



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

**“ESTRÉS POR CALOR EN SEMILLAS DE GENOTIPOS
TOLERANTES Y SUSCEPTIBLES DE TRIGO (*Triticum aestivum*
L.) CULTIVADO EN EL VALLE DEL YAQUI”**

Por:

Katheryne Fernández Padilla

TESIS APROBADA POR LA

CORDINACIÓN DE CIENCIA DE LOS ALIMENTOS

Como requisito parcial para obtener el grado de


MAESTRA EN CIENCIAS

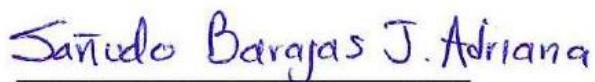
APROBACIÓN

Los miembros del comité designado para la revisión de la tesis de Katheryne Fernández Padilla, la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Maestra en Ciencias.

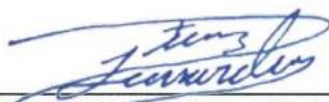


Dr. Sergio G. Hernández León
Director de tesis

Dra. Elisa M. Valenzuela Soto 
Integrante del comité de tesis



Dra. J. Adriana Sañudo Barajas
Integrante del comité de tesis



M.C. Huizar L. Díaz Ceniceros
Integrante del comité de tesis

DECLARACIÓN INSTITUCIONAL

La información generada en la tesis "Estrés por Calor en Semillas de Genotipos Tolerantes y Susceptibles de Trigo (*Triticum aestivum* L.) Cultivado 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 Katheryne Fernández Padilla, 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 read 'Graciela Caire Juvera', written over a horizontal line.

Dra. Graciela Caire Juvera
Directora General

AGRADECIMIENTOS

Agradecimiento al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología, (CONAHCYT) por el apoyo prestado durante el posgrado.

Agradecimiento a el Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. (CIAD) por brindarme el apoyo y las herramientas necesarias para transitar y culminar la Maestría en Ciencias.

Agradezco al Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología (COECYT) y a Fondos Newton por el financiamiento de los recursos necesarios para el desarrollo del trabajo experimental de tesis.

Gracias al Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) por haber proporcionado las semillas utilizadas en este trabajo.

Al Instituto de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (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 A. Armenta Cejudo y al Tec. Carlos Chávez Pérez por su asesoría y apoyo en la siembra, cuidado y cosecha del cultivo.

Le agradezco a la Dra. Elisa Valenzuela, a la Dra. Adriana Sañudo, al Dr. Sergio Hernández y al M.C. Huizar Díaz, integrantes de mi comité de tesis, quienes me transmitieron amplios conocimientos de sus distintas áreas de especialidad y formaron parte importante en la realización de esta tesis.

A la Dra. Elisa M. Valenzuela Soto, mi asesora de tesis, por recibirme aun cuando llegué de improviso. Por aceptarme como parte del equipo, por la confianza, por los consejos, por la paciencia, por los retos, por las enseñanzas, por el apoyo y por motivar mi curiosidad día con día. De verdad lo agradezco.

A Andrea, Magally, Gerardo, Grelida, Ana y Edgar del laboratorio de Bioquímica de Proteínas de Estrés, quienes además de ser mis compañeros, se convirtieron en mis amigos. Agradezco su apoyo, enseñanza, orientación, paciencia, compañerismo, diversión y las grandes preguntas y discusiones existenciales.

Agradezco a CIAD Culiacán, por recibirme e integrarme a la comunidad científica. Doy las gracias especialmente a Rosabel Vélez de la Rocha, por el recibimiento, por hacerme sentir parte del equipo, por la enseñanza científica y por las aventuras sinaloenses.

Gracias a la Dra. Alma Rosa y al laboratorio de Ciencia y Tecnología de Cereales por la atención

y buen trato que tuvieron hacia mí. En especial agradezco a María del Carmen Granados, por compartir parte de sus conocimientos conmigo, sus entrenamientos, su paciencia y por hacerme sentir bienvenida en el laboratorio.

A Isis, Israel, Juan Pablo, Daniela e Iván por formar parte de mi vida. Agradezco su apoyo, comprensión, compañía, consejos, por contagiarme su alegría y hambre de conocimientos, por ayudarme a recordar y por hacerme olvidar. Juntos compartimos secretos, cumplimos metas y superamos retos. Junto a ustedes siempre tengo los mejores recuerdos.

DEDICATORIA

Dedico esta obra a mi abuela, mi mamá y mi tío, quienes han sido la base de mi formación, me preparan cada día para los retos que impone la vida. Su esfuerzo, apoyo y enseñanzas, me han dado la fuerza para seguir adelante, aprendiendo y superándome, siempre disfrutando del momento.

A la sensacional y maravillosa Dra. Elisa con quien comparto este y muchos proyectos presentes y futuros. Espero que ahora cumpla su mayor sueño, el conocer las estrellas.

Gracias.

CONTENIDO

APROBACIÓN	2
DECLARACIÓN INSTITUCIONAL	3
AGRADECIMIENTOS	4
DEDICATORIA	6
CONTENIDO	7
LISTA DE FIGURAS	9
LISTA DE CUADROS	10
RESUMEN	11
ABSTRACT	12
1. INTRODUCCIÓN	13
2. ANTECEDENTES	15
2.1. El Calentamiento Global y los Cereales.....	15
2.2. Efecto del Calor en Trigo.....	16
2.2.1. Germinación y Establecimiento.....	18
2.2.2. Calidad de los Granos.....	20
2.2.3. Rendimiento.....	23
2.3. El Trigo y la Panificación.....	24
3. HIPÓTESIS	27
4. OBJETIVOS	28
4.1. Objetivo General.....	28
4.2. Objetivos Específicos.....	28
5. MATERIALES Y MÉTODOS	29
5.1. Material Biológico.....	29
5.2. Germinación y Viabilidad de las Semillas.....	30
5.3. Preparación de Harina de Trigo y Análisis Proximal.....	32
5.4. Propiedades Reológicas y Perfil de Textura del Pan.....	32
5.4.1. Molienda.....	32
5.4.2. Tiempo Óptimo de Amasado (TOA).....	33
5.4.3. Proceso de Panificación.....	33
5.4.4. Perfil de Textura (TPA).....	33
5.4.5. Determinación de Color.....	34
5.5. Análisis Estadístico.....	34
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	35
6.1. Morfología de las Semillas.....	35
6.2. Composición Química de los Granos.....	36
6.3. Germinación de las Semillas y Establecimiento de las Plántulas.....	40

CONTENIDO (continuación)

6.4. Análisis de Componentes Principales	46
6.5. Propiedades Reológicas y Perfil de Textura del Pan	49
7. CONCLUSIÓN	57
8. RECOMENDACIONES	58
9. BIBLIOGRAFÍA	59

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Fenología del trigo.....	17
2	Morfología del grano de trigo.....	22
3	Temperaturas máximas y mínimas de los tres ciclos de cultivo en el Valle del Yaquí.....	31
4	Cambios morfológicos en las semillas progenie de plantas estresadas con calor.	37
5	Análisis proximal de los granos progenie de plantas estresadas con calor.....	39
6	Efecto del estrés por calor en el contenido de proteína y almidón total en granos de trigo.	41
7	Efecto del estrés por calor en la viabilidad y establecimiento de las plántulas progenie.	46
8	Efecto del estrés por calor en el desarrollo de las plántulas progenie.....	46
9	Efecto del estrés por calor en el área foliar de las plantas de trigo.....	47
10	Análisis de componentes principales (ACP) de los genotipos de trigo.	50
11	Efecto en la calidad industrial de la harina proveniente de semillas de plantas sometidas a estrés por calor.....	52
12	Efecto del calor en la dureza y masticabilidad del pan.....	53
13	Efecto del calor en la cohesión y resiliencia del pan.....	54
14	Efecto del calor en la elasticidad y viscosidad del pan.....	55

LISTA DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Genotipos de trigo utilizados en este proyecto.....	30
2	Peso de Mil Granos de la progenie de plantas estresadas con calor en las etapas vegetativa (VHS) y reproductiva (RHS).....	38
3	Tasa de Germinación (TG), Potencial de Germinación (PG) e Índice de germinación (IG) de la progenie de plantas estresadas por calor en la etapa reproductiva (RHS) y en la vegetativa (VHS).....	44
4	Análisis de componentes principales. Importancia de los componentes y coordenadas de los vectores propios.....	49

RESUMEN

El calentamiento global, con su consecuente aumento de temperatura, amenaza a cultivos cruciales como el trigo. Este estudio se enfocó en evaluar el impacto del estrés por calor en variables fenológicas, fisiológicas y de calidad industrial en genotipos susceptibles y tolerantes de trigo. Se obtuvieron semillas de plantas sometidas de forma natural al estrés por calor en el Valle del Yaqui en dos fases de su crecimiento: la vegetativa y la reproductiva. Se analizó la germinación, viabilidad, establecimiento y área foliar de las plántulas. También se realizó un análisis de granos y se evaluaron las propiedades de las harinas y su capacidad para la panificación. Las semillas producto del estrés por calor en la etapa vegetativa (VHS) exhibieron un tamaño y forma distintos, siendo más pequeñas y redondas, mientras que las semillas producto del estrés en la etapa reproductiva (RHS) fueron más largas y delgadas en comparación con el grupo control. El peso de mil granos fue significativamente menor en RHS y mayor en VHS. La etapa de inducción al estrés no afectó significativamente la tasa de germinación, sin embargo, produjo un aumento distintivo del potencial e índice de germinación aumentaron en algunos genotipos en ambas etapas. Aunque no se observaron diferencias significativas en la viabilidad y establecimiento de las plántulas, el área foliar fue mayor en ciertos genotipos bajo RHS y VHS. En la calidad industrial la harina mostró un incremento en la humedad de RHS y VHS y en la ceniza de RHS, resaltando la reducción significativa del contenido proteico de un genotipo RHS específico y el aumento en almidón en genotipos RHS y VHS. Las propiedades reológicas de las harinas revelaron diferencias notables, con menor masticabilidad, dureza y elasticidad en las muestras de RHS, mientras que en VHS, estas variaron según el genotipo. La cohesión, resiliencia y viscosidad tendieron a aumentar en todos los genotipos de RHS y VHS. A pesar de ciertas variaciones, el volumen específico de los panes aumentó en todos los genotipos de RHS y VHS, y las migas se oscurecieron en comparación con el grupo control. Esto demuestra que las altas temperaturas afectan la calidad fisiológica e industrial de las semillas producidas.

Palabras Clave: *Trigo, Semillas, Estrés, Calor*

ABSTRACT

Global warming, with its consequent temperature rise, threatens crucial crops such as wheat. This study focused on evaluating the impact of heat stress on phenological, physiological, and industrial quality variables in susceptible and tolerant wheat genotypes. Seeds were obtained from plants naturally subjected to heat stress in the Yaqui Valley during two stages of their growth: the vegetative and reproductive phases. Germination, viability, establishment, and leaf area of the seedlings were analyzed. A grain analysis was also conducted, evaluating flour properties and its breadmaking capacity. Seeds subjected to heat stress during the vegetative stage (VHS) exhibited distinct size and shape, being smaller and rounder, whereas seeds from heat stress during the reproductive stage (RHS) were longer and thinner compared to the control group. Thousand-grain weight was significantly lower in RHS and higher in VHS. The stress induction stage did not significantly affect the germination rate; however, there was a distinctive increase in the potential and germination index in some genotypes in both stages. Although no significant differences were observed in seedling viability and establishment, leaf area was greater in certain genotypes under RHS and VHS. In terms of industrial quality, flour showed an increase in moisture for RHS and VHS and ash for RHS, highlighting the significant reduction in protein content of a specific RHS genotype and an increase in starch in RHS and VHS genotypes. The rheological properties of the flours revealed notable differences, with lower chewiness, hardness, and elasticity in RHS samples, while in VHS, these varied according to the genotype. Cohesion, resilience, and viscosity tended to increase in all RHS and VHS genotypes. Despite certain variations, the specific volume of bread increased in all RHS and VHS genotypes, and the crumbs darkened compared to the control group. This demonstrates that high temperatures affect the physiological and industrial quality of the produced seeds.

Key Words: *Wheat, Seeds, Stress, Heat*

1. INTRODUCCIÓN

El trigo es el tercer cereal más importante a nivel mundial debido a su uso para la alimentación humana y animal. Este cereal es el producto base para producir harinas que se utiliza para la elaboración de muchos alimentos. En consecuencia, es necesario mantener los estándares de calidad en los granos y asegurar la producción anual para satisfacer la demanda industrial. Sonora es el principal estado productor de trigo en México; sin embargo, el cambio en las condiciones climáticas pone en riesgo los cultivos y la producción de trigo (Hernández-Ochoa *et al.*, 2018). Por lo tanto, se requiere la búsqueda e introducción de cultivos tolerantes al estrés por calor.

El efecto del estrés por calor en las plantas de trigo varía según la capacidad de adaptación y tolerancia de los genotipos, además de la etapa del desarrollo en la que se encuentre este cereal. Hay investigaciones del efecto del estrés por calor en la etapa reproductiva, sin embargo, se desconoce el comportamiento de nuevos genotipos de trigo a las condiciones ambientales del Valle del Yaqui. Aunado a esto, existen pocos registros del impacto del calor en la etapa vegetativa (Fleitas *et al.*, 2020). Por lo que es importante determinar el impacto en la interacción ambiente-planta y los mecanismos de protección del trigo en cada fase fenológica, para seleccionar aquellos genotipos con mayor tolerancia y adaptabilidad a las condiciones de cultivo en la zona del Valle del Yaqui.

El llenado de grano es una de las etapas más importantes durante el desarrollo de las plantas de trigo. El estrés por calor reduce el período de llenado del grano, disminuye su peso, acorta el tiempo de desarrollo y maduración, lo que impacta directamente en el rendimiento de los granos (Fatima *et al.*, 2020). La calidad de los granos varía en propiedades físicas y de composición de acuerdo con los requisitos de uso. Los genotipos tolerantes al estrés por calor deben mantener las características deseables que demanda la industria, por lo que son indeseables tanto la reducción del rendimiento como la afectación de la calidad funcional y nutricional de los granos.

El estrés por temperatura afecta directamente a las enzimas que regulan las rutas metabólicas dentro de la semilla después de la imbibición, lo que influye en los procesos de respiración, transporte de nutrientes y crecimiento embrionario (Hurkman *et al.*, 2013). Para cumplir con los parámetros de rendimiento y calidad, los genotipos tolerantes deben de presentar una alta tasa de germinación y

mantener los estándares nutrimentales de almidón y proteína (gluten) en sus granos (Liu *et al.*, 2020; Liao *et al.*, 2004; Richards *et al.*, 2002).

La calidad industrial del trigo está directamente relacionada con la composición de proteínas y almidón. Las proteínas constituyen del 10 al 20 % del peso total del grano, mientras que el almidón es el nutriente de reserva más abundante en las semillas de trigo y representa hasta el 70 % del peso del grano. La exposición al estrés por calor acelera la síntesis de gluteninas y gliadinas, lo que da como resultado una mayor proporción de proteína en un tiempo más corto después de la antesis, lo que lleva a un llenado de grano de bajo rendimiento y/o mala calidad (Wang *et al.*, 2012). Los genotipos de trigo capaces de mantener la acumulación de almidón tienen una mayor tolerancia al estrés por altas temperaturas (Giri, 2019).

Por lo antes mencionado, el presente estudio tuvo como objetivo identificar el efecto del estrés por calor en genotipos tolerantes y susceptibles (con base en el mantenimiento o mínima reducción del rendimiento) de trigo cultivados en el Valle del Yaqui, al ser esta la principal zona de cultivo de trigo a nivel nacional.

2. ANTECEDENTES

2.1. El Calentamiento Global y los Cereales

Las plantas al ser organismos sésiles están expuestas a las condiciones ambientales, por lo que es crucial que cuenten con mecanismos que les permitan adaptarse a las alteraciones que pueda sufrir el medio donde habitan, esto con el fin de sobrevivir y completar su ciclo de vida. Hay diferentes tipos de estrés abiótico, los cuales están relacionados con el contenido de agua celular y el contenido de agua total en la planta. Esto resulta en cambios morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y moleculares, los que a su vez afectan el crecimiento y desarrollo de las plantas. Los tipos de estrés abiótico son alta salinidad, temperaturas extremas, deficiencia de minerales y toxicidad de metales, cuyas consecuencias son la reducción del tiempo y calidad de vida de las plantas (Teixeira *et al.*, 2013; Yadav *et al.*, 2020).

El aumento de la temperatura a nivel global se ha convertido en un factor preocupante para el cultivo de los cereales. Este fenómeno afecta el crecimiento de las plantas, y la productividad agronómica. Se espera que la temperatura global aumente entre 3 y 5°C en los próximos 50-100 años (Gull *et al.*, 2019), lo que afectará los cultivos en el mundo.

Las altas temperaturas acortan el ciclo de vida de los cereales, aceleran la senescencia y reducen el crecimiento. Además, aumentan la tasa de evapotranspiración, lo que produce una mayor pérdida de agua y nutrientes, resultando en una menor eficiencia en el uso del nitrógeno. Los cereales sólo pueden soportar un intervalo de temperatura que, si se supera durante la fase de floración, puede dañar la producción de semillas; lo cual, disminuye el rendimiento (Porter, 2005).

La fenología de los cultivos es determinada por las condiciones ambientales (requisito de tiempo térmico) y las prácticas agronómicas (fecha de siembra y características de cultivo). Las temperaturas máximas y mínimas diarias tienen un papel significativo en la determinación del tiempo óptimo de siembra y la duración del ciclo de cultivo, ya que ambos pueden afectar la calidad de los granos. El sembrar durante el tiempo óptimo, conlleva a mayor tiempo para la producción de grano, lo que favorece considerablemente el rendimiento. Las estrategias de adaptación al cambio climático como los cambios de cultivos y los cambios en las fechas de siembra son algunas

alternativas que parcialmente ayudan a compensar los efectos del calor (Fatima *et al.*, 2020).

2.2. Efecto del Calor en Trigo

El trigo (*Triticum aestivum* L.) es el cereal de la familia *Poaceae* más cultivado. Es el mayor contribuyente con casi el 30 % de la producción mundial y el 50 % del comercio mundial de cereales. La FAO estima que en el año 2050 se requerirá de 198 millones de toneladas adicionales de trigo para cumplir con las demandas futuras, para lo cual la producción de trigo debe aumentar en un 77 % en los países en desarrollo (Sharma *et al.*, 2015). Los costos de producción de trigo aumentan cuando el número de horas frío disminuye, por lo que se reduce el costo-beneficio en el rendimiento (Moreno-Dena, 2019). Simulaciones de lo que podría suceder con los cultivos en México para el año 2050, sugieren que el rendimiento del trigo disminuirá en casi todo el país por el aumento de la temperatura, la reducción de las lluvias y el aumento del CO₂ (Hernández-Ochoa *et al.*, 2018).

El trigo cuenta con once etapas en su desarrollo (Figura 1). Según la escala de Feekes las primeras cinco etapas forman parte del proceso de macollaje iniciando en la emergencia (etapa 1) y terminando en el alargamiento de las hojas (etapa 5). Las próximas cuatro etapas abarcan la extensión del tallo (etapa 6 y 7), el crecimiento de la hoja bandera (etapa 8) y la emergencia y formación del embuche (etapa 9 y 10). Posteriormente inicia el espigado (etapa 10.1), la floración (etapa 10.5) y finalmente la maduración del grano (etapa 11) (Miller, 1992). El efecto del estrés por calor se modifica según la etapa fenológica en la que se encuentre el cultivo.

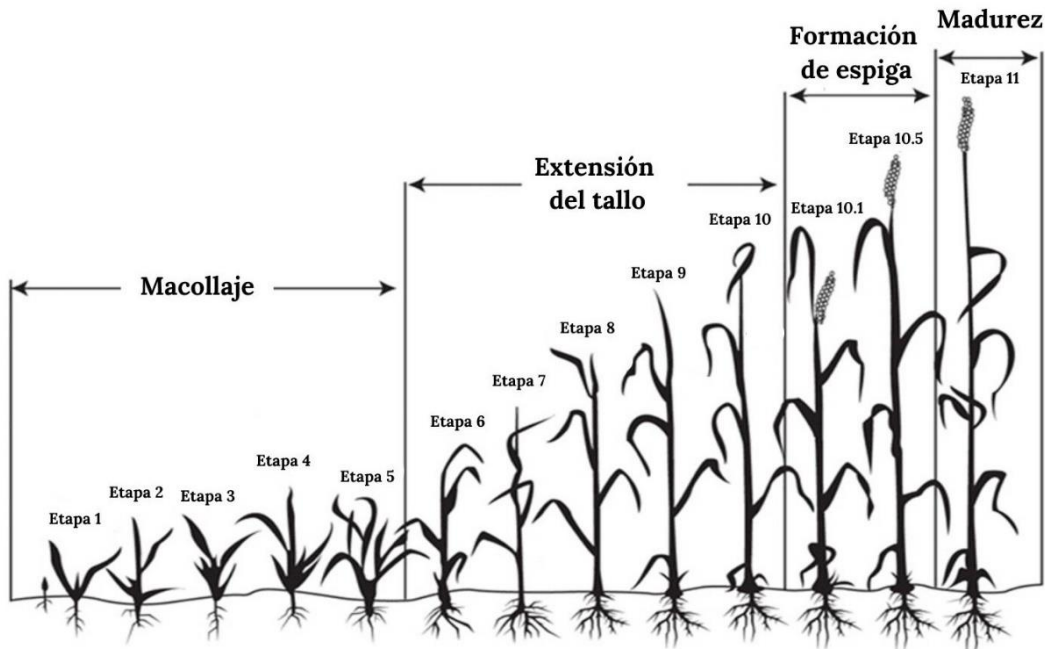


Figura 1. Fenología del trigo. Etapas 1-5 representan la emergencia y macollaje. Etapas 6-10 abarcan el crecimiento del tallo. Etapas 10.1-10.5 componen la formación de la espiga y floración. Etapa 11 es la madurez.

El estrés por calor ocurre cuando aumenta la temperatura del dosel. Esta depende de la temperatura del aire y del suelo, la pérdida de humedad y las propiedades del suelo. El aumento en los niveles de CO₂ y otros gases de efecto invernadero, conllevan a un incremento en la temperatura global, lo que impacta indirectamente en las plantas (Reyes-Santamaría *et al.*, 2023). El trigo es una planta C3, por lo que fija el CO₂ directamente de la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (Rubisco). Cuando la temperatura aumenta se lleva a cabo el cierre de los estomas, por lo que se reduce la captación de CO₂ y comienza la actividad oxigenasa de la Rubisco, lo que favorece la fotorrespiración y reduce la efectividad fotosintética (Reyes-Santamaría *et al.*, 2023).

El desarrollo del trigo se divide en dos grandes etapas; la etapa vegetativa y la etapa reproductiva. Ambas etapas son igualmente propensas al cambio climático. El impacto de las altas temperaturas en la viabilidad del polen, la fertilización y post-fertilización, conduce a una marcada disminución en el rendimiento (Fatima *et al.*, 2020; He *et al.*, 2015; Rezaei *et al.*, 2015). El estrés por calor deshidrata los tejidos vegetales, lo que afecta los meristemos de la planta, esto reduce el crecimiento, disminuye el porcentaje de macollos productivos y el número de espigas, por lo que la biomasa y el rendimiento disminuyen (Manju *et al.*, 2010).

Las altas temperaturas mínimas o nocturnas (T_n) son de gran impacto para los cultivos de trigo. El incremento en T_n incrementa la respiración de la hoja, lo que se refleja en pérdida de carbono (Impa *et al.*, 2019). Reportes recientes indican que los efectos inhibitorios de la fotosíntesis pueden surgir por tasas rápidas de senescencia de las hojas, como consecuencia de la inhibición de varias enzimas clave en el estroma cloroplástico durante la noche (Tombesi *et al.*, 2019).

Debido a las altas temperaturas el potencial hídrico de las hojas y la tasa de transpiración se ven gravemente afectados, lo que reduce la actividad fotosintética eventualmente (Farooq *et al.*, 2009; Martínez-Ballesta *et al.*, 2009). El área foliar es un elemento relacionado con la eficiencia fotosintética, la misma varía de acuerdo con la etapa de desarrollo en la que se exponga el trigo al estrés por calor. Manju y colaboradores (2010) reportaron aumento del área foliar en las plantas expuestas al calor durante la etapa vegetativa, debido a que la biomasa fue preferentemente dividida entre las hojas. En cambio, Akter y Rafiqul (2017), encontraron una reducción de la fotosíntesis al disminuir el área foliar en plantas expuestas a estrés por calor en la etapa reproductiva.

El estrés por calor afecta la membrana tilacoidal y al fotosistema II, lo que inhibe principalmente la actividad de enzimas importantes para la fotosíntesis y el transporte de electrones asociados a la membrana, lo cual resulta en una tasa fotosintética reducida (Akter y Rafiqul, 2017). Las hojas de trigo expuestas a temperaturas alrededor de los 40°C presentan un cambio irreversible en la Rubisco y la Rubisco activasa. Esto reduce la asimilación de carbono y la generación de ROS, lo que a su vez disminuye la síntesis de proteínas e inhibe la reparación del fotosistema II (Hasanuzzaman *et al.*, 2013).

La estabilidad de la membrana tilacoidal en plantas de trigo está asociada a la capacidad de tolerancia al calor. Hay algunos mecanismos morfológicos que utiliza este cereal para reducir los daños por las altas temperaturas, como la cobertura temprana del suelo y el enrollamiento de las hojas (Gupta *et al.*, 2013). La exposición al estrés por calor durante un periodo más largo aumenta el factor de elongación de la síntesis de proteínas en el cloroplasto, este aumento está asociado de igual manera con la tolerancia al calor en el trigo (Fu *et al.*, 2012).

2.2.1. Germinación y Establecimiento

Las semillas de alta calidad son esenciales para la agricultura sostenible y la seguridad alimentaria.

La producción de cultivos de cereales comienza con la germinación de semillas para establecer plántulas vigorosas y saludables en el campo. La germinación exitosa y el crecimiento de las plántulas son etapas tempranas críticas de la vida del cultivo para garantizar el establecimiento confiable del dosel y la eficiencia de la producción (Liao *et al.*, 2004; Richards *et al.*, 2002). Se espera que las semillas con alto vigor germinen rápida y uniformemente, lo que garantiza la emergencia en el campo con un retraso mínimo después de la siembra (Khan *et al.*, 2010).

En el trigo, el efecto principal del estrés por calor está en la reducción de la germinación de las semillas y el establecimiento deficiente de las plántulas (Yu *et al.* 2014). El estrés por alta temperatura degenera las mitocondrias, cambia los perfiles de expresión de proteínas, reduce la acumulación de ATP y la absorción de oxígeno en los embriones de trigo, lo que resulta en una mayor pérdida de calidad relacionada con la masa, el vigor y la germinación de la semilla (Hampton *et al.*, 2013; Balla *et al.*, 2012). El aumento de la temperatura de 1 a 2 °C reduce la masa de la semilla al acelerar su tasa de crecimiento y al acortar los períodos de llenado del grano en el trigo (Nahar *et al.*, 2010).

El estrés por calor (temperatura >30°C) en la etapa reproductiva del trigo, afecta negativamente las células de polen y las microsporas, lo que conduce a la esterilidad masculina (Freeha *et al.*, 2008). Las altas temperaturas diurnas/nocturnas de 31/20 °C, también pueden causar el encogimiento de las semillas como resultado de cambios en las estructuras de la capa de aleurona y el endospermo celular (Akter y Rafiqul, 2017). El desarrollo de las semillas de trigo se ve severamente afectado por el estrés, especialmente en la etapa reproductiva. El estrés interrumpe la meiosis, reduciendo la eficiencia de la polinización, abortando óvulos y semillas, reduciendo los días hasta la antesis (floración), dando como resultado una madurez temprana de la semilla (Zahra *et al.*, 2021).

La movilización de reservas almacenadas en la planta es vital para mantener la producción en condiciones de sequía y estrés por calor (Giri, 2019). Las plantas de trigo buscan explorar una fuente alternativa de asimilados para movilizar hacia las semillas. Las reservas de carbohidratos solubles en agua localizadas en el tallo y su mayor translocación a los órganos reproductivos son de vital importancia para apoyar el crecimiento y desarrollo de la semilla (Talukder *et al.*, 2013).

Una vez que la semilla comienza la imbibición (fase de absorción de agua), la conversión de los nutrientes de reserva y el crecimiento de las plántulas pueden ralentizarse y cesar por completo, si se exponen las semillas a temperaturas mayores a 25°C. El crecimiento y el vigor de las plántulas son particularmente sensibles a la temperatura. El peso final de las plántulas de trigo disminuye a

temperaturas superiores a 20°C, mientras que el desarrollo fásico se acelera, lo que conduce a una reducción del rendimiento final incluso cuando las temperaturas durante el resto de la temporada se restablezcan a valores óptimos (Balla *et al.*, 2012).

Las semillas que se originan de diferentes padres no solo heredan sus componentes genéticos completos, sino también sus marcas epigenéticas (Wollmann y Berger, 2012). Las modificaciones epigenéticas pueden tener efectos transgeneracionales que tienen un impacto en los rasgos adaptativos de las plantas (Lämke y Bäurle, 2017; Holeski *et al.*, 2012). La calidad de la germinación, las condiciones ambientales que influyen en este proceso y los procesos fisiológicos que tienen lugar en las plantas madre pueden tener un efecto decisivo en el desarrollo de las plántulas (Balla *et al.*, 2012). Liu y colaboradores (2020) reportaron en trigo duro, un impacto significativo en el potencial e índice de germinación en la progenie de plantas estresadas por calor en la etapa reproductiva. De igual manera, en las plántulas descendientes de plantas estresadas observaron alteraciones negativas en el vigor, específicamente en el peso fresco de los brotes y la altura de las plántulas (Liu *et al.* 2020).

Además de los nutrientes y la humedad, las fitohormonas ácido abscísico (ABA) y ácido giberélico (AG) son importantes para la germinación. Begcy y colaboradores (2018) investigaron semillas expuestas a 39 °C durante el desarrollo temprano. Estos autores reportaron valores más altos de ABA y AG en las semillas estresadas. El estrés por calor alteró el equilibrio hormonal ABA/AG, lo que fue consistente con la observación de una mayor velocidad de germinación y un establecimiento más rápido de las plántulas de arroz (Begcy *et al.*, 2018).

2.2.2. Calidad de los granos

Los granos de trigo están compuestos por carbohidratos, proteínas, fibra, lípidos, agua, vitaminas, minerales y compuestos fitoquímicos (Borneo y León, 2012). En el salvado se encuentra el mayor contenido de lípidos, vitaminas y minerales. Entre el salvado y el endospermo se encuentra la capa de aleurona, donde se concentran compuestos bioactivos del grano, ácidos fenólicos, antioxidantes, vitaminas y minerales (Rosa-Sibakov *et al.*, 2015; Zaupa *et al.*, 2014; Brouns *et al.*, 2012). El endospermo representa el 80 % del grano y está compuesto por dos nutrientes principales que son

el almidón y proteínas. El trigo en particular contiene una proteína importante para la industria llamada gluten (Kim y Kim, 2021). El germen incluye al eje embrionario y al escutelo, además contiene proteínas, grasas, vitaminas, minerales, antioxidantes, aminoácidos esenciales y ácidos grasos insaturados (Shewry *et al.*, 2013) (Figura 2).

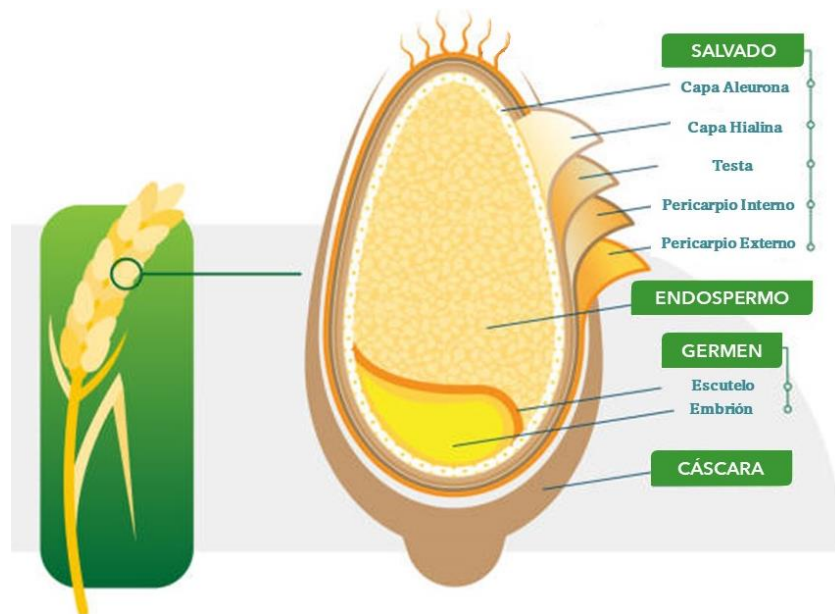


Figura 2. Morfología del grano de trigo. Autor: VECTORMINE, CREDITO: GETTY IMAGES/ISTOCKPHOTO.

El almidón es el componente principal del endospermo (70 %) en los granos de trigo y está conformado por dos tipos de α -glucanos, la amilosa y la amilopectina, que representan del 98 a 99 % del peso seco (Tester *et al.*, 2004). La amilosa es lineal y contiene alrededor de 99 % de enlaces (α 1 \rightarrow 4) y (α 1 \rightarrow 6), mientras que la amilopectina es una estructura ramificada con un 95 % de enlaces (α 1 \rightarrow 4) y un 5 % de enlaces (α 1 \rightarrow 6) (Buleón *et al.*, 1998; Mua y Jackson, 1997). Se considera que el almidón es más sensible que la proteína al estrés por calor (Chinnusamy y Khanna-Chopra, 2003). Al comienzo de la germinación, se estimula la síntesis de enzimas que degradan el almidón y las proteínas (Vetch *et al.*, 2019). En el trigo germinado el aumento en la actividad de las enzimas endógenas, como la amilasa, la proteasa y la lipasa, provoca la degradación de la proteína o el almidón, lo que da como resultado una disminución de la calidad en el grano de trigo (Wahl y Desmond, 1994).

La proteína es el segundo nutriente más abundante en el grano (10 a 15 %) (Asseng *et al.*, 2019). La concentración de proteína del grano, al igual que el rendimiento, depende de una combinación de factores como el genotipo del cultivo, el suelo, el manejo del cultivo, la concentración de CO₂ atmosférico y las condiciones climáticas (Wieser *et al.*, 2008). La concentración de proteína en el grano aumenta con el estrés por sequía y las temperaturas altas como resultado de la reducción de la acumulación de almidón (Triboi *et al.*, 2006).

Asseng y colaboradores (2019) a través de modelos de simulación observaron que las altas temperaturas durante el periodo de llenado de grano redujeron la biomasa, mientras que el CO₂ elevado aumentaba la biomasa y el rendimiento. Además, observaron que el cambio relativo en el rendimiento de grano se correlaciona positivamente con el cambio en la concentración de proteína del grano, incluso con un suministro limitado de nitrógeno. Estos mismos autores mencionan que el impacto del cambio climático en la concentración de proteína y rendimiento del grano varía entre las temporadas de cultivo y las ubicaciones, al igual que la respuesta al cambio climático y el impacto de la combinación de rasgos de adaptación (Asseng *et al.* 2019). Sin embargo, el cambio climático y la combinación de rasgos de adaptación podrían conducir a un aumento en la concentración de proteína del grano en lugares con poca lluvia, particularmente en aquellos lugares donde se prevé que disminuya el rendimiento.

El estrés por calor en las plantas de trigo impacta en la calidad de los granos, esto debido a la disminución de la removilización de nutrientes (Iqbal *et al.*, 2017). La temperatura óptima para la anthesis del trigo y el período de llenado del grano está entre 20 y 25°C. La tasa de llenado del grano de trigo se reduce cuando se expone a temperaturas superiores a 30°C durante estas dos etapas, lo que resulta en un menor rendimiento y calidad (Barnabás *et al.*, 2008; Stone y Nicolas, 1995). El estrés por calor en conjunto con el estrés hídrico interrumpe la división celular en el endospermo central y periférico, lo que reduce la anchura y la longitud del endospermo, además de reducir el grosor del pericarpio (Kaur *et al.*, 2011). Lu y colaboradores (2019) encontraron que el estrés por calor y sequía, solos o en combinación, reducen las actividades enzimáticas de la pirofosforilasa ADP-Glc, las sintasas de almidón, la sintasa de sacarosa y las enzimas ramificadoras de almidón, así como también la expresión genética de enzimas vinculadas con la conversión de sacarosa en almidón, reduciendo el contenido de almidón (Lu *et al.* 2019).

La movilización de reservas almacenadas es vital para mantener la producción en condiciones de sequía y estrés por calor terminal (Giri, 2019). En caso de limitación de la fuente de reservas

inducida por el calor, las plantas buscan explorar una fuente alternativa de asimilados para removilizarse hacia los granos. En este momento, las reservas de carbohidratos solubles en agua en los tallos y su mayor translocación a los órganos reproductivos son de vital importancia para apoyar el crecimiento y desarrollo del grano (Talukder *et al.*, 2013). La aplicación de micronutrientes, como Mn (manganeso), Se (selenio) y B (boro), y de macronutrientes, como K (potasio) y Ca (calcio), pueden modular la apertura y el cierre estomático, contribuir a los procesos metabólicos y fisiológicos, ayudan a preservar el alto contenido de agua en los tejidos de las plantas y aumentan la tolerancia al estrés por calor (Waraich *et al.*, 2012).

El desarrollo del grano de trigo se ve severamente afectado bajo el estrés por calor e hídrico, especialmente en las etapas de arranque y antesis, interrumpiendo la meiosis, reduciendo la eficiencia de la polinización, abortando óvulos y semillas, reduciendo los días hasta la antesis y la madurez, dando como resultado una madurez temprana de la semilla (Asseng *et al.*, 2019). Las características beneficiosas, como sistemas de raíces profundas, conductancia hidráulica óptima, aristas largas, estomas densos, regulación circadiana, sobreexpresión de proteínas de choque térmico, partición y removilización de carbohidratos y asimilados, y la reducción de EROs pueden mejorar los efectos negativos causados por el estrés (Asseng *et al.*, 2019).

2.2.3. Rendimiento

El aumento del promedio de 1°C de temperatura resulta en la disminución del 7 % en la producción de trigo (Sonkar *et al.*, 2019). Esto en parte es debido a que los días de emergencia, antesis y maduración se reducen en aquellas plantas de trigo expuestas al estrés por calor (Fatima *et al.*, 2020). Las altas temperaturas aceleran el desarrollo del cultivo, acortan el periodo de crecimiento y eso finalmente disminuye el rendimiento. La respuesta hacia el estrés por calor varía de acuerdo con el tiempo, etapa e intensidad a la que se expongan las plantas de trigo (Manju *et al.*, 2010).

El acortamiento de la duración del crecimiento, particularmente la duración del crecimiento vegetativo debido a las altas temperaturas resulta en un menor número de espigas por planta y en la reducción en el porcentaje de tallos productivos. Mientras que la exposición de las plantas al estrés por calor durante el llenado de grano, reduce el rendimiento al incrementar la esterilización

del polen y en consecuencia el número de granos por espiga y el peso de los mismos (Manju *et al.*, 2010).

En un clima más cálido, el período de crecimiento es más corto, por lo que hay menos tiempo para interceptar la luz para la fotosíntesis, lo que resulta en una menor acumulación de biomasa y menores rendimientos (Asseng *et al.*, 2019). Para adaptar los cultivos a un clima más cálido, el período de crecimiento podría extenderse retrasando la antesis. Sin embargo, el llenado de grano ocurre durante el período cálido de la temporada en la mayoría de las regiones productoras de trigo (Asseng *et al.*, 2019), por lo que el rendimiento podría verse reducido debido al efecto negativo de temperaturas aún más altas en los procesos sensibles de producción de trigo.

A través de simulaciones por modelos, se observó que las adaptaciones en los cultivos que benefician el rendimiento ante el cambio climático no son positivas para todos los aspectos de la calidad del grano (Myers *et al.*, 2014). Las regiones que probablemente se vean afectadas negativamente por el aumento de temperatura, son las regiones de latitudes bajas y medias, lugares donde las poblaciones están creciendo y la demanda del alimento aumenta alarmantemente (Ritchie *et al.*, 2023; Godfray *et al.*, 2010).

2.3. El Trigo y la Panificación

El trigo es el tercer cultivo (después del maíz y frijol) de bajo costo que sustenta la dieta mexicana. La calidad de la harina de trigo se basa en propiedades químicas, físicas y de procesamiento, las cuales dependen principalmente de la genética de las variedades de este cereal. Sin embargo, estas propiedades pueden alterarse parcialmente por las condiciones agronómicas durante el desarrollo del cultivo (fecha de siembra, fertilización, nutrientes del suelo, etc), así como por los factores ambientales de temperatura, disponibilidad de agua y fotoperiodo, entre otros (Peña *et al.*, 2002).

Desde hace unos años, las harinas integrales (compuestas por granos enteros) presentan un incremento en la demanda industrial, debido al aumento en las preferencias de consumo de alimentos con alto contenido de fibra y valor nutricional. El salvado contiene del 30 al 50 % de la fibra dietética requerida en la industria de la panificación (Sibakov *et al.*, 2013). Sin embargo, la incorporación de fibra a la harina puede tener efectos negativos en la textura y sabor del pan,

específicamente en la masa, la cual por adición de salvado aumenta la viscosidad, disminuye la tolerancia a la fermentación, el volumen del pan y la suavidad de la miga (Pomeranz *et al.*, 1977). Debido a esto, actualmente se llevan a cabo estudios para modificar la proporción en los componentes de la fibra y determinar los cambios en las propiedades de los alimentos (Jacobs *et al.*, 2015).

En la capa externa del grano de trigo, se encuentran compuestos orgánicos que modifican los procesos de panificación, como es el caso de ácidos fenólicos. Estos pueden presentarse en fracciones solubles libres o conjugadas, las cuales contribuyen a las actividades antioxidantes. Algunos estudios reportan la presencia de ácido 4-hidroxibenzoico, ácido sirínico, ácido vainílico, ácido p-cumárico, ácido ferúlico y ácido sinápico, como los principales (Tian *et al.*, 2021). Estos mismos autores reportan una relación directa entre la fermentación y los ácidos fenólicos, ya que, la actividad de la levadura puede tanto consumir como transferir determinados ácidos fenólicos durante el proceso de fermentación. En los productos hechos con harina integral, la composición de ácidos fenólicos en la corteza y la miga del pan, varían significativamente.

El rendimiento de la harina para la elaboración de pan depende principalmente de las propiedades del almidón y de las proteínas por su naturaleza polimérica que confiere mayor agregación y torsión a la harina (Guo *et al.*, 2014; Quayson *et al.*, 2016). Los granos de trigo presentan tejidos periféricos residuales adyacentes al tejido aleurona, los cuales también contienen proteínas de gluten (gliadinas y gluteninas) capaces de modificar los parámetros de panificación. Además, pueden tener una capa subaleurona, donde se reporta un mayor contenido de gluteninas de bajo peso molecular en comparación con el endospermo interno (Nelson y McDonald, 1977; Kent, 1966; Tosi *et al.*, 2011). Las proteínas del gluten modifican la torsión máxima y el tiempo de pico máximo (Tiempo Óptimo de Amasado) de la harina (Marti *et al.*, 2015; Koehler *et al.*, 2007). El calor, contrario a la sequía, afecta la fuerza del gluten al cambiar la distribución de las gliadinas y gluteninas solubles e insolubles (Guzman *et al.*, 2016).

Por otro lado, el almidón comprende la mayor parte de la harina de trigo, por lo que los componentes del almidón forman parte importante del comportamiento de la masa. Dentro de los amiloplastos la relación amilosa/amilopeptina afecta la estructura y las propiedades del almidón, lo que se refleja en la panificación (Zeeman *et al.*, 2010). Según lo reportado por Zi y colaboradores (2019) para la obtención de pan de buena calidad se requiere de 18.5 a 21.5 % de amilosa y de 45.5 a 48.5 % de amilopeptina, además de una mayor proporción de cadenas cortas de amilopeptina (2

a 10 grados de polimerización). Los gránulos grandes (tipo A) de almidón presentan un mayor contenido de amilosa, mientras que los gránulos pequeños (tipo B y C) contienen menos amilosa, lo que afecta la funcionalidad de la harina (Li *et al.*, 2011; Niu *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2010; Wani *et al.*, 2010).

El almidón es de difícil digestión para los humanos, por lo que actualmente se proponen estrategias para facilitar este proceso. El método más utilizado es la molienda de los granos a un tamaño de partícula de 180 μm , con el fin de romper la pared celular y liberar los gránulos de almidón, lo que aumenta el contacto entre el almidón y las amilasas (Korompokis *et al.*, 2019). Otro método es la germinación de los granos, lo que promueve las actividades enzimáticas y mejora la digestión. Se reporta que este proceso biotecnológico podría presentar mejores características en el volumen específico del pan y la suavidad de la miga en harinas integrales (Cardone *et al.*, 2020b; Poudel *et al.*, 2019).

El contenido de micronutrientes ha disminuido en las cruzas modernas. Aunado a esto, el estrés por calor en el trigo disminuye el contenido de hierro y zinc, lo que impacta negativamente en la nutrición actual (Guzmán *et al.*, 2016; Fan *et al.*, 2008).

3. HIPÓTESIS

Los genotipos de trigo tolerantes al estrés por calor cultivados en el Valle del Yaqui no presentan cambios significativos en el contenido y calidad de almidón y proteínas, así como tampoco en el porcentaje de germinación y rendimiento final, que se manifiestan en los genotipos de trigo susceptibles.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo General

Evaluar el efecto de estrés por calor en parámetros bioquímicos, fenológicos y fisiológicos de genotipos tolerantes y susceptibles de trigo panadero cultivado en el Valle del Yaqui.

4.2. Objetivos Específicos

Analizar las diferencias en los parámetros fisiológico (biomasa, germinación, viabilidad, establecimiento y área foliar) entre genotipos tolerantes y susceptibles en semillas de trigo provenientes de plantas sometidas a estrés por calor.

Evaluar el efecto del estrés por calor en la calidad del grano producido por los genotipos tolerantes y susceptibles de trigo previamente sometido a estrés por calor.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Material Biológico

En este estudio se utilizaron granos de seis genotipos de trigo, cuyo pedigree se muestra en el Cuadro 1. Los genotipos se cultivaron en parcelas de 3,2 m² en el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en el Valle del Yaqui, Sonora. Las fechas de siembra fueron diciembre de 2020 (control), enero de 2021 (estrés por calor durante la etapa reproductiva) y octubre de 2021 (estrés por calor durante la etapa vegetativa). Los genotipos se sembraron un diseño de bloques completamente al azar, con cuatro repeticiones cada uno.

Cuadro 1. Genotipos de trigo utilizados en este trabajo

Genotipo	Pedigree	CID	SID	GID
22	SOKOLL	334948	266	3825355
23	WEEBILL1	260140	83	2448314
01	SOKOLL/WBLL1	460354	127	6056138
04	SOKOLL/WBLL1	460354	132	6056143
06	SOKOLL/WBLL1	460354	548	6676763
26	ROELF07/4/BOW/NKT//CBRD/5/FRET2/TUKU TU//FRET2	na	na	na

Las temperaturas promedio máximas/mínimas durante la siembra fueron de 26°C/7°C para el grupo control, 25°C/6°C para el grupo de estrés por calor en la etapa reproductiva (RHS) y de 35°C/17°C para el grupo de estrés por calor en la etapa vegetativa (VHS). Las temperaturas promedio durante la etapa de llenado de grano fueron de 28°C/8°C para el grupo control, 31°C/11°C para el grupo RHS y 27°C/9°C para el grupo VHS (Figura 3).

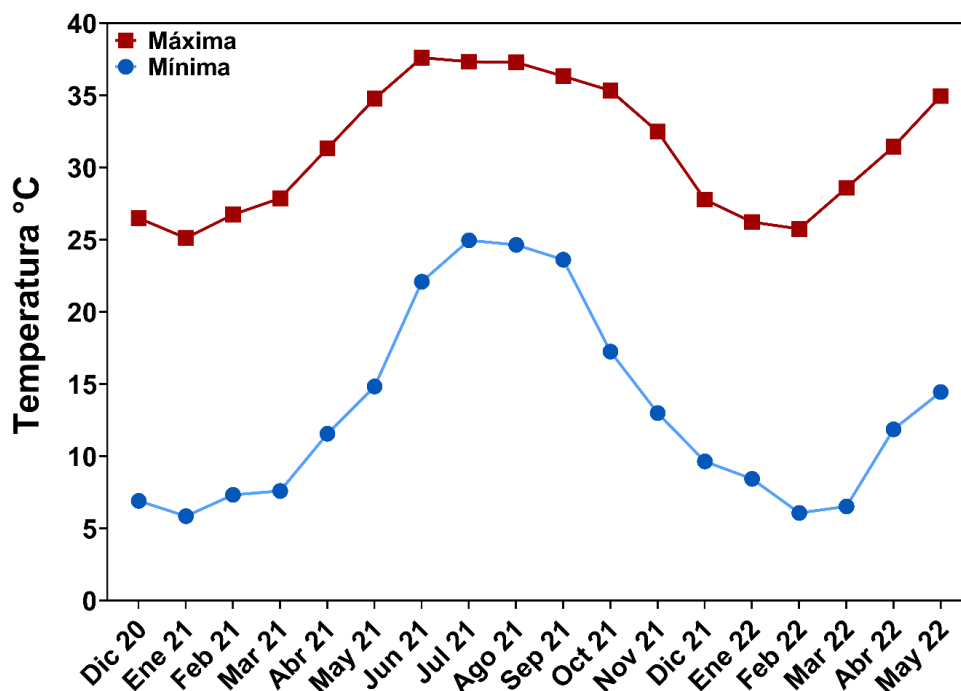


Figura 3. Temperaturas máximas y mínimas de los tres ciclos de cultivo en el Valle del Yaqui. Diciembre 2020 (control), enero 2021 (estrés por calor en la etapa reproductiva), septiembre 2021 (estrés por calor en la etapa vegetativa).

En la etapa de madurez se cosecharon cinco plantas por réplica de cada genotipo, estas se colocaron en bolsas de papel para ser transportadas a las instalaciones del Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo (CIAD). Se pesaron y midieron la longitud del tallo, así como de la espiga. Las espigas se desgranaron manualmente, para posteriormente contabilizar y pesar las semillas en cada fecha de siembra.

5.2. Germinación y Viabilidad de las Semillas

Se seleccionaron 30 semillas al azar provenientes de plantas que estuvieron sometidas a estrés por calor tanto en la etapa reproductiva como en la vegetativa, así como 30 semillas de plantas no estresadas (control). Se distribuyeron en tres réplicas por genotipo de cada fecha de siembra. Las semillas se esterilizaron siguiendo el protocolo de Cabral-Torres (2014). Para lo cual, se lavaron con Tween20 al 0.05 % durante 30 minutos con agitación suave constante. Posteriormente, se

lavaron tres veces con agua destilada estéril por 30 minutos en agitación suave constante. Después, se lavaron con PPM (Preservative Plant Mixture) al 10 % durante 30 minutos con agitación suave constante. Para finalizar, se lavaron 3 veces más con agua destilada estéril por 30 minutos (Cabral-Torres, 2014).

Las semillas se germinaron sobre papel filtro en cajas Petri con agua destilada estéril durante 72 h a 22 °C. Se utilizaron tres réplicas por grupo con diez semillas por réplica. La tasa de germinación (TG) se determinó como el número de semillas germinadas en 72 h/total x 100 %. El potencial de germinación (PG) se determinó como el número de semillas germinadas en 24 h/número total de semillas x 100 %. El índice de germinación (IG) se determinó como $\Sigma(nt/dt)$, donde Σ representa la sumatoria, nt representa el número de semillas germinadas en el día t y dt representa los días de germinación (Begcy *et al.*, 2018).

Una vez expuesto el coleóptilo y la radícula, las semillas se mantuvieron en un periodo de luz oscuridad de 12 h cada uno, para estimular la síntesis de clorofila. Tras el comienzo del desarrollo de la primera hoja, las plántulas se colocaron en charolas con tierra, donde se mantuvieron en fotoperiodos de 12 h. Se monitoreó el desarrollo de las plántulas durante 5 días. El porcentaje de viabilidad de las plántulas se calculó usando la siguiente fórmula:

$$\text{Porcentaje de viabilidad de las plántulas} = \left[\frac{\text{Número de plántulas con la primera hoja}}{\text{Número de semillas germinadas}} \right] \times 100$$

Para calcular el establecimiento de las plántulas se siguió la siguiente fórmula:

$$\text{Porcentaje de estabilidad de las plántulas} = \left[\frac{\text{Número de plántulas con la segunda hoja}}{\text{Número de semillas germinadas}} \right] \times 100$$

Para obtener el área foliar de la hoja se midió el largo y el ancho de la segunda hoja de nueve plántulas por genotipo de cada fecha de siembra. Posteriormente se aplicó la siguiente fórmula:

$$\text{Área foliar} = [\text{Largo de la hoja}][\text{Ancho de la hoja}] \times F$$

Donde F es el factor que se aplica por intervalo de ancho de la hoja. Se consideró una F de 0.95 para las hojas de 2 a 4 mm de ancho y una F de 0.89 para las hojas de 4 a 6 mm de ancho (Duchemin *et al.*, 2006; Owen, 1968).

5.3. Preparación de Harina de Trigo y Análisis Proximal

La harina se obtuvo a partir de los granos enteros (40 g de cada genotipo y cada fecha de siembra) los cuales se molieron en un molinillo IKA M20 (USA) y enseguida se pasaron por un tamiz US 40.

La proteína total de los granos de trigo de cada genotipo se midió por micro-Kjeldahl ($N \times 5.7$) según el método AACC (2000), y la humedad y las cenizas siguiendo los métodos AOAC (2000, 1998). Todas las mediciones se realizaron por triplicado.

El contenido de almidón se determinó con el kit comercial de Megazyme, ensayos K-TSTA (Ireland International, Ltd., Bray, Irlanda) de acuerdo con el procedimiento descrito por el fabricante (McCleary *et al.*, 1994).

5.4. Propiedades Reológicas y Perfil de Textura del Pan

5.4.1. Molienda

Los granos enteros (230 g de cada genotipo y cada fecha de siembra) se molieron en un molino CT 293 Cyclotec™. La harina se pasó por una malla de 1.0 mm, para obtener un tamaño de partícula uniforme.

5.4.2. Tiempo óptimo de Amasado (TOA)

La masa se colocó en un Mixógrafo (National Mfg. Co. Lincoln, NE, USA) durante 8 min. Se consideró como el tiempo óptimo de amasado (TOA) al tiempo en el punto más alto de la curva en el mixograma. El procedimiento se realizó para cada genotipo por fecha de siembra.

5.4.3. Proceso de Panificación

La panificación se llevó a cabo con el método 10-10.03 (AACC, 2000). Los ingredientes (harina, levadura, solución azúcar-sal, manteca vegetal y agua) se mezclaron en el recipiente del Mixógrafo hasta alcanzar el TOA. La masa obtenida se colocó en una cámara de fermentación a una temperatura de 30 °C y a una humedad relativa del 90 % por 40 min. Posteriormente, se pasó al horno para su cocimiento a 210 °C durante 17 min.

Después de su horneado, el pan se pesó en una balanza (Sartorius Basic, Modelo BA 210, Göttingen, Deutschland). Finalmente, el volumen del pan se calculó según el método 10-05.01 de la AACC (2000) por medio de desplazamiento con la semilla de colza.

5.4.4. Perfil de Textura (TPA)

La miga de cada muestra se cortó en 1.5 cm de alto. Para el TPA se utilizó un texturómetro TA-XT2 (Texture Analyser Stable Micro Systems, Surrey, UK), con la celda de carga de 25 kg y el dispositivo TA40 (40 mm de diámetro). La velocidad del proceso fue de 1.7 mm/s para comprimir la miga el 50 % de su altura. Los parámetros obtenidos de este proceso fueron: dureza, elasticidad, cohesividad, viscosidad, masticabilidad y resiliencia (Verdú *et al.*, 2015).

5.4.5. Determinación de Color

La diferencia del color de la miga se determinó con un Colorímetro Konica Minolta (Modelo Chroma Meter CR-400, Minolta Sensing, Inc., Osaka, Japón). Los parámetros evaluados fueron: L* (Luminosidad), a* (variación de rojo a verde) y b* (variación de amarillo a azul) (Gilbert, 2002).

5.5. Análisis Estadístico

Se aplicó un ANOVA de dos vías ($p < 0.05$) utilizando el software GraphPad Prism 8, seguido de las pruebas de comparaciones múltiples de Dunnett (95 % de nivel de confianza). En figuras y cuadros, diferentes símbolos expresan resultados significativamente diferentes entre el control y los tratamientos con calor ((* $p < 0.05$; (** $p < 0.01$; (***) $p < 0.001$; (****) $p < 0.0001$).

Se calculó la correlación del contenido de almidón total de los granos y la viscosidad del pan con la prueba de Pearson.

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP), donde se incluyeron 9 parámetros (TG, PG, IG, V, E, PT, AT, C, H y PMG). El análisis se llevó a cabo utilizando el programa R Studio.

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1. Morfología de las Semillas

Las semillas progenie de plantas cultivadas bajo temperatura óptima (control) y bajo condiciones de estrés por calor, se utilizaron para analizar los cambios en la morfología, la tasa de germinación (TG), el potencial de germinación (PG) y el índice de germinación (IG). La etapa fenológica en la cual se presentó el estrés por calor produjo cambios morfológicos distintivos en las semillas de trigo, sugiriendo una afectación de la formación y llenado del grano. El estrés por calor durante la etapa reproductiva (RHS) indujo la formación de semillas más alargadas, delgadas y una textura más rugosa en la superficie del pericarpio que las producidas en condiciones normales o grupo control (Fig. 4). En cambio, la inducción del estrés en la etapa vegetativa (VHS) tuvo como efecto la formación de granos con semillas más redondeadas y particularmente desarrollaron una coloración más oscura y algunas semillas presentaron una mancha negra en la base (ej. G04). Se informaron resultados similares en semillas de arroz, donde el estrés por calor moderado (35 °C) durante el desarrollo temprano, reduce significativamente el tamaño final en las semillas maduras y una mancha negra en la punta de esta (Begcy *et al.*, 2018).

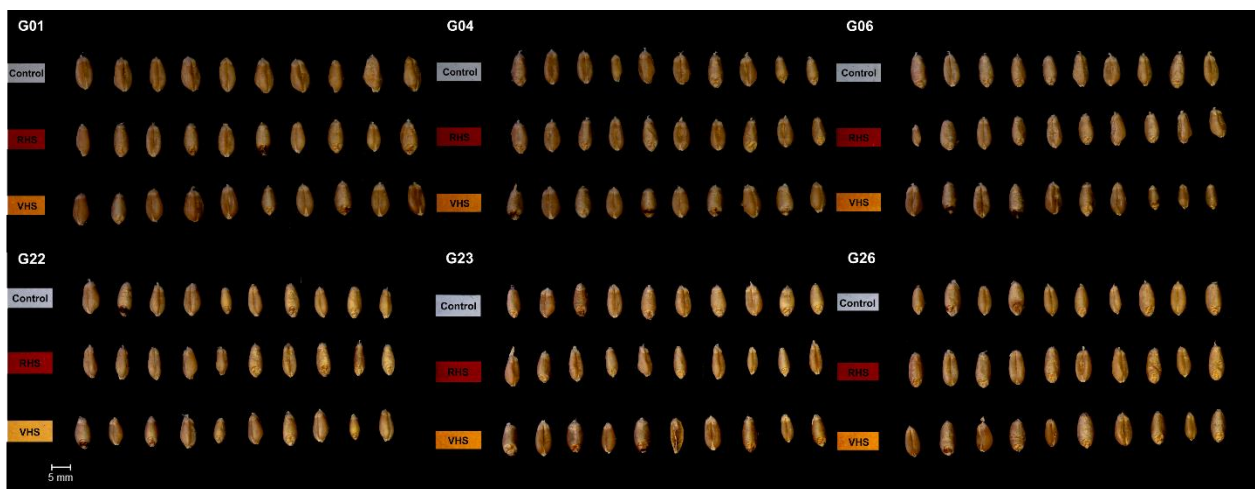


Figura 4. Cambios morfológicos en las semillas progenie de plantas estresadas con calor. Estrés por calor en la etapa vegetativa (VHS) y en la etapa reproductiva (RHS)

6.2. Composición Química de los Granos

Se analizó el impacto del estrés por calor en el peso de los granos de RHS y VHS, a través del peso de mil granos (PMG). Los resultados para RHS mostraron una disminución significativa en PMG en todos los genotipos, excepto en el G26 (Cuadro 2). Esta disminución varió del 14 al 25 %, siendo G04 el genotipo que presentó la mayor disminución en PMG.

En la progenie VHS ocurrió lo contrario, al aumentar significativamente el PMG del 12 al 17 % en cuatro de los seis genotipos de trigo, mientras que G06 y G22 mantuvieron el PMG. El incremento en PMG indica que, la exposición a calor en la etapa vegetativa indujo un mejor llenado de grano, pero una disminución en el rendimiento. Es importante señalar que, si bien este aumento en densidad del grano sugiere una ventaja para la industrialización del trigo por ganancia de peso específico, se requieren la medición de otros parámetros indicadores de la calidad de la harina para definir el cumplimiento de los estándares de calidad que demanda el procesamiento de alimentos. Adicionalmente a las afectaciones funcionales de la harina, se sabe que el estrés por calor afecta la calidad nutricional del grano de muchos cereales y leguminosas debido a la limitación de asimilados y la menor removilización de nutrientes (Scotti-Campos *et al.*, 2022).

Cuadro 2. Peso de Mil Granos de la progenie de plantas estresadas con calor en las etapas vegetativa (VHS) y reproductiva (RHS)

Genotipo	Peso de Mil Granos (g)		
	Control	RHS	VHS
01	56.3 ± 2.9	48.1 ± 3.8 ^{***}	64.0 ± 1.7 ^{***}
04	54.4 ± 0.3	40.7 ± 4.5 ^{****}	62.8 ± 1.8 ^{***}
06	55.5 ± 2.6	43.2 ± 2.0 ^{****}	59.2 ± 2.8 ^{ns}
22	49.4 ± 2.4	42.7 ± 1.5 ^{**}	50.4 ± 1.6 ^{ns}
23	47.3 ± 1.9	39.8 ± 2.7 ^{**}	53.2 ± 2.6 [*]
26	46.2 ± 3.1	48.8 ± 2.0 ^{ns}	54.1 ± 1.6 ^{***}

Significancia: (*) p<0.05; (**) p<0.01; (***) p<0.001; (****) p< 0.0001; (ns) no significativo.

En el presente estudio se analizaron algunas variables para definir las afectaciones en la composición del grano y en la calidad de la harina de cada genotipo. La harina de granos progenie

de RHS y VHS disminuyó significativamente el porcentaje de sólidos totales en todos los genotipos con respecto a la harina de granos del grupo control (Fig. 5A). Por el contrario, en todos los genotipos el porcentaje de humedad aumentó significativamente en las harinas de VHS y RHS (Fig. 5B), mientras que el porcentaje de cenizas solo aumentó en RHS en todos los genotipos (Fig. 5C).

Los resultados muestran que el estrés por calor en la etapa reproductiva tiene un impacto en el contenido de cenizas. Se observó un incremento en el contenido de cenizas en la harina de granos de RHS, mientras que, en otros estudios en distintos genotipos de trigo, reportaron una disminución en el contenido de ceniza en granos de plantas expuestas a estrés por calor durante la etapa reproductiva (Kim y Kim, 2021). Sin embargo, es posible que el contenido de ceniza pueda servir como indicador de la capacidad de germinación de nuestros genotipos de trigo considerando que mide la acumulación de minerales en los granos, entre ellos magnesio, fósforo y calcio, que representan nutrientes importantes en los procesos de germinación y el desarrollo de las plántulas. El almidón y la proteína son los dos principales nutrientes del grano, los cuales representan el 70 y 20 %, respectivamente, del peso total del grano (Zahra *et al.*, 2021; Zhao *et al.*, 2022). El estrés por calor afecta muy poco la concentración de proteína de grano en el trigo; sin embargo, una concentración elevada de CO₂ puede aumentar la cantidad total de proteína en el grano (Impa *et al.*, 2019; Scotti-Campos *et al.*, 2022).

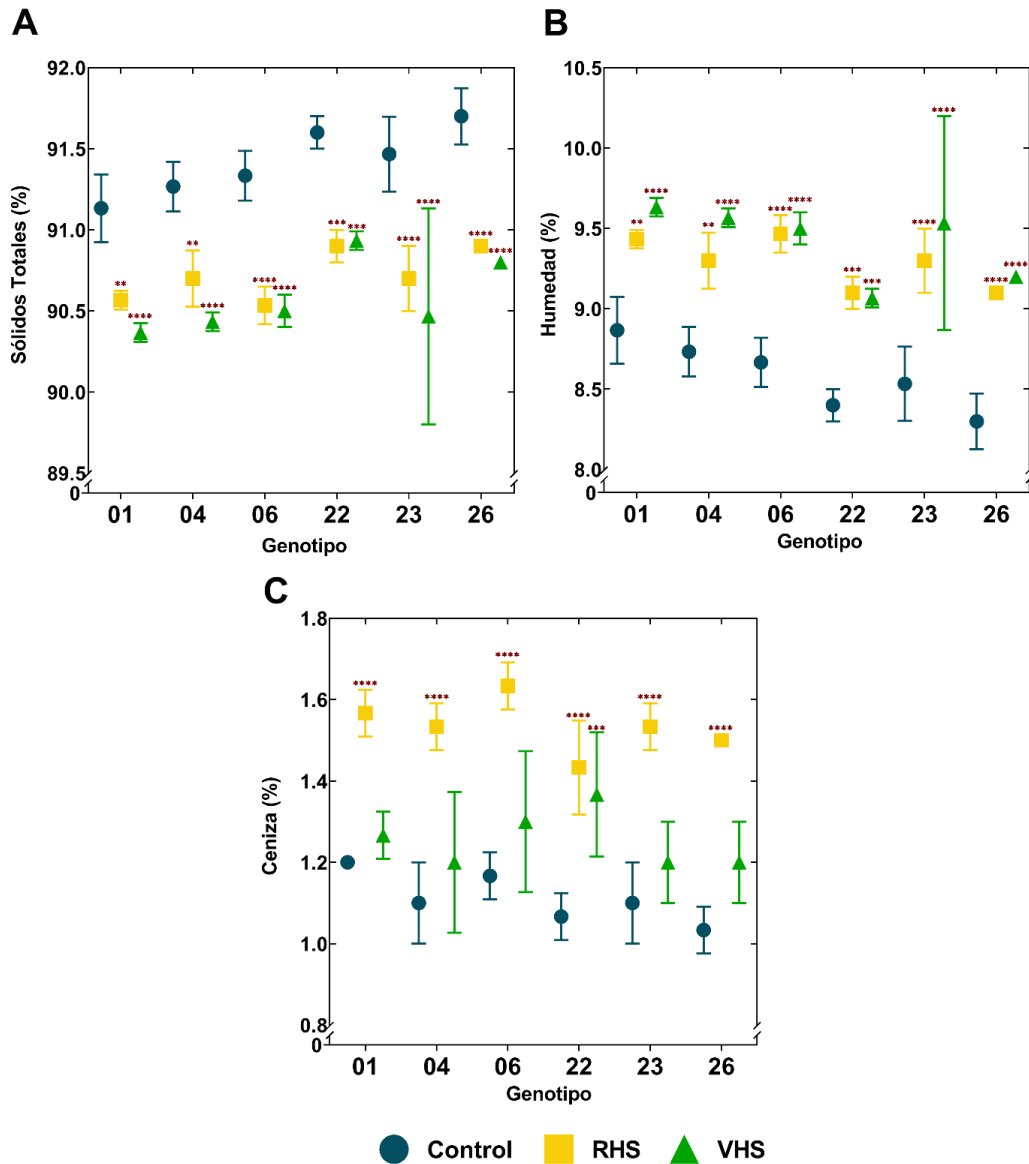


Figura 5. Análisis proximal de los granos progenie de plantas estresadas con calor. Cambios en el porcentaje de A: sólidos totales; B: humedad y C: ceniza en la harina producto de los granos progenie de plantas expuestas a estrés por calor en las etapas vegetativa (VHS) y reproductiva (RHS). Significancia: (*) $p < 0.05$; (**) $p < 0.01$; (***) $p < 0.001$; (****) $p < 0.0001$.

En el presente estudio, el contenido total de proteína de la progenie RHS disminuyó significativamente en el G22 (2.6 %); mientras que G06, G23 y G26 mostraron una tendencia a disminuir (0.9 %, 0.8 %, 1.1 %, respectivamente) en contraste con el grupo control (Fig. 6A). En la progenie VHS, el contenido de proteína total no mostró diferencias significativas entre los granos estresados y los del control. En trigo, el estrés por calor reduce la removilización de N_2 (Asthir

et al., 2013), lo que podría explicar la disminución en el contenido de proteína en la progenie RHS. El estrés por calor limita significativamente la biosíntesis de almidón en los granos de trigo, pero provoca un aumento en el azúcar y las proteínas solubles totales (Akter y Rafiqul, 2017; Sumesh *et al.*, 2008). Asimismo, las altas temperaturas en el período previo a la antesis aumentan la translocación de carbohidratos del tallo al grano, lo que resulta en una menor reducción del contenido de almidón en los granos (Liu *et al.*, 2011). El contenido total de almidón aumentó significativamente en los genotipos G04 (8 %), G06 (13 %) y G23 (12 %) en la progenie RHS, mientras que en la progenie de VHS, aunque el contenido de almidón tendió a aumentar, solo fue significativo en el genotipo G06, aumentando en un 6 % (Fig. 6B).

Estos resultados concuerdan con otros estudios donde se obtuvo un aumento significativo de almidón en granos de plantas expuestas a choque térmico por encima de 30 °C, además de una limitada acumulación de materia seca en el grano de trigo (Balla *et al.*, 2011). El contenido de azúcares totales tiende a aumentar en los granos de trigo de plantas expuestas a estrés por calor, pero la proporción de cada azúcar (estaquiosa, sacarosa, fructosa, rafinosa, glucosa, manitol) varía en cada genotipo (Kim y Kim, 2021).

El estrés por calor durante el desarrollo del grano en los cereales puede tener una influencia sustancial en el tamaño del grano y la absorción de nutrientes (Balla *et al.*, 2012), que luego puede ser decisivo para la capacidad de germinación de las semillas y la viabilidad de las plántulas (Rodríguez *et al.*, 1999).

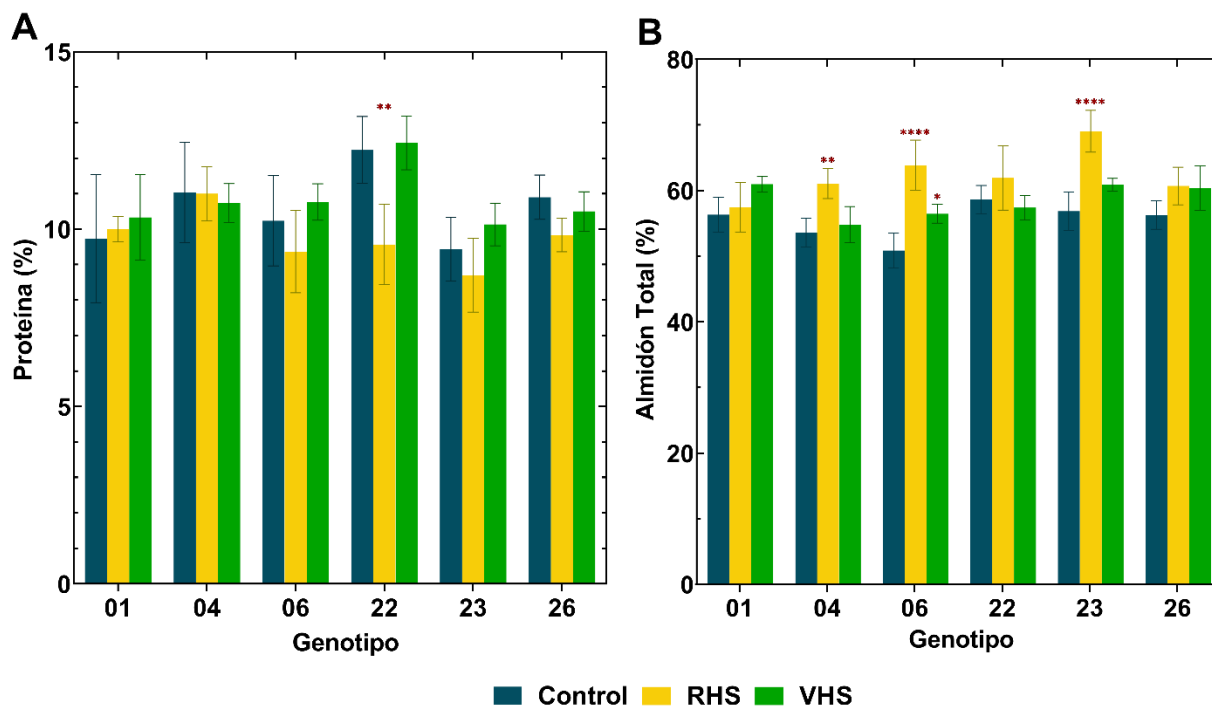


Figura 6. Efecto del estrés por calor en el contenido de proteína y almidón total en granos de trigo. A) Cambios en contenido de proteína (%) y B) contenido de almidón total en la harina producto de granos progenie de plantas expuestas a estrés por calor en las etapas vegetativa (VHS) y reproductiva (RHS). Significancia: (*) $p < 0.05$; (**) $p < 0.01$; (***) $p < 0.001$; (****) $p < 0.0001$.

6.3. Germinación de las Semillas y Establecimiento de las Plántulas

Es crucial identificar la etapa de desarrollo en la que se encuentra la planta cuando se expone al estrés por calor. Los cereales solo pueden soportar un intervalo de temperatura que, si se supera durante la fase de floración, puede dañar la producción de semillas viables, por lo tanto, la germinación (Porter, 2005). La TG determina cuántas semillas se requiere sembrar para mantener las demandas agronómicas e industriales. El VHS impactó negativamente la capacidad de germinación de las semillas al disminuir hasta un 30 % la germinación, efecto que no se presentó en las semillas RHS. La disminución de la germinación aumenta el número de semillas requeridas para cumplir con el rendimiento esperado, provocando que los productores requieran conservar una reserva mayor de grano para el siguiente ciclo productivo y en consecuencia reduciendo la producción de semilla que se destina a la venta para la industria.

En *Triticum turgidum* L. ssp. *durum*, se ha observado que las semillas descendientes de plantas

estresadas con calor presentan disminución del PG e IG (Liu *et al.*, 2020); mientras que no se evidencian diferencias significativas en la TG de la progenie (Liu *et al.*, 2020; Shenoda *et al.*, 2021). En el presente estudio, la TG no presentó diferencias significativas en ningún genotipo de RHS y solo en dos genotipos de VHS (G23 y G26). El PG fue mayor en la descendencia de RHS desde un 3 a un 63 %, mientras que en la descendencia de VHS aumentó para los genotipos G01 (40 %), G04 (13 %) y G06 (13 %) y disminuyó para G23 (20 %) y G26 (7 %). Es importante considerar que los autores antes mencionados analizaron la progenie de plantas expuestas a estrés hídrico y térmico (calor) en la etapa de post-antesis, por lo que, al tratarse de dos tipos de estrés en una etapa específica del desarrollo podrían las semillas presentar un mayor impacto en el PG y el IG (Cuadro 3).

En el presente estudio el IG aumentó en la progenie de RHS con respecto al grupo control. En los genotipos G01 y G06, el IG aumentó 8 y 5 % respectivamente, por lo que esta diferencia fue significativa para ambos genotipos. Por otro lado, en la progenie de VHS el IG aumentó (4%) y disminuyó (4%) de manera significativa en los genotipos G01 y G23, respectivamente. El IG es un indicador de la interacción que hay entre los factores que promueven o inhiben la germinación, además de los factores que favorecen o impiden el crecimiento de la radícula (Rodríguez *et al.*, 1999). Las semillas progenie de RHS presentaron un aumento en su longitud e IG con respecto al grupo control. Mientras que las semillas progenie de VHS, fueron más pequeñas en comparación a las de RHS y mostraron un IG variado entre genotipos.

La progenie de semillas RHS que morfológicamente tuvieron una forma más alargada, presentaron una reducción en PMG (excepto G26) y un IG con tendencia a aumentar en comparación con el grupo testigo. Las semillas de la progenie VHS con forma pequeñas y redondas, presentaron un PMG que superó tanto al grupo control como a la progenie RHS y un IG con variaciones sin clara tendencia entre genotipos (Fig. 3; Cuadro 2 y Cuadro 3). Con esto se podría inferir que existe una relación entre la morfología de las semillas y los elementos requeridos para la germinación.

Los resultados indican que el PG e IG aumentan cuando el porcentaje de almidón es mayor en las semillas de la progenie de RHS, mientras que para la progenie de VHS es necesario un aumento en los porcentajes de proteína y de almidón juntos para el aumento del PG. Por tanto, es posible inferir que el almidón es el nutriente principal para obtener altos valores de PG e IG en la progenie de RHS. En cuanto a la TG, esta disminuye o aumenta en la progenie de RHS en dependencia del porcentaje de proteína en la semilla. Por otra parte, en la progenie de VHS la TG disminuye sin

importar los porcentajes de almidón y proteína.

Además, la TG varió entre genotipos. Aunque las diferencias en este parámetro no fueron significativas en la etapa RHS, este tendió a disminuir en dos genotipos (G04 y G06) previamente categorizados como tolerantes. Ambos genotipos presentaron una menor diferencia que los genotipos susceptibles cuando se compararon con el grupo control en la etapa VHS. Cabe resaltar que el genotipo G01, categorizado como susceptible, presentó el mejor comportamiento en todos los parámetros cuando se expuso a ambos tipos de estrés. El comportamiento de estos genotipos es contrario a lo esperado dada su categorización.

En otros cereales, como el arroz, la acumulación de almidón total puede contribuir al aceleramiento del desarrollo de las semillas en las primeras 24 horas (Begcy *et al.*, 2018). En este caso, la progenie de plantas estresadas presentó valores más altos en el PG e IG cuando el porcentaje de almidón era mayor en las semillas, sin embargo, esto no contribuyó a un aumento en la TG, lo que puede indicar variaciones en otros componentes importantes para la germinación.

Durante el proceso de germinación, las hormonas ácido abscísico (ABA) y giberelinas (GA) desempeñan un papel muy importante en la regulación del proceso por sus funciones de dormancia y estimulación, respectivamente. Al ser antagonistas entre sí, los niveles de cada una indican el estado de germinación de la semilla (Sun *et al.*, 2020). Es posible que el estrés por calor transitorio altere el nivel o la sensibilidad de las semillas a ABA y/o GA, y que esta alteración persista en la siguiente generación hasta que se restablezca la homeostasis hormonal, según las nuevas condiciones de desarrollo (Liu *et al.*, 2020). Por lo que la diferencia en esta relación hormonal, puede explicar la disminución en la TG de la progenie de plantas estresadas.

Cuadro 3. Tasa de Germinación (TG), Potencial de Germinación (PG) e Índice de germinación (IG) de la progenie de plantas estresadas por calor en la etapa reproductiva (RHS) y en la vegetativa (VHS).

Genotipo	TASA DE GERMINACIÓN (%)		
	Control	RHS	VHS
01	87 ± 5.8	97 ± 5.8	83 ± 11.5
04	100 ± 0.0	93 ± 11.5	97 ± 5.8
06	100 ± 0.0	97 ± 5.8	87 ± 15.3
22	97 ± 5.8	97 ± 5.8	67 ± 5.8
23	100 ± 0.0	97 ± 5.8	83 ± 11.5****
26	97 ± 5.8	100 ± 0.0	93 ± 11.5*

POTENCIAL DE GERMINACIÓN (%)			
Genotipo	Control	RHS	VHS
01	33 ± 5.8	97 ± 5.8****	73 ± 20.8***
04	73 ± 15.3	93 ± 11.5	87 ± 15.3
06	50 ± 10.0	90 ± 0.0***	63 ± 23.1
22	53 ± 15.3	80 ± 10.0*	53 ± 11.5
23	90 ± 10.0	93 ± 11.5	70 ± 10.0
26	97 ± 5.8	100 ± 0.0	90 ± 10.0

ÍNDICE DE GERMINACIÓN (%)			
Genotipo	Control	RHS	VHS
01	6 ± 0.6	10 ± 0.6****	8 ± 1.6*
04	9 ± 0.8	9 ± 1.2	9 ± 1.0
06	7 ± 0.6	9 ± 0.3**	7 ± 1.8
22	7 ± 0.4	9 ± 0.6	6 ± 0.9
23	9 ± 0.5	10 ± 0.9	8 ± 0.7*
26	10 ± 0.6	10 ± 0.0	9 ± 1.0

Significancia: (*) p<0.05; (**) p<0.01; (***) p<0.001; (****) p< 0.0001

Las plantas expuestas a estrés durante la etapa reproductiva reducen el tiempo de llenado de grano, lo que disminuye el contenido de almidón y proteínas de las semillas. Lo anterior se debe a que la síntesis de almidón es más susceptible a las altas temperaturas que la síntesis de proteína (Ullah *et al.*, 2022; Zahra *et al.*, 2021). La concentración de almidón aumentó en RHS y VHS, mientras que el contenido de proteína disminuyó sólo en RHS. El tiempo de llenado de grano se redujo en RHS. La TG de esas mismas semillas se mantuvo sin cambios significativos, con lo que se infiere que la planta destinó los recursos hacia las semillas de manera rápida y eficiente.

Las huellas epigenéticas que marcan a las plantas parentales expuestas a estrés abiótico son heredadas por la progenie, por lo que esta presenta una mejor respuesta en rendimiento y peso de los granos (Wang *et al.*, 2016). A pesar de que en el presente estudio las semillas se evalúan a partir de la etapa de madurez, sí se identificaron diferencias positivas en el desarrollo temprano, específicamente en la viabilidad, establecimiento y área foliar.

Las características morfológicas del largo y peso del tallo están relacionadas directamente con el contenido de clorofila, la estabilidad de la membrana y enzimas antioxidantes como la catalasa (Gupta *et al.*, 2013). Por lo que, una vez que las plántulas comienzan a generar su propia energía a través de la fotosíntesis, el desarrollo y sobrevivencia de estas depende completamente del funcionamiento eficiente de la maquinaria fotosintética. En este estudio los resultados de viabilidad

fueron los mismos que de establecimiento, sin diferencias significativas entre fechas de siembra, lo que indica que en los primeros días del desarrollo las plántulas no presentan un problema en la maquinaria fotosintética, en primera instancia (Fig. 7).

Sin embargo, se observaron diferencias en la longitud de las hojas, lo que indica el aceleramiento o reducción en el desarrollo de las plántulas (Fig. 8).

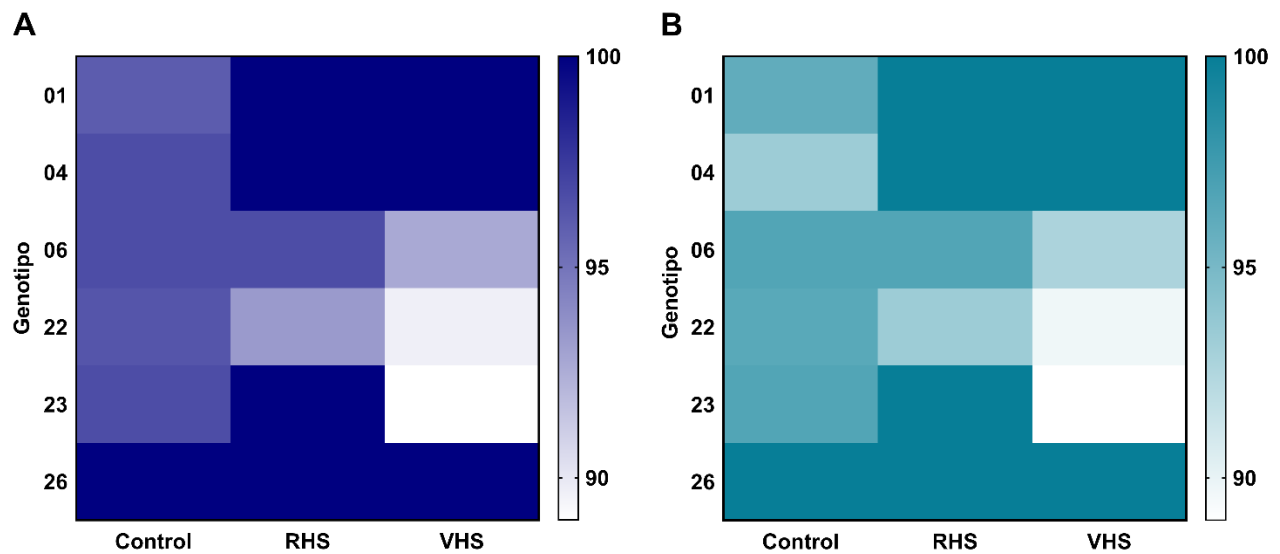


Figura 7. Efecto del estrés por calor en la viabilidad y establecimiento de las plántulas progenie. A) Viabilidad (%) y B) Establecimiento (%) de plántulas progenie de plantas expuestas a estrés por calor en las etapas vegetativa (VHS) y reproductiva (RHS).

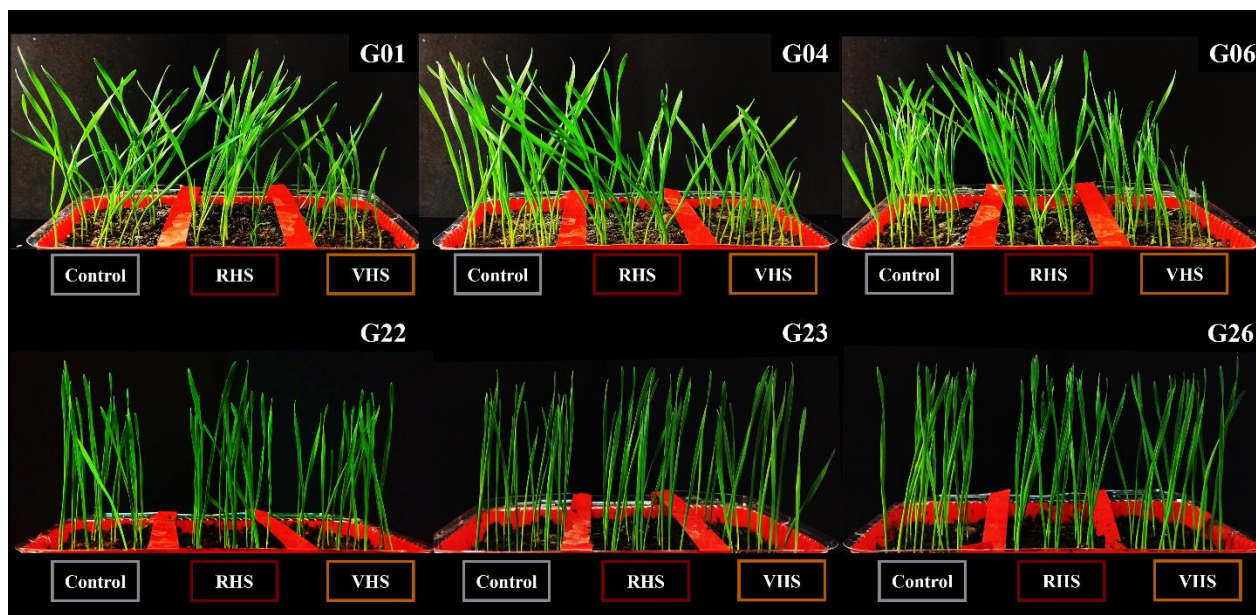


Figura 8. Efecto del estrés por calor en el desarrollo de las plántulas progenie. Progenie de plantas no estresadas (Control), progenie de plantas estresadas en las etapas vegetativa (VHS) y reproductiva (RHS).

En RHS los genotipos G01, G04, G22 y G26 mantuvieron un desarrollo similar al control, mientras que en G06 y G23 las plántulas mostraron mayor altura que las del grupo control.

En VHS los genotipos G23 y G26 tuvieron altura similar al grupo control, a diferencia de G01, G04, G06 y G22 quienes presentaron una menor altura de las plántulas con respecto al grupo control. Las evaluaciones del funcionamiento de la maquinaria fotosintética, pueden ayudar en la comprensión de los procesos relacionados con el comportamiento de las plántulas progenie. Esto puede conseguirse con las mediciones de clorofila, actividad de Rubisco y eficiencia del Fotosistema II.

En plantas expuestas al estrés en la etapa de iniciación de la espiga, la biomasa es preferentemente dividida en las hojas (Manju *et al.*, 2010). En RHS disminuye o aumenta el área foliar de las plantas de la progenie, dependiendo del genotipo evaluado. En el caso del VHS, el área foliar aumenta para todos los genotipos, lo que indica que el estrés en la etapa vegetativa causa una tasa de crecimiento acelerada, conduciendo a una mayor área foliar (Fig. 9).

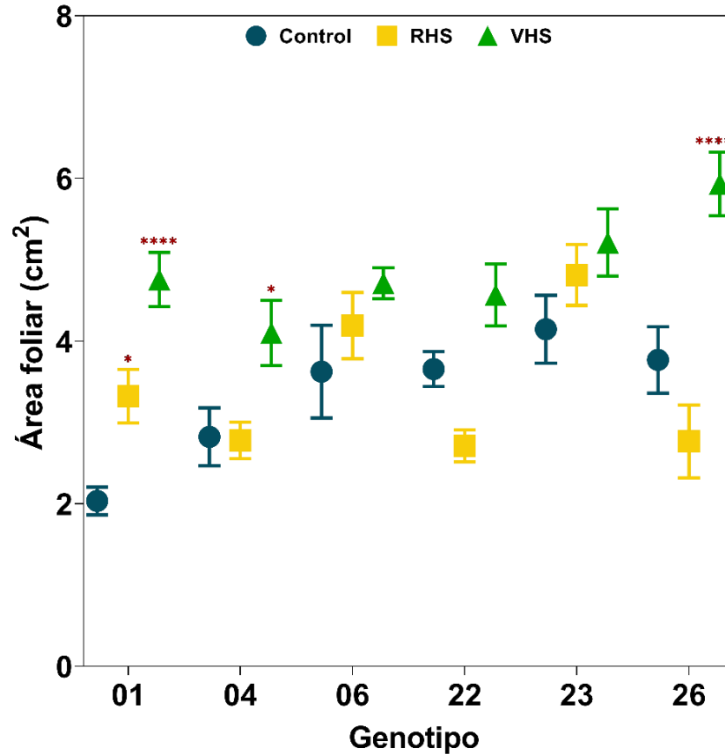


Figura 9. Efecto del estrés por calor en el área foliar de las plantas de trigo. Área foliar de la segunda hoja en plántulas de las semillas progenie de plantas expuestas a estrés por calor en las etapas vegetativa (VHS) y reproductiva (RHS). Significancia: (*) $p < 0.05$; (**) $p < 0.01$; (***) $p < 0.001$; (****) $p < 0.0001$.

Es importante señalar que en la presente investigación, ninguno de los parámetros evaluados se observan diferencias remarcables entre los genotipos, lo cuales habían sido previamente categorizados como susceptibles y tolerantes con base en rasgos agronómicos de productividad. Esto nos muestra la importancia de sumar estudios complementarios para una mejor toma de decisiones en los esfuerzos de mejoramiento genético y de selección de genotipos con tolerancia a factores abióticos.

6.4. Análisis de Componentes Principales

La representación gráfica del análisis de componentes principales (ACP) describió el 80% de la variabilidad de los datos en los primeros tres componentes (CP1 = 45 %, CP2 = 22 %, CP3 = 13

%). Los parámetros evaluados para este estudio se observan en el análisis (ACP) como vectores. Los vectores que forman ángulos paralelos al componente contribuyen más a la creación del mismo. A su vez, entre más pequeño sea el ángulo entre vectores mayor será la relación entre ellos. Aquellos vectores que se posicionen a 90° entre sí representan falta de correlación y los vectores que se localicen de manera opuesta muestran correlación negativa.

Con los resultados obtenidos en las coordenadas de los vectores propios se categorizaron como componente fisiológico (CP1), componente químico (CP2) y componente de rendimiento (CP3). En el cuadro 4, se muestra la dirección e importancia de los vectores en cada uno de los componentes. Los parámetros que más contribuyen en cada componente son el índice de germinación (CP1), la ceniza (CP2) y el peso de mil granos (CP3).

Con el ACP (Fig. 10) se observó que, dentro de los genotipos susceptibles, el G01 control presentó bajos niveles (comparado con el resto de los genotipos) en los parámetros de TG, PG, IG, viabilidad y establecimiento. En G01 RHS ocurre el caso contrario, además de altos valores de humedad y ceniza. G01 VHS se localizó más cercano al centro del cuadrante, por lo que, presentó valores altos de PG, IG, TG, viabilidad, establecimiento, humedad y almidón total. Para el G22 control los parámetros de ceniza y humedad son bajos, mientras que la proteína total es alta. En G22 RHS los parámetros fisiológicos (PG, IG, viabilidad y establecimiento) son bajos, al igual que la proteína. Mientras que en G22 VHS todos los parámetros evaluados son bajos excepto la ceniza y proteína. Por otro lado, el G23 control presentó altos valores en los parámetros fisiológicos y bajos valores en ceniza y proteína. En el G23 RHS se observaron altos valores de humedad, ceniza y almidón y bajos niveles de PMG y proteína. El G23 VHS presentó niveles bajos en los parámetros fisiológicos y altos niveles de humedad, ceniza y almidón.

Cuadro 4. Análisis de componentes principales. Importancia de los componentes y coordenadas de los vectores propios.

	CP1 (C. Fisiológico)	CP2 (C. Químico)	CP3 (C. Rendimiento)
Desviación Estándar	2.13	1.47	1.15
% Varianza	45.22	21.68	13.33
% Acumulativa	45.22	66.91	80.24
COORDENADAS DE LOS VECTORES PROPIOS			
Tasa de Germinación	0.29	-0.39	-0.20
Potencial de Germinación	0.42	-0.03	0.01

Índice de Germinación	0.43	-0.11	0.04
Viabilidad	0.37	-0.31	0.28
Establecimiento	0.35	-0.27	0.30
Proteína Total	-0.27	-0.15	0.08
Almidón Total	0.26	0.44	-0.14
Humedad	0.13	0.44	0.59
Ceniza	0.27	0.47	0.04
Peso de Mil Granos	-0.25	-0.17	0.65

Dentro de los genotipos tolerantes se observó que el G04 control presentó bajos valores de almidón y altos valores de PMG y proteína. En G04 RHS se observaron altos niveles de viabilidad y establecimiento, así como de ceniza y humedad. El G04 VHS presentó altos niveles en los parámetros fisiológicos, así como en PMG, proteína y humedad. En otro genotipo tolerante, el G06 control se observó bajo contenido de almidón, así como bajo PG e IG. El G06 RHS presentó alto contenido de almidón, ceniza y humedad, además de bajo contenido de proteína. En G06 VHS se observaron bajos niveles en los parámetros fisiológicos, así como en almidón. Por otro lado, el G26 control presentó altos niveles en los parámetros fisiológicos y bajos niveles de humedad y ceniza. El G26 RHS fue el genotipo con los valores más altos en los parámetros fisiológicos, pero presentó bajos niveles de humedad, ceniza y almidón. Por otro lado, el G26 VHS mantuvo los mejores niveles en parámetros fisiológicos, además de bajos niveles en humedad y ceniza.

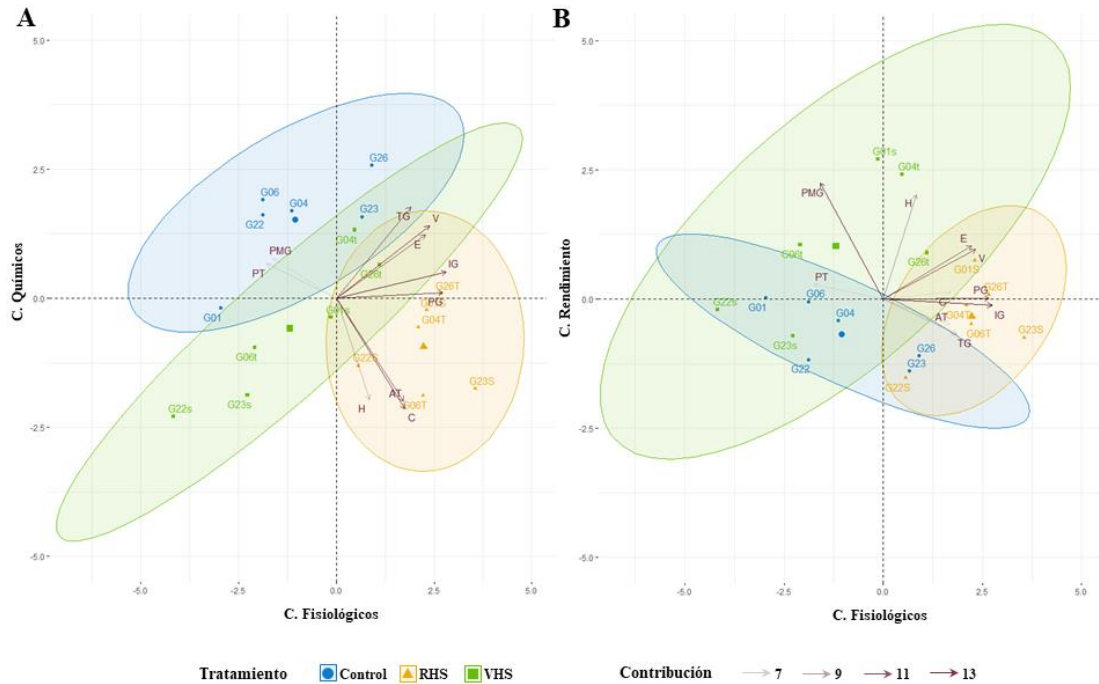


Figura 10. Análisis de componentes principales (ACP) de los genotipos de trigo. A) Componentes fisiológicos y químicos. B) Componentes fisiológicos y de rendimiento. Grupo control (azul), estrés por calor en la etapa vegetativa (verde) y estrés por calor en la etapa reproductiva (amarillo).

6.5. Propiedades Reológicas y Perfil de Textura del Pan

Con la harina obtenida de los granos en condiciones de control y estrés, se preparó pan de cada genotipo. Al tratarse de harina hecho con los granos enteros, los panes presentan menor volumen que los de la harina refinada, así como mayor oscurecimiento y dureza de la miga (Pomeranz *et al.*, 1997). Esto debido a que los altos niveles de salvado aumentan la absorción de agua en la masa y la red de gluten se debilita por la presencia de fibra, por lo que disminuye la estabilidad de la mezcla, lo que afecta directamente la panificación (Laurikainen *et al.*, 1998; Gan *et al.*, 1992).

En el presente estudio las muestras (incluido el grupo control) presentaron las características antes mencionadas. Además, se obtuvieron diferencias significativas en el volumen específico en las dos fechas de estrés con respecto al grupo control. En RHS el volumen específico del G22 disminuyó 12 %, comparado con el grupo control, a pesar de esta reducción el volumen específico fue mayor que el resto de los genotipos en fechas control y de estrés. En VHS el volumen específico aumentó de manera significativa en el G01 (31 %), G04 (27 %) y G06 (28 %) con respecto al grupo control

(Fig. 11). En términos generales, el volumen del pan depende de la producción de CO₂ durante la fermentación y la capacidad del gluten para atrapar y retener el gas producido durante la fermentación y la cocción (Clarke *et al.*, 2003). Por lo que la disminución del volumen específico del G22 en RHS podría estar relacionado con la incapacidad del gluten para realizar estas funciones, o a la reducción de azúcares disponibles para llevar a cabo la fermentación de manera eficiente.

La miga de todas las muestras de VHS y RHS fueron uniformes al igual que las del grupo control, sin embargo, en comparación con la harina comercial, las muestras presentaron mayor compactación en la miga, lo que indica una menor liberación de gas durante el proceso de fermentación.

Se registraron diferencias significativas en las tonalidades del pan. Las muestras de grano entero presentaron menor luminosidad en la miga y corteza que la harina refinada, resultados similares fueron encontrados por Cardone y colaboradores (2020a) en panes hechos con trigo germinado. En las muestras de VHS, los genotipos G22, G23 y G26 presentaron mayor oscuridad ($100 - L^*$) de la miga, mientras que para las muestras de RHS, solo el genotipo G26 mostró estas diferencias, en comparación con el grupo control. Los G01 y G04 expresaron mayores tonalidades rojas (a^*) y amarillas (b^*) en comparación con el grupo control y el G22 mostró menos tonalidades rojas y amarillas. Mientras tanto, en RHS los G01, G22, G23 y G26 fueron los de mayores tonalidades rojas y amarillas (Fig. 11).

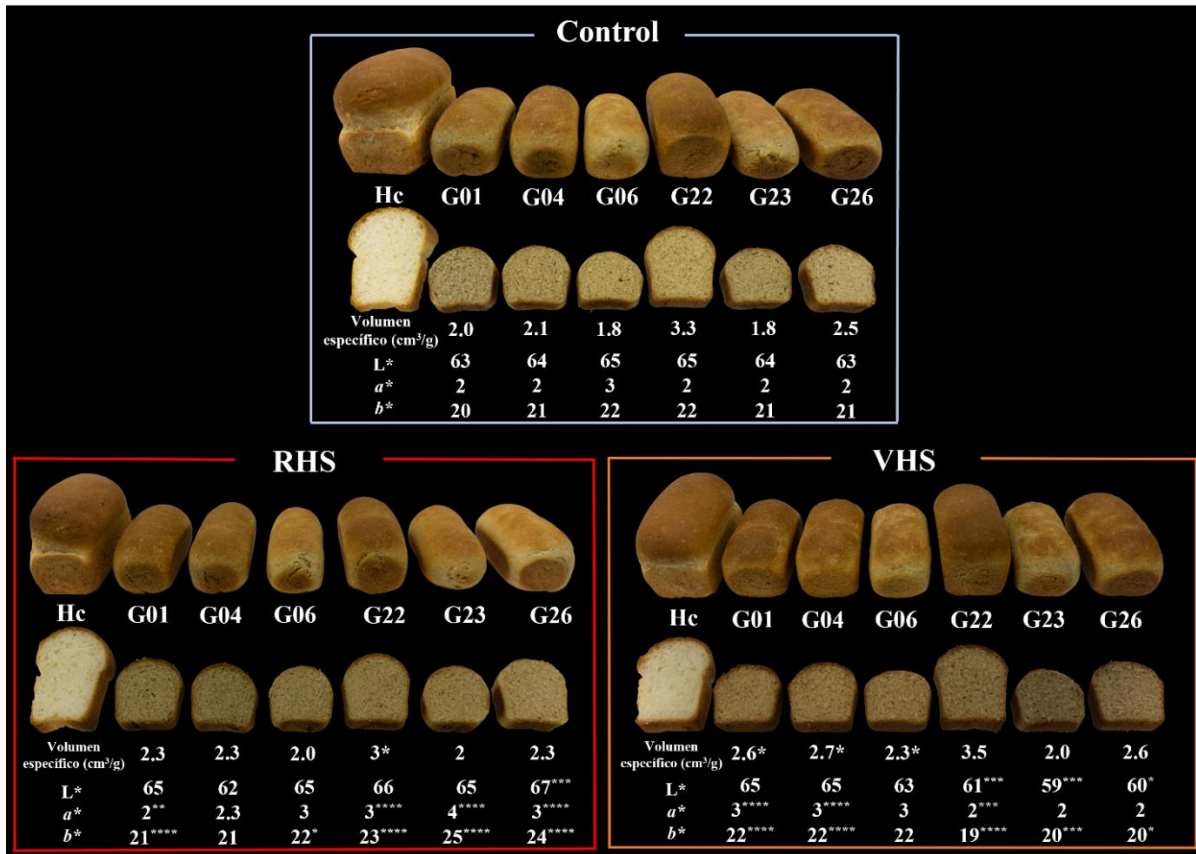


Figura 11. Efecto en la calidad industrial de la harina proveniente de semillas de plantas sometidas a estrés por calor. A) Pan hecho con harina comercial refinada (Hc), como control interno. *L*) Luminosidad, *a**) variación de rojo a verde y *b**) variación de amarillo a azul. Varianza: 0.0-1.6 (control); 0.0-2.2 (RHS); 0.0-1.1 (VHS). Significancia: (*) $p < 0.05$; (**) $p < 0.01$; (***) $p < 0.001$; (****) $p < 0.0001$.

En las pruebas reológicas del pan todos los genotipos de RHS mostraron valores menores a cero en la dureza y masticabilidad, lo que representa una pérdida casi total de estos dos parámetros (Fig. 12).

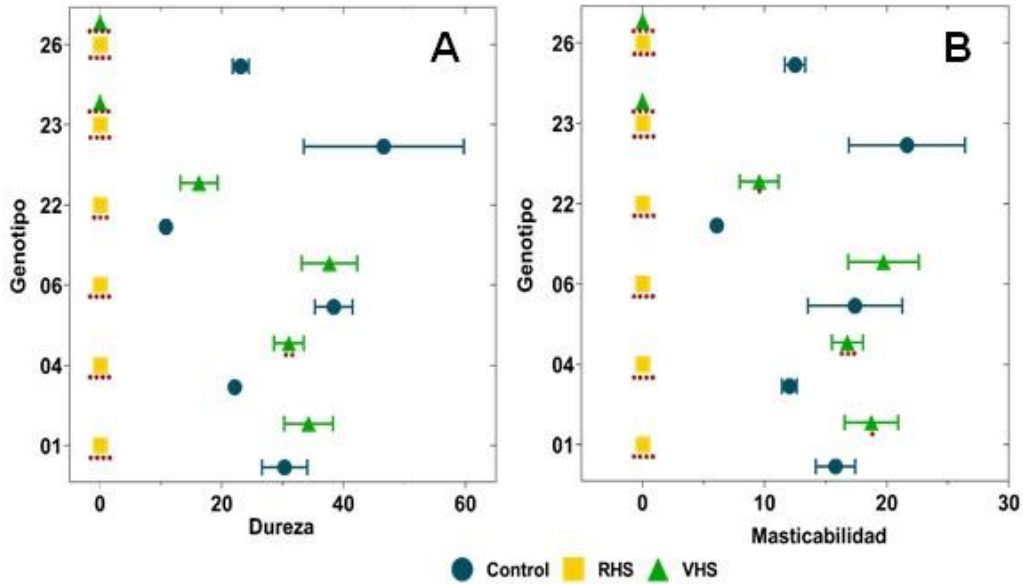


Figura 12. Efecto del calor en la dureza (A) y masticabilidad (B) del pan. Significancia: (*) $p < 0.05$; (**) $p < 0.01$; (***) $p < 0.001$; (****) $p < 0.0001$.

Mientras que en cohesión el G06 en RHS, fue el único genotipo con diferencias significativas al aumentar 10 % con respecto al control (Fig. 13A). En resiliencia los genotipos G01, G06 y G23 aumentaron significativamente en un 11 %, 24 % y 17 % respectivamente en RHS respecto al control (Fig. 13 B). La elasticidad en RHS disminuyó significativamente en los G04 (5 %), G06 (11 %) y G22 (8 %) (Fig. 14A). No se observaron diferencias significativas en la viscosidad (Fig. 14B). En general todos los genotipos sometidos a estrés por calor durante la etapa reproductiva muestran tendencia a disminuir la dureza, elasticidad y masticabilidad (Fig. 12 y 14A). Así mismo, con excepción del G22, los genotipos tienden a aumentar la cohesión, resiliencia y viscosidad (Fig. 13 y Fig 14B).

Por otro lado, las muestras de VHS conservaron valores cercanos al control. La dureza del pan del G04 aumentó significativamente (40 %), mientras que en G23 y G26 disminuyó a valores menores a cero (Fig. 12A). La cohesión varió únicamente en el G06, la cual aumentó significativamente (10 %) (Fig. 13A). La resiliencia fue diferente de manera significativa para el G01, G06 y G23, la cual aumentó en un 10 %, 26 % y 17 % respectivamente (Fig. 13B). Los mayores cambios se registraron en la masticabilidad, donde el G01, G04 y G22 aumentaron 19 %, 39 % y 57 % respectivamente, mientras que los G23 y G26 disminuyeron por debajo del cero (Fig. 12B). En la viscosidad solo se observaron diferencias significativas en el G22 con un aumento del 13 % (Fig. 14B). Todos los

genotipos tendieron a aumentar en resiliencia y cohesión (Fig. 13). A su vez, los genotipos G01 y G22, muestran tendencias de aumento en todos los parámetros reológicos evaluados (Fig. 12, 13 y 14). La masticabilidad y la viscosidad mostraron tendencias iguales en todos los genotipos (Fig. 12B, y 14B).

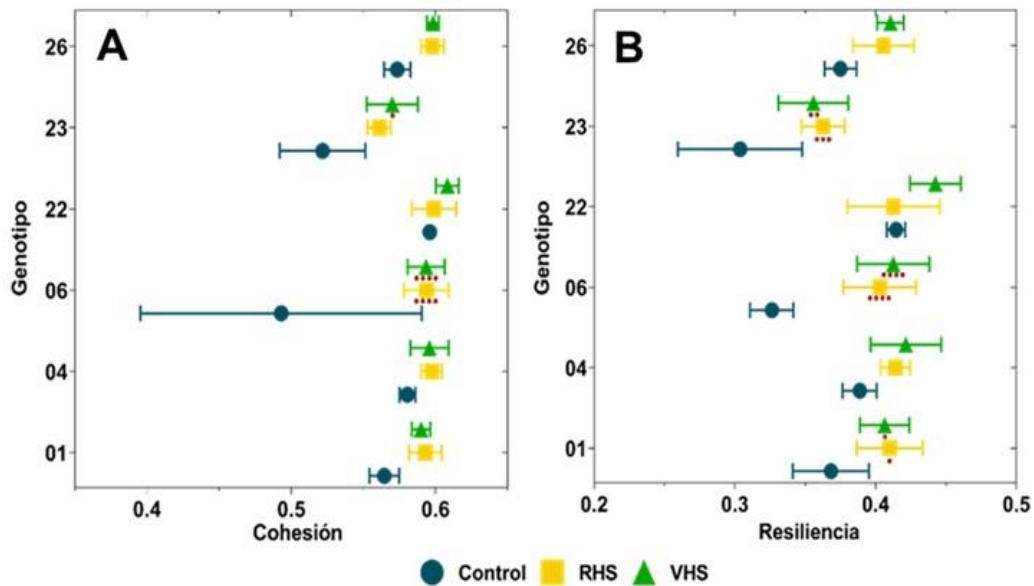


Figura 13. Efecto del calor en la cohesión (A) y resiliencia (B) del pan. Significancia: (*) $p < 0.05$; (**) $p < 0.01$; (***) $p < 0.001$; (****) $p < 0.0001$

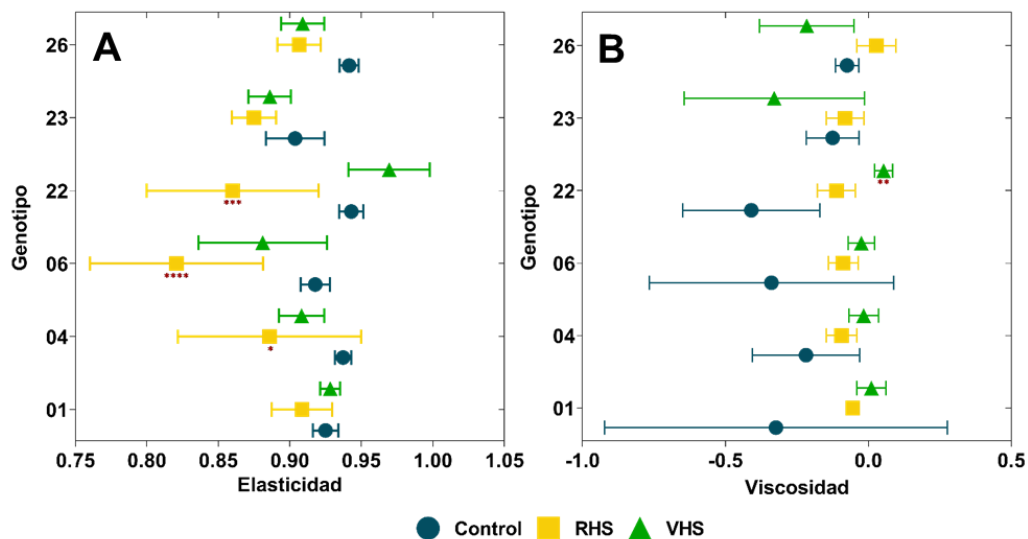


Figura 14. Efecto del calor en la elasticidad (A) y viscosidad (B) del pan. Significancia: (*) $p < 0.05$; (**) $p < 0.01$; (***) $p < 0.001$; (****) $p < 0.0001$.

La elasticidad está relacionada con el tamaño de partícula. Tagliasco y colaboradores (2022) reportaron mayor elasticidad en harinas con tamaño de partícula menores a 350 micras. En el presente estudio se utilizó un tamaño de partícula de 1,000 micras para todas las muestras. Las muestras de ambas fechas de siembra (excepto G01 y G22 en VHS) tendieron a disminuir su elasticidad comparadas con el grupo control, por lo que el utilizar un tamaño de partícula menor, podría mejorar la elasticidad aún en las muestras provenientes de plantas estresadas. A su vez estos mismos autores detectaron una relación inversa entre la dureza y el volumen específico del pan (Tagliasco *et al.* 2022). Estos resultados no coinciden del todo con las muestras de la presente investigación, ya que en RHS los G22 y G26, así como en VHS los G01, G04 y G22, no presentaron relación inversa con la dureza.

Los resultados de correlación entre el contenido de almidón y viscosidad en el grupo control, mostraron ser significativos en cuatro de los seis genotipos. Los G04 ($r = 1$), G22 ($r = 0.97$) y G23 ($r = 0.86$) mostraron correlación positiva, mientras que el G06 ($r = -0.96$) mostró una correlación negativa. Por otro lado, en RHS los genotipos 04 ($r = 0.99$) y 06 ($r = -0.89$) mantuvieron una correlación significativa mientras que los genotipos 01 ($r = -0.50$), 22 ($r = 0.43$), 26 ($r = 0.47$) y 23 ($r = 0.05$) solo presentaron correlación débil y nula respectivamente. En VHS el G26 ($r = 0.70$) fue el único genotipo que presentó una correlación significativa entre el contenido de almidón y la viscosidad del pan. El G01, no presentó correlación significativa en ninguna de las tres fechas de siembra.

Los datos anteriores indican que según la etapa del desarrollo en la que se expongan las plantas a estrés (RHS o VHS), se reduce la relación entre la viscosidad del pan y el contenido de almidón total de los granos. Cabe resaltar que las fechas de siembra en la que más disminuye esta relación es en VHS, por lo que el aumento de la viscosidad en los G01, G04, G06 y G22 no se debe al contenido de almidón. Es relevante mencionar que el tamaño de muestra fue de un triplicado por prueba (almidón y viscosidad) y esto influye en los resultados, debido al requerimiento de un mayor número de muestra para mayor confiabilidad de la prueba.

No se observó una relación clara entre el comportamiento de los parámetros reológicos y el contenido de proteína en RHS. En esta misma siembra, se observaron las mismas tendencias (de aumento y disminución) entre el volumen específico y el almidón en cuatro de los seis genotipos evaluados (excepto G22 y G26). Mientras que en VHS la elasticidad tendió a disminuir cuando la proteína disminuyó y/o cuando aumentaron los contenidos de almidón y proteína en los granos. El

volumen específico presentó las mismas tendencias (aumentar) que el almidón en cinco de los seis genotipos (excepto G22).

Los G22 y G26 de RHS podrían presentar un alto contenido de almidón dañado, lo que afecta el volumen específico del pan. Sapirstein y colaboradores (2007) mencionaron que un alto contenido de almidón dañado conlleva a mayor absorción de agua y pegajosidad de la masa, lo que afecta la manipulación de la masa y esto a su vez resulta en un menor volumen. Al seguir este razonamiento las muestras de VHS no presentan contenido suficientemente alto de almidón dañado como para verse reflejado en el volumen específico.

Zi y colaboradores (2019) observaron que aquellas variedades que mostraban mayor cantidad de gránulos de tipo C ($< 3 \mu\text{m}$), presentaban menor contenido de almidón total, menor contenido de amilasa (Am), mayor contenido de amilopectina (Ap), mayor relación Ap/Am y mayor contenido de Ap de cadena corta ($2 \leq \text{Grado de Polimerización} \leq 10$), resultaron en un aumento en la calidad de la panificación. Específicamente, la relación Ap/Am está significativamente relacionada con el volumen específico, la estructura de la miga y la calidad del pan en general.

A pesar de que la proteína tiende a disminuir en casi todos los genotipos en RHS, la calidad de las proteínas del gluten (gliadinas y gluteninas) parece no hacer lo mismo. Aparentemente la relación gliadina/glutenina no se ve afectada de manera negativa, esto debido a que el volumen específico no disminuye significativamente en cinco de los seis genotipos evaluados, excepto en el G22. La disminución en el volumen específico del G22 puede tener relación con la disminución de proteína que presentan los granos en esta fecha de siembra. En VHS, aunque disminuye la proteína en dos genotipos (G04 y G26) el volumen específico no disminuye, caso contrario, aumenta de manera significativa en tres genotipos (G01, G04 y G06). Guzmán y colaboradores (2016) mencionaron que el calor cambia la distribución de las proteínas del gluten, sin embargo, en el presente estudio no se observa un efecto negativo en las variables de funcionalidad de la harina para la panificación. Por otro lado, se reporta una relación directa entre el contenido de proteína y la calidad del pan. Variedades de buena calidad presentan alto contenido de proteína, caso contrario ocurre en las variedades de mala calidad (Zi *et al.*, 2019). En el presente estudio si consideramos al volumen específico como un indicativo de calidad de panificación, no coinciden del todo los resultados con lo antes mencionado.

Además del contenido total de proteína, es importante la localización de estas moléculas en el grano. Jacobs y colaboradores (2018) reportaron una notable relación entre el volumen del pan y

el contenido de proteínas en los tejidos periféricos del salvado y el endospermo del grano. Estos autores presentaron la correlación entre las propiedades cuantitativas y cualitativas de las proteínas asociadas al tejido de la aleurona y el potencial de la elaboración de pan con grano entero. Además, el enriquecimiento de proteínas en las células de la subaleurona contribuye a una mejor panificación. En el presente estudio se cuantificó el contenido total de proteína sin discriminar tejidos, por lo que, esto puede ser otro factor relacionado con el comportamiento de las muestras. Aunado a todos los parámetros involucrados en la calidad del pan, se encuentra el contenido de fibra y su relación con el agua. Al trabajar con grano entero, el contenido de fibra que presenta cada genotipo puede afectar la capacidad de retención de agua y la capacidad de unión al agua. Esto influye en la disponibilidad del agua y su capacidad de unión a las proteínas del gluten, lo que impide un correcto proceso de panificación (Jacobs *et al.*, 2015).

7. CONCLUSIÓN

De la presente investigación se concluye que el estrés por calor en la zona productora del Valle del Yaqui, altera la morfología de las semillas de trigo sin importar la etapa del desarrollo en el que se encuentre la planta. Los datos sugieren que las diferencias morfológicas pueden estar vinculadas a las variaciones en el peso de las semillas y, por consiguiente, a la compactación de su contenido. Los efectos del estrés por calor en la formación de las semillas sugieren la inducción de cambios a nivel bioquímico y funcional al disminuir la tasa de germinación en ambas etapas de exposición al estrés. Adicionalmente, el estrés por calor afecta principalmente la viabilidad de las plántulas producto del estrés en la etapa vegetativa del cultivo. La germinación se asocia al aumento de almidón total y a una disminución de proteínas totales en RHS, pero estas diferencias no explican la germinación de la progenie en VHS. Es necesario evaluar el efecto del estrés término en los niveles de ácido giberélico y ácido abscísico como causantes de pérdida de tasa de germinación, especialmente en exposición térmica en la etapa vegetativa del cultivo. No se observaron diferencias remarcables entre clasificaciones (tolerante/susceptible) en ninguno de los datos analizados. El estrés por calor no disminuyó la calidad panadera por lo que a pesar del estrés, los granos mantienen las propiedades funcionales y calidad para su uso en la industria de la panificación.

8. RECOMENDACIONES

Los resultados obtenidos generaron preguntas que sería muy interesante poder responder; por lo que, se recomienda:

- Evaluar los niveles de fitohormonas en las semillas y su relación con la germinación en ambas etapas de estrés.
- Realizar estudios para explicar los cambios en la germinación y desarrollo mostrados por las semillas y plántulas de plantas sometidas a VHS.
- Evaluar el contenido de almidón resistente presente en los granos y su relación con los procesos fisiológicos y panaderos.
- Profundizar en los estudios de calidad panadera, específicamente en las gliadinas y gluteninas, proteínas que conforman al gluten.
- Analizar el contenido de fibra, grasa y mineral en los granos y su relación con la calidad panadera.
- Hacer pruebas de panificación con harina refinada en granos progenie de plantas estresadas.
- Identificar la diferencias morfológicas y bioquímicas a lo largo de todo el ciclo de vida de las semillas progenie, en ambas fechas de estrés.
- Evaluar las diferencias de rendimiento, fisiología y bioquímica de las semillas producto de estas semillas progenie.

9. BIBLIOGRAFÍA

- AACC. 2000. Approved Method of Analysis. *American Association of Cereal Chemists*, St. Paul, MN, USA. Method, 46-13.13.
- AACC. 2000. Approved Methods of Analysis. *American Association of Cereal Chemists*: St. Paul, MN, USA, 11th Edition. Method, 10-10.03.
- AACC. 2000. Approved Methods of Analysis. *American Association of Cereal Chemists*: St. Paul, MN, USA, 10th Edition. Method, 10-05.01.
- AOAC. 1998. Official Methods of Analysis. *Association of Official Analytical Chemists*, Maryland, USA. 16th Edition. Method 968.08.
- AOAC. 2000. Official Methods of Analysis. *Association of Official Analytical Chemists*, Gaithersburg, MD, USA. 17th Edition. Methods, 925.10, 65.17, 974.24, 992.16. 14.
- Akter, N. y Rafiqul, I. M. 2017. Heat stress effects and management in wheat. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(5). <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0443-9>
- Asseng, S., Martre, P., Maiorano, A., Rötter, R. P., O’Leary, G. J., Fitzgerald, G. J., Girousse, C., Motzo, R., Giunta, F., Babar, M. A., Reynolds, M. P., Kheir, A. M. S., Thorburn, P. J., Waha, K., Ruane, A. C., Aggarwal, P. K., Ahmed, M., Balkovič, J., Basso, B., ... Ewert, F. 2019. Climate change impact and adaptation for wheat protein. *Global Change Biology*, 25(1), 155–173. <https://doi.org/10.1111/gcb.14481>
- Asthir, B., Bala, S. y Bains, N. 2013. Metabolic profiling of grain carbon and nitrogen in wheat as influenced by high temperature. *Cereal Research Communications*, 41(2), 230–242. <https://doi.org/10.1556/CRC.2012.0036>
- Balla, K., Karsai, I., Bencze, S. y Veisz, O. 2012. Germination ability and seedling vigour in the progeny of heat-stressed wheat plants. *Acta Agronomica Hungarica*, 60(4), 299–308. <https://doi.org/10.1556/AAgr.60.2012.4.1>
- Balla, K., Rakszegi, M., Li, Z., Békés, F., Bencze, S. y Veisz, O. 2011. Quality of winter wheat in relation to heat and drought shock after anthesis. *Czech Journal of Food Science*, 29(2), 117–128. <https://doi.org/10.17221/227/2010-CJFS>
- Barnabás, B., Jäger, K., & Fehér, A. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, cell & environment*, 31(1), 11-38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x>
- Begcy, K., Sandhu, J. y Walia, H. 2018. Transient heat stress during early seed development primes germination and seedling establishment in rice. *Frontiers in Plant Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01768>
- Borneo, R. y León, A. E. 2012. Whole grain cereals: Functional components and health benefits. *Food & Function*, 3(2), 110–119. <https://doi.org/10.1039/C1FO10165J>
- Brouns, F., Hemery, Y., Price, R. y Anson, N. M. 2012. Wheat aleurone: Separation, composition,

- health aspects, and potential food use. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 52(6), 553–568. <https://doi.org/10.1080/10408398.2011.589540>
- Buléon, A., Colonna, P., Planchot, V. y Ball, S. 1998. Starch granules: Structure and biosynthesis. *International Journal of Biological Macromolecules*, 23, 85–112. [https://doi.org/10.1016/s0141-8130\(98\)00040-3](https://doi.org/10.1016/s0141-8130(98)00040-3)
- Cabral-Torres, F. A. 2014. Respuesta fenotípica de plantas de trigo transformadas con el gen Sctps1-Tps2 para síntesis de trehalosa. Tesis Maestría en Ciencias. *Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo*, A. C
- Cardone, G., D’Incecco, P., Pagani, M.A. y Marti, A. 2020a. Sprouting improves the bread-making performance of whole wheat flour (*Triticum aestivum* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 100(6), 2453–2459. <https://doi.org/10.1002/jsfa.10264>
- Cardone, G., D’Incecco, P., Casiraghi, M. C. y Marti, A. 2020b. Exploiting milling by-products in bread-making: The case of sprouted wheat. *Foods*, 9(3), 260. <https://doi.org/10.3390/foods9030260>
- Chinnusamy, V. y Khanna-Chopra, R. 2003. Effect of heat stress on grain starch content in diploid, tetraploid and hexaploid wheat species. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 189(4), 242–249. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037X.2003.00036.x>
- Clarke, C.I., Schober, T.J., Angst, E. y Arendt, E. 2003. Use of response surface methodology to investigate the effects of processing conditions on sourdough wheat bread quality. *European Food Research and Technology*, 217, 23–33. <https://doi.org/10.1007/S00217-003-0724-1>
- Duchemin, B., Hadria, R., Erraki, S., Boulet, G., Maisongrande, P., Chehbouni, A., Escadafal, R., Ezzahar, J., Hoedjes, J. C. B., Kharrou, M. H., Khabba, S., Mougenot, B., Olioso, A., Rodriguez, J. C., y Simonneaux, V. 2006. Monitoring wheat phenology and irrigation in Central Morocco: On the use of relationships between evapotranspiration, crops coefficients, leaf area index and remotely-sensed vegetation indices. *Agricultural Water Management*, 79(1), 1–27. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2005.02.013>
- Fan, M.S., Zhao, F.J., Fairweather-Tait, S.J., Poulton, P.R., Dunham, S.J. y McGrath, S.P. 2008. Evidence of decreasing mineral density in wheat grain over the last 160 years. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*, 22, 315–324. <https://doi.org/10.1016/j.jtemb.2008.07.002>
- Fatima, Z., Ahmed, M., Hussain, M., Abbas, G., Ul-Allah, S., Ahmad, S., Ahmed, N., Ali, M. A., Sarwar, G., Haque, E. ul, Iqbal, P. y Hussain, S. 2020. The fingerprints of climate warming on cereal crops phenology and adaptation options. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-74740-3>
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. y Basra, SMA. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy of Sustainable Development*, 29:185–212. doi:10.1051/agro:2008021
- Fleitas, M. C., Mondal, S., Gerard, G. S., Hernández-Espinosa, N., Singh, R. P., Crossa, J., y Guzmán, C. 2020. Identification of CIMMYT spring bread wheat germplasm maintaining superior grain yield and quality under heat-stress. *Journal of Cereal Science*, 93. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2020.102981>

- Freeha, A., F., Abdul, A. y Muhammad, A. 2008. Influence of foliar applied thiourea on flag leaf gas exchange and yield parameters of bread wheat (*Triticum aestivum*) cultivars under salinity and heat stresses. *International Journal Of Agriculture & Biology*, 10, 619–626.
- Fu, J., Momcovic, I. y Prasad V. 2012. Molecular bases and improvement of heat tolerance in crop plants. Heat stress: causes. Prevention and Treatments. *Nova Science*, USA, pp 185–214.
- Gan, Z., Galliard, T., Ellis, P.R., Angold, R.E. y Vaughan, J.G. 1992. Effect of the outer bran layers on the loaf volume of wheat bread. *Journal of Cereal Science*, 15, 151–163. [https://doi.org/10.1016/S0733-5210\(09\)80066-0](https://doi.org/10.1016/S0733-5210(09)80066-0)
- Gilabert, E.J. 2002. Medidas del color. Servicio de publicaciones de la Universidad Politécnica de Valencia. Editorial UPV.
- Giri, A. 2019. Wheat improvement for heat and drought stress tolerance. PhD of philosophy thesis Kansas State University.
- Guo, Q., He, Z., Xia, X., Qu, Y. y Zhang, Y. 2014. Effects of wheat starch granule size distribution on qualities of Chinese steamed bread and raw white noodles. *Cereal Chemistry*, 91(6), 623–630. <http://dx.doi.org/10.1094/CCHEM-01-14-0015-R>
- Gupta, N. K., Agarwal, S., Agarwal, V. P., Nathawat, N. S., Gupta, S. y Singh, G. 2013. Effect of short-term heat stress on growth, physiology and antioxidative defence system in wheat seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(6), 1837–1842. <https://doi.org/10.1007/s11738-013-1221-1>
- Gull, A., Lone, A. A. y Wani, N. U. I. 2019. Biotic and abiotic stresses in plants. *Abiotic and biotic stress in plants*, 1-19. <https://doi.org/10.5772/intechopen.85832>
- Guzmán, C., Autrique, J. E., Mondal, S., Singh, R. P., Govindan, V., Morales-Dorantes, A., ... y Peña, R. J. 2016. Response to drought and heat stress on wheat quality, with special emphasis on bread-making quality, in durum wheat. *Field Crops Research*, 186, 157-165. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.12.002>
- Godfray, H. C. J., Beddington, J. R., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., ... Toulmin, C. 2010. Food Security: The Challenge of Feeding 9 Billion People. *Science*, 327, 812–818. <https://doi.org/10.1126/science.1185383>.
- Hampton, J. G., Boelt, B., Rolston, M. P. y Chastain, T. G. 2013. Effects of elevated CO₂ and temperature on seed quality. *Journal of Agricultural Science*, 151(2), 154–162. <https://doi.org/10.1017/S0021859612000263>
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M. M., Roychowdhury, R. y Fujita, M. 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(5), 9643–9684. <https://doi.org/10.3390/ijms14059643>
- He, L., Asseng, S., Zhao, G., Wu, D., Yang, X., Zhuang, W., Jin, N. y Yu, Q. 2015. Impacts of recent climate warming, cultivar changes, and crop management on winter wheat phenology across the Loess Plateau of China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 200, 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.09.011>
- Hernandez-Ochoa, I. M., Asseng, S., Kassie, B. T., Xiong, W., Robertson, R., Luz Pequeno, D. N., Sonder, K., Reynolds, M., Babar, M. A., Molero Milan, A. y Hoogenboom, G. 2018. Climate change impact on Mexico wheat production. *Agricultural and Forest Meteorology*, 263, 373–

387. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.09.008>
- Holeski, L. M. Jander, G. y Agrawal, A. A. 2012. Transgenerational defense induction and epigenetic inheritance in plants. *Trends in Ecology and Evolution*. 27. 618–626 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.011>
- Hurkman, W. J., Tanaka, C. K., Vensel, W. H., Thilmony, R. y Altenbach, S. B. 2013. Comparative proteomic analysis of the effect of temperature and fertilizer on gliadin and glutenin accumulation in the developing endosperm and flour from *Triticum aestivum* L. cv. Butte 86. *Proteome Science*, 11(1). <https://doi.org/10.1186/1477-5956-10-22>
- Impa, S. M., Sunoj, V. S. J., Krassovskaya, I., Bheemanahalli, R., Obata, T. y Jagadish, S. V. K. 2019. Carbon balance and source-sink metabolic changes in winter wheat exposed to high night-time temperature. *Plant Cell and Environment*, 42(4), 1233–1246. <https://doi.org/10.1111/pce.13488>
- Iqbal, M., Raja, N. I., Yasmeen, F., Hussain, M., Ejaz, M. y Shah, M. A. 2017. Impacts of heat stress on wheat: A critical review. *Advances in Crop Science and Technology*, 5(1). <https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000251>
- Jacobs, P.J., Hemdane, S., Dornez, E., Delcour, J.A. y Courtin, C.M. 2015. Study of hydration properties of wheat bran as a function of particle size. *Food Chemistry*, 179, 296–304. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.01.117>
- Jacobs, P. J., Hemdane, S., Claes, S., Mulders, L., Langenaeken, N. A., Dewettinck, K. y Courtin, C. M. 2018. Wheat bran-associated subaleurone and endosperm proteins and their impact on bran-rich bread-making. *Journal of Cereal Science*, 81, 99-107. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2018.03.009>
- Kaur, V., Behl, R., Singh, S., Madaan, S. 2011. Endosperm and pericarp size in wheat (*Triticum aestivum* L.) grains developed under high temperature and drought stress conditions. *Cereal Research Communications*. 39, 515–524. <http://dx.doi.org/10.1556/CRC.39.2011.4.6>
- Kent, N., 1966. Subaleurone endosperm cells of high protein content. *Cereal Chemistry*. 43, 585-601.
- Khan, A. Z., Shah, P., Mohd, F., Khan, H., Amanullah, Perveen, S., Nigar, S., Khalil, S. & Zubair, M. 2010. Vigor tests used to rank seed lot quality and predict field emergence in wheat. *Pakistan Journal of Botany*. 42. 3147-3155.
- Kim, K. H. y Kim, J. Y. 2021. Understanding wheat starch metabolism in properties, environmental stress condition, and molecular approaches for value-added utilization. *Plants (Basel, Switzerland)*, 10(11). <https://doi.org/10.3390/PLANTS10112282>
- Koehler, P., Hartmann, G., Wieser, H. y Rychlik, M. 2007. Changes of folates, dietary fiber, and proteins in wheat as affected by germination. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55, 4678–4683. <https://doi.org/10.1021/jf0633037>
- Korompokis, K., De Brier, N. y Delcour, J. A. 2019. Differences in endosperm cell wall integrity in wheat (*Triticum aestivum* L.) milling fractions impact on the way starch responds to gelatinization and pasting treatments and its subsequent enzymatic in vitro digestibility. *Food & Function*, 10, 4674–4684
- Lämke, J. y Bäurle, I. 2017. Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress

- adaptation and stress memory in plants. *Genome Biology*, 18, 124. <https://doi.org/10.1186/s13059-017-1263-6>
- Laurikainen, T., Härkönen, H., Autio, K. y Poutanen, K. 1998. Effects of enzymes in fibre-enriched baking. 1998. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 76, 239–249. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0010\(199802\)76:2<239::AID-JSFA942>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0010(199802)76:2<239::AID-JSFA942>3.0.CO;2-L)
- Liao, M., Fillery, I.R. y Palta, J.A. 2004. Early vigorous growth is a major factor influencing nitrogen uptake in wheat. *Functional Plant Biology*, 31, 121–129. <https://doi.org/10.1071/FP03060>
- Liu, H., Able, A. J. y Able, J. A. 2020. Transgenerational effects of water-deficit and heat stress on germination and seedling vigour—new insights from durum wheat microRNAs. *Plants*, 9(2), 189. <https://doi.org/10.3390/plants9020189>
- Liu, P., Guo, W., Jiang, Z., Pu, H., Feng, C., Zhu, X., Peng, Y., Kuang, A. y Little, C. R. 2011. Effects of high temperature after anthesis on starch granules in grains of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agricultural Science*, 149(2), 159–169. <https://doi.org/10.1017/S0021859610001024>
- Lu, H., Hu, Y., Wang, C., Liu, W., Ma, G., Han, Q., Ma, D. 2019. Effects of high temperature and drought stress on the expression of gene encoding enzymes and the activity of key enzymes involved in starch biosynthesis in wheat grains. *Frontiers in Plant Science*. 10, 1414. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01414>
- Manju, Z., Singh, S. D., Kumar, S. N., Harit, R. C. y Aggarwal, P. K. 2010. Impact of elevated temperature at different phenological stages on the growth and yield of wheat and rice. *Indian Journal of Plant Physiology*, 15(4), 350–358.
- Marti, A., Augst, E., Cox, S. y Koehler, P. 2015. Correlations between gluten aggregation properties defined by the GlutoPeak test and content of quality-related protein fractions of winter wheat flour. *Journal of Cereal Science*, 66, 89–95. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2015.10.010>
- Martinez-Ballesta, M. C., Lopez-Perez, L., Muries, B., Muñoz-Azcarate, O., Carvajal, M. 2009. Climate change and plant water balance: the role of aquaporins - a review. Lichtfouse E (ed) Climate change, intercropping, Pest control and beneficial microorganisms. *Springer, Netherlands*, pp 71–89. doi:10.1007/978-90-481-2716-05
- McCleary, B. V., Solah, V., y Gibson, T. S. 1994. Quantitative measurement of total starch in cereal flours and products. *Journal of Cereal Science*. 20(1), 51-58. <http://dx.doi.org/10.1006/jcrs.1994.1044>.
- Miller, T. D. 1992. Growth stages of wheat. *Better crops with plant food. Potash & Phosphate Institute*, 76, 12.
- Moreno-Dena, J. M. 2019. Impacto económico del cambio climático en el cultivo de trigo en regiones productoras de Sonora, México. Tesis Doctorado en Desarrollo Regional. *Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C.*
- Mua, J.P. y Jackson, D.S. 1997. Fine structure of corn amylose and amylopectin fractions with various molecular weights. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 45, 3840–3847. <https://doi.org/10.1021/jf960877a>
- Myers, S. S., Zanolletti, A., Kloog, I., Huybers, P., Leakey, A. D. B., Bloom, A. J., ... Usui, Y.

2014. Increasing CO₂ threatens human nutrition. *Nature*, 510, 139–142. <https://doi.org/10.1038/nature13179>
- Nahar, K., Ahamed, K. U., Fujita, M. 2010. Phenological variation and its relation with yield in several wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under normal and late sowing mediated heat stress condition. *Notulae Scientia Biologicae* 2:51–56. <https://doi.org/10.15835/nsb234723>
- Nelson, P. y McDonald, C. 1977. Properties of wheat flour protein in flour from selected mill streams. *Cereal Chemistry*. 54, 1182-1191. <https://doi.org/10.1017/S0014479700009637>
- Niu, M., Hou, G. G., y Zhao, S. 2017. Dough rheological properties and noodle-making performance of non-waxy and waxy whole-wheat flour blends. *Journal of Cereal Science*. 75, 261-268. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jcs.2017.05.002>
- Owen, P. C. 1968. A measuring scale for areas of cereal leaves. *Experimental Agriculture*, 4, 275–278. <https://doi.org/10.1017/S0014479700009637>
- Peña, R. J., Trethowan, R., Pfeiffer, W. H., & Ginkel, M. V. 2002. Quality (end-use) improvement in wheat: compositional, genetic, and environmental factors. *Journal of crop production*, 5(1-2), 1-37. https://doi.org/10.1300/J144v05n01_02
- Pomeranz, Y., Shogren, M.D., Finney, K.F. y Bechtel, D.B. 1977. Fiber in breadmaking-effects on functional properties. *Cereal Chemistry*. 54, 25–41.
- Porter, J. R. 2005. Rising temperatures are likely to reduce crop yields. *Nature*, 436(7048), 174. <https://doi.org/10.1038/436174b>
- Poudel, R., Finnie, S. y Rose, D.J. 2019. Effects of wheat kernel germination time and drying temperature on compositional and end-use properties of the resulting whole wheat flour. *Journal of Cereal Science*, 86, 33–40. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2019.01.004>
- Quayson, E. T., Atwell, W., Morris, C. F. y Marti, A. 2016. Empirical rheology and pasting properties of soft-textured durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. *durum*) and hard-textured common wheat (*T. aestivum*). *Journal of Cereal Science*, 69, 252–258. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2016.03.017>
- Reyes-Santamaría, Ma. I., Toledo-Cabrera, D., López-Santiago, A. I., Pacheco-Trejo, J., Saucedo-García, M. y Madariaga-Navarrete, A. 2023. Impacto del cambio climático sobre la fotosíntesis, fotorrespiración y respiración de plantas C3. *Boletín de Ciencias Agropecuarias del ICAP*, 9(Especial), 6–11. <https://doi.org/10.29057/icap.v9iEspecial.8764>
- Rezaei, E. E., Webber, H., Gaiser, T., Naab, J. y Ewert, F. 2015. Heat stress in cereals: Mechanisms and modelling. En *European Journal of Agronomy*, 64, 98–113. Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2014.10.003>
- Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Condon, A.G. y Van Herwaarden, A.F. 2002. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Science*, 42(1), 111–121. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.1110>
- Rodríguez, D., Andrade, F. H., & Goudriaan, J. 1999. Effects of phosphorus nutrition on tiller emergence in wheat. *Plant and Soil*, 209, 283-295. <https://doi.org/10.1023/A:1004690404870>
- Rosa-Sibakov, N., Poutanen, K., y Micard, V. 2015. How does wheat grain, bran and aleurone structure impact their nutritional and technological properties? *Trends in Food Science & Technology*, 41(2), 118–134. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2014.10.003>

- Ritchie, H., Rodés-Guirao, L., Mathieu, E., Gerber, M., Ortiz-Ospina, E., Hasell, J. y Roser, M. 2023. Population Growth. Recuperado de: <https://ourworldindata.org/population-growth>
- Sapirstein, H. D., David, P., Preston, K. R. y Dexter, J. E. 2007. Durum wheat breadmaking quality: Effects of gluten strength, protein composition, semolina particle size and fermentation time. *Journal of Cereal Science*, 45, 150–161. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2006.08.006>
- Scotti-Campos, P., Oliveira, K., Pais, I. P., Bagulho, A. S., Semedo, J. N., Serra, O., Simões, F., Lidon, F. C., Coutinho, J. y Maças, B. 2022. Grain composition and quality in Portuguese *Triticum aestivum* germplasm subjected to heat stress after anthesis. *Plants (Basel, Switzerland)*, 11(3). <https://doi.org/10.3390/plants11030365>
- Sharma, I., Tyagi, B. S., Singh, G., Venkatesh, K. y Gupta, O.P. 2015. Enhancing wheat production- a global perspective. *Indian J Agril Sci* 85:3–13.
- Shenoda, J. E., Sanad, M. N. M. E., Rizkalla, A. A., El-Assal, S., Ali, R. T. y Hussein, M. H. 2021. Effect of long-term heat stress on grain yield, pollen grain viability and germinability in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under field conditions. *Heliyon*, 7(6). <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e07096>
- Shewry, P. R., Hawkesford, M. J., Piironen, V., Lampi, A. M., Gebruers, K., Boros, D., ... Ward, J. L. 2013. Natural variation in grain composition of wheat and related cereals. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 61(35), 8295–8303. <https://doi.org/10.1021/jf3054092>
- Sibakov, J., Lehtinen, P. y Poutanen, K. 2013. Cereal brans as dietary fibre ingredients. In *Fibre-Rich and Wholegrain Foods*; Delcour, J.A., Poutanen, K., Eds.; Woodhead Publishing Ltd.: Cambridge, UK. pp. 170–192. ISBN 9780857090386.
- Singh, S., Singh, N., Isono, N., y Noda, T. 2010. Relationship of granule size distribution and amylopectin structure with pasting, thermal, and retrogradation properties in wheat starch. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 58(2), 1180–1188. <https://pubs.acs.org/doi/10.1021/jf902753f>
- Sonkar, G., Mall, R. K., Banerjee, T., Singh, N., Kumar, T. V. L. y Chand, R. 2019. Vulnerability of Indian wheat against rising temperature and aerosols. *Environmental Pollution*, 254. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.07.114>
- Stone, P. J. y Nicolas, M. E. 1995. Effect of timing of heat stress during grain filling on two wheat varieties differing in heat tolerance. I. Grain growth. *Functional Plant Biology*, 22(6), 927–934. <https://doi.org/10.1071/PP9950927>
- Sumesh, K. V., Sharma-Natu, P. y Ghildiyal, M. C. 2008. Starch synthase activity and heat shock protein in relation to thermal tolerance of developing wheat grains. *Biologia Plantarum*, 52(4), 749–753. <https://doi.org/10.1007/s10535-008-0145-x>
- Tagliasco, M., Tecuanhuey, M., Reynard, R., Zuliani, R., Pellegrini, N. y Capuano, E. 2022. Monitoring the effect of cell wall integrity in modulating the starch digestibility of durum wheat during different steps of bread making. *Food Chemistry*, 396, 133678. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.133678>
- Talukder, A. S. M. H. M., McDonald, G. K. y Gill, G. S. 2013. Effect of short-term heat stress prior to flowering and at early grain set on the utilization of water-soluble carbohydrate by wheat genotypes. *Field Crops Research*, 147, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.03.013>

- Teixeira, E. I., Fischer, G., Van Velthuisen, H., Walter, C. y Ewert, F. 2013. Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 170, 206–215. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.09.002>
- Tester, R.F., Karkalas, J. y Qi, X. 2004. Starch-composition, fine structure and architecture. *Journal of Cereal Science*. 39, 151–165. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2003.12.001>
- Tian, W., Chen, G., Tilley, M., y Li, Y. 2021. Changes in phenolic profiles and antioxidant activities during the whole wheat bread-making process. *Food Chemistry*, 345, 128851. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.128851>
- Tombesi, S., Cincera, I., Frioni, T., Ughini, V., Gatti, M., Palliotti, A. y Poni, S. 2019. Relationship among night temperature, carbohydrate translocation and inhibition of grapevine leaf photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany*, 157, 293–298. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2018.10.023>
- Tosi, P., Gritsch, C.S., He, J. y Shewry, P.R. 2011. Distribution of gluten proteins in bread wheat (*Triticum aestivum*) grain. *Annals of Botany*. 108, 23-35 <https://doi.org/10.1093/aob/mcr098>
- Triboi, E., Martre, P., Girousse, C., Ravel, C., y Triboi-Blondel, A. 2006. Unravelling environmental and genetic relationships between grain yield and nitrogen concentration for wheat. *European Journal of Agronomy*, 25, 108–118. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.04.004>
- Ullah, A., Nadeem, F., Nawaz, A., Siddique, K. H. M. y Farooq, M. 2022. Heat stress effects on the reproductive physiology and yield of wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 208(1), 1–17. John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/jac.12572>
- Verdú, S., F. Vásquez, E. Ivorra, A.J. Sánchez, J.M. Barat y R. Grau. 2015. Physicochemical effects of chia (*Salvia hispánica*) seed flour on each wheat bread-making process phase and product storage. *Journal of Cereal Science* (65) 67-73. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2015.05.011>
- Vetch, J. M., Stougaard, R. N., Martin, J. M., y Giroux, M. J. 2019. Revealing the genetic mechanisms of pre-harvest sprouting in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Science*, 281, 180-185. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.01.004>
- Wahl, T. I., y Desmond O'Rourke, A. 1994. The economics of sprout damage in wheat. *Agribusiness*, 10(1), 27-41. [https://doi.org/10.1002/1520-6297\(199401\)10:1<27::AID-AGR2720100105>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/1520-6297(199401)10:1<27::AID-AGR2720100105>3.0.CO;2-L)
- Wani, I. A., Sogi, D. S., Wani, A. A., Gill, B. S., y Shivhare, U. S. 2010. Physico-chemical properties of starches from Indian kidney bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars. *International Journal of Food Science and Technology*, 45(10), 2176–2185. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2010.02379.x>
- Wang, X., Cai, J., Liu, F., Jin, M., Yu, H., Jiang, D., Wollenweber, B., Dai, T. y Cao, W. 2012. Pre-anthesis high temperature acclimation alleviates the negative effects of post-anthesis heat stress on stem stored carbohydrates remobilization and grain starch accumulation in wheat. *Journal of Cereal Science*, 55(3), 331–336. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2012.01.004>
- Wang, X., Xin, C., Cai, J., Zhou, Q., Dai, T., Cao, W. y Jiang, D. 2016. Heat priming induces trans-generational tolerance to high temperature stress in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00501>

- Waraich, E. A., Ahmad, R., Halim, A. y Aziz, T. 2012. Alleviation of temperature stress by nutrient management in crop plants: a review. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 12(2), 221–244. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162012000200003>
- Wieser, H., Manderscheid, R., Erbs, M., y Weigel, H. J. 2008. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations on the quantitative protein composition of wheat grain. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56, 6531–6535
- Wollmann, H. y Berger, F. 2012. Epigenetic reprogramming during plant reproduction and seed development. *Current Opinion in Plant Biology*. 15, 63–69. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.10.001>
- Yadav, S., Modi, P., Dave, A., Vijapura, A., Patel, D. y Patel, M. 2020. Effect of Abiotic Stress on Crops. *Sustainable Crops Production*. First Edition. London. 352 pages.
- Yu, Q., Li, L., Luo, Q., Eamus, D., Xu, S., Chen, C., Wang, E., Liu, J., Nielsen, D. C. 2014. Year patterns of climate impact on wheat yields. *International Journal of Climatology*, 34:518–528. doi:10.1002/joc.3704
- Zahra, N., Wahid, A., Hafeez, M. B., Ullah, A., Siddique, K. H. M. y Farooq, M. 2021. Grain development in wheat under combined heat and drought stress: Plant responses and management. *Environmental and Experimental Botany*, 188, 104517. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104517>
- Zhao, K., Tao, Y., Liu, M., Yang, D., Zhu, M., Ding, J., Zhu, X., Guo, W., Zhou, G. y Li, C. 2022. Does temporary heat stress or low temperature stress similarly affect yield, starch, and protein of winter wheat grain during grain filling? *Journal of Cereal Science*, 103, 103408. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2021.103408>
- Zaupa, M., Scazzina, F., Dall’Asta, M., Calani, L., Del Rio, D., Bianchi, M. A., ... Brighenti, F. 2014. In vitro bioaccessibility of phenolics and vitamins from durum wheat aleurone fractions. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 62(7), 1543–1549. <https://doi.org/10.1021/jf404522a>
- Zeeman, S. C., Kossmann, J., y Smith, A. M. 2010. Starch: Its metabolism, evolution, and biotechnological modification in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 61(1), 209–234.
- Zi, Y., Shen, H., Dai, S., Ma, X., Ju, W., Wang, C., ... y Song, J. 2019. Comparison of starch physicochemical properties of wheat cultivars differing in bread-and noodle-making quality. *Food Hydrocolloids*, 93, 78-86. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2019.02.014>