

# EL FUTURO DE LOS CÍTRICOS

## Impacto del cambio climático en la citricultura

Damián Balfagón, Vicent Arbona y Aurelio Gómez-Cadenas

La citricultura actual está amenazada por el cambio climático. El incremento de las temperaturas, junto a la aparición de otros fenómenos climáticos adversos, modifica las condiciones ambientales de las regiones donde se han desarrollado las variedades cítricas actuales. Los efectos perjudiciales sobre la fisiología y producción de los cítricos que tienen estos factores ambientales adversos, como la sequía o la salinidad del suelo, se incrementarán debido a las altas temperaturas, lo que pondrá en riesgo la producción del cultivo y, en casos extremos, incluso la supervivencia de las plantas. El estudio de las respuestas de tolerancia de los cítricos al cambio climático puede mostrarnos las claves para desarrollar nuevas variedades de cítricos capaces de resistir las futuras condiciones ambientales y mantener la producción.

Palabras clave: altas temperaturas, fisiología vegetal, mejora genética, salinidad, sequía, cítricos.

### ■ INTRODUCCIÓN

Las plantas son organismos sésiles que han de adaptarse al entorno sin poder huir o resguardarse de las situaciones ambientales adversas. Frente al entorno cambiante, los vegetales activan mecanismos de respuesta genéticos, bioquímicos, fisiológicos y morfológicos y, así, sobrevivir y desarrollarse bajo condiciones subóptimas (Figura 1). Sin embargo, estas respuestas de adaptación tienen un coste fisiológico y energético para las plantas, que cuando forman parte de cultivos agrícolas se traduce en una reducción de la producción. Debido al cambio climático global, propiciado, entre otros factores, por el incremento de las emisiones de gases de efecto invernadero, la temperatura media del planeta está aumentando. No obstante, las consecuencias no se limitan a la temperatura, sino que se están produciendo importantes modificaciones de

todas las condiciones climáticas. Entre algunos de estos cambios, cabe destacar el incremento de los fenómenos meteorológicos extremos, que pueden resultar muy perjudiciales para la agricultura, como el aumento en la intensidad y frecuencia de las olas de calor, episodios de sequía severa o inundaciones derivadas de las lluvias torrenciales (IPCC, 2014).

Los cítricos pertenecen a la subfamilia Citroideae, dentro de la familia Rutaceae. La mayoría de las especies de cítricos cultivadas son del género *Citrus*, con origen en la antigua Asia desde donde se exportaron al sur de Europa y, desde allí, al resto del mundo. El cultivo de cítricos es uno de los

más importantes a nivel global; en la actualidad, se encuentran extensas plantaciones de cítricos en las regiones subtropicales de América (en ambos hemisferios), sur de Asia, sur de África y Australia. También

**«España es el sexto  
productor mundial de cítricos  
para consumo en fresco  
y el primer exportador  
mundial de naranjas,  
mandarinas y limones»**

#### CÓMO CITAR ESTE ARTÍCULO:

Balfagón, D., Arbona, V., & Gómez-Cadenas, A. (2021). El futuro de los cítricos: Impacto del cambio climático en la citricultura. *Metode Science Studies Journal*. <https://doi.org/10.7203/metode.12.20319>

hay importantes extensiones de cultivo en las zonas con clima mediterráneo, tanto en Europa como en otros continentes. España es el sexto productor mundial de cítricos para consumo en fresco y el primer exportador mundial de naranjas, mandarinas y limones. A nivel productivo y también comercial, el sello más distintivo de la oferta cítrica española es la mandarina/clementina, con un volumen que supera cada temporada los dos millones de toneladas, y que se concentra, fundamentalmente, en las provincias de Valencia y Castellón. Durante las últimas campañas, España superó la producción de 6,4 millones de toneladas de frutos cítricos. La exportación española de cítricos supera los 3,7 millones de toneladas, de las cuales el 68 % corresponden a la Comunidad Valenciana, lo que pone de manifiesto que la citricultura representa una de las primeras partidas de ingresos en el capítulo general de las exportaciones nacionales. Según los datos recogidos en la Encuesta sobre Superficies y Rendimientos de Cultivos (ESYRCE de 2020), España cuenta con más de 300.000 hectáreas plantadas de cítricos, de las cuales más de la mitad corresponden a la Comunidad Valenciana.

### «La citricultura tendrá que hacer frente a un aumento de los períodos de sequía, a la salinización y degradación del suelo y al incremento de las temperaturas»

En la citricultura actual, los árboles cultivados son, en realidad, la combinación de dos vegetales, una variedad productora que se injerta sobre un patrón o portainjerto, que conforma la parte inferior del tronco y el sistema radicular. Uno de los principales motivos para utilizar esta técnica de cultivo es la existencia de variedades de gran valor agronómico y buena producción (período de producción y tamaño, cantidad y calidad organoléptica del fruto), que, sin embargo, no suelen tener buenas cualidades de tolerancia a salinidad, sequía, pH alto, inundaciones o plagas. La combinación de un portainjerto con un sistema radicular muy resistente y una variedad de producción de elevada calidad pueden ofrecer garantías de durabilidad del árbol y mejoras en la producción y manejo del cultivo. Esta técnica también permite adelantar la producción en varios años.

En general, los cítricos se adaptan bien a diferentes climas, pero su crecimiento se ve limitado por las bajas temperaturas y heladas. En las regiones mediterráneas, el incremento de las temperaturas provocado por el cambio climático producirá una mayor evapotranspira-



Ilustración: Vecteezy.com

Figura 1. Principales factores de estrés abiótico en el cultivo de los cítricos. Debido al cambio climático, la temperatura media del planeta está aumentando, pero las consecuencias para la citricultura no se limitan a la temperatura. Entre alguno de estos cambios, cabe destacar el incremento de los fenómenos meteorológicos extremos, episodios de sequía severa o inundaciones derivadas de las lluvias torrenciales. En las regiones mediterráneas, además, el incremento de la temperatura tendrá como consecuencia un aumento de las necesidades de irrigación, lo que, a causa de la mayor presión sobre los acuíferos, provocará una salinización de estos en muchas zonas de cultivo. Todos estos factores tienen consecuencias negativas para el cultivo de los cítricos.

ción, un descenso de las precipitaciones y, en consecuencia, un aumento de las necesidades de irrigación, en un cultivo que de por sí ya tiene una alta demanda de riego. El incremento de la irrigación supone, para muchas zonas de cultivo, mayor presión sobre los acuíferos, que, a su vez, provoca la salinización de estos debido a una mayor intrusión de agua marina, especialmente en las zonas costeras como la cuenca mediterránea. Además, el uso prolongado de agua salinizada para el riego produce una degradación permanente del suelo debido a la dispersión de los agregados que lo componen. En general, a consecuencia del cambio climático,



fotos: Damián Balligón, Vicent Arbona y Aurelio Gómez-Cadenas

Figura 2. Entre los factores abióticos más perjudiciales para la producción cítricola se encuentran las variaciones extremas de temperatura, la sequía, las inundaciones o la salinidad del agua de riego y del sustrato, todos ellos factores ligados con el cambio climático. En las imágenes, efectos del estrés abiótico en cítricos. De izquierda a derecha y de arriba a abajo: defoliación del árbol debido a la salinidad del sustrato; amarilleamiento y plegamiento de hojas causado por la sequía; abscisión de hojas y frutos a causa de la sequía y las altas temperaturas, y amarilleamiento foliar a causa de la inundación prolongada.

la citricultura tendrá que hacer frente a un aumento en la frecuencia e intensidad de los períodos de sequía, a la salinización y degradación de los suelos de cultivo y al incremento de las temperaturas.

#### ■ INTERACCIÓN DEL AMBIENTE CON EL DESARROLLO DE LOS CÍTRICOS

Entre los factores abióticos<sup>1</sup> más perjudiciales para la producción cítricola se encuentran las variaciones

extremas de temperatura, la sequía, las inundaciones o la salinidad del agua de riego y del sustrato, todos ellos factores ligados como hemos visto con el cambio climático (Figura 2). Las altas temperaturas afectan a las plantas de los cítricos y provocan un incremento de la transpiración y la fotosíntesis, desestabilizando las membranas celulares y originando un incremento del daño oxidativo. El rango óptimo de temperatura para el cultivo de los cítricos se estima entre 22-34 °C. Temperaturas por encima de este rango provocan la abscisión de frutos y/o la reducción de su tamaño. También se ven afectados parámetros de calidad organoléptica del fruto como el contenido total de sólidos solubles (TSS)

<sup>1</sup> Los factores abióticos son aquellos que no proceden de la interacción de la planta con otros seres vivos.

y la acidez total (TTA), que disminuyen notablemente, lo que deprecia el valor comercial de la cosecha.

Sin embargo, mientras el tamaño de los frutos sí se ve perjudicado, el crecimiento vegetativo de los cítricos, es decir, de la planta, no parece verse tan afectado por las altas temperaturas, y diferentes especies de cítricos soportan temperaturas por encima de los 40 °C sin mostrar efectos fisiológicos ni bioquímicos perjudiciales (Pereira et al., 2017; Zandalinas et al., 2016; Zandalinas et al., 2017). Los cítricos cuentan con diversas respuestas de aclimatación a las altas temperaturas. Por otra parte, el cambio climático aumenta la probabilidad de episodios de frío extremo aunque sean de corta duración y un descenso de las temperaturas pronunciado o heladas pueden suponer pérdidas en la producción, sobre todo si estos episodios ocurren en el periodo de floración, en el que el árbol es especialmente sensible a las bajas temperaturas.

Otro de los fenómenos asociados al cambio climático, como hemos señalado, serán los episodios de sequía severa. La falta de agua disponible para los cítricos afecta negativamente a su crecimiento y a los procesos reproductivos. Esto deriva, consecuentemente, en una menor producción. El déficit hídrico durante el periodo de formación y crecimiento del fruto provoca una disminución del tamaño y la calidad de este y aumenta las pérdidas por abscisión (Romero et al., 2006). Los cítricos responden a este estrés mediante el cierre estomático, para reducir la transpiración y minimizar la pérdida de agua. Del mismo modo, se reduce la captación de CO<sub>2</sub> y, por tanto, la fotosíntesis, lo que puede desestabilizar la cadena de transporte de electrones y causar un aumento del daño oxidativo. Otro efecto de la falta de agua en el sustrato es que la presión osmótica a la que se ven expuestas las plantas aumenta y dificulta la capacidad de mantener el flujo hídrico hacia los tejidos. Para contrarrestar esto, los cítricos acumulan compuestos osmoprotectores tales como sales inorgánicas, el aminoácido prolina o carbohidratos como la rafinosa (Gimeno et al., 2009). La reducción de la transpiración y la acumulación de compuestos osmoprotectores son parte de una batería de diferentes estrategias fisiológicas y bioquímicas frente al déficit hídrico. Otras respuestas vegetales abarcan variaciones en la elasticidad de la pared celular, sobreaumulación de fitohormonas o aumento de la actividad antioxidante celular (Balfagón, Zandalinas et al., 2019; Gonçalves et al., 2016). Todas estas respuestas permiten a la planta superar las condiciones adversas pero



Generalitat Valenciana

### «Las consecuencias del aumento de la temperatura pueden comprometer la capacidad de las plantas para tolerar otros factores ambientales»

el esfuerzo fisiológico no es gratuito y, si se perpetúa, con el tiempo afecta negativamente a la cosecha y al crecimiento del árbol.

Las elevadas concentraciones salinas en el agua de riego, debidas a la salinización de los acuíferos y pozos de riego, afectan a los cítricos a diferentes niveles. En primer lugar, reducen la germinación de las semillas y el crecimiento vegetativo. Además, provocan clorosis, necrosis y, finalmente, abscisión de las hojas (Gómez-Cadenas et al., 2015) y, por tanto, reducen la superficie total foliar. En segundo lugar, altas concentraciones de sal en el agua de riego o en el suelo provocan desajustes nutricionales y acumulación del ion Cl<sup>-</sup>, tóxico para los cítricos, en las hojas. Finalmente, el estrés salino induce reducción de la apertura estomática, en parte por la señalización de la fitohormona ácido abscisico (ABA), y el descenso de la actividad fotosintética (Gómez-Cadenas et al., 2015; López-Climent et al., 2008). La alteración de la fotosíntesis desajustaría la cadena de transporte de electrones y aumentaría la producción de especies reactivas del oxígeno (ROS) (Arbona et al., 2003). Además, debido a la reducción de



la fotosíntesis podría activarse el proceso de fotorrespiración en los peroxisomas, dando lugar a la producción de más moléculas oxidativas como el H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>.

Otra consecuencia palpable del cambio climático es el aumento del número y duración de los episodios de lluvias torrenciales. La inundación prolongada del suelo que provocan estas lluvias tiene numerosas consecuencias negativas en los cultivos. El efecto principal es la reducción de la cantidad de oxígeno disponible para la planta en el sustrato, aunque también tiene otros efectos en la composición química del suelo que afectan a su interacción con las plantas (cambios en el potencial redox, cambios en la disponibilidad de nutrientes presentes o en la microbiota; Sauter, 2013). Entre los efectos de la inundación en los cítricos destacan la inhibición del crecimiento y desarrollo de la planta, el amarilleamiento y abscisión foliar y la muerte del tallo.

Estos síntomas se explican en parte por la reducción de la transpiración y fotosíntesis, la acidificación del apoplasto y la reducción del potencial hídrico (Vincent et al., 2020). Algunas especies de plantas cultivadas (como el arroz, la soja, el tomate, etc.) han desarrollado diferentes mecanismos de adaptación frente a la inundación como el desarrollo de raíces aéreas, elongación del tallo o la formación de aerénquima, tejido parenquimático vegetal por el que pueden circular gases. Sin embargo, los cítricos no poseen ninguna adaptación específica al encharcamiento prolongado y las diferencias observadas entre variedades y portainjertos se han atribuido a variaciones en la capacidad de mantener la transpiración y la fotosíntesis (Arbona et al., 2009). En general, los genotipos más vigorosos y con mayor transpiración han presentado una mayor capacidad de tolerancia a periodos de inundación prolongados. En el caso de los portainjertos, estos transfieren esta mayor tolerancia a la variedad injertada.

#### ■ LA AMENAZA DEL INCREMENTO DE TEMPERATURAS

El incremento previsto de las altas temperaturas en las regiones de cultivo de los cítricos no resulta una ame-

naza directa para el crecimiento y desarrollo de las plantas. Sin embargo, sí que es perjudicial para la formación y desarrollo del fruto. Además, las consecuencias derivadas de este aumento de la temperatura pueden comprometer la capacidad de las plantas para tolerar otros factores ambientales cambiantes. Las mayores necesidades hídricas de los cultivos, causadas por las altas temperaturas, derivan en una mayor vulnerabilidad frente a la sequía; además, aumenta la cantidad de agua de riego necesaria para conseguir un manejo adecuado del cultivo y esto, en muchas ocasiones, supone una sobreexplotación de los acuíferos, intrusión de aguas salinas en estos y, finalmente, salinización de la tierra de cultivo. Por tanto, es muy frecuente que, junto al estrés por altas temperaturas, aparezcan otras condiciones adversas para la planta derivadas de una deficiencia hídrica o de la utilización de aguas salinas para el riego. Numerosos estudios han demostrado que dos o más estreses que afectan a una planta simultáneamente producen una nueva situación de estrés a la cual la planta responde de manera específica (revisado en Balfagón et al., 2020, y Zandalinas et al., 2018). En ocasiones la concurrencia de múltiples estreses puede tener un efecto positivo sobre el desarrollo de las plantas, aunque la mayoría de estudios indica que la combinación de estreses puede ser mucho más dañina para las plantas que los estreses individuales. En concreto, en cítricos se ha visto que condiciones tolerables de sequía o salinidad, aplicadas de manera individual, se vuelven letales en combinación con altas temperaturas (Balfagón, Zandalinas et al., 2019; Zandalinas et al., 2016). Esto supone un peligro para la citricultura en muchas de las zonas del mundo donde actualmente es un cultivo principal, ya que son regiones en las que se espera un aumento medio de las temperaturas y el riesgo de sequía o salinización es muy alto. En la cuenca mediterránea, donde se sufren periodos de sequía largos y la irrigación es clave para el sustento de los campos, muchas zonas sufren estos problemas de salinización de las aguas subterráneas, derivada de la sobreexplotación de acuíferos y la intrusión del agua marina.

Entre las respuestas fisiológicas de los cítricos a la sequía se encuentran el cierre estomático y la reducción de la transpiración. De este modo las plantas consiguen mantener su estatus hídrico al reducir la pérdida de agua a la atmósfera. Sin embargo, esta respuesta es contraria a uno de los principales mecanismos de tolerancia a las altas temperaturas, que consiste en abrir estomas

el sustento de los campos, muchas zonas sufren estos problemas de salinización de las aguas subterráneas, derivada de la sobreexplotación de acuíferos y la intrusión del agua marina.

Entre las respuestas fisiológicas de los cítricos a la sequía se encuentran el cierre estomático y la reducción de la transpiración. De este modo las plantas consiguen mantener su estatus hídrico al reducir la pérdida de agua a la atmósfera. Sin embargo, esta respuesta es contraria a uno de los principales mecanismos de tolerancia a las altas temperaturas, que consiste en abrir estomas

**«Nos enfrentamos a un cambio del modelo climático en el que los cultivos pueden verse afectados al no darse las condiciones óptimas para las que se seleccionaron»**

LA CITRICULTURA FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO	
Amenazas	Adaptación
<ul style="list-style-type: none"> <li>Aumento del daño oxidativo</li> <li>Descenso de la fotosíntesis</li> <li>Menor crecimiento</li> <li>Mayor sensibilidad a la sequía</li> <li>Pérdida de la producción</li> <li>Salinización</li> <li>Deterioro del suelo de cultivo</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Conocimiento científico</li> <li>Mejora de variedades</li> <li>Mejora de portainjertos</li> <li>Técnicas de cultivo</li> <li>Optimización de recursos</li> </ul>



Figura 3. A causa del cambio climático, el cultivo de los cítricos puede sufrir problemas fisiológicos que lleven a una merma de la producción y de calidad de las cosechas. El conocimiento científico debe hacer frente a este reto y generar nuevas variedades y portainjertos que permitan la adaptación y sostenibilidad de los cítricos ante las nuevas condiciones ambientales.

e incrementar la transpiración para así refrigerar las hojas. Cuando las dos situaciones de estrés se dan al mismo tiempo, se produce un verdadero desafío para la supervivencia de la planta. Estudios recientes que analizaron la tolerancia de los portainjertos de cítricos a la combinación de sequía y altas temperaturas demostraron que los portainjertos que presentan una mayor tolerancia a esta situación de estrés combinado son los que mantienen altas tasas fotosintéticas y de transpiración, a pesar de la poca disponibilidad de agua. Así se consigue una adecuada refrigeración foliar que evite el daño derivado del calor (Zandalinas et al., 2016). Además de la respuesta fisiológica frente a la combinación de sequía y altas temperaturas, se han determinado respuestas bioquímicas importantes, como la activación del sistema enzimático antioxidante que reduce el daño oxidativo derivado del estrés o la acumulación de proteínas protectoras como las chaperonas (Balfagón et al., 2018; Zandalinas et al., 2017).

Por otra parte, la combinación de salinidad y altas temperaturas también supone un problema adicional para los cítricos. Uno de los principales mecanismos de tolerancia de los cítricos frente a la salinidad consiste en evitar la absorción radicular del ion tóxico  $Cl^-$  y su translocación a la parte aérea. Para ello, los cítricos minimizan su actividad fisiológica reduciendo la apertura estomática, la transpiración y absorción radicular de agua. Estas respuestas van en contraposición con las respuestas frente a las altas temperaturas. En un estudio reciente en el que se analizó la resistencia de un portainjerto con relativa tolerancia a la salinidad, cítrange Carrizo, a condiciones de estrés por calor y salinidad, se observó que prevalecían las respuestas fisiológicas

frente a las altas temperaturas. Es decir, se produjo una apertura estomática y alta transpiración para hacer frente al estrés por calor, pero esto propició una mayor acumulación foliar de  $Cl^-$  y, por tanto, mayor sensibilidad a la salinidad (Balfagón, Zandalinas et al., 2019).

#### ■ RETOS DEL FUTURO PARA LA CITRICULTURA

Las condiciones ambientales están en continuo cambio y las especies vegetales se han adaptado siempre a ello.

Sin embargo, nos enfrentamos a un cambio del modelo climático en el que los cultivos, clásicamente establecidos en una región del planeta por sus condiciones ambientales, pueden verse afectados al no darse las condiciones óptimas para las que se seleccionaron. Este es el caso del cultivo de cítricos, que puede sufrir problemas fisiológicos que lleven a una merma de la producción y la


calidad de las cosechas debido al cambio climático y a la concurrencia de factores ambientales de estrés como las altas temperaturas, la sequía, inundaciones o la salinización y empobrecimiento de los suelos.

El estudio del efecto de la combinación de estreses (manteniendo las altas temperaturas como factor común) sobre las plantas nos ha permitido conocer los mecanismos naturales de resistencia frente a situaciones de estrés complejas (Balfagón et al., 2020; Suzuki et al., 2014; Zandalinas et al., 2018). En los cítricos, una correcta regulación del intercambio gaseoso de las plantas que permita paliar los efectos de las altas temperaturas, la acumulación de compuestos antioxidantes junto con la reducción del daño oxidativo, un adecuado balance hormonal y la sobreexpresión de genes de tole-

**«Es imprescindible desarrollar nuevas variedades que mantengan la producción y calidad del fruto frente a fenómenos climáticos extremos»**

rancia clave son respuestas primordiales para tolerar periodos de combinación de altas temperaturas con sequía o elevada salinidad del agua de riego (Balfagón et al., 2018; Balfagón, Zandalinas et al., 2019; Zandalinas et al., 2016).

Pese a los avances en el conocimiento de los mecanismos de tolerancia de los cítricos a las condiciones de estrés combinadas, falta por evaluar otros factores abióticos y bióticos que podrían ser una amenaza para los cultivos durante los próximos años, de manera especial bajo un ambiente más caluroso. Algunas de estas situaciones de estrés ya se han evaluado en otras especies modelo y cultivos de interés agronómico y han mostrado los potenciales efectos negativos que podrían tener sobre la producción cítrica (Balfagón, Sengupta et al., 2019; Pandey et al., 2017).

El conocimiento desarrollado durante los últimos años ha de servir para generar nuevas variedades y portainjertos que permitan la adaptación y sostenibilidad de los cultivos de cítricos actuales (Figura 3). Por tanto, se antojan imprescindibles el desarrollo de nuevas variedades que mantengan la producción y la calidad del fruto frente a fenómenos climáticos extremos; el desarrollo de portainjertos más resistentes al calor, la sequía y el empobrecimiento de los suelos, y la aplicación de técnicas de cultivo que favorezcan la optimización del agua de riego y minimicen la degradación del suelo de cultivo. 

#### REFERENCIAS

- Arbona, V., Flors, V., Jacas, J., García-Agustín, P., & Gómez-Cadenas, A. (2003). Enzymatic and non-enzymatic antioxidant responses of Carrizo citrange, a salt-sensitive citrus rootstock, to different levels of salinity. *Plant & Cell Physiology*, 44(4), 388–394. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcg059>
- Arbona, V., López-Climent, M. F., Pérez-Clemente, R. M., & Gómez-Cadenas, A. (2009). Maintenance of a high photosynthetic performance is linked to flooding tolerance in citrus. *Environmental and Experimental Botany*, 66(1), 135–142. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.12.011>
- Balfagón, D., Sengupta, S., Gómez-Cadenas, A., Fritsch, F. B., Azad, R. K., Mittler, R., & Zandalinas, S. I. (2019). Jasmonic acid is required for plant acclimation to a combination of high light and heat stress. *Plant Physiology*, 181(4), 1668–1682. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00956>
- Balfagón, D., Zandalinas, S. I., Baliano, P., Muriach, M., & Gómez-Cadenas, A. (2018). Involvement of ascorbate peroxidase and heat shock proteins on citrus tolerance to combined conditions of drought and high temperatures. *Plant Physiology and Biochemistry*, 127, 194–199. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.03.029>
- Balfagón, D., Zandalinas, S. I., & Gómez-Cadenas, A. (2019). High temperatures change the perspective: Integrating hormonal responses in citrus plants under co-occurring abiotic stress conditions. *Physiologia Plantarum*, 165(2), 183–197. <https://doi.org/10.1111/ppl.12815>
- Balfagón, D., Zandalinas, S. I., Mittler, R., & Gómez-Cadenas, A. (2020). High temperatures modify plant responses to abiotic stress conditions. *Physiologia Plantarum*, 170(3), 335–344. <https://doi.org/10.1111/ppl.13151>
- Gimeno, J., Gadea, J., Forment, J., Pérez-Valle, J., Santiago, J., Martínez-Godoy, M. A., Yenush, L., Bellés, J. M., Brumós, J., Colmenero-Flores, J. M., Talón, M., & Serrano R. (2009). Shared and novel molecular responses of mandarin to drought. *Plant Molecular Biology*, 70, 403–420. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-948-1-2>
- Gómez-Cadenas, A., Vives, V., Zandalinas, S. I., Manzi, M., Sánchez-Pérez, A. M., Pérez-Clemente, R. M., & Arbona, V. (2015). Abscisic acid: A versatile

phytohormone in plant signaling and beyond. *Current Protein and Peptide Science*, 16(5), 413–434. <https://doi.org/10.2174/1389203716666150330130102>

- Gonçalves, L. P., Alves, T. F. O., Martins, C. P. S., de Sousa, A. O., dos Santos, I. C., Pirovani, C. P., Almeida, A. F., Filho, M. A. C., Gesteira, A. S., Soares Filho, Walter dos S., Girardi, E. A., & Costa, M. G. C. (2016). Rootstock-induced physiological and biochemical mechanisms of drought tolerance in sweet orange. *Acta Physiologiae Plantarum*, 38(7), 174. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2198-3>
- IPCC. (2014). *Climate change 2014: Synthesis report*. IPCC.
- López-Climent, M. F., Arbona, V., Pérez-Clemente, R. M., & Gómez-Cadenas, A. (2008). Relationship between salt tolerance and photosynthetic machinery performance in citrus. *Environmental and Experimental Botany*, 62(2), 176–184. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.08.002>
- Pandey, P., Irulappan, V., Bagavathiannan, M. V., & Senthil-Kumar, M. (2017). Impact of combined abiotic and biotic stresses on plant growth and avenues for crop improvement by exploiting physio-morphological traits. *Frontiers in Plant Science*, 8, 537. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00537>
- Pereira, F. F. S., Sánchez-Román, R. M., & Orellana González, A. M. G. (2017). Simulation model of the growth of sweet orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck) cv. Natal in response to climate change. *Climatic Change*, 143(1), 101–113. <https://doi.org/10.1007/s10584-017-1986-0>
- Romero, P., Navarro, J. M., Pérez-Pérez, J., García-Sánchez, F., Gómez-Gómez, A., Porras, I., Martínez, V., & Botía, P. (2006). Deficit irrigation and rootstock: Their effects on water relations, vegetative development, yield, fruit quality and mineral nutrition of Clementine mandarin. *Tree Physiology*, 26, 1537–1548. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.12.1537>
- Sauter, M. (2013). Root responses to flooding. *Current Opinion in Plant Biology*, 16(3), 282–286. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.03.013>
- Suzuki, N., Rivero, R. M., Shulaev, V., Blumwald, E., & Mittler, R. (2014). Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 203(1), 32–43. <https://doi.org/10.1111/nph.12797>
- Vincent, C., Morillon, R., Arbona, V., & Gómez-Cadenas, A. (2020). Citrus in changing environments. En M. Talon, M. Caruso, & F. G. Gmitter Jr. (Eds.), *The genus Citrus* (pp. 271–289). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812163-4.00013-9>
- Zandalinas, S. I., Balfagón, D., Arbona, V., & Gómez-Cadenas, A. (2017). Modulation of antioxidant defense system is associated with combined drought and heat stress tolerance in citrus. *Frontiers in Plant Science*, 8, 953. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00953>
- Zandalinas, S. I., Mittler, R., Balfagón, D., Arbona, V., & Gómez-Cadenas, A. (2018). Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiologia Plantarum*, 162(1), 2–12. <https://doi.org/10.1111/ppl.12540>
- Zandalinas, S. I., Rivero, R. M., Martínez, V., Gómez-Cadenas, A., & Arbona, V. (2016). Tolerance of citrus plants to the combination of high temperatures and drought is associated to the increase in transpiration modulated by a reduction in abscisic acid levels. *BMC Plant Biology*, 16, 105. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0791-7>
- DAMIÁN BALFAGÓN.** Investigador postdoctoral en el Laboratorio de Ecofisiología y Biotecnología del Departamento de Ciencias Agrarias de la Universidad Jaume I de Castellón (España). Su tesis doctoral se ha centrado en el estudio de las respuestas de las plantas al estrés combinado, con especial foco en los efectos de las altas temperaturas junto con otros factores de estrés abiótico en los cítricos.
- VICENT ARBONA.** Profesor Titular del Departamento de Ciencias Agrarias de la Universidad Jaume I de Castellón (España) e investigador del Laboratorio de Ecofisiología y Biotecnología (UJI). Tras doctorarse en esta misma universidad, ha realizado estancias postdoctorales en la University of California, Riverside (EEUU), en el Leibniz-Institut für Pflanzenbiochemie en Halle/Saale (Alemania) y en el Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias, en Moncada (España).
- AURELIO GÓMEZ-CADENAS.** Catedrático del Departamento de Ciencias Agrarias de la Universidad Jaume I de Castellón (España) y coordinador del Laboratorio de Ecofisiología y Biotecnología (UJI). Realizó el doctorado en el Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias, en Moncada (España), y una estancia postdoctoral en la Washington University de St. Louis, MO (EEUU). [✉ aurelio.gomez@uji.es](mailto:aurelio.gomez@uji.es)