

LA ACUMULACIÓN DE PROLINA COMO INDICADOR BIOQUÍMICO DE

PROLINE ACCUMULATION AS A BIOCHEMICAL INDICATOR OF DROUGHT TOLERANCE IN WHEAT GENOTYPES DEPRIVED OF IRRIGATION AT THE START OF STEM ELONGATION

Quiriban Adriana ¹ & María Pereyra Cardozo ^{1,*}

Recibido 29/06/2017

Aceptado 16/12/2017

RESUMEN

El estudio de las respuestas bioquímicas y fisiológicas de las plantas con diferentes capacidades para enfrentar el estrés hídrico es un enfoque válido para identificar indicadores de tolerancia a la sequía. Se analizó el contenido relativo de agua (CRA), potencial osmótico (Ψ_o), índice de verdor, acumulación de prolina y contenido de clorofila y carotenos en cuatro genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.), sometidos a la suspensión del riego durante 15 días desde inicio de encañazón, para determinar su diferente respuesta a la sequía. La suspensión del riego causó una significativa disminución del CRA y Ψ_o . La acumulación de prolina fue diferente entre los cultivares, dado que el estrés hídrico indujo una mayor acumulación de prolina en los cultivares estables, ACA 315 y Baguette Premium 11. La suspensión del riego no afectó el contenido de pigmentos. La mayor acumulación de prolina en los cultivares ACA 315 y Baguette Premium 11 puede ser relevante para explicar la estabilidad de estos genotipos. Concluimos que la concentración de prolina acumulada podría utilizarse como indicador bioquímico de tolerancia a la baja disponibilidad hídrica en trigo en inicio de encañazón.

PALABRAS CLAVE: tolerancia al estrés hídrico, pigmentos fotosintéticos

ABSTRACT

Studying the biochemical and physiological responses of plants with different capacities to deal with water stress is a valid approach to identify indicators of drought tolerance. Relative water content (RWC), osmotic potential (Ψ_o), greenness index, proline accumulation and contents of chlorophyll and carotenoids were analyzed in four wheat (*Triticum aestivum* L) cultivars, under conditions of water supply suppression during a period of 15 days from the start of stem elongation, to determine differences in their response to drought. Irrigation withdrawal caused a significant reduction in RWC and Ψ_o . Differences in proline accumulation were observed among assayed genotypes. Hydric stress induced a large proline accumulation in ACA 315 and Baguette Premium 11 stable cultivars. Watering deprivation did not cause significant effects on the content of pigments. The higher proline accumulation of ACA 315 and Baguette Premium 11 may be a relevant fact to explain the stability of such cultivars. It is concluded that concentration of accumulated proline could be used as a biochemical indicator of drought tolerance in wheat at the start of stem elongation.

KEY WORDS: hydric stress tolerance, photosynthetic pigments

Cómo citar este trabajo:

Quiriban A. & M. Pereyra Cardozo. 2017. La acumulación de prolina como indicador bioquímico de tolerancia a sequía en genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) sometidos a la suspensión del riego en inicio de encañazón. *Semiárida Rev. Fac. Agron. UNLPam.* 27(2): 51-57

INTRODUCCIÓN

La sequía es uno de los factores que afecta el crecimiento y la productividad de los cultivos. Las respuestas al estrés hídrico abarcan una amplia gama de procesos y cambios a nivel molecular, fisiológico y celular (van Rensburg *et al.*,

¹ Universidad Nacional de La Pampa. Facultad de Agronomía. Santa Rosa, Argentina
* pereyra@agro.unlpam.edu.ar



1993; Reddy *et al.*, 2004; Anjum *et al.*, 2011). Generalmente no hay un patrón único de respuesta general de las especies, a los ambientes que presentan sequía (Cattivelli *et al.*, 2008), sin embargo, varios de los mecanismos fisiológicos implicados son comunes. Un mecanismo importante de protección contra el estrés hídrico es la acumulación activa de osmolitos compatibles tales como carbohidratos, aminoácidos y amidas, mecanismo conocido como ajuste osmótico. Esta acumulación promueve la retención de agua y atenúa la influencia negativa del déficit hídrico en las plantas, siendo la prolina uno de los osmolitos frecuentemente acumulados (van Rensburg *et al.*, 1993; Mattioni *et al.*, 1997; Díaz *et al.*, 2005; Verbruggen & Hermans, 2008). El ajuste osmótico es reconocido como uno de los mecanismos más importantes de tolerancia al déficit hídrico que han desarrollado las plantas y ha sido considerado como criterio de selección indirecto en varios programas de mejoramiento en cuanto a la tolerancia a sequía en plantas (Ortiz *et al.*, 2003).

El significado biológico de la acumulación de prolina durante el estrés abiótico sigue siendo una cuestión abierta, ya que este aminoácido podría desempeñar múltiples funciones (Díaz *et al.*, 2010). De hecho, la prolina se ha propuesto como un osmolito compatible, una chaperona molecular, una forma de almacenar el carbono y el nitrógeno que se utilizarán durante la recuperación del estrés y un buffer para el pH citosólico (Verbruggen & Hermans, 2008).

Además, la prolina puede proporcionar protección contra el daño oxidativo de dos maneras: directamente actuando como un eliminador de especies reactivas de oxígeno (ROS), e indirectamente al consumir NADPH durante su biosíntesis y producir NADP⁺, el aceptor final de electrones fotosintéticos, para evitar la transferencia de exceso de poder reductor al agua generando especies reactivas de oxígeno (Verbruggen & Hermans, 2008). Cualquier condición que disminuye el uso de la energía fotosintética en el metabolismo del carbono disminuirá el ritmo de flujo de electrones desde el agua al NADP⁺ debido a la falta de regeneración de aceptores de electrones. El hecho de que la síntesis de prolina a partir de glutamato involucre un importante consumo de NADPH y ATP,

sugiere que la biosíntesis de prolina podría ser un mecanismo adaptativo para mejorar el desequilibrio entre la energía lumínica absorbida, la energía usada en el transporte de electrones y el metabolismo del carbono bajo condiciones de estrés.

El uso de la energía solar en la fotosíntesis depende de la capacidad de disipar el exceso de energía (Demmig-Adams & Adams, 1996). Varios estudios han mostrado una disminución de la actividad fotosintética debido al estrés hídrico. Esta disminución se asocia con alteraciones de procesos y componentes bioquímicos, siendo el fotosistema II el más sensible de estos componentes a la baja disponibilidad hídrica (Sainz *et al.*, 2010). La disminución del contenido de clorofila bajo estrés debido al estrés oxidativo podría ser el resultado de la fotooxidación de los pigmentos y degradación de la clorofila (Anjum *et al.*, 2011). No obstante, otros autores consideran que la disminución del contenido de clorofila inducida por la sequía reportada en numerosos estudios, constituye un mecanismo de defensa de la planta para reducir la presión del exceso de energía sobre los fotosistemas I y II (Cardona-Ayala *et al.*, 2014). Además, es crucial, la función de los pigmentos carotenoides al regular el transporte de electrones fotosintéticos (Reddy *et al.*, 2004) dado que son los mediadores del proceso utilizado por las plantas para disipar el exceso de energía lumínica (Demmig-Adams & Adams, 1996).

La provincia de La Pampa pertenece a la Región Semiárida Argentina caracterizada por la baja disponibilidad hídrica. El cultivo de trigo (*Triticum aestivum* L.) es uno de los principales cultivos de la región cuyo rendimiento es afectado por las limitaciones hídricas (Bono *et al.*, 2010). Dado que se cultiva bajo condiciones de secano, el ciclo del cultivo depende exclusivamente de las lluvias y las variaciones de sus rendimientos son, en parte, atribuibles a la variabilidad interanual de las mismas. Las deficiencias hídricas del mes de septiembre explican el 35,8% de la varianza de los rendimientos interanuales (Hurtado *et al.*, 2009). Durante este período del año, generalmente el trigo en el campo se encuentra en inicio de encañazón, por ello, es un importante aporte para la región, conocer el efecto del estrés hídrico en esta etapa

de crecimiento e investigar respecto de los caracteres asociados a la tolerancia al estrés hídrico.

En función de lo anterior postulamos que el comportamiento de los genotipos de trigo que difieren en la tolerancia a la baja disponibilidad de agua, podrían evidenciar diferentes respuestas respecto a la acumulación de prolina y cambios en el contenido y composición de pigmentos. Por ello, el objetivo de este experimento fue investigar el efecto de la baja disponibilidad de agua durante el inicio de encañazón en trigo, en el contenido de prolina, clorofila y carotenos en hojas, de genotipos de trigo que difieren en la estabilidad del rendimiento en la Región Semiárida Pampeana a fin de conocer los mecanismos relevantes y la posibilidad de utilizarlos como indicadores bioquímicos asociados a la tolerancia al estrés hídrico.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se llevó a cabo en el invernáculo de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Pampa. Se trabajó con cuatro genotipos de trigo con diferente estabilidad del rendimiento en la provincia de La Pampa: ACA 315, Baguette Premium 11, DM Cronox y Klein Proteo. Los dos primeros presentan un rendimiento más estable ante diferentes situaciones ambientales a diferencia de DM Cronox y Klein Proteo. Se utilizaron macetas plásticas de 10 litros, conteniendo suelo franco arenoso, donde se sembraron 7 semillas por maceta y a la semana de la emergencia de las plántulas se raleó, dejando 5 plántulas por maceta.

Se mantuvieron todas las macetas o unidades experimentales sin limitaciones hídricas hasta inicio de encañazón. A partir de este momento, la mitad de las macetas continuaron en capacidad de campo (control) y a la otra mitad se le suspendió el riego durante 15 días (suspensión de riego).

Al finalizar el período de suspensión del riego en las hojas se determinó el Contenido Relativo de agua (CRA), el potencial osmótico (Ψ_o) con cámaras psicrométricas Wescor C-52, el contenido de prolina (Bates *et al* 1973), clorofila a, b, total y carotenos (Lichtenthaler &

Buschmann, 2001). Se trabajó con un factorial completamente aleatorizado de 4 genotipos, 2 niveles de disponibilidad de agua y 5 repeticiones. Los datos fueron analizados mediante ANOVA y la comparación de medias por la prueba de LSD ($p < 0,05$) con el software InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2013).

Resultados y Discusión

Es de amplio conocimiento que las estrategias metabólicas en respuesta al estrés abiótico del medio ambiente varían según la especie vegetal y el genotipo. Sin embargo, las diferencias fisiológicas y bioquímicas que determinan tolerancia contrastante a la sequía estacional, en trigo, son poco conocidas.

La acumulación de prolina es frecuente en muchas plantas en respuesta a un amplio rango de estrés abiótico y bióticos (Díaz *et al.*, 2010; Rejeb *et al.*, 2014). En condiciones de estrés hídrico, esta acumulación ha sido particularmente asociada con la adaptación a dicho estrés (Hare & Cress, 1997). Sin embargo, respecto a la relación entre acumulación de prolina y tolerancia al estrés en plantas los resultados informados son variados (Pereyra Cardozo & Quiriban, 2014).

En el presente estudio no hubo diferencias entre los genotipos en la concentración de prolina constitutiva (Tabla 1), sin embargo, ante la suspensión del riego, en los genotipos menos estables, Klein Proteo y DM Cronox, el incremento fue de treinta veces mientras que, en los genotipos estables, Baguette Premium 11 fue de cuarenta y en ACA 315 de cincuenta veces respecto del control. Ante estos bajos valores de CRA en condiciones hídricas limitantes, puede considerarse una reducida actividad enzimática, sin embargo, los cultivares estables fueron capaces de acumular una mayor concentración de prolina respecto de los no estables. Queda pendiente averiguar si esto ocurre porque la acumulación comienza a un valor de potencial agua más alto o debido a una mayor actividad enzimática de la biosíntesis de prolina. van Rensburg *et al.* (1993) encontraron en *Nicotiana tabacum* L. que los cultivares tolerantes acumulan prolina a un potencial agua más alto, o sea comienzan antes, y alcanzan valores más altos de contenido de prolina. Además, observaron que el contenido

Tabla 1. Concentración de prolina, contenido relativo de agua (CRA %), índice de verdor y potencial osmótico en hojas de cuatro genotipos de trigo que crecieron sin limitaciones hídricas (control) o sometidas a la suspensión del riego durante 15 días a partir de inicio de encañazón. Para cada variable las letras diferentes indican diferencias significativas al $p < 0,05$, test LSD

Table 1. Proline concentration, relative water content (CRA %), greenness index and osmotic potential and in leaves of four wheat genotypes growing up without water limitations (Control) or subjected to irrigation suppression for 15 days from start of stem elongation. For each variable different letters indicate significant difference at $p < 0,05$, LSD test

Genotipos	Concen tración de prolina ($\mu\text{g.gPF}^{-1}$)				CRA (%)				Índice de verdor				Potencial osmótico (MPa)	
	Control		Suspensión del riego		Control		Suspensión del riego		Control		Suspensión del riego		Control	Suspensión del riego
	Control	Suspensión del riego	Control	Suspensión del riego	Control	Suspensión del riego	Control	Suspensión del riego	Control	Suspensión del riego	Control	Suspensión del riego	Control	Suspensión del riego
Baguette Premium 11	0,09 c	3,79 a	100	4,211	93,56 a	62,37 b	43,97 ab	44,72 a	-1,44 a	-2,35 cd				
Klein Proteo	0,08 c	2,59 b	100	3,237	90,55 a	64,43 b	41,27 bc	39,83 cd	-1,78 ab	-2,03 bc				
ACA 315	0,07 c	3,61 a	100	5,157	91,85 a	64,67 b	37,45 d	38,32 cd	-1,77 ab	-2,52 d				
DM Cronox	0,10 c	3,19 ab	100	3,190	90,15 a	60,32 b	38,22 cd	37,37 d	-1,80 ab	-2,18 bcd				

basal de prolina de los cultivares tolerantes es menor en relación a los cultivares sensibles, a diferencia de lo observado en nuestro experimento, donde no hubo diferencia en el contenido de prolina en las plantas control de los distintos genotipos (Tabla 1).

El nivel hídrico de la planta estimado por el CRA fue similar entre los genotipos y disminuyó significativamente ($p < 0,05$) ante la reducción hídrica, variando en promedio de 91,53% en las plantas control a 62,95% en las plantas sometidas a la suspensión del riego (Tabla 1). Por otra parte, al analizar el Ψ_o , encontramos que el cultivar ACA 315 alcanzó el Ψ_o más bajo en condiciones de suspensión del riego y además sólo los cultivares Baguette Premium 11 y ACA 315 expresaron un Ψ_o diferente al control al suspender el riego. El Ψ_o disminuyó un 42% en ACA 315 y el 63% en Baguette Premium 11 (Tabla 1). Estos resultados muestran que los genotipos estables, ACA 315 y Baguette P. 11, acumularon una mayor concentración de prolina respecto de los otros dos genotipos en estudio y expresaron una significativa reducción del Ψ_o en condiciones hídricas limitantes.

La conexión entre la fotosíntesis y el metabolismo de la prolina está apoyado por el hecho de que la acumulación de prolina depende de la luz (Díaz *et al.*, 2005 a; Szabados & Saviouré, 2009), dado que ésta regula la activación de los genes que codifican para las enzimas pirrolina-5-carboxilasa sintetasa (P5CS) y prolina deshidrogenasa (PDH) (Szabados & Saviouré, 2009). Por otra parte, en hojas de *Arabidopsis thaliana*, se encontró un proceso de aclimatación fotosintética bajo condiciones de estrés moderado. Esta aclimatación incluye el desarrollo de mecanismos que evitan la sequía permitiendo a las plantas mantener la fotosíntesis para sobrevivir en periodos de estrés, entre los que se incluye la acumulación de prolina (Sperdouli & Moustakas, 2012).

El mantenimiento del aparato fotosintético es clave, por ello, en esta experiencia, los pigmentos fotosintéticos fueron utilizados para determinar el status fisiológico de las plantas (Díaz *et al.*, 2005 b). El contenido de clorofila estimado por el índice de verdor fue diferente entre los genotipos ($p < 0,05$) y no se modificó por efecto de la suspensión del riego. Baguette Premium 11 expresó el

La acumulación de prolina como indicador bioquímico de tolerancia a sequía en genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) sometidos a la suspensión del riego en inicio de encañazón

mayor valor, 44,34, al igual que lo observado por Quiriban *et al.* (2015), mientras que en DM Cronox el valor de 37,79 fue el más bajo (Tabla 1).

El contenido de clorofila a, b, carotenos y la relación clorofila a/b y clorofila/carotenos no se modificó al disminuir la disponibilidad de agua (Tabla 2) al igual que lo observado en diferentes especies de Lotus (Díaz *et al.*, 2005 b; Díaz *et al.*, 2010) y a diferencia de lo informado en cebada (Anjum *et al.*, 2003). Por otra parte, Loggini *et al.* (1999), encontraron que el estrés hídrico causó una reducción del contenido de clorofila a y carotenos en un cultivar de trigo sensible a la baja disponibilidad de agua a diferencia de lo observado en el cultivar tolerante.

Los pigmentos fotosintéticos son importantes para la planta por su función de absorber la energía lumínica y la producción de poder reductor. Además, los carotenoides tienen un rol adicional, dado que forman parte del sistema de defensa antioxidante de la planta, otorgan protección frente al daño oxidativo causado por la sequía. Un aumento en el contenido de carotenos es importante en la tolerancia al estrés hídrico (Jaleel *et al.*, 2009). Sairam & Saxena (2000) evaluaron el comportamiento de genotipos de trigo contrastantes ante el estrés hídrico, y observaron mayor actividad de enzimas antioxidantes en el cultivar resistente comparado con los genotipos susceptibles, tanto en situación de estrés como control. Esta elevada actividad antioxidante del cultivar tolerante, fue asociada con una baja oxidación lipídica, mayor estabilidad de membrana y estabilidad en el contenido de carotenoides y clorofila.

La falta de cambios en el contenido y composición de los pigmentos bajo sequía indica la capacidad de preservar el aparato fotosintético (Loggini *et al.*, 1999). En esta experiencia todos los cultivares en estudio mantuvieron el aparato fotosintético ante la suspensión del riego, sin embargo cabe destacar que el cultivar ACA 315 mostró una mayor relación clorofila a/b y clorofila/carotenos, mientras que Baguette P. 11 expresó una alta concentración de clorofila a respecto

Tabla 2. Contenido de clorofila y carotenos en hojas de cuatro genotipos de trigo que crecieron con diferente disponibilidad de agua. Los genotipos Baguette Premium 11, Klein Proteo, ACA 315 y DM Cronox crecieron continuamente a capacidad de campo (control) o sometidos a la suspensión del riego durante 15 días al inicio de encañazón (suspensión del riego). Para cada variable las letras diferentes indican diferencias significativas al $p < 0,05$, test LSD

Tabla 2. Chlorophyll and carotenoid content in leaves of four genotypes growing up with different water availabilities. The genotypes Baguette Premium 11, Klein Proteo, ACA 315 and DM Cronox grew up continuously at field capacity (control), or subjected to irrigation suppression for 15 days from the start of stem elongation (suspension of irrigation). For each variable different letters indicate significant difference at $p < 0,05$, LSD test

Genotipos	Contenido de clorofila a (ug.mgPF ⁻¹)		Contenido de clorofila b (ug.mgPF ⁻¹)		Contenido de carotenos (ug.mgPF ⁻¹)		Relación clorofila a/b		Relación clorofila / carotenos	
	Control	Suspensión del riego	Control	Suspensión del riego	Control	Suspensión del riego	Control	Suspensión del riego	Control	Suspensión del riego
Baguette P. 11	1,45 abc	1,92 a	0,61 ab	0,73 a	0,45 ab	0,49 ab	2,38 cd	2,67 abc	4,52 ab	5,47 ^a
Klein Proteo	1,17 bc	1,75 ab	0,46 b	0,62 ab	0,44 ab	0,52 ab	2,40 bcd	2,80 abc	3,25 c	4,37 ^{abc}
ACA 315	1,60 abc	1,69 abc	0,57 ab	0,64 ab	0,40 b	0,42 ab	2,82 a	2,68 abc	5,46 ab	5,64 ^a
DM Cronox	1,14 c	1,19 bc	0,54 ab	0,47 b	0,42 ab	0,41 b	2,09 d	2,42 bcd	4,06 bc	3,97 ^{bc}

del resto de los genotipos (Tabla 2). Estos resultados, permiten expresar que aunque no hubo cambios en el aparato fotosintético en respuesta al estrés hídrico, un ajuste metabólico de diferente magnitud entre los genotipos fue observado, a nivel de la acumulación de prolina, por lo que este carácter podría utilizarse como indicador bioquímico de tolerancia a la baja disponibilidad hídrica en trigo en inicio de encañazón.

BIBLIOGRAFÍA

- Anjum F., M. Yaseen, E. Rasool, A. Wahid & S. Anjum. 2003. Water stress in barley (*Hordeum vulgare* L.) II. Effect on chemical composition and chlorophyll contents. *Pak. J. Agri. Sci.* 40: 45-49.
- Anjum S.A., X. Xie, L. Wang, M. F. Saleem, C. Man & W. Lei. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *Afr. J. Agric. Res.* 6: 2026-2032.
- Bates L., R. Waldren & D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant & Soil* 39: 205-207.
- Bono A., A. Quiroga & I. Frasier. 2010. El cultivo de trigo en la región semiárida y subhúmeda pampeana. INTA. EEA Anguil. Publicación Técnica N° 79.
- Cardona-Ayala C., A. Jarma-Orozco, H. Araméndiz-Tatis, M. Peña-Agresott & C. Vergara-Córdoba. 2014. Respuestas fisiológicas y bioquímicas del frijol caupi (*Vigna unguiculata* L. Walp.) bajo déficit hídrico. *Rev. Colomb. Cienc. hortíc.* 8: 250-261.
- Cattivelli L., F. Rizza, F.W. Badeck, E. Mazzucotelli, A.M. Mastrangelo, E. Francia, C. Mare, A. Tondelli & A.M. Stanca. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Res.* 105: 1-14.
- Demmig-Adams B. & W.W. Adams. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends Plant Sci.* 1: 21-26.
- Díaz P., O. Borsani, A. Márquez & J. Monza. 2005a. Osmotically induced proline accumulation in *Lotus corniculatus* leaves is affected by light and nitrogen source. *Plant Growth Reg.* 46: 223-232.
- Díaz P., A. Borsani, Márquez & J. Monza. 2005b. Nitrogen metabolism in relation to drought stress responses in cultivated and model *Lotus* species. *Lotus Newsletter* 35: 83-92.
- Díaz P., M. Betti, D.H. Sánchez, M.K. Udvardi, J. Monza & A.J. Márquez. 2010. Deficiency in plastidic glutamine synthetase alters proline metabolism and transcriptomic response in *Lotus japonicus* under drought stress. *New Phytol.* 188: 1001-1013.
- Di Rienzo J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada & C.W. Robledo. 2013. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Disponible <http://www.infostat.com.ar>
- Hare P.D. & W.A. Cress. 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regul.* 21: 79-102.
- Hurtado R., A. Faroni, G. Murphy, L. Serio & M.E. Fernández Long. 2009. Deficiencia de agua en el suelo crítica para el rendimiento del trigo en la región pampeana argentina. *Rev. Fac. Agron. UBA* 1: 1-12.
- Jaleel C.A., P. Manivannan, A. Wahid, M. Farooq, H. J. Al-Juburi, R. Somasundaram & R. Panneerselvam. 2009. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int. J. Agric. Biol.* 11: 100-105.
- Lichtenthaler H.K. & C. Buschmann. 2001. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. Current protocols in food analytical chemistry. F4.3.1-F4.3.8.
- Loggini B., A. Scartazza, E. Brugnoli & F. Navarilzo. 1999. Antioxidative defense system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiol.* 119: 1091-1099.
- Mattioni C., N.G. Lacerenza, A. Troccoli, A. M. De Leonardi & N. Di Fonzo. 1997. Water and salt stress-induced alterations in proline metabolism of *Triticum durum* L. seedlings. *Physiol. Plant.* 101: 787-792.
- Ortiz M. H. Silva, P. Silva & E. Acevedo. 2003. Estudio de los parámetros hídricos foliares en trigo (*Triticum aestivum* L.) y su uso en selección de genotipos resistentes a sequía. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 76: 219-233.
- Pereyra Cardozo M. & A.E. Quiriban. 2014. Las proteínas en la tolerancia al estrés hídrico en plantas. *Semiárida Rev. Fac. Agron. UNLPam.* 24: 55-67.
- Quiriban A.E., M. Castaño & M. Pereyra Cardozo. 2015. Relación entre la baja disponibilidad de agua en inicio de encañazón en trigo (*Triticum aestivum* L.) y la concentración de

La acumulación de prolina como indicador bioquímico de tolerancia a sequía en genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.) sometidos a la suspensión del riego en inicio de encañazón

- proteína en grano. *Semiárida Rev. Fac. Agron. UNLPam.* 25: 19-25.
- Reddy A.R., K.V. Chaitanya & M. Vivekanandan. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.* 161: 1189-1202.
- Rejeb K.B., C. Abdelly & A. Savouré. 2014. How reactive oxygen species and proline face stress together. *Plant Physiol. Biochem.* 80: 278-284.
- Sainz M., P. Díaz, J. Monza & O. Borsani. 2010. Heat stress results in loss of chloroplast Cu/Zn superoxide dismutase and increased damage to photosystem II in combined drought-heat stressed *Lotus japonicus*. *Physiol. Plant* 140: 46-56.
- Sairam R.K. & D.C. Saxena. 2000. Oxidative Stress and Antioxidants in Wheat Genotypes: Possible Mechanism of Water Stress Tolerance. *J. Agron. & Crop Sci.* 184: 55-61.
- Sperdoui I. & M. Moustakas. 2012. Interaction of proline, sugars and anthocyanins during photosynthetic acclimation of *Arabidopsis thaliana* to drought stress. *J. Plant Physiol.* 169: 577-585.
- Szabados L. & A. Savouré. 2009. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci.* 15: 89-97.
- van Rensburg L., G.H.J. Krüger & H. Krüger. 1993. Proline accumulation as drought-tolerance selection criterion: its relationship to membrane integrity and chloroplast ultrastructure in *Nicotiana tabacum* L. *J. Plant Physiol.* 141: 188-194.
- Verbruggen N. & C. Hermans. 2008. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids* 35: 753-759.