



EVALUACIÓN DE LA TOLERANCIA DE VARIEDADES MEXICANAS DE TRIGO A LA SALINIDAD, A TRAVÉS DE INDICADORES FISIOLÓGICOS, BIOQUÍMICOS Y AGRONÓMICOS, CULTIVADAS EN CUBA EN CONDICIONES DE CAMPO

Evaluating salinity tolerance through physiological, biochemical and agronomical indicators in Mexican wheat varieties, cultivated under field conditions in Cuba

Leandris Argente Martínez¹, Jaime Garatuza Payán²✉,
Enrico A. Yépez González² y Sergio de los Santos-Villalobos²

ABSTRACT. Salinity tolerance was evaluated through physiological, biochemical and agronomical indicators in six Mexican wheat varieties cultivated under field conditions in Cuba, in order to recommend those better responding to salinity stress-affected soils. The electric conductivity (CE_{es}) of salty soils employed in the study was $7,25 \text{ dS m}^{-1}$; a soil with an electric conductivity of $CE 0,46 \text{ dS m}^{-1}$ was used as control, both classified as Vertisols. To differentiate varietal tolerance degree to saline stress the following variables were evaluated: germination percentage, plant height, root length and dry matter accumulation; relative water content, transpiration, osmotic adjustment, saturated osmotic and water potentials, proline accumulation and agricultural yield. In all varieties, a significant decrease of the evaluated indicators was observed, germination and transpiration being the most affected variables. Due to salinity stress, osmotic and consequently water potentials diminished in every variable whereas osmotic adjustment took place. Proline content increased significantly under saline conditions. Yield showed significant differences among varieties, with values from $4,4$ to $5,4 \text{ t ha}^{-1}$. Salinity tolerance evaluation allowed to classify Júpare C2001 as tolerant variety, Banámichi C2004 and Samayoa C2004 as moderately tolerant varieties, whereas Aconchi C89, Rafi C97 and Nácori C97 as susceptible varieties, recommending them in the same order where $CE_{es} \leq 7,25 \text{ dS m}^{-1}$.

RESUMEN. Se evaluó la tolerancia a la salinidad de seis variedades mexicanas de trigo, a través de indicadores fisiológicos, bioquímicos y agronómicos, con la finalidad de recomendar las de mejor respuesta para suelos afectados por el estrés salino. La conductividad eléctrica (CE_{es}) del suelo salino empleado en el estudio fue de $7,25 \text{ dS m}^{-1}$; como control se empleó un suelo con una CE de $0,46 \text{ dS m}^{-1}$, ambos son suelos agrupados como Vertisoles. Para diferenciar el grado de tolerancia varietal al estrés salino se evaluaron las variables porcentaje de germinación; altura de la planta; longitud de las raíces y acumulación de materia seca; contenido relativo de agua; transpiración; potenciales hídrico, osmótico saturado y ajuste osmótico; acumulación de prolina y rendimiento agrícola. En todas las variedades se observó una disminución significativa de los indicadores evaluados en el suelo salino, siendo la germinación y transpiración las variables más afectadas. Por efecto de la salinidad, el potencial osmótico y, en consecuencia el hídrico, disminuyeron significativamente en todas las variedades, teniendo lugar el ajuste osmótico. El contenido de prolina se incrementó significativamente en condiciones de estrés salino. El rendimiento agrícola presentó diferencias significativas entre variedades, con valores desde $4,4$ a $5,4 \text{ t ha}^{-1}$ en el suelo salino. La evaluación de la tolerancia a la salinidad permitió clasificar como tolerante la variedad Júpare C2001, moderadamente tolerantes las variedades Banámichi C2004 y Samayoa C2004 y susceptibles las variedades Aconchi C89, Rafi C97 y Nácori C97, recomendando tales variedades en el mismo orden cuando la CE_{es} sea igual o menor de $7,25 \text{ dS m}^{-1}$.

Key words: water regime, yield, salinity tolerance, wheat, varieties

Palabras clave: régimen hídrico, rendimiento, tolerancia a salinidad, trigo, variedades

¹ Universidad de Granma, carretera a Manzanillo, km 17½, Peralejo. Bayamo, CP 85 100, Cuba.

² Instituto Tecnológico de Sonora, 5 de Febrero 818 Sur, Col. Centro, Cd. Obregón, Sonora, México, CP 85 000.

✉ garatuza@itson.edu.mx

INTRODUCCIÓN

Entre las condiciones adversas de los sistemas agrícolas del mundo, la salinidad de los suelos es uno de los factores abióticos que más influye sobre la productividad de las plantas cultivadas. Aproximadamente, el 43 % de la superficie terrestre utilizada para el cultivo en el mundo se encuentra afectada por la salinidad que, en su mayoría, supera los niveles de tolerancia de las especies de cultivo tradicionales. El porcentaje de salinidad en el suelo aumenta a una tasa media de 0,5 % anual, debido fundamentalmente a las bajas precipitaciones, alta superficie de evaporación, irrigación con aguas de mala calidad y por prácticas tradicionales de cultivo que favorecen el incremento de la concentración de sales en el suelo (1). Actualmente, se contabilizan más de 953 millones de hectáreas de suelos afectados por este evento estresante en diferentes regiones del mundo, siendo más agravante la situación en regiones con escasa precipitación pluvial (2).

En la política de recuperación y manejo de suelos salinos, el uso de especies y variedades tolerantes al estrés se considera de primordial importancia, recibiendo especial atención por diferentes investigadores en Cuba y en el extranjero (3). De esta manera, diversos autores sostienen que incrementar la tolerancia a la salinidad en especies cultivables es un elemento importante en los sistemas integrados de cultivo en áreas afectadas por este tipo de estrés y que, a pesar de que esta temática ha sido objeto de múltiples investigaciones, particularmente en los últimos 30 años, aún no se cumplen todas las expectativas y se tendrá que seguir trabajando en la mejora genética para este carácter o en alternativas agro-biotecnológicas que conduzcan a remediar dicho problema en el suelo o a disminuir sus efectos adversos en la planta (4).

El carácter poligénico de la tolerancia al estrés salino ha sido el principal obstáculo para la mejora genética (5). Esta situación impone la necesidad de evaluar la tolerancia de nuevas variedades de forma precisa y consistente a lo largo de su ciclo biológico (6), buscando congruencia de tolerancia entre las diferentes fenofases y el rendimiento agrícola. Se ha observado que múltiples variedades muestran variabilidad de respuesta, en cuanto a tolerancia o susceptibilidad a la salinidad en diferentes estadios del desarrollo, siendo algunos de contribución altamente significativa en la tolerancia final al estrés salino (7). Así, la presente investigación tuvo como objetivos identificar y evaluar la tolerancia a la salinidad en variedades mexicanas de trigo introducidas y aclimatadas en Cuba, las cuales están siendo objeto de evaluación en suelos salinos de la región oriental, donde algunas variedades de trigo, obtenidas nacionalmente y otras especies vegetales como el arroz, no expresan su potencial genético productivo, debido a que no toleran la salinidad existente en los suelos. Por tanto, el estudio permitirá la selección diferencial de variedades de alto

rendimiento frente al estrés salino y su recomendación para contribuir al incremento de la biodiversidad de especies en ecosistemas frágiles y degradados, elevar el coeficiente de utilización de estos suelos, en los que las producciones no son rentables por consecuencia del cambio climático global y el uso de variedades susceptibles.

MATERIALES Y MÉTODOS

En la presente investigación se utilizaron seis variedades mexicanas de trigo, que fueron suministradas por el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) a través del proyecto "Introducción y validación de variedades de trigo con tolerancia a la salinidad y la sequía en la provincia de Granma, Cuba". Tales variedades se encuentran en la fase de experimentación para su futura extensión en la región oriental, conforme al subprograma nacional de producción de granos, perteneciente al Programa Nacional de Producción de Alimentos de la Agricultura Urbana en Cuba. Las variedades fueron: Júpare C2001; Banámichi C2004; Samayoa C2004; Aconchi C89; Rafi C97; Nácori C97. Todas poseen similitud de procedencia (México) y ciclo biológico (120 días).

DESCRIPCIÓN DEL EXPERIMENTO

Características de los suelos empleados

El experimento se desarrolló en condiciones de campo, con el objetivo de evaluar la tolerancia a la salinidad de las seis variedades. Para ello fue seleccionada como área experimental la granja "San José" de la Empresa Genética y Cría "Manuel Fajardo" del municipio Jiguaní, provincia de Granma, situada a los 20°19' N y los 76°33' W sobre suelos de un rango de salinidad desde débiles a fuertemente salinos (833 a 6656 ppm) (1,3 dS m⁻¹ a 10,4 dS m⁻¹, clasificado como Vértico sálico (VP salino) (8). Tal clasificación se correlaciona con el grupo *Halic Haplustert*, perteneciente a la clasificación desarrollada por la *Soil Taxonomy*, que a su vez, también tiene correlación con la clasificación propuesta por *World Reference Base* (9, 10).

Los suelos salino y no salino se encuentran separados por un canal magistral de riego cuyo flujo procede de la presa "Cautillo". La distancia efectiva de los campos fue de 38 m, que es el resultado de la separación entre el borde de cada campo hasta el canal (15 m), más sus dimensiones que son de 8 m. Los dos campos fueron ajustados a un área total de 4900 m² (70x70m). Ambos suelos son terrenos maestros de más de 30 años de cultivo. La preparación de suelos en los dos años de experimentación (2012 y 2013) se realizó según las normas establecidas en el Instructivo Técnico para el cultivo del trigo^A.

^AINIFAT. *Instructivo Técnico del Trigo*. La Habana, Cuba, 2003, p. 23.

Las siembras se realizaron el 10 de octubre de 2012 y el 14 de octubre de 2013 en cada año de experimentación, en hileras y a chorrillo, respectivamente, separadas a 0,25 m, con una norma de siembra de 90 kg ha⁻¹ de semillas.

Variables meteorológicas

El primer año de experimentación (2012), en el área de estudio, se registraron temperaturas medias, que oscilaron entre 22,5 y 27,9 °C (Figura 1a), con máximas entre 29 y 33,4 °C y mínimas entre 15,4 y 24 °C. Los valores promedio de precipitaciones estuvieron en el rango de los 600-800 mm anuales. En tanto la humedad relativa mostró valores entre 72 y 84 %, observándose los mayores en los meses de junio a noviembre.

En el año 2013 se registró una temperatura media anual entre 23,1 y 26,6 °C (Figura 1b), con máximas entre 28,3 y 29,7 °C y mínimas entre 19,3 y 21 °C, mientras que las precipitaciones estuvieron en el rango de los 570-720 mm anuales.

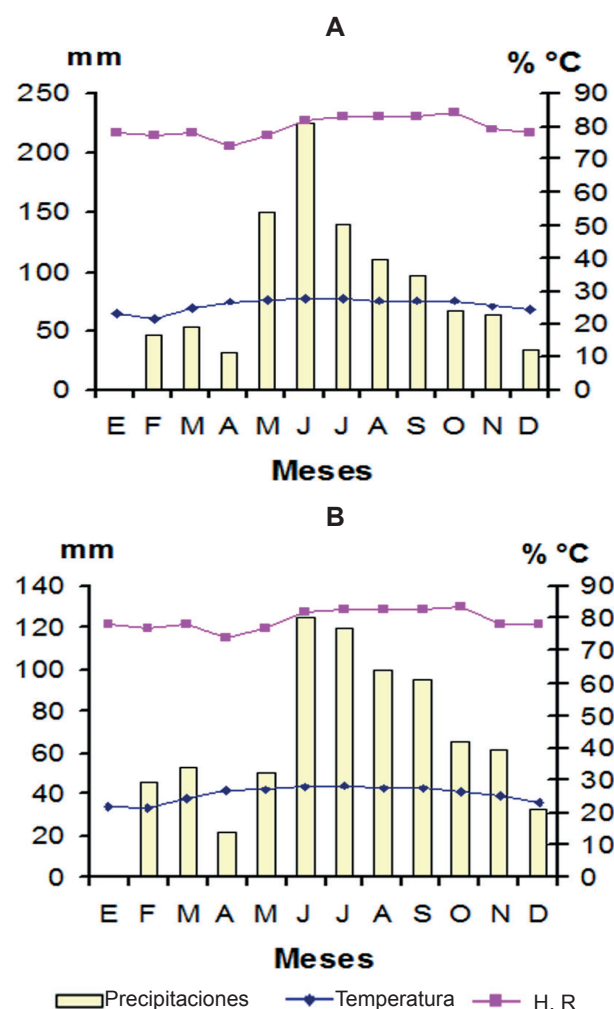


Figura 1 (a y b). Comportamiento de las principales variables meteorológicas del área donde se estableció el experimento en los años 2012 y 2013 respectivamente

La humedad relativa mostró valores entre 71 y 85 %, observándose los mayores en los meses de junio a noviembre. Se pudo constatar que durante los dos años de estudio, los meses de octubre, noviembre y diciembre presentaron cierta similitud en el comportamiento de las variables climáticas. Los datos meteorológicos fueron obtenidos en la Estación Agrometeorológica “Cautillo”, que se encuentra ubicada a una distancia de 250 m del área donde se desarrolló el experimento.

Determinación de la conductividad eléctrica de las muestras de suelo

El análisis de la salinidad de los suelos empleados se llevó a cabo utilizando 50 muestras en tres transectos dentro del área de estudio, a una distancia entre puntos de 1 m (11). La extracción de las muestras se realizó con una barrena de 1,20 m de longitud. Posteriormente, las muestras tomadas fueron llevadas al laboratorio, desmenuzadas y colocadas en bandejas de cartón para ser secadas al aire durante 15 días. Luego se trituraron, se tamizaron por una malla de 2,0 mm y fueron depositadas en frascos de vidrio, para su posterior utilización en los análisis una vez conformada la pasta saturada (11). Para la obtención del extracto se utilizó la técnica de filtrado con vacío; en los casos donde este filtrado produjo extractos con gran turbidez se empleó la técnica de centrifugación (12).

Diseño experimental

Se estableció un diseño experimental de bloques al azar con arreglo factorial, conformando cuatro bloques orientados de norte a sur por existir variabilidad espacial de la conductividad eléctrica. El tamaño de las parcelas fue de 16 m² (4 x 4 m), separadas a una distancia de 1,5 m. Se tuvo en cuenta el efecto de borde y de las variantes vecinas en cada parcela para la toma de muestra, siendo la superficie de cálculo de 12,25 m² (13).

Variables evaluadas

Las variables evaluadas se cuantificaron o procesaron en el laboratorio móvil existente en la Empresa de Genética y Cría.

Germinación de las semillas

El porcentaje de germinación (PG) se evaluó en cada variedad, en función del total de semillas establecidas en el suelo salino y no salino y fue expresado en valor relativo al control, mediante la fórmula:

$$PG (\%) = (GS/GC) * 100 \quad (3, 14)$$

donde:

PG representa el porcentaje de germinación
 GS y GC representan los porcentajes de germinación de semillas en los suelos salino y no salino, respectivamente, para cada variedad.

Crecimiento de las plántulas

Transcurridos 15 días posteriores a la germinación, se evaluaron las variables del desarrollo altura de las plántulas (AP), longitud de las raíces (LR), ambas variables se expresaron en centímetros (cm) y la acumulación de masa seca (MS) expresada en gramos (g). A partir de estos datos se calcularon los índices de tolerancia al estrés salino (ITS), siguiendo la fórmula:

$$\text{ITS (\%)} = \left[\frac{Y_c \cdot Y_s}{(Y_c)^2} \right] \cdot 100 \quad (3, 14)$$

donde:

Y_c representa el valor del indicador evaluado en el suelo no salino.

Y_s es el valor del indicador evaluado en el suelo salino.

El tamaño de muestra para estas evaluaciones fue de 12 plántulas por réplica, las que fueron tomadas al azar en la superficie de cálculo (2).

Contenido relativo de agua

Se empleó una muestra, tomada al azar a las 10:00 am, de la parte media del follaje (hojas 3, 4, 5) de 10 plántulas por tratamiento, para determinar la masa fresca (MF). Posteriormente, se determinó la masa turgente (MT) después de haber mantenido las muestras en agua durante un tiempo de 12 horas. Cada fragmento tenía una longitud de 1,5 cm. Más tarde, la muestra fue llevada a una estufa (DK-83) durante 72 horas, manteniendo la temperatura constante a 80 °C para obtener la masa seca (MS). Se determinó el contenido relativo de agua (CRA), según el procedimiento de medición por gravimetría (15).

Transpiración (T)

Se determinó a las 10:30 am en la tercera, cuarta y quinta hojas en su porción central, por la diferencia de masa fresca y seca, y se expresó en función del área foliar (AF), determinada mediante un planímetro digital MK, Delta-T Devices, Cambridge, UK (16).

Se realizó el corte de las hojas y se pesó inmediatamente que constituyó la masa inicial (MI). Al transcurrir 10 minutos (t), se pesó nuevamente el órgano de la planta, representando la masa final (MF) y se calculó la transpiración a través de la ecuación:

$$T = \frac{(MI - MF)}{t \cdot AF}$$

Potencial hídrico

Para la determinación del potencial hídrico se tomaron muestras al azar de cinco plántulas por variedad, en cada tratamiento y se realizaron las mediciones con la cámara de presión de Schollander (PWP-C04) (17).

Potencial osmótico saturado

El potencial de solutos en hojas se cuantificó manteniendo la muestra en condición de peso saturado, congelada en N_2 líquido. Posteriormente, se descongeló y se obtuvo una muestra de savia que fue colocada en un disco de papel de filtro en la celda de un psicrómetro (Wescor HR33T), para medir su concentración de solutos (18).

El potencial de solutos se calculó de acuerdo a:

$$\psi_s = -CRT$$

donde:

C es la concentración de solutos expresada como molaridad.

R es la constante de los gases 0,00831 kg MPa mol⁻¹ K⁻¹.

T es la temperatura absoluta.

Ajuste osmótico saturado

Con la información obtenida se calculó el ajuste osmótico (AO) como la diferencia del potencial osmótico saturado entre plantas del tratamiento control y el salino ($\Delta\psi_s$) (18).

Contenido de prolina

Para determinar el contenido de prolina se tomaron muestras de tejidos radicular y foliar, a razón de 0,50 g respectivamente, replicadas cuatro veces, congeladas en nitrógeno líquido y homogeneizadas con ácido sulfosalicílico (3 %). El residuo se eliminó por centrifugación a 13 000 revoluciones por minuto, durante 10 min. Luego, 500,0 µL del extracto se hicieron reaccionar con 500,0 µL de ácido acético glacial y 500,0 µL de ninhidrina a 100 °C por una hora. La reacción fue detenida en baño con hielo. El complejo cromóforo-prolina fue extraído con 1,0 mL de tolueno. La prolina se cuantificó en un espectrofotómetro (Hewlett Packard 8452) a 520 nm, usando L-prolina para la curva de calibración.

Rendimiento agrícola

El rendimiento agrícola se obtuvo en función de la masa de granos en la superficie de cálculo de cada parcela de 12,25 m², que se promedió y se expresó en t ha⁻¹. El tamaño de muestra en este caso coincidió con el total de parcelas por cada variedad (13).

Análisis estadísticos

En todas las evaluaciones fisiológicas y bioquímicas se determinaron la media y su desviación estándar en las variables evaluadas en ambas condiciones (suelos salino y no salino) y se establecieron las diferencias mediante la prueba de *t* de Student (19) para niveles de significación del 1 % en cada variedad. A partir de estos datos se calcularon los índices de tolerancia al estrés por salinidad (ITS), siguiendo la fórmula antes descrita, para evaluar la tolerancia al estrés durante el crecimiento de las plantas (14, 20).

Para el cálculo del rendimiento agrícola se siguió un procedimiento similar. Posteriormente, se realizaron análisis de varianza de clasificación simple, basados en un modelo lineal de efectos fijos (21) y cuando existieron diferencias entre las medias de los índices de tolerancia y los atributos de estrés evaluados, estos se compararon por la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey para niveles de significación del 5 % y 1 % (22).

La intensidad del estrés se calculó según la fórmula:

$$IS = 1 - (YS/YC) * 100$$

donde:

YS y YC representan el rendimiento promedio en los suelos salino y no salino, respectivamente (20).

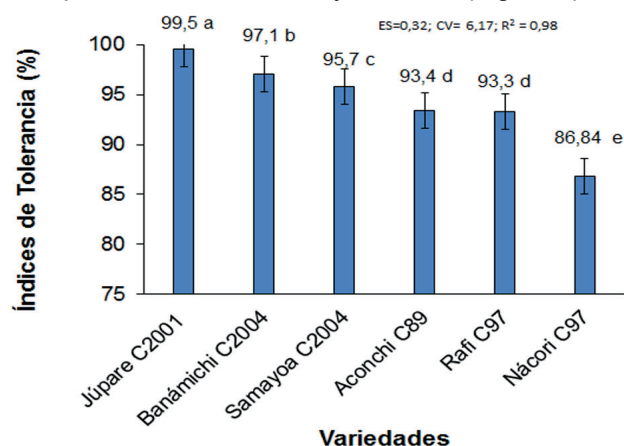
Una vez determinados los índices de tolerancia a la salinidad para cada variable, se procedió a la clasificación de las variedades en tolerantes, cuando el índice de tolerancia al estrés (ITS) fue mayor del 95 %; moderadamente tolerantes, cuando $95 \geq ITS \geq 90$ % y susceptibles, cuando $ITS < 90$ % (23).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS Y CRECIMIENTO EN LOS PRIMEROS ESTADIOS

Germinación de las semillas

En todas las variedades el índice de germinación de las semillas de trigo, creciendo bajo estrés salino ($CE=7,25 \text{ dS m}^{-1}$) fue mayor al 93 %, excepto en la variedad Nácori C97. Esta respuesta muestra la tolerancia de este proceso a la salinidad; sin embargo, se observaron diferencias entre las variedades, excepto entre Aconchi C89 y Rafi C97 (Figura 2).



Medias con letras iguales no difieren significativamente por Tukey, 1 %
ES: error estándar
CV coeficiente de variación

Figura 2. Porcentajes de germinación de las semillas de las variedades establecidas

La respuesta de la mayoría de las variedades con altos porcentajes de germinación, demuestra la tolerancia del proceso de germinación a la salinidad, lo que se debe a la configuración morfológica de la semilla (cubierta seminal blanda y permeable, que permite la entrada de agua y oxígeno y la salida de la radícula) (3). En tal sentido, se ha estudiado el proceso físico de imbibición del epiblasto en algunas variedades y especies de plantas, incluido el trigo, como condición necesaria para la germinación; sin embargo,

en ocasiones, aún ocurriendo la imbibición no hay germinación, debido al efecto tóxico de los iones salinos (24). La obtención de altos índices de germinación del trigo a conductividades eléctricas superiores a $7,25 \text{ dS m}^{-1}$ tiene gran significado práctico para la regionalización de variedades y su establecimiento en suelos con similares o menores valores de salinidad.

Variables del crecimiento

Transcurridos los 15 días posteriores a la germinación, se encontraron diferencias significativas entre las variedades para los tres indicadores del desarrollo evaluados, obteniéndose los mayores índices de tolerancia en las variedades Júpate C2001 y Banámichi C2004 (Tabla I).

Tabla I. Índices de tolerancia de las variables altura de la planta, longitud de las raíces y acumulación de materia seca de las variedades a los 15 días posteriores a la germinación

Variedades	Índices de tolerancia (%)		
	AP	LR	MS
Júpate C2001	99,02 a	99,11 a	95,16 a
Banámichi C2004	98,1 a	98,9 a	95,74 a
Samayoa C2004	96,35 b	95,16 b	91,27 b
Aconchi C89	91,19 c	91,71 c	91,31 b
Rafi C97	90,74 c	91,65 c	90,81 b
Nácori C97	88,93 d	91,46 c	94,88 a
ES	0,04	0,03	0,07
CV	4,24	3,17	4,15

Medias con letras iguales no difieren significativamente por Tukey, 1 %
AP: altura de las plantas; LR: longitud de la radícula; MS: materia seca
ES: error estándar
CV: coeficiente de variación respectivamente

Múltiples investigaciones se han realizado sobre la evaluación del crecimiento de las plántulas en condiciones de salinidad en diferentes cereales, observando que el efecto osmótico es el que se manifiesta durante esta fenofase como consecuencia del estrés salino (6, 23). Sin embargo, otras investigaciones sostienen que en la fenofase de plántulas en trigo es más evidente la toxicidad iónica, debido fundamentalmente al bajo nivel de especialización del sistema radicular (7).

Todas las variedades presentaron altos índices de longitud de la raíz (superior al 90 %), aunque también existieron diferencias entre sí. Los valores elevados de longitud de la raíz han sido reportados como un importante indicador para la evaluación de la tolerancia a la salinidad en numerosas especies vegetales incluido el trigo (23).

El incremento de la longitud de las raíces favorece la tolerancia de las plantas a la salinidad, porque permite una exploración más eficiente del medio donde se desarrollan (23); sin embargo, existen estudios que muestran que la capacidad de absorción de agua no depende de la longitud, ni del volumen total de las raíces sino de su potencial hídrico, lo que indica que en los primeros estadios del desarrollo radicular, a diferentes profundidades, el potencial hídrico se mantiene constante (7).

Otro estudio esclarece sobre las variaciones del potencial hídrico radicular a diferentes profundidades, siendo más alto a mayor profundidad (23), aspecto que es necesario evaluar en las variedades que se estudian en cuanto a tolerancia al estrés salino.

Los índices de acumulación de materia seca también presentaron diferencias significativas entre algunas de las variedades, conformándose dos grupos homogéneos de respuesta (Tabla I). La acumulación de materia seca depende en buena medida de las relaciones hídricas de la planta y la capacidad de regulación de esta variable, mediante la acumulación activa de osmolitos e iones inorgánicos. Así, las variedades presentaron índices de tolerancia superiores al 90 %. Un elemento significativo fue el alto índice de acumulación de materia seca de la variedad Nácori C97, siendo los valores más bajos los de las variables GERM, AP y LR.

El mayor grado de tolerancia, desde la germinación hasta los 15 días, lo presentaron las variedades Júpare C2001 y Banámichi C2004, seguidas por Samayoa C2004, Aconchi C89 y Rafi C97, mientras que Nácori C97 clasificó como susceptible.

RÉGIMEN HÍDRICO

Contenido relativo de agua y transpiración

Los resultados de las variables del régimen hídrico demostraron cierta similitud en la economía del agua en las variedades estudiadas, como respuesta adaptativa al estrés salino. Los valores altos del CRA, aún superiores a los de la transpiración se deben, fundamentalmente, a la capacidad de las plantas de mantener volúmenes de agua elevados en las hojas para evitar la desecación y el daño celular por la radiación, lo cual ocurre, generalmente, en condiciones de estrés hídrico (Tabla II). Sin embargo, los factores determinantes del CRA y la transpiración son el potencial hídrico y la conductividad hidráulica de las raíces (7, 24).

Tabla II. Índices de tolerancia a la salinidad de las variedades durante la fenofase de ahijamiento y crecimiento activo hasta el cambio de primordio (45 DDG) en suelo salino (CE=7,25 dS m⁻¹) respecto al no salino (CE=0,46 dS m⁻¹)

Variedades	Índices de tolerancia (%)	
	CRA	T
Júpare C2001	95,02 a	87,2 b
Banámichi C2004	95,02 a	86,4 b
Samayoa C2004	96,35 a	86,1 b
Aconchi C89	91,19 b	83,1 c
Rafi C97	90,74 b	82,5 c
Nácori C97	88,93 c	97,4 a
ES	0,04	0,03
CV	4,24	3,17
R ²	0,99	0,98

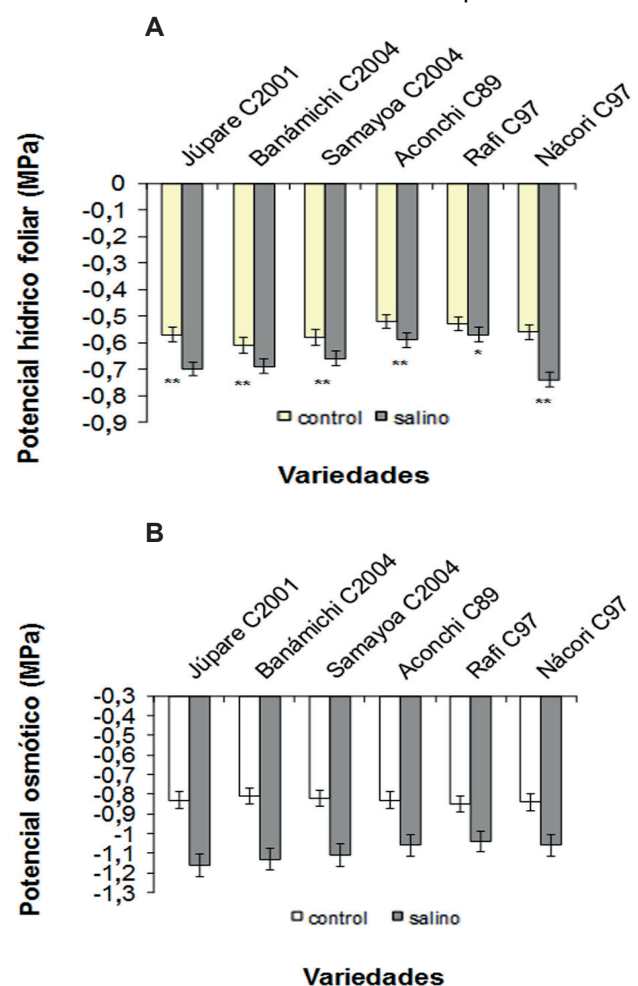
Medias con letras iguales no difieren significativamente por Tukey, 1 %
 ES: error estándar
 CV coeficiente de variación
 R² coeficiente de determinación sin ajustar, respectivamente

La mejor respuesta de estas variables se encontró en las variedades Júpare C2001, Banámichi C2004 y Nácori C97. En la actualidad, la mejora genética para las variables hídricas es un tema de especial atención, dado que el uso eficiente del agua (economía del agua) tiene alta relación directa con el rendimiento agrícola, aunque existen plantas con una mayor relación agua-rendimiento (23).

La ineficiente economía del agua en las plantas cultivadas en condiciones salinas, ocurre debido a la aparición de un estado de sequía fisiológica y es más pronunciado en especies y variedades de pobre o nulo ajuste osmótico (24).

Potencial hídrico y osmótico saturado

Los potenciales hídrico (Figura 3a) y osmótico saturado foliar (Figura 3b), presentaron diferencias significativas entre las variedades en el suelo salino respecto al control.



a) barras con ** y * representan diferencias para el 1 y 5 % respectivamente

b) siempre existieron diferencias altamente significativas por *t-student*

Figura 3. Variación de los potenciales hídrico y osmótico en condiciones de salinidad en las variedades en el suelo salino (CE=7,25 dS m⁻¹) respecto al no salino (CE=0,46 dS m⁻¹)

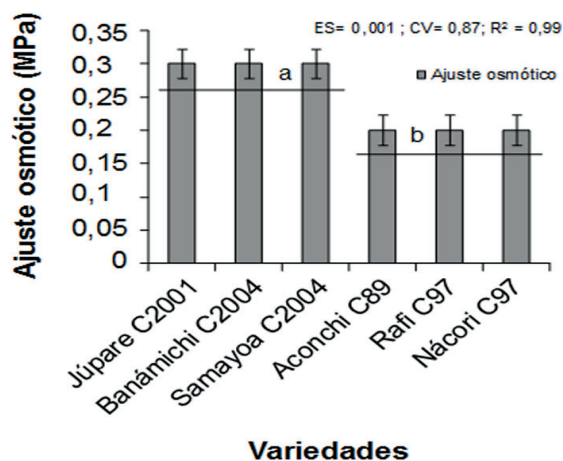
En todas las variedades el potencial hídrico foliar fue inferior a los $-0,45$ MPa y el potencial osmótico saturado fue inferior a -1 MPa; este resultado, al compararlo con algunos estudios de potenciales de suelo, demuestra que en aquellos con conductividades eléctricas del extracto de saturación superior a los $3,5$ dS m^{-1} , el rendimiento de los cultivos disminuye considerablemente, debido a dificultades en los procesos que determinan el ajuste osmótico (24). Se ha demostrado, además, que en suelos vertisoles con $CE \geq 4$ dS m^{-1} , catalogados como fuertemente salinos, el potencial hídrico se combina con el coeficiente de dilatación fractal, disminuyendo la capacidad de absorción del agua capilar y afectando significativamente la respuesta osmótica de las plantas (25, 26).

Las variedades Júpare C2001, Benámichi C2004 y Nácori C97 presentaron diferencias más marcadas entre el control y el estrés, por consiguiente, los potenciales hídricos más bajos; sin embargo, la de menor potencial osmótico respecto al control fue Júpare C2001, quizás por la acumulación potenciada de compuestos osmóticamente activos.

Cuando el potencial hídrico de los tejidos disminuye por causa de un estrés salino, una reducción en el potencial osmótico permite minimizar los efectos negativos de la sal, cuando se logra un gradiente de potencial de agua entre el suelo y las raíces, permitiendo la absorción de agua (24, 27).

Ajuste osmótico

Todas las variedades realizaron el ajuste osmótico y se formaron, según los resultados de la comparación múltiple de medias, solamente dos grupos homogéneos de respuesta al estrés salino, pero todos con valores mayores que $0,15$ MPa de presión (Figura 4).



Barras con letras iguales no difieren significativamente por Tukey, 1 %
 ES: error estándar
 CV: coeficiente de variación
 R²: coeficiente de determinación sin ajustar, respectivamente

Figura 4. Ajuste osmótico saturado en las variedades en suelo salino ($CE_{es} = 7,25$ dS m^{-1}), respecto al control ($CE_{es} = 0,46$ dS m^{-1})

El trigo es una especie que puede realizar el ajuste osmótico; sin embargo, tiene alta variación genética para este carácter, aspecto que ha limitado la estabilidad en la producción cuando las variedades se establecen en suelos con diferentes CE_{es} (1, 27). Existen trabajos que señalan que el ajuste osmótico está relacionado positivamente al rendimiento en condiciones de estrés salino e hídrico en este cereal, por lo que mejora el rendimiento en grano bajo estrés. Además de extraer más agua del suelo, los genotipos de trigo con alto ajuste osmótico pueden producir alta biomasa de raíces, densidad y longitud y tener mayor transpiración (1, 23).

Las variedades que toleran ciertos niveles de salinidad, al ser sometidas a condiciones salinas después de la germinación, realizan un rápido ajuste osmótico generalmente en función de compuestos orgánicos (prolina, glicina-betaína y proteínas solubles totales) y así reducen el potencial osmótico y, por consiguiente, el potencial hídrico celular. Paralelamente modifican la conductividad hidráulica de las raíces y sus membranas, para evitar la entrada de iones tóxicos; por eso, el crecimiento inicial se retarda. Una vez lograda la homeostasis, se puede restablecer el crecimiento (23). Los cambios macroscópicos que se observan en condiciones de salinidad, como reducción del área foliar y la relación parte aérea/raíz, entre otros, también reflejan la magnitud del ajuste necesario para recuperar el balance hídrico.

Contenido de prolina

El contenido de prolina, evaluado a los 15 días después de la germinación y al inicio de la floración presentó diferencias significativas entre los tratamientos y entre las variedades, además de un significativo incremento en más de la mitad de los valores del indicador durante la floración, resultado importante, pues se ha demostrado que como respuesta al estrés salino uno de los mejores indicadores bioquímicos para la selección de variedades con tolerancia, es el contenido de prolina. En las variedades Nácori C97 y Júpare C2001 se presentaron los mayores incrementos de prolina en ambos órganos en el medio salino (Tabla III).

En el tratamiento control, los valores del contenido de prolina fueron similares, excepto en las variedades Aconchi C89 (en raíces) y Júpare C2001. Tal resultado constituye un rasgo de tolerancia en estas variedades. El hecho de haberse obtenido un incremento del contenido de prolina en todas las variedades en el tratamiento salino es una señal importante de tolerancia a la condición de estrés, a la que fueron expuestas (25, 26), ya que se ha demostrado que la prolina participa en múltiples eventos de tolerancia en las plantas bajo estrés, actuando como mediador del ajuste osmótico; además, se ha estudiado su función como estabilizador de proteínas y membranas (3);

como inductor de genes relacionados el ajuste osmótico (5); como fuente de carbono y nitrógeno, fácilmente disponible en la rehidratación celular; como fuente de equivalentes de reducción (del catabolismo de prolina), para sostener la fosforilación oxidativa y la generación de ATP, durante la recuperación del estrés. Además, ayuda al control de la acidificación del citosol y puede mantener la relación NADH/NAD⁺ a valores compatibles con el metabolismo, ayudando a las células a superar la tensión oxidativa (captura de especies reactivas de oxígeno) (26).

La obtención de plantas con mayor capacidad de acumulación de compuestos orgánicos con función protectora (prolina, glicina betaína y otros compuestos del amonio cuaternario), como en el presente estudio, en el caso de la prolina, ha resultado en fenotipos con mayor tolerancia a salinidad (24, 27). De ahí la importancia del monitoreo del germoplasma disponible en condiciones de campo, a través de variables fisiológicas y bioquímicas, para la identificación de variabilidad genética y selección, así como la recomendación de variedades tolerantes (23).

Rendimiento agrícola

Las variedades estudiadas presentaron diferencias significativas en su rendimiento, en el suelo salino, respecto al control y, por consiguiente, en sus índices de estrés evaluados. En todas las variedades la disminución media del rendimiento fue de 0,9 t ha⁻¹, pero en Bernámichi C2004 y Aconchi C89 la disminución media fue superior a 1,1 t ha⁻¹ y la menor intensidad del estrés salino se obtuvo en Nácori C97 (Tabla IV).

En otras especies de cereales, como la cebada y el centeno, como en algunos cultivares de trigo, que son evaluados como tolerantes a la salinidad, su rendimiento decrece con lentitud, por lo que los valores de la intensidad del estrés no son significativos (intensidad ligera, entre 8 y 14 %) (1). En otro extremo se encuentran especies que presentan una elevada sensibilidad al estrés salino, en las cuales su rendimiento decrece de forma muy rápida, mostrando valores elevados de intensidad del estrés (15-20 %) (5).

Evaluación de la tolerancia media general

Al analizar la tolerancia media general de las variedades, se observó que todas concentraron sus valores entre el 80 y 100 % de sus índices de tolerancia, aspecto que demuestra la respuesta fisiológica, bioquímica y agronómica de las plantas para lograr la adaptación y productividad en condiciones de estrés (Figura 5).

La mayor respuesta la obtuvo Júpare C2001; quizás este resultado es función de las condiciones edafoclimáticas (suelos con salinidad media y régimen de riego deficitario controlado), en las cuales fue aclimatada en su fase final de mejora genética. Este es un aspecto importante para la mejora de plantas y en los últimos años al monitoreo varietal se le ha prestado especial atención, debido al carácter poligénico de la tolerancia al estrés salino y su alto grado de relación con las condiciones naturales donde estas variedades fueron obtenidas.

Tabla III. Contenido de prolina en raíces y hojas de las plantas de variedades estudiadas en suelo salino y control

Variedad	Prolina (mg g ⁻¹ mf) (raíces)		Prolina (mg g ⁻¹ mf) (hojas)	
	Control	Salino	Control	Salino
Júpare C2001	1,43	13,88**a	6,11	38,91**a
Banámichi C2004	1,26	12,14**b	5,34	35,79**b
Samayoa C2004	1,88	12,11**b	4,24	24,24**d
Aconchi C89	3,68	12,19**b	4,26	24,49**d
Rafí C97	1,89	12,10**b	5,47	31,72**c
Nácori C97	1,56	14,18**a	5,16	39,17**a

**Representa diferencias significativas para 1 % por la prueba de t-Student en las filas

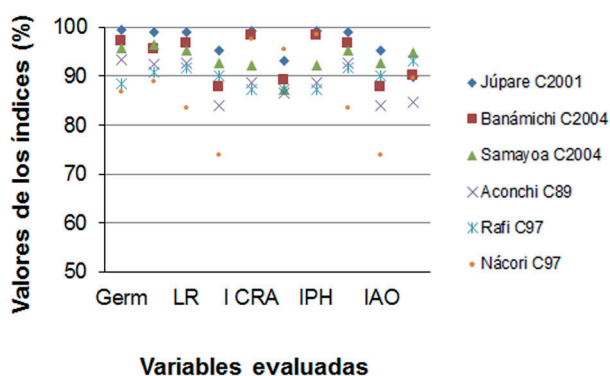
En las columnas medias con superíndices de letras diferentes representan diferencias significativas por Tukey para el 1 %

Tabla IV. Rendimiento agrícola e indicadores de estrés en las variedades en suelo salino (CE= 7,25 dS m⁻¹) respecto al control (CE=0,46 dS m⁻¹)

Variedades	Rendimiento (t ha ⁻¹)		Indicadores de estrés	
	Suelo no salino	Suelo salino	ITS	IS
Júpare C2001	6,1	5,4**	88,52 b	11,48 b
Banámichi C2004	6,3	5,2**	82,54 c	17,46 d
Samayoa C2004	5,7	4,8**	84,21 d	15,79 c
Aconchi C89	6,2	4,4**	70,97 e	29,03 e
Rafí C97	6,1	5,4**	88,52 b	11,48 b
Nácori C97	6	5,4**	90 a	10 a

**Representa diferencias significativas para 1 % por la prueba de t-Student en las filas

En las columnas medias con superíndices de letras diferentes tiene diferencias significativas por Tukey para el 1 % ITS e IS representan índice de tolerancia al estrés e intensidad del estrés, respectivamente



Clasificación de las variedades de acuerdo a sus índices de tolerancia (Munns y James, 2006)

Variedades	IMG	clasificación
Júpore C2001	96,85	tolerante
Banámichi C2004	93,74	moderadamente tolerante
Samayoa C2004	93,48	moderadamente tolerante
Aconchi C89	88,82	susceptible
Rafi C97	89,73	susceptible
Nácori C97	87,19	susceptible

Figura 5. Índices de tolerancia de las variables en las variedades, el índice medio general (IMG) y la clasificación de las variedades en cuanto a su grado de tolerancia (tolerante, moderadamente tolerante y susceptible)

Se ha demostrado que inmediatamente después de la germinación de las semillas, tienen lugar diversos mecanismos para asegurar la supervivencia, adaptación y productividad, como la acumulación activa de iones, la síntesis de compuestos osmóticamente activos y la síntesis de hormonas señales de estrés como el ácido abscísico, siendo el ajuste osmótico uno de los mecanismos más explicados y, a su vez, más complejos (24). Los estudios de estabilidad del rendimiento, después de realizar los programas de mejoramiento genético para la tolerancia al estrés por salinidad y por sequía, tienen como prueba de validación la capacidad de ajuste osmótico y su grado de relación con el rendimiento agrícola (24).

En varios trabajos de evaluación de tolerancia a la salinidad en trigo, se ha demostrado que el rendimiento agrícola disminuye de forma marcada con el aumento de los niveles de salinidad a partir de los 6 dS m⁻¹, afectando su fisiología y productividad (5, 27), elemento que tiene considerable variabilidad genética (28), por lo que es importante la evaluación del germoplasma en condiciones de campo, donde se tenga la más amplia interacción genotipo-ambiente, dado su carácter poligénico (29, 30). Con la evaluación de la tolerancia a través de indicadores fisiológicos, bioquímicos y agronómicos en condiciones de campo, se ha logrado identificar variabilidad genética (31), proponer posibles parentales en programas de mejora, recomendar y regionalizar genotipos tolerantes para suelos salinos, en los cuales se adicionan los impactados del cambio climático (32, 33), lo que propicia la entrada de otros factores estresantes, como la sequía y el estrés térmico (34, 35).

CONCLUSIONES

- ♦ La salinidad propició variaciones en la mayoría de las variables fisiológicas evaluadas en las seis variedades, siendo más significativas las afectaciones en la germinación, la transpiración y el ajuste osmótico. En relación con este último, el contenido de prolina, como compuesto osmóticamente activo, se incrementó de manera altamente significativa, como respuesta al estrés por salinidad.
- ♦ Se observó variabilidad en la respuesta a la salinidad en las seis variedades, a través de la evaluación de la tolerancia media general, entre todos los indicadores evaluados, mostrando la mayor tolerancia la variedad Júpore C2001, mientras que Banámichi C2004 y Samayoa C2004 fueron clasificadas como moderadamente tolerantes y Aconchi C89, Rafi C97, Nácori C97 como susceptibles.

AGRADECIMIENTOS

A la dirección del CIMM yT por su colaboración con el proyecto "Introducción y validación de variedades de trigo con tolerancia a la salinidad y la sequía en la provincia de Granma, Cuba".

BIBLIOGRAFÍA

1. ArgenteL, L.; Fonseca, I.; González, L. M. y López, A. R. "Efectos de la salinidad en las variables hídricas potenciales hídrico y osmótico y ajuste osmótico en cultivares cubanos de trigo (*Triticum aestivum* L. y *T. durum* L.)". *Cultivos Tropicales*, vol. 34, no. 4, diciembre de 2013, pp. 43-48, ISSN 0258-5936.
2. ArgenteL, L.; López, C.; Gómez, E.; Fonseca, I.; González, L. M. y López, R. D. "Evaluación de la tolerancia a la salinidad en estadios tempranos y finales del desarrollo en triticales (*Triticum secale*)". *Cultivos Tropicales*, vol. 31, no. 1, marzo de 2010, pp. 47-52, ISSN 0258-5936.

3. Argentel, L.; González, L. M. y Fonseca, I. "Absorción de agua, germinación y crecimiento del trigo (*Triticum aestivum*, variedad Cuba-C-204) en condiciones de salinidad". *Centro Agrícola*, vol. 37, no. 1, 2010, pp. 43-47, ISSN 0253-5785, 2072-2001.
4. Gutierrez, M.; Reynolds, M. P.; Raun, W. R.; Stone, M. L. y Klatt, A. R. "Spectral Water Indices for Assessing Yield in Elite Bread Wheat Genotypes under Well-Irrigated, Water-Stressed, and High-Temperature Conditions". *Crop Science*, vol. 50, no. 1, 2010, pp. 197-214, ISSN 1435-0653, DOI 10.2135/cropsci2009.07.0381.
5. Hernández, A. Y. y Soto, P. N. "Salinidad en la soya (*Glycine max* (L.) Merrill) y avances en el estudio de los mecanismos de tolerancia". *Cultivos Tropicales*, vol. 35, no. 2, junio de 2014, pp. 60-71, ISSN 0258-5936.
6. Kadri, K.; Abdellaoui, R.; Mhamed, H. C.; Silva, J. A. T. da y Naceur, M. B. "Analysis of Salt-Induced mRNA Transcripts in Tunisian Local Barley (*Hordeum vulgare*) Leaves Identified by Differential Display RT-PCR". *Biochemical Genetics*, vol. 52, no. 1-2, 21 de noviembre de 2013, pp. 106-115, ISSN 0006-2928, 1573-4927, DOI 10.1007/s10528-013-9631-8.
7. Rosenzweig, C.; Elliott, J.; Deryng, D.; Ruane, A. C.; Müller, C.; Arneth, A.; Boote, K. J.; Folberth, C.; Glotter, M.; Pugh, T. A. M.; Schmid, E.; Stehfest, E.; Yang, H. y Jones, J. W. "Assessing agricultural risks of climate change in the 21st century in a global gridded crop model intercomparison". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 111, no. 9, 3 de abril de 2014, pp. 3268-3273, ISSN 0027-8424, 1091-6490, DOI 10.1073/pnas.1222463110.
8. Hernández, A.; Pérez, J.; Bosch, D. y Castro, N. *Clasificación de los suelos de Cuba 2015*. edit. Ediciones INCA, Mayabeque, Cuba, 2015, 93 p., ISBN 978-959-7023-77-7.
9. IUSS Working Group WRB. *World reference base for soil resources 2006. A framework for international classification, correlation and communication*. (ser. World Soil Resources Reports, no. ser. 103), 2nd ed., edit. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, 2006, 128 p., ISBN 92-5-105511-4.
10. Ibáñez, J. J. "Vertisoles en Latinoamérica y el Caribe". *Collection World soil resources reports*, no. 3, 2011, p. 21, ISSN 0532-0488.
11. Richards, L. A. "Diagnosis and improvement of saline and alkali soils.". *Soil Science*, vol. 78, no. 2, 1954, p. 154, ISSN 0038-075X, 1538-9243.
12. Menzies, N. W. y Bell, L. C. "Evaluation of the influence of sample preparation and extraction technique on soil saturation composition". *Australian Journal of Soil Research*, vol. 26, 1988, pp. 451-464, ISSN 0004-9573.
13. Argentel, M. L. *Tolerancia del trigo a la salinidad. Caso de estudio de Variedades cubanas*. edit. Editorial Académica Española, España, 2012, 96 p., ISBN 978-3-659-02109-1.
14. González, L. M. y Ramírez, R. "La absorción de agua por las semillas de arroz a altas concentraciones salinas, como posible indicador de la tolerancia varietal". *Cultivos Tropicales*, vol. 20, no. 1, 1999, pp. 31-34, ISSN 0258-5936.
15. Yamasaki, S. y Dillenburg, L. R. "Measurements of leaf relative water content in *Araucaria angustifolia*". *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, vol. 11, no. 2, 1999, pp. 69-75, ISSN 0103-3131.
16. Kramer, P. J. y Boyer, J. S. *Water Relations of Plants and Soils*. edit. Academic Press, 1995, 514 p., ISBN 978-0-12-425060-4.
17. Scholander, P. F.; Bradstreet, E. D.; Hemmingsen, E. A. y Hammel, H. T. "Sap Pressure in Vascular Plants Negative hydrostatic pressure can be measured in plants". *Science*, vol. 148, no. 3668, 16 de abril de 1965, pp. 339-346, ISSN 0036-8075, 1095-9203, DOI 10.1126/science.148.3668.339.
18. Babu, R. C.; Pathan, M. S.; Blum, A. y Nguyen, H. T. "Comparison of Measurement Methods of Osmotic Adjustment in Rice Cultivars". *Crop Science*, vol. 39, no. 1, 1999, p. 150, ISSN 0011-183X, DOI 10.2135/cropsci1999.0011183X003900010024x.
19. Gosset, E. "Another difference calculus based on standard deviation and confidence interval". *Statistical References*, vol. 26, 1917, pp. 66-72, ISSN 1606-2353.
20. Fernández, G. C. J. "Effective selection criteria for assessing plant tolerance". En: *Adaptation of food crops to temperature and water stress: Proceedings of an international symposium*, edit. Asian Vegetable Research and Development Center, Taipei, 1993, pp. 257-270, ISBN 978-92-9058-081-2.
21. Fisher, S. R. A.; Genetiker, S.; Fisher, R. A.; Geneticien, S.; Fisher, R. A. y Généticien, S. *The design of experiments [en línea]*. (no. ser. 6), vol. 12, edit. Oliver and Boyd Edinburgh, Londres, 1960, [Consultado: 7 de diciembre de 2015], Disponible en: <<https://www.etcases.com/media/cnews/1420782013117205015.pdf>>.
22. Olkin, I. *Contributions to Probability and Statistics: Essays in Honor of Harold Hotelling [en línea]*. edit. Stanford University Press, 1960, 532 p., ISBN 978-0-8047-0596-7, [Consultado: 5 de enero de 2016], Disponible en: <https://books.google.com/cu/books/about/Contributions_to_Probability_and_Statist.html?id=ZUSsAAAAIAAJ&redir_esc=y>.
23. Nevo, E. y Chen, G. "Drought and salt tolerances in wild relatives for wheat and barley improvement". *Plant, cell & environment*, vol. 33, no. 4, 2010, pp. 670-685, ISSN 1365-3040.
24. Schroeder, J. I.; Delhaize, E.; Frommer, W. B.; Gueriot, M. L.; Harrison, M. J.; Herrera, E. L.; Horie, T.; Kochian, L. V.; Munns, R.; Nishizawa, N. K.; Tsay, Y.-F. y Sanders, D. "Using membrane transporters to improve crops for sustainable food production". *Nature*, vol. 497, no. 7447, 2 de mayo de 2013, pp. 60-66, ISSN 0028-0836, DOI 10.1038/nature11909.
25. Munns, R.; James, R. A.; Xu, B.; Athman, A.; Conn, S. J.; Jordans, C.; Byrt, C. S.; Hare, R. A.; Tyerman, S. D.; Tester, M.; Plett, D. y Gilliham, M. "Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na⁺ transporter gene". *Nature Biotechnology*, vol. 30, no. 4, 1 de abril de 2012, pp. 360-364, ISSN 1087-0156, DOI 10.1038/nbt.2120.

26. Ramadan, A. M. y Hassanein, S. E. "Characterization of P5CS gene in *Calotropis procera* plant from the de novo assembled transcriptome contigs of the high-throughput sequencing dataset". *Comptes Rendus Biologies*, vol. 337, no. 12, diciembre de 2014, pp. 683-690, ISSN 1631-0691, DOI 10.1016/j.crv.2014.09.002.
27. Khan, M. S. "Role of sodium and hydrogen (Na⁺/H⁺) antiporters in salt tolerance of plants: present and future challenges". *African Journal of Biotechnology*, vol. 10, no. 63, 2011, pp. 13693-13704, ISSN 13693-13704, 2278-179X.
28. Brunel, N.; Seguel, O. y Acevedo, E. "Conservation tillage and water availability for wheat in the dryland of central Chile". *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, vol. 13, no. 3, septiembre de 2013, pp. 622-637, ISSN 0718-9516, DOI 10.4067/S0718-95162013005000050.
29. Lamz, P. A.; Reyes, G. Y. y González, C. M. C. "Indicadores bioquímicos para la selección temprana de genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.) con tolerancia a la salinidad". *Cultivos Tropicales*, vol. 34, no. 1, marzo de 2013, pp. 11-17, ISSN 0258-5936.
30. Fariduddin, Q.; Varshney, P.; Yusuf, M.; Ali, A. y Ahmad, A. "Dissecting the role of glycine betaine in plants under abiotic stress". *Plant Stress*, vol. 7, no. 1, 2013, pp. 8-18, ISSN 1749-0359.
31. Acuña, J. R. y Campos, E. M. R. "Relación de la conductividad eléctrica de los suelos con la reflectancia de imágenes de satélite en la región de Lambayeque-Perú". *Revista de Investigación de Física*, vol. 14, no. 02, 2011, ISSN 1728-2977, [Consultado: 7 de diciembre de 2015], Disponible en: <<http://revistasinvestigacion.unmsm.edu.pe/index.php/fisica/article/view/8700>>.
32. Asseng, S.; Ewert, F.; Rosenzweig, C.; Jones, J. W.; Hatfield, J. L.; Ruane, A. C.; Boote, K. J.; Thorburn, P. J.; Rötter, R. P. y Wolf, J. "Uncertainty in simulating wheat yields under climate change". *Nature Climate Change*, vol. 3, no. 9, septiembre de 2013, pp. 827-832, ISSN 1758-678X, DOI 10.1038/nclimate1916.
33. Challinor, A. J.; Watson, J.; Lobell, D. B.; Howden, S. M.; Smith, D. R. y Chhetri, N. "A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation". *Nature Climate Change*, vol. 4, no. 4, abril de 2014, pp. 287-291, ISSN 1758-678X, DOI 10.1038/nclimate2153.
34. Gourdj, S. M.; Sibley, A. M. y Lobell, D. B. "Global crop exposure to critical high temperatures in the reproductive period: historical trends and future projections". *Environmental Research Letters*, vol. 8, no. 2, 2013, pp. 24-41, ISSN 1520-0442.
35. Asseng, S.; Ewert, F.; Martre, P.; Rötter, R. P.; Lobell, D. B.; Cammarano, D.; Kimball, B. A.; Ottman, M. J.; Wall, G. W. y Zhu, Y. "Rising temperatures reduce global wheat production". *Nature Climate Change*, vol. 5, no. 2, febrero de 2015, pp. 143-147, ISSN 1758-678X, DOI 10.1038/nclimate2470.

Recibido: 14 de enero de 2015

Aceptado: 30 de octubre de 2015