



Reseña bibliográfica

ASPECTOS RELACIONADOS CON EL ESTRÉS DE CALOR EN TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)

Review

Some aspect related to heat tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum* L.)

Marilyn Florido Bacallao✉ y Marta Álvarez Gil

ABSTRACT. Although tomato plants can grow in a wide range of climatic conditions, their vegetative and reproductive growth is severely impaired at high temperatures, resulting in reduced yield and fruit quality. This high-temperature sensitivity is particularly important in areas with tropical or subtropical climates. In such environments, heat stress may become a major limiting factor for tomato production. This work was focused in explain different aspect related to heat stress tolerance at cellular and whole plant levels, difficulties on the quantification of stress tolerance, as well as the necessity on an understanding of the physiological mechanisms and genetic basis for thermotolerance in order to achievement progress in tomato plant breeding.

RESUMEN. Aunque el tomate puede crecer en un amplio rango de condiciones climáticas, su crecimiento vegetativo y reproductivo se ve seriamente afectado en condiciones de temperaturas altas, resultando en una reducción del rendimiento y de la calidad del fruto. Estas condiciones son importantes, fundamentalmente, en ambientes tropicales y subtropicales, donde el estrés es un factor limitante en la producción de tomate. En este trabajo se exponen los principales aspectos relacionados con la tolerancia al calor en el cultivo a nivel celular, morfoagronómico y de planta completa; las dificultades en la cuantificación de la tolerancia a este estrés, así como la necesidad de conocer los mecanismos fisiológicos y las bases genéticas de la termotolerancia con vistas a lograr progresos en el mejoramiento genético del cultivo.

Key words: stress, fruit set, plant breeding, heat tolerance, tomato

Palabras clave: estrés, fructificación, mejora genética, tolerancia al calor, tomate

INTRODUCCIÓN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.), después de la papa (*Solanum tuberosum* L.), es el vegetal más consumido debido al alto valor de sus frutos en términos de versatilidad, tanto para consumo fresco, como la diversidad de sus frutos procesados (1).

Aunque las plantas de tomate pueden crecer en una amplia gama de condiciones climáticas, su crecimiento vegetativo y

reproductivo se afectan seriamente en condiciones de temperaturas altas. Estas causan daños serios en las estructuras reproductivas, lo que trae como consecuencia la deficiencia en el cuajado de los frutos y la disminución de la producción (2, 3, 4), de ahí que este constituya uno de los factores más importantes que inciden en la baja producción de tomate en ambientes tropicales (5, 6, 7, 8).

Por lo general, esta afectación es mayor cuando la temperatura ambiente supera los 35 °C (2, 3, 9, 10). Esta sensibilidad a temperaturas altas

es particularmente importante en zonas con climas tropicales o subtropicales, donde el estrés por calor puede convertirse en un factor limitante para la producción de campo de tomates (11).

Cada año las temperaturas altas y el aumento de la frecuencia, magnitud e intensidad de las olas de calor causan considerables pérdidas económicas (12, 13, 14). Producto del calentamiento global se estima que el promedio de temperatura puede incrementarse entre 3-6 °C para el año 2100, lo cual causaría serios daños económicos en el cultivo si se

Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), gaveta postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba. CP 32 700.

✉ mflorido@inca.edu.cu

tiene en cuenta que la fructificación en el tomate disminuye significativamente con pequeños incrementos de la temperatura (2). Este efecto se agrava si las elevaciones de temperaturas coinciden con períodos lluviosos, incrementándose la incidencia de plagas, fundamentalmente cuando la explotación del cultivo se realiza a cielo abierto (15, 16).

Uno de los indicadores más importantes de la tolerancia al calor en el tomate, a nivel de planta, es la capacidad de fructificación o cuajado de los frutos en ambientes estresantes, de manera que aquellos cultivares con mayor capacidad para la fructificación bajo altas temperaturas y humedad, resultan los más adecuados para la producción del tomate en los trópicos (15, 17, 18, 19, 20), por lo que cualquier método empleado para el tamizaje de las accesiones de tomate deberá estar asociado al mismo.

En general, el mejoramiento genético puede ser una solución económicamente viable para la producción del tomate en condiciones de temperaturas altas; sin embargo, los progresos en estos programas dependen del conocimiento de los mecanismos fisiológicos y las bases genéticas de la tolerancia a este estrés a nivel celular y de la planta completa. Actualmente existe información disponible sobre el conocimiento de aspectos fisiológicos y metabólicos sobre la tolerancia a estrés de calor en plantas (4); sin embargo, las investigaciones en la caracterización genética y el mejoramiento para condiciones de estrés han sido algo limitadas, aunque recientemente se han realizado esfuerzos en esta dirección (6, 9, 11, 20, 21, 22).

La cuantificación de la tolerancia al calor en tomate posee serias dificultades, la selección directa en condiciones de campo es, generalmente, difícil por la presencia de otros factores

ambientales adversos que afectan la precisión y repetibilidad de estos ensayos (21, 23, 24, 25, 26). En ocasiones, la tolerancia a estrés en una etapa específica de desarrollo de las plantas no se correlaciona con la tolerancia en otras etapas de desarrollo (9, 11, 25, 27), de ahí que en la medida que se comprendan mejor los aspectos fisiológicos y de desarrollo en condiciones de estrés, permitirán un mejor entendimiento de las bases genéticas de la tolerancia a estrés en plantas.

Los avances recientes en las técnicas moleculares, incluyendo transformación genética, análisis de expresión y análisis de loci cuantitativos (QTLs), han contribuido en entender las bases bioquímicas y moleculares de la tolerancia a estrés en plantas (19, 28, 29, 30, 31). Se espera que estos avances contribuyan significativamente al desarrollo de plantas con tolerancia al calor en un futuro cercano (7, 11, 21).

Se conoce que el tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es moderadamente susceptible a diversos factores abióticos incluido el de las temperaturas altas. Sin embargo, dentro de las especies afines existen algunas silvestres que presentan una fuente de variación genética útil, que ha sido ampliamente utilizada en los programas de mejoramiento genético para obtener cultivares con características agrónomicamente deseables y para caracterizar las bases genético-fisiológicas de la tolerancia al calor y desarrollar plantas tolerantes al estrés.

En esta revisión se discuten aspectos agronómicos, fisiológicos y moleculares, relacionados con la tolerancia al calor en el cultivo, asimismo se exponen los avances recientes en aspectos genéticos y relacionados con el mejoramiento para estas condiciones.

ASPECTOS GENERALES

De las principales formas de estrés abiótico a los cuales las plantas están expuestas a en la naturaleza, el estrés por calor tiene un modo independiente de la acción sobre la fisiología y el metabolismo de las células vegetales. Aunque con frecuencia, este se ve agravado por estreses abióticos adicionales, tales como la sequía y estrés salino. Es importante desentrañar la acción independiente y las consecuencias biológicas de las temperaturas altas, con el fin de aliviar los efectos del estrés abiótico combinado.

La susceptibilidad a altas temperaturas afecta el desarrollo vegetativo y reproductivo, variando con la etapa de desarrollo de la planta. Los efectos observados dependen de especies y genotipos con abundantes variaciones inter e intraespecíficas (32, 33).

En respuesta al estrés por calor, las plantas manifiestan diferentes adaptaciones morfológicas, incluyendo mecanismos de corto plazo de evitación o aclimatación que implican la orientación de las hojas, la refrigeración, la transpiración o la alteración de composiciones de lípidos de la membrana (9).

La exposición inicial a una temperatura moderadamente alta en plantas le proporciona tolerancia a una temperatura que normalmente habría sido letal. Este fenómeno se conoce como termotolerancia adquirida (34). Incluso cuando las plantas crecen en su área de distribución natural, pueden experimentar temperaturas altas o fluctuaciones diurnas que serían letales en ausencia de esta aclimatación rápida. Por lo tanto, la adquisición de la termotolerancia puede reflejar un mecanismo más general que contribuye a la homeostasis metabólica (35). Sin embargo, solamente se ha definido un limitado número de factores responsables del desarrollo de la termotolerancia de las plantas debido a la complejidad de este carácter (35).

La termotolerancia es un componente esencial de aclimatación en diferentes organismos, incluida las plantas. Generalmente se divide en termotolerancia adquirida (capacidad de adquirir tolerancia a temperaturas letales) y termotolerancia basal (capacidad de sobrevivir a temperaturas por encima de la temperatura óptima de crecimiento) (36). La capacidad de adquirir termotolerancia por incrementos en la expresión de genes protectores, previo a una exposición al estrés. Un período prolongado a una temperatura moderadamente alta es tan dañino como la exposición breve a las temperaturas extremas (37, 38).

En condiciones de estrés por temperatura alta se señalan cuatro efectos fundamentales (39), estos son:

- ♦ La respuesta diferenciada de las velocidades de reacción, debido a las diferencias en la energía de activación de las mismas.
- ♦ La desnaturalización y la agregación de las proteínas.
- ♦ La hiperfluidez de los lípidos de las membranas.
- ♦ La descomposición química directa.

Se plantea que el desarrollo de la termotolerancia debe moderar los diferentes tipos de daños y efectos tóxicos que provocan las temperaturas altas, a través de la inducción de factores protectores que limitan la magnitud del daño o por medio de la activación de procesos de recuperación de la planta ante el daño, aunque no necesariamente son mecanismos mutuamente excluyentes (23, 40).

RESPUESTA MORFOAGRONÓMICA DEL TOMATE A TEMPERATURAS ALTAS

La primera respuesta de las plantas al impacto del estrés por temperatura alta se traduce en una reducción en la

duración de todas las etapas de desarrollo, además de causar reducciones en el tamaño de sus órganos y finalmente disminuir el rendimiento (11).

Las plantas sólo pueden desarrollarse entre sus umbrales térmicos o temperaturas mínimas y máximas, variando según la especie y se maximiza cuando se presentan temperaturas óptimas (17, 41, 42, 43). Se ha demostrado que incrementos de temperatura están asociados con pre y postcosecha como quemaduras y abscisión de las hojas, ramas y tallos, la senescencia foliar, disminuyendo el crecimiento radicular, abortos florales y caída de frutos, decoloración y reducciones del rendimiento (9).

Las temperaturas altas afectan el desarrollo de las plantas de tomate, causando serios daños en las estructuras reproductivas, lo que trae como consecuencia excersiones estigmáticas que dificultan el cuajado de los frutos y la disminución de la producción (2, 44) de ahí que éste constituya uno de los factores más importantes que inciden en la baja producción de tomate en ambientes tropicales (15, 41, 45).

La temperatura promedio óptima para el cultivo se encuentra entre 21-24 °C (9), en dependencia de la etapa de desarrollo de la planta y las temperaturas sólo unos pocos grados por encima del rango óptimo pueden reducir la producción de frutos y la formación de semillas (10, 17, 41). De modo que, temperaturas diurnas promedio superiores a 32 °C y temperaturas nocturnas promedio mayores de 21 °C disminuyen la producción de tomate (8, 9). Al igual que en otros cultivos, en el tomate los órganos reproductivos son generalmente más sensibles al calor que los órganos vegetativos (4, 46, 47, 48).

El incremento de las temperaturas en tomate afecta casi todos las etapas de desarrollo del polen, tanto en órganos femeninos

como masculinos, pero sin dudas la mayor afectación se produce en la fase de meiosis, donde se dificultan, tanto la viabilidad como la cantidad de polen producido (2, 4, 41, 43, 49), aspecto que se ha señalado en numerosos trabajos (42, 43, 49), en los que se ha informado que cuando el polen se produce a temperaturas superiores a 35 °C, se reduce su viabilidad, respuesta que varía de un cultivar a otro (4, 11, 17).

Ahora bien, el período crítico de desarrollo de las plantas de tomate en presencia de temperaturas altas se encuentra entre 8-13 días anteriores a la antesis, lo cual se asocia a cambios en el desarrollo de las anteras, irregularidades en la epidermis y endotecio, además de la pobre formación del polen (41, 43), existiendo mayor afectación en la microsporogénesis que en la megasporogénesis (50). Durante el desarrollo del polen, los carbohidratos solubles presentes en las esporas pueden consumirse inmediatamente o ser polimerizados y transformados en otras moléculas, por lo que en presencia de estrés de calor, una disminución de la concentración de almidón tres días antes de la antesis, provoca disminuciones en la concentración de azúcares en los granos de polen maduros, lo que puede contribuir a una disminución de la viabilidad del polen (43, 49, 50, 51).

A las temperaturas altas también se le atribuye un efecto adverso sobre el crecimiento del tubo polínico, viabilidad del óvulo, las posiciones de los estigmas, la germinación y la fertilidad del polen, la formación del endospermo y el desarrollo del embrión, lo que provoca un menor número de frutos por planta (43). De igual modo estas pueden afectar la receptividad del estigma y son causa de fallos en la fructificación (5, 18) y del incremento de la partenocarpia en los frutos de tomate (2, 8).

No todas las accesiones presentan fallos en la fructificación o cuajado de los frutos por disturbios en la formación de los gametofitos, algunas plantas alcanzan gran desarrollo vegetativo, pero se reduce el número de racimos y el número de flores por racimo e inclusive estas no aparecen; asimismo, disminuye el número máximo de frutos que puede producir la planta, aumentando también el riesgo de malformaciones (19, 52).

Diversos autores han señalado la presencia de malformaciones en flores formadas, que pueden provocar la ruptura del cono anteridial, ocasionando que las anteras se separen del estilo y se dificulte con ello la llegada del polen al estigma, provocando abortos florales (8, 43, 50).

Otro fenómeno manifestado por el incremento de las temperaturas es la exsersión estigmática, provocado por el crecimiento de los estambres, pues se ha demostrado que el pistilo responde poco a las variaciones ambientales (44). Este fenómeno se asocia a fallos del cuajado del fruto por dificultad del polen para alcanzar el estigma y se agrava cuando a las temperaturas altas se le une una baja iluminación (44). Asimismo, se incrementan las abscisiones florales y muchas flores producen frutos partenocárpicos (10, 42), hecho que se correlaciona fuertemente con la exsersión del estilo, de manera que no se producen frutos cuando el estilo se pronuncia más de 1 mm fuera del cono anteridial (10, 17). En este ambiente se reducen además, el porcentaje de fructificación, el número, la masa de los frutos y el contenido de semillas (17, 18, 45, 49, 53).

Uno de los indicadores más importantes de tolerancia al calor en el cultivo, lo constituye la capacidad de fructificación en las temperaturas nocturnas altas, de manera que se ha señalado que aquellos cultivares que

muestren mayor capacidad para la fructificación bajo temperaturas y humedad altas, resultan las más adecuadas para la producción del tomate en los trópicos (15, 17, 42, 49).

El número de frutos por planta constituye uno de los principales componentes del rendimiento y se encuentra correlacionado con el mismo y con la capacidad de cuajado, de ahí que se ha destacado la importancia de este indicador en la selección para incrementar los rendimientos del tomate en las siembras de verano, siendo de gran ayuda en la identificación de cultivares tolerantes al calor (45).

Dentro de este contexto, los cultivares de tomate mejorados en áreas templadas presentan con frecuencia fallos en el cuajado de los frutos cuando se siembran en zonas tropicales, fundamentalmente en el período de verano (45). Se hace necesario contar con programas de mejoramiento encaminados a obtener cultivares que se desarrollen en estas condiciones y que presenten, en lo posible, una serie de características favorables como la mayor dehiscencia del polen o la mayor apertura del estambre y el saco polínico; la ausencia de exsersión del estigma, endotecio bien organizado y normal; la ausencia de rajadura del cono de la antera; el gran número de semillas por fruto, como medida de la viabilidad de los gametos; la alta viabilidad del polen y del óvulo; la alta tasa de crecimiento del tubo polínico, lo que sin dudas aliviará los efectos nocivos de las temperaturas altas en la producción fuera de época de tomate en los trópicos (6, 15, 17, 43).

Aunque la mayor afectación del tomate a temperaturas altas es el pobre cuajado de los frutos, no menos importante resultan los daños producidos en los frutos maduros, los cuales están más propensos a infecciones y

rajaduras, son frutos blandos y con poco valor comercial (44, 45).

ASPECTOS FISIOLÓGICOS Y BIOQUÍMICOS RELACIONADOS CON LA TOLERANCIA AL CALOR

La mayor parte de los organismos, incluidas las plantas, están constantemente expuestos a cambios bruscos de temperatura que causan estreses, los que pueden ser, a corto plazo o crónicos. Se considera que el estrés por calor se produce cuando hay incrementos de la temperatura por encima del óptimo fisiológico y pueden causar varias lesiones en la planta, dependiendo de la intensidad (temperatura en grados), duración y velocidad de aumento de la temperatura. A temperaturas muy altas puede ocurrir lesiones celulares graves dentro de minutos, e incluso provocar la muerte celular de las plantas, debido al colapso de la organización celular. En temperaturas moderadamente altas las lesiones y la muerte celular son, en su mayoría, a causa de la exposición a largo plazo.

Por lo general, las temperaturas altas interfieren con la homeostasis normal de las células, mediante la producción de los cambios en la fluidez y permeabilidad de la membrana (54), en el plegamiento de las proteínas de las vías metabólicas (40, 55, 56, 57, 58, 59) el período de actividad fotosintética (57, 60). A nivel de planta completa, hay una tendencia general a reducir el tamaño de la célula, cerrar los estomas y disminuir la pérdida de agua, mientras que alteraciones subcelulares en los cloroplastos conducen a un deterioro significativo de la fotosíntesis (61).

En general, la pérdida de la actividad de las enzimas se debe al debilitamiento de las interacciones electrostáticas e hidrofóbicas que

estabilizan su configuración nativa, de manera tal, que las especies tolerantes al calor poseen mayor cantidad de enzimas resistentes a temperaturas elevadas y viceversa (2, 4, 48).

El calor produce efectos desfavorables en las reacciones fotoquímicas primarias; hay pruebas de que la Rubisco y otras enzimas del metabolismo del carbono se afectan ante el estrés, siendo la luz y otros factores ambientales capaces de incrementar la tolerancia al calor en plantas (31, 32, 58, 61). En estas condiciones se puede inhibir la actividad del fotosistema II (PSII), el cual es el más termolábil de la cadena de transporte electrónico, por lo que la fotosíntesis puede ser completamente inhibida por las temperaturas altas antes de que otro síntoma sea detectado (54, 59, 62).

Es por ello que diversos estudios sugieren que es la fotosíntesis el proceso fisiológico más afectado por la temperatura alta y que su afectación depende de la estabilidad de los cloroplastos para mantener las reacciones fotosintéticas activas y de la velocidad de síntesis de la clorofila (59, 63, 64).

Las altas temperaturas también afectan el metabolismo de los carbohidratos, considerado este carácter como una de las estrategias de las plantas para tolerar el estrés ambiental (65, 66). Estas condiciones además, disminuyen la fluorescencia de clorofila y ocasionan cambios en el citoplasma, afectando la estructura de las proteínas u otros polímeros como el ADN (ácido desoxiribonucleico) o ARN (ácido ribonucleico) (57, 61).

Los estreses medioambientales, en general, pueden distorsionar el metabolismo celular normal y afectar el balance de la producción de radicales libres, disminuyendo la capacidad fotosintética de las plantas (32, 58), existiendo evidencias de que plantas

aclimatadas a temperaturas altas se asocian con el estrés oxidativo por incrementos en la expresión del sistema antioxidante (38, 61), de manera tal, que en estas condiciones aparecen modificaciones en la actividad de enzimas como peroxidasas (Prx), catalasas (CAT), superóxido dismutasas (SOD) y ascorbato oxidasas (AO) (19, 50, 67).

De hecho, se ha señalado que estas enzimas son vitales para la supervivencia de organismos aeróbicos, pues pueden prevenir la peroxidación de la membrana y otros tipos de daños, siendo necesarias en el mecanismo de defensa de las plantas, de ahí la importancia de utilizarlas como indicadoras de tolerancia a temperaturas altas (67, 68).

El sistema antioxidante no es el único que se afecta por incrementos de temperaturas, de hecho, en estas condiciones se alteran también los sistemas anhidrasa carbónica (AC), esterasa (Est), fosfatasas ácidas (Aps), amilasa (Amy), aspartato amino transferasa (Got), fenil amino liasa (PAL), formiato deshidrogenasa (Fdh), poligalacturonasas y las deshidrogenasas en general (69, 70). Diversos estudios han señalado la utilidad de evaluar estas enzimas como indicadores de la tolerancia al calor en plantas (69, 70, 71), pero sin dudas, el método más utilizado como un estimado de la termotolerancia celular en plantas es el de viabilidad celular, el cual evalúa la cadena de transporte electrónico mitocondrial, basado en el principio de la reducción de la sal de tetrazolio a formazán por acción de las enzimas deshidrogenasas (71).

Se ha identificado, además, una amplia gama de metabolitos capaces de mitigar los efectos deletéreos del estrés oxidativo que acompañan a muchas situaciones ambientales hostiles como el estrés por calor. En este grupo se incluyen osmoprotectores como

prolina, glicina-betaína, poliaminas, malondialdehído, trehalosa, manitol, etileno, ácidos salicílico y jasmónico y antioxidantes como glutatión, ascorbato y tocoferoles, los que actúan como solutos osmóticos, incrementando el potencial osmótico de la célula (36, 57, 72, 73). Igualmente, se plantea que varios reguladores del crecimiento vegetal, tales como ácido abscísico (ABA), ácido salicílico (SA), etileno, citoquininas, auxinas y los brasinoesteroides desempeñan un papel importante en la termotolerancia de las plantas (40, 74, 75, 76).

A nivel génico, los estreses abióticos pueden causar rearrreglos genéticos, pues las células expuestas al estrés afectan los patrones de metilación que alteran la heterocromatina, resultando en cambios en la expresión génica. Además, la desmetilación de los transposones puede activar la expresión de transposasas activas y conllevar a la transposición de elementos genéticos móviles y no móviles que tienen una variedad de efectos, entre los que se encuentran la activación o desactivación de genes; la captura de una porción de un gen; la co-supresión de actividad génica y la disminución de la transcripción, por lo que los rearrreglos génicos resultado del estrés, pueden ser la principal fuente de variación genética (23, 50). Asimismo, ocurre una disminución en la concentración de determinados azúcares neutros como la galactosa, cambios en el color de la piel de los frutos, afectaciones en la degradación de la clorofila interna, inactivación de muchos tipos de proteínas, resultando en daños, seguidos por el ataque de las proteasas, lesiones y mutaciones de ácidos nucleicos (50, 51, 61, 77), así como la síntesis de licopeno (7).

En tomate se ha informado que la temperatura se manifestaba con un cambio en la toma de oxígeno y del coeficiente

respiratorio, así como por un incremento en la actividad de las deshidrogenasas, de modo que, temperaturas subletales producen serios daños en la actividad funcional del sistema respiratorio. De hecho, según estos autores, la reorganización del proceso respiratorio parece ser un elemento necesario, porque para lograr una mayor tolerancia al calor se requiere de ciertas cantidades de energía, existiendo, por lo tanto, una estrecha relación entre el nivel de termotolerancia y el intercambio gaseoso por respiración en plantas (9, 61).

A su vez, en el desarrollo del grano de polen y las anteras, se han observado desbalances en los contenidos de prolina, poliaminas y carbohidratos en condiciones de estrés de calor a 32-36 °C de corta y prolongada duración asociados a fallos en la fructificación (49, 78); mientras que temperaturas de 38 °C provocan reducciones de la germinación del polen y crecimiento del tubo polínico, debido a reducciones en los contenidos de espermidina y espermina y azúcares solubles, una pobre asimilación del almidón en la formación de los granos de polen y en su maduración (25, 43, 49). Por lo tanto, las diferencias entre los cultivares pudieran, además, estar asociada a la diferente capacidad de regular estas vías metabólicas y fisiológicas. Se ha demostrado que las líneas de tomate tolerantes al calor son capaces de mantener invariable el contenido de carbohidratos y un adecuado desarrollo de los granos de polen, inclusive cuando se exponen a los regímenes prolongados de temperaturas altas (59, 79).

Otros resultados han indicado que a 35 °C en el cultivo ocurren incrementos en la concentración de fenoles en las plantas, por activación de su biosíntesis e inhibición de la oxidación, así como disminuciones de las actividades Prx, Cat, Guayacol peroxidasa, ascorbato peroxidasa (APrx),

dehidroascorbato reductasa, glutatión reductasa (GR) y polifenol oxidasa (PPO) (27, 67, 70).

Se ha encontrado, además, mayor acumulación de peróxido de hidrógeno e incrementos en la actividad PAL, SOD y en compuestos antioxidantes (ascorbato, dehidroascorbato, glutatión reducido y oxidado), inhibición del ciclo ascorbato/glutatión y la rotura oxidativa (67).

Al respecto, se debe señalar que estudios de sequía en el cultivo sugieren que se considere a la actividad SOD como herramienta de tamizaje para el desarrollo de cultivares de tomate tolerantes a la sequía y a otros estreses medioambientales (80).

En resumen, las plantas están sometidas frecuentemente a situaciones desfavorables para su funcionamiento óptimo ocasionados por el medio ambiente, estos estreses han ejercido una gran presión selectiva sobre las plantas a lo largo de la evolución, lo cual ha provocado, mediante mecanismos de selección natural, la adaptación de las plantas al medio.

LA MEMBRANA CELULAR Y SU PAPEL EN LA TERMOTOLERANCIA

Los mecanismos fisiológicos relacionados con los daños por las temperaturas altas, aparecen al nivel de la organización estructural, por lo que sus síntomas están asociados, fundamentalmente, con la pérdida de integridad de las membranas, lo cual causa daños en el proceso fotosintético primario, cambios en la fosforilación, estructura de los tilacoides, composición de la fase bicapa de los lípidos y desnaturalización de proteínas, siendo por tanto, las membranas las más afectadas por este estrés, considerándoseles como el sitio primario de daños por el calor (2, 13, 60).

Las membranas muestran un fino ordenamiento molecular capaz de captar selectivamente unas sustancias respecto a otras, de recibir, traducir y amplificar señales, de regular vectorialmente el flujo y la concentración de diversas sustancias por medio de sistemas de bombas y transportadores, de disponer de canales iónicos específicos con puertas de regulación fisiológica del flujo y de poseer un orden complejo de potenciales de membrana (81), por lo que la pérdida de la integridad de las mismas resulta en la ruptura de la membrana celular, daños en su estructura, un incremento de la permeabilidad y eflujo de electrolitos, por lo que se reduce la actividad fotosintética y mitocondrial (37, 68).

La capacidad de tolerancia de las plantas a la temperatura alta, involucra una serie de reacciones y mecanismos complejos, siendo la membrana celular uno de los componentes principales de la termotolerancia y, por tanto, un buen indicador de tolerancia al calor (68). Los efectos ocasionados por la temperatura alta pueden llegar a determinarse mediante la técnica de termoestabilidad de la membrana celular (TMC), la cual se ha utilizado ampliamente para evaluar la conducta de las plantas sometidas a estos estreses en diversos cultivos y cuantificar el nivel de termotolerancia adquirida en plantas (68, 82, 83, 84, 85).

El método de la termoestabilidad de la membrana celular (TMC) se fundamenta en la difusión de electrolitos, desde la célula del tejido foliar al medio acuoso. En presencia de estrés por temperaturas altas se incrementa la permeabilidad de la membrana, de esta forma la cantidad de electrolitos que efluyen producto de daños celulares, puede ser medida por la conductividad eléctrica de la solución y expresada en porcentajes, lo cual facilita su interpretación (82, 83). Varios estudios han sugerido la

efectividad de esta técnica en la detección de variabilidad genética para tolerancia al calor en tomate (6, 86).

Algunos autores sugieren que la capacidad de algunas plantas para tolerar a una temperatura alta, está estrechamente correlacionado con el potencial genético que posean para esta característica (68, 82). Diversas investigaciones informan que la TMC en condiciones de temperatura alta está controlada por un grupo reducido de genes y además, se ha encontrado variabilidad genética en diferentes cultivos, lo cual sugiere que este carácter podría ser utilizado como un criterio de selección en la búsqueda de materiales tolerantes a este estrés (68, 81).

Esta idea corrobora que la eficacia de la selección para un rasgo determinado y en específico para la TMC, depende de la magnitud relativa de las diferencias fenotípicas y genotípicas de una misma población haciendo mención, asimismo, de que existen muy pocos estudios y, por ende, avances en la selección sobre la base de este criterio (87).

Se determinó que existe una correlación alta entre mediciones de termoestabilidad de la membrana celular durante la etapa vegetativa y la etapa reproductiva temprana bajo condiciones controladas. Esto sugiere que el uso apropiado del método de la TMC en la fase vegetativa, puede ser de gran utilidad para identificar genotipos tolerantes a temperatura alta durante etapas tempranas del crecimiento, por lo que podría ser un buen criterio de selección para genotipos tolerantes al calor, ya que contempla la variabilidad genética existente en las plantas (68, 81).

PROTEÍNAS DE CHOQUE TÉRMICO (HSP) Y SU PAPEL EN LA TERMOTOLERANCIA

La respuesta al choque térmico está asociada a la síntesis de un grupo particular de proteínas denominadas Proteínas de Choque Térmico o *Heat Shock Proteins* (HSP), que resultan de la transcripción de los genes *hs*. Estas proteínas son sintetizadas cuando la síntesis de la mayor parte de las proteínas normales se reprime (88, 89, 90). La inducción de estas proteínas incrementa la termotolerancia de las plantas, permitiendo que los tejidos puedan soportar las exposiciones a las temperaturas que previamente resultaban letales; sin embargo, el papel preciso de muchas de las HSPs en la termotolerancia permanece incierto (91).

Las HSPs se involucran en el plegamiento de proteínas; por ejemplo, la recuperación de proteínas agregadas o plegadas incorrectamente, actividad que explica su papel en el estrés térmico. Las HSPs también pueden jugar un papel en el crecimiento y el desarrollo en las condiciones ambientales normales (92). La acumulación rápida de HSP en órganos susceptibles puede jugar un papel importante en la protección del aparato metabólico de las células, por tanto, actúa como un factor clave en la adaptación y supervivencia de las plantas en condiciones de estrés por calor (9, 91).

La respuesta al estrés de calor en plantas se caracteriza por la síntesis de seis clases de proteínas conservadas, las que se nombran según su masa molecular HSP100, HSP90, HSP70, HSP60, proteínas de masa molecular baja (sHSP) y HSP8.5 del grupo de las ubiquitininas (93). Las sHSP presentan una masa molecular que oscila entre 15-30 kDa, aproximadamente y pueden ser divididas en, al menos seis familias que codifican para varias proteínas localizadas en

el citosol, núcleo o diferentes organelos (cloroplastos, retículo endoplasmático y mitocondrias (40, 91, 94).

En plantas superiores, las HSPs son generalmente inducidas a 38-40 °C (70) y parece dispararse a una temperatura que, por lo regular, se encuentra entre 10-15 °C por encima de la temperatura normal de crecimiento del organismo. Por encima de esa temperatura, la síntesis de proteínas totales disminuye precipitadamente y sólo se sintetizan las proteínas HSP (61, 95).

En general, las HSPs tienen funciones importantes como proteínas "chaperonas", además de sus funciones en el plegamiento de proteínas después de la traducción y en la transformación de las proteínas a estructuras transportadoras en la membrana, están profundamente involucradas en la resistencia a temperaturas altas y a otros tipos de estrés (51, 70, 89, 90, 96, 97). Se ha demostrado que las HSPs producidas durante el estrés permanecen en la célula varias horas después de este y que los tejidos a los que previamente se les aplica un choque térmico y sintetizan HSPs, pueden sobrevivir a un posterior tratamiento con calor mientras que en otros casos puede ser letal (61, 90, 97), lo cual indica que la presencia de HSPs es esencial para la termotolerancia (51, 56, 89).

Algunas de las HSPs no son únicas del estrés por temperaturas altas, ellas se han inducido ante otros estímulos, entre los que se destacan el estrés hídrico, de salinidad y por temperaturas bajas, el etanol, etileno, dinitrofenol, compuestos de arsenito y otros agentes químicos, así como en presencia de los ácidos abscísico, jasmónico y salicílico (27, 70, 98).

Las HSPs pueden jugar un papel específico en la alteración o mantenimiento de las proteínas, la prevención de la desnaturalización y su función

reparadora, como parte de su respuesta fisiológica a diversos estreses medioambientales.

Es por ello que las HSPs juegan un papel fundamental en la protección de las proteínas y membranas celulares contra daños irreversibles causados por el estrés. Se ha demostrado que las mismas participan en la generación de la tolerancia al calor, lo cual probablemente se lleve a cabo protegiendo a las enzimas esenciales y los ácidos nucleicos de la desnaturalización provocada por el calor. Sin esta protección, los ácidos nucleicos podrían ser fragmentados por los iones metálicos específicos, que desde el exterior (o desde la vacuola) entran al citoplasma a medida que las membranas se hacen más permeables (91). Las HSPs están altamente conservadas en todos los organismos y tienen un papel esencial en la función celular (23, 40, 50).

En muchas especies de plantas se ha encontrado una relación positiva entre las HSPs y con la estabilidad térmica de la membrana celular, el uso eficiente de agua y la fotosíntesis, así como con la tolerancia al calor en la planta completa (9, 51, 90, 99). Además estas proteínas se han relacionado con las especies reactivas de oxígeno (ROS), lo que corrobora la hipótesis de que durante la evolución, las plantas son capaces de suprimir las ROS o pueden utilizarlas como señales moleculares para inducir HSP (96).

Al respecto se ha señalado que la mejor aclimatación ocurre cuando el estrés por temperatura alta ocurre gradualmente en lugar de un cambio repentino en la temperatura (38). De hecho existen evidencias que demuestran que las HSPs incrementan la sobrevivencia al estrés oxidativo (9, 50, 91), lo que sugiere la existencia de una comunicación entre la expresión de HSPs y el estímulo oxidativo, lo cual puede constituir la base de la tolerancia cruzada entre estos

tipos de estrés. Por otro lado, los genes de las proteínas de choque térmico (hsp17, hsp83, hsp101, entre otras) pueden inducirse por la ROS, H₂O₂ (100).

En tomate diferentes proteínas se inducen por tratamientos térmicos a hojas, flores y frutos, dentro de las que se encuentran las HSP21, también denominada TOM111 y LeHSP23.8 (101). Estas se localizan en el cloroplasto y mitocondrias, respectivamente. Asimismo se han identificado proteínas chaperonas de las clases HSP70 y HSP90 (90).

Se ha estudiado la función de HSP100 en respuesta al estrés por calor, demostrándose que un amplio rango de especies sintetiza proteínas de alrededor de 100 kDa de manera constitutiva en presencia de estrés de calor, las cuales están involucradas en la termotolerancia de los organismos (102). Estas proteínas desempeñan funciones celulares importantes como proteínas "chaperonas", incluyendo la supervivencia en condiciones de estrés (49, 102).

Se sugiere que las HSP100 son requeridas para la sobrevivencia durante periodos cortos de tiempo a temperaturas extremas, ayudando a prevenir la agregación y la desnaturalización de proteínas a temperaturas altas y, por lo tanto, a limitar los daños inducidos en las células por el calor (49, 50, 70). En el cultivo se ha demostrado que los niveles de transcritos de HSP101 se incrementan en granos de polen maduros, en respuesta al estrés térmico, incrementando la termotolerancia de los granos (49).

FACTORES DE TRASCRIPTIÓN INVOLUCRADOS EN LA TOLERANCIA AL CALOR

La transcripción de los genes HSP y otros genes relacionados con las adaptaciones de las plantas al estrés es controlada por proteínas reguladoras llamadas

factores de choque térmico (HSF), las que en estado inactivo se localizan en el citoplasma (91, 103, 104). En ocasiones, la expresión constitutiva de HSFs incrementa la termotolerancia basal sin afectar la termotolerancia adquirida o inducida, por lo que se consideran los activadores transcripcionales del choque térmico (43, 90, 91, 94, 103). Los HSF se clasifican en tres clases de acuerdo a sus diferencias estructurales y sus sitios de unión (HsfA, tales como HsfA1 y HsfA2; HsfB, la que incluye HsfB1 en tomate y HsfC) (56, 105).

Generalmente, la primera etapa de la respuesta al estrés abiótico es la percepción de las señales de estrés por los receptores de la pared celular, seguido por el evento de transducción que involucra segundos mensajeros como el Ca²⁺ citosólico, el ABA y las kinasas que conllevan a la activación de factores de transcripción específicos y elementos que actúan en *cis* (25, 75).

Los factores de transcripción (FTs) juegan un papel central en la elaboración de la respuesta ambiental y el programa morfogénico de la planta. Se trata de proteínas que actúan en *trans*, capaces de reconocer blancos de secuencias específicas de ADN (elementos *cis*) localizadas en las regiones promotoras de determinados genes. La regulación de la expresión génica está gobernada en gran medida por la interacción de los FTs con esta clase de elementos *cis*, induciendo o reprimiendo distintas vías de transducción de señales, a través de un efecto dominó (23, 25).

En plantas, se han identificado y caracterizado numerosos genes que codifican FTs. Los FTs vegetales se clasifican en familias y subfamilias, de acuerdo al grado de conservación de la secuencia de aminoácidos, al tamaño y a la composición estructural de los genes codificantes. Sin embargo, en plantas, no más de un 10 % de estas secuencias

han sido aisladas y estudiadas fehacientemente, asignándoles la función de FT a las proteínas codificadas. Además se debe tener en cuenta que la similitud entre proteínas de organismos que pertenecen a distintos reinos, no necesariamente implica que se encuentren involucradas en la regulación de los mismos eventos (23, 25, 40).

En las estrategias donde los FTs se sobreexpresan o se silencian; se ha observado que las plantas transformadas presentan respuestas modificadas por las condiciones medioambientales, tanto por la acción de factores bióticos como abióticos (105, 106). En algunos casos la duplicación o triplicación de genes que codifican proteínas de tipo WRKY, provoca la falta de respuesta en mutantes silenciados. En otros, se obtuvieron plantas con respuestas mejoradas a distintos tipos de estrés, corroborando la hipótesis de que los factores de transcripción actúan simultáneamente en diferentes vías de señalización (23, 94).

La utilización de promotores inducibles en reemplazo de los constitutivos presenta una alternativa viable. Cuando se modifican los factores adecuados, la morfología y el proceso de desarrollo se tornan indistinguibles de las plantas controles sin transformarse, alcanzando buenos niveles de tolerancia (107).

En tomate se demostró que HsfA1a actúa como regulador de la respuesta al estrés por calor. La supresión de HsfA1a reduce fuertemente la capacidad de estas plantas de sobrevivir a temperaturas altas (4, 90, 108). Tanto en *Arabidopsis* como en tomate los HsfA2 se acumulan a niveles bastante altos después de múltiples ciclos de PCR y recuperación (43, 109).

Se ha demostrado que la sobreexpresión del gen LeFAD3 (ácido omega-3 desaturado) incrementa la tolerancia al frío en plantas transgénicas de

tomate (110). De manera similar ocurre con la sobreexpresión del ácido omega-3 saturado (FAD3, FAD7) (111). Por el contrario la represión de LeFAD3 incrementa la saturación de los ácidos grasos, alivia la fotoinhibición del fotosistema II e incrementa la tolerancia al estrés de calor (57). Asimismo, se ha demostrado que la expresión de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) SflAP, un inhibidor de la familia de proteínas relacionadas con la apoptosis en plantas transgénicas de tomate, confiere tolerancia a estreses abióticos como calor y salinidad (112).

Otro grupo de proteínas involucradas en la tolerancia de las plantas a estrés abióticos son las MAPKs kinasas (proteínas kinasas activadas por mitógenos, del inglés *Mitogen-activated protein kinase*). Se plantea que en diversas condiciones de estrés la cascada MAPK se activa en plantas (113), por lo que manipulando la expresión de esas kinasas en plantas transgénicas de tomate se podría incrementar la tolerancia a diversos estreses abióticos (25).

GENÉTICA DE LA TOLERANCIA AL CALOR EN TOMATE

El desarrollo de cultivares de tomate tolerantes al calor es deseable para la producción de tomate en las regiones tropicales donde las temperaturas alcancen los 35 °C.

Sin embargo, el mejoramiento para estrés de calor en el tomate es una tarea difícil, en parte debido a la complejidad de las características relacionadas con la tolerancia al calor y, por otra parte, debido a la heredabilidad de baja a moderada de estos caracteres (9, 11).

Otro inconveniente que se presenta es que las líneas tolerantes al calor tienden a producir frutos más pequeños que los que

son comercialmente aceptables y con pobre cubierta foliar (9, 11, 43). Es por ello que para superar estos obstáculos se recomienda utilizar en los diferentes programas de mejoramiento genético aquellos genotipos capaces de fructificar a temperaturas altas, los cuales deben ser cruzados con genotipos de frutos grandes y vigorosos (7, 11).

Se han realizado varios estudios de herencia del cuajado de los frutos, por ser este carácter uno de los más afectados en condiciones de temperatura alta. Se informó que la herencia de este carácter en esas condiciones es dominante, con efectos aditivos y heredabilidad moderada (h^2) (11, 15, 19). Los resultados de heredabilidad indican que se necesita un alto grado de homocigosis para predecir el progreso por selección en cruces de tomate, con vistas a obtener cultivares tolerantes a este estrés abiótico, mediante cruzamientos; de manera tal, que la selección será efectiva si se realiza en generaciones más avanzadas^A (>F5) (15).

En un análisis dialélico utilizando varios genotipos de tomate tolerantes y susceptibles al calor, se determinó que la fertilidad del polen y la producción de frutos a temperaturas altas presentaban, fundamentalmente, un control genético aditivo (11, 114).

Altos valores de heredabilidad se obtuvieron en estudios de termoestabilidad de la membrana celular y viabilidad celular por reducción del TTC en el cultivo^A, lo cual indican que estos caracteres tienen poca influencia ambiental. Se detectó la presencia de efectos de dominancia y epistasis, aunque no dejó de ser apreciable la porción de la varianza fenotípica, debido a la varianza aditiva que podrá ser explotada en los programas de mejoramiento de la especie.

^A Florido, M. Bases genéticas de la tolerancia del tomate a estrés abióticos. Informe final de proyecto PNCT, no. 0800129, Inst. INCA, MES, 2012, p. 62.

La existencia de efectos aditivos y de dominancia sobre la expresión de estos caracteres sugiere que una parte de la variación genotípica es heredable y otra no, por lo que estos métodos pueden ser efectivos en el tamizaje de accesiones en un banco de germoplasma, en la selección de líneas para la obtención de híbridos con tolerancia al calor y en los programas para la obtención de nuevos cultivares en la selección de los progenitores para los cruces y en generaciones avanzadas (F5-F7), cuando las líneas tengan un alto grado de homocigosis.

La inclusión de estos caracteres en la mejora genética pueden complementar los métodos empíricos y así incrementar la eficiencia en la selección, asegurando genes de tolerancia al calor que pudieran perderse por los procedimientos tradicionales, los que involucran un gran número de plantas en la selección de caracteres, que generalmente tienen heredabilidades bajas (13, 21, 115).

La ventaja de la naturaleza dominante de la capacidad de cuajado del fruto es que se pueden obtener híbridos F1 entre los padres tolerantes y susceptibles al calor. En este enfoque, los defectos de los padres tolerantes al calor, tales como la susceptibilidad a plagas, frutos pequeños y pobre cobertura del follaje, podría ser al menos parcialmente mejorado con los cultivares susceptibles al calor que se utilicen para la producción de híbridos (2, 21, 116).

A pesar de las dificultades presentadas en la transferencia de las características de tolerancia al calor en el tomate, se han desarrollado y liberado varias líneas mejoradas, así como cultivares híbridos con tolerancia al calor y características hortícolas aceptables (9, 11, 53, 117). El problema del tamaño de los frutos pequeños se ha superado con la producción de híbridos F1 obtenidos mediante el cruce de cultivares tolerantes

al calor con fruto pequeño, con líneas susceptibles de frutos muy grandes. El uso de esos cultivares híbridos ha incrementado la producción de tomate en zonas tropicales y subtropicales (2, 11, 53). Sin embargo, hay muy pocos informes de cultivares de tomate tolerantes al calor desarrollados a través de protocolos tradicionales.

En general, la información sobre la base genética de la tolerancia al calor es escasa, debido a su naturaleza multigénica, aunque se piensa que el uso de los protocolos tradicionales en el cultivo, de conjunto con las técnicas de biología molecular, incluyendo la tecnología de marcadores moleculares y transformación genética, conlleven a la caracterización y desarrollo de plantas mejoradas, con tolerancia al calor.

MEJORA PARA LA TOLERANCIA AL CALOR

El mejoramiento genético del tomate para la tolerancia al calor puede ser una solución económicamente viable para la producción en condiciones de estrés (9, 43). Los progresos para la mejora en este sentido dependen del entendimiento de los mecanismos fisiológicos y las bases genéticas de la tolerancia al estrés en el cultivo a nivel celular, molecular y de planta completa.

Las investigaciones realizadas indican que la mayoría de los ensayos realizados para evaluar la tolerancia de los cultivos a estrés por temperatura alta son complejos, controlados por más de un gen y altamente influenciados por las variaciones ambientales (2, 9, 11, 15). Es por ello, que la cuantificación de la tolerancia con frecuencia posee serias dificultades.

La selección directa en condiciones de campo se dificulta porque los factores ambientales son difícilmente controlables, lo cual afecta la precisión y la repetitividad de esos ensayos. En

ocasiones no se pueden garantizar condiciones de temperatura alta en el campo. La tolerancia al estrés está regulada, además, por el desarrollo, es específico de cada etapa, por lo tanto, la tolerancia en una etapa específica de desarrollo de la planta pudiera no estar correlacionada con la tolerancia en otra etapa de desarrollo (118). Se ha demostrado que en tomate las etapas más sensibles al calor son la floración y el cuajado de los frutos, siendo muy poco afectados cuando las temperaturas diurnas/nocturnas se encuentran por encima de 26/20 °C y severamente afectadas cuando estas alcanzan valores superiores a 35/26 °C (119).

Un estudio separado de los componentes genético-fisiológicos y de desarrollo pudiera proveer un mejor entendimiento de la respuesta de las plantas al estrés de calor y facilitar el desarrollo de plantas con tolerancia al estrés a lo largo de su ciclo de vida (9, 118).

Un método comúnmente utilizado para seleccionar plantas con tolerancia al calor ha sido sembrar materiales mejorados en ambientes de producción e identificar individuos o líneas con gran rendimiento potencial. En tales condiciones, la presencia de otros estreses como plagas, ha hecho que el proceso de selección sea muy difícil, fundamentalmente durante la etapa reproductiva.

Lo ideal sería identificar un criterio de selección durante las etapas tempranas de desarrollo de las plantas, el cual pudiera estar correlacionado con la tolerancia durante la etapa reproductiva. Desafortunadamente, estos no son criterios fáciles de identificar (9).

Un reto importante en la mejora tradicional de la tolerancia al calor es la identificación de los métodos de detección fiables y criterios de selección eficaces para facilitar la detección de plantas tolerantes al calor. En algunas especies vegetales, como el tomate, se ha observado una fuerte correlación positiva entre el cuajado y el rendimiento en condiciones de

temperatura alta. Por lo tanto, la evaluación del germoplasma para identificar fuentes de tolerancia al calor, regularmente se ha llevado a cabo mediante la detección del cuajado del fruto en condiciones de temperatura alta (9, 11, 119).

Existen dos herramientas biotecnológicas muy útiles en el estudio y el mejoramiento de la tolerancia al calor en plantas: La selección asistida por marcadores moleculares (MAS, del inglés *Marker Assisted Selection*) y la transformación genética (Figura).

La utilización de estas herramientas ha contribuido, grandemente, a un mejor entendimiento de las bases genéticas y bioquímicas de la tolerancia al estrés en plantas y, en algunos casos, han conllevado al desarrollo de plantas con incrementos en la tolerancia al estrés. Debido a la complejidad de la tolerancia a estrés abiótico y lo

difícil que resulta la selección por el fenotipo, la MAS se ha considerado como una herramienta efectiva en este sentido (1, 9).

El uso de estas herramientas requiere de marcadores genéticos que estén asociados con genes o QTLs que afecten la tolerancia de las plantas al estrés o de componentes individuales que contribuyan a esto (59, 120, 121).

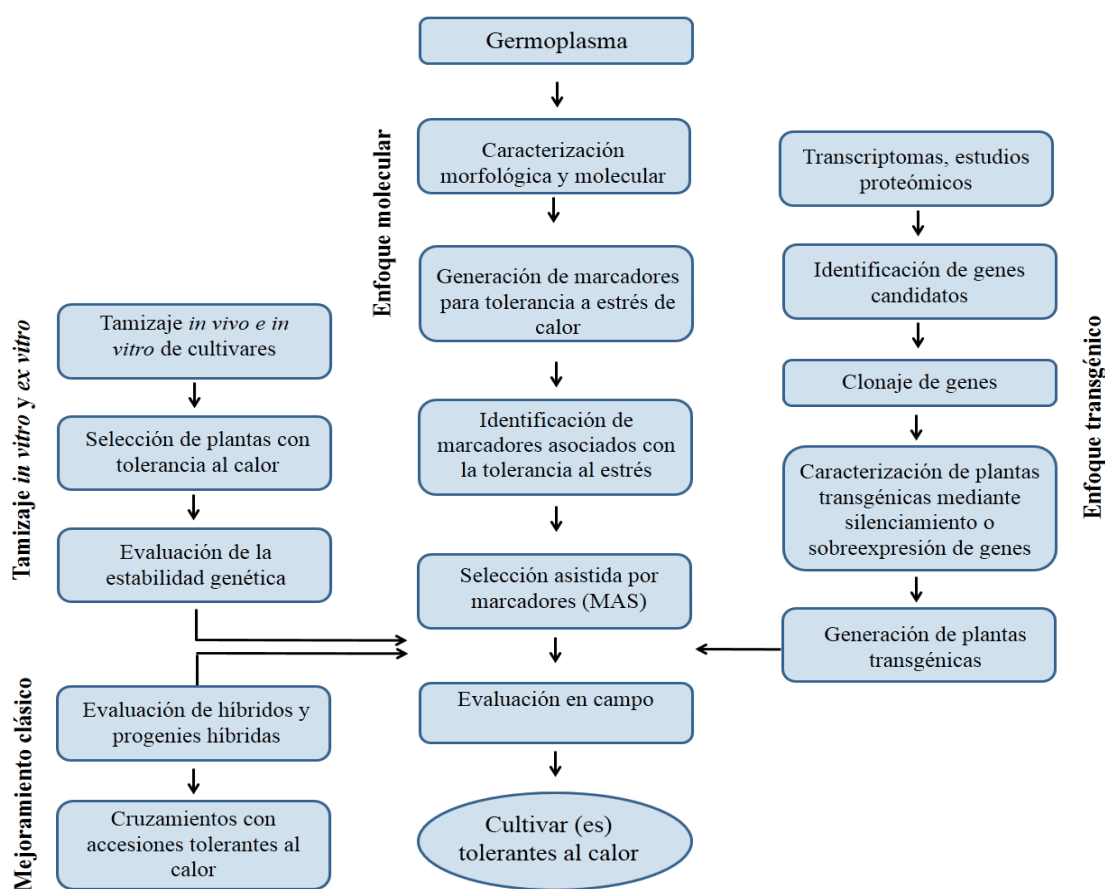
Muchos son los esfuerzos de diferentes investigadores en varios cultivos con vistas a identificar marcadores genéticos asociados a estreses medioambientales, fundamentalmente temperaturas extremas, salinidad y sequía (9); no obstante, pocas son las investigaciones conducidas para identificar marcadores genéticos asociados con la tolerancia al calor.

Es por ello que la comprensión de los mecanismos de tolerancia al calor es importante para diseñar estrategias de mejoramiento

en diversos cultivos, incluido el tomate (25, 103, 122, 123). Sin embargo, pocas herramientas han sido informadas en tomate para mejorar la tolerancia a estreses ambientales. En la figura se presenta un esquema que puede ser utilizado con este fin, combinando herramientas clásicas y biotecnológicas (25).

Se debe destacar que la sobreexpresión y el silenciamiento de genes por ingeniería genética que codifican para osmoprotectores, transportadores de iones o enzimas antioxidantes en tomate, constituyen un paso de avance para incrementar la tolerancia al calor en el cultivo.

Desafortunadamente, los progresos en esta dirección dependen de futuros genes que se descubrirán por estudios proteómicos y de transcriptomas, los cuales podrán conducir a un entendimiento más completo de los



Modificada de Pandey (25).

Resumen de estrategias empleadas en la mejora del tomate para la tolerancia al calor

procesos fisiológicos involucrados en esa respuesta, así como determinar cuáles promotores o factores de transcripción serán los más adecuados en las técnicas de transformación genética.

El conocimiento de las bases genético-fisiológicas de la tolerancia al calor, de conjunto con las técnicas de transformación genética, permitirán incrementar la tolerancia al calor en los cultivares de tomate (9, 25).

En resumen, el mejoramiento genético encaminado a la obtención de líneas, híbridos o cultivares, con adaptabilidad a las temperaturas altas, se encuentra todavía en su fase inicial. A pesar de toda la complejidad de la tolerancia al calor y las dificultades encontradas durante la transferencia de tolerancia, algunas líneas endogámicas y cultivares híbridos con aceptación comercial se han desarrollado y liberado en tomate (117).

Para acelerar tales avances, las áreas de atención prioritaria en el futuro deben ser el diseño y el desarrollo de procedimientos de selección precisos; la identificación y caracterización de los recursos genéticos en condiciones de temperaturas altas; el discernimiento de la base genética de la tolerancia al calor en cada etapa del desarrollo de la planta; el desarrollo y el cribado de grandes poblaciones de mejora, para facilitar la transferencia de genes a los cultivares comerciales (9, 11, 85).

El uso de técnicas avanzadas de biología molecular pudiera facilitar el desarrollo de plantas con mayor tolerancia al calor.

CONSIDERACIONES FINALES

Los recursos genéticos disponibles para las tolerancias al calor se han identificado dentro de las especies de *Solanum*, sección *lycopersicon*. Sus componentes fisiológicas y morfológicas se han

resuelto y se determinó su base genética a nivel de toda la planta.

Durante los últimos años, muchas líneas de mejora y cultivares se han desarrollado con la capacidad alta de cuajado en condiciones de tolerancia al calor. Muchas de estas líneas también muestran características hortícolas indeseables, en particular, el tamaño pequeño del fruto, bajo rendimiento, pobre cobertura del follaje y pedicelo articulado.

Años de investigación en tomate han dado como resultado el desarrollo de nuevas líneas de mejora con altos rendimientos y cultivares híbridos con tamaño medio, alta capacidad de cuajado y otros atributos agrónomicamente deseables, relacionados con este estrés abiótico. Sin embargo, pocas investigaciones se han realizado sobre la base de la genética molecular de la HTA en el tomate. Esta línea de investigación, así como la investigación sobre la relación entre la tolerancia a las temperaturas altas, durante las diferentes etapas de desarrollo de la planta, deben ser fortalecidas.

Es por ello, que el mejorador de tomate de éxito del futuro será aquel que sea capaz de combinar tres componentes de la mejora moderna, el arte del mejoramiento tradicional de plantas; identificar e introducir genes de especies silvestres y el acceso y empleo de genes de otras especies, utilizando las técnicas de ADN recombinante, lo cual conllevará a la búsqueda de resultados más desafiantes y excitantes de los que han sido logrados hasta ahora.

BIBLIOGRAFÍA

1. Foolad, M. R. y Panthee, D. R. "Marker-Assisted Selection in Tomato Breeding". *Critical Reviews in Plant Sciences*, vol. 31, no. 2, 1 de marzo de 2012, pp. 93-123, ISSN 0735-2689, DOI 10.1080/07352689.2011.616057.

2. Comlekcioglu, N.; Simsek, O.; Boncuk, M. y Aka, K. Y. "Genetic characterization of heat tolerant tomato (*Solanum lycopersicon*) genotypes by SRAP and RAPD markers". *Genetics and molecular research: GMR*, vol. 9, no. 4, 2010, pp. 2263-2274, ISSN 1676-5680, DOI 10.4238/vol9-4gmr876.
3. Kamel, M. A.; Soliman, S. S.; Mandour, A. E. y Ahmed, M. S. "Genetic evaluation and molecular markers for heat tolerance in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.)". *Journal of American Science*, vol. 6, no. 12, 2010, pp. 364-374, ISSN 1545-1003.
4. Bitá, C. E.; Zenoni, S.; Vriezen, W. H.; Mariani, C.; Pezzotti, M. y Gerats, T. "Temperature stress differentially modulates transcription in meiotic anthers of heat-tolerant and heat-sensitive tomato plants". *BMC Genomics*, vol. 12, no. 1, 31 de julio de 2011, p. 384, ISSN 1471-2164, DOI 10.1186/1471-2164-12-384.
5. Sharma, K. C. y Verma, S. "Path coefficient analysis in tomato (*Lycopersicon esculentum*)". *Indian Journal of Agricultural Sciences*, vol. 70, no. 10, 2000, pp. 700-702, ISSN 0019-5022, CABDirect2.
6. Saeed, A.; Hayat, K.; Khan, A. A. y Iqbal, S. "Heat tolerance studies in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.)". *International Journal of Agriculture and Biology*, vol. 9, no. 4, 2007, pp. 649-652, ISSN 1560-8530.
7. Prohens, J. y Nuez, F. *Vegetables II Fabaceae, Liliaceae, Solanaceae, and Umbelliferae* [en línea]. edit. Springer New York, New York, NY, 2008, ISBN 978-0-387-74108-6, [Consultado: 29 de noviembre de 2015], Disponible en: <<http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-74110-9>>.
8. Çömlekçiöğlu, N. y Soylu, K. M. "Determination of high temperature tolerance via screening of flower and fruit formation in tomato". *Yüzüncü Yıl University Journal of Agricultural Sciences*, vol. 20, no. 2, 2010, pp. 123 - 130, ISSN 1308-7584.

9. Wahid, A.; Gelani, S.; Ashraf, M. y Foolad, M. R. "Heat tolerance in plants: An overview". *Environmental and Experimental Botany*, vol. 61, no. 3, diciembre de 2007, pp. 199-223, ISSN 0098-8472, DOI 10.1016/j.envexpbot.2007.05.011.
10. Peet, M. M. "Physiological disorders in tomato fruit development". *Acta Horticulturae*, no. 821, marzo de 2009, pp. 151-160, ISSN 0567-7572, 2406-6168, DOI 10.17660/ActaHortic.2009.821.16.
11. Foolad, M. R. "Tolerance to abiotic stresses" [en línea]. En: eds. Razdan M. K. y Mattoo A. K., *Genetic Improvement of Solanaceous Crops*, edit. Science Publishers, Enfield, USA, 2002, pp. 521-590, ISBN 978-1-57808-179-0.
12. Long, S. P. y Ort, D. R. "More than taking the heat: crops and global change". *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 13, no. 3, junio de 2010, pp. 240-247, ISSN 1369-5266, DOI 10.1016/j.pbi.2010.04.008.
13. Saidi, Y.; Finka, A. y Goloubinoff, P. "Heat perception and signalling in plants: a tortuous path to thermotolerance". *New Phytologist*, vol. 190, no. 3, 1 de mayo de 2011, pp. 556-565, ISSN 1469-8137, DOI 10.1111/j.1469-8137.2010.03571.x.
14. Proveniers, M. C. G. y van Zanten, M. "High temperature acclimation through PIF4 signaling". *Trends in Plant Science*, vol. 18, no. 2, 1 de febrero de 2013, pp. 59-64, ISSN 1360-1385, DOI 10.1016/j.tplants.2012.09.002.
15. Hanson, P. M.; Chen, J. y Kuo, G. "Gene Action and Heritability of High-temperature Fruit Set in Tomato Line CL5915". *HortScience*, vol. 37, no. 1, 2 de enero de 2002, pp. 172-175, ISSN 0018-5345, 2327-9834.
16. Morales, F. J. "Distribution and Dissemination of Begomoviruses in Latin America and the Caribbean" [en línea]. En: eds. Stansly P. A. y Naranjo S. E., *Bemisia: Bionomics and Management of a Global Pest*, edit. Springer Netherlands, 2009, pp. 283-318, ISBN 978-90-481-2459-6, [Consultado: 29 de noviembre de 2015], Disponible en: <http://link.springer.com/ptor/10.1007/978-90-481-2460-2_9>.
17. Peet, M. M.; Willits, D. H. y Gardner, R. "Response of ovule development and post-pollen production processes in male-sterile tomatoes to chronic, sub-acute high temperature stress". *Journal of Experimental Botany*, vol. 48, no. 1, 1 de enero de 1997, pp. 101-111, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/48.1.101.
18. Peet, M.; Sato, S.; Clément, C. y Pressman, E. "Heat stress increases sensitivity of pollen, fruit and seed production in tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill) to non-optimal vapor pressure deficits". *Acta Horticulturae*, no. 618, noviembre de 2003, pp. 209-215, ISSN 0567-7572, 2406-6168, DOI 10.17660/ActaHortic.2003.618.23.
19. Grilli, G. V. G.; Braz, L. T. y Lemos, E. G. M. "QTL identification for tolerance to fruit set in tomato by AFLP markers". *Cropps Breeding and Applied Biotechnology*, vol. 7, no. 3, 30 de septiembre de 2007, pp. 234-241, ISSN 1984-7033, DOI 10.12702/1984-7033.v07n03a02.
20. Hazra, P.; Ansary, S. H.; Dutta, A. K.; Balacheva, E. y Atanassova, B. "Breeding tomato tolerant to high temperature stress". *Acta Horticulturae*, no. 830, junio de 2009, pp. 241-248, ISSN 0567-7572, 2406-6168, DOI 10.17660/ActaHortic.2009.830.33.
21. Foolad, M. R. "Genome Mapping and Molecular Breeding of Tomato". *International Journal of Plant Genomics*, vol. 2007, 22 de agosto de 2007, p. 52, ISSN 1687-5370, DOI 10.1155/2007/64358.
22. Pineda, B.; García, A. J. O.; Antón, T.; Pérez, F.; Moyano, E.; García, S. B.; Campos, J. F.; Angosto, T. y Morales, B. "Tomato: Genomic Approaches for Salt and Drought Stress Tolerance" [en línea]. En: eds. Tuteja N., Gill S. S., Tiburcio A. F., y Tuteja R., *Improving Crop Resistance to Abiotic Stress*, edit. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, 2012, pp. 1085-1120, ISBN 978-3-527-63293-0, [Consultado: 29 de noviembre de 2015], Disponible en: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9783527632930.ch43/summary>>.
23. Shinozaki, K. y Yamaguchi, S. K. "Gene networks involved in drought stress response and tolerance". *Journal of Experimental Botany*, vol. 58, no. 2, 1 de enero de 2007, pp. 221-227, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/erl164.
24. Schwarz, D.; Roupahel, Y.; Colla, G. y Venema, J. H. "Grafting as a tool to improve tolerance of vegetables to abiotic stresses: Thermal stress, water stress and organic pollutants". *Scientia Horticulturae*, vol. 127, no. 2, 8 de diciembre de 2010, pp. 162-171, ISSN 0304-4238, DOI 10.1016/j.scienta.2010.09.016.
25. Pandey, S. K.; Nookaraju, A.; Upadhyaya, C. P.; Gururani, M. A.; Venkatesh, J.; Kim, D.-H. y Park, S. W. "An Update on Biotechnological Approaches for Improving Abiotic Stress Tolerance in Tomato". *Crop Science*, vol. 51, no. 6, 2011, p. 2303, ISSN 0011-183X, DOI 10.2135/cropsci2010.10.0579.
26. Peleg, Z.; Apse, M. P. y Blumwald, E. "Engineering Salinity and Water-Stress Tolerance in Crop Plants: Getting Closer to the Field" [en línea]. En: ed. Turkan I., *Advances in Botanical Research*, edit. Academic Press, 2011, pp. 405-443, [Consultado: 29 de noviembre de 2015], Disponible en: <<http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-387692-8.00012-6>>.

27. Jafari, A.; Paknejad, F. y Al-Ahmadi, M. J. "Evaluation of selection indices for drought tolerance of corn (*Zea mays* L.) hybrids". *International Journal of Plant Production*, vol. 3, no. 4, 2009, pp. 33-38, ISSN 1735-6814, 1735-8043.
28. Collins, N. C.; Tardieu, F. y Tuberosa, R. "Quantitative Trait Loci and Crop Performance under Abiotic Stress: Where Do We Stand?". *Plant Physiology*, vol. 147, no. 2, 6 de enero de 2008, pp. 469-486, ISSN 1532-2548, DOI 10.1104/pp.108.118117.
29. Sanjari, P. A. y Yazdanehpas, A. "Evaluation of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes under Pre- and Post-anthesis Drought Stress Conditions". *Journal of Agricultural Science and Technology*, vol. 10, no. 0, 27 de enero de 2010, pp. 109-121, ISSN 1680-7073.
30. Zou, J.; Liu, C. y Chen, X. "Proteomics of rice in response to heat stress and advances in genetic engineering for heat tolerance in rice". *Plant Cell Reports*, vol. 30, no. 12, 17 de julio de 2011, pp. 2155-2165, ISSN 0721-7714, 1432-203X, DOI 10.1007/s00299-011-1122-y.
31. Grover, A.; Mittal, D.; Negi, M. y Lavania, D. "Generating high temperature tolerant transgenic plants: Achievements and challenges". *Plant Science*, vol. 205-206, mayo de 2013, pp. 38-47, ISSN 0168-9452, DOI 10.1016/j.plantsci.2013.01.005.
32. Barnabás, B.; Jäger, K. y Fehér, A. "The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals". *Plant, Cell & Environment*, vol. 31, no. 1, 1 de enero de 2008, pp. 11-38, ISSN 1365-3040, DOI 10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x.
33. Sakata, T. y Higashitani, A. "Male sterility accompanied with abnormal anther development in plants—genes and environmental stresses with special reference to high temperature injury". *The International Journal of Developmental Biology*, vol. 2, 2008, pp. 42-51, ISSN 0214-6282.
34. Senthil, K. M.; Kumar, G.; Srikanthabu, V. y Udayakumar, M. "Assessment of variability in acquired thermotolerance: Potential option to study genotypic response and the relevance of stress genes". *Journal of Plant Physiology*, vol. 164, no. 2, 23 de febrero de 2007, pp. 111-125, ISSN 0176-1617, DOI 10.1016/j.jplph.2006.09.009.
35. Hong, S. W.; Lee, U. y Vierling, E. "Arabidopsis hot Mutants Define Multiple Functions Required for Acclimation to High Temperatures". *Plant Physiology*, vol. 132, no. 2, 6 de enero de 2003, pp. 757-767, ISSN 1532-2548, DOI 10.1104/pp.102.017145.
36. Suzuki, N.; Bajad, S.; Shuman, J.; Shulaev, V. y Mittler, R. "The Transcriptional Co-activator MBF1c Is a Key Regulator of Thermotolerance in Arabidopsis thaliana". *Journal of Biological Chemistry*, vol. 283, no. 14, 4 de abril de 2008, pp. 9269-9275, ISSN 0021-9258, 1083-351X, DOI 10.1074/jbc.M709187200.
37. Georgieva, K. "Some mechanisms of damage and acclimation of the photosynthetic apparatus due to high temperature". *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, vol. 25, no. 3-4, 1999, pp. 89-99, ISSN 1310-4586, 1312-8213.
38. Larkindale, J. y Vierling, E. "Core Genome Responses Involved in Acclimation to High Temperature". *Plant Physiology*, vol. 146, no. 2, 2 de enero de 2008, pp. 748-761, ISSN 1532-2548, DOI 10.1104/pp.107.112060.
39. Levitt, J. Responses of Plants to Environmental Stresses (Physiological Ecology): Chilling, freezing, and high temperature stresses. 2.a ed., edit. Academic Pres, New York, octubre de 1980, 497 p., ISBN 978-0-12-445501-6.
40. Kotak, S.; Larkindale, J.; Lee, U.; von Koskull, D. P.; Vierling, E. y Scharf, K. D. "Complexity of the heat stress response in plants". *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 10, no. 3, junio de 2007, pp. 310-316, ISSN 1369-5266, DOI 10.1016/j.pbi.2007.04.011.
41. Sato, S.; Peet, M. M. y Thomas, J. F. "Determining critical pre and post-anthesis periods and physiological processes in *Lycopersicon esculentum* Mill. exposed to moderately elevated temperatures". *Journal of Experimental Botany*, vol. 53, no. 371, 5 de enero de 2002, pp. 1187-1195, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jexbot/53.371.1187.
42. Sato, S. y Peet, M. M. "Effects of moderately elevated temperature stress on the timing of pollen release and its germination in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.)". *Journal of horticultural science & biotechnology*, vol. 80, no. 1, 2005, pp. 23-28, ISSN 1462-0316.
43. Giorno, F.; Wolters, A. M.; Grillo, S.; Scharf, K.-D.; Vriezen, W. H. y Mariani, C. "Developmental and heat stress-regulated expression of HsfA2 and small heat shock proteins in tomato anthers". *Journal of Experimental Botany*, vol. 61, no. 2, 1 de enero de 2010, pp. 453-462, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/erp316.
44. Nuez, F. El cultivo del tomate [en línea]. edit. Mundi-Prensa, España, 1995, 793 p., ISBN 84-7114-549-9, [Consultado: 29 de noviembre de 2015], Disponible en: <<http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IisScript=INIA.dad=1&expresion=mfn=030995>>.
45. Abdelmageed, A. H. A. y Gruda, N. "Influence of heat shock pretreatment on growth and development of tomatoes under controlled heat stress conditions". *Journal of Applied Botany and Food Quality*, vol. 81, no. 1, 29 de noviembre de 2012, pp. 26-28, ISSN 1439-040X.

46. Ruan, Y. L.; Jin, Y.; Yang, Y. J.; Li, G. J. y Boyer, J. S. "Sugar Input, Metabolism, and Signaling Mediated by Invertase: Roles in Development, Yield Potential, and Response to Drought and Heat". *Molecular Plant*, vol. 3, no. 6, noviembre de 2010, pp. 942-955, ISSN 1674-2052, DOI 10.1093/mp/ssq044.
47. Zinn, K. E.; Tunc, M. y Harper, J. F. "Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links". *Journal of Experimental Botany*, vol. 61, no. 7, 4 de enero de 2010, pp. 1959-1968, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/erq053.
48. Li, Z.; Palmer, W. M.; Martin, A. P.; Wang, R.; Rainsford, F.; Jin, Y.; Patrick, J. W.; Yang, Y. y Ruan, Y. L. "High invertase activity in tomato reproductive organs correlates with enhanced sucrose import into, and heat tolerance of, young fruit". *Journal of Experimental Botany*, vol. 63, no. 3, 2 de enero de 2012, pp. 1155-1166, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/err329.
49. Pressman, E.; Shaked, R. y Firon, N. "Tomato response to heat stress: focus on pollen grains". *Plant Stress*, vol. 1, no. 2, 2007, pp. 216-227, ISSN 1749-0359.
50. Frank, G.; Pressman, E.; Ophir, R.; Althan, L.; Shaked, R.; Freedman, M.; Shen, S. y Firon, N. "Transcriptional profiling of maturing tomato (*Solanum lycopersicum* L.) microspores reveals the involvement of heat shock proteins, ROS scavengers, hormones, and sugars in the heat stress response". *Journal of Experimental Botany*, vol. 60, no. 13, 2009, pp. 3891-3908, ISSN 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/erp234.
51. Shah, F.; Huang, J.; Cui, K.; Nie, L.; Shah, T.; Chen, C. y Wang, K. "Impact of high-temperature stress on rice plant and its traits related to tolerance". *The Journal of Agricultural Science*, vol. 149, no. 05, octubre de 2011, pp. 545-556, ISSN 1469-5146, DOI 10.1017/S0021859611000360.
52. Abdul, B. A. A. y Stommel, J. R. "Pollen Viability and Fruit Set of Tomato Genotypes under Optimum and High-temperature Regimes". *HortScience*, vol. 30, no. 1, 2 de enero de 1995, pp. 115-117, ISSN 0018-5345, 2327-9834.
53. Alam, M.; Sultana, N.; Ahmad, S.; Hossain, M. y Islam, A. "Performance of heat tolerant tomato hybrid lines under hot, humid conditions". *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, vol. 35, no. 3, 17 de noviembre de 2010, ISSN 0258-7122, 0258-7122, DOI 10.3329/bjar.v35i3.6442, [Consultado: 29 de noviembre de 2015], Disponible en: <<http://www.banglajol.info/index.php/BJAR/article/view/6442>>.
54. Scafaro, A. P.; Haynes, P. A. y Atwell, B. J. "Physiological and molecular changes in *Oryza meridionalis* Ng., a heat-tolerant species of wild rice". *Journal of Experimental Botany*, vol. 61, no. 1, 1 de enero de 2010, pp. 191-202, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/erp294.
55. Guy, C.; Kaplan, F.; Kopka, J.; Selbig, J. y Hinch, D. K. "Metabolomics of temperature stress". *Physiologia Plantarum*, vol. 132, no. 2, 2008, pp. 220-235, ISSN 1399-3054, DOI 10.1111/j.1399-3054.2007.00999.x.
56. Tripp, J.; Mishra, S. K. y Scharf, K.-D. "Functional dissection of the cytosolic chaperone network in tomato mesophyll protoplasts". *Plant, Cell & Environment*, vol. 32, no. 2, 1 de febrero de 2009, pp. 123-133, ISSN 1365-3040, DOI 10.1111/j.1365-3040.2008.01902.x.
57. Wang, G. P.; Li, F.; Zhang, J.; Zhao, M. R.; Hui, Z. y Wang, W. "Overaccumulation of glycine betaine enhances tolerance of the photosynthetic apparatus to drought and heat stress in wheat". *Photosynthetica*, vol. 48, no. 1, 29 de mayo de 2010, pp. 30-41, ISSN 0300-3604, 1573-9058, DOI 10.1007/s11099-010-0006-7.
58. Almeselmani, M.; Deshmukh, P. S. y Chinnusamy, V. "Effects of prolonged high temperature stress on respiration, photosynthesis and gene expression in wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties differing in their thermotolerance". *Plant stress*, vol. 6, no. 1, 2012, pp. 25-32, ISSN 1749-0359.
59. Jie, Z.; Xiaodong, J.; Tianlai, L. y Zaiqiang, Y. "Effect of moderately-high temperature stress on photosynthesis and carbohydrate metabolism in tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) leaves". *African Journal of Agricultural Research*, vol. 7, no. 3, 2012, pp. 487-492, ISSN 1991-637X, DOI 10.5897/AJAR11.2062.
60. Kreslavski, V.; Tatarinzev, N.; Shabnova, N.; Semenova, G. y Kosobryukhov, A. "Characterization of the nature of photosynthetic recovery of wheat seedlings from short-term dark heat exposures and analysis of the mode of acclimation to different light intensities". *Journal of Plant Physiology*, vol. 165, no. 15, 9 de octubre de 2008, pp. 1592-1600, ISSN 0176-1617, DOI 10.1016/j.jplph.2007.12.011.
61. Allakhverdiev, S. I.; Kreslavski, V. D.; Klimov, V. V.; Los, D. A.; Carpentier, R. y Mohanty, P. "Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis". *Photosynthesis Research*, vol. 98, no. 1-3, 22 de julio de 2008, pp. 541-550, ISSN 0166-8595, 1573-5079, DOI 10.1007/s11120-008-9331-0.
62. Li, W. D.; Duan, W.; Fan, P. G.; Yan, S. T. y Li, S. H. "Photosynthesis in response to sink-source activity and in relation to end products and activities of metabolic enzymes in peach trees". *Tree Physiology*, vol. 27, no. 9, 9 de enero de 2007, pp. 1307-1318, ISSN 0829-318X, 1758-4469, DOI 10.1093/treephys/27.9.1307.
63. Crafts, B. S. J. y Salvucci, M. E. "Analyzing the impact of high temperature and CO₂ on net photosynthesis: biochemical mechanisms, models and genomics". *Field Crops Research*, vol. 90, no. 1, 8 de noviembre de 2004, pp. 75-85, ISSN 0378-4290, DOI 10.1016/j.fcr.2004.07.006.

64. Ainsworth, E. A.; Beier, C.; Calfapietra, C.; Ceulemans, R.; Durand, M.; Farquhar, G. D.; Godbold, D. L.; Hendrey, G. R.; Hickler, T.; Soussana, J.-F.; Stitt, M.; Weigel, H.-J. y White, J. W. "Next generation of elevated [CO₂] experiments with crops: a critical investment for feeding the future world". *Plant, Cell & Environment*, vol. 31, no. 9, 1 de septiembre de 2008, pp. 1317-1324, ISSN 1365-3040, DOI 10.1111/j.1365-3040.2008.01841.x.
65. Stobrawa, K. y Lorenc, P. G. "Changes in carbohydrate metabolism in fine roots of the native European black poplar (*Populus nigra* L.) in a heavy-metal-polluted environment". *Science of The Total Environment*, vol. 373, no. 1, 1 de febrero de 2007, pp. 157-165, ISSN 0048-9697, DOI 10.1016/j.scitotenv.2006.11.019.
66. Petkova, V.; Rodeva, V.; Grozeva, S. y Topalova, E. Response of tomato lines (*Solanum lycopersicum* x *Solanum pennellii*) and their parental genotypes toward high temperatures and drought [en línea]. no. 59, Inst. Tomato Genetics Cooperative-University of Florida, Florida, USA, 2009, pp. 48-53, [Consultado: 12 de mayo de 2015], Disponible en: <<http://tgc.ifas.ufl.edu/vol59/tgcvol59web.pdf>>.
67. Rivero, R. M.; Ruiz, J. M. y Romero, L. "Oxidative metabolism in tomato plants subjected to heat stress". *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, vol. 79, no. 4, 2004, pp. 560-564, ISSN 1462-0316.
68. Ibrahim, A. M. H. y Quick, J. S. "Genetic Control of High Temperature Tolerance in Wheat as Measured by Membrane Thermal Stability". *Crop Science*, vol. 41, no. 5, 2001, p. 1405, ISSN 1435-0653, DOI 10.2135/cropsci2001.4151405x.
69. Iglesias, L. "Utilización de marcadores bioquímicos y moleculares en el mejoramiento genético de la papa". *Cultivos Tropicales*, vol. 15, no. 2, 1994, pp. 108-121, ISSN 1819-4087.
70. Iba, K. "Acclimative response to temperature stress in higher plants. Approaches of Gene Engineering for temperature tolerance". *Annual Review of Plant Biology*, vol. 53, no. 1, 2002, pp. 225-245, ISSN 1543-5008, 1545-2123, DOI 10.1146/annurev.arplant.53.100201.160729.
71. Amutha, R.; Muthulaksmi, S.; Baby, R. W.; Indira, K. y Mareeswari, P. "Physiological Studies on Evaluation of Sunflower (*Helianthus annuus* L.) Genotypes for High Temperature Stress". *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, vol. 3, no. 4, 2007, pp. 245-251, ISSN 1816-1561.
72. Yang, X.; Wen, X.; Gong, H.; Lu, Q.; Yang, Z.; Tang, Y.; Liang, Z. y Lu, C. "Genetic engineering of the biosynthesis of glycinebetaine enhances thermotolerance of photosystem II in tobacco plants". *Planta*, vol. 225, no. 3, 5 de septiembre de 2006, pp. 719-733, ISSN 0032-0935, 1432-2048, DOI 10.1007/s00425-006-0380-3.
73. Meiri, D.; Tazat, K.; Cohen, P. R.; Farchi, P. O.; Aviezer, H. K.; Avni, A. y Breiman, A. "Involvement of Arabidopsis ROF2 (FKBP65) in thermotolerance". *Plant Molecular Biology*, vol. 72, no. 1-2, 29 de octubre de 2009, pp. 191-203, ISSN 0167-4412, 1573-5028, DOI 10.1007/s11103-009-9561-3.
74. Bajguz, A. y Hayat, S. "Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses". *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 47, no. 1, enero de 2009, pp. 1-8, ISSN 0981-9428, DOI 10.1016/j.plaphy.2008.10.002.
75. Ding, W.; Song, L.; Wang, X. y Bi, Y. "Effect of abscisic acid on heat stress tolerance in the calli from two ecotypes of *Phragmites communis*". *Biologia Plantarum*, vol. 54, no. 4, 23 de septiembre de 2010, pp. 607-613, ISSN 0006-3134, 1573-8264, DOI 10.1007/s10535-010-0110-3.
76. Hsu, S. F.; Lai, H. C. y Jinn, T. L. "Cytosol-Localized Heat Shock Factor-Binding Protein, AtHSBP, Functions as a Negative Regulator of Heat Shock Response by Translocation to the Nucleus and Is Required for Seed Development in Arabidopsis". *Plant Physiology*, vol. 153, no. 2, 1 de junio de 2010, pp. 773-784, ISSN 1532-2548, DOI 10.1104/pp.109.151225.
77. Lang, M. C.; Popova, O.; Kiok, K.; Berlinger, M.; Rakic, B.; Aufsatz, W.; Jonak, C.; Hauser, M. T. y Luschig, C. "Transgenerational Inheritance and Resetting of Stress-Induced Loss of Epigenetic Gene Silencing in Arabidopsis". *Molecular Plant*, vol. 3, no. 3, mayo de 2010, pp. 594-602, ISSN 1674-2052, DOI 10.1093/mp/ssq014.
78. Sato, S.; Kamiyama, M.; Iwata, T.; Makita, N.; Furukawa, H. y Ikeda, H. "Moderate Increase of Mean Daily Temperature Adversely Affects Fruit Set of *Lycopersicon esculentum* by Disrupting Specific Physiological Processes in Male Reproductive Development". *Annals of Botany*, vol. 97, no. 5, 5 de enero de 2006, pp. 731-738, ISSN 0305-7364, 1095-8290, DOI 10.1093/aob/mcl037.
79. Firon, N.; Shaked, R.; Peet, M. M.; Pharr, D. M.; Zamski, E.; Rosenfeld, K.; Althan, L. y Pressman, E. "Pollen grains of heat tolerant tomato cultivars retain higher carbohydrate concentration under heat stress conditions". *Scientia Horticulturae*, vol. 109, no. 3, 21 de julio de 2006, pp. 212-217, ISSN 0304-4238, DOI 10.1016/j.scienta.2006.03.007.
80. Lutfur, R. R. S. M.; Mackay, W. A.; Nawata, E.; Sakuratani, T.; Mesbah, A. S. M. y Quebedeaux, B. "Superoxide dismutase, ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase (rubisco) and photosynthetic rates of drought-tolerant and drought-sensitive tomato cultivars". *Acta Horticulturae*, no. 618, noviembre de 2003, pp. 337-345, ISSN 0567-7572, 2406-6168, DOI 10.17660/ActaHortic.2003.618.39.

81. Fokar, M.; Nguyen, H. T. y Blum, A. "Heat tolerance in spring wheat. I. Estimating cellular thermotolerance and its heritability". *Euphytica*, vol. 104, no. 1, noviembre de 1998, pp. 1-8, ISSN 0014-2336, 1573-5060, DOI 10.1023/A:1018346901363.
82. Arvin, M. J. y Donnelly, D. J. "Screening Potato Cultivars and Wild Species to Abiotic Stresses Using an Electrolyte Leakage Bioassay". *Journal of Agricultural Science and Technology*, vol. 10, no. 0, 26 de enero de 2010, pp. 33-42, ISSN 1680-7073.
83. Khan, A. I.; Khan, I. A. y Sadaqat, H. A. "Heat tolerance is variable in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) and can be exploited for breeding of better yielding cultivars under high temperature regimes". *Pakistan Journal of Botany*, vol. 40, no. 5, 2008, pp. 2053-2058, ISSN 0556-3321, 2070-3368.
84. Mohammed, A. R. y Tarpley, L. "Impact of High Nighttime Temperature on Respiration, Membrane Stability, Antioxidant Capacity, and Yield of Rice Plants". *Crop Science*, vol. 49, no. 1, 2009, p. 313, ISSN 1435-0653, DOI 10.2135/cropsci2008.03.0161.
85. Farooq, M.; Bramley, H.; Palta, J. A. y Siddique, K. H. M. "Heat Stress in Wheat during Reproductive and Grain-Filling Phases". *Critical Reviews in Plant Sciences*, vol. 30, no. 6, 1 de noviembre de 2011, pp. 491-507, ISSN 0735-2689, DOI 10.1080/07352689.2011.615687.
86. Chen, H. H.; Shen, Z. Y. y Li, P. H. "Adaptability of Crop Plants to High Temperatures Stress1". *Crop Science*, vol. 22, no. 4, 1982, p. 719, ISSN 0011-183X, DOI 10.2135/i1982.0011183X002200040006x.
87. Thiaw, S. y Hall, A. E. "Comparison of selection for either leaf-electrolyte-leakage or pod set in enhancing heat tolerance and grain yield of cowpea". *Field Crops Research*, vol. 86, no. 2-3, 10 de marzo de 2004, pp. 239-253, ISSN 0378-4290, DOI 10.1016/j.fcr.2003.08.011.
88. Chang, P. F. L.; Jinn, T. L.; Huang, W. K.; Chen, Y.; Chang, H.-M. y Wang, C. W. "Induction of a cDNA clone from rice encoding a class II small heat shock protein by heat stress, mechanical injury, and salicylic acid". *Plant Science*, vol. 172, no. 1, enero de 2007, pp. 64-75, ISSN 0168-9452, DOI 10.1016/j.plantsci.2006.07.017.
89. Pavli, O. I.; Ghikas, D. V.; Katsiotis, A. y Skaracis, G. N. "Differential expression of heat shock protein genes in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) genotypes under heat stress". *Australian Journal of Crop Science*, vol. 5, no. 5, 2011, pp. 511-515, ISSN 1835-2707, 1835-2693.
90. Hahn, A.; Bublak, D.; Schleiff, E. y Scharf, K.-D. "Crosstalk between HSP90 and HSP70 Chaperones and Heat Stress Transcription Factors in Tomato". *The Plant Cell*, vol. 23, no. 2, 1 de febrero de 2011, pp. 741-755, ISSN 1532-298X, DOI 10.1105/tpc.110.076018.
91. Al-Whaibi, M. H. "Plant heat-shock proteins: A mini review". *Journal of King Saud University*, vol. 23, no. 2, abril de 2011, pp. 139-150, ISSN 1018-3647, DOI 10.1016/j.jksus.2010.06.022.
92. Vierling, E. "The Roles of Heat Shock Proteins in Plants". *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, vol. 42, no. 1, 1991, pp. 579-620, ISSN 1040-2519; 1040-2519, DOI 10.1146/annurev.pp.42.060191.003051.
93. Efeoğlu, B. "Heat Shock Proteins and Heat Shock Response in Plants". *Gazi University Journal of Science*, vol. 22, no. 2, 2009, pp. 67-75, ISSN 2147-1762.
94. Kotak, S.; Vierling, E.; Bäumllein, H. y Koskull, D. P. von. "A Novel Transcriptional Cascade Regulating Expression of Heat Stress Proteins during Seed Development of Arabidopsis". *The Plant Cell*, vol. 19, no. 1, 1 de enero de 2007, pp. 182-195, ISSN 1532-298X, DOI 10.1105/tpc.106.048165.
95. Snyman, M. y Cronjé, M. J. "Modulation of heat shock factors accompanies salicylic acid-mediated potentiation of HSP70 in tomato seedlings". *Journal of Experimental Botany*, vol. 59, no. 8, 1 de mayo de 2008, pp. 2125-2132, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/ern075.
96. Timperio, A. M.; Egidi, M. G. y Zolla, L. "Proteomics applied on plant abiotic stresses: Role of heat shock proteins (HSP)". *Journal of Proteomics*, vol. 71, no. 4, 7 de octubre de 2008, pp. 391-411, ISSN 1874-3919, DOI 10.1016/j.jprot.2008.07.005.
97. Gupta, S. C.; Sharma, A.; Mishra, M.; Mishra, R. K. y Chowdhuri, D. K. "Heat shock proteins in toxicology: How close and how far?". *Life Sciences*, vol. 86, no. 11-12, 13 de marzo de 2010, pp. 377-384, ISSN 0024-3205, DOI 10.1016/j.lfs.2009.12.015.
98. Zhang, J. H.; Wang, L. J.; Pan, Q. H.; Wang, Y. Z.; Zhan, J. C. y Huang, W. D. "Accumulation and subcellular localization of heat shock proteins in young grape leaves during cross-adaptation to temperature stresses". *Scientia Horticulturae*, vol. 117, no. 3, 23 de julio de 2008, pp. 231-240, ISSN 0304-4238, DOI 10.1016/j.scienta.2008.04.012.
99. Huang, B. y Xu, C. "Identification and Characterization of Proteins Associated with Plant Tolerance to Heat Stress". *Journal of Integrative Plant Biology*, vol. 50, no. 10, 1 de octubre de 2008, pp. 1230-1237, ISSN 1744-7909, DOI 10.1111/j.1744-7909.2008.00735.x.
100. Desikan, R.; Mackerness, S.; Hancock, J. T. y Neill, S. J. "Regulation of the Arabidopsis Transcriptome by Oxidative Stress". *Plant Physiology*, vol. 127, no. 1, 9 de enero de 2001, pp. 159-172, ISSN 1532-2548, DOI 10.1104/pp.127.1.159.
101. Sun, W.; Van Montagu, M. y Verbruggen, N. "Small heat shock proteins and stress tolerance in plants". *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Structure and Expression*, vol. 1577, no. 1, 19 de agosto de 2002, pp. 1-9, ISSN 0167-4781, DOI 10.1016/S0167-4781(02)00417-7.

102. Hong, S. W. y Vierling, E. "HSP101 is necessary for heat tolerance but dispensable for development and germination in the absence of stress". *The Plant Journal*, vol. 27, no. 1, 1 de julio de 2001, pp. 25-35, ISSN 1365-313X, DOI 10.1046/j.1365-313x.2001.01066.x.
103. Hu, W.; Hu, G. y Han, B. "Genome-wide survey and expression profiling of heat shock proteins and heat shock factors revealed overlapped and stress specific response under abiotic stresses in rice". *Plant Science*, vol. 176, no. 4, abril de 2009, pp. 583-590, ISSN 0168-9452, DOI 10.1016/j.plantsci.2009.01.016.
104. Scharf, K. D.; Berberich, T.; Ebersberger, I. y Nover, L. "The plant heat stress transcription factor (Hsf) family: Structure, function and evolution". *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*, vol. 1819, no. 2, febrero de 2012, pp. 104-119, ISSN 1874-9399, DOI 10.1016/j.bbarm.2011.10.002.
105. Sung, D. Y.; Kaplan, F.; Lee, K. J. y Guy, C. L. "Acquired tolerance to temperature extremes". *Trends in Plant Science*, vol. 8, no. 4, abril de 2003, pp. 179-187, ISSN 1360-1385, DOI 10.1016/S1360-1385(03)00047-5.
106. Krasensky, J. y Jonak, C. "Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks". *Journal of Experimental Botany*, vol. 63, no. 4, 2 de enero de 2012, pp. 1593-1608, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/err460.
107. Varshney, R. K.; Bansal, K. C.; Aggarwal, P. K.; Datta, S. K. y Craufurd, P. Q. "Agricultural biotechnology for crop improvement in a variable climate: hope or hype?". *Trends in Plant Science*, vol. 16, no. 7, julio de 2011, pp. 363-371, ISSN 1360-1385, DOI 10.1016/j.tplants.2011.03.004.
108. Mishra, S. K.; Tripp, J.; Winkelhaus, S.; Tschiersch, B.; Theres, K.; Nover, L. y Scharf, K. D. "In the complex family of heat stress transcription factors, HsfA1 has a unique role as master regulator of thermotolerance in tomato". *Genes & Development*, vol. 16, no. 12, 15 de junio de 2002, pp. 1555-1567, ISSN 0890-9369, 1549-5477, DOI 10.1101/gad.228802.
109. Port, M.; Tripp, J.; Zielinski, D.; Weber, C.; Heerklotz, D.; Winkelhaus, S.; Bublak, D. y Scharf, K.-D. "Role of HSP17.4-CII as Coregulator and Cytoplasmic Retention Factor of Tomato Heat Stress Transcription Factor HsfA2". *Plant Physiology*, vol. 135, no. 3, 7 de enero de 2004, pp. 1457-1470, ISSN 1532-2548, DOI 10.1104/pp.104.042820.
110. Yu, C.; Wang, H. S.; Yang, S.; Tang, X. F.; Duan, M. y Meng, Q. W. "Overexpression of endoplasmic reticulum omega-3 fatty acid desaturase gene improves chilling tolerance in tomato". *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 47, no. 11-12, noviembre de 2009, pp. 1102-1112, ISSN 0981-9428, DOI 10.1016/j.plaphy.2009.07.008.
111. Domínguez, T.; Hernández, M. L.; Pennycook, J. C.; Jiménez, P.; Martínez, R. J. M.; Sanz, C.; Stockinger, E. J.; Sánchez, J. J. y Sanmartín, M. "Increasing ω -3 Desaturase Expression in Tomato Results in Altered Aroma Profile and Enhanced Resistance to Cold Stress". *Plant Physiology*, vol. 153, no. 2, 1 de junio de 2010, pp. 655-665, ISSN 1532-2548, DOI 10.1104/pp.110.154815.
112. Li, W.; Kabbage, M. y Dickman, M. B. "Transgenic expression of an insect inhibitor of apoptosis gene, SflAP, confers abiotic and biotic stress tolerance and delays tomato fruit ripening". *Physiological and Molecular Plant Pathology*, vol. 74, no. 5-6, septiembre de 2010, pp. 363-375, ISSN 0885-5765, DOI 10.1016/j.pmp.2010.06.001.
113. Zhu, J. K. "Salt and Drought Stress Signal Transduction in Plants". *Annual Review of Plant Biology*, vol. 53, no. 1, 2002, pp. 247-273, ISSN 1543-5008, 1545-2123, DOI 10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329.
114. Alvarez, M.; Hong, L. M.; Martín, J. V. y Varela, M. "Herencia de la germinación del polen *in vitro* y la fructificación del tomate en condiciones tropicales". *Cultivos Tropicales*, vol. 15, no. 1, 1994, pp. 57-60, ISSN 1819-4087.
115. El-Ahmadi, A. B. y Stevens, M. A. "Genetics of high temperature, fruit set in the tomato". *Journal of the American Society for Horticultural Science*, vol. 104, no. 5, 1979, pp. 686-691, ISSN 0003-1062, 2327-9788.
116. Scott, J. W. "Fla. 7771, a medium-large, heat-tolerant, jointless-pedicle tomato". *HortScience*, vol. 35, no. 5, 2000, pp. 968-969, ISSN 0018-5345, 2327-9834.
117. Scott, J. W.; Olson, S. M.; Howe, T. K.; Stoffella, P. J.; Bartz, J. A. y Bryan, H. H. "Equinox' Heat-tolerant Hybrid Tomato". *HortScience*, vol. 30, no. 3, 1995, pp. 647-648, ISSN 0018-5345, 2327-9834.
118. Souza, M. A. de; Pimentel, A. J. B. y Ribeiro, G. "Breeding for Heat-Stress Tolerance" [en línea]. En: eds. Fritsche N. R. y Borém A., *Plant Breeding for Abiotic Stress Tolerance*, edit. Springer Berlin Heidelberg, 2012, pp. 137-156, ISBN 978-3-642-30552-8, [Consultado: 30 de noviembre de 2015], Disponible en: <http://link.springer.com/pter/10.1007/978-3-642-30553-5_9>.
119. Berry, S. Z. y Uddin, M. R. "Breeding Tomato for Quality and Processing Attributes" [en línea]. En: ed. Kalloo P. D. G., *Genetic Improvement of Tomato*, edit. Springer Berlin Heidelberg, 1991, pp. 197-206, ISBN 978-3-642-84277-1, [Consultado: 30 de noviembre de 2015], Disponible en: <http://link.springer.com/pter/10.1007/978-3-642-84275-7_15>.

120. Duran, C.; Eales, D.; Marshall, D.; Imelfort, M.; Stiller, J.; Berkman, P. J.; Clark, T.; McKenzie, M.; Appleby, N.; Batley, J.; Basford, K. y Edwards, D. "Future tools for association mapping in crop plants". *Genome / National Research Council Canada = Génome / Conseil National De Recherches Canada*, vol. 53, no. 11, noviembre de 2010, pp. 1017-1023, ISSN 1480-3321, DOI 10.1139/G10-057.
121. Argyris, J.; Truco, M. J.; Ochoa, O.; McHale, L.; Dahal, P.; Deynze, A. V.; Michelmore, R. W. y Bradford, K. J. "A gene encoding an abscisic acid biosynthetic enzyme (LsNCED4) collocates with the high temperature germination locus Htg6.1 in lettuce (*Lactuca* sp.)". *Theoretical and Applied Genetics*, vol. 122, no. 1, 12 de agosto de 2010, pp. 95-108, ISSN 0040-5752, 1432-2242, DOI 10.1007/s00122-010-1425-3.
122. Lin, K. H.; Lo, H. F.; Lee, S. P.; George, K. C.; Chen, J. T. y Yeh, W. L. "RAPD markers for the identification of yield traits in tomatoes under heat stress via bulked segregant analysis". *Hereditas*, vol. 143, no. 2006, 1 de diciembre de 2006, pp. 142-154, ISSN 1601-5223, DOI 10.1111/j.2006.0018-0661.01938.x.
123. Ahuja, I.; de Vos, R. C. H.; Bones, A. M. y Hall, R. D. "Plant molecular stress responses face climate change". *Trends in Plant Science*, vol. 15, no. 12, diciembre de 2010, pp. 664-674, ISSN 1878-4372, DOI 10.1016/j.tplants.2010.08.002.

Recibido: 20 de febrero de 2014

Aceptado: 17 de mayo de 2015

¿Cómo citar?

Florido Bacallao, Marilyn y Álvarez Gil, Marta. Aspectos relacionados con el estrés de calor en tomate (*Solanum lycopersicum* L.). [en línea]. *Cultivos Tropicales*, 2015, vol. 36, no. especial, pp. 79-97. ISSN 1819-4087. [Consultado: ____]. Disponible en: <-----/>.