

ESTADO DEL ARTE DE LA QUINUA EN EL MUNDO EN 2013



Food and Agriculture
Organization of the
United Nations

Secretaría del Año Internacional de la Quinua: Salomón Salcedo (FAO)
Coordinación General del Año Internacional de la Quinua: Tania Santivañez (FAO)
Coordinación científica y técnica: Didier Bazile (CIRAD)
Edición científica: Didier Bazile, Daniel Bertero y Carlos Nieto
Revisión de textos y estilo: Raúl Miranda
Diseño: Marcia Miranda
Colaboradores: Sara Granados y Gonzalo Tejada

Para citar el libro completo:

BAZILE D. et al. (Editores), 2014. "Estado del arte de la quinua en el mundo en 2013": FAO (Santiago de Chile) y CIRAD, (Montpellier, Francia), 724 páginas

Para citar solo un capítulo:

AUTORES, (2014). Título del capítulo. Capítulo Numero XX. IN: BAZILE D. et al. (Editores), "Estado del arte de la quinua en el mundo en 2013": FAO (Santiago de Chile) y CIRAD, (Montpellier, Francia): pp. XX-YY

Las denominaciones empleadas en este producto informativo y la forma en que aparecen presentados los datos que contiene no implican, por parte de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), juicio alguno sobre la condición jurídica o nivel de desarrollo de países, territorios, ciudades o zonas, o de sus autoridades, ni respecto de la delimitación de sus fronteras o límites. La mención de empresas o productos de fabricantes en particular, estén o no patentados, no implica que la FAO los apruebe o recomiende de preferencia a otros de naturaleza similar que no se mencionan.

Las opiniones expresadas en este producto informativo son las de su(s) autor(es), y no reflejan necesariamente los puntos de vista o políticas de la FAO.
ISBN 978-92-5-308558-3 (PDF)

© FAO, 2014

La FAO fomenta el uso, la reproducción y la difusión del material contenido en este producto informativo. Salvo que se indique lo contrario, se podrá copiar, descargar e imprimir el material con fines de estudio privado, investigación y docencia, o para su uso en productos o servicios no comerciales, siempre que se reconozca de forma adecuada a la FAO como la fuente y titular de los derechos de autor y que ello no implique en modo alguno que la FAO apruebe los puntos de vista, productos o servicios de los usuarios. Todas las solicitudes relativas a la traducción y los derechos de adaptación así como a la reventa y otros derechos de uso comercial deberán dirigirse a www.fao.org/contact-us/licence-request o a copyright@fao.org.

Los productos de información de la FAO están disponibles en el sitio web de la Organización (www.fao.org/publications) y pueden adquirirse mediante solicitud por correo electrónico a publications-sales@fao.org.

CAPÍTULO 2.4.

TÍTULO: RESPUESTAS A LA SEQUÍA Y ADAPTACIÓN DE LA QUINUA

*Autor correspondiente: Andrés ZURITA-SILVA <andres.zurita@inia.cl>

ANDRÉS ZURITA-SILVA ^a, SVEN-ERIK JACOBSEN ^b, FATEMEH RAZZAGHI ^c, RICARDO ALVAREZ-FLORES ^d, KARINA B. RUIZ ^e, ANDREA MORALES ^f, HERMAN SILVA ^e

^a Instituto de Investigaciones Agropecuarias INIA, Centro de Investigación Intihuasi, Colina San Joaquín s/n, Casilla 36-B, La Serena, Chile

^b Facultad de Ciencias de la Universidad de Copenhague, Højbakkegaard Allé 13, DK-2630 Taastrup, Dinamarca.

^c Departamento de Ingeniería Hidráulica de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Shiraz, Irán

^d Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), UMR 5175 CEFE, F-34293 Montpellier, Francia.

^e Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Departamento de Producción Agrícola, Laboratorio de Genómica Funcional y Bioinformática, Av. Santa Rosa 11315, 8820808 La Pintana, Casilla 1004, Santiago, Chile.

^f Programa Doctorado en Biotecnología de la Universidad Andrés Bello, Santiago, Chile.

Resumen

La quinua prospera en una amplia gama de condiciones de suelo y clima, desde zonas frías y áridas a regiones tropicales húmedas. La capacidad de adaptación de la quinua a varios niveles de sequía se debe a la diferenciación de una diversidad de ecotipos que se originaron en agro-ambientes contrastantes. Las plantas presentan diferentes estrategias de adaptación al estrés por sequía, desde adaptaciones fisiológicas a morfológicas que sirven a una variedad de respuestas al déficit hídrico, que incluyen la evitación, la resistencia y la tolerancia. Las plantas hacen frente a la sequía mediante el cambio y la modificación de procesos fisiológicos fundamentales tales como la fotosíntesis, la respiración, las relaciones hídricas y los metabolismos hormonales y antioxidantes. Las respuestas de la planta a la sequía implican cambios en el crecimiento de la hoja y la raíz, en algunos casos con fuerte variación ontogenética. Estas respuestas a la sequía, tanto a nivel fisiológico como

morfológico muestran la variación intraespecífica en relación a la diferenciación ecotípica. Este capítulo explorará las respuestas a este estrés abiótico y revisará los posibles mecanismos que concurren tanto a nivel de la planta completa como a nivel de tejidos, incluidas las determinaciones recientes desde perspectivas arquitectónicas, morfológicas, fisiológicas y moleculares. Así la quinua representa una valiosa oportunidad y cultivo potencial con respecto a los desafíos presentes y futuros del cambio climático, así como una importante fuente de genes con aplicaciones biotecnológicas.

Palabras clave: *Chenopodium quinoa*, sequía, ontogenia, respuestas fisiológicas, caracteres morfológicos, arquitectura de la planta, respuestas moleculares, variación intraespecífica.

Introducción.

El cultivo Andino de semillas de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) fue domesticado y se ha cultivado tradicionalmente en la zona durante

al menos 7.000 años. La diversidad de la quinua comprende cinco ecotipos principales relacionados con los sub-centros de diversidad, que incluyen al Altiplano (Perú y Bolivia), Valles inter-andinos (Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú), Salares (Bolivia, Chile y Argentina), Yungas (Perú, Bolivia y Argentina) y Nivel del mar (Chile) (Risi y Galwey 1989a, b; Bertero *et al.* 2004). Su gran diversidad incluye la adaptación a las condiciones ambientales de origen, tales como un gradiente de condiciones edafoclimáticas y un amplio rango de altitudes desde el nivel del mar hasta los 4.000 m sobre el nivel del mar, precipitación anual que oscila entre los 2.000 mm a la aridez extrema (Las Quinas-Antofalla en Argentina, donde rara vez llueve y la quinua depende completamente del riego; Bertero *et al.* pers. comm.), una enorme variabilidad de suelos y disponibilidad de nutrientes, y condiciones climáticas desde tropical a árido frío. La capacidad de adaptación a los ecosistemas naturales y cultivados ha hecho de esta especie un modelo excelente para estudiar la variación intra- e inter-específica en los patrones de crecimiento y desarrollo, y las respuestas de la arquitectura de los brotes y la raíz al déficit hídrico. La capacidad de adaptación fisiológica que permite a esta especie crecer bajo sequía y otras condiciones adversas representa una valiosa oportunidad y un potencial con respecto a los desafíos presentes y futuros del cambio climático.

Respuestas de la Quinua al Déficit Hídrico.

Las respuestas y los mecanismos de las plantas para hacer frente a la escasez de agua se pueden dividir en dos grandes categorías: la evitación del estrés y la tolerancia al estrés (revisado por Claeys e Inze, 2013). El objetivo de los mecanismos de evitación del estrés es equilibrar la absorción y la pérdida de agua. La absorción de agua se ve mejorada por la acumulación de solutos para reducir el potencial de agua de los tejidos y por el aumento de crecimiento de las raíces, mientras que la pérdida de agua por evaporación es limitada por el cierre de los estomas, lo que a la vez restringe el crecimiento de brotes y acelera la senescencia foliar. Los mecanismos de tolerancia al estrés tienen por objeto proteger contra el daño celular cuando el estrés se vuelve más severo y los mecanismos de evitación del estrés ya no son suficientes. Estos mecanismos incluyen la detoxificación de las especies reactivas de oxígeno

(ROS) y la acumulación de proteínas protectoras como las proteínas LEA (Late Embryogenesis Abundant) y solutos tales como prolina, el cual tiene una doble función como osmolito y osmoprotector (Claeys e Inze 2013). Tanto las respuestas de evitación como las de tolerancia son orquestadas principalmente por el ácido abscísico (ABA), aunque los mecanismos ABA-independientes como los relacionados con proteínas del tipo Drought-Responsive Element-Binding (DREB) también juegan un rol (revisado por Nakashima *et al.* 2009).

La quinua posee una capacidad innata excepcional para hacer frente a la escasez de agua en base a su bajo requerimiento de agua intrínseco, y la capacidad de reanudar rápidamente su nivel fotosintético anterior y su área foliar específica después de un período de sequía (Galwey 1989; Jensen *et al.* 2000; Jacobsen *et al.* 2003, 2009). Esto hace que la quinua sea apta para cultivo en regiones áridas y semiáridas (por ejemplo India, países de África subsahariana), donde no hay riego y los agricultores dependen de la precipitación estacional (Bhargava *et al.* 2006). La tolerancia a la sequía de la quinua ha sido atribuida a su sistema radicular ramificado y profundo que penetra hasta 1,5 m en suelos arenosos (Álvarez-Flores 2012), y la presencia de vesículas en las hojas que contienen oxalato de calcio, lo que podría reducir la transpiración (Jensen *et al.* 2000; Siener *et al.* 2006). Se ha demostrado que la alta eficiencia fotosintética instantánea (medido como la eficiencia fotoquímica o como la eficiencia del uso de la radiación) se mantiene en la quinua a pesar del déficit de agua (Winkel *et al.* 2002; Bosque Sánchez *et al.* 2003). La planta también evita la sequía mediante la reducción de su superficie foliar por desprendimiento de hojas, células con paredes pequeñas y gruesas que preservan la turgencia incluso después de severas pérdidas de agua, y la regulación de los estomas (Jensen *et al.* 2000). Además, la quinua puede escapar de la sequía mediante precocidad (es decir, genotipos tempranos), lo cual es importante en áreas donde el riesgo de sequía aumenta hacia el final de la temporada de crecimiento (sequía terminal), y también por el bajo potencial osmótico y la capacidad para mantener turgencia positiva incluso a bajo potencial hídrico foliar (Jacobsen y Mujica 2001; Bhargava *et al.* 2006). El escape de la sequía aparece como una prolongación del ciclo de

crecimiento en respuesta a la sequía en las primeras etapas vegetativas y como madurez temprana en respuesta a la sequía en las etapas de crecimiento posteriores (Jacobsen *et al.* 2003; Geerts *et al.* 2008). Dada la gran variabilidad genética de los diferentes ecotipos y genotipos de quinua para esta característica, no hay un acuerdo sobre el nivel de resistencia a la sequía de la quinua (Jacobsen y Mujica 2001).

2.1. Señales de larga distancia que controlan la expansión foliar y la conductancia estomática.

Las modificaciones y los mecanismos de sequía mencionados anteriormente también son comunes y compartidos con otras plantas, tales como el rápido cierre de los estomas, un aumento de los niveles de ABA y un aumento en el contenido de osmoprotectores (betaína y prolina) (Jacobsen *et al.* 2009). Sin embargo, otros mecanismos siguen siendo poco comprendidos, tales como la acumulación de oxalato de calcio, el aumento de estabilidad de las proteínas y la termoestabilidad de la clorofila, lo que podría ser debido a mecanismos genéticamente diferentes a los que se han reportado (Morales y Zurita 2010; Shabala y Mackay 2011).

Los efectos de la sequía sobre el potencial hídrico foliar (ψ_1), la conductancia estomática (g_s), la transpiración (Tr), la tasa de fotosíntesis (A_{max}) y el rendimiento de los cultivos se determinó previamente en condiciones climáticas naturales del Altiplano boliviano sur (Vacher 1998). La sequía causó grandes disminuciones en los parámetros medidos, y hubo un gran, rápido cierre de los estomas, con una reducción asociada de dos tercios en Tr y A_{max} , y, a medida que la sequía continuaba, estos parámetros se mantuvieron relativamente estables, mientras que el potencial mínimo alcanzó valores por debajo de -4 MPa. Curiosamente, también se ha observado que los estomas no parecen responder al ácido abscísico (ABA), salvo en sequías muy extremas, y que las plantas de quinua pueden fotosintetizar durante un largo período bajo riego extremadamente escaso, incluso durante 3 días después de cerrados los estomas (Jacobsen *et al.* 2009). Cuando los estomas se cierran, un fenómeno que ocurre en muchas especies de plantas, pero que aún no se ha demostrado en la quinua, es que el ácido oxálico se reconvierte en dióxido de carbono para la fotosíntesis, lo que permite una excelente eficiencia del uso del agua (Sen *et al.* 1971). Al

estudiar cómo las señales químicas e hidráulicas del sistema radicular de plantas controlaban el intercambio gaseoso al crecer en un suelo que se está secando, Jacobsen *et al.* (2009) determinaron que la fotosíntesis se mantuvo después del cierre de los estomas y, curiosamente, sólo se detectó un ligero incremento de ABA en el xilema. También se registró ABA cuando el cultivo se encontró con un estrés muy leve, lo que demuestra que la señalización química también puede jugar un papel importante en el mantenimiento de la conductancia estomática en estas condiciones (Hariadi *et al.* 2011; Razzaghi *et al.* 2011). Otros mecanismos para mantener la turgencia bajo sequía creciente podrían ser el ajuste osmótico, como se sugiere en otros cultivares de quinua, y compuestos antitranspirantes distintos al ABA en la savia del xilema (Jacobsen *et al.* 2009; Hariadi *et al.* 2011). Estos autores concluyeron que durante el secado del suelo, las plantas de quinua presentan un cierre sensible de los estomas por el cual las plantas son capaces de mantener ψ_1 y A_{max} , lo que resulta en un aumento de la eficiencia del uso del agua (EUA). El modesto papel de la regulación por ABA de origen radicular significa que la quinua debe depender también de la regulación hidráulica a través de un cambio en la turgencia u otras sustancias químicas aún por determinar (Jacobsen *et al.* 2009).

Los candidatos naturales para las funciones de regulación incluyen otras hormonas, en las cuales se ha demostrado que juegan un papel importante en el ajuste del crecimiento a la disponibilidad de agua. De hecho, el análisis de transcriptos del tejido foliar en proliferación y expansión de plantas de *Arabidopsis* expuestas a estrés osmótico leve, revelaron el papel del etileno y ácidos giberélicos (AGs) en la aclimatación al estrés hídrico moderado tanto a corto plazo como a largo plazo (Skirycz *et al.* 2011; Claeys e Inze 2013). Esta importante función de los AGs en la regulación del crecimiento fue corroborada por otros estudios que analizaron el tejido foliar en diferentes etapas de desarrollo en *Brachypodium distachyon* y maíz sometidos a sequía leve (Verelst *et al.* 2013; Claeys e Inze 2013). El papel de la *hormona del estrés* ABA es confuso en la quinua y otras especies, pero el consenso actual sugiere que el ABA puede tanto inhibir directamente el crecimiento, como también puede estimular indirectamente el crecimiento

mediante la reducción de la síntesis de etileno, debido a señales que controlan el crecimiento que son órgano- y tejido- específicas, y por último en condiciones de sequía severa el ABA puede activar la expresión de acuaporina, controlando de esta manera la conductancia hidráulica (Tardieu *et al.* 2010, Wilkinson y Davies 2010; Claeys e Inze 2013).

2.2. Mantenimiento de turgencia y ajuste osmótico.

La evidencia reciente sugiere que la quinua aparentemente utiliza un sistema diferente para la adaptación a suelos con déficit de agua a la que se ha informado anteriormente en el maíz, mostrando interacciones entre N, ABA y el pH de xilema al comportamiento de los estomas durante el secado del suelo (Jacobsen *et al.* 2009). Posiblemente, los mecanismos utilizados por la quinua para mantener la turgencia bajo una sequía creciente, en los que ABA aparentemente juega un papel menor, pueden incluir el ajuste osmótico (Jensen *et al.* 2000). Tanto una tasa de fotosíntesis neta elevada y los valores del área foliar específica (SLA) durante el crecimiento vegetativo temprano probablemente resultan en el vigor temprano de la quinua, apoyando la captación temprana de agua y de este modo tolerancia a la sequía posterior. Las relaciones hídricas de la hoja se caracterizan por un potencial osmótico bajo y la relación peso turgente/peso seco baja (PT/PS) durante las etapas de crecimiento posteriores, manteniendo un gradiente de potencial para la absorción de agua y el mantenimiento de la turgencia (Jensen *et al.* 2000). El bajo potencial osmótico característico en la quinua probablemente genera tolerancia a la sequía, como en el caso de la disminución del potencial osmótico por ajuste osmótico en otras especies cultivadas como el trigo.

Otra posible explicación para el cierre de estomas inducido por sequía, es que la quinua produce otros compuestos antitranspirantes diferentes a ABA en la savia del xilema. Las citocininas, los antagonistas clásicos de ABA, pueden jugar un papel. Cuando el transporte de citocinina se reduce en el xilema, por ejemplo como resultado del suministro limitado de N, la sensibilidad de los estomas al ABA del xilema puede incrementarse (Jacobsen *et al.* 2009). Estos autores concluyeron que durante el secado del suelo las plantas de quinua presentan un cierre sensible de los estomas, manteniendo el potencial

hídrico foliar y la fotosíntesis, lo que resulta en un aumento de la eficiencia del uso del agua (EUA). La falta aparente de una regulación significativa de ABA de origen radicular significa que la quinua debe depender también de la regulación hidráulica a través de un cambio en la turgencia o la actividad de otros compuestos biológicos aún por determinar (Jacobsen *et al.* 2009).

Un incremento en el nivel total de azúcares solubles, prolina y glicina-betaína inducido por estrés salino fue reportado en la quinua (Jacobsen *et al.* 2007, 2009; Ruffino *et al.* 2010). La glicina-betaína y otros derivados de betaína han sido ampliamente reconocidos como los principales osmolitos en varias especies. Estos dos solutos compatibles pueden ser responsables de alrededor del 3% de los valores de osmolalidad total medidos en experimentos sobre las respuestas de la quinua a la salinidad (Hariadi *et al.* 2011), consistente con y sugiriendo un papel indirecto de los solutos compatibles en el ajuste osmótico de las plantas.

Una forma muy diferente y sorprendente de interacción entre la tolerancia y el crecimiento está mediada por la prolina, la cual se acumula en respuesta a muchos tipos de estrés abiótico y actúa como un osmolito osmoprotector-regulador del equilibrio redox y molécula de señalización. La prolina también se considera el único osmolito capaz de eliminar los radicales libres, garantizando así la estabilización de las membranas y previniendo la desnaturalización de proteínas durante el estrés osmótico severo (Szabados y Saviouré 2010; Shabala *et al.* 2012). Recientemente, se demostró que la prolina es transportada a los tejidos en crecimiento para actuar como fuente de energía para soportar el crecimiento de la raíz y de los brotes, ya que el catabolismo de la prolina transfiere electrones directamente a la cadena de transporte de electrones mitocondrial (Sharma *et al.* 2011).

Como la salinidad y la sequía comparten respuestas osmóticas comunes, la acumulación de azúcares y prolina permite a las plantas mantener la presión de turgencia celular necesaria para la expansión celular en condiciones de estrés; también actúan como osmoprotectores. De hecho, 300 mM NaCl indujeron una acumulación de prolina en todos los genotipos de quinua evaluados; éstos podían ser diferenciados entre los que exhibieron un aumento

moderado, y aquellos que acumularon niveles de este osmolito 3 a 5 veces más alto que los niveles del control. Considerando que este soluto compatible actúa como osmoprotector con una función positiva en la mitigación del estrés abiótico, la acumulación más alta de prolina se correlacionó con el genotipo de quinua más tolerante a la sal (Ruiz-Carrasco *et al.* 2011).

2.3. Crecimiento de las hojas, cambios adaptativos morfológicos y anatómicos.

La inhibición del crecimiento de la hoja mejora el balance hídrico y la tolerancia al estrés mediante la limitación de la pérdida de agua, y así asegura la supervivencia de plantas bajo déficit hídrico. Sin embargo, si esta restricción es sólo temporal, limitar el crecimiento demasiado extensivamente (evasión de riesgos) puede conducir a una situación de desventaja competitiva y pérdidas de rendimiento innecesarias. Por el contrario, el crecimiento continuo (asunción de riesgos) puede poner en peligro la supervivencia cuando la limitación de agua resulta ser larga y severa. Por lo tanto, un balance entre el crecimiento y la supervivencia o, en otras palabras, la elección entre los riesgos está regulada rigurosamente (Claeys e Inze 2013).

En consecuencia, la regulación del crecimiento destinada a limitar el crecimiento de brotes y, de ese modo el área de transpiración, es una parte integral de las respuestas a la sequía de varias plantas. Se ha hecho evidente que se trata de una respuesta muy rápida y regulada de forma activa, que no es simplemente una consecuencia de la hidráulica alterada, ya que no puede ser abolida cuando se mantiene el potencial hídrico del xilema, y ocurre en diferentes especies incluso cuando el potencial hídrico foliar no se ve afectado. El crecimiento también es mucho más sensible a la limitación de agua que a la fotosíntesis, y en consecuencia hidratos de carbono como el almidón a menudo se acumulan en plantas estresadas, lo que demuestra que la reducción del crecimiento no es solamente una consecuencia de la privación de carbono. Hay una disminución rápida y aguda en la tasa de elongación de la hoja en muchas especies, denominada inhibición del crecimiento agudo, seguido por la recuperación de una nueva tasa de crecimiento estacionario, conocida como aclimatación (Skirycz e Inze 2010). De hecho, la tasa de expansión de la hoja (LER) determinada para la

quinua bien regada, cultivada en macetas en un invernadero de ambiente controlado fue bastante alta (hasta $500 \text{ mm}^2 \text{ día}^{-1} \text{ planta}^{-1}$), mientras que disminuyó a 0 y fue significativamente más baja que el control desde el inicio de la sequía. La LER se redujo por sequía alrededor de 50% en promedio durante los primeros 10 días en comparación con las plantas bien regadas. Además, la superficie foliar de la planta se determinó tanto por la superficie de hojas individuales como por el número de hojas, y la sequía puede afectar a ambos. Sin embargo, los autores observaron que la reducción de la expansión de hojas individuales y de la superficie foliar de la planta completa ocurrió en un estado hídrico de suelo similar (Jacobsen *et al.* 2009).

Otras respuestas de la quinua a la sequía fueron señaladas previamente en este capítulo (Dizes 1992; Vacher 1998), tales como la senescencia foliar masiva, más la existencia de muchas vesículas o glándulas en tallos y hojas cuyo volumen varía con el déficit hídrico. Aunque las condiciones de sequía severa provocan la marchitez de las hojas de la quinua, disminuyendo en consecuencia la transpiración de la hoja mediante la reducción de la superficie foliar expuesta a la radiación solar, la quinua ha desarrollado una notable capacidad para reanudar rápidamente la formación de hojas después de una gran sequía, y, adicionalmente, tiene un punto de marchitez más bajo que otros cultivos Andinos tales como la papa amarga (*Solanum juzepczukii*) y la papa dulce (*Ipomoea batatas*) (Dizès 1992). Las superficies foliares expandidas son lisas, porque las hojas maduras pierden los tricomas y tienen una epidermis cuticular gruesa, mientras que las hojas jóvenes están cubiertas por múltiples vesículas que contienen oxalato de calcio y anhídrido silícico que son de naturaleza higroscópica y reducen la transpiración, tal como se ha determinado por microscopía electrónica de barrido en hojas jóvenes y parénquima cortical, lo que sugiere un papel indirecto en la economía del agua y el mantenimiento de la turgencia (Dizès 1992; Shabala y Mackay 2011). Otra característica anatómica que probablemente confiere tolerancia a la sequía en la quinua consiste en estomas hundidos profundamente en la epidermis de las hojas (Dizès 1992). Del mismo modo, las pequeñas células de paredes gruesas pueden adaptarse mejor a las grandes pérdidas de agua sin pérdida de turgencia

(Jensen *et al.* 2000; Jacobsen *et al.* 2003), lo que también sugiere un mecanismo biofísico.

2.4. Importancia de la morfología y la arquitectura radicular para la tolerancia a la sequía.

El sistema radicular es un órgano complejo de la planta con múltiples funciones críticas: anclaje y apoyo, exploración del suelo, adquisición y transporte de agua y nutrientes, síntesis y exudación de metabolitos secundarios (Hodge 2009). Cuando la absorción de agua por las raíces o el transporte de agua por el xilema se hace insuficiente para satisfacer la evapotranspiración, o la demanda de agua no se satisface a tiempo por la absorción y transporte de la raíz, como en el déficit hídrico transitorio en los cultivos de regadío, las plantas entran en déficit hídrico, lo que puede afectar la acumulación de materia seca (crecimiento), así como la fenología de las plantas (Passioura y Angus 2010). El crecimiento y el desarrollo son cruciales para la productividad de la planta y, más específicamente, para el rendimiento económico de los cultivos de granos.

La capacidad de las plantas para explorar el suelo y explotar los recursos hídricos depende en primer lugar de la configuración espacial del sistema radicular y de su dinámica de crecimiento durante el ciclo vegetativo (Malamy 2005; Hodge 2009). La configuración general o la arquitectura del sistema radicular se describe sobre la base de patrones dicotómicos (sin un eje radicular predominante) o de “espinas de pescado” (con una raíz principal que apoya raíces laterales). En cuanto a la dinámica de crecimiento del sistema radicular, las plantas con una mayor capacidad de expansión de raíces pueden alcanzar capas de suelo con una mayor disponibilidad de recursos con mayor rapidez que los que tienen un crecimiento de la raíz lento o espacialmente limitado.

Además de la arquitectura del sistema radicular, la adquisición de agua por las plantas también depende de la morfología y la anatomía de la raíz. Por ejemplo, la longitud radical específica (LRE: relación de longitud radical / materia seca), se asocia con la capacidad de elongación de las raíces (Eissenstat 1992; Roumet *et al.* 2006). Del mismo modo, el diámetro y el orden de aparición de las raíces pueden modificar la absorción y el transporte de agua a los tejidos superiores de

las plantas (Pregitzer *et al.* 1997; Ito *et al.* 2006). Estos caracteres de arquitectura y morfología radicular pueden variar debido a muchos factores que interactúan entre sí: la fenología de la planta, las condiciones de crecimiento, la intensidad y la duración de la sequía, y las propiedades del suelo (Fitter 1991; Kranner *et al.* 2010; Nicotra *et al.* 2002).

En este contexto y teniendo en cuenta el carácter efímero de los recursos hídricos del suelo, la capacidad del sistema radicular de ajustarse a estos cambios aparece de importancia fundamental (Reader *et al.* 1993). Varios caracteres de las raíces, tales como LRE o la relación de raíz a brotes (R/S: relación entre materia seca de raíz / materia seca del brote) presentan algún grado de variación, una característica conocida como plasticidad fenotípica radicular (Fitter 1991). Estos caracteres asociados con otras modificaciones anatómicas permitirían una capacidad de transporte superior o una mayor capacidad de exploración en las capas secas del suelo (Nicotra *et al.* 2002). Sin embargo, estas respuestas del sistema radicular también pueden tener un costo de carbono alto (Fitter 1991) y puede ralentizar el desarrollo de otras raíces basales o adventicias (Camina *et al.* 2006), e incluso podría generar competencia entre las raíces.

En cuanto al sistema radicular de la quinua, a excepción de unas breves descripciones de algunos caracteres botánicos (Mujica *et al.* 2001), la composición química y la relación Raíz/Brote (Schlick y Bubenheim 1996; Bosque Sánchez *et al.* 2003), interesantes estudios se han enfocado recientemente en la señalización hormonal de las raíces (Jacobsen *et al.* 2009; Razzaghi *et al.* 2011), y sobre el impacto del agua y de factores medio ambientales en la relación Raíz/Brote y la longitud de la raíz (González *et al.* 2009a, b). En términos de respuestas morfológicas al déficit hídrico, estos estudios han demostrado que la distribución de la biomasa entre raíces y brotes no se ve afectada por el déficit de agua en la quinua (Bosque Sánchez *et al.* 2003; González *et al.* 2009a), lo cual sugiere la intervención de otros mecanismos adaptativos en respuesta a la sequía.

Adaptaciones y Caracteres.

Un crecimiento de brotes mejorado es visto como un factor que contribuye a mejorar el rendimiento

de plantas bajo condiciones limitantes de agua, ya que esto reduce la evapotranspiración y también está coordinado con un mayor crecimiento de las raíces y mejor absorción de agua. Sin embargo, los factores que controlan los mecanismos de crecimiento y tolerancia son importantes para el crecimiento continuo en condiciones de sequía leves, ya que esto permite que la planta desactive la inhibición del crecimiento, mientras que mantiene un cierto nivel de protección contra el daño (Claeys e Inze 2013). Enfocarse en caracteres particulares puede exacerbar los problemas en condiciones de sequía severa, donde la falta de CO₂ por el cierre de los estomas, la inhibición de la fotosíntesis y la reducción de la turgencia limitarán pasivamente el crecimiento (Tardieu *et al.* 2010). En este caso, es necesario utilizar diferentes estrategias para soportar el estrés mientras dure, y al mismo tiempo limitar la transpiración y el daño celular tanto como sea posible, y maximizar el uso del agua. No obstante, la idea de que la eficiencia en el uso del agua es sinónimo de resistencia a la sequía y al alto rendimiento bajo condiciones de estrés de sequía es considerada errónea. En efecto, el fitomejoramiento para maximizar la captura de humedad del suelo para la transpiración es el objetivo más importante para el mejoramiento del rendimiento bajo condiciones de sequía, lo que apoya el concepto del uso eficaz del agua a través de caracteres fisiológicos para minimizar las variaciones de rendimiento (Blum 2009; González *et al.* 2011).

3.1. Intercambio gaseoso, control de estomas y eficiencia en el uso del agua.

Se analizaron variaciones genotípicas de intercambio gaseoso foliar y el rendimiento de semillas en diez genotipos de quinua adaptados a elevadas altitudes en el norte de Argentina en condiciones de sequía. Los resultados mostraron que la quinua podría producir interesantes rendimientos de grano (es decir, variedades prometedoras produciendo hasta 3.855 kg/ha) en las regiones áridas distintas al Altiplano boliviano bajo riego reducido (González *et al.* 2011). Este estudio plantea la posibilidad de que la conductancia estomática es un carácter hereditario asociado con la prevención del estrés térmico por calor y el aumento de los rendimientos. Siendo que la producción de biomasa está estrechamente relacionada con la tasa de transpiración, el

objetivo más importante del fitomejoramiento para optimizar los rendimientos en condiciones de sequía es maximizar la absorción de la humedad del suelo para la transpiración (González *et al.* 2011). Estudios previos revelaron que la quinua desarrolló mecanismos de adaptación para hacer frente a la sequía a través de una alta eficiencia en el uso del agua y altas proporciones de Raíz/Brote. La máxima eficiencia fotoquímica del fotosistema II (fluorescencia de clorofila relación Fv/Fm) y el análisis de enfriamiento (“quenching”; qP y qN) mostró que las plantas de quinua deshidratadas estuvieron menos protegidas de la fotoinhibición que las plantas estresadas con sal (Bosque Sánchez *et al.* 2003). Estudios similares de fluorescencia de la clorofila demostraron una recuperación rápida de la fotosíntesis en plantas de quinua jóvenes después de un período de estrés por sequía, lo que sugiere el mantenimiento de una alta eficiencia fotoquímica a pesar de un déficit hídrico (Winkel *et al.* 2002).

Otros caracteres fisiológicos y bioquímicos también han proporcionado información útil acerca de las adaptaciones de las plantas a las condiciones áridas y semiáridas usando el rendimiento y la concentración de clorofila, ya que la degradación de la clorofila bajo estrés es un ajuste para reducir el flujo de electrones entre el Fotosistema I y Fotosistema II que podría prevenir el daño foto-oxidativo. En consecuencia un alto contenido de clorofila y carotenoides son rasgos deseables, ya que indican bajos niveles de fotoinhibición (González *et al.* 2011). Además, la conductancia estomática se mantuvo relativamente estable con un intercambio gaseoso bajo, pero constante en condiciones muy secas y bajo potencial hídrico foliar. La quinua mantuvo una alta eficiencia en el uso del agua para compensar la disminución en conductancia estomática foliar y la ganancia de carbono, mediante la reducción al mínimo de la pérdida de agua (Vacher 1998).

Se han determinado los efectos de la sequía en la conductancia estomática, fotosíntesis y las relaciones hídricas foliares en las diferentes etapas fenológicas (Jacobsen y Mujica 2001; Razzaghi *et al.* 2011), concluyendo que algunas variedades de quinua presentan parámetros de intercambio gaseoso dentro de la gama normal de plantas C3, y las relaciones hídricas se caracterizan por

potenciales osmóticos bajos que pueden ser un importante carácter asociado con la tolerancia a la sequía. En general, las mediciones son caras y difíciles de implementar, y también tienen generalmente un significado espacial limitado. Un enfoque diferente para evaluar el efecto de la sequía sobre el desarrollo de la quinua se evaluó con tres indicadores diferentes en experimentos de campo: el número de días que el contenido de agua del suelo en la zona radicular estuvo sobre un umbral, la transpiración relativa promedio y la suma normalizada de la transpiración real diaria ($\Sigma(T_a/ET_0)$) Geerts *et al.* 2008a). El mejor indicador para cuantificar el efecto del estrés de sequía pre-antesis en el desarrollo fenológico fue $\Sigma(T_a/ET_0)$ acumulado hasta 60 días después de la siembra (Geerts *et al.* 2008a). Recientemente, el uso de isótopos estables de carbono proporcionó mediciones exactas que se correlacionaron positivamente con el rendimiento de grano y negativamente con la eficiencia intrínseca del uso del agua (González *et al.* 2011). Este estudio indicó que los genotipos con alto rendimiento en condiciones de estrés tenían mayor conductancia estomática y una mayor transpiración, consistente con reportes para otros cultivos (Blum 2009).

Una evaluación reciente determinó el rendimiento de grano y la interacción con el medio ambiente de nueve genotipos de quinua de diferentes orígenes, que fueron expuestos a dos regímenes de riego (secano y regadío) a lo largo de dos temporadas en un ambiente mediterráneo en el centro de Chile (Garrido *et al.* 2013). Los rendimientos de los genotipos se redujeron a menos del 50% al irrigarse a 44 y 80% de evapotranspiración de referencia. Estos autores determinaron interacciones significativas entre el genotipo y el medio ambiente para rendimiento, índice de cosecha y granos m^{-2} . Curiosamente, un Análisis de Componentes Principales (PCA) mostró una asociación fuerte y significativa entre rendimiento, índice de cosecha y el número de granos por m^{-2} , baja variabilidad

entre genotipos al ser estresados y mucha más variabilidad cuando el estrés no estaba presente (Garrido *et al.* 2013). Los bajos rendimientos se debieron a los efectos de la sequía en las fases claves de prefloración, floración y grano pastoso, las cuales fueron determinadas previamente como las etapas más sensibles al estrés hídrico en la quinua, con un efecto negativo tanto en el rendimiento de grano total como en la EUA (García 1991; Geerts *et al.* 2008a).

3.2. Morfología y arquitectura radicular de los ecotipos de quinua.

Estudios recientes abren nuevas perspectivas sobre la morfología y la arquitectura radicular de la quinua, su diversidad intraespecífica y la plasticidad en respuesta a la sequía (Álvarez-Flores 2012). Por esta razón, es útil tener en cuenta los contrastes existentes entre los ecotipos de quinua, tales como el ecotipo Salares del Altiplano seco del sur de Bolivia y el ecotipo del nivel del mar de tierras bajas costeras húmedas de Chile, dos ecotipos que difieren en sus caracteres morfo-fisiológicos (Risi y Galwey 1989a), así como en las condiciones edafoclimáticas de su hábitat nativo (Cuadro 1). El Altiplano Sur se caracteriza por altitudes cercanas a 3.700 m, suelos arenosos o rocosos, un clima frío y árido, con más de 250 días de heladas al año en las zonas más extremas y una precipitación media anual de 150 a 300 mm (Aroni *et al.* 2009). La baja cantidad y frecuencia de las precipitaciones, la alta tasa de evaporación y baja capacidad de retención de agua del suelo son factores extremadamente adversos para el crecimiento y desarrollo de los cultivos (García *et al.* 2007). El ambiente de los cultivos es completamente diferente 2.000 kilómetros hacia el sur en las altas latitudes y ambientes lluviosos de las tierras bajas de la costa pacífico de Chile. El hábitat templado y húmedo trae condiciones mucho más favorables para la agricultura, con más de 1.200 mm de precipitación distribuida en todo el año y suelos con una alta capacidad de retención de agua (Tosso 1985).

Cuadro 1. Origen de los dos ecotipos de quinua estudiados

Ecotipo	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud
Salares	Jirira, Bolivia	19 ° 51'S	67 ° 34'W	3700 m
Nivel del mar	Cunco, Chile	38 ° 56'S	72 ° 03'O	200 m

Estudios con rizotrones bajo condiciones controladas permitieron la comparación del crecimiento radicular de plantas de quinua cultivadas en un suelo arenoso con una disponibilidad de agua no-limitante (12% de humedad volumétrica) o restringido (7% de humedad volumétrica) durante dos meses comenzando después de la germinación de las semillas (Álvarez-Flores 2012). Este período correspondió a la fase crítica de establecimiento del cultivo y el crecimiento vegetativo de la planta, que representa casi la mitad del ciclo completo del cultivo. Bajo condiciones de agua no limitantes ambos ecotipos de quinua presentaron un patrón de arquitectura radicular del tipo “espina de pescado”. En general, esta topología reduce la competencia entre las raíces de la misma planta, así como entre las raíces de las plantas vecinas, optimizando de esta forma la explotación de los recursos del suelo, más aún cuando estos recursos son limitados (Fitter 1991; León *et al.* 2011). Además, la presencia de un sistema radicular con un fuerte eje principal permite explorar las capas profundas del suelo más rápidamente y de manera más eficiente, una característica crítica en las primeras etapas de desarrollo de la planta (Glimskär 2000; Paula y Pausas 2011).

A pesar de la similitud en la topología de sus raíces, los ecotipos de quinua estudiados diferían en sus dinámicas de crecimiento y las características de sus arquitecturas radiculares. En condiciones no-limitantes, el alargamiento de la raíz primaria fue rápido durante las primeras seis semanas de crecimiento, y se desaceleró a partir de entonces. En la sexta semana, cuando los brotes de ambos ecotipos apenas alcanzaron 6 a 8 cm de altura por encima de la superficie del suelo, la raíz principal del ecotipo Salares alcanzó 1 m de profundidad. El ecotipo del nivel del mar llegó a la misma longitud una semana después, un retraso que refleja diferencias en el vigor inicial de las plántulas en relación al tamaño promedio

de semillas en los ecotipos estudiados (4,9 versus 2,1 mg por semilla para los ecotipos de los Salares y del nivel del mar, respectivamente; Álvarez-Flores 2012). Desde la sexta semana en adelante, cuando la elongación de la raíz primaria comenzó a disminuir, el crecimiento del resto del sistema radicular comenzó a acelerarse debido a la ramificación y alargamiento de las raíces laterales. En consecuencia, la longitud total del sistema radicular alcanzó hasta 650 m/planta, sin diferencias significativas entre ambos ecotipos en la semana nueve bajo condiciones de agua no-limitantes (Álvarez-Flores 2012).

Las diferencias en la arquitectura radicular determinadas entre los ecotipos sólo aparecieron cuando se consideraron dos componentes de la longitud total de la raíz, es decir, el número y la longitud de los segmentos de raíz (elementos de raíz situados entre dos ramificaciones o entre una ramificación y un meristemo radicular). Durante la primera semana, el ecotipo de los Salares produjo una raíz primaria con segmentos más largos que el ecotipo del nivel del mar (7,3 vs. 2,5 cm promedio). Esto permitió al ecotipo Salares explorar capas profundas del suelo rápidamente (Figura 1, 28 días después de la siembra-DDS) y una parte importante de las raíces laterales se formaron en profundidad en la siguiente etapa de ramificación de la raíz (Figura 1, 42 DDS). Estas raíces laterales mostraron segmentos de longitud promedio 50% superior en comparación con los del ecotipo del nivel del mar, lo cual permitió compensar el número igual o similar de segmentos que el ecotipo de los Salares. El resultado final fue que el ecotipo de los Salares no produjo una mayor longitud radical total que el ecotipo del nivel del mar, pero mostró una tasa de colonización mucho más rápida y un sistema radicular más denso en profundidad (Álvarez-Flores 2012).

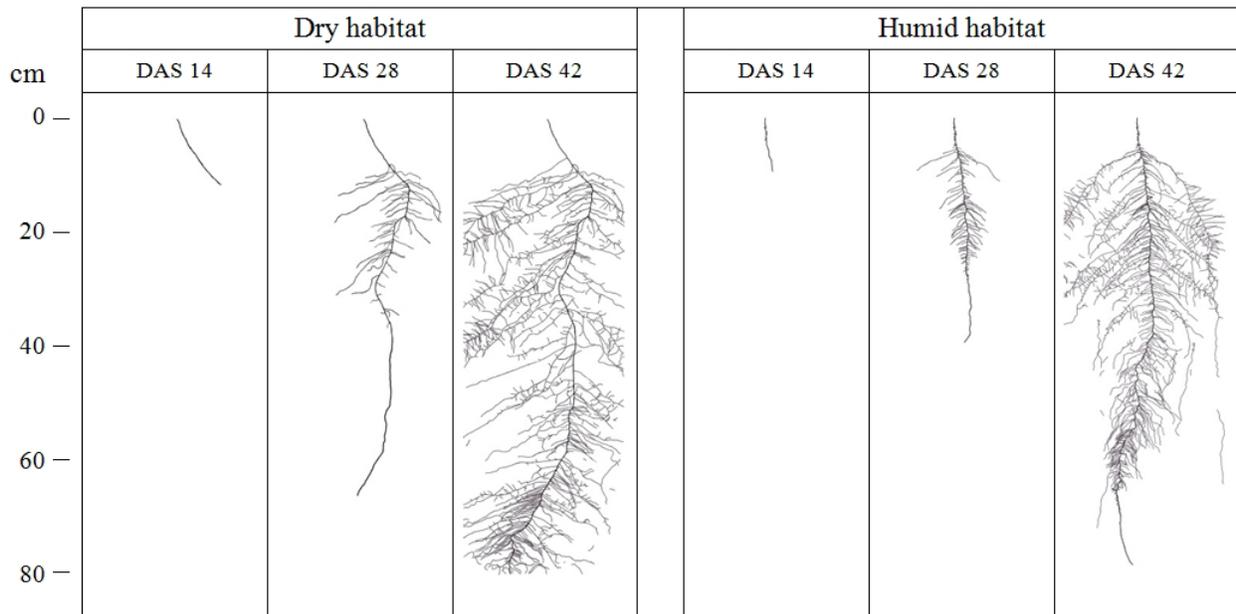


Figura 1: Curso temporal del crecimiento de las raíces en dos ecotipos de quinua de hábitats contrastantes a los 14, 28 y 42 DDS (días después de la siembra).

3.3. Respuestas de los ecotipos al déficit hídrico en el sistema radicular de la quinua.

Bajo déficit hídrico, los sistemas radiculares de los ecotipos de los salares y del nivel del mar presentaron una topología más “espina de pescado”, lo cual implicó una mayor reducción en el crecimiento de raíces laterales que en raíces primarias. De hecho, en el caso de sequía producida en las etapas tempranas del crecimiento de la planta, la elongación de la raíz primaria se considera beneficioso para la adquisición de recursos hídricos más profundos y más seguros, mientras que una densa ramificación de la raíz podría conducir al rápido agotamiento de un recurso hídrico poco fiable de las capas superficiales del suelo (Padilla y Pugnaire 2007). De hecho, las diferencias entre los ecotipos estudiados fueron que el sistema radicular del ecotipo de los Salares presentó un alargamiento más rápido y una colonización más densa en profundidad. Los rasgos arquitectónicos del sistema radicular del ecotipo de los Salares puede explicar una práctica común en las zonas más secas del Altiplano, el cultivar los campos de quinua cada dos años para acumular agua en las capas profundas del suelo durante el año libre de cultivos.

El déficit hídrico también redujo la longitud total de los sistemas radiculares con un menor impacto en el ecotipo de los Salares: -38% vs -57% en el ecotipo del nivel del mar. Sin embargo, estas reducciones del crecimiento afectaron más severamente a las partes aéreas que a las partes subterráneas de la planta, como muestra el aumento de la relación Raíz/Brote en plantas de ambos ecotipos bajo estrés hídrico. En general, el déficit hídrico no afectó la longitud promedio de los segmentos radiculares. En cambio, la reducción significativa de la longitud total del sistema radicular bajo déficit hídrico fue el resultado de un número reducido de segmentos radiculares, con una diferencia entre los ecotipos: el número de segmentos se redujo en sólo un 8% en la quinua de los Salares *versus* 23% en la quinua del nivel del mar. Esto podría implicar una diferencia ecotípica significativa en los sistemas radiculares en cuanto a la absorción de agua y la sensibilidad a los déficits hídricos (Álvarez-Flores 2012).

Cabe señalar que el déficit hídrico estimuló la elongación de la raíz primaria en ambos ecotipos en comparación con un disponibilidad no-limitante de agua. En el ecotipo de los Salares las raíces primarias crecieron hasta 50 cm durante las primeras cuatro semanas del ciclo de la planta bajo condiciones no-

limitantes, mientras que alcanzaron los 75 cm en el mismo intervalo de tiempo bajo déficit hídrico. En el ecotipo del nivel del mar los valores fueron 35 y 40 cm, respectivamente, en las mismas condiciones (Figura 2). El rápido alargamiento de la raíz primaria permitió al ecotipo de los Salares producir raíces laterales distribuidas de manera uniforme a través

de todo el perfil del suelo, con una densidad de raíces similar a la de las plantas que crecen con mayor disponibilidad de agua. En contraste, el ecotipo del nivel del mar concentró sus raíces laterales en las capas de suelo de entre 5 y 50 cm y mostró una escasa densidad de raíces en las capas más profundas del suelo (Álvarez-Flores 2012).

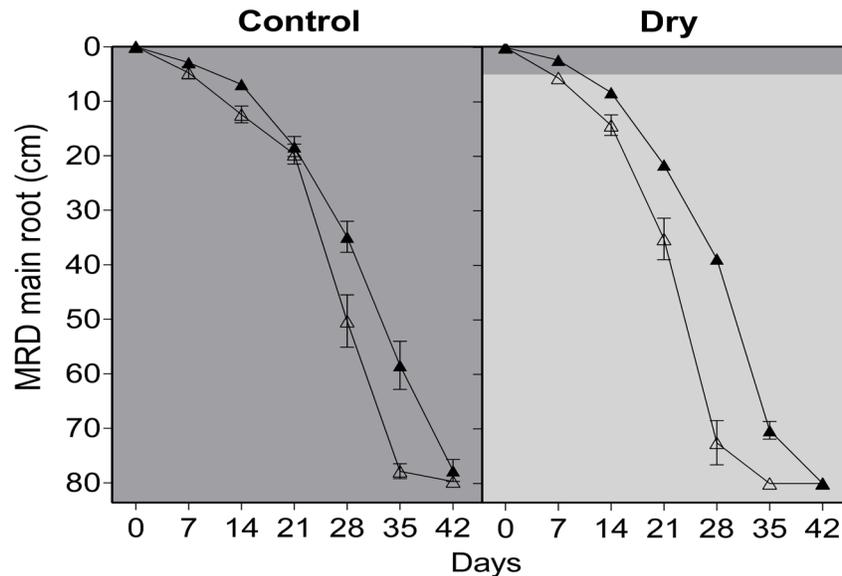


Figura 2: inámica de la máxima profundidad de enraizamiento (MRD) en dos ecotipos de quinua de los Salares (□) y del nivel del mar (△) (n = 5, las barras verticales muestran los errores estándar, las zonas grises muestran el contenido hídrico del suelo: gris oscuro = 12% vol., gris claro = 7% vol.).

Estudios Moleculares y Descubrimiento de Genes.

Los esfuerzos para mejorar el cultivo han llevado a un creciente foco en la investigación genética. El primer estudio fue publicado en 2005 por el grupo de Maughan (Coles *et al.* 2005); una base de datos de marcadores de secuencias expresadas (EST: expressed sequence tag) para la quinua utilizando tejidos florales y de semillas inmaduras. Estas secuencias se analizaron para homología con secuencias génicas conocidas y también para la identificación de polimorfismos de nucleótido individual (SNP) para quinua. Se compararon 424 secuencias de cDNA de quinua con secuencias en bases de datos disponibles públicamente. El 67% de las proteínas de quinua mostraron homología con proteínas de *Arabidopsis* con función putativa, un 18% no tuvo coincidencias significativas, un 9% obtuvo homología significativa con proteínas de *Arabidopsis* con función conocida y solamente un 6% compartió homología significativa con proteínas vegetales

de especies distintas a *Arabidopsis*. Fragmentos de 34 ESTs fueron amplificados y secuenciados en cinco accesiones de quinua y una especie de maleza relacionada, *C. berlandieri*. El análisis de las secuencias de ESTs de la quinua reveló un total de 51 SNPs en 20 secuencias ESTs. Recientemente, un artículo del mismo grupo (Maughan *et al.* 2012) reportó la identificación de 14.178 polimorfismos de nucleótido único (SNPs putativos). En este trabajo un escrutinio de diversidad en 113 accesiones de quinua se utilizó para comparar con las 5 accesiones utilizadas en el estudio previo. Este trabajo también permitió la recuperación de los dos principales subgrupos correspondientes a los ecotipos Andinos y del nivel del mar (costera) de quinua. Por lo tanto, los SNPs identificados en este trabajo representan una herramienta genómica valiosa que será muy útil para los programas emergentes de fitomejoramiento en busca de importantes caracteres agronómicos en quinua. Además, un mapeo de ligamiento de los SNPs en dos poblaciones de líneas endogámicas

recombinantes produjo un mapa integrado con 29 grupos de ligamiento, que abarca 1.404 cM (centiMorgan) con una densidad de marcadores de 3,1 cM por marcador de SNP.

Desafortunadamente, la generación de ESTs de quinua basado en la secuenciación Sanger es aún muy limitada en comparación con otras especies. En la actualidad sólo 424 ESTs se encuentran en el dominio público (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucest/?term=chenopodium+quinoa>). La mayor parte del trabajo realizado en quinua se ha basado en las respuestas al estrés salino, donde se han caracterizado algunos genes importantes. Maughan *et al.* (2009) clonaron y caracterizaron dos homólogos del gen *SOS1* (*cqSOS1A* y *cqSOS1B*) de quinua y encontraron un alto nivel de homología entre estas secuencias génicas y ortólogos de *SOS1* de otras especies. La expresión del gen *cqSOS1* tras la aplicación de NaCl fue investigada en un cultivar de los Salares del Altiplano boliviano. Los análisis de expresión génica mostraron una mayor expresión en la raíz en comparación con el tejido foliar en ausencia de salinidad. Sin embargo, la presencia de 450 mM NaCl causó la inducción de ambos genes en hojas, pero no en tejido radicular (Maughan *et al.* 2009). Ruiz-Carrasco *et al.* (2011) confirmaron las diferentes respuestas de anti-transportadores de sodio a NaCl en brotes y raíces, y también clonaron y analizaron la expresión de *CqNHX*. Curiosamente, los genes fueron regulados diferencialmente en diferentes genotipos analizados. Se han utilizado diferentes estudios relacionados a este estrés abiótico para estudiar un mecanismo de tolerancia a la sal en quinua (Adolf *et al.* 2012). Sin embargo, se necesitan más estudios y el descubrimiento de nuevos genes, tal como fue revisado por Jellen *et al.* (2013).

También se han realizado estudios sobre los efectos del estrés de sequía temprana (hasta nueve días después de la siembra; Morales *et al.* 2011a). Estos autores utilizaron un genotipo de quinua del Altiplano chileno y realizaron un análisis de secuenciación del transcriptoma en condiciones de riego normal y sequía. El transcriptoma fue secuenciado por el método de Illumina “extremos pareados”. Los resultados obtenidos fueron 53 millones de lecturas bajo condiciones control y 50 millones de lecturas en condiciones de sequía, las cuales fueron ensambladas en 18.000 contigs con tamaños mayores a 1 kb. En este estudio se realizó

un análisis digital de la expresión génica, dando como resultado 529 genes inducidos y 201 genes reprimidos en la condición de sequía (Morales *et al.* 2011 b; Zurita-Silva *et al.* 2014 datos no publicados). Esta base de datos de ARN-seq en sequía está siendo utilizado para descubrir/identificar factores de transcripción en respuesta al estrés salino, dado que estos dos tipos de estrés comparten mecanismos moleculares/fisiológicos similares para lidiar con el estrés osmótico y la toxicidad de iones (Ruiz-Carrasco y Silva, comunicación personal).

- El futuro de los estudios moleculares y el descubrimiento de genes en quinua.

La mayoría de los estudios moleculares en la quinua se han desarrollado en condiciones de estrés salino y la identificación de genes no ha mantenido el ritmo necesario para comprender la base genética de las respuestas fisiológicas diferenciales. El genoma aún no ha sido secuenciado. Recientemente, un análisis del transcriptoma de ARN-seq en diferentes tejidos de *Chenopodium quinoa* utilizando cuatro tratamientos de agua (de capacidad de campo a sequía) en un ecotipo de valle (variedad Ingapirca) y un ecotipo de los salares (variedad Ollague) ha sido liberado (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/195391>). Es importante mencionar que se ha publicado un análisis de transcriptoma de amaranto, un pseudo-cereal similar a la quinua, lo que podría servir de referencia para la anotación y el descubrimiento de genes (Délano-Frier *et al.* 2011). Otras estrategias incluyen el estudio de diferentes genotipos de quinua en la búsqueda de los genes que son inducidos por las condiciones de sequía. Una biblioteca de ADNc de longitud completa se generó para transformar *Arabidopsis* y las líneas transgénicas obtenidas fueron evaluadas por su tolerancia a la sequía. Por consiguiente, los genes que esbozan tolerancia en *Arabidopsis* fueron secuenciados e identificados, resultando en candidatos que correspondían tanto a genes ortólogos como a desconocidos, lo cual podría contribuir a identificar genes novedosos de tolerancia a la sequía (Zurita-Silva *et al.* 2014 datos no publicados).

Conclusiones y Perspectivas.

La quinua soporta condiciones climáticas extremas en varias regiones de su área de distribución, en particular en el altiplano sur de Bolivia, el norte de Chile y noroeste de Argentina. En el sur de Bolivia,

la región líder en el mundo en la producción de quinua para exportación, el cultivo enfrenta sequías frecuentes debido a la precipitación baja e irregular y la alta demanda evaporativa (Vacher *et al.* 1994; Geerts *et al.* 2006; Jacobsen 2011), además de una alta probabilidad de heladas (Jacobsen *et al.* 2005, 2007; Winkel *et al.* 2009; Pouteau *et al.* 2011) y radiación solar extrema debido a la altitud elevada (Vacher *et al.* 1994).

Aunque las causas de la variabilidad en las respuestas fisiológicas de la quinua al medio ambiente siguen siendo en gran parte desconocidas, a menudo se considera que la diversidad de variedades locales de quinua reflejan la selección y adaptación a las condiciones locales de suelo y clima de los diferentes hábitats. Sin embargo, una clara adaptación morfofisiológica de estos genotipos a las condiciones ecológicas locales no se ha demostrado hasta el momento (Del Castillo *et al.* 2007; Winkel *et al.* 2009; García *et al.* 2007). La diversidad de los cinco principales ecotipos de quinua y sus características de tolerancia hacen de la quinua un interesante modelo de planta (Fuentes y Zurita-Silva 2013), mayormente para estudios relacionados al funcionamiento de los componentes del brote relacionados a la fotosíntesis (Bertero 2001; Winkel *et al.* 2002; Jacobsen *et al.* 2005, 2007; Ruiz y Bertero 2008), la regulación hormonal (Jacobsen *et al.* 2009; Gómez *et al.* 2011), la absorción de nutrientes (Razzaghi *et al.* 2012a), y las respuestas al riego deficitario (Geerts *et al.* 2008a, b, c), como ejemplos de algunas de las características incluidas en otros capítulos de este volumen.

Como en otras especies cultivadas, las respuestas y los mecanismos de la quinua para hacer frente a la escasez de agua se incluyen en dos grandes estrategias: la evitación del estrés y la tolerancia del estrés. Sin embargo, esta especie ha mostrado una capacidad excepcional para equilibrar la absorción de agua y la pérdida de agua y así evitar el déficit hídrico. La quinua mejora la absorción de agua a través de la acumulación de solutos tales como prolina para disminuir el potencial hídrico del tejido y la modificación de la arquitectura radicular, así como un ajustado control estomático, restringiendo el crecimiento de brotes y acelerando la senescencia foliar para limitar su pérdida de agua por evaporación. Estos mecanismos requieren de una regulación fina tales como la señalización hormonal, el balance del crecimiento foliar y la conductancia

estomática, el mantenimiento de la turgencia y el ajuste osmótico dinámico. De hecho, Geerts *et al.* (2008a) demostraron la alta plasticidad fenotípica de la quinua como un mecanismo de escape de la sequía. Aunque no se presentó en el mismo estudio un modelo de interacción entre estrés de sequía y tiempo térmico, la plasticidad de la quinua en respuesta a sequías pre-antesis fue cuantificado para condiciones de campo, y el modelo propuesto debería ser validado para otras variedades de quinua y regiones, debería mejorarse considerando también la sequía post-antesis (Geerts *et al.* 2008a). Los valores reportados de rendimiento de semilla por unidad de agua consumida ($WP_{V/ET}$) fueron bastante bajos: oscilaron entre 0,3 y 0,6 kg/m³ debido a las generalmente bajas condiciones de fertilidad prevalecientes (Geerts *et al.* 2009). Las plantas de quinua también han evolucionado características morfológicas y anatómicas que permiten cambios adaptativos en respuesta a la sequía, como el control de la senescencia foliar, vesículas que contienen oxalato de calcio en tallos y hojas, epidermis cuticulares gruesas y estomas más hundidos que otros cultivos andinos.

Las variaciones en la arquitectura radicular entre los ecotipos de quinua en condiciones limitantes de agua, tales como la tasa de alargamiento de la raíz primaria y la densidad radicular en las capas profundas del suelo, apuntan a una diferenciación genotípica posiblemente asociada con la selección en hábitats con diferentes niveles de disponibilidad de recursos, combinada con la selección por agricultores locales. Estos caracteres del sistema radicular podrían ser de importancia crucial en las condiciones secas del Altiplano, donde la precipitación media anual no satisface las necesidades de agua para un ciclo completo de cultivo. También podrían ser útiles para seleccionar nuevas variedades para agroecosistemas con menores requisitos de insumos (Lynch y Brown 2012). El fitomejoramiento para maximizar la captura de la humedad del suelo para la transpiración es el objetivo más importante para la mejora del rendimiento en condiciones de sequía (Blum 2009).

Con la incorporación de nuevas tecnologías y estrategias, tales como la integración de estudios genómicos, transcriptómicos y de genética reversa, todo el potencial de la variabilidad genética de la quinua se podría utilizar para generar nuevas variedades; ésta también representa una fuente

novedosa para el descubrimiento de genes que podrían servir en otros cultivos de importancia agronómica. Esto frente a desafíos actuales como el cambio climático y las oscilaciones que limitan la producción de alimentos en el mundo. Todas estas características hacen de la quinua un modelo de cultivo excepcional para los estudios de tolerancia al estrés, junto con sus atributos nutricionales sobresalientes (cubierto en el Capítulo 3.4), lo cual representa tanto desafíos como oportunidades para contribuir a la seguridad alimentaria y la soberanía no sólo en los Andes, sino también para agricultores de África, Asia y otras partes del mundo.

Referencias

- Adolf VI, S-E Jacobsen y S Shabala (2013). Salt tolerance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Environmental and Experimental Botany* 92: 43-54
- Álvarez-Flores RA (2012). Réponses morphologiques et architecturales du système racinaire au déficit hydrique chez des *Chenopodium* cultivés et sauvages d'Amérique andine. Tesis de Doctorado. Université Montpellier 2, Montpellier, Francia. 114 p.
- Aroni JC, M Cayoja y MA Laime (2009). Situación actual al 2008 de la Quinoa Real en el Altiplano Sur de Bolivia. FAUTAPO, La Paz, Bolivia. 172 p.
- Bertero HD (2001). Effects of photoperiod, temperature and radiation on the rate of leaf appearance in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) under field conditions. *Annals of Botany* 87:495-502.
- Bertero HD, AJ de la Vega, G Correa, SE Jacobsen y A Mujica (2004). Genotype and genotype-by-environment interaction effects for grain yield and grain size of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) as revealed by pattern analysis of international multi-environment trials. *Field Crop Research* 89: 2-3, 299-318.
- Bhargava A, SShukla y O Deepak (2006). *Chenopodium quinoa*. An Indian perspective. *Industrial Crops and Products* 23: 73-87.
- Bloom AJ, FSIII Chapin y HA Mooney (1985). Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 363-392.
- Blum A (2009). Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crop Research* 112(2): 119-23.
- Bois J, T Winkel, J Lhomme, J Raffailac y A Rocheteau (2006) Response of some Andean cultivars of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to temperature: effects on germination, phenology, growth and freezing. *European Journal of Agronomy* 25: 299-308.
- Bown D, (1995) Encyclopaedia of Herbs and Their Uses. Herb Society of America. Dorling Kindersley, London.
- Bosque Sanchez H, R Lemeur, P Van Damme y S-E Jacobsen (2003) Ecophysiological analysis of drought and salinity stress of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Food Reviews International* 19: 111-119.
- Claeys H y D Inze (2013). The Agony of Choice: How Plants Balance Growth and Survival under Water-Limiting Conditions. *Plant Physiology* 162: 4, 1768-1779.
- Coles ND, CE Coleman, SA Christensen, EN Jellen, MR Stevens, A Bonifacio, JA Rojas-Beltran, DJ Fairbanks y PJ Maughan (2005). Development and use of an expressed sequenced tag library in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) for the discovery of single nucleotide polymorphisms. *Plant Science* 168: 439-447.
- Del Castillo C, T Winkel, G Mahy y JP Bizoux (2007). Genetic structure of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) from the Bolivian Altiplano as revealed by RAPD markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 54: 897-905.
- Délano-Frier JP, H Avilés-Arnaut, K Casarrubias-Castillo, G Casique-Arroyo, PA Castrillón-Arbeláez, L Herrera-Estrella, J Massange-Sánchez, NA Martínez-Gallardo, FI Parra-Cota, E Vargas-Ortiz y MG Estrada-Hernández (2011). Transcriptomic analysis of grain amaranth (*Amaranthus hypochondriacus*) using 454 pyrosequencing: comparison with *A. tuberculatus*, expression profiling in stems and in response to biotic and abiotic stress. *BMC Genomics* 12: 363.
- Dizès J (1992). Anatomía de la epidermis de la papa amarga y otros cultivos andinos en relación con la transpiración. In: Rea J y Vacher JJ (eds.) La papa amarga. ORSTOM. La Paz, Bolivia. pp 77-83.
- Eissenstat DM (1992). Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* 15: 763-782.
- Fitter AH (1991). Plant roots: the hidden half. p 3-25.

- Characteristics and functions of root systems. Eds. W, Yoav, Eshel, A, Kafkafi, U. New York, USA.
- Fuentes F y A Zurita-Silva (2013). Molecular studies. In: Bhargava A. y S. Srivastava Eds. Quinoa: Botany, Production & Uses. CABI Publishers ISBN 9781780642260 Oxfordshire, Reino Unido.
- Fuentes FF y A Bhargava (2011). Heat stress. Morphological analysis of Quinoa germplasm grown under lowland desert conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science* 197: 124-134.
- Galwey NW (1989) Quinoa. *Biologist* 36: 5.
- García M (1991). Comportamiento hídrico de dos variedades de quinoa en respuesta a la sequía. Disertación presentada para el grado de Ingeniero Agrónomo. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- García M, D Raes, SE Jacobsen & T Michel (2007). Limitaciones agroclimáticas para la agricultura de secano en el altiplano boliviano. *Journal of Arid Environments* 71: 109-121.
- Garrido M, P Silva, Silva H, R Muñoz, C Baginsky, E Acevedo (2013). Evaluación del rendimiento de nueve genotipos de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) bajo diferentes disponibilidades hídricas en ambiente mediterráneo. *IDESIA* (Chile) 31: 2, 69-76.
- Geerts S, D Raes, M García, C Del Castillo & W Buytaert (2006). Agro-climatic suitability mapping for crop production in the Bolivian Altiplano: A case study for quinoa. *Agricultural and Forest Meteorology* 139: 399-412.
- Geerts S, D Raes, M García, J Mendoza y R Huanca (2008a). Crop water use indicators to quantify the flexible phenology of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) in response to drought stress. *Field Crops Research* 108: 150-156.
- Geerts S, D Raes, M García, J Vacher, R Mamani, J Mendoza, R Huanca, B Morales, R Miranda, J Cusicanqui y C Taboada (2008b). Introducing deficit irrigation to stabilize yields of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *European Journal of Agronomy* 28:427-436.
- Geerts S, D Raes, M García, O Condori, J Mamani, R Miranda, J Cusicanqui, C Taboada, E Yucra y J Vacher (2008c). Could deficit irrigation be a sustainable practice for quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) in the Southern Bolivian Altiplano? *Agricultural Water Management* 95: 909-917.
- Geerts S, D Raes, M García, C Taboada, R Miranda, J Cusicanqui, T Mhizha y J Vacher (2009). Modelling the potential for closing quinoa yield gaps under varying water availability in the Bolivian Altiplano. *Agricultural Water Management* 96: 1652-1658.
- Glimskär A (2000). Estimates of root system topology of five plant species grown at steady-state nutrition. *Plant and Soil* 227: 249-256.
- Gómez MB, PA Castro, CMignone y HD Bertero (2011). Can yield potential be increased by manipulation of reproductive partitioning in quinoa (*Chenopodium quinoa*)? Evidence from gibberellic acid synthesis inhibition using Paclobutrazol. *Functional Plant Biology* 38: 420-430.
- González JA, M Gallardo, M Hilal, M Rosa y FE Prado (2009a). Physiological responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to drought and waterlogging stresses: dry matter partitioning. *Botanical Studies* 50:35-42.
- González JA, M Rosa, MF Parrado, M Hilal y FE Prado (2009b). Morphological and physiological responses of two varieties of a highland species (*Chenopodium quinoa* Willd.) growing under near-ambient and strongly reduced solar UV-B in a lowland location. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 96: 144-151.
- González JA, M Bruno, M Valoy y FE Prado (2011). Genotypic variation of gas exchange parameters and leaf stable carbon and nitrogen isotopes in ten quinoa cultivars grown under drought. *Journal of Agronomy and Crop Science* 197: 81-93.
- Hariadi Y, K Marandon, Y Tian, S-E Jacobsen y S Shabala (2011). Ionic and osmotic relations in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) plants grown at various salinity levels. *Journal of Experimental Botany* 61: 185-193.
- Hodge A (2009). Decisiones de la raíz. *Plant Cell and Environment* 32: 628-640.
- Ito K, K Tanakamaru, S Morita, J Abe, y S Inanaga (2006). Lateral root development, including responses to soil drying, of maize (*Zea mays*) and wheat (*Triticum aestivum*) seminal roots. *Physiologia Plantarum* 127:260-267.
- Jacobsen S-E (2011). The Situation for Quinoa and Its Production in Southern Bolivia: From Economic

Success to Environmental Disaster. *Journal of Agronomy & Crop Science* 197: 390–399.

Jacobsen SE y A Mujica (2001). Quinoa: cultivo con resistencia a la sequía y otros factores adversos. La Gestión de la Biodiversidad: Áreas Protegidas y Áreas Vulnerables. IV Simposio Internacional de Desarrollo Sustentable. Disponible en: <http://hoeger.com.ve/ama/pdf/sesion-biodiversidad-05.pdf> (Fecha de adhesión: 02-08-2013).

Jacobsen S-E, A Mujica y CR Jensen (2003). The resistance of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to adverse abiotic factors. *Food Reviews International* 19: 99-109.

Jacobsen, S-E, C Monteros, JL Christiansen, LA Bravo, LJ Corcuera & A Mujica (2005). Plant responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to frost at various phenological stages. *European Journal of Agronomy* 22: 131-139.

Jacobsen SE, CR Jensen, y H Pedersen (2005). Use of the relative vegetation index for growth estimation in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Journal of Food, Agriculture and Environment* 3: 169-175.

Jacobsen S-E, C Monteros, LJ Corcuera, LA Bravo, JL Christiansen y A Mujica (2007). Frost resistance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *European Journal of Agronomy* 26: 471-475.

Jacobsen S-E, F Liu y CR Jensen (2009). Does root-sourced ABA play a role for regulation of stomata under drought in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Scientia Horticulturae* 122:2, 281–287.

Jellen EN, PJ Maughan, D Bertero y H Munir (2013). Prospects for Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) Improvement Through Biotechnology. In: SM Jain & S Dutta Gupta (eds.): *Biotechnology of Neglected and Underutilized Crops*. Springer, Dordrecht. DOI: 10.1007/978-94-007-5500-0_8. pp 173-201.

Jensen CR, S-E Jacobsen, MN Andersen, N Núñez, SD Andersen, L Rasmussen & VO Mogensen (2000). Leaf gas exchange and water relation characteristics of field quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) during soil drying. *European Journal of Agronomy* 13: 11-25.

Kranner I, FV Minibayeva, RP Beckett y Seal CE (2010). ¿Qué es el estrés? Los conceptos, las definiciones y las aplicaciones en la ciencia de semillas. *New Phytologist* 188: 655-673.

Lamas R. (2011) Selección de genotipos de quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) a partir del punto de marchitez permanente, como un método para identificar progenitores tolerantes a sequía. Tesis (resumen). Universidad Técnica de Oruro. Bolivia. Disponible en: <http://tesis.dpucuto.edu.bo/facultad-de-ciencias-agrarias-y-veterinarias/48-carrera-de-fitotecnia/738-seleccion-de-genotipos-de-quinuachenopodium-quinoa-willd-a-partir-del-punto-de-marchitez-permanente-como-un-metodo-para-identificar-progenitores-tolerantes-a-sequia.html> (Fecha de adhesión: 02-08-2013).

León MF, FA Squeo, JR Gutiérrez y M Holmgren (2011). Una renovación rápida raíz durante los pulsos de agua aumenta establecimiento de plántulas de arbustos en el desierto de Atacama. *Journal of Vegetation Ciencia* 22: 120-129.

Lynch JP, Brown KM (2012). Las nuevas raíces para la agricultura: aprovecha el fenómeno de raíz. *Philosophical Transactions de la Royal Society B: Ciencias Biológicas* 367: 1598-1604.

Malamy JE (2005). Vías intrínsecas y ambientales de respuesta que regulan la arquitectura del sistema radicular. *Plant, Cell and Environment* 26, 571-584 67-77.

Martínez EA, E Veas, C Jorquera, R San Martín, & P Jara. (2009) La reintroducción de *Chenopodium quinoa* Willd. en Chile árido: El cultivo de las dos carreras de tierras bajas bajo extremadamente bajo riego. *Journal of Agronomy and Crop Science* 195: 1-10.

Maughan PJ, SM Smith, JA Rojas-Beltran, D Elzinga, JA Raney, EN Jellen, A Bonifacio, JA Udall, y DJ Fairbanks (2012). Single nucleotide polymorphism identification, characterization, and linkage mapping in quinoa. *The Plant Genome* 5(3), 114-125.

Maughan PJ, TB Turner, CE Coleman, DB Elzinga, EN Jellen, JA Morales, JA Udall, DJ Fairbanks y A Bonifacio (2009). Characterization of *Salt Overly Sensitive 1 (SOS1)* gene homoeologs in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Genome* 52: 647–657.

Morales A, A Zurita y H Silva (2011a). Quinoa as a Drought Tolerance Genes Source. *Plant and Animal Genome XIX Conference*, San Diego, USA. 15-19 Enero.

Morales A, A Zurita-Silva y H Silva (2011b).

- Identification of drought tolerance genes in quinoa using a transcriptome analysis approach. *VI Reunión de Biología Vegetal*. Gran Hotel Pucon, Pucon, Chile. November 30–December 2.
- Morales A y A Zurita (2010). La quínoa como fuente de genes de resistencia a estrés por sequía. III Congreso Mundial de la Quinoa, Oruro, Bolivia. Disponible en: http://www.infoquinoa.bo/?opc=congreso_mundial_quinoa_2010&cat=ponencias&pagina=6 (Fecha de acceso: 02-08-2013).
- Mujica A, JI Izquierdo y JP Marathée (2001). Origen y descripción de la quinoa. en A Mujica, SE Jacobsen, JI Izquierdo y JP Marathée, Eds. *Quinoa (Chenopodium quinoa Willd.): ancestral cultivo andino, alimento del presente y futuro*. CD-Rom: Cultivos Andinos. Version 1.0. FAO, Santiago, Chile.
- Nakashima K, Y Ito y K Yamaguchi-Shinozaki (2009) Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in Arabidopsis and grasses. *Plant Physiology* 149: 88–95.
- Nicotra AB, N Babicka y M Westoby (2002). Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 130: 136-145.
- Padilla FM y FI Pugnaire (2007). Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* 21: 489-495.
- Passioura JB y JF Angus (2010). Improving productivity of crops in water-limited environments. *Advances in Agronomy* 106: 37-75.
- Paula S y JG Pausas (2011). Root traits explain different foraging strategies between resprouting life histories. *Oecologia* 165: 321-331.
- Pockman WT y JS Sperry (2000). Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *American Journal of Botany* 87: 1287-1299.
- Pouteau R, S Rambal, JP Ratte, F Gogé, R Joffre y T Winkel (2011). Downscaling MODIS-derived maps using GIS and boosted regression trees: the case of frost occurrence over the arid Andean highlands of Bolivia. *Remote Sensing of Environment* 115: 117-129.
- Pregitzer KS, ME Kubiske, CK Yu y RL Hendrick (1997). Root architecture, carbon and nitrogen in four temperate forest species. *Oecologia* 111: 302-308.
- Razzaghi F, SH Ahmadi, VI Adolf, CR Jensen, S-E Jacobsen y MN Andersen (2011). Water relations and transpiration of Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) under salinity and soil drying. *Journal of Agronomy and Crop Science* 197: 348-360.
- Razzaghi F, F Plauborg, S-E Jacobsen, CR Jensen, MN Andersen (2012a). Effect of nitrogen and water availability of three soil types on yield, radiation use efficiency and evapotranspiration in field-grown quinoa. *Agricultural water management* 109: 20–29.
- Reader RJ, A Jalili, JP Grime, RE Spencer y N Matthews (1993). A comparative study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil. *Journal of Ecology* 81: 543-550.
- Risi JC y NW Galwey (1989a). The pattern of genetic diversity in the Andean grain crop quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). I. Associations between characteristics. *Euphytica* 41: 147-162.
- Risi JC y NW Galwey (1989b). The pattern of genetic diversity in the Andean grain crop quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). II. Multivariate methods. *Euphytica* 41: 135-145.
- Roumet C, C Urcelay y S Díaz (2006). Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist* 170: 357-368.
- Ruffino AMC, M Rosa, M Hilal, JA González y FE Prado (2010). The role of cotyledon metabolism in the establishment of quinoa (*Chenopodium quinoa*) seedlings growing under salinity. *Plant and Soil* 326: 213–224.
- Ruiz RA y HD Bertero (2008). Light interception and radiation use efficiency in temperate quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars. *European Journal of Agronomy* 29: 144-152.
- Ruiz-Carrasco KB, F Antognoni, AK Coulibaly, S Lizardi, A Covarrubias, EA Martínez, MA Molina-Montenegro, S Biondi y A Zurita-Silva (2011). Variation in salinity tolerance of four lowland genotypes of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) as assessed by growth, physiological traits, and sodium transporter gene expression. *Plant Physiology and Biochemistry* 49: 1333-1341.
- Schlick G y DL Bubenheim (1996). Quinoa: candidate crop for NASA's controlled ecological life support

- systems. Ed. Janick J. Progress in new crops. ASHS Press, Arlington, VA, EE.UU. pp. 632-640.
- Sen DN, KD Sharma y DD Chawan (1971). Leafless *Euphorbia* in Rajasthan rocks. V. The organic acid metabolism of *E. caducifolia* Haines. *New Phytologist* 70: 381-387.
- Shabala S y A Mackay (2011). Ion Transport in Halophytes. *Advances in Botanical Research* 57: 151-199.
- Shabala L, A Mackay, Y Tian, S-E Jacobsen, D Zhou y S Shabala (2012). Oxidative stress protection and stomatal patterning as components of salinity tolerance mechanism in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd). *Physiologia Plantarum* 146: 26-38.
- Sharma S, JG Villamor y PE Verslues (2011). Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potential. *Plant Physiology* 157: 292-304.
- Siener R, R Honow, A Seidler, S Voss y A Hesse (2006). Oxalate contents of species of the Polygonaceae, Amaranthaceae and Chenopodiaceae families. *Food Chemistry* 98: 220-224.
- Skirycz A y D Inzé (2010). More from less: plant growth under limited water. *Current Opinion in Biotechnology* 21: 197-203.
- Skirycz A, H Claeys, S De Bodt, A Oikawa, S Shinoda, M Andriankaja, K Maleux, NB Eloy, F Coppens, S-D Yoo, et al (2011). Pause-and-stop: the effects of osmotic stress on cell proliferation during early leaf development in Arabidopsis and a role for ethylene signaling in cell cycle arrest. *Plant Cell* 23: 1876-1888.
- Szabados L y A Saviouré (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science* 15: 89-97.
- Tardieu F, B Parent y T Simonneau (2010). Control of leaf growth by abscisic acid: hydraulic or non-hydraulic processes? *Plant Cell & Environment* 33: 636-647.
- Tosso TJ (1985). Suelos volcánicos de Chile. 723 p. INIA, Santiago, Chile.
- Vacher JJ (1998). Responses of two main Andean crops, quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) and papa amarga (*Solanum juzepczukii* Buk.) to drought on the Bolivian Altiplano: Significance of local adaptation. *Agriculture, ecosystems & environment* 68:1, 99-108.
- Vacher JJ, E Imaña y E Canqui (1994). Las características radiativas y la evapotranspiración potencial en el altiplano boliviano. *Revista de Agricultura* (Bolivia) 32: 4-14.
- Verelst W, E Bertolini, S De Bodt, K Vandepoele, M Demeulenaere, ME Pè y D Inzé (2013). Molecular and physiological analysis of growth-limiting drought stress in *Brachypodium distachyon* leaves. *Molecular Plant* 6: 311-322.
- Walk T, R Jaramillo y J Lynch (2006). Architectural tradeoffs between adventitious and basal roots for phosphorus acquisition. *Plant and Soil* 279: 347-366.
- Wilkinson S y WJ Davies (2010). Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant Cell & Environment* 33: 510-525.
- Winkel T, M Méthy y F Thénot (2002). Radiation-use efficiency, chlorophyll fluorescence and reflectance indices, associated with ontogenic changes in water-limited *Chenopodium quinoa* leaves. *Photosynthetica* 40: 227-232.
- Winkel T, JP Lhomme, JPN Laura, CM Alcon, C Del Castillo & A Rocheteau (2009). Assessing the protective effect of vertically heterogeneous canopies against radiative frost: the case of quinoa on the Andean Altiplano. *Agricultural and Forest Meteorology* 149: 1759-1768.



Oficina Regional de la FAO
para América Latina y el
Caribe
Av. Dag Hammarskjold 3241,
Vitacura, Santiago de Chile
www.fao.org



Centre de coopération
internationale en recherche
agronomique pour le
développement
CIRAD-ES ; TA C-47/F
Campus International de
Baillarguet
34398 Montpellier Cedex 5 –
France
www.cirad.fr



Andean Naturals, Inc.
393 Catamaran St, Foster City,
CA 94404, Estados Unidos
www.andeannaturals.com