

Revisión bibliográfica

Respuestas al estrés por calor en los cultivos. II. Tolerancia y tratamiento agronómico¹

Crop physiological responses to high temperature stress. II. Tolerance and agronomic treatment.

Néstor Felipe Chaves-Barrantes², Marco Vinicio Gutiérrez-Soto³

RESUMEN

El objetivo de esta revisión fue describir las respuestas de las plantas y los mecanismos de tolerancia al estrés térmico, así como el uso de prácticas agronómicas para mitigar los efectos del estrés por alta temperatura en los cultivos. Se introduce el balance de energía de las hojas y los doseles como enlace entre la temperatura de las plantas y el aire. Se describen los efectos de las altas temperaturas sobre las relaciones hídricas, la fotosíntesis y la partición de los asimilados, y las respuestas morfológicas y fenológicas de algunos cultivos al estrés por calor. Se presenta la agronomía de respuesta para la prevención y remediación del estrés causado por calor, que se abordó desde el punto de vista del mejoramiento genético, del manejo agronómico, la farmacéutica y prácticas hortícolas variadas. Por último, se describen algunas prácticas agronómicas utilizadas para reducir los efectos negativos del estrés por alta temperatura en los cultivos, como el uso de coberturas del suelo, sombra natural o artificial, y la aplicación de sustancias hormonales, protectoras y otros productos de la industria fitoquímica moderna.

Palabras clave: agronomía de respuesta, ambientes protegidos, ingeniería ambiental, microclima de los cultivos.

ABSTRACT

The objective of this review was to describe plant responses and tolerance mechanisms to thermal stress, as well as the use of agronomic practices to mitigate the effects of high temperature stress on crops. The energy balance of leaves and canopies is presented as a link between plant and air temperature. The effects of high temperatures on water relations, photosynthesis and assimilate partitioning, and the morphological and phenological responses of some crops are described. Response agronomy is presented as a means for the prevention and remediation of thermal stress, which is approached from the perspective of plant breeding, agronomic management, and several pharmaceutical and horticultural practices. Some agronomic practices utilized to reduce the negative effects of high temperature stress on crops are described, such as the use of ground covers, natural or artificial shade, and the application of growth regulators, plant protectants and other products of the modern pharmaceutical industry.

Keywords: agronomy response, environmental engineering, crop microclimate.

¹ Recibido: 18 de noviembre, 2015. Aceptado: 2 de marzo, 2016. Este trabajo forma parte de los proyectos 736-A2-912 y 736-A2-914, inscritos en Vicerrectoría de Investigación, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.

² Universidad de Costa Rica, Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno, Programa de Leguminosas. Apdo. postal 183-4050 Alajuela, Costa Rica. nfchaves@gmail.com

³ Universidad de Costa Rica, Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno, Programa de Ecofisiología de Plantas Tropicales. Apdo. postal 183-4050 Alajuela, Costa Rica. marcovgutierrez82@gmail.com (autor para correspondencia).



INTRODUCCIÓN

El estrés por calor se define como la serie de daños irreversibles en el metabolismo y el desarrollo de las plantas que pueden causar las altas temperaturas, y es un fenómeno complejo que involucra la duración del estrés, la tasa de incremento y la temperatura máxima alcanzada (Porch y Hall, 2013). Cada especie tiene una temperatura mínima, máxima y óptima para su normal desarrollo y sobrevivencia; sin embargo, los cultivos despliegan una amplia plasticidad estructural y fisiológica que les permite adaptarse a diferentes temperaturas. A pesar de ello, la exposición de las plantas a temperaturas muy altas (>50 °C) resulta en un severo daño y colapso a nivel celular en cuestión de minutos.

La exposición a altas temperaturas desencadena una cascada de señalización y activación genética que puede culminar con la estabilización de proteínas y membranas, acompañada por la producción de enzimas antioxidantes y desintoxicantes como antídotos a las toxinas producidas durante el estrés térmico (Iba, 2002; Almeselmani et al., 2006). Agronómicamente, la tolerancia al estrés por calor se define entonces como la capacidad de un cultivo para crecer y rendir económicamente bajo condiciones de alta temperatura (Wahid et al., 2007).

El balance de energía de las hojas se utiliza para enlazar la temperatura de las plantas y del aire. Las altas temperaturas afectan las relaciones hídricas, la fotosíntesis, la partición de los asimilados, la morfología y la fenología de las plantas y cultivos (Qiu y Lu, 2003; Taiz y Zeiger, 2006; Wahid et al., 2007). La agronomía de respuesta para la prevención y remediación del estrés causado por el calor se logra mediante la integración de conocimientos en mejoramiento genético, manejo agronómico y prácticas hortícolas variadas. El objetivo de esta revisión fue describir las respuestas de las plantas y los mecanismos de tolerancia al estrés térmico, así como el uso de prácticas agronómicas para mitigar los efectos del estrés por alta temperatura en los cultivos.

EL BALANCE DE ENERGÍA Y LA TEMPERATURA DE LAS PLANTAS EN EL CONTINUO SUELO-PLANTA-ATMÓSFERA

Las alteraciones inducidas por las altas temperaturas en las plantas pueden ser directas, sobre algún proceso fisiológico como la respiración, la estabilidad de las membranas y la aceleración del desarrollo; o indirectas, a través de sus efectos sobre la demanda evaporativa del aire y el balance de energía de las hojas, y sus consecuencias sobre los estomas, el intercambio gaseoso y las relaciones planta-ambiente (Wahid et al., 2007). Estos procesos están enlazados por la continuidad del agua a lo largo del sistema suelo-planta-atmósfera.

La temperatura de las plantas está física y funcionalmente conectada con el ambiente a través del balance de energía de las hojas y los doseles (Figura 1). Según la morfología de las especies de plantas (altura, tamaño, orientación y color de las hojas) y su disposición en el campo (setos, hileras, doseles continuos), la temperatura de estas puede desacoplarse considerablemente de la temperatura del aire circundante (hasta 10 °C), debido principalmente al dinamismo de la capa límite ("boundary-layer"). Este acoplamiento está regulado en gran medida por el control relativo de la transpiración ejercido a través de respuestas fisiológicas, como el cierre estomático, y efectos ambientales, como la capa límite, cuyo grosor es modificado constantemente por el viento y el movimiento de las hojas y los doseles.

El efecto refrescante de la transpiración es crucial durante el estrés por calor, pero este se encuentra a menudo comprometido por los efectos antagónicos que la temperatura tiene sobre la demanda evaporativa de la atmósfera (aumentándola) y sobre la conductancia estomática (disminuyéndola). Frecuentemente, bajo estrés térmico los estomas responden directamente a los aumentos en la transpiración y tienden a cerrarse, lo que reduce la disipación de la radiación en forma de calor latente (evaporación), pero aumenta el flujo

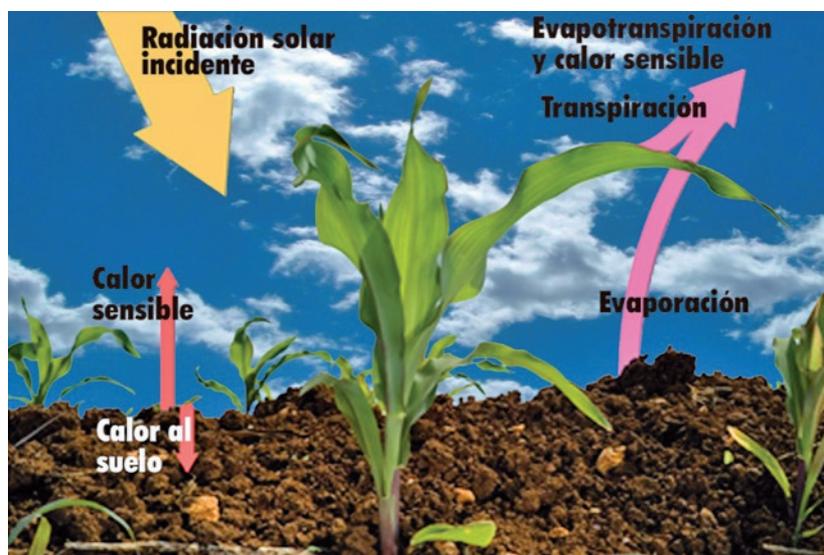


Figura 1. Partición de los componentes del balance de energía de un campo de maíz en estados tempranos del desarrollo del dosel, con una gran proporción de la superficie del suelo expuesta. Se muestran el flujo incidente de radiación, y la importancia relativa de los flujos del calor sensible (la temperatura), el calor latente (la evapotranspiración) y el flujo de calor hacia el suelo, que se alejan de la superficie. 2015.

Figure 1. Partitioning of the energy balance components in a corn field during early stages of canopy development, with a large proportion of soil surface exposed. The flow of incident net radiation, and the relative importance of sensible heat (temperature), latent heat (evapotranspiration) and soil heat fluxes away from the surface are shown. 2015.

de calor sensible (temperatura), en un círculo vicioso. En términos prácticos, el estatus hídrico de las plantas es una de las variables más afectadas cuando se dan altas temperaturas (Wahid et al., 2007), porque estas inducen un déficit hídrico, debido a aumentos desmedidos de la transpiración y a reducciones de la conductividad hidráulica, aún bajo condiciones de buen suministro de agua, como se ha demostrado en tomate (Morales et al., 2003) y caña de azúcar (Wahid y Close, 2007).

RESPUESTAS DE LAS PLANTAS EN EL CAMPO

Las altas temperaturas generan cambios anatómicos, morfológicos y funcionales en las plantas,

algunos similares a los producidos por el estrés hídrico, tales como: reducción del tamaño de las células, reducida conductancia estomática y cierre de los estomas, cambios en la permeabilidad de las membranas, incrementos de la densidad de estomas y tricomas, y vasos del xilema de mayor tamaño. Los efectos acumulativos de estos cambios usualmente resultan en un pobre crecimiento y reducida productividad de los cultivos (Wahid et al., 2007).

El estrés por calor afecta la tasa de desarrollo de los cultivos, que se acelera hasta cierto punto y se reduce después de cierto nivel, y controla en gran medida la fenología de las plantas. Además, la respuesta varía según la etapa fenológica, el cultivo y los diferentes genotipos. Los efectos también dependen de si el estrés por calor se debió a altas temperaturas nocturnas o diurnas (Wahid et al., 2007). Por ejemplo,

en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) 68 genotipos fueron evaluados a diferentes altitudes para generar diferentes tratamientos de temperatura; los días a la floración decrecieron de 85 a 43 a temperaturas promedio de 13 y 24 °C, respectivamente (Wallace et al., 1991).

Los efectos del estrés térmico son variados y muy pronunciados (Cuadro 1). En tomate (*Solanum lycopersicum* L.), la maduración de los frutos se acelera con la elevación de la temperatura (Adams et al., 2001). En yuca (*Manihot esculenta* Crantz), cuando las plantas se encuentran en condiciones óptimas de temperatura, las hojas tienen una vida promedio de 200 días, mientras que bajo altas temperaturas su vida se reduce a 120 días (Alves, 2002). En frijol, el estrés por altas temperaturas produce un incremento en el grosor de las hojas y una mayor densidad estomática (Wentworth et al., 2006). Las altas temperaturas pueden causar un decaimiento en la acumulación de biomasa, la tasa de crecimiento y la asimilación neta en la parte aérea de la caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) (Wahid, 2007). Ebrahim et al. (1998) indicaron que las plantas de caña de azúcar que crecieron bajo altas temperaturas presentaron entrenudos más cortos, senescencia prematura y reducción de la biomasa total. En un estudio de clones de papaya (*Carica papaya* L.) sometidos a altas temperaturas (36/28 °C) durante dieciocho meses, el estrés por calor causó una aceleración del crecimiento, y se tradujo en plantas altas y débiles, con frutos más pequeños, elongados y de maduración temprana; las plantas también presentaron menores reservas de carbohidratos (Allan et al., 1987). En lechuga (*Lactuca sativa* L.), las altas temperaturas pueden provocar desórdenes fisiológicos como el “achaparramiento”, un enanismo asociado al poco desarrollo del follaje y a floración temprana, con emisión de tallos florales débiles (Vallejo y Estrada, 2004).

Los sistemas radicales también sufren, debido a que el crecimiento y la respiración de las raíces están estrechamente asociados con los de la parte aérea a través de complejas relaciones fuente:sumidero. Así, la respiración de las raíces constituye una fracción muy importante de la producción total de CO₂ por parte de las plantas. Se desconoce si las raíces responden de la misma manera que los tallos a las variables ambientales, pero parece claro que las raíces finas dependen de la producción de asimilados fotosintéticos “en tiempo real”, por lo que, la fenología de las raíces

Cuadro 1. Respuestas de las plantas y comportamiento de algunos procesos fisiológicos clave bajo condiciones de altas temperaturas. Efectos específicos a diferentes escalas: molecular, celular, tejidos y órganos, y plantas completas. 2015.

Table 1. Responses of plants and behavior of some key physiological processes under high temperature conditions. Specific effects at different scales: molecular, cellular, tissues and organs, and whole plant. 2015.

Escala	Respuesta, estructura o proceso	Comportamiento
Molecular	Genes y transcritos	+
	Proteínas chaperonas y HSPs	+
	Reciclaje de proteínas	+
	Señales y hormonas	+
Celular	Ajuste osmótico	+
	Osmolitos compatibles	+
	Metabolismo y Q ₁₀	-
	Fotosíntesis	-
	Respiración y fotorespiración	+
	Respiración de mantenimiento	+
	Degradación de membranas	+
	Fuga de electrolitos	+
	Reciclaje selectivo de proteínas	+
	Producción de toxinas	+
Balance de carbono	-	
Tejidos y órganos	Desarrollo y morfología	+ -
	Estomas, tricomas y pigmentación	+
	Intercambio gaseoso, transpiración	-
	Pérdida continua de agua y de turgencia	+
	Transporte de asimilados	-
	Uso ineficiente de asimilados	+
	Hambruna, rápido uso de reservas	+
Actividad bioquímica	-	
Planta completa	Temperatura interna	+
	Relación tallo/raíz	+ -
	Abscisión de hojas	+
	Crecimiento	-
	Reproducción	-
Senescencia	+	

Los signos + y - indican si los procesos son estimulados o reprimidos, respectivamente / The signs + and - indicate if the processes are stimulated or inhibited, respectively.

de las especies perennes puede estar marcada por la alternancia de pulsos de producción y mortalidad. Aunque la Q_{10} de las raíces es semejante a la de la copa y la respiración se eleva exponencialmente con el incremento de la temperatura, existe evidencia de aclimatación de la Q_{10} de la raíz semejante a la de la copa (Pretzinger et al., 2000); esta capacidad de aclimatación difiere entre y dentro de las especies (Atkin et al., 2000). Se desconoce la contribución de los carbohidratos no estructurales al control y la relativa autonomía de la fenología de las raíces en ecosistemas estacionales.

Cultivos agronómicos

En muchos climas tropicales, el exceso de radiación y las altas temperaturas son factores que frecuentemente afectan el crecimiento y el rendimiento de los cultivos; y suelen ir acompañados de otros estreses que se desarrollan simultáneamente, como la poca disponibilidad de agua. Estos estreses múltiples causan quemaduras en hojas y frutos, senescencia y abscisión temprana de hojas, pérdida del vigor o inhibición de la germinación de las semillas, inhibición del crecimiento del tallo y la raíz, pérdida de la viabilidad del polen, aborto de flores y frutos jóvenes, y decoloración y daños de frutos, que afectan negativamente el rendimiento de los cultivos.

El estrés por alta temperatura afecta el establecimiento de los cultivos desde la germinación de las semillas, y tiene efectos inmediatos sobre el vigor de las plántulas. En este sentido, la temperatura del suelo y de las raíces debe ser considerada tan cuidadosamente como la temperatura del aire y de la copa. En tomate, temperaturas diurnas por encima de 35 °C provocan que la germinación de las semillas decrezca en 54%, y por encima de 40 °C la inhibe completamente (Vallejo y Estrada, 2004). Temperaturas por encima de 35 °C inhiben la germinación del café (*Coffea arabica* L.) (Da Matta y Ramalho, 2006); mientras que en lechuga y apio (*Apium graveolens* L.), cuando las semillas son cosechadas a más de 25 °C, presentan mayor latencia termoinducida (Vallejo y Estrada, 2004; Bouzo et al., 2007). En yuca, temperaturas mayores a 30 °C aceleran la brotación de las estacas, pero la inhiben si la temperatura sobrepasa los 37 °C (Alves, 2002). En cebolla (*Allium cepa* L.), temperaturas por encima de 32 °C en las etapas

iniciales del desarrollo de las plantas, pueden provocar bulbificación prematura, característica indeseable en este cultivo (Vallejo y Estrada, 2004).

Una de las etapas más sensibles de los cultivos a las altas temperaturas es el desarrollo reproductivo, en especial la esporogénesis, lo que puede ocasionar pérdidas considerables en el rendimiento (Zinn et al., 2010; Porch y Hall, 2013). Por ejemplo, en cultivos como chile (*Capsicum annuum* L.), tomate, frijol y maní (*Arachis hypogaea* L.), cuando la temperatura mínima nocturna sobrepasa los 20 °C y las diurnas los 33-35 °C, se afecta la viabilidad del polen y la fertilización, lo que da como resultado altos porcentajes de aborto floral y un efecto significativamente negativo en el cuaje de frutos y vainas (Prasad et al., 2000; Porch y Jahn, 2001; Susuki et al., 2001; Prasad et al., 2002; Vallejo y Estrada, 2004). En frutales como papaya, anona (*Annona cherimola* Mill.) y fresa (*Fragaria ananassa* Duch.), las altas temperaturas causan pobre viabilidad del polen (Allan et al., 1987; Higuchi et al., 1998; Ledesma y Sugiyama, 2005; Ledesma et al., 2008; Radin et al., 2011).

En frijol, los mayores efectos del estrés por altas temperaturas se presentan durante la organogénesis reproductiva, específicamente durante la microesporogénesis, seis a doce días antes de la antesis; la viabilidad del polen decrece y se produce aborto floral y de vainas incipientes, lo que reduce el rendimiento (Monterroso y Wien, 1990; Porch y Jahn, 2001; Susuki et al., 2001; Prasad et al., 2002). No solamente ocurre la pérdida de la viabilidad del polen, sino que este sufre cambios morfológicos, siendo común encontrar una gran proporción de granos con ornamentaciones atípicas en la exina y el colapso de su forma en algunos genotipos sensibles (Porch y Jahn, 2001). Las anteras también sufren cambios y se tornan indehiscentes, lo que resulta en la ausencia de granos de polen sobre los estigmas en genotipos sensibles y un número reducido de ellos en genotipos resistentes (Porch y Jahn, 2001). Las temperaturas que más afectan la etapa reproductiva del frijol son las nocturnas y en menor grado las diurnas (Porch y Jahn, 2001; Rainey y Griffiths, 2005; Omae et al., 2012; Porch y Hall, 2013).

En maní, las altas temperaturas no tienen un efecto notorio en la producción de flores, pero se reducen significativamente el número de flores que cuajan y la formación de frutos. Cuando las temperaturas

sobrepasan los 35 °C se dan reducciones del rendimiento del 18-26% (Prasad et al., 2000). Un efecto similar ha sido observado en café, en el que temperaturas relativamente altas durante la floración, en asocio con una estación seca prolongada, pueden causar el aborto de las flores (Da Matta y Ramalho, 2006).

En cereales como maíz (*Zea mays* L.) y arroz (*Oriza sativa* L.), también se dan graves consecuencias cuando las plantas son sometidas a altas temperaturas. Las plantas de maíz sometidas a temperaturas superiores a 35 °C por más de ocho días durante el desarrollo reproductivo, sufren una reducción del 74% en el rendimiento (Rincón et al., 2006). Esta condición se debe a la falta de fecundación y de desarrollo del grano en las mazorcas, resultado de la desecación de los estigmas y los granos de polen. Cheikh y Jones (1994) indicaron que, en maíz, por cada 1 °C que se incrementa la temperatura por encima del valor óptimo (25 °C) se produce una reducción del rendimiento de 3-4%. En arroz, las plantas sometidas a 5 °C más que la temperatura ambiental (mínimas de 26-27 °C y máximas superiores a 33 °C), la fertilidad de las espiguillas decayó a un 37-38%, consecuencia de la reducción del 51% en la producción de polen y del 43% en el número de granos de polen sobre los estigmas (Prasad et al., 2006). Resultados similares fueron informados en Cuba, donde se obtuvieron valores de vaneos entre 45 y 50% cuando las temperaturas máximas alcanzaron picos de 34 °C y las mínimas se mantuvieron por encima de 20 °C (González et al., 2004). Mohammed y Tarpley (2009; 2011) y Siebenmorgen et al. (2013) indicaron que en arroz la alteración de la germinación del polen, la esterilidad de las espiguillas y las reducciones del rendimiento (“grano vano”) están estrechamente relacionadas con altas temperaturas nocturnas.

En Chile, temperaturas diurnas por encima de 30 °C y humedad relativa menor al 60% provocan aborto y caída de las flores (Vallejo y Estrada, 2004). Cuando las plantas fueron expuestas a temperaturas superiores a 33 °C por 48-120 h en los días previos a la antesis, los botones florales redujeron su tamaño y la viabilidad del polen declinó, lo que ocasionó reducción del cuaje y del tamaño de los frutos (Erickson y Markhart, 2002). En tomate, las altas temperaturas producen efectos similares a los observados en Chile; cuando la temperatura nocturna sube por encima de 20 °C se da producción deficiente de polen y se reduce la

fertilización, lo que causa la caída de botones y flores (Abdul y Stommel, 1995; Vallejo y Estrada, 2004). Al igual que en Chile, la etapa más sensible se da en los días previos a la antesis, durante la formación y el desarrollo de los granos de polen, y finalmente durante su germinación, que puede fracasar debido a impedimentos para su liberación en las anteras o a incapacidad para alcanzar el saco embrionario (Peet et al., 1998).

En anona y fresa, las altas temperaturas afectan la viabilidad del polen y la cantidad y calidad de los frutos. En anona, estudios realizados por Higuchi et al. (1998) indican que temperaturas de 30 °C en el día y nocturnas de 25 °C causaron reducciones en la viabilidad del polen y se desarrollaron subsecuentemente frutos asimétricos, pequeños y con poca cantidad de semillas. En fresa, cuando las temperaturas sobrepasan 25 °C se inhibe la diferenciación floral, y cuando superan los 32 °C se da aborto floral; las altas temperaturas causan reducción de la viabilidad del polen y del número de inflorescencias, flores y frutos, así como una menor calidad de estos últimos (Wang y Camp, 2000; Ledesma y Sugiyama, 2005; Ledesma et al., 2008; Radin et al., 2011).

En cultivos como maracuyá (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Sims.), granadilla (*Passiflora ligularis* Juss.) y la gulupa (*Passiflora edulis* Sims.), las altas temperaturas también afectan la polinización y la producción de frutos, pero, al contrario de los casos anteriores, los órganos femeninos son los más afectados. En gulupa, temperaturas promedio por encima de 25 °C inhiben la formación de yemas florales, y se presentan flores con ovarios más pequeños y con menor cantidad de óvulos, lo que afecta finalmente el cuaje de los frutos. En maracuyá, las altas temperaturas causan la deshidratación de la superficie estigmática e imposibilitan la fecundación de las flores (Fischer et al., 2009). La temperatura puede influenciar la expresión del sexo en la papaya, planta en la que las altas temperaturas inducen la producción de mayor cantidad de flores masculinas (Campostrini y Glenn, 2007), que las flores no produzcan frutos, y cuando lo hacen, son alargados y de poca calidad comercial (Nakasone y Paull, 2004).

En general, para la producción de cultivos bajo altas temperaturas es importante conocer los estados de desarrollo y las etapas fenológicas más sensibles, así como si el efecto perjudicial se da a causa de

las temperaturas nocturnas o las diurnas. Como se ejemplificó antes, las temperaturas nocturnas altas tienden a ser más perjudiciales que las diurnas para la etapa reproductiva y la formación de frutos y semillas; al respecto se tiene la hipótesis de que la selección natural habría favorecido a aquellas plantas en las que los ritmos circadianos de los procesos reproductivos más sensibles a la temperatura (meiosis, esporogénesis, antesis y apertura floral), ocurren en la parte más fresca del ciclo de 24 h, al final de la noche o al inicio de la mañana (Porch y Hall, 2013).

Árboles y especies de mayor longevidad

Las especies perennes responden al cambio climático en ciclos complejos controlados por ritmos internos, fenológicos y ambientales. La longevidad de los árboles limita la velocidad de aclimatación y adaptación de las especies leñosas, pero a la vez provee registros biológicos y químicos de los efectos del clima sobre el crecimiento, en la forma de anillos de crecimiento y cambios en la composición isotópica de la madera. Los árboles responden intensamente a los incrementos de $[CO_2]$ en los experimentos FACE (Long et al., 2004), y en los bosques de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica (Clark et al., 2003), donde algunos de los primeros estudios ecofisiológicos dieron cuenta de la alta sensibilidad de los árboles tropicales al calentamiento. El crecimiento de los árboles varió hasta en dos órdenes de magnitud durante más de dieciséis años, y el menor crecimiento se registró en los años más calientes con las temperaturas mínimas más altas, cuando el balance de carbono fue menos favorable (Figura 2).

En cultivos perennes, un análisis de productividad potencial realizado por Corley (1983), concluyó que las altas temperaturas constituyen un factor limitante muy serio en regiones tropicales para plantaciones de mango (*Mangifera indica* L.), aguacate (*Persea americana* Mill.), café, palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.), cocotero (*Cocos nucifera* L.), cacao (*Theobroma cacao* L.), yuca, árbol de hule (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.), entre otras, ya que provocan altas tasas respiratorias para el mantenimiento de las estructuras permanentes (raíces leñosas, troncos, ramas), alta foto-respiración, desactivación de las enzimas fotosintéticas, reducciones de la longevidad de las hojas y del índice de área foliar. Además, el estrés térmico causa el reemplazo constante de

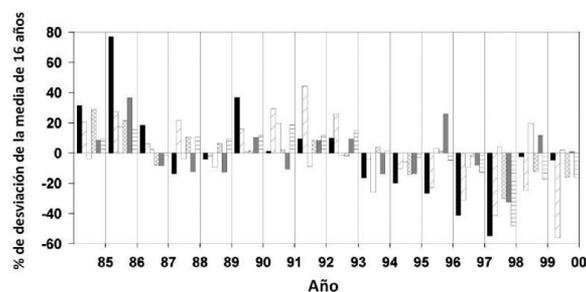


Figura 2. Crecimiento relativo anual de los árboles durante dieciséis años en los bosques lluviosos de la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Costa Rica (traducida de Clark et al., 2003).

Figure 2. Relative annual growth of trees during sixteen years in the tropical rain forest at La Selva Biological Station, Sarapiquí, Costa Rica (translated from Clark et al., 2003).

órganos vegetativos como las hojas, en detrimento del crecimiento de los órganos cosechados como los frutos del café, la palma aceitera o el cocotero, o las raíces de la yuca. Debido a ello, es esperable que el calentamiento global conduzca a que el crecimiento y la productividad de algunos cultivos perennes declinen a mediano y largo plazo.

Predisposición a las enfermedades

La predisposición fisiológica es un grado interno de susceptibilidad, resultado de causas externas y de estreses de naturaleza tanto abiótica como biótica (Yarwood, 1976). Uno de los detonantes más importantes de la predisposición a enfermedades es el calentamiento (temperaturas >36 °C), que reduce el balance de carbono, estimula la respiración (de mantenimiento) sobre la fotosíntesis, produce especies reactivas de oxígeno (ROS) y otras toxinas, consume las reservas energéticas, desvía recursos hacia vías bioquímicas “secundarias” y hacia la producción de metabolitos requeridos para lidiar con el estrés térmico (osmolitos compatibles, proteínas chaperonas), e inhibe la síntesis de fitoalexinas, factores que debilitan las defensas naturales contra el estrés biótico. La predisposición se asocia a daños celulares y a la pérdida de la integridad de las membranas y paredes celulares de los órganos afectados, la fuga de electrolitos y la formación de lesiones superficiales que facilitan el desarrollo de infecciones.

En granadilla, por ejemplo, temperaturas promedio por encima de 20 °C ocasionan un mayor estrés hídrico, lo que aumenta la demanda de agua y fertilizantes, y trae como consecuencia el acortamiento del ciclo de vida de la planta; de igual forma, predisponen a la planta y favorecen la aparición y severidad de la enfermedad conocida como secadera (*Nectria haematococca* Berk & Br.). Además, cuando se presentan temperaturas altas y cambios bruscos en la humedad debido a lluvias repentinas, se ve favorecida la rajadura de los frutos y la pérdida de su valor comercial. Debido a lo anterior, el cultivo de granadilla se recomienda solo a elevaciones mayores a los 1600 m (Fischer et al., 2009).

MECANISMOS DE TOLERANCIA

Como la tolerancia a otros estreses, la tolerancia a las altas temperaturas es una característica multi-génica y altamente regulada por los efectos de los loci de cientos de genes que controlan las respuestas fisiológicas y morfológicas, de las plantas (Hu y Xion, 2013). Como se indicó antes, esta capacidad de aclimatación y tolerancia opera solo dentro de un ámbito relativamente reducido de temperaturas.

Las plantas poseen diferentes mecanismos para sobrevivir bajo altas temperaturas, que incluyen adaptaciones a corto y a largo plazo, adaptaciones fenológicas o morfológicas y mecanismos de ajuste como cambios en la orientación foliar (paraheliotropismo), que les permite mantener la temperatura de la lámina foliar más cercana al óptimo térmico para la fotosíntesis en días calientes, como sucede en frijol (Fu y Ehleringer, 1989). Otros mecanismos de tolerancia incluyen alteraciones en la composición lipídica de las membranas (Wahid et al., 2007), la producción de antioxidantes, la acumulación de osmolitos compatibles y pigmentos, y la síntesis de proteínas de choque térmico (HSPs) (Schwacke et al., 1999; Iba, 2002; Mittler, 2002; Wang et al., 2004; Almeselmani et al., 2006; Taiz y Zeiger, 2006; Nagesh y Devaraj, 2008).

Un ideotipo de un cultivo anual tolerante a las altas temperaturas y a los múltiples estreses asociados, como la sequía, la alta radiación y los desórdenes nutricionales, debe reunir una combinación de

caracteres morfo-fisiológicos que involucran la copa, el hábito de crecimiento, la fenología, y la relación raíz:tallo, a través de un sistema radical flexible y plástico que pueda variar desde dimórfico con componentes profundos y superficiales (Kell, 2011), hasta especializaciones para diversas situaciones como la agricultura sin suelo y la hidroponía.

También se ha observado que una de las principales adaptaciones que permiten a los cultivos tolerar las altas temperaturas, es la capacidad de producir y mantener una mayor cantidad de polen viable. Esto quedó demostrado en genotipos tolerantes de tomate y frijol, capaces de mantener la dehiscencia de las anteras, mayor viabilidad del polen y menor aborto floral, lo que dio como resultado mayores rendimientos en ambientes de alta temperatura (Porch y Jahn, 2001; Firon et al., 2012).

Uno de los efectos primarios del estrés por temperatura es un aumento en la fluidez de la membrana plasmática y la pérdida de electrolitos (Wahid et al., 2007; Porch y Hall, 2013), por lo que, para mantener la integridad de las membranas celulares, las plantas deben repararlas y remodelarlas (Upchurch, 2008), mediante ajustes del grado de saturación de los lípidos para incrementar su termoestabilidad (Falcone et al., 2004; Larkindale y Huang, 2004; Upchurch, 2008; Benning, 2009; Su et al., 2009).

La termotolerancia adquirida es otro de los mecanismos de tolerancia al estrés por altas temperaturas, y se refiere a la habilidad de las plantas y otros organismos de adquirir tolerancia rápidamente, en horas incluso, y sobrevivir a temperaturas que de otro modo serían letales. La adquisición de termotolerancia es un fenómeno celular autónomo, normalmente resulta de la exposición previa a temperaturas altas pero subletales, que preparan a las plantas para soportar períodos posteriores de estrés por temperaturas altas de naturaleza letal (Vierling, 1991). La termotolerancia adquirida en las plantas es coordinada a través de la señalización por medio de sustancias como el ácido abscísico (ABA), las ROS, el etileno y la expresión de las HSPs. Este proceso se presenta cuando se produce un incremento de 5-10 °C sobre la temperatura óptima o sobre las condiciones normales de temperatura para el crecimiento de un cultivo (Iba, 2002; Firon et al., 2012).

TRATAMIENTO AGRONÓMICO DEL ESTRÉS POR ALTAS TEMPERATURAS

Cualquier estrategia agronómica basada en conocimientos eco-fisiológicos, dirigida a mitigar los efectos de las altas temperaturas y el calentamiento global en los cultivos, debe incluir la promoción de la salud de las plantas a través de la raíz y la nutrición mineral balanceada (Waraich et al., 2012), y el desarrollo de simbiosis en la rizosfera y la filosfera, con redes tróficas diversas y saludables. Debe contemplar el mejoramiento del ambiente para la fotosíntesis, la prevención del estrés a través del endurecimiento y el estrés controlado, por ejemplo, mediante la aplicación de choques salinos para inducir la termotolerancia. El manejo hortícola del dosel permite la modificación del ambiente utilizando invernaderos, sombra natural o artificial, mallas de colores y cortinas rompevientos. Las alternativas químicas incluyen los bioestimulantes, termoprotectores y osmolitos compatibles, inductores de defensa, antioxidantes, caolinitas reflectivas, etc. Las terapias moleculares farmacéuticas en desarrollo (Stoger et al., 2014), permitirían el manejo de la bioquímica defensiva, la inducción del metabolismo secundario, el control de las respuestas sistémicas adquiridas e inducidas (SAR y SIR), el diagnóstico del estrés, la vacunación y la detoxificación, entre otras.

Los conocimientos acerca de la dependencia tan marcada del desarrollo de las plantas de la temperatura, ha producido herramientas como el "USDA Hardiness Zone" y el "Heat Zone Map" para los EEUU, ampliamente usados por los horticultores y botánicos para definir el límite norte de la distribución de las plantas y sus ámbitos de adaptación (Deal y Raulston, 1989). Estos mapas se basan en que los límites para la distribución hacia el sur de las especies norteamericanas, los marca la temperatura promedio de un breve periodo durante la época más caliente del año, y la temperatura mínima promedio del invierno, determina la adaptación exitosa de muchas especies frutales perennes.

Debido a los desafíos que el incremento de las temperaturas impone a nivel global, y a que la tolerancia al calor es muy variable entre las especies y los genotipos de las plantas cultivadas, la inversión en la producción del conocimiento y la tecnología para la adaptación a las altas temperaturas, y la generación de cultivares tolerantes a través del mejoramiento

genético, se ha convertido en una prioridad mundial (Howden et al., 2007; Ainsworth y Ort, 2010). Junto a los nuevos cultivares se deben proveer prácticas agronómicas de respuesta, integrando conceptos y tecnologías de los suelos, la eco-fisiología y la microclimatología para enfrentar las consecuencias que el calentamiento global puede generar, en especial en la agricultura tropical y en la producción de alimentos. Así, la vía más rápida y científicamente fundamentada para lidiar con el estrés térmico de los cultivos parece ser la agronomía de respuesta. En general, el impacto negativo del estrés por calor en la productividad agrícola, puede ser reducido mediante la combinación de prácticas culturales y el mejoramiento genético (Howden et al., 2007).

Mejoramiento genético

El mejoramiento genético de los cultivos para tolerancia al estrés abiótico es un esfuerzo relativamente nuevo, debido a que en el pasado reciente los programas de mejoramiento se enfocaron en liberar cultivares con altos rendimientos en ambientes favorables (Wahid et al., 2007). La tolerancia al estrés por calor es un carácter de tipo cuantitativo y complejo, controlado por múltiples genes y altamente influenciado por el ambiente (Barnabás et al., 2008; Beebe et al., 2009; Porch y Hall, 2013), por lo que la selección de genotipos tolerantes en condiciones de campo no es un proceso sencillo. Por ejemplo, en frijol las altas temperaturas afectan el ámbito de adaptación altitudinal de los genotipos y reducen su crecimiento radical; además, se acelera la mineralización en los suelos, lo que genera condiciones de estrés más agudas. Junto a ello, la variabilidad genética para estas limitaciones tiende a ser menor, la heredabilidad es usualmente baja y la interacción genotipo ambiente alta, por lo que la caracterización de las reacciones a estos tipos de estrés es difícil y depende de un mayor número de repeticiones y ensayos de campo (Beebe et al., 2009).

Una de las estrategias de manejo del problema del estrés térmico desde la perspectiva del mejoramiento genético, es la identificación de fuentes de tolerancia. En cultivos como soya, tomate y frijol, se conoce que la variabilidad para esta característica es limitada, por lo que una opción es la utilización de accesiones silvestres o accesiones de especies relacionadas (Wahid

et al., 2007; Beebe et al., 2009). En frijol, por ejemplo, una fuente de tolerancia a alta temperatura y sequía es *Phaseolus acutifolius* (Muñoz et al., 2004; Micheletto et al., 2007; Beebe et al., 2013), por lo que, se podría explotar la variabilidad genética del género *Phaseolus* mediante cruzamientos interespecíficos, con el fin de generar genotipos tolerantes (Beebe et al., 2009). Además, es necesario que las líneas derivadas del mejoramiento genético para estrés por alta temperatura se comporten bien, tanto en un ambiente con estrés, como en condiciones sin estrés, y que presenten características agronómicas y comerciales deseables. En tomate la tolerancia a altas temperaturas está asociada a frutos pequeños, debido al efecto adverso del estrés por calor en la producción de auxinas en el fruto, y a plantas con escaso follaje, como consecuencia de la orientación altamente reproductiva (generativa) de los genotipos tolerantes a alta temperatura (Huberman et al., 1997; Adams et al., 2001).

Por su carácter multigénico, el uso de análisis de correlación y segregación, técnicas de biología molecular y marcadores moleculares para la identificación de QTLs, han sido los enfoques más promisorios para entender las bases genéticas de la tolerancia a las altas temperaturas (Wahid et al., 2007). Varios de los genes responsables de la inducción de la síntesis de las HSPs han sido identificados en cultivos como tomate y maíz (Liu et al., 2006; Sun et al., 2006; Momcilovic y Ristic 2007; Snyman y Cronjé, 2008).

Para mejorar la tolerancia al estrés térmico, también se ha hecho uso de la ingeniería genética. Un ejemplo de ello es la generación de plantas transgénicas con sobreexpresión de enzimas, proteínas o componentes antioxidantes (Bhatnagar et al., 2008), entre ellos la superóxido dismutasa (SOD), la glutatióna reductasa (GR), la ascorbato peroxidasa (APX) y el factor de transcripción HS, que resulta en la expresión de HSPs a temperatura normal (Roxas et al., 1997; Zhu et al., 1998; Iba, 2002). Al respecto, Kurek et al. (2007) indicaron que el mejoramiento de la estabilidad de la Rubisco activasa en *Arabidopsis* transformada genéticamente, incrementó las tasas de fotosíntesis, crecimiento y el rendimiento en plantas expuestas a estrés por calor moderado. Resultados similares se obtuvieron en plantas de tabaco genéticamente modificadas para la mayor síntesis de glicina betaína (GB) (Yang et al., 2005). En el caso de cultivos que naturalmente no producen GB bajo condiciones

de estrés, la ingeniería genética ha permitido la introducción de rutas para la biosíntesis de este osmolito compatible (Wahid et al., 2007).

Se ha sugerido realizar la selección de las plantas con tolerancia al estrés por calor y al estrés abiótico en general, mediante la identificación de caracteres claves en etapas tempranas del desarrollo y que se correlacionen con la tolerancia en el estado reproductivo; sin embargo, esto aún no ha sido posible (Wahid et al., 2007). Las variables que expresamente se han correlacionado mejor con la tolerancia al calor son la alta viabilidad del polen y el menor aborto floral en el frijol (Porch y Jahn, 2001), mayor fertilidad de las espiguillas en el arroz (Prasad et al., 2006) y mayor cuaje de frutos en el tomate (Abdul y Stommel, 1995). Estos criterios de selección resaltan la capacidad de los genotipos para mantener un alto índice de cosecha y un alto rendimiento bajo condiciones de estrés.

Debido a que la reducción en la viabilidad del polen y la fertilización han sido mencionados entre los factores que más afectan la producción de los cultivos bajo altas temperaturas (Allan et al., 1987; Porch y Jahn, 2001; Susuki et al., 2001; Erickson y Markhart, 2002; Prasad et al., 2006; Fischer et al., 2009), la producción de frutos o semillas por apomixis sería una herramienta para el desarrollo de cultivares que produzcan bien aún en condiciones de alta temperatura (Vallejo y Estrada, 2002; Porch y Hall, 2013). A través de la ingeniería genética sería posible insertar los genes necesarios para conferir esta característica, y se han llevado a cabo múltiples investigaciones tendientes a identificar genes o enzimas involucrados en la generación de la apomixis (Pessino et al., 1997; Koltunow y Grossniklaus, 2003; Spinalle et al., 2004; Laspina et al., 2008).

Irrigación y nebulización

La irrigación dirigida al suelo previene y alivia el estrés debido a las altas temperaturas, porque satisface las demandas evaporativas de las plantas y de la atmósfera, y modifica el balance de energía de la plantación, a través de cambios en la proporción de la carga radiativa que se disipa como calor o evapotranspiración. En contraste, la aspersión dirigida al follaje y la nebulización no tienen por objetivo principal suplir los requerimientos hídricos y la demanda transpiracional de las plantas, sino

que humedecen el aire, refrescan las hojas, bajan los gradientes de humedad entre las hojas y el aire, se reduce la transpiración, y se facilitan la absorción foliar del agua y la rehidratación de las plantas. La mojadura del follaje permite el enfriamiento evaporativo rápido de las superficies y sustituye el efecto refrigerante de la transpiración, cuando este deja de operar con el cierre estomático y la deshidratación asociados al estrés térmico.

Las aspersiones al follaje, con agua fría incluso (Wierenga y Hagan, 1966; Chen et al., 1999), pueden reducir los daños por quema de sol en las hojas y los frutos, un problema fisiológico causado por las altas temperaturas. El riego con agua fría, además de enfriar rápidamente la superficie de las plantas, reduce el metabolismo y tiene el potencial de reprimir el crecimiento en plazos muy cortos, lo que permite una rápida aclimatación. Además, es poco probable que el riego al follaje bajo condiciones de alta radiación y calentamiento cause lesiones conocidas como la quemadura de las hojas (“leaf scorching”), debido a un supuesto efecto óptico, “tipo lupa”, de las gotas de agua sobre las superficies de las hojas; este se da solo en ciertas condiciones particulares y en pocos tipos de hojas (Egri et al., 2010). Sí se ha advertido la permanencia de residuos salinos y manchas sobre los frutos y las hojas luego de la evaporación del agua de riego. Otros efectos perjudiciales de la irrigación al follaje están a menudo relacionados con el humedecimiento de las superficies vegetales y la diseminación de las enfermedades (Aylor y Taylor, 1982).

Otras de las prácticas agronómicas para proteger los frutos de los períodos de mayor radiación y calentamiento, son la aplicación de caolinitas reflectivas, como se realiza en manzana y tomate, y la colocación directa de sarán sobre las plantas, como se realiza en piña durante la fructificación. Sin embargo, esta última práctica se implementa sin conocer el efecto que la sombra temporal puede tener sobre la fotosíntesis CAM de la piña.

Sombra y coberturas del suelo

La sombra y las coberturas de los suelos, ambas de varios tipos, naturales y sintéticas, constituyen la forma más utilizada para manipular el balance de energía, modificar el ambiente y proteger de la radiación solar a las plantas cultivadas en el interior, o a las raíces en el caso del suelo, porque moderan

los efectos y la magnitud de las fluctuaciones diurnas y estacionales de variables ambientales como la luz, la temperatura, la humedad y la velocidad del viento (Gutiérrez et al., 1999-2002).

La sombra también se aplica en diversos sistemas agroforestales como el café y el cacao, plantando una diversidad de árboles que se podan regularmente al ritmo de la estacionalidad climática y la fenología de los cultivos. La sombra de los árboles es un elemento central del diseño de agro-ecosistemas sostenibles para los trópicos secos y calientes. Esta última debería ser la preferida, porque el grueso de la carga radiativa es disipado como calor sensible o evaporación desde el dosel, mientras que con las sombras sintéticas la disipación del calor sensible implica el calentamiento del interior del ambiente sombreado también, o su reemisión hacia la atmósfera (Gutiérrez et al., 1999-2002).

La sombra sintética es empleada a gran escala en el cultivo de diferentes plantas ornamentales (helechos, flores, follajes) y para la propagación, la aclimatación y la comercialización de las plantas (Gutiérrez et al., 1999-2002). Aunque existe una amplia gama de materiales, la sombra se aplica con materiales porosos de polietileno o polipropileno negro (sarán), que absorben la radiación solar y se convierten en una fuente de calor. El tejido fino de los materiales sintéticos permite la fácil disipación del calor latente (en la forma de vapor de agua), por lo que la moderación del ambiente térmico en el interior de las casas de sombra constituye una de las principales modificaciones favorables debidas a la sombra. En comparación con el exterior, el interior de las casas de sombra tiene reducciones en la radiación, la evaporación y la velocidad del viento, pero los efectos sobre la temperatura y la humedad del aire son importantes solo en casas de sombra grandes.

Estas condiciones ambientales promueven la apertura estomática y reducen el estrés hídrico y la foto-inhibición, pero pueden limitar la tasa fotosintética y la productividad de las plantas cultivadas en el interior. En las casas de sarán grandes se registran incrementos significativos de la temperatura y la humedad relativa del aire. Los materiales como el sarán negro producen sombra porque absorben la radiación solar incidente, que es luego disipada como calor sensible. Esto causa el desarrollo de un gradiente de temperatura en el interior de la casa de sombra, el sarán se calienta más que el suelo, y se genera una inversión de temperatura que dificulta aún más la salida del aire caliente. Este efecto se exagera en

casas de sarán grandes en las que la velocidad del viento es amortiguada con la distancia dentro del ambiente protegido (Gutiérrez et al., 1999-, 2002).

Aunque los problemas de calentamiento podrían solucionarse mediante el uso de materiales reflectivos, estos pueden reflejar más radiación hacia el interior de la estructura; se requiriere entonces el uso de materiales más finos que a su vez aumentan los problemas físicos para la circulación del aire. Conforme el intercambio gaseoso es limitado, la concentración de algunos gases como el vapor de agua se incrementa en el interior, lo que favorece el desarrollo de muchas plantas, pero desafortunadamente de muchas enfermedades también. Sin embargo, si las plantas cultivadas se desarrollan bien sin un microclima modificado, excepto en su régimen de radiación, entonces los diseños de las casas de sombra deben ser planeados para permitir la ventilación, lo cual puede conseguirse de varias maneras tales como: eliminar las paredes laterales, construir las casas de sombra en pendientes, pequeñas para facilitar la penetración de aire por los costados, y de formas rectangulares (largas y angostas) y no casas cuadradas (Gutiérrez et al., 1999-2002).

En los suelos, el balance de energía de la superficie y el flujo de calor pueden ser modificados con el uso de coberturas claras y reflectivas, naturales vivas (varias especies para diferentes ambientes) o muertas (papel, pino), y sintéticas (plásticos reflectivos, resistentes a UV) (Rosenberg et al., 1983). La abundante investigación sobre plasticultura y el uso de diversos materiales sintéticos para manipular la temperatura del suelo, así como de los materiales para la construcción de ambientes protegidos en el trópico, como el polipropileno (sarán), los plásticos, el vidrio y las mallas antiáfidos, no se equipara con la escasa investigación sobre coberturas vivas o sombra natural. Las coberturas vivas ocupan un lugar central en el manejo agronómico de diversos cultivos como la palma aceitera. La tecnología de las coberturas agrícolas merece atención, debido a que el calentamiento del suelo y la descomposición de sus reservas de carbono son componentes clave del balance de C global y del incremento exponencial del calentamiento, y debería ser considerado un recurso esencial para lidiar con el calentamiento global a escala local.

Pre-acondicionamiento y endurecimiento

Junto con las estrategias de mejoramiento genético y los avances logrados a través de la ingeniería genética y la biotecnología, la inducción de tolerancia al estrés térmico en cultivares altamente productivos es una de las opciones de las que se dispone. Este objetivo se puede lograr a través de técnicas de pre-acondicionamiento, un tratamiento osmótico que permite controlar la imbibición y activar solo los mecanismos de reparación de las semillas. Puede ser acompañado por shocks térmicos para inducir la producción de HSPs y osmolitos compatibles, la aplicación de sales inorgánicas en bajas concentraciones, antioxidantes y moléculas de señalización (Wahid et al., 2007).

El pre-acondicionamiento térmico consiste en someter las plantas a periodos cortos de alta temperatura, lo que las prepara para tolerar mejor un periodo prolongado de estrés posterior. Bajo condiciones de alta temperatura, las plantas de tomate pre-acondicionadas mostraron mayor ajuste osmótico, conductancia estomática y crecimiento que las plantas no pre-acondicionadas (Morales et al., 2003). Durante periodos de estrés por calor se incrementa la demanda de Ca^{2+} . El pre-tratamiento de semillas de maíz con una solución de CaCl_2 , incrementó la tolerancia intrínseca al estrés por altas temperaturas en las plántulas, que aumentaron sus niveles de SOD, catalasa (CAT) y APX, y mantuvieron menores niveles de peroxidación lipídica (Gong et al., 1997). La aplicación de GB incrementó los rendimientos de plantas de arroz, porque redujo la esterilidad de las espiguillas y previno parcialmente el daño que las altas temperaturas nocturnas causan en el llenado de los granos (Mohammed y Tarpley, 2011). En caña de azúcar, el enjuague de esquejes en soluciones de prolina y GB (20 nM), redujo la producción de H_2O_2 y protegió los tejidos de los efectos del calor. La termotolerancia inducida se debió principalmente a la acumulación de azúcares solubles, prolina y GB, así como a un mayor contenido de Ca^{2+} y K^+ en los tejidos. La utilización de soluciones osmoprotectores de prolina y GB serían factibles desde un punto de vista económico (Rasheed et al., 2011).

Reguladores del crecimiento

Otra de las opciones para el tratamiento del estrés térmico es el uso de reguladores de crecimiento, que desencadenan y coordinan cascadas de señales en las plantas y las preparan para soportar el estrés por calor. Por ejemplo, en tomate el pre-acondicionamiento con un liberador de etileno (ethephon, 1 ppm), incrementó en más de cinco veces la cantidad de granos de polen germinados por flor en plantas bajo estrés por calor (Firon et al., 2012). En plántulas de tomate, la aplicación de ácido salicílico (0,1 nM de ácido salicílico en el medio líquido de cultivo por 17 h) incrementó la expresión de los genes *hsp70* y *hsf*, lo que produjo un incremento de las proteínas chaperonas HSP70 (Snyman y Cronjé, 2008). La aplicación de giberelinas y de ácido 2-cloroetil fosfónico rompe la termomodormancia inducida por las altas temperaturas en las semillas de apio (Bouzo et al., 2007). Se citan algunos protectores contra el estrés que inhiben la síntesis de etileno y alivian los síntomas semejantes al envejecimiento provocados por esta hormona. Uno de estos es el 1-metilciclopropeno (1-MCP) recomendado para cereales, maíz, algodón y hortalizas, cuyo ingrediente activo se descompone en C, H y O₂, y no deja residuos. Los inductores de resistencia que alertan el sistema inmunológico de las plantas, como el salicilato, el jasmonato, la quitina y los quitosanos, entre otros, tienen el potencial de preparar (“prime”) a las plantas para la posible incidencia del estrés por calor.

SÍNTESIS ECOFISIOLÓGICA Y COMENTARIOS FINALES

El progreso en la comprensión de la percepción, la naturaleza fisiológica de los problemas generados, y las respuestas de las plantas a las altas temperaturas, así como la producción de soluciones agronómicas de respuesta, solo ocurrirá a través de la interacción de la eco-fisiología con otras disciplinas como el mejoramiento genético y la biotecnología, a lo largo del continuo suelo-planta-atmósfera, y por parte de los múltiples actores encontrados en las diferentes escalas del agro-ecosistema y de los sistemas de producción. Estas escalas van desde los niveles moleculares delineados en el texto, hasta los experimentos agronómicos y la imagenología de

campo y sus aplicaciones modernas. Para el sector productivo y agro-alimentario, el objetivo final es la producción sostenible y sostenida de alimentos, aún bajo condiciones de calentamiento global.

Desde el punto de vista fisiológico y sus aplicaciones, se recomienda poner atención al potencial para la creciente tecnificación de agro-ecosistemas mejor diseñados para los trópicos, y utilizar el tamizaje (“screening”) y la catalogación de los fenotipos (“fenotipificación”) a nivel local para lidiar y tratar el estrés en el campo en tiempo real. Por primera vez parece posible realizar la medición rápida y efectiva de numerosos rasgos morfo-fisiológicos y de diferencias en las respuestas de grandes sets de genotipos a diversos tratamientos de estrés. Estas bases de datos deben incluir bioensayos con indicadores de estrés, como la conductancia estomática, la emisión de fluorescencia o de más luz infrarroja a causa del calentamiento, y bio-marcadores moleculares que permitan la identificación temprana de los genotipos promisorios. Esta capacidad de aclimatación y tolerancia opera solo dentro de un ámbito relativamente reducido de temperaturas. El interés, las necesidades y la importancia de la investigación sobre el estrés debido a las altas temperaturas y a los otros estreses asociados, como la sequía y la alta radiación, sin duda se incrementará en los próximos años con el avance del calentamiento global y con la incertidumbre climática predominante en los escenarios agrícolas actuales.

LITERATURA CITADA

- Abdul, A.A., and J.R. Stommel. 1995. Pollen viability and fruit set of tomato genotypes under optimum- and high-temperature regimes. *HortSci.* 30:115-117.
- Adams, S.R., K.E. Cockshull, and C.R.J. Cave. 2001. Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. *Ann. Bot.* 88:869-877.
- Ainsworth, E.A., and D.R. Ort. 2010. How do we improve crop production in a warming world? *Plant Physiol.* 154:526-530.
- Allan, P., J. McChlery, and D. Biggs. 1987. Environmental effects on clonal female and male *Carica papaya* L. plants. *Sci. Hortic.* 32:221-232.
- Almeselmani, M., P.S. Deshmukh, R.K. Sairam, S.R. Kushwaha, and T.P. Singh. 2006. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. *Plant Sci.* 171:382-388.

- Alves, A.A.C. 2002. Cassava botany and physiology. In: R.J. Hillocks et al., editors, Cassava: biology, production and utilization. CAB Int., Wallingford, GBR. p. 67-89.
- Atkin, O.K., E.J. Edwards, and B.R. Loveys. 2000. Research of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytol.* 147:141-154.
- Aylor, D.E., and G.S. Taylor. 1982. Aerial dispersal and drying of *Peronospora tabacina* conidia in tobacco shade tents. *PNAS* 79:697-700.
- Barnabás, B., K. Jäger, and A. Fehér. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environ.* 31:11-38.
- Beebe, S.E., I.M. Rao, M.W. Blair, and J.A. Acosta. 2013. Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Front. Physiol.* 4:35. doi:10.3389/fphys.2013.00035.
- Beebe, S., I. Rao, M.W. Blair, and L. Butare. 2009. Breeding for abiotic stress tolerance in common bean: present and future challenges. Paper presented at: the 14th Australian plant breeding & 11th Society for the Advancement of Breeding Research in Asia and Oceania (SABRAO) Conference, 10–14 aug. 2009. Brisbane, AUS.
- Benning, C. 2009. Mechanisms of lipid transport involved in organelle biogenesis in plant cells. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 25:71-79.
- Bhatnagar, P., V. Vadez, and K.K. Sharma. 2008. Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: retrospect and prospects. *Plant Cell Rep.* 27:411-424.
- Bouzo, C.A., J.C. Favaro, and R.A. Pilatti. 2007. Improving the germination of celery seeds at high temperature. *J. Agric. Soc. Sci.* 3:67-69.
- Campostrini, E., and D.M. Glenn. 2007. Ecophysiology of papaya: a review. *Braz. J. Plant Physiol.* 19:413-424.
- Cheikh, N., and R.J. Jones. 1994. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress. Role of cytokinin/abscisic acid balance. *Plant Physiol.* 106:45-51.
- Chen, J.J., Y.W. Sun, and T.F. Sheen. 1999. Use of cold water for irrigation reduces stem elongation of plug-grown tomato and cabbage seedlings. *HortSci.* 34:852-854.
- Clark, D.A., S.C. Piper, C.D. Keeling, and D.B. Clark. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *PNAS* 100:5852-5857.
- Corley, R.H.V. 1983. Potential productivity of tropical perennial crops. *Exp. Agr.* 19:217-237.
- Da Matta, F.M., and J.D. Ramalho. 2006. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. *Braz. J. Plant Physiol.* 18:55-81.
- Deal, D.L., and J.C. Raulston. 1989. Plant high night temperature tolerance zones: describing and predicting summer night temperature patterns and the southern limits of plant adaptation. *Agric. For. Meteorol.* 46:211-226.
- Ebrahim, M.K., O. Zingsheim, M.N. El-Shourbagy, P.H. Moore, and E. Komor. 1998. Growth and sugar storage in sugarcane grown at temperature below and above optimum. *J. Plant Physiol.* 153:593-602.
- Egri, A., A. Horváth, G. Kriska, and G. Horváth. 2010. Optics of sunlit water drops on leaves: conditions under which sunburn is possible. *New Phytol.* 185:979-987.
- Erickson, A.N., and A.H. Markhart. 2002. Flower developmental stage and organ sensitivity of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) to elevated temperature. *Plant Cell Environ.* 25:123-130.
- Falcone, D.L., J.P. Ogas, and C.R. Somerville. 2004. Regulation of membrane fatty acid composition by temperature in mutants of *Arabidopsis* with alterations in membrane lipid composition. *BMC Plant Biol.* 4:17. doi:10.1186/1471-2229-4-17
- Firon, N., E. Pressman, S. Meir, R. Khoury, and L. Althan. 2012. Ethylene is involved in maintaining tomato (*Solanum lycopersicum*) pollen quality under heat-stress conditions. *AoB Plants* 2012:pls024. doi:10.1093/aobpla/pls024.
- Fischer, G., F. Casierra, y W. Piedrahíta. 2009. Ecofisiología de las especies pasifloráceas en Colombia. En: D. Miranda et al., editores, *poscosecha y comercialización de las pasifloráceas en Colombia: maracuyá, granadilla, gulupa y curuba*. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, COL. p. 45-68.
- Fu, Q.A., and J.R. Ehleringer. 1989. Heliotropic leaf movements in common beans controlled by air temperature. *Plant Physiol.* 91:1162-1167.
- Gong, M., S.N. Chen, Y.Q. Song, and Z.G. Li. 1997. Effect of calcium and calmodulin on intrinsic heat tolerance in relation to antioxidant systems in maize seedlings. *Aust. J. Plant Physiol.* 24:371-379.
- Gutiérrez, M.V., K. Jiménez, D. Soto, M. Alpízar, y C. Chinchilla. 1999-2002. El microclima en una casa de sombra: palmas y *Zamia* como indicadores de aclimatación a la luz. *Rev. Agr. Trop.* 32:47-60.
- González, M., R. Castro, R. Morejón, y R.M. Cárdenas. 2004. Relación del vaneó del grano en variedades de arroz (*Oryza sativa* L.) con las variables climáticas temperatura y humedad relativa. *Cultivos Trop.* 25(3):15-17.

- Higuchi, H., N. Utsunomiya, and T. Sakuratani. 1998. High temperature effects on cherimoya fruit set, growth and development under greenhouse conditions. *Sci. Hort.* 77:23-31.
- Howden, S.M., J.F. Soussana, F.N. Tubiello, N. Chhetri, M. Dunlop, and H. Meinke. 2007. Adapting agriculture to climate change. *PNAS* 104:19691-19696.
- Hu, H., and L. Xiong. 2013. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. *Annu. Rev. Plant Biol.* 35:14-34.
- Huberman, M., J. Riov, B. Aloni, and R. Goren. 1997. Role of ethylene biosynthesis and auxin content and transport in high temperature-induced abscission of pepper reproductive organs. *J. Plant Growth Regul.* 16:129-135.
- Iba, K. 2002. Acclimative response to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53:225-245.
- Kell, D.B. 2011. Breeding crop plants with deep roots: their role in sustainable carbon, nutrient and water sequestration. *Ann. Bot.* 108:407-418.
- Koltunov, A.M., and U. Grossniklaus. 2003. Apomixis: a developmental perspective. *Annu. Rev. Plant Biol.* 54:547-574.
- Kurek, I., T.K. Chang, S.M. Bertain, A. Madrigal, L. Liu, M.W. Lassner, and G. Zhu. 2007. Enhanced thermostability of *Arabidopsis* Rubisco activase improves photosynthesis and growth rates under moderate heat stress. *Plant Cell* 19:3230-3241.
- Larkindale, J., and B. Huang. 2004. Changes of lipid composition and saturation level in leaves and roots for heat-stressed and heat acclimated creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera*). *Environ. Exp. Bot.* 51:57-67.
- Laspina, N.V., T. Vega, J.G. Seijo, A.M. González, L.G. Martelotto, J. Stein, M. Podio, J.P. Ortiz, V.C. Echenique, C.L. Quarin, and S.C. Pessino. 2008. Gene expression analysis at the onset of aposporous apomixis in *Paspalum notatum*. *Plant Mol. Biol.* 67:615-628.
- Ledesma, N., and N. Sugiyama. 2005. Pollen quality and performance in strawberry plants exposed to high-temperature stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130:341-347.
- Ledesma, N.A., M. Nakata, and N. Sugiyama. 2008. Effect of high temperature stress on the reproductive growth of strawberry cvs. Nyoho and Toyonoka. *Sci. Hort.* 116:186-193.
- Liu, N., S. Ko, K.C. Yeh, and Y. Charng. 2006. Isolation and characterization of tomato Hsa32 encoding a novel heat-shock protein. *Plant Sci.* 170:976-985.
- Long, S.P., E.A. Ainsworth, A. Rogers, and D.R. Ort. 2004. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55:591-628.
- Micheletto, S., L. Rodriguez, R. Hernandez, R.D. Richins, J. Curry, and M.A. O'Connell. 2007. Comparative transcript profiling in roots of *Phaseolus acutifolius* and *P. vulgaris* under water deficit stress. *Plant Sci.* 173:510-520.
- Mittler, R. 2002. Oxidative stress; antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 7:405-410.
- Mohammed, A.R., and L. Tarpley. 2009. High nighttime temperatures affect rice productivity through altered pollen germination and spikelet fertility. *Agric. For. Meteorol.* 149:999-1008.
- Mohammed, A.R., and L. Tarpley. 2011. High night temperature and plant growth regulator effects on spikelet sterility, grain characteristics and yield of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Can. J. Plant Sci.* 91:283-291.
- Momcilovic, I., and Z. Ristic. 2007. Expression of chloroplast protein synthesis elongation factor, EF-Tu, in two lines of maize with contrasting tolerance to heat stress during early stages of plant development. *J. Plant Physiol.* 164:90-99.
- Monterroso, V.A., and H.C. Wien. 1990. Flower and pod abscission due to heat stress in beans. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 115:631-634.
- Morales, D., P. Rodríguez, J. Dell'amico, E. Nicolas, A. Torrecillas, and M.J. Sánchez. 2003. High-temperature preconditioning and thermal shock imposition affects water relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato. *Biol. Plant.* 47:203-208.
- Muñoz, L.C., M.W. Blair, M.C. Duque, J. Thome, and W. Roca. 2004. Introgression in common bean x tepary bean interspecific congruity-backcross lines as measured by AFLP markers. *Crop Sci.* 44:637-645.
- Nagesh, R., and V.R. Devaraj. 2008. High temperature and salt stress response in French bean (*Phaseolus vulgaris*). *Aust. J. Crop Sci.* 2(2):40-48.
- Nakasone, H.Y., and R.E. Paull. 2004. Tropical fruits. 2nd ed. CAB Int., Wallingford, GBR.
- Omae, H., A. Kumar, and M. Shono. 2012. Adaptation to high temperature and water deficit in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the reproductive period. *J. Bot.* Article ID 803413. doi:10.1155/2012/803413.
- Peet, M.M., S. Sato, and R.G. Gardner. 1998. Comparing heat stress effects on male-fertile and male-sterile tomatoes. *Plant Cell Environ.* 21:225-231.
- Pessino, S.C., J.P.A. Ortiz, O. Leblanc, C.B. Do Valle, C. Evans, and M.D. Hayward. 1997. Identification of a

- maize linkage group related to apomixis in *Brachiaria*. *Theor. Appl. Gen.* 94:439-444.
- Porch, T.G., and A.E. Hall. 2013. Heat tolerance. In: C. Kole, editor, *Genomics and breeding for climate-resilient crops*. Vol. 2. Springer-Verlag, Berlin, GER. p. 167-202.
- Porch, T.G., and M. Jahn. 2001. Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat-sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Cell Environ.* 24:723-731.
- Prasad, P.V., P.Q. Craufurd, and R.J. Summerfield. 2000. Effect of high air and soil temperature on dry matter production, pod yield and yield components of groundnut. *Plant Soil* 222:231-239.
- Prasad, P.V., K.J. Boote, L.H. Allen Jr., and J.M. Thomas. 2002. Effects of elevated temperature and carbon dioxide on seed-set and yield of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Glob. Change Biol.* 8:710-721.
- Prasad, P.V., K.J. Boote, L.H. Allen Jr., J.E. Sheehy, and J.M. Thomas. 2006. Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crops Res.* 95:398-411.
- Pregitzer, K.S., J.S. King, A.J. Burton, and S.E. Brown. 2000. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytol.* 147:105-115.
- Qiu, N., and C. Lu. 2003. Enhanced tolerance of photosynthesis against high temperature damage in salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica* plants. *Plant Cell Environ.* 26:1137-1145.
- Radin, B., B.B. Lisboa, S. Witter, V. Barni, C. Reisser, R. Matzenauer, e M.H. Fermino. 2011. Desempenho de quatro cultivares de morangueiro em duas regiões ecoclimáticas do Rio Grande do Sul. *Hortic. Bras.* 29:287-291.
- Rainey, K.M., and P.D. Griffiths. 2005. Differential response of common bean genotypes to high temperature. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130:18-23.
- Rasheed, R., A. Wahid, M. Farooq, I. Hussain, and S.M.A. Basra. 2011. Role of proline and glycinebetaine pretreatments in improving heat tolerance of sprouting sugarcane (*Saccharum* sp.) buds. *Plant Growth Regul.* 65:35-45.
- Rincón, J.A., S. Castro, J.A. López, A.J. Huerta, C. Trejo, y F. Briones. 2006. Temperatura alta y estrés hídrico durante la floración en poblaciones de maíz tropical. *Phyton (Buenos Aires)* 75:31-40.
- Rosenberg, N.J., B.L. Blad, and S.B. Verma. 1983. *Microclimate: the biological environment*. 2nd ed. John Wiley & Sons, N.Y., USA.
- Roxas, V.P., R.K. Smith, E.R. Allen, and R.D. Allen. 1997. Overexpression of glutathione S-transferase/ glutathione peroxidase enhances the growth of transgenic tobacco seedlings during stress. *Nat. Biotechnol.* 15:988-991.
- Schwacke, R., S. Grallath, K.E. Breitreuz, E. Stransky, H. Stransky, W.B. Frommer, and D. Rentscha. 1999. LeProT1, a transporter for proline, glycine betaine, and γ -amino butyric acid in tomato pollen. *Plant Cell* 11:377-391.
- Siebenmorgen, T.J., B.C. Grigg, and S.B. Lanning. 2013. Impacts of preharvest factors during kernel development on rice quality and functionality. *Annu. Rev. Food Sci. Technol.* 4:101-115.
- Snyman, M., and M.J. Cronjé. 2008. Modulation of heat shock factors accompanies salicylic acid-mediated potentiation of Hsp70 in tomato seedlings. *J. Exp. Bot.* 59:2125-2132.
- Spillane, C., M.D. Curtis, and U. Grossniklaus. 2004. Apomixis technology development - virgin births in farmers' fields? *Nat. Biotechnol.* 22:687-691.
- Stoger, E., R. Fischer, M. Moloney, and J.K.C. Ma. 2014. Plant molecular pharming for the treatment of chronic and infectious diseases. *Annu. Rev. Plant Biol.* 65:743-768.
- Su, K., D.J. Bremer, R. Jeannotte, R. Welti, and C. Yang. 2009. Membrane lipid composition and heat tolerance in cool-season turf grasses, including a hybrid bluegrass. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 134:511-520.
- Sun, A., S. Yi, J. Yang, C. Zhao, and J. Liu. 2006. Identification and characterization of a heat-inducible ftsH gene from tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Plant Sci.* 170:551-562.
- Suzuki, K., T. Tsukaguchi, H. Takeda, and Y. Egawa. 2001. Decrease of pollen stainability of green bean at high temperatures and relationship to heat tolerance. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 126:571-574.
- Taiz, L., and E. Zeiger. 2006. *Plant physiology*. 4th ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, USA.
- Upchurch, R.G. 2008. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress. *Biotechnol. Lett.* 30:967-977.
- Vallejo, F.A., y E.I. Estrada. 2002. *Mejoramiento Genético de Plantas*. Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira, Cali, COL.
- Vallejo, F.A., y E.I. Estrada. 2004. *Producción de hortalizas de clima cálido*. Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira, Cali, COL.
- Vierling, E. 1991. The role of heat shock proteins in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:579-620.

- Wahid, A. 2007. Physiological implications of metabolite biosynthesis for net assimilation and heat-stress tolerance of sugarcane (*Saccharum officinarum*) sprouts. *J. Plant Res.* 120:219-228.
- Wahid, A., and T.J. Close. 2007. Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. *Biol. Plant.* 51:104-109.
- Wahid, A., S. Gelani, M. Ahsraf, and M.R. Fooland. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environ. Exp. Bot.* 61:199-223.
- Wallace, D.H., P.A. Gniffke, P.N. Masaya, and R.W. Zobel. 1991. Photoperiod, temperature, and genotype interaction effects on days and nodes required for flowering of bean. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116:534-543.
- Wang, S.Y., and M.J. Camp. 2000. Temperatures after bloom affect plant growth and fruit quality of strawberry. *Sci. Hort.* 85:183-199.
- Wang, W., B. Vinocur, O. Shoseyov, and A. Altman. 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends Plant Sci.* 9:244-252.
- Waraich, E.A., R. Ahmad, A. Halim, and T. Aziz. 2012. Alleviation of temperature stress by nutrient management in crop plants: a review. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 12:221-244.
- Wentworth, M., E.H. Murchie, J.E. Gray, D. Villegas, C. Pastenes, M. Pinto, and P. Horton. 2006. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress. II. Acclimation of photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 57:699-709.
- Wierenga, P.J., and R.M. Hagan. 1966. Effects of cold water irrigation on soil temperature and crop growth. *Calif. Agric.* 20:14-16.
- Yang, X., Z. Liang, and C. Lu. 2005. Genetic engineering of the biosynthesis of glycinebetaine enhances photosynthesis against high temperature stress in transgenic tobacco plants. *Plant Physiol.* 138:2299-2309.
- Yarwood, C.E. 1976. Modification of the host response – Predisposition. In: R. Heitefuss, and P.H. Williams, editors, *Physiological plant pathology. Encyclopedia of Plant Physiology.* Vol. 4, Springer-Verlag, Berlin, GER. p. 703-718.
- Zhu, B., J. Su, M. Chang, D.P.S. Verma, Y.L. Fan, and R. Wu. 1998. Overexpression of delta1-pyrroline-5-carboxylate synthase gene and analysis of tolerance to water and salt stress in transgenic rice. *Plant Sci.* 199:41-48.
- Zinn, K.E., M. Tunc, and J.F. Harper. 2010. Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. *J. Exp. Bot.* 61:1959-1968.

