

ESTRESSE POR ALTAS TEMPERATURAS EM TRIGO: IMPACTO NO DESENVOLVIMENTO E MECANISMOS DE TOLERÂNCIA

STRESS FOR HIGH TEMPERATURES IN WHEAT: IMPACT ON DEVELOPMENT AND MECHANISMS OF TOLERANCE

Guilherme Ribeiro^{1*}; Adérico Júnior Badaró Pimente¹; Moacil Alves de Souza²; João Romero do Amaral Santos de Carvalho Rocha³; Wallisson Basílio da Fonseca³.

RESUMO

O estresse provocado por altas temperaturas é um dos principais fatores ambientais que limitam a produção de trigo, em muitas partes do mundo. A expansão da triticultura para o Brasil Central, está sendo possível com o desenvolvimento de genótipos produtivos e principalmente com tolerância as altas temperaturas. O objetivo desta revisão é caracterizar o estresse por altas temperaturas e apresentar as principais características empregadas nos programas de melhoramento para tolerância a esse tipo de estresse em trigo. O estresse por altas temperaturas provoca alterações em diversos processos metabólicos, prejudicando a fotossíntese, culminando em perdas significativas no rendimento de grãos. Afeta diferentes estágios de desenvolvimento do trigo; provocando redução na germinação e no vigor das plântulas afetando o estande final. Nas fases de planta adulta até o final do ciclo, reduz a estatura das plantas, a duração do ciclo, o número de grãos por espiga e o peso médio dos grãos. Na fase reprodutiva, desde diferenciação floral até a floração, os impactos são mais acentuados, pela redução do número de espiguetas, número de flores por espiguetas e esterilidade das

flores. Na fase final do ciclo, altas temperaturas afetam o acúmulo de fotoassimilados no enchimento dos grãos, o resulta em menor peso médio dos grãos. Esta revisão também descreve os principais mecanismos de tolerância ao estresse de calor em trigo, que poderão auxiliar na identificação de genótipos tolerantes ao estresse de calor, como: termoestabilidade de membrana; proteínas de choque térmico; atividade antioxidante; caráter stay-green; precocidade; e depressão da temperatura do dossel.

Palavras-chave: *Triticum aestivum*, temperaturas elevadas, melhoramento genético, rendimento de grãos

ABSTRACT

The stress caused by high temperatures is one of the major environmental factors that limit wheat production in many parts of the world. The expansion of wheat production for tropical regions, such as Central Brazil, is possible with the development of productive genotypes and mainly with tolerance to high temperatures. The objective of this review is characterizing the

^{1*}Eng. Agr., Ms., Estudante do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de plantas da Universidade Federal de Viçosa/UFV. * autor correspondente: Universidade Federal de Viçosa, Av. Peter Henry Rolfs, s/n Campus Universitário, departamento de Fitotecnia, sala 220, CEP: 36570-000 Viçosa/MG. E-mail: guilherme.tche@gmail.com.

²Eng. Agr., Dr., Professor Associado do Departamento de Fitotecnia do curso de Agronomia Universidade Federal de Viçosa.

³Estudante de Graduação do Curso de Agronomia da Universidade Federal de Viçosa.

stress by high temperatures and present the main features used in breeding programs for tolerance to that type of stress in wheat. The high temperature stress causes changes in several metabolic processes, mainly affecting photosynthesis, resulting in significant losses in grain yield. Affects different developmental stages of wheat, causing reduction in germination and seedling vigor affecting the final stand. In the adult plant stages by the end of the cycle, reduces plant height, cycle length, number of grains per spike and grain weight. In the reproductive phase, from floral induction to flowering, the impacts are more pronounced, number of spikelet, number of flowers per spikelet and sterility of the flowers. In the final phase of the cycle of flowering to physiological maturity of grain, high temperatures influence the accumulation of assimilates in the grain filling, resulting in a lower average grain weight. This review also describes the main mechanisms of heat stress tolerance in wheat, which may help identify genotypes tolerant to heat stress, such as membrane thermostability, heat shock proteins, antioxidant activity, stay-green character; precocity; and canopy temperature depression.

Key words: *Triticum aestivum*, high temperatures, breeding, yield

INTRODUÇÃO

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é considerado um cereal básico para a civilização e o seu cultivo segue paralelamente à história da humanidade. Sua participação é de extrema importância para a sustentabilidade de pequenas e grandes propriedades da região Sul do Brasil, estando altamente integrado em esquemas de rotação e/ou sucessão com as culturas da soja e do milho (VALÉRIO et al., 2009).

De acordo com dados da Companhia Nacional de Abastecimento (CONAB, 2012) no ano agrícola de 2011/2012 a produtividade média brasileira de grãos foi de 2.672 kg ha⁻¹ totalizando a produção de

5,78 milhões de toneladas de trigo. Neste mesmo período, o consumo previsto foi de 10,44 milhões de toneladas, gerando um déficit de 4,66 milhões de toneladas. Neste contexto, o Brasil situa-se entre os principais países importadores de trigo no mundo, causando grande evasão de recursos financeiros.

A produção de trigo no Brasil concentra-se na região Sul, principalmente nos estados do Paraná e Rio Grande do Sul, responsáveis por 95% da produção nacional. Esta concentração da produção do trigo brasileiro gera um problema na cadeia produtiva do trigo, referente à logística de distribuição e armazenamento dos grãos, uma vez que o consumo se dá ao longo de todo o território nacional e durante todo o ano (BRAGAGNOLO et al., 2007).

A concentração do cultivo do trigo na região sul do Brasil tem consequências acentuadas na estabilização da produção nacional, uma vez que a instabilidade climática, sobretudo a ocorrência de geadas no Paraná, tem proporcionado grande vulnerabilidade no abastecimento de trigo para o consumo brasileiro. Dessa forma, a busca de novas fronteiras agrícolas é uma alternativa para aumentar a produção brasileira e assim, garantir a auto-suficiência.

O cerrado brasileiro, que abrange áreas dos estados de Minas Gerais, Goiás, Distrito Federal, Mato Grosso e Bahia, surge como uma região estratégica para o desenvolvimento da cultura do trigo, possibilitando a descentralização do cultivo deste cereal da região Sul do país. Outro fator preponderante é a lei do vazio sanitário da soja vigente em toda região, influenciando os agricultores a utilizarem as áreas com outras culturas, como o trigo.

O trigo no Brasil Central é cultivado na modalidade de sequeiro, com início da semeadura em fevereiro até a primeira quinzena de março, e trigo irrigado com semeadura em meados de abril até final de maio. No sistema de sequeiro a produtividade média varia de 1,5 a 3,0 t ha⁻¹, com lavouras atingindo até 4,5 t ha⁻¹. O cultivo de sequeiro apresenta a vantagem

de menor custo de produção, pois não existe a necessidade de realizar irrigação, uma vez que neste cultivo aproveitam-se as precipitações pluviais do final do período chuvoso. A área potencial para o cultivo de trigo de sequeiro é bastante extensa, podendo chegar a quatro milhões de hectares na região do Cerrado. Entretanto, a alta temperatura constitui o principal fator de redução do potencial produtivo dessa cultura (SOUZA & RAMALHO, 2001; CARGNIN et al., 2006), aliado a reduzida disponibilidade de cultivares adaptadas para essa condição de cultivo.

De acordo com FOKAR et al. (1998) a temperatura elevada é o fator de maior estresse ambiental que limita a produtividade na cultura do trigo. Dessa forma, o desenvolvimento de cultivares tolerantes a altas temperaturas é um dos principais objetivos dos programas de melhoramento de trigo (Machado et al., 2010). Segundo WARDLAW & WRIGLEY (1994), a incorporação de genes que conferem tolerância ao calor em cultivares comerciais é a forma mais eficiente de aumentar a produtividade de trigo em ambientes com temperaturas elevadas. Trabalhos vêm sendo desenvolvidos sob condições de altas temperaturas em ambientes controlados (FOKAR et al. 1998; SHAH & PAULSEN, 2003; RANE & NAGARAJAN, 2004; YANG et al., 2002) e também em campo (KHANNA-CHOPRA & VISWANATHAN, 1999; SOUZA, 1999; RANE & NAGARAJAN, 2004; CARGNIN et al., 2006) visando identificar genótipos tolerantes ao calor.

Diante do exposto, o objetivo desta revisão bibliográfica é caracterizar o estresse por altas temperaturas e apresentar as principais características empregadas nos programas de melhoramento para tolerância a esse tipo de estresse em trigo.

DESENVOLVIMENTO

O estresse térmico é definido como o aumento da temperatura acima do valor crítico, por período de tempo suficiente para causar danos irreversíveis ao crescimento e

desenvolvimento das plantas (SOUZA et al., 2011). Segundo os mesmos autores, desvio dos valores de temperatura, acima da faixa ótima, implica em alterações nos diversos processos metabólicos, que em casos extremos culminam com a morte prematura das plantas. A temperatura ótima para o desenvolvimento de trigo está na faixa de 18-24°C, dessa forma, períodos curtos de exposição do trigo a temperaturas superiores a esta faixa, principalmente superior aos 30°C, proporcionam perdas significativas no rendimento de grãos e redução da qualidade dos mesmos (STONE & NICOLAS, 1994).

O excesso de calor, além de induzir perdas quantitativas e qualitativas na produção, encurta a duração do ciclo, reduz a área foliar, a estatura e a percentagem de fecundação das flores, acelera o período de enchimento e a senescência, além de diminuir o peso médio dos grãos do trigo. A fotossíntese é um dos processos fisiológicos mais sensíveis ao calor (DEMIREVSKA-KEPOVA et al., 2005), principalmente por causa da sensibilidade da membrana do tilacóide, com redução da produção de clorofila (RISTIC et al., 2007). Em contrapartida, a respiração aumenta acentuadamente com a elevação da temperatura (TAIZ & ZEIGER, 2004). Como consequência, ocorre redução na síntese de amido e na deposição do mesmo nos grãos, afetando negativamente a produtividade (HARDING et al., 1990). A tolerância ao estresse por calor esta associada à capacidade de genótipos em manter as taxas fotossintéticas estáveis sob altas temperaturas (BLUM et al., 1994).

Os primeiros reflexos dos efeitos do estresse por altas temperaturas podem ser observados na fase de germinação e emergência das plântulas. Nesta fase, temperaturas superiores aos 35°C influenciam na mobilização das reservas, afetando as enzimas envolvidas na hidrólise do amido, suprimindo os nutrientes no embrião, afetando a capacidade e velocidade de germinação e também o vigor, e assim, prejudicando o estabelecimento das plântulas (ESSEMINE et al., 2010). Imediatamente após a

emergência, altas temperaturas do solo têm efeitos deletérios profundos sobre o potencial de crescimento, ocorrendo redução no desenvolvimento das raízes e dos perfilhos (SOUZA, 1999).

A redução do ciclo total da planta, ocasionada pelas altas temperaturas, é mais acentuada na fase vegetativa, ou seja, da emergência ao início da diferenciação floral, além de reduções da altura das plantas e na área foliar. A redução na área foliar é resultado do menor tamanho das folhas, acrescida do menor número de folhas e de perfilhos por planta (SOUZA, 1999). Segundo ZHONG-HU & RAJARAM (1994) no hemisfério norte sementeiras tardias de trigo frequentemente são acompanhadas com temperaturas superiores aos 30°C que reduzem os estágios de desenvolvimento, a estatura de planta, bem como a produção de biomassa. Também em regiões de clima quente ou em sementeiras tardias, no Hemisfério Norte. No trabalho de revisão de PORTER & GAWITH (1999) foi constatado que temperaturas superiores a 25°C inibem a formação de novas folhas, além de paralisar o desenvolvimento das mesmas, em trigos também cultivados no Hemisfério Norte. Estes autores observaram que estas temperaturas também reduzem o crescimento e alongamento do colmo, resultando em plantas de estatura reduzida.

O surgimento dos primeiros perfilhos está intimamente associado com a emergência da folha, sendo que o aparecimento do primeiro somente ocorre após a formação completa da terceira folha, encerrando o desenvolvimento antes da antese. Este fato é comprovado com o início do espigamento, que em presença de estresse por altas temperaturas, além de reduzir o período de florescimento, provoca uma redução drástica no número de perfilhos por planta, que ocorre em função da competição pelos recursos, sendo que os carboidratos produzidos pelas plantas são direcionados, quase que exclusivamente, para as espigas visando à formação e o enchimento dos grãos (KLEPER et al., 1998). HOSSAIN et al. (2012) observaram que temperaturas

maiores que 30°C na fase vegetativa proporcionam perfilhos em menor quantidade e, afetando negativamente a produção de grãos, uma vez que as plantas não conseguem se recuperar do estresse submetido.

O período reprodutivo do trigo surge quando as plantas apresentam de 2 a 4 folhas visíveis, caracterizado pelo estágio de iniciação da espiguetas terminal, onde ocorre a definição do número potencial de espiguetas por planta (RODRIGUES et al. 2011), etapa esta altamente sensível a temperatura (SOUZA, 1999; FAROOQ et al., 2011). Temperaturas superiores a 25°C nesta fase afetam a formação do número de espiguetas e do número de grãos por espiguetas, interferindo na diferenciação dos componentes da espiga e na fecundação das flores, (KLEPER et al., 1998; PORTER & GAWITH, 1999).

O estresse por altas temperaturas afeta negativamente vários caracteres em trigo, com ênfase para os caracteres dias entre a emergência e o florescimento, e dias entre a emergência e a maturação, provocando reduções de 65 e 81 dias, respectivamente (YILDIRIM & BAHAR, 2010). Em outro trabalho o efeito da temperatura elevada antecipou em 20 dias a antese em genótipos de trigo sementeiras em épocas tardias, com presença de temperaturas elevadas na fase reprodutiva (AYENEHET al., 2002). Já a ocorrência de calor durante a antese aumenta a esterilidade das flores, afetando o número de grãos por espiga (FAROOQ et al., 2011) até provocar a esterilidade completa (NEILSON et al., 2010). Aumentos de temperaturas de 15/10°C (diurno/noturno) para 21/16°C reduziu de 60 para 36 dias a duração do enchimento de grãos, reduzindo para 22 dias quando a temperatura aumentou para 30/25°C, afetando significativamente também o peso de grãos (STRECK, 2005). Resultado similar também foi verificado por MAJOUL et al. (2003) e FAROOQ et al. (2011). A senescência precoce da folha tem sido considerada como uma expressão da sensibilidade a altas temperaturas, reduzindo a área foliar ativa implicando em redução da

fotossíntese e, conseqüentemente, redução da produção de grãos (SOUZA, 1999).

O estresse térmico após a antese induziu o desenvolvimento de grãos enrugados e com peso reduzido, afetando a força de glúten, e principalmente, diminuindo a qualidade da farinha (DIAS et al., 2008). A temperatura elevada tem sido identificada como um dos fatores ambientais que afetam a qualidade do trigo (MAJOUL et al., 2003), principalmente na fase de enchimento de grãos, comprometendo o conteúdo de proteínas, classificadas em metabólicas (globulinas e albuminas) e estruturais ou de reserva (gliadinas e gluteninas). As proteínas de reserva são as mais importantes para a qualidade industrial, pois associam a elasticidade das gluteninas e extensibilidade (ou viscosidade) das gliadinas, determinando o comportamento da massa. Altas temperaturas provocam efeitos deletérios sobre a qualidade da massa (NEILSON et al., 2010), alterando a relação de gliadinas e gluteninas, aumentando a síntese de gliadinas enquanto que a síntese de gluteninas se mantém estável (MAJOUL et al., 2003).

A compreensão e avaliação dos mecanismos bioquímicos e fisiológicos em âmbito celular, molecular e morfológico, em complemento aos métodos tradicionais de seleção, constituem alternativas para selecionar genótipos tolerantes ao estresse de calor (SOUZA et al., 2011). A capacidade das plantas de sobreviverem e, principalmente, produzir elevados rendimentos de grãos é considerado como o principal mecanismo de tolerância ao calor (WAHID et al., 2007). Algumas alterações e mecanismos que possibilitem que as plantas possam enfrentar o estresse de calor podem ser caracterizadas conforme WAHID et al. (2007):

- Características de tolerância: stay-green, termoestabilidade de membrana, proteínas de choque térmico, além da atividade antioxidante (FAROOQ et al., 2012; ESSEMEINE et al., 2010).

- Características de escape: depressão da temperatura do dossel (redução da

temperatura de órgãos da planta) e precocidade.

Stay-Green: O caráter stay-green é caracterizado por prolongamento na duração da área verde dos colmos e das folhas, determinando que a fase de senescência se estenda (SILVA et al., 2008). Na presença de estresse térmico a senescência foliar aumenta principalmente nas fases de pós-florescimento e enchimento de grãos (FAROOQ et al., 2011), com isso, identificar genótipos tolerantes a senescência foliar, ou seja, com a presença do caráter "stay-green", demonstra ser uma eficiente estratégia no melhoramento para tolerância ao calor (AL-KARAKI, 2012). Colaborando com este fato, FOKAR et al. (1998b) sugerem que o atraso na senescência foliar pode ser considerado como característica genética indicadora de tolerância ao calor, em função de favorecer a maior capacidade de enchimento de grãos sob temperaturas elevadas.

Termoestabilidade de Membrana: A termoestabilidade de membrana tem sido muito utilizada em estudos de tolerância ao calor, sendo uma característica herdável (FOKAR et al., 1998) e com alta correlação com rendimento de grãos (REYNOLDS et al., 2001) e índice de tolerância ao calor (DHANDA & MUNJAL, 2006). O rompimento da membrana celular possibilita a fuga de eletrólitos das células para o meio e a concentração destes é quantificada pela condutância elétrica (SOUZA et al., 2011), sendo que a menor condutividade elétrica indica maior tolerância ao calor. Estudando a termoestabilidade de membrana DIAS et al. (2010) identificaram genótipos tolerantes ao estresse térmico através da alteração de alguns ácidos graxos. DHANDA & MUNJAL (2006) identificaram genótipos com capacidade geral de combinação para termoestabilidade de membrana, que podem ser utilizados em hibridações artificiais visando à seleção de populações tolerantes ao calor.

Proteínas de Choque Térmico: Quando o trigo é submetido ao estresse

térmico ocorre redução na síntese de proteínas (BLUMENTHAL et al., 1994), afetando a inibição e degradação das mesmas, porém algumas proteínas, denominadas de HSPs (proteínas de choque térmico), são induzidas, podendo muitas vezes melhorar o seu desempenho quando expostas as altas temperaturas (XU et al., 2011). Os mesmos autores apresentam algumas HSPs associadas com tolerância ao calor em trigo. Essas proteínas, juntamente com seus fatores de transcrição de choque térmico (HSFs), estão envolvidas em mecanismos moleculares de tolerância a altas temperaturas, agindo como chaperonas moleculares pela manutenção da homeostase do dobramento de proteínas. Em função dessas propriedades, as proteínas são mantidas intactas, sem modificações em suas estruturas e vias metabólicas.

Atividade antioxidante: Na presença de temperaturas elevadas, as plantas desenvolvem reações defensivas como a ativação de vários genes responsáveis pela síntese de um conjunto de substâncias, entre elas as peroxidases, enzimas que favorecem a oxidação das células produzindo radicais livres que agem nas membranas celulares e proteínas causando danos ou morte celular (ESSEMINE et al., 2010). SAIRAM et al. (2000) relatam que o estresse térmico favorece o surgimento de espécies ativas ao oxigênio (EROS) como o radical superóxido (O_2^-), o radical hidroxila (OH^-) e o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) que constituem o estresse oxidativo, causam peroxidação lipídica, conseqüentemente provocando injúrias na membrana, degradação e inativação de proteínas e rompimento da estrutura do DNA.

A eliminação das EROS é um dos principais mecanismos de defesa das plantas, sendo realizada pela presença de enzimas antioxidantes (superóxido dismutase, ascorbato peroxidase, glutathione redutase e catalase) e por metabólitos secundários da própria planta (glutathione, ácido ascórbico e carotenóides). ALLAKHVERDIEV et al. (2008) relatam que

a presença de enzimas antioxidantes nas plantas representa papel importante na proteção das mesmas contra o estresse de altas temperaturas. SAIRAM et al. (2000), comparando genótipos tolerantes e suscetíveis ao estresse de calor, comprovaram que os genótipos tolerantes apresentavam maior conteúdo de antioxidantes endógenos (superóxido dismutase, ascorbato peroxidase e catalase) além de menor teor de H_2O_2 e peroxidação lipídica.

Depressão da temperatura do dossel: É definida pela diferença da temperatura do dossel com a temperatura do ar ambiente, onde o grau de resfriamento reflete a taxa de evapotranspiração da planta, ou seja, quanto maior a diferença de temperatura maior é a tolerância ao calor. Dessa forma, as plantas tolerantes são capazes de manter a temperatura dos órgãos em níveis normais, bem como as atividades de respiração e transpiração, mesmo em condições de estresse. Medição direta da temperatura das plantas com auxílio de termômetros infravermelhos portáteis demonstra ser uma ferramenta rápida, fácil e eficiente na avaliação de genótipos sob estresse de calor (ALI et al., 2010). Para o estudo do estresse térmico, o ideal é realizar irrigações artificiais dois a três dias antes das aferições, realizando estas sempre nos horários entre 12 e 15h e de preferência com ausência de nuvens, sendo a fase reprodutiva a mais adequada para a mensuração (AYENEH et al., 2002).

A depressão da temperatura do dossel tem sido utilizada para estimar o efeito do estresse térmico em trigo, pois apresenta correlação com rendimento de grãos sob condições irrigadas, ou seja, para evitar o confundimento com o estresse hídrico (REYNOLDS et al., 1994). AYENEH et al. (2002) avaliando a depressão da temperatura do dossel juntamente com a temperatura de depressão de outros órgãos como a folha bandeira, a espiga e o pedúnculo verificaram alta associação com rendimento de grãos. PIERRE et al. (2010) indicaram ganhos genéticos para a

temperatura do dossel utilizando o melhoramento convencional, identificando presença de efeitos epistáticos e de dominância para essa característica, de forma que sua utilização é mais confiável em gerações avançadas, por exemplo: famílias derivadas das gerações F₄ e F₅, as quais apresentam reduzidas frequências de loco em heterozigose.

Precocidade: em regiões produtoras de trigo no hemisfério norte, que apresentam problemas de altas temperaturas durante o enchimento de grãos, o desenvolvimento de genótipos precoces que apresentem longos períodos da emergência ao florescimento, seguido por um período curto da floração à maturação fisiológica, porém, com elevadas taxas de enchimento de grãos, representa uma característica de escape ao estresse térmico, dessa forma é possível obter genótipos com alto potencial produtivo (AL-KARAKI, 2012).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Uma das possibilidades do aumento da produção de trigo no Brasil, visando garantir a auto-suficiência, é o desenvolvimento de genótipos tolerantes ao estresse por altas temperaturas, principalmente voltados para regiões promissoras, como o Brasil Central que oferece áreas para expansão da cultura. Conhecer e compreender os efeitos e as alterações do estresse por altas temperaturas sobre o desenvolvimento das plantas de trigo, bem como as características utilizadas na identificação de genótipos tolerantes demonstra ser um critério eficiente de seleção de genótipos tolerantes em programas de melhoramento genético. Dessa forma, o conhecimento dos mecanismos de resposta e tolerância das plantas ao estresse por altas temperaturas possibilitará o desenvolvimento de genótipos com elevados rendimentos em condições de estresse térmico.

AGRADECIMENTO

Os autores agradecem o CNPq, a CAPES e a FAPEMIG pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALI, M.B.; IBRAHIMA, A.M.H.; HAYSA, D.B. et al. Wild tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) response to heat stress. **Journal of Crop Improvement**, v.24, n.3, p.228-243, 2010.

AL-KARAKI, G.N. Phenological development yield relationships in durum wheat cultivars under late-season high-temperature stress in a semiarid environment. **ISRN Agronomy**, v.2012, 7p., 2012.

ALLAKHVERDIEV, S.I.; KRESLAVSKI, V.D.; KLIMOV, V.V. et al. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. **Photosynthesis Research**, v.98, p.541-550, 2008.

AYENEH, A.; VAN GINKEL, M.; REYNOLDS, M.P. et al. Comparison of leaf, spike, peduncle and canopy temperature depression in wheat under heat stress. **Field Crops Research**, v.79, n.2-3, p.173-184, 2002.

BLUM, A.; SINMENA, B. Wheat seed endosperm utilization under heat stress and its relation to thermotolerance in the autotrophic plant. **Field Crops Research**, v.37, n.3, p.185-191, 1994.

BLUMENTHAL, C.; WRIGLEY, C.W.; BATEY, I.L. et al. The heat-shock response relevant to molecular and structural changes in wheat yield and quality. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.21, p.901-909, 1994.

BRAGAGNOLO, C.; SBRISSIA, G.F.; MAFIOLETTI, R.L. Triticultura brasileira - desafios e perspectivas. In: ____AGRIANUAL – **Anuário da**

Agricultura Brasileira. São Paulo: Agra FNP – Instituto FNP, 2007.

CARGNIN, A.; SOUZA, M.A.; DIAS, D.C.F. et al. Tolerância ao estresse de calor em genótipos de trigo na fase de germinação. **Bragantia**, v.65, p.245-251, 2006

CONAB – Companhia Nacional de Abastecimento. **Disponível em:** <http://www.conab.gov.br>. Acesso em 28 de Abril de 2012.

DEMIREVSKA-KEPOVA, K.; HÖLZER, R.; SIMOVA-STOILOVA, L. et al. Heat stress effects on ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, rubisco binding protein and rubisco activase in wheat leaves. **Biologia Plantarum**, v.49, p.521-525, 2005.

DHANDA, S.S.; MUNJAL, R. Inheritance of cellular thermotolerance in bread wheat. **Plant Breeding**, v.125, p.557-564, 2006.

DIAS, A.S.; BAGULHO, A.S.; LIDON, F.C. Ultrastructure and biochemical traits of bread and durum wheat grains under heat stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.20, n.4, p.323-333, 2008.

DIAS, A.S.; BARREIRO, M.G.; CAMPOS, P.S. et al. Wheat cellular membrane thermotolerance under heat stress. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.196, p.100-108, 2010.

ESSEMINE, J.; AMMAR, S.; BOUZID, S. Impact of heat stress on germination and growth in higher plants: physiological, biochemical and molecular repercussions and mechanisms of defence. **Journal of Biological Sciences**, v.10, n.6, p.565-572, 2010.

FAROOQ, M.; BRAMLEY, H.; PALTA, J.A. et al. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v.30, n.6, p.491-507, 2011.

FOKAR, M.; BLUM, A.; NGUYEN, H.T. Heat tolerance in spring wheat. II. Grain filling. **Euphytica**, v.104, p.9-15, 1998b.

FOKAR, M.; NGUYEN, H.T.; BLUM, A. Heat tolerance in spring wheat. I. Estimating cellular thermotolerance and its heritability. **Euphytica**, v.104, p.1-8, 1998.

HARDING, S.A.; GUIKEMA, J.A.; PAULSEN, G.M., Photosynthetic decline from high temperature stress during maturation of wheat. II. Interaction with source and sink processes. **Plant Physiology**, v.92, n.3, p.654–658, 1990.

HOSSAIN, A.; SARKER, M.A.Z.; SAIFUZZAMAN, M. et al. Evaluation of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Under Heat Stress: Yield and Heat Susceptibility Index. **Journal of Stress Physiology & Biochemistry**, v.8, n.1, p.77-94, 2012.

KHANNA-CHOPRA, R.; VISWANATHAN, C. Evaluation of heat stress tolerance in irrigated environment of *T. aestivum* and related species. I. Stability in yield and yield components. **Euphytica**, v.106, p.169-180, 1999.

KLEPER, B.; RICKMAN, R.W.; WALDMAN, S. et al. The physiological life cycle of wheat: its use in breeding and crop management. **Euphytica**, v.100, n.1, p.341-347, 1998.

MACHADO, J.C.; SOUZA, M.A.; OLIVEIRA, D.M. et al. Recurrent selection as breeding strategy for heat tolerance in wheat. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.10, p.9-15, 2010.

MAJOUL, T.; BANCEL, E.; TRIBOÏ, E. et al. Proteomic analysis of the effect of heat stress on hexaploid wheat grain: Characterization of heat-responsive proteins from total endosperm. **Proteomics**, v.3, p.175-183, 2003.

NEILSON, K.A.; GAMMULLA, C.G.; MIRZAEI, M. et al. Proteomic analysis of

temperature stress in plants. **Proteomics**, v.10, p.828-845, 2010.

PIERRE, C.S.; CROSSA, J.; MANES, Y. et al. Gene action of canopy temperature in bread wheat under diverse environments. **Theoretical and Applied Genetics**, v.120, p.1107-1117, 2010.

PORTER, J.R.; GAWITH, M. Temperatures and the growth and development of wheat: a review. **European Journal of Agronomy**, v.10, p.23-36, 1999.

RANE, J.; NAGARAJAN, S. High temperature index - for field evaluation of heat tolerance in wheat varieties. **Agricultural Systems**, v.79, p.243-255, 2004.

REYNOLDS, M.P.; BALOTA, M.; DELGADO, M.I.B. et al. Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.21, p.717-730, 1994.

REYNOLDS, M.P.; NAGARAJAN, S.; RAZZAQUE, M.A. et al. Heat tolerance. In: REYNOLDS, M.P.; ORTIZ-MONASTERIO, J.I.; MCNAB, A. (Eds.) **Application of Physiology in Wheat Breeding**. CIMMYT, México, 2001. Cap.10. p.124-135.

RISTIC, Z.; BUKOVNIK, U.; PRASAD, P.V.V. Correlation between heat stability of thylakoid membranes and loss of chlorophyll in winter wheat under heat stress. **Crop Science**, v.47, p.2067-2073, 2007.

RODRIGUES, O.; HAAS, J.C.; COSTENARO, E.R. Manejo de trigo para alta produtividade II: caracterização ontogenética. **Revista Plantio Direto**, v.20, n.125, p.10-13, 2011.

SAIRAM, R.K.; SRIVASTAVA, G.C.; SAXENA, D.C. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: A mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. **Biologia Plantarum**, v.43, n.2, p.245-251, 2000.

SHAH, N.H.; PAULSEN, G.M. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. **Plant and Soil**, v.257, p.219-226, 2003.

SILVA, J.A.G.; CARVALHO, F.I.F.; HARTWIG, I. et al. Caráter stay-green e produtividade de grãos em trigo. **Bragantia**, v.67, n.1, p.161-167, 2008.

SOUZA, M.A. **Controle genético e resposta ao estresse de calor de cultivares de trigo**. 1999. 152p. Tese (Doutorado em genética e melhoramento de plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras.

SOUZA, M.A.; PIMENTEL, A.J.B.; RIBEIRO, G. Melhoramento para tolerância ao calor. In: FRITSCHÉ-NETO, R.; BORÉM, A. (Eds.) **Melhoramento de plantas para condições de estresses abióticos**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2011. cap.9. p.199-226.

SOUZA, M.A.; RAMALHO, M.A.P. Controle genético e tolerância ao estresse de calor em populações híbridas e em cultivares de trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.36, p.1245-1253, 2001.

STONE, P.J.; NICOLAS, M.E. Wheat cultivars vary widely in their responses of grain-yield and quality to short periods of post-anthesis heat-stress. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.21, p.887-900, 1994.

STRECK, N.A. Climate change and agroecosystems: the effect of elevated atmospheric CO₂ and temperature on crop growth, development, and yield. **Ciência Rural**, v.35, n.3, p.730-740, 2005.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Tradução de SANTARÉM, E.R. et al., 3 ed. Porto Alegre: Artmed, 2004.

VALERIO, I.P.; CARVALHO, F.I.F.; OLIVEIRA, A.C. et al. Fatores relacionados à produção e desenvolvimento de afilhos

RIBEIRO et al. Estresse por altas temperaturas em trigo: impacto no desenvolvimento e mecanismos de tolerância

em trigo. **Semina: Ciências Agrárias**, v.30, s.1, p.1207-1218, 2009.

WAHID, A.; GELANI, S.; ASHRAF, M. et al. Heat tolerance in plants: An overview. **Environmental and Experimental Botany**, v.61, p.199-223, 2007.

WARDLAW, I.F.; WRIGLEY, C.W. Heat tolerance in temperate cereals: An overview. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.21, p.695-703, 1994.

XU, Y.; ZHAN, C.; HUANG, B. Heat shock proteins in association with heat tolerance in grasses. **International Journal of Proteomics**, v.2011, p.1-11, 2011.

YANG, J.; SEARS, R.G.; GILL, B.S. et al. Growth and senescence characteristics associated with tolerance of wheat-alien amphiploids to high temperature under controlled conditions. **Euphytica**, v.126, p.185-193, 2002.

YILDIRIM, M.; BAHAR, B. Responses of some wheat genotypes and their F₂ progenies to salinity and heat stress. **Scientific Research and Essays**, v.5, n.13, p.1734-1741, 2010.

ZHONG-HU, H.; RAJARAM, S. Differential responses of bread wheat characters to high temperature. **Euphytica**, v.72, p.197-203, 1994.