reductasa, **P5CDH:** pirrolina-5 carboxilato deshidrogenasa, **ProDH:** Prolina deshidrogenasa, **Orn:** Ornitina. Adaptado de: Trovato *et al.*, 2019

Un estudio realizado por Vendruscolo y colaboradores (2007) mostró que la síntesis y acumulación de prolina inducida por estrés por sequía reducía los daños causados por el estrés oxidativo en trigo. Así mismo, se sugiere que la prolina juega un papel importante como un segundo mensajero que induce la síntesis de enzimas que contribuyen a la defensa de la planta (Forlani *et al.*, 2019; Per *et al.*, 2017). Se considera también, que la prolina tiene un rol en los procesos de crecimiento, desarrollo y generación de frutos y semillas. La floración prematura de las plantas bajo condiciones

de estrés se asocia a la acumulación de este osmolito, ya que se considera que juega un papel esencial en el mecanismo de diferenciación de los tejidos reproductivos vegetales. Sin embargo, los mecanismos exactos que utiliza para contribuir a la reducción del estrés abiótico son aún desconocidos (Mundada *et al.*, 2021; Dar *et al.*, 2016).

Se ha encontrado que la germinación y la fertilidad del polen están positivamente relacionadas con la capacidad de la planta de acumular prolina debido a las funciones protectoras que se le asocian a prolina en las mitocondrias (Trovalto *et al.*, 2019; Dar *et al.*, 2016). En plantas expuestas a algún tipo de estrés, la oxidación de las reservas de prolina aporta electrones a la cadena respiratoria, suministrando así energía para el crecimiento de la plántula (Mundada *et al.*, 2021).

Otro de los osmolitos más estudiados en las plantas en respuesta a diferentes tipos de estrés abiótico es la amina cuaternaria glicina betaína (GB). Ésta tiene un papel importante en la osmorregulación de la planta y además actúa como osmoprotector dando estabilidad a las membranas celulares. Su acumulación bajo estrés ocurre principalmente en los tejidos vasculares de hojas jóvenes y el periciclo de las raíces de las plantas (Hasanuzzaman *et al.*, 2019; Valenzuela-Soto y Figueroa-Soto, 2019; Kurepin *et al.*, 2015; Shrama *et al.*, 2014). La biosíntesis y acumulación de este osmolito se ha detectado principalmente en los cloroplastos, peroxisomas y citosol de las células vegetales. El precursor de este osmolito es la colina, que mediante la acción de la enzima colina monooxigenasa, sintetiza al intermediario betaína aldehído, el cual es convertido a glicina betaína mediante la enzima betaína aldehído deshidrogenasa (BADH) (Fig. 4) (Valenzuela-Soto y Figueroa-Soto, 2019; Dutta *et al.*, 2018).

La BADH es una enzima oxidorreductasa y pertenece a la superfamilia de las aldehído deshidrogenasas y su actividad catalítica es NAD⁺ o NADP⁺ dependiente. Sin embargo, se ha observado una preferencia hacia la coenzima NAD⁺ en plantas (Fitzgerald *et al.*, 2008). Una de las primeras plantas en las que esta enzima fue caracterizada es la espinaca, en donde se encontró que la presencia de la BADH se centra en el cloroplasto, y con una menor presencia en el citosol (Weigel *et al.*, 1986). Esta enzima puede expresarse en diferentes tejidos vegetales dependiendo de la planta, encontrándose en raíz, hojas, tallos y cotiledones (Mitsuya *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2004). La BADH está codificada en dos genes BADH1 y BADH2, que dan lugar a dos isoformas de la enzima BBD1 y BBD2; identificados en cereales como la cebada, el maíz, el trigo y el arroz. La expresión de los genes para ambas isoformas varía ampliamente dependiendo de la planta (Jiamsomboon *et al.*, 2012; Shrestha 2011; Fujiwara *et al.*, 2008; Nakamura *et al.*, 2001). Por

ejemplo, en cebada el gen BADH2 es el que aumenta su nivel de expresión ante estrés abiótico (Fujiwara *et al.*, 2008). El estudio de esta enzima en plantas se ha llevado a cabo principalmente determinando el cambio en el nivel de transcritos de la enzima, concentración de proteína o indirectamente mediante la formación de GB (Yamada, 2009; Jiang *et al.*, 2016).

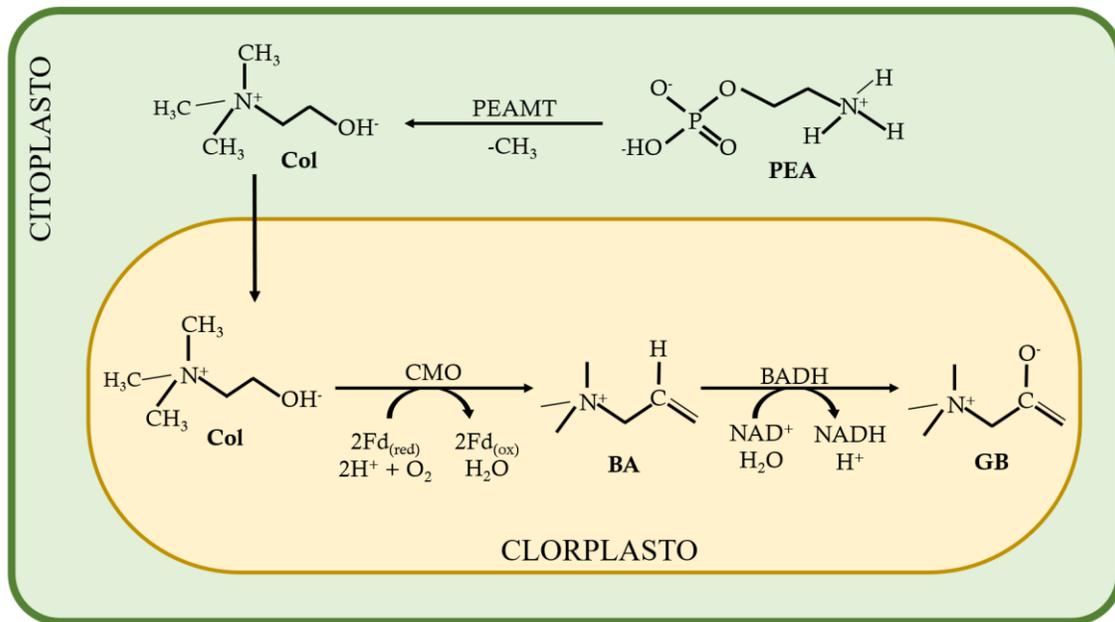


Figura 4. Síntesis de glicina betaína dentro de la célula vegetal. **PEA:** Fosfoetanolamina. **PEAMT:** Fosfoetanolamina N-metil transferasa, **Col:** Colina, **CMO:** Colina monooxigenasa, **BA:** Betaína aldehído, **BADH:** Betaína aldehído deshidrogenasa, **GB:** Glicina betaína. Adaptado de: Kurepin *et al.*, 2015

La GB participa en diferentes procesos que garantizan la supervivencia de diversas plantas de cultivo bajo condiciones de estrés por sequía, salinidad y temperaturas. Ayuda a la estabilización de las estructuras de proteínas plegadas, como enzimas estromales, luminales y cloroplásticas. Además, se conoce que participa indirectamente en la protección del ciclo de reparación del fotosistema II al mantener la estabilidad de las enzimas antioxidantes, las cuales reducen la inhibición de la síntesis de proteínas integrales para el cloroplasto (Jain *et al.*, 2021; Mäkelä *et al.*, 2019; Valenzuela-Soto y Figueroa-Soto, 2019; Kurepin *et al.*, 2015).

Se ha observado una relación entre la presencia de ciertas fitohormonas, y la acumulación de GB. Las altas concentraciones de ácido abscísico estimulan la síntesis de este osmolito en cebada

expuesta a sal, sequía y estrés por bajas temperaturas, observándose una menor susceptibilidad al enfrentarse a estos tipos de estrés. Resultados similares se han encontrado al evaluar otras hormonas como el ácido jasmónico, la cual induce la síntesis de GB en plantas tolerantes a estrés abiótico (Hasanuzzaman *et al.*, 2019). Así mismo, la presencia de GB en condiciones de estrés por sequía y temperatura en cereales induce la síntesis de hormonas como auxinas y citoquininas, las cuales tienen papeles importantes para garantizar la producción de grano y el crecimiento de las plantas. En experimentos realizados en trigo y en arroz, la aplicación exógena de GB mejoró el espigamiento y el peso total final bajo condiciones de estrés por altas temperaturas (Surabhi y Rout 2020; Abhinandan *et al.*, 2018; Gupta *et al.*, 2017).

Se le atribuye a GB la activación de la expresión de genes relacionados con la disminución del daño oxidativo, tanto para enzimas antioxidantes como para proteínas de choque térmico; contribuyendo a la mitigación de los efectos de las especies reactivas de oxígeno. Además de la activación, GB podría estar involucrada en la protección de la maquinaria transcripcional y de traducción genética de estas enzimas (Zulfiqar *et al.*, 2022; Hasanuzzaman *et al.*, 2019; Kurepin *et al.*, 2015). Se ha observado que en plantas a las cuales se les aplica de manera exógena este osmolito muestran una estabilización de proteínas y enzimas del sistema fotosintético y foto-respiratorio en condiciones de estrés por sequía y temperaturas extremas (Dikilitas *et al.*, 2020). En el caso de trigo transgénico, un estudio realizado por Wang y colaboradores (2010) reveló que el trigo que sobreexpresaba la enzima BADH era más resistente al estrés por sequía.

3. HIPÓTESIS

La síntesis y acumulación de glicina betaína y prolina están relacionadas con la tolerancia y productividad de las plantas de trigo bajo condiciones de estrés por altas temperaturas.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo General

Analizar el efecto del estrés por calor en la síntesis de glicina betaína y prolina y su relación con la productividad en genotipos de trigo del Valle del Yaqui.

4.2. Objetivos Particulares

- Evaluar efecto del calor en la actividad de la enzima BADH durante la etapa vegetativa en genotipos de trigo.
- Cuantificar el contenido de glicina betaína y prolina de extractos de hojas en etapa vegetativa.
- Explicar el efecto del calor sobre el trigo en parámetros de fluorescencia fotosintética.
- Buscar relaciones entre los cambios en la fenología y el rendimiento del trigo con el estrés por calor.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Material Biológico

Se trabajó con cuatro genotipos de trigo panderero (*Triticum aestivum L.*), SOKWB.3, SOKWB.6, WEEBL1.P y BORLAUG 100, proporcionados por el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) y el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). En la cuadro 4 se muestra el pedigrí de cada genotipo. Estos genotipos se sembraron en dos fechas distintas. Uno en diciembre de 2020, fecha típica de siembra para trigo de invierno (temperaturas control), y otro en octubre de 2021 para tener una exposición a altas temperaturas en la etapa vegetativa de los genotipos. Se sembraron cuatro repeticiones, cada una en un área de 3.2 m², las cuales se trataron con los tiempos de riego implementados en INIFAP para el cultivo de trigo.

Cuadro 4. Pedigrí de genotipos de trigo expuestos a estrés por calor en la etapa vegetativa.

Genotipo	Pedigrí	CID	SID	GID
SOKWB.3	SOKOLL/WBLL1	460354	131	6056142
SOKWB.6	SOKOLL/WBLL1	460354	548	6676763
WEEBL1.P	WEEBILL1	260140	83	2448314
BORLAUG 100	ROELF07/4/BOW/NKT//CBRD/5/FRET2/TUKUTU//FRETZ	NA	NA	NA

5.2. Obtención de las Muestras

Se recolectaron cinco hojas de cinco plantas de trigo distintas por cada bloque a las ocho semanas después de la siembra. Estas se almacenaron en nitrógeno líquido para su transporte y posterior almacenamiento en un ultracongelador VWR modelo 5703 (Thermofischer Scientific, Ohio, USA) a -80 °C hasta su uso.

5.3. Fluorescencia del Fotosistema II

Con un equipo Pocket PEA Chlorophyll Fluorimeter se realizó la evaluación del estado del fotosistema II. Esto se hizo a las ocho semanas de crecimiento y en las hojas de la parte superior de la planta. Cada hoja fue previamente adaptada a oscuridad durante veinte minutos. Se tomaron datos de 5 hojas de diferentes plantas en cada uno de los bloques. Se obtuvieron los parámetros de mínimo nivel de fluorescencia (F_0), máximo nivel de fluorescencia (F_m), variación en fluorescencia (F_v) y la eficiencia intrínseca del fotosistema II (F_v/F_m).

5.4. Cuantificación de Clorofila Total

Se realizó la cuantificación de clorofila total con un equipo MC-100 Chlorophyll Meter. Para ello se tomaron lecturas de una hoja y de 6 plantas diferentes en cada una de las cuatro repeticiones. Las plantas se muestrearon a las ocho semanas de crecimiento.

5.5. Preparación de la Muestra

Se pulverizaron las hojas recolectadas (3 g) con nitrógeno líquido en un mortero con mano, a las cuales se le añadieron 0.2 - 0.3 g de PVP (SIGMA P-5765), 75 μ L de coctel de inhibidores de proteasas (SIGMA P-9599) y 50 μ L de inhibidor de serin-proteasas (PMSF, SIGMA P-7626). El polvo pulverizado de cada muestra se etiquetó y almacenó en un ultracongelador VWR modelo 5703 (Thermofischer Scientific, Ohio, USA) a -80 °C para su uso posterior.

5.6. Cuantificación de Prolina

Para la cuantificación del contenido de prolina se siguió el método de Bates (1973) con modificaciones. Se tomaron 0.150 g de la muestra de hoja de trigo y se homogenizó con 5 mL de ácido sulfosalicílico al 3 % en un vórtex Thermoline modelo M16715 (Iowa, USA) durante 40 s. Se filtró en papel Whatmann no. 4, y se tomaron 2 mL del filtrado al que se le agregó 2 mL de ácido acético glacial y 2 mL de ninhidrina ácida 140 mM. Se incubó en baño maría durante una 1 h a 100 °C, protegiéndose de la luz. Posteriormente se agregaron 2 mL de tolueno, se agitó en vórtex durante 30 s y se esperó a la separación de fases. Se leyó la absorbancia de la fase superior a 520 nm en un espectrofotómetro Varian modelo Cary 50 (Victoria, Australia). Además, se realizó una curva estándar de prolina (SIGMA P-0380) con concentraciones de 2.5 – 25 μ M para obtener la concentración de prolina en las muestras.

5.7. Cuantificación de Glicina Betaína

Para la cuantificación del contenido de glicina betaína se siguió el método de Grieve y Grattan (1983) con modificaciones. Se tomaron 3 g de muestra de la hoja y se homogenizaron en 3 mL de buffer de fosfatos 100 mM. De esta suspensión se tomaron 50 μ L y se mezclaron con 50 μ L de H₂SO₄ 2 N y 40 μ L de KI-I₂, dejándose incubar durante al menos 16 h a 4 °C para la formación de cristales de perioduro. El mismo procedimiento se llevó a cabo de manera simultánea sustituyendo el H₂SO₄ 2 N por 50 μ L de buffer de fosfatos 100 mM, pH 7. Posteriormente se centrifugó a 10,000 rpm a 4 °C por 15 min en una centrifuga Beckman modelo Allegra 64R (Indianapolis, USA), se descartó el sobrenadante y el precipitado se suspendió en 900 μ L de 1,2-dicloroetano, agitando en un vórtex Thermoline modelo M16715 (Iowa, USA), hasta homogenización completa. Se dejó reposar durante 2 h. Se leyó la absorbancia a 365 nm en un espectrofotómetro Varian modelo Cary 50 (Victoria, Australia). Además, se hizo una curva estándar de betaína SIGMA (B-2629) con concentraciones de 50 – 200 μ M para poder obtener la concentración de glicina betaína en las muestras.

5.8. Obtención del Extracto Enzimático

Se siguió el protocolo de Valenzuela-Soto y Muñoz-Clares (1994). Se homogenizaron 0.5 g de hoja de trigo en buffer de fosfatos (1:3) y se centrifugó a 10,000 rpm durante 40 min a 4 °C. Se tomó el sobrenadante y se saturó al 35 % con sulfato de amonio. Se centrifugó a 10,000 rpm durante 25 min a 4 °C y el sobrenadante se saturó al 70 % con sulfato de amonio. Se centrifugó nuevamente bajo las mismas condiciones y se descartó el sobrenadante. Se resuspendió el precipitado en 0.5 mL de buffer HEPES 0.1 M, pH 8.5, conteniendo EDTA 1 mM y β -mercaptoetanol 14 mM. Después la solución se desaló en una unidad de ultrafiltración (Amicon, Merck KGaA, Darmstadt, Alemania) con un corte de 50 kDa a 7,000 rpm durante 5 min a 7 °C.

5.9. Ensayo de Actividad de Betaína-aldehído Deshidrogenasa

Para la realización del ensayo de actividad se siguió el protocolo de Valenzuela-Soto y Muñoz-Clares (1994). En el cual, 16 μ L del sobrenadante desalado de las muestras se agregaron a una cubeta que contenía el buffer de actividad (HEPES 100 mM, pH 8, EDTA 1 mM, β -mercaptoetanol 14 mM, BA 0.5 mM y NAD^+ 1 mM) todo en un volumen final de 400 μ L. La reducción del NAD^+ se determinó siguiendo el incremento en la absorbancia a 340 nm en intervalos de 1 s durante un periodo de 5 minutos.

5.10. Cuantificación de Proteína

Para la cuantificación de proteína se siguió el método de Bradford (1976). Se hizo una curva estándar usando albumina de suero bovino (BSA) como estándar a concentraciones de 100 – 1,000 μ g/mL para obtener la concentración de las muestras.

5.11. Biomasa

Cuando las plantas alcanzaron la etapa de cosecha se recolectaron cinco muestras de la parte aérea por bloque para obtener los datos de biomasa. Se midió la longitud de las espigas y los tallos con una regla y se pesaron en una balanza Ohaus Pioneer modelo PX1602 (Näniko, Suiza). Posteriormente, las espigas se desgranaron manualmente, se contaron y pesaron los granos.

5.12. Análisis Estadístico

Se realizó un diseño en bloques con arreglos factoriales en un arreglo 2x6 para evaluar el efecto de la temperatura sobre los parámetros de biomasa para cada genotipo, con comparación de medias utilizando la prueba de Tukey con una significancia de $p (\leq 0.05)$. Además, se realizaron pruebas de t pareadas para muestras independientes del efecto de la temperatura y de los genotipos sobre la concentración de glicina betaína y prolina con una significancia de $p (\leq 0.05)$. El análisis de los datos y gráficas se realizaron con los softwares NCSS 2021 y GraphPad Prism 8.

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1. Temperatura Durante los Ciclos de Cultivo

Las temperaturas máximas y mínimas se muestran en la cuadro 5, en la cual se puede observar una diferencia de 9.6 ± 4 °C entre las temperaturas máximas del cultivo control y las expuestas a altas temperaturas en la etapa vegetativa. Así mismo, las temperaturas mínimas mostraron un aumento de 7 ± 4 °C entre el control y las expuestas a estrés por calor. El registro de estas temperaturas fue de interés para este trabajo ya que se ha estimado que por cada 1 °C de aumento en la temperatura se disminuye por lo menos el 6 % del rendimiento final del cultivo (Asseng *et al.*, 2015).

Cuadro 5. Temperaturas (°C) durante la etapa vegetativa de las fechas de siembra de cultivo control y bajo estrés por calor.

	Semana	1	2	3	4	5	6	7	8
Control	Máxima	27.3	26.7	27.7	24.4	26.7	28.1	25.1	24.1
	Mínima	10.9	6.3	9.9	8.3	10.3	10.3	6.6	6.3
Estrés	Máxima	37.2	36.5	33.5	34.5	34.6	34.2	34.7	31
	Mínima	20.3	16.9	16.4	15.9	12.4	12.1	12.9	13.5

La temperatura a la que la planta se encuentra expuesta durante su crecimiento es importante debido a que cada organismo tiene condiciones de crecimiento ideales, y al cambiar las características de este, como la temperatura, puede causar alteraciones en su funcionamiento (Yadav *et al.*, 2022). En el caso del trigo, las temperaturas ideales durante la etapa de crecimiento varían entre los 20.5 ± 1.25 °C y los 1.5 ± 0.52 °C (Khan *et al.*, 2021). Además, al conocer las temperaturas que hubo durante el crecimiento del trigo podemos catalogar el tipo de estrés por calor al que fue expuesto. Krishna-Jagadish y colaboradores (2021) proponen tres grandes categorías para los diferentes tipos de exposición a altas temperaturas que existen en el área fisiológica-molecular, siendo la denominada “calentamiento climático” en la cual la planta se ve expuesta durante semanas o todo su crecimiento a temperaturas de entre 2 - 6 °C por encima de las ideales. En el caso de este trabajo,

el incremento de la temperatura fue por encima de la clasificación para calentamiento climático. Sin embargo, por la duración de exposición esta es la definición más apropiada. Esta categorización permite contextualizar de una mejor manera los resultados encontrados.

6.2. Contenido de Clorofila y Eficiencia del Fotosistema II

La concentración de clorofila en la hoja de los genotipos expuestos a estrés por calor en la etapa vegetativa varió dependiendo del genotipo (figura 5). En el caso del genotipo WEEBL1.P la clorofila aumentó 19.8 % comparado con el control. El genotipo BORLAUG100 no presentó diferencias significativas ($P \leq 0.05$) en la concentración de clorofila en las hojas de las plantas estresadas con respecto a las del control. Sin embargo, se puede observar una tendencia a una menor concentración en las hojas estresadas. En el caso de los genotipos SOKWB.3 y SOKWB.6, la concentración de clorofila de las hojas de trigo bajo estrés por calor disminuyó con respecto al control en un 10 % y 12 % respectivamente.

Uno de los parámetros fisiológicos más afectados ante la exposición a altas temperaturas es la disminución del funcionamiento del sistema fotosintético. La disminución en el contenido de clorofila es uno de los efectos más comunes ante el estrés por calor y que afectan a la fotosíntesis. La clorofila es un pigmento en la hoja que existe en complejo pigmento-proteína con los sistemas fotosintéticos y los complejos captadores de luz (Fahad *et al.*, 2017; Murchie y Lawson, 2013).

Bajo condiciones de estrés por altas temperaturas, las moléculas de clorofila pueden convertirse en moléculas radicales dañinas para el proceso fotosintético y causar alteraciones negativas en la célula vegetal (Swati *et al.*, 2023; Dutta *et al.*, 2009). Un mecanismo de respuesta ante este suceso es la activación de enzimas degradadoras de la clorofila. Es por esto que, la disminución en el contenido de pigmento encontrada en este trabajo podría estar asociado a la degradación causada por las especies reactivas de oxígeno que muy probablemente se generaron como consecuencia del estrés por calor. Este comportamiento se ha observado en otros trabajos como el de Haque y colaboradores (2014), y el de Gupta y colaboradores (2014), en los cuales se observó una disminución en el contenido de clorofila post exposición a estrés por altas temperaturas en cultivos de trigo. Sin embargo, este comportamiento se ha visto que es genotipo-dependiente, ya que

también se han encontrado leves incrementos en el contenido de clorofila ante el estrés por calor (Almeselmani *et al.*, 2012; Amirjani, 2012).

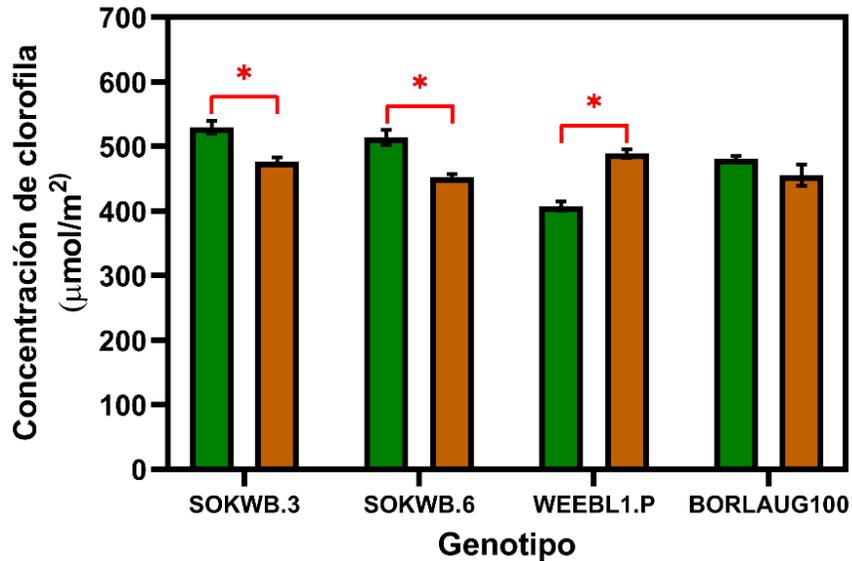


Figura 5. Cambios en el contenido de clorofila en la hoja de los trigos evaluados ante la exposición a altas temperaturas en la etapa vegetativa. (●) Control (●) Estrés por calor. Los valores corresponden a la media de $n=14 \pm EE$. (* significancia $P \leq 0.05$).

El análisis de los datos de fluorescencia de la hoja muestra que no hay cambios en la eficiencia máxima del fotosistema II (F_v/F_m) en las hojas de los genotipos estresados por calor en la etapa vegetativa con respecto a su control (figura 6). Se observó una tendencia a disminuir el valor de F_v/F_m en los genotipos SOKWB.3 y SOKWB.6, y una tendencia a aumentar en los genotipos WEEBL1.P y BORLAUG100. Sin embargo, estos cambios en los valores no fueron estadísticamente significativos ($P \leq 0.05$). Este valor de fluorescencia es importante, ya que en la célula vegetal los cloroplastos son el organelo en el cual se capta la luz que será transformada en energía en forma de ATP durante la fotosíntesis (Najafpour *et al.*, 2017). Las altas temperaturas alteran la estructura e integridad del fotosistema II, que a su vez causa la disminución de la asimilación de carbono en la planta, y esto modifica el flujo de electrones a través de la cadena de transporte de electrones. Esta modificación causa un desbalance en las especies reactivas de oxígeno que se encuentran en el organelo, comprometiendo la integridad de las membranas tilacoidales de los cloroplastos (Zahra *et al.*, 2023; Sharma *et al.*, 2020; Akter y Rafiqul-Islam

2017). Por ello, al medir la eficiencia máxima del fotosistema II, podemos inferir sobre la estabilidad de las proteínas que conforman este organelo.

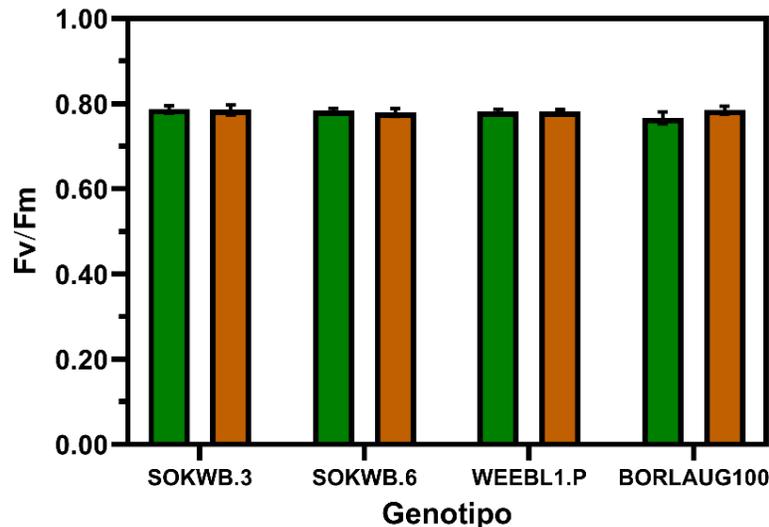


Figura 6. Cambios en la eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) en el tejido de la hoja de los trigos evaluados ante la exposición a altas temperaturas en la etapa vegetativa. (●) Control (●) Estrés por calor. Los valores corresponden a la media de $n=6 \pm EE$.

El valor promedio para el Fv/Fm de todos los genotipos en condiciones control fue de 0.78. El valor esperado para las plantas es de aproximadamente 0.81 en plantas no estresadas (Björkman y Demming 1987). Sin embargo, lo considerado como control en este trabajo no fueron las condiciones ideales para el crecimiento del trigo en la etapa vegetativa (20.5 °C); sino las condiciones de siembra prevalentes en el Valle del Yaqui (26.8 °C), que son seis grados centígrados por encima del valor ideal para su etapa de crecimiento. En el trabajo realizado por Sharma y colaboradores (2012), se hizo un escaneo de varios genotipos de trigo en un tratamiento a temperaturas parecidas a las evaluadas en este trabajo. En una exposición de siete días observaron una disminución progresiva en el valor de Fv/Fm; llegando a valores de 0.65, los cuales son menores a los encontrados en este trabajo, en el cual no hubo cambio en el valor de Fv/Fm en una exposición más prolongada. El mantenimiento del Fv/Fm es un factor que podría estar contribuyendo a la tolerancia al estrés por calor vista en los genotipos evaluados. A su vez, esta tolerancia se puede asociar a la presencia de osmolitos como prolina y/o glicina betaína, los cuales ayudan a preservar el funcionamiento de la maquinaria fotosintética.

6.3. Contenido de Prolina

El contenido de prolina en la hoja de los genotipos expuestos a estrés por calor en la etapa vegetativa fue menor comparado con el control en todos los genotipos. La disminución en la concentración fue por encima del 50 % en comparación con el control para todos los genotipos. El genotipo con menor disminución fue el BORLAUG 100 con 56.9 %, mientras el genotipo con una mayor diferencia entre control y estrés por calor en la etapa vegetativa fue el SOKWB.6 con una disminución en el contenido de prolina del 90 % como se muestra en la figura 7. WEEBL1.P fue el genotipo con una mayor concentración de este osmolito entre los genotipos estresados en la etapa vegetativa con un valor de 1.26 $\mu\text{moles/gPF}$. El genotipo con una mayor disminución entre el control y las plantas estresadas, y una menor concentración entre los genotipos estresados fue el SOKWB.6, con un valor de 0.85 $\mu\text{moles/gPF}$.

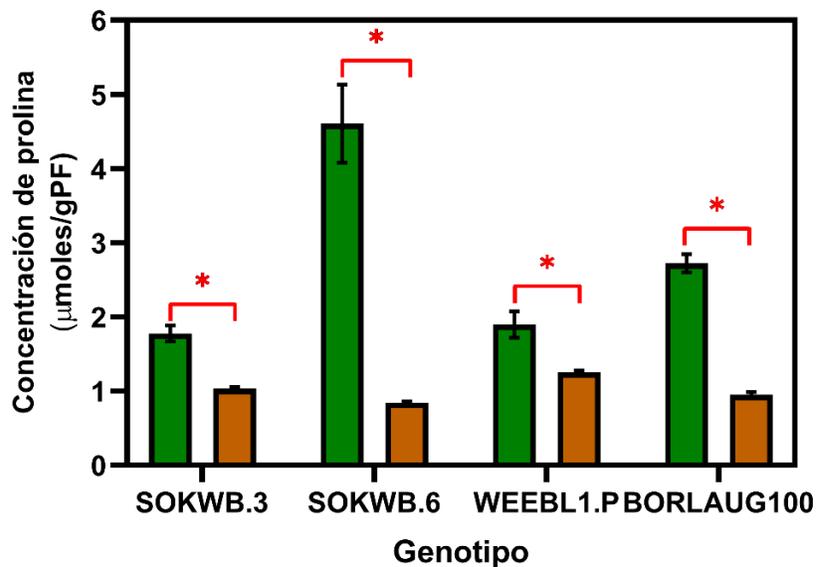


Figura 7. Cambios en el contenido de prolina en la hoja de los trigos evaluados ante la exposición a altas temperaturas en la etapa vegetativa. (●) Control (●) Estrés por calor. Los valores corresponden a la media de $n=6 \pm \text{EE}$. (* significancia $P \leq 0.05$).

Los valores de prolina encontrados en este trabajo son similares a los reportados en otros donde se evalúa el efecto del estrés por calor en el trigo en la etapa reproductiva (Djukić *et al.*, 2021; Sattar

et al., 2020) y la etapa vegetativa (Kumar *et al.*, 2015; Amirjani *et al.*, 2012). La acumulación de prolina está asociada al mantenimiento del contenido de clorofila. En el trabajo de Khan y colaboradores (2009), observaron que al agregar prolina de manera exógena en hojas de trigo se lograba un mantenimiento en el contenido de este pigmento. El genotipo WEEBL1.P fue el que tuvo una mayor concentración de prolina bajo condiciones de estrés por calor, por lo que la acumulación de este podría asociarse al aumento en el contenido de clorofila (Fig. 5) encontrado en este trabajo.

En otras evaluaciones realizadas al contenido de prolina, se observó una tendencia a aumentar ante la exposición a altas temperaturas, cosa que no sucedió en nuestro trabajo. La diferencia en el contenido de prolina de esta evaluación y el de otros se puede atribuir al tiempo de exposición y la intensidad del calor al que se sometieron las plantas. Song y colaboradores (2005) evaluaron el efecto del estrés por calor en la germinación y el crecimiento de plántulas de trigo durante sus primeros cinco días de vida. Su exposición a altas temperaturas fue parecida a las presentadas en la primera semana de vida de los genotipos de trigo evaluados en nuestro trabajo (33 – 35 °C), y ellos también observaron una disminución en el contenido de prolina. Otro estudio realizado en arroz durante la etapa vegetativa también muestra una disminución en el contenido de prolina en hoja ante la exposición a 38.5 °C (Li *et al.*, 2019).

Con estos resultados, podemos inferir que la exposición a altas temperaturas en etapas tempranas del crecimiento de cereales puede llegar a provocar una disminución en el contenido de este osmolito en la hoja. Sin embargo, en un estudio llevado a cabo por Shahid y colaboradores (2017) evaluaron el efecto del estrés por calor en trigo en la etapa reproductiva a temperaturas por encima de los 35 °C durante nueve días y observaron que algunos de sus genotipos mostraron una disminución en el contenido de prolina. Esto indica, que, si bien la etapa en la que se expone la planta al estrés por calor influye en la acumulación de este osmolito, es la intensidad del calor aplicado la que juega un papel más importante en el contenido de prolina en la hoja.

La disminución en la concentración de prolina en plantas frente a estrés abiótico se ha asociado a cambios en el comportamiento de las enzimas encargadas de su síntesis y catabolismo (Álvarez, *et al.*, 2022; Kaur *et al.*, 2017). En la planta modelo *Arabidopsis thaliana* se ha encontrado que los cambios presentados en la actividad de las enzimas pueden atribuirse a la baja en transcritos que se presenta ante la exposición al estrés abiótico (Trovato *et al.*, 2019). Especialmente la expresión de genes para la enzima pirrolina-5-carboxilato sintetasa, la cual se considera uno de los principales factores limitantes en la acumulación de prolina. Un estudio realizado por Hildebrandt (2018)

mostró que el contenido de prolina tiende a disminuir bajo estrés por calor en la etapa vegetativa (37-40 °C durante 1-2 h), y se asoció a una baja en la expresión de genes relacionados con la síntesis de prolina.

6.4. Contenido de Glicina Betaína

Los resultados indican un incremento en el contenido de glicina betaína de todos los genotipos expuestos a estrés por calor en la etapa vegetativa con respecto al control. Los genotipos SOKWB.3 y BORLAUG 100 fueron los que tuvieron un mayor incremento en su contenido de glicina betaína, casi duplicando la concentración con respecto al control (Fig. 8). El genotipo WEEBL1.P fue el que tuvo la concentración más alta de glicina betaína entre todos los genotipos control con un valor de 12.96 $\mu\text{moles/gPF}$; mientras que el genotipo BORLAUG 100 fue el que tuvo la mayor concentración entre los genotipos expuestos a estrés por calor con un valor de 19.1 $\mu\text{moles/gPF}$.

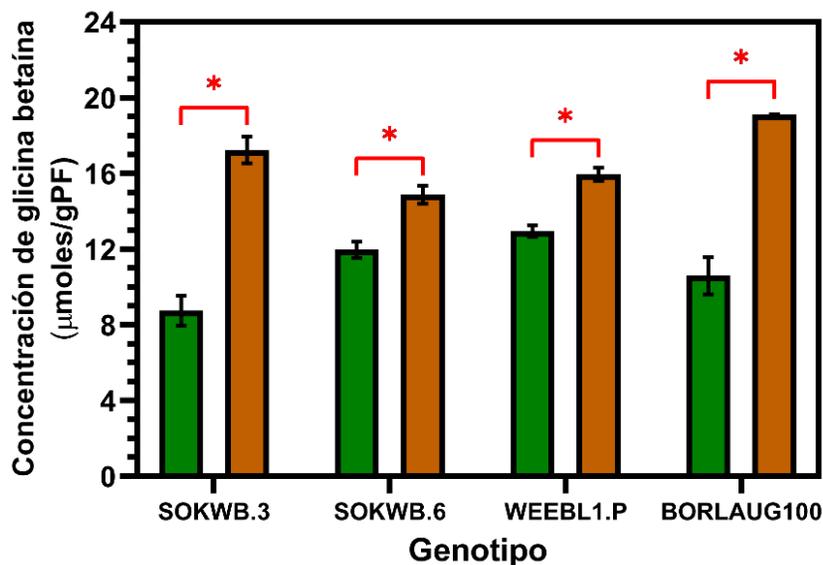


Figura 8. Cambios en el contenido de glicina betaína en la hoja de los trigos evaluados ante la exposición a altas temperaturas en la etapa vegetativa. (●) Control (●) Estrés por calor. Los valores corresponden a la media de $n=6 \pm EE$. (* significancia $P \leq 0.05$).

El incremento en el contenido de este osmolito encontrado en este trabajo, coincide con lo que se ha reportado en otros sobre el efecto del estrés por calor en el contenido de glicina betaína durante la etapa reproductiva del trigo (Wang *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2010); así como en trabajos donde se evalúa el estrés por salinidad y sequía en trigo panadero y cristalino (Argente-Martínez *et al.*, 2019; Khan *et al.*, 2013). El aumento en la concentración de glicina betaína, especialmente en los genotipos SOKWB.3 y BORLAUG 100, contribuyó a que la eficiencia máxima del fotosistema II no disminuyera de manera significativa ante el estrés por calor (Fig. 6). Lo cual se observa también en trabajos como el de Tian y colaboradores (2017), donde evaluaron la tolerancia de un trigo hiper-acumulador de glicina betaína bajo condiciones de estrés por salinidad.

En condiciones de estrés por calor, se afecta la integridad membranal de los tilacoides del cloroplasto, lo cual altera también el proceso de fotosíntesis y asimilación de carbohidratos dentro de la célula (Zhang *et al.*, 2020). En condiciones de altas temperaturas, tanto la síntesis de ATP, como la degradación y/o la síntesis de pigmentos captadores de luz se ven alteradas, lo cual causa cambios en el flujo de electrones que pasan a través del fotosistema II, dañando al fotosistema y causando disminuciones en los valores de la fluorescencia de la clorofila, y en la eficiencia máxima del fotosistema II (Sarkar *et al.*, 2021; Sharkey y Zhang, 2010). Glicina betaína es un osmolito que se ha demostrado que está involucrado en el mantenimiento del funcionamiento del sistema fotosintético. Se ha observado que las plantas que acumulan este osmolito sintetizan más proteína D1 que ayuda al mantenimiento del fotosistema II (Surabhi y Rout, 2020; Li *et al.*, 2014), así como la activación del sistema antioxidante para combatir las especies reactivas de oxígeno y mantener la integridad membranal de los tilacoides en el cloroplasto (Niu *et al.*, 2021; Zhang *et al.*, 2020). Esto sugiere que los genotipos de trigo sometidos a calor en la etapa vegetativa que mostraron un incremento en la concentración de glicina betaína podrían estar utilizándola como un mecanismo de tolerancia a estrés; lo cual se puede observar en los resultados obtenidos sobre la eficiencia máxima del fotosistema II (figura 6).

6.5. Actividad de la Betaína-aldehído Deshidrogenasa

En todos los genotipos evaluados, se detectó la actividad de BADH (cuadro 6), lo cual es importante porque en muchas plantas esta actividad no es detectable en extractos crudos y semi-

crudos. La actividad de la betaína aldehído deshidrogenasa en los genotipos evaluados en este trabajo no aumentó de manera significativa ($P \geq 0.05$) ante la exposición a altas temperaturas. Sin embargo, se puede observar una tendencia a aumentar en todos los genotipos, excepto en el SOKWB.6.

Cuadro 6. Actividad de la betaína aldehído deshidrogenasa durante la etapa vegetativa de los ciclos de cultivo control y bajo estrés por calor ($\text{nmol min}^{-1} \text{mL}^{-1}$).

Genotipo	SOKWB.3	SOKWB.6	WEEBL.1	BORLAUG 100
Control	1.06 ± 0.3	1.72 ± 0.2	1.3 ± 0.2	1.55 ± 0.3
Estrés	1.88 ± 0.6	1.72 ± 0	1.64 ± 0.1	2.37 ± 0.3

Promedio ± DE (n=3).

En los resultados se puede observar un incremento en la actividad de la enzima BADH la cual correlaciona con el incremento en el contenido de GB en la hoja, excepto para el genotipo SOKWB.6, caso en el cual la actividad permaneció igual ante estrés por calor. Se ha observado en otras plantas, como el betabel, que la actividad de la enzima BADH puede estar presente en diferentes tejidos de las plantas, y en el caso de las hojas, se observó una mayor actividad en hojas viejas. Sin embargo, al medir la concentración de GB en los tejidos, observaron una mayor concentración en las hojas nuevas (Yamada *et al.*, 2009). Lo mismo se ha observado en trabajos como el de Jiang y colaboradores (2016), en el cual observaron expresión relativa del gen de BADH en diferentes tejidos de la quinua; donde encontraron una mayor expresión en raíz y tallos, pero al evaluar la concentración de GB esta fue mayor en las hojas. Estos resultados nos hablan de un transporte de este osmolito a través de los diferentes tejidos de las plantas. Este comportamiento podría explicar el aumento en GB en el genotipo SOKWB.6 (Fig. 8) a pesar de la ausencia de incremento en la actividad observada en los ensayos realizados en este trabajo.

6.6. Parámetros de Biomasa

La biomasa de todos los genotipos evaluados se vio afectada por el estrés por calor en la etapa vegetativa. El peso de la espiga disminuyó en los genotipos SOKWB.3, SOKWB.6 y WEEBL1.P;

mientras que en el genotipo BORLAUG 100 se observó un incremento del 13.87 % con respecto al control (Fig. 9A). Se observó una disminución en la longitud de la espiga en todos los demás genotipos, siendo el genotipo más afectado el SOKWB.3 (Fig. 9B) con una disminución de 3.28 ± 0.21 cm con respecto al control. El peso de los granos por espiga disminuyó en un 19.77 % y 15.08 % para los genotipos SOKWB.3 y SOKWB.6, respectivamente. En el caso de los genotipos WEEBL1.P y BORLAUG 100, se observó una tendencia a incrementar el peso de sus granos del 4.4 % y 1.02 % con respecto al control, como se muestra en la figura 9C.

En el caso del número de granos, el genotipo más afectado fue el SOKWB.3 con un 23.67 % de disminución con respecto al control (Fig. 9D). Los genotipos WEEBL1.P y BORLAUG 100 sufrieron también una disminución en el número de granos de 2.92 ± 2.18 y 6.28 ± 2.18 semillas menos que el control, respectivamente. Todos los genotipos sufrieron una disminución en la longitud del macollo, siendo el más afectado el genotipo SOKWB.3 con una diferencia de 22.18 ± 2.06 centímetros menos con respecto al control (Fig. 9F). Así mismo, se observó una disminución del 26.32 %, 30.85 % y 49.89 % para los genotipos WEEBL1.P, SOKWB.6 y SOKWB.3 en el peso del macollo; mientras que el genotipo BORLAUG 100 presentó un incremento del 66.59 % con respecto al control. En conjunto los resultados de biomasa muestran que el genotipo BORLAUG 100 sufrió menos cambios ante la exposición a altas temperaturas en la etapa vegetativa con respecto al control. Por otra parte, el genotipo SOKWB.3 fue el más afectado, presentando disminuciones de más del 18 % en todos los parámetros evaluados.

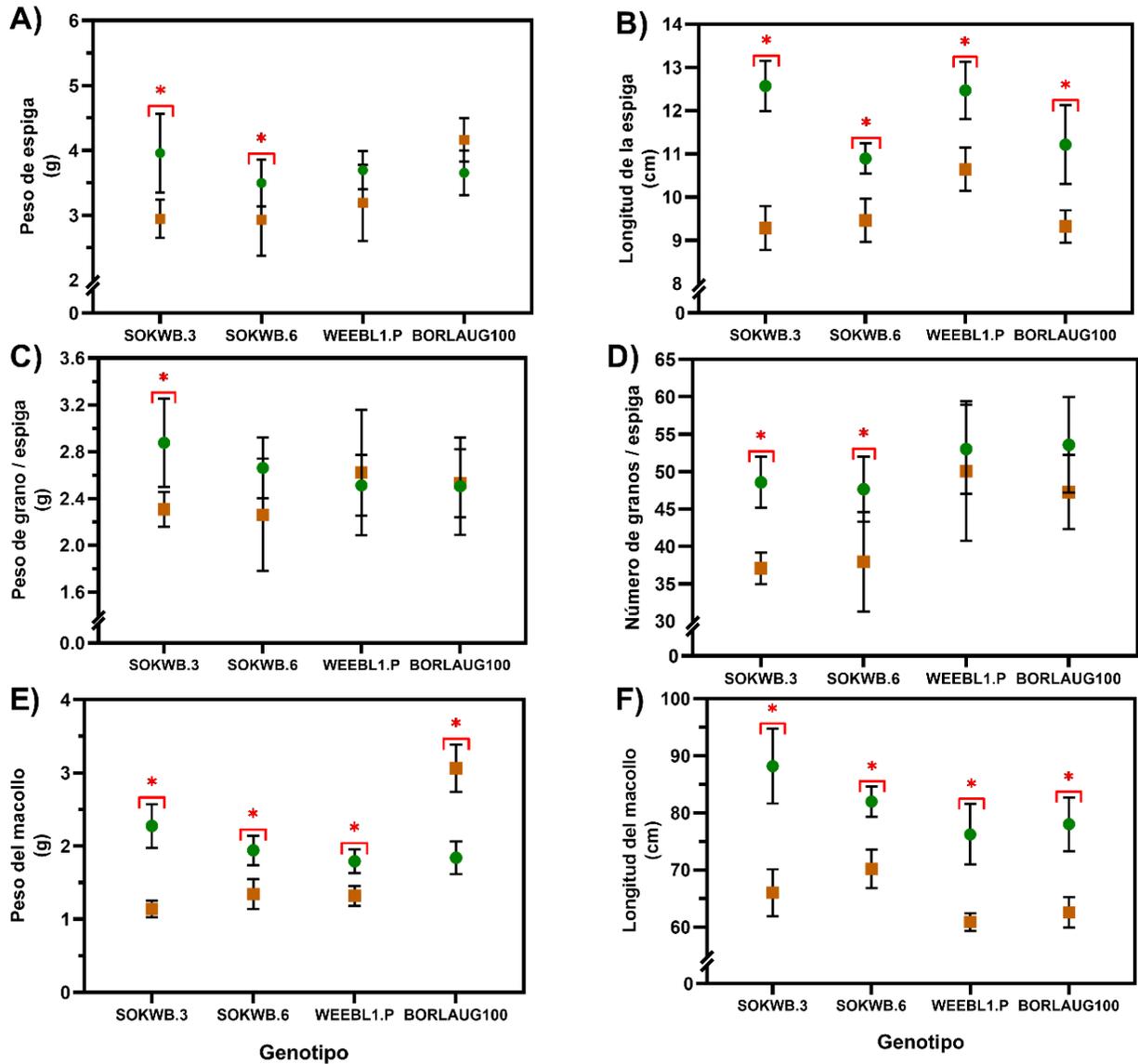


Figura 9. Efectos del estrés por calor durante la etapa vegetativa en los parámetros de biomasa. A) peso de la espiga. B) longitud de la espiga. C) peso de granos por espiga. D) número de grano por espiga. E) peso del macollo. F) longitud del macollo. (●) Control (■) Estrés por calor. Los valores corresponden a la media de $n=14 \pm DE$. (* significancia $P \leq 0.05$).

La inhibición del proceso fotosintético, en el cual se lleva a cabo la captación de luz para la formación de energía, lleva a una disminución en el flujo del ciclo de Calvin, en el cual ocurre la asimilación de carbono para la formación de esqueletos carbonados que la planta requiere para continuar creciendo y para la formación de frutos y semillas (Zahra *et al.*, 2023). En trigo panadero se ha observado disminución en el crecimiento a temperaturas por encima de 25 °C en la etapa

vegetativa y por encima de 30 °C en la etapa de llenado de grano (Khan *et al.*, 2021). El desequilibrio en la capacidad de la planta de producir y almacenar fotoasimilados producidos en el ciclo de Calvin llevan a un impedimento en la movilización de estos durante la formación de granos (Abdelrahman *et al.*, 2020).

En este trabajo se observó una disminución en la longitud y peso del macollo, esto se ha visto asociado a la disminución de días para llegar a la madurez que algunos de los genotipos de trigo utilizan como estrategia adaptativa para evadir el estrés por calor (Mondal *et al.*, 2015; Mondal *et al.*, 2013). La madurez temprana es una característica buscada en programas de mejoramiento de semillas como los realizados en CIMMYT, de donde provienen los genotipos evaluados. Además, la disminución en el peso del macollo podría deberse a la disminución en la capacidad de la planta de formar y almacenar fotoasimilados (Abdelrahman *et al.*, 2020). Así mismo, la reducción en el peso y el número de los granos ante estrés por calor se ha asociado a una disminución en las reservas de fotoasimilados en tejidos vegetativos en periodos de pre-antesis (Hütsch *et al.*, 2018). La habilidad de las plantas para movilizar estos compuestos es dependiente del genotipo y hay muchos otros factores a considerar; uno de ellos es la síntesis y estabilidad de los canales transmembranales y las enzimas transportadoras de almidón, las cuales son sensibles a estrés por calor (Abdelrahman *et al.*, 2020; Impa *et al.*, 2018; Jung *et al.*, 2017). La reducción en el número y el peso de los granos podrían explicar la disminución en la longitud y peso de la espigas observadas en este trabajo.

El estrés prolongado al que fueron expuestos los genotipos de trigo panadero en este trabajo causaron disminución en el número y peso de los granos por espiga. Sin embargo, solo el genotipo SOKWB.3 sufrió decrementos significativos mayores al 15 % en estos dos parámetros de biomasa evaluados. La disminución en los días de llenado de grano y esterilidad del polen a causa de las altas temperaturas, así como proteínas termosensibles encargadas de la movilización de asimilados para la formación de granos pueden ser la causa de estos resultados. Ya que la eficiencia máxima del fotosistema II se mantuvo en condiciones de estrés al compararlas con el control, podemos considerar a los genotipos WEEBL1.P, SOKWB.6 y BORALUG 100 como tolerantes al estrés por calor. De los osmolitos evaluados en este trabajo, glicina betaína incrementó ante el estrés por calor, por lo que podemos asociarlo a la preservación de la eficiencia máxima del fotosistema II.

7. CONCLUSIÓN

La acumulación de glicina betaína está relacionada con la tolerancia y rendimiento de los genotipos BORALUG 100, WEEBL1.P y SOKWB.6 al relacionarse con la preservación de la eficiencia máxima del fotosistema II en la etapa vegetativa, y la baja disminución en el peso y el número de granos por espiga. Por otra parte, prolina no formó parte de las estrategias de tolerancia de los genotipos evaluados, ya que en todos se observó una disminución en su concentración ante estrés por calor.

8. RECOMENDACIONES

Es necesario realizar estudios en otros tejidos vegetales del trigo para evaluar la actividad de betaína aldehído deshidrogenasa y así determinar si la síntesis de glicina betaína ocurre sólo en la hoja de trigo. Así mismo, realizar una evaluación de la acumulación de prolina a diferentes temperaturas para determinar la temperatura en la cual este osmolito deja de sintetizarse en las hojas de trigo. Igualmente, se sugiere realizar una evaluación de los transcritos de la enzima pirrolina-5-carboxilato sintetasa.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdelrahman, M., Burritt, D.J., Gupta, A., Tsujimoto, H., Phan-Tran, L.S. (2020). Heat stress effects on source–sink relationships and metabolome dynamics in wheat. *Journal of Experimental Botany*. 71(2);5543-554.
- Abhinandan. K., Skori, L., Stanic, M., Hickerson N.M.N., Jamshed, M., Samuel, M.A. (2018). Abiotic stress signaling in wheat – An inclusive overview of hormonal interactions during abiotic stress responses in wheat. *Frontiers in Plant Science*. 9;734.
- Ahammed, G.J., Li, X., Zhou, J., Zhou, Y.H., Yu, J.Q. (2016) Role of hormones in plants to heat stress. Ahammed G.J., Yu, J.Q. (Eds.), *Plant hormones under challenging environmental factor*. Springer Nature. (pp. 1-22).
- Aiqing, S., Somayanda, I., Sebastian, S.V., Singh, K., Gill, K., Prasad, P.V.V., Krishna-Jagadish, S.V. (2018). Heat stress during flowering affects time of day of flowering, seed set, and grain quality in spring wheat. *Crop Science*. 58;380-392.
- Akio-Kido, É., Costa Ferreira-Neto, J.R., Daniel da Silva, M., Pereira-Santos, V.E., Bandeira da Silva-Filho, J.L., Benko-Iseppon, A.M. (2019). Osmoprotectant-related genes in plants under abiotic stress: expression dynamics, in silico genome mapping, and biotechnology. Hossain, M. A., Burritt, D.J., Mäkelä P.S.A., Kumar, V., Fujita, M. (Eds.), *Osmoprotectant-mediated abiotic stress tolerance in plants*. Springer Nature Switzerland. (pp. 73-98).
- Akter, N., Rafiqul-Islam, M. (2017). Heat stress effects and management in wheat. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 37;37.
- Almeselmani, M., Deshmukh, P.S., Chinnusamy, V. (2012). Effect of prolonged high temperature stress on respiration, photosynthesis and gene expression in wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties differing in their thermotolerance. *Plant Stress*. 6;25–32.
- Álvarez, M.E., Savouré, A., Szavados, L. (2022). Proline metabolism as regulatory hub. *Trends in Plant Science*. 27(1);39-55.
- Amirjani, M. (2012). Estimation of wheat responses to "high" heat stress. *American-Eurasian Journal of Sustainable Agriculture*. 6(4);222-233.
- Anaya-Pérez I.A. (2020). Precios de garantía en trigo. Tesis de maestría en ciencias en economía agrícola y de los recursos naturales. Universidad Autónoma Chapingo. Ciudad de México, México.
- Argentel-Martínez, L., Garatuza-Payan, J., Yepez, E.A., Arredondo, T., de los Santos-Villalobos, S. (2019). Water regime and osmotic adjustment under warming conditions on wheat in the Yaqui Valley, Mexico. *Peer Journal*. 12;7:e7029.
- Argentel-Martínez, L., Garatuza-Payán, J., Armendáriz-Ontiveros, M.M., Yépez-González, E.A., Arredondo-Moreno, J.T., González-Aguilera, J. (2017). Heat stress in wheat crop. Physiological, biochemical and agronomic implications. *INCA-Cultivos Tropicales*. 38;57-67.
- Ashraf, M. (2021). Thermotolerance in plants: potential physio-biochemical and molecular

markers for crop improvement. *Environmental and Experimental Botany*. 186;104454.

- Asseng, S., Ewert, F., Martre, P. (2015) Rising temperatures reduce global wheat production. *Nature Climate Change*. 5;143–147.
- Balfagón, D., Zandalinas, S.I., Mittler, R., Gómez-Cadenas, A. (2020). High temperatures modify plant responses to abiotic stress conditions. *Physiologia Plantarum*. 170(3);335-344.
- Balla, K., Karasai, I., Kiss, T., Horváth, Á., Berki, Z., Cseh, A., Bónis, P., Árendás, T., Veisz, O. (2021). Single versus repeated heat stress in wheat: What are the consequences in different developmental phases?. *PLoS ONE*. 16(5):e0252070.
- Bates L., Waldren R.P., Teare I.D. (1973). Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil*. 39;205-207.
- Bergkamp, B., Impa, S.M., Asebedo, A.R., Fritz, A.K., Krishna-Jagadish, S.V. Prominent winter wheat varieties response to post-flowering heat stress under controlled chambers and field-based heat tents. *Field Crops Research*. 222;143-152.
- Björkman, O., Demming, B. (1987). Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*. 170;489-504.
- Bheemanahalli, R., John-Sunoj, V.S., Saripalli, G., Vara Prasad, P.V., Balayan, H.S., Gupta, P.K., Grant, N., Gill, K.S., Krishna-Jagadish, V. (2019). Quantifying the impact of heat stress on pollen germination, seed set, and grain filling in spring wheat. *Crop Science*. 59;684-696.
- Bradford, M.M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*. 7(72);248–254.
- Cerutti, M. (2019). Trigo y revolución verde en el noroeste de México (1930-1970). *Mundo Agrario*. 20(43);103.e1-103.e2.
- Chávez-Barrantes, N.F., Gutiérrez-Soto, M.V. (2017). Crop physiological responses to high temperature stress. Molecular, biochemical and physiological aspects. *Agronomía Mesoamericana*. 28;237-253.
- CONAGUA. (2023-01-20). Visible body: *Comisión nacional del agua*. Proyecto de Bases de datos Climáticos. Recuperado de: <https://smn.conagua.gob.mx/tools/RESOURCES/Mensuales/son/00026300.TXT>
- Dar, M.I., Naikoo, M.I., Rehman, F., Naushin, F., Khan, F.A. (2016). Proline accumulation in plants: roles in stress tolerance and plant development. Iqbal, N., Nazar, R., A. Khan, N. (Eds.), *Osmolytes and plants acclimation to changing environment: emerging omics technologies*. Springer India. (pp. 155-166).
- Dikilitas, M., Simsek, E., Roychoudhury, A. (2020). Role of proline and glycine betaine in overcoming abiotic stresses. Roychoudhury, A., Tripathi, D.K. (Eds.), *Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives*. John Wiley y Sons Ltd. (pp. 1-20).
- Djukić, N.H., Marković, S.M., Mastilović, J.S., Simović, P.(2021). Differences in proline accumulation between wheat varieties in response to heat stress. *Botanica Serbica*. 45;61-69.
- Dutta, T., Neelapu, N.R.R., Wani, S.H., Challa, S. (2018). Compatible solute engineering of crop

plants for improved tolerance toward abiotic stresses. Shabir, H.W. (Ed). *Biochemical, physiological and molecular avenues for combating abiotic stress tolerance in plants*. Academic Press. (pp. 221-254).

- Dutta, S., Mohanty, S., Tripathy, B.C. (2009). Role of temperature stress on chloroplast biogenesis and protein import in pea. *Plant Physiology*. 150(2);1050-1061.
- Fahad, S., Bajwa, A.A., Nazir, U., Anjum, S.A., Farooq, A., Zohaib, A., Sadia, S., Nasim, W., Adkins, S., Saud, S., Ihsan, M.Z., Alharby, H., Wu, C., Wang, D., Huang, J. (2017). Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. *Frontiers in Plants Science*. 29(8);1147.
- Feng, B., Liu, P., Li, G., Dong, S. T., Wang, F. H., Kong, L. A., y Zhang, J. W. (2013). Effect of heat stress on the photosynthetic characteristics in flag leaves at the grain-filling stage of different heat-resistant winter wheat varieties. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 200;143–155.
- FIRA (Fideicomisos Instituidos en Relación con la Agricultura). (2021). Panorama agroalimentario; dirección de investigación y evaluación económica y sectorial. México City, México.
- Fitzgerald, T.L., Waters, D.L.E., Henry, R.J. (2008). Betaine aldehyde dehydrogenase in plants. *Plant Biology*. 11(2);119-130.
- Forlani, G., Trovato, M., Funck, D., Signorelli, S. (2019). Regulation of proline accumulation and its molecular and physiological functions in stress defense. Hossain, M. A., Burritt, D.J., Mäkelä P.S.A., Kumar, V., Fujita, M. (Eds.), *Osmoprotectant-mediated abiotic stress tolerance in plants*. Springer Nature Switzerland. (pp. 73-98).
- Fujiwara, T., Hori, K., Ozaki, K., Yokota, Y., Mitsuya, S., Ichianagi, T., Hattori, T., Takabe, T. (2008) Enzymatic characterization of peroxisomal and cytosolic betaine aldehyde dehydrogenases in barley. *Physiologia Plantarum*.134;22–30.
- Godoy, F., Olivos-Hernández, K., Stange, C. y Handford, M. (2021). Abiotic stress in crop species: improving tolerance by applying plant metabolites. *Plants*. 10(2);186.
- Grieve, C.M., Grattan, S. (1983). Rapid assay for determination of water-soluble quaternary ammonium compounds. *Plant and Soil*. 70;303-307.
- Gupta, N., Thind, S. K. (2017). Grain yield response of drought stressed wheat to foliar application of glycine betaine. *Indian Journal of Agricultural Research*. 5;287-291.
- Gupta, N., Thind, S.K., Bains, S.N. (2014). Glycine betaine application modifies biochemical attributes of osmotic adjustment in drought stressed wheat. *Plant Growth Regulation*. 72;221-228.
- Halford, N.G., Curtis, T.Y., Chen, Z., Huang, J. (2015). Effects of abiotic stress and crop management on cereal grain composition: implications for food quality and safety. *Journal of Experimental Botany*. 66(5);1145-1156.
- Haque, M.S., Kjaer, K.H., Rosenqvist, E., Sharma, D.K., Ottosen, C.O. (2014). Heat stress and recovery of photosystem II efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars acclimated to different growth temperatures. *Environmental and Experimental Botany*. 99;1-8.
- Hasanuzzaman, M., Banerjee, A., H., M., Roychoudhury, A., Mahmud, J. A. (2019). Targeting

glycinebetaine for abiotic stress tolerance in crop plants: physiological mechanism, molecular interaction and signaling. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*. 88(3);185–221.

- Hassan, M.U., Chattha, M.U., Khan, I., Chattha, M.B., Barbanti, L., Aamer, M., Iqbal, M.M., Nawaz, M., Mahmood, A., Ali, A., Aslam, M.T. (2020). Heat stress in cultivated plants: nature, impact, mechanisms, and mitigation strategies. *Official Journal of the Societa Botanica Italiana*. 155;211-234.
- Hemantaranjan, A., Malik, C.P. y Nishnat-Bhanu A. (2018). Physiology of heat stress and tolerance mechanisms - an overview. *Journal of Plant Science Response*. 33;55-68.
- Hernández-Ochoa I.M., Asseng S., Kassie B.T., Xiong W., Robertson R., Luz-Pequeño D.N., Sonder K., Reynolds M., Ali-Babar Md., Molero-Milan A., Hoogenboom G. (2018). Climate change impact on Mexico wheat production. *Agricultural and Forest Meteorology*. 263;373-387.
- Hildebrandt, T.M. (2018). Synthesis versus degradation: directions of amino acid metabolism during Arabidopsis abiotic stress response. *Plant Molecular Biology*. 98;121-135.
- Hussain, R., Ayyub, C.M., Shaheen, M.R., Rashid, S., Nafees, M., Ali, S., Butt, M., Ali, M., Maqsood, A., Fiaz, S., Ahmar, S., Mahmood, T., Mora-Poblete, F. (2021). Regulation of osmotic balance and increased antioxidant activities under heat stress in *Abelmoschus esculentus* L. Triggered by exogenous proline application. *Agronomy*. 11(4);685.
- Hütsch B.W., Jahn, D., Schubert, S. (2018). Grain yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under long-term heat stress is sink-limited with stronger inhibition of kernel setting than grain filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 205;22-32.
- Impa, S.M., Raju, B., Hein, N.T., Sandhu, J., Vara-Pasad, P.V., Walia, H., Krishna-Jagadish, S.V. (2021). High night temperature effects on wheat and rice: Current status and way forward. *Plant, Cell y Environment*. 44(7);2049-2065.
- Impa, S.M., John-Sunoj, V.S., Krassivskaya, I., Bheemanahalli, R., Obata, T., Krishna-Jagadish, S.V. (2018). Carbon balance and source-sink metabolic changes in winter wheat exposed to high night-time temperature. *Plant, Cell y Environment*. 42(4);1233-1246.
- Jain, P., Pandey, B., Singh, P., Singh, R., Singh, S.P., Sonkar, S., Gupta, R., Rathore, S.S., Singh, A.K. (2021). Plant performance and defensive role of glycine betaine under environmental stress. Husen, A (Eds)., *Plant performance under environmental stress*. Springer Nature. (pp. 225-248).
- Jiamsomboon, K., Treesuwan, W., Boonyalai, N. (2012). Dissecting substrate specificity of two rice BADH isoforms: Enzyme kinetics, docking and molecular dynamics simulation studies. *Biochimie*. 94(8); 1773-1783.
- Jiang, Y., Zhu, S., Yuan, J., Chen, G., Lu, G. (2016). A betaine aldehyde dehydrogenase gene in quinoa (*Chenopodium quinoa*): structure, phylogeny, and expression pattern. *Genes Genomes*. 38;1013-1020.
- Jing, P., Wang, D., Zhu, C., y Chen, J. (2016). Plant physiological, morphological and yield-related responses to night temperature changes across different species and plant functional types. *Frontiers in Plant Science*. 7;1774.

- Jung, S., Hütsch, B.W., Schubert, S. (2017). Salt stress reduces kernel number of corn by inhibiting plasma membrane H⁺-ATPase activity. *Plant Physiology and Biochemistry*. 113;198-207.
- Karki, P., Subedi, E., Acharya, G., Bashyal, M., Dawadee, N., Bhattarai S. (2021). A review on the effect of heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Archives of Agriculture and Environmental Science*. 6;381-384.
- Kaur, D., Grewal, S.K., Kaur, J., Singh, S. (2017). Differential proline metabolism in vegetative and reproductive tissues determine drought tolerance in chickpea. *Biologia Plantarum*. 61;359-366.
- Kaur, D., Gurpreet y Asthir, Bavita. (2015). Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. *Biologia Plantarum*. 59;609-619.
- Khan, A., Ahmad, M., Ahmed, M., Iftikhar-Hussain, M. (2021). Rising atmospheric temperature impact on wheat and thermotolerance strategies. *Plants*. 10;43.
- Khan, M.I.R., Iqbal, N., Masood, A., Per, T.S., Khan, N.A. (2013). Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation. *Plant Signaling y Behavior*. 8;11.
- Khan, M.A., Shirazi, M.U., Khan, M.A., Mujtaba, S.M., Islam, E., Shereen, A., Ansari, R.U., Ashraf, Y. (2009). Role of proline, K/Na ratio and chlorophyll content in salt tolerance of wheat. *Pakistani Journal of Botany*. 41(2);633-638.
- Krishna-Jagadish, S.V., Way, D.A., Sharkey, T.D. (2021) Plant heat stress: concepts directing future research. *Plant, Cell y Environment*. 44;1992-2005.
- Kumar, R.R., Goswami, S., Shamim, M. (2017). Biochemical defense response: characterizing the plasticity of source and sink in spring wheat under terminal heat stress. *Frontiers in Plant Science*. 8;1603.
- Kumar, R.R., Goswami, S., Sharma, S.K., Singh, K., Gadpayle, K.A., Singh, S.D., Pathak, H., Rai, R.D. (2015). Differential expression of heat shock protein and alteration in osmolyte accumulation under heat stress in wheat. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*. 22;16-26.
- Kurepin, L.V., Ivanov, A.G., Zaman, M. Pharis, R.P., Allakhverdiev, S.I., Hurry, V., Hüner, N.P.A. (2015). Stress-related hormones and glycinebetaine interplay in protection of photosynthesis under abiotic stress conditions. *Photosynthetic Response*. 126;221–235.
- Li, S., Jiang, H., Wang, J., Wang, Y., Pan, S., Tian, H., Duan, M., Wang, S., Tang, X., Mo, Z. (2019). Responses of plant growth, physiological, gas exchange parameters of super and non-super rice to rhizosphere temperature at the tillering stage. *Scientific Reports*. 9;10618.
- Li, M., Li, Z., Li, S., Gou, S., Meng, Q., Li, G., Yang, X. (2014). Genetic engineering of glycine betaine biosynthesis reduces heat-enhanced photoinhibition by enhancing antioxidative defense and alleviating lipid peroxidation in tomato. *Plant of Molecular and Biology Reporter*. 32;42-51.
- Mall, R.K., Gupta A., Sonkar G. (2017). Effect of climate change on agricultural crops. Dubey S.K., Pandey A., Sangwan R.S. current developments in biotechnology and bioengineering. *Current Developments in Biotechnology and Bioengineering*. 23-46.
- Matsunaga, S., Yamasaki, Y., Toda, Y., Mega, R., Akashi, K., Tsujimoto, H. (2021). Stage-specific

characterization of physiological response to heat stress in the wheat cultivar Norin 61. *International Journal of Molecular Sciences*. 22;6942.

- Mäkelä, P.S.A., Jokinen, K., Himanen, K. (2019). Roles of endogenous glycinebetaine in plant abiotic stress responses. Hossain, M. A., Burritt, D.J., Mäkelä P.S.A., Kumar, V., Fujita, M. (Eds)., *Osmoprotectant-mediated abiotic stress tolerance in plants*. Springer Nature Switzerland. (pp.153-174).
- Mitsuya, S., Kozaki, K., Takabe, T. (2013). Tissue localization of the glycine betaine biosynthetic enzymes in barley leaves. *Plant Production Science*. 16;117-122.
- Mondal, S. Jshi, A.K., Huerta-Espino, J., Singh, R.P. (2015) Early maturity in wheat for adaptation to high temperature stress. Ogihara, Y., Takumi, S., Handa, H. (Eds). *Advances in wheat genetics: from genome to field*. SpringLink.com, 239-247.
- Mondal, S., Singh, R.P., Crossa, J., Huerta-Espino, J., Sharma, I., Chatrath, R., Singh, G.P., Sohu, V.S., Mavi, G.S., Sukaru, V.S.P., Kalappanavarg, I.K., Mishra, V.K., Hussain, M., Gautam, N.R., Uddin, J., Barma, N.C.D., Hakim, A., Joshi, A.K. (2013). Earliness in wheat: A key to adaptation under terminal and continual high temperature stress in South Asia. *Field Crops Research*. 151;19-26.
- Moreno Dena, J.M., Salazar Solano, V., Rojas Rodríguez, I.S. (2018). Impactos económicos de las horas frío en la producción de trigo en Sonora, México. *Entreciencias: Diálogos en la Sociedad del Conocimiento*. 6(16);15-29.
- Mundada P.S., Jadhav S.V., Salunkhe S.S., Gurme S.T., Umdale S.D., Nikam T.D., Ahire M.L. (2021). Plant performance and defensive role of proline under environmental stress. Husen, A. (Ed)., *Plant performance under environmental stress*. Springer Nature Switzerland. (pp. 201-224).
- Murchie, E.H., Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*. 64;3983-3998.
- Nadarajah, K.K. (2020). ROS homeostasis in abiotic stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 21;5208.
- Najafpour, M.M., Salimi, S., Holynska, M., Rahimi, F., Tavahodi, M., Tomo, T., Allakhverdiev, S.I. (2017). Nanostructured Mn oxide/carboxylic acid or amine functionalized carbon nanotubes as water-oxidizing composites in artificial photosynthesis. Hou, H.J.M., Najafpour, M.M., Moore, G.F., Allakhverdiev, S.I. (Eds)., *Photosynthesis: Structures, Mechanisms, and Applications*. Springer Nature. (pp. 321-332).
- Nakamura, T., Nomura, M., Mori, H., Jagendorf, A.T., Ueda, A., Takabe, T. (2001). An isozyme of betaine aldehyde dehydrogenase in barley. *Plant and Cell Physiology*. 42;1088–1092.
- Niu, T., Zhang, T., Qiao, Y., Wen, P., Zhai, G., Liu, E., Al-Bakre, D.A., Al-Harbi, M.S., Gao, X., Yang, X. (2021). Glycinebetaine mitigates drought stress-induced oxidative damage in pears. *PLoS ONE*. 17(11):e0277597
- Ozturk, M., Unal, B. T., García-Caparrós, P., Khursheed, A., Gul, A., Hasanuzzaman, M. (2020). Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. *Physiologia Plantarum*. 172;1321-1335.
- Per, T.S., Khan, N.S., Reddy, P.S., Masood, A., Hasanuzzaman, M., Khan, M.I.R., Anjum, N.A.

- (2017). Approaches in modulating proline metabolism in plants for salt and drought stress tolerance: phytohormones, mineral nutrients and transgenics. *Plant Physiology and Biochemistry*. 115;126-140.
- REMAS. (2023-01-20). Visible body: Red de estaciones meteorológicas automáticas de Sonora. Estadísticas por zona agrícola/Valle del Yaqui/ BLOCK 910 (CIANO). Recuperado de: <https://www.siafeson.com/remas/index.php/Consulta/estadisticas>
- Rezaei, E. E., Webber, H., Gaiser, T., Naab, J., Ewert, F. (2014). Heat stress in cereals: Mechanisms and modelling. *European Journal of Agronomy*. 64;98-113.
- SAGARPA y FAO. (2012). México: El sector agropecuario ante el desafío del cambio climático, Mexico City, Mexico.
- Sarkar, S., Aminul-Islam, A.K.M., Barma, N.C.D., Ahmed, J.U. (2021). Tolerance mechanisms for breeding wheat against heat stress: a review. *South African Journal of Botany*. 138;262-277.
- Sattar, A., Sher, A., Ijaz, M., Ul-Allah, S., Rizwan, M.S., Hussain, M., Jabran, K., Cheema, M.A. (2020). Terminal drought and heat stress alter physiological and biochemical attributes in flag leaf of bread wheat. *PLoS ONE*. 15(5):e0232974.
- Shahid, M., Saleem, M.F., Anjum, S.A., Shahid, M., Afzal, I. (2017). Effect of terminal heat stress on proline, secondary metabolites and yield components of wheat (*Triticum aestivum L.*) genotypes. *Philippine Agricultural Scientist*. 100;278-286.
- Sharkey, T.D., Zhang, R. (2010). High temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis. *Journal of Integrative Plant Biology*. 52; 712-722.
- Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Ramakrishnan, M., Singh-Sidhu, G.P., Bali, A.S., Handa, N., Kapoor, D., Yadav, P., Khanna, K., Bakshi, P., Rehman, A., Kohli, S.K., Khan, E.A., Parihar, R.D., Yuan, H., Thukral, A.K., Bhardwaj, R., Zheng, B. (2020). Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: a review. *Journal of Plant Growth Regulation*. 39;509-531.
- Sharma, R., Bhardwaj, R., Thukral, A.K., Handa, N., Kaur, R., Kumar, V. (2014). Osmolyte dynamics: new strategies for crop tolerance to abiotic stress signals. Parvaiz Ahmad, Saiema Rasool (Eds.), *Emerging technologies and management of crop stress tolerance*. Academic Press. (pp.405-430).
- Sharma, D.K., Andersen, S.B., Ottosen, C.O., Rosenqvist, E. (2012). Phenotyping of wheat cultivars for heat tolerance using chlorophyll *a* fluorescence. *Functional Plant Biology*. 39; 93-947.
- Shrestha, K.N. (2011). Analysis of betaine aldehyde dehydrogenase encoding genes in wheat. Southern Cross University. California, USA.
- SIAP. (2023-03-05). Visible body: Anuario estadístico de la producción agrícola. Servicio de información agroalimentaria y pesquera. Recuperado de: <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>
- Song, S.Q., Lei, Y.B., Tian, X.R. (2005). Proline metabolism and cross-tolerance to salinity and heat stress in germinating wheat seeds. *Russian Journal of Plant Physiology*. 52;793-800.
- Sosa-Baldivia, A., Ruíz-Ibarra-Ibarra, G. (2017). La disponibilidad de alimentos en México: un

análisis de la producción agrícola de 35 años y su proyección para 2050. *Papeles de población*. 23;207-230.

- Surabhi, G.K., Rout, A. (2020). Glycine betaine and crop abiotic stress tolerance. Roychoudhury, A., Tripathi D.K. (Eds.), *Protective chemical agents in the amelioration of plant abiotic stress: biochemical and molecular perspectives*. John Wiley y Sons Ltd. (pp. 24-52).
- Swati, S., Ansari, S.A., Ansari, M.I. (2023). ROS generation in plant cells orchestrated by stress. Swati, S., Ansari, S.A., Ansari, M.I. (Eds.), *Reactive oxygen species in plants*. Springer Nature, Singapore. (pp. 23-37).
- Talaat, N.B. (2019) Abiotic stress-induced physiological alteration in wheat. Hasanuzzaman, M. Nahar, K., Hossain A. (Eds.), *Wheat production in changing environments: responses, adaption and tolerance*. Springer Nature Singapore. (pp. 1-30).
- Talukder, A.S.M.H.M., McDonald, G.K., Gill, G.S. (2014). Effect of short-term heat stress prior to flowering and early grain seton the grain yield of wheat. *Field Crops Research*. 160;54-63.
- Teixeira, E.I., Fischer, G., van Velthuisen, H., Walter, C., Ewert, F. (2013). Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*.170;206-215.
- Tian, F., Wang, W., Liang, C., Wang, X., Wang, G., Wang, W. (2017). Overaccumulation of glycine betaine makes the function of the thylakoid membrane better in wheat under salt stress. *The Crop Journal*. 5;73-82.
- Trovato, M., Forlani, G., Signorelli, S., Funck, D. (2019). Proline metabolism and its functions in development and stress tolerance. Hossain, M. A., Burritt, D.J., Mäkelä P.S.A., Kumar, V., Fujita, M. (Eds.), *Osmoprotectant-mediated abiotic stress tolerance in plants*. Springer Nature Switzerland. (pp. 41-72).
- Valenzuela-Antelo, J.L., Bénéitez-Riquelme, I., Villaseñor-Mir, H.E., Huerta-Espino, J., Lobato-Ortiz, R., Bueno-Aguilar, G., Vargas-Hernández, M. (2018). Yield comparison of bread and durum wheats across different irrigated environments. *Revista de Fitotecnología Mexicana*. 41;159-166.
- Valenzuela-Soto, E.M., Figueroa-Soto C. (2019). Biosynthesis and degradation of glycine betaine and its potential to control plant growth and development. Hossain, M. A., Burritt, D.J., Mäkelä P.S.A., Kumar, V., Fujita, M. (Eds.), *Osmoprotectant-mediated abiotic stress tolerance in plants*. Springer Nature Switzerland. (pp. 123-140).
- Valenzuela-Soto E. M. y Muñoz-Clares, R. (1994). Purification and properties of betaine aldehyde dehydrogenase extracted from detached leaves of *Amaranthus hypochondriacus* L. subjected to water deficit. *Journal of Plant Physiology*. 143;145-152.
- Vendruscolo, E.C.G., Schuster, I., Pileggi, M., Scapim, C.A., Molinari, H.B.C., Marur, C.J., Vieira, L.G.E. (2007). Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *Journal of Plant Physiology*. 164;1367-1376.
- Villaseñor, H.E. (2015). Sistema de mejoramiento genético de trigo en México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 11;2183-2189.
- Wang, J.; Vanga, S.K.; Saxena, R.; Orsat, V.; Raghavan, V. (2018). Effect of climate change on

the yield of cereal crops: a review. *Climate*. 6;41.

- Wang, Y., Liu, S., Zhang, H., Zhao, Y., Zhao, H., Liu, H. (2014). Glycine betaine application in grain filling wheat plants alleviates heat and high light-induced photoinhibition by enhancing the *psbA* transcription and stomatal conductance. *Acta Physiology Plant*. 36;2195-2202.
- Wang, G. P., Li, F., Zhang, J., Zhao, M. R., Hui, Z., et al. (2010). Over accumulation of glycine betaine enhances tolerance of the photosynthetic apparatus to drought and heat stress in wheat. *Photosynthetica*. 48;30-41.
- Wang, Y.M., Meng, Y.L., Nii, N. (2004) Changes in glycine betaine and related enzyme contents in *Amaranthus tricolor* under salt stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*. 30; 496–502.
- Weigel P., Weretilnyk, E.A., Hanson, A.D. (1986). Betaine aldehyde oxidation by spinach chloroplasts. *Plant Physiology*. 82;753–759.
- Yadav, M.R., Choudhary, M., Singh, J., Lal, M.K., Jha, P.K., Udawat, P., Gupta, N.K., Rajput, V.D., Garg, N.K., Maheshwar, C., Hasan, M., Gupta, S., Jatwa, T.K., Kumar, R., Yadav, A.K., Vara-Prasad, P.V. (2022). Impacts, tolerance, adaptation, and mitigation of heat stress on wheat under changing climates. *International Journal of Molecular Sciences*. 23;2838.
- Yamada, N., Promden, W., Yamane, K., Tamagake, H., Hibino, T., Tanaka, Y., Takabe, T. (2009). Preferential accumulation of betaine uncoupled to choline monooxygenase in young leaves of sugar beet – Importance of long-distance translocation of betaine under normal and salt-stressed conditions. *Journal of Plant Physiology*. 166;2058-2070.
- Zahra, N., Hafeez, M.B., Ghaffar, A., Kausar, A., Al-Zeidi, M., Siddique, K.H.M., Farooq, M. (2023). Plant photosynthesis under heat stress: effects and management. *Environmental and Experimental Botany*. 206;105178.
- Zhang, H., Zhu, J., Gong, Z. y Zhu, J. (2022). Abiotic stress responses in plants. *Nature Reviews Genetics*. 23;104–119.
- Zhang, T., Li, Z., Li, D., Li, C., Wai, D., Li, S., Liu, Y., Chen, T.H.H., Yang, X. (2020). Comparative effects of glycinebetaine on the thermotolerance in *codA*- and *BADH*-transgenic tomato plants under high temperature stress. *Plant Cell Reports*. 39;1525-1538.
- Zhao, J., Lu, Z., Wang, L., Jin, B. (2021). Plant responses to heat stress: physiology, transcription, noncoding RNAs, and epigenetics. *International Journal of Molecular Sciences*. 22;117.
- Zulfiqar, F., Ashraf, M., Siddique, K.H.M. (2022). Role of glycine betaine in the thermotolerance of plants. *Agronomy*. 12;276.