

TRABAJO FIN DE MÁSTER  
MÁSTER EN AGROBIOLOGIA AMBIENTAL  
Septiembre 2018

**EVALUACIÓN DEL RENDIMIENTO Y CARACTERIZACIÓN FISIOLÓGICA DE  
DOS VARIETADES DE QUINUA (*Chenopodium quinoa* Willd.) SOMETIDAS A  
DÉFICIT HÍDRICO BAJO CONDICIONES DE INVERNADERO**

---

Angie Lorena Gámez Guzmán

**Director:**

Dr. Iker Aranjuelo Michelena

**Codirector:**

Dr. Fermín Morales Iribas

## **AGRADECIMIENTOS**

Deseo expresar mi más sincera gratitud a mi director Dr. Iker Aranjuelo y mi codirector Dr. Fermín Morales por el apoyo, el seguimiento y los comentarios que permitieron que este trabajo se llevara a cabo. Así como también, agradezco al grupo de Agricultura Sostenible y Cambio Climático del Instituto de Agrobiotecnología (IdAB - CSIC) por las apreciaciones y acompañamiento durante la elaboración del mismo. Además, agradezco al personal del Instituto de Agrobiotecnología por permitirme realizar este trabajo en sus instalaciones.

## RESUMEN

El interés por el cultivo y el consumo de la quinua (*Chenopodium quinoa*) ha aumentado debido a las propiedades nutricionales de su grano y la capacidad de esta especie para crecer en condiciones adversas como la sequía. Escenarios de cambio climático predicen periodos de sequía con mayor duración y por tanto es de gran relevancia la búsqueda de cultivos que toleren estas condiciones. El objetivo de este trabajo fue evaluar parámetros de rendimiento, calidad y fisiológicos en dos variedades de quinua sometidas a estrés por déficit hídrico en condiciones de invernadero. Como material vegetal se utilizaron la variedad costera Rainbow y la variedad de altiplano Illpa provenientes de Chile. Hasta el inicio de la formación de fruto, las plantas crecieron con óptimas condiciones de riego. A partir de entonces, se inició la aplicación de los tratamientos de déficit hídrico, correspondientes a control o 100% de la capacidad de retención del sustrato en el contenedor (CC), 50% CC y 20% CC. En todos los tratamientos se analizaron parámetros de rendimiento, calidad de grano y fotosintéticos, biomasa de raíces, análisis del isótopo  $^{13}\text{C}$ , contenido de carbohidratos, aminoácidos, minerales y contenido relativo de Rubisco. No fue observado un efecto del déficit hídrico en las variables de rendimiento y calidad de grano. Sin embargo, hubo incremento significativo de la biomasa de raíces en plantas sometidas a estrés respecto al control en las dos variedades. Los parámetros fisiológicos disminuyeron en las dos variedades evaluadas. La variedad costera presentó mayor uso eficiente del agua y menor discriminación del  $^{13}\text{C}$  bajo condiciones de déficit hídrico. En el caso de Rainbow bajo déficit hídrico, disminuyó el contenido de azúcares solubles pero incrementó los contenidos del aminoácido glutamina y el sodio. En Illpa los contenidos de azúcares solubles aumentaron junto con los niveles de los aminoácidos arginina, GABA, prolina y de los minerales sodio y potasio. Además, en las dos variedades se produjo disminución en el contenido relativo de Rubisco. Por lo tanto, en este trabajo, se puede demostrar cómo las dos variedades de quinua emplean diferentes estrategias de tolerancia al déficit hídrico que impiden la disminución del rendimiento y calidad del grano en condiciones de invernadero.

**Palabras clave:** Quinua, déficit hídrico, ajuste osmótico

## ABSTRACT

The quinoa (*Chenopodium quinoa*) crop and its consume have increased in the last years because of its nutritional properties and the ability to growth under adverse conditions such as drought. Climate change scenarios predict extended periods of drought and the searching for new tolerant crops for these conditions have been emphasized. The main goal of this work was to evaluate crop yield and quality parameters and to characterize physiological parameters in two varieties of quinoa grown under water deficit in greenhouse conditions. Two varieties of quinoa from Chile coast (Rainbow) and altiplano (Illpa) were used and then subject to water deficit treatments, control or 100% substrate holding capacity (CC), 50% CC and 20% CC applied at the beginning of fruit development. The crop yield and quality parameters, root biomass, carbohydrates, aminoacids, mineral content and Rubisco relative content were carried out. There were no differences in yield and quality parameters among treatments but the root biomass was higher in plants under severe water deficit conditions compared to control. The physiological parameters decreased with the enhanced of water stress in two varieties, but the coast variety showed higher water use efficiency and less discrimination of  $^{13}\text{C}$  under water deficit. Also, the carbohydrates level was decreased in the coast variety but the glutamine and sodium content increased in leaves. In contrast, the altiplano variety increased the carbohydrates, arginine, GABA, proline, sodium and potassium levels in leaves. Moreover, the two varieties showed a decreased relative content of Rubisco. In conclusion, this work showed that two quinoa varieties use different strategies to face water deficit stress which prevent the decreased of grain yield and quality under greenhouse conditions.

**Keywords:** Quinoa, water deficit, osmotic adjustment

## CONTENIDO

<b>1. ESTADO DEL ARTE .....</b>	<b>10</b>
1.1 Introducción a la quinua .....	10
1.1.1 Origen y diversidad .....	10
1.2 Botánica, descripción morfológica y fenología .....	11
1.2.1 Descripción morfológica .....	11
1.2.2 Fenología .....	12
1.3 Cultivo de la quinua .....	15
1.4 Características nutritivas del grano de quinua.....	15
1.4.1 Proteínas y aminoácidos .....	16
1.4.2 Carbohidratos.....	17
1.4.3 Lípidos.....	17
1.4.4 Vitaminas.....	17
1.4.5 Minerales.....	18
1.4.6 Fibra dietética.....	18
1.4.7 Saponinas .....	18
1.4.8 Capacidad antioxidante .....	19
1.5 Importancia económica de la quinua.....	19
1.5.1 Demanda y oferta de mercado .....	20
1.6 El cambio climático y la quinua .....	21

1.6.1 Efecto del déficit hídrico sobre la producción y fisiología de los cultivos .....	22
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>24</b>
2.1 Objetivos específicos .....	24
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>25</b>
3.1 Material vegetal y diseño del experimento .....	25
3.2 Rendimiento por planta y biomasa de raíces .....	26
3.3 Parámetros fisiológicos .....	26
3.4 Análisis de isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$ ).....	26
3.5 Contenido de almidón .....	27
3.6 Contenido de azúcares solubles .....	27
3.7 Contenido de aminoácidos libres .....	27
3.8 Contenido mineral .....	28
3.9 Contenido relativo de la proteína rubisco .....	28
3.10 Análisis estadístico .....	28
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>29</b>
4.1 <i>Fenología, rendimiento y biomasa de raíces.....</i>	29
4.2 <i>Parámetros fisiológicos .....</i>	32
4.3 <i>Contenido de almidón y azúcares solubles .....</i>	33
4.4 <i>Contenido de aminoácidos libres en hojas.....</i>	34
4.5 <i>Contenido mineral .....</i>	35

4.6 Contenido relativo de la proteína Rubisco.....	36
<b>5. DISCUSIÓN .....</b>	<b>38</b>
5.1 Efecto de los tratamientos de déficit hídrico en el rendimiento y calidad de grano según la fenología.....	38
5.2 Modificaciones morfológicas en plantas sometidas a estrés hídrico .....	39
5.3 Modificaciones fisiológicas en plantas sometidas a estrés hídrico.....	40
5.4 Contenido foliar de carbohidratos, aminoácidos y minerales .....	42
<b>6. CONCLUSIONES .....</b>	<b>46</b>
<b>7. BIBLIOGRAFIA .....</b>	<b>47</b>

## INDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Fenología de la planta de quinua. ....	14
<b>Figura 2. Producción de quinua: A.</b> Producción (ton) y área cosechada de quinua (ha) a nivel mundial y <b>B.</b> Producción por países productores.....	20
<b>Figura 3. Precio de quinua: A.</b> Evolución del precio por país de origen y <b>B.</b> Precio según mercado de destino .....	21
<b>Figura 4.</b> Rendimiento de semilla por planta (g), peso de 1000 granos (g) y biomasa de raíz (g) en las variedades de quinua costera Rainbow ( <b>A, B, C</b> ) y de altiplano Illpa ( <b>D, E, F</b> ) sometidas a diferentes niveles de riego. ....	30
<b>Figura 5. Parámetros fotosintéticos: A.</b> Tasa fotosintética ( $A_n$ ); <b>B.</b> Conductancia estomática (gs); <b>C.</b> Transpiración ( $E$ ) y <b>D.</b> Concentración subestomática $CO_2$ en plantas de quinua de las variedades Rainbow e Illpa sometidas a tres niveles de riego .....	32
<b>Figura 6. A.</b> Uso eficiente del agua intrínseco (WUE) y <b>B.</b> Discriminación isotópica $^{13}C$ ( $\Delta^{13}C$ , ‰) en plantas de quinua de las variedades Rainbow e Illpa sometidas a tres niveles de riego.....	33
<b>Figura 7. Contenido de carbohidratos en hojas: A.</b> Almidón en hojas de la variedad Rainbow (Costera); <b>B.</b> Almidón en hojas de la variedad Illpa (Altiplano); <b>C.</b> Azúcares solubles en hojas de la variedad Rainbow y <b>D.</b> Azúcares solubles en hojas de la variedad Illpa, sometidas a tres niveles de riego .....	34
<b>Figura 8.</b> Porcentaje (%) de aumento o reducción del contenido foliar de aminoácidos respecto al control de las plantas sometidas a déficit hídrico en las variedades de quinua costera Rainbow ( <b>A</b> ) y de altiplano Illpa ( <b>B</b> ) .....	35
<b>Figura 9.</b> Porcentaje (%) de aumento o reducción del contenido foliar de minerales respecto al control de las plantas sometidas déficit hídrico en las variedades de quinua costera Rainbow ( <b>A.</b> ) y de altiplano Illpa ( <b>B.</b> ).....	36
<b>Figura 10.</b> Contenido relativo de Rubisco en plantas de quinua variedad costera Rainbow y de altiplano Illpa sometidas a déficit hídrico .....	37
<b>Figura 11. Fotografías de raíces:</b> Plantas de quinua variedad costera Rainbow ( <b>A, B, C</b> ) y de altiplano Illpa ( <b>D, E, F</b> ) sometidas a los tratamientos de déficit hídrico .....	40



## INDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Clasificación de los ecotipos de quinua ( <i>C. quinoa</i> Willd.) asociados a los grupos agroecológicos.....	10
<b>Tabla 2.</b> Descripción morfológica de la planta de quinua ( <i>C. quinoa</i> Willd.).....	11
<b>Tabla 3.</b> Descripción fenológica de la quinua ( <i>C. quinoa</i> Willd.) .....	13
<b>Tabla 4.</b> Valor nutricional del grano de las variedades de costa (Rainbow) y altiplano (Illpa) de quinua sometidas a déficit hídrico. ....	30

## 1. ESTADO DEL ARTE

### 1.1 Introducción a la quinua

#### 1.1.1 Origen y diversidad

La quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) es un componente de la base alimenticia de las poblaciones andinas en Sudamérica. Su cultivo se extiende desde las tierras altas de los Andes en Colombia hasta las tierras bajas de Chile y Argentina (Tapia, 2015). Fue un importante alimento para los Incas y hoy en día sigue siendo importante para las poblaciones Quechua y Aymará. Su cultivo data desde hace más de 5000 años (Abugoch, 2009) e incluso hay evidencias de que esta planta fue cultivada aproximadamente desde hace 8000 años (Zurita-Silva *et al.*, 2014). El centro de origen de este cultivo se sitúa en la zona Andina de Bolivia y Perú. Estudios con bases genéticas distinguen varios centros de diversidad de la quinua, entre los que destacan la zona del altiplano andino y la costera o de tierras bajas de Chile (Tapia, 2015), diversidad genética importante para identificar caracteres deseables (Jarvis *et al.*, 2017).

**Tabla 1.** Clasificación de los ecotipos de quinua (*C. quinoa* Willd.) asociados a los grupos agroecológicos

Grupo agroecológico	Localidad	Características generales
Valles interandinos	Zonas mesotérmicas entre valles	Tallo ramificado, largo periodo vegetativo, diversidad de grano
Altiplano norte	Lago Titicaca, Perú y Bolivia	Tamaño medio de grano, panículas amarantiformes
Salares	Altiplano sur de Bolivia	Adaptadas a suelos salinos, tamaño de grano grande (2.2 – 2.9 mm), tolerantes a sequía, bajos contenidos de saponina
Zonas áridas y costeras	Centro y sur de Chile	Corto periodo de crecimiento, grano pequeño y de colores oscuros, panículas glomerulares
Yungas	Vertiente oriental de los Andes Bolivianos	Plantas de porte bajo, panículas pequeñas glomeruladas, tolera altos contenidos de humedad

Fuente: Adaptado de Bhargava & Ohri (2016) y Tapia (2015)

Los ecotipos de la quinua se agrupan en cinco grupos agroecológicos distintos de acuerdo a las diferentes condiciones agroclimatológicas en las que se desarrollaron (Tabla 1) (Bhargava & Ohri, 2016; Tapia, 2015).

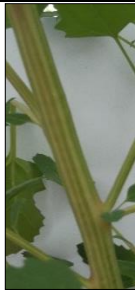
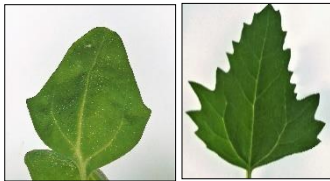
## 1.2 Botánica, descripción morfológica y fenología

La quinua pertenece a la familia botánica *Amaranthaceae*, género *Chenopodium* y especie *C. quinoa* (Boyle *et al.*, 2013). El género incluye una amplia variedad de especies que en su mayoría son plantas herbáceas anuales, aunque algunas también son perennes. Se cultiva en diversas zonas de América, Asia y Europa, constatando una distribución cosmopolita del género, alta plasticidad ecológica y rusticidad para sobrevivir en diversos ambientes (Jellen, 2015).




### 1.2.1 Descripción morfológica

La planta es anual, herbácea y dicotiledónea que puede alcanzar 3 metros de altura, posee diversos colores en tallos, hojas y frutos dependiendo de la variedad y el estado fenológico en el que se encuentre, variando en un rango desde el verde, rojo a púrpura intenso. La tabla 2 resume la descripción de los órganos principales de la planta (Bojanic, 2011; Sosa-Zuniga *et al.*, 2017).

**Tabla 2.** Descripción morfológica de la planta de quinua (*C. quinoa* Willd.)

Órgano	Descripción	Fotografía*
Tallo	Robusto, ramificado o no, hueco o esponjoso, la sección en la base cercana a la raíz es circular pero se torna anguloso en posiciones superiores de la planta.	
Hojas	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Polimórficas: Hojas basales romboidales grandes y apicales lanceoladas pequeñas.</li> <li>- Dentadas en los márgenes, alternas, diferentes colores.</li> <li>- Pueden presentar gránulos de oxalato de calcio.</li> </ul>	

**Continuación Tabla 3.** Descripción morfológica de la planta de quinua (*C. quinoa* Willd.)

Inflorescencia	<ul style="list-style-type: none"><li>- Panícula con un eje central ramificado en ejes secundarios y terciarios.</li><li>- Se clasifican en amarantiforme (suelta) y glomerulada (compacta o densa).</li></ul>	 Una fotografía que muestra una panícula de quinua con un eje central ramificado en ejes secundarios y terciarios, presentando una estructura amarantiforme.
Flores	<ul style="list-style-type: none"><li>- Densas, pequeñas, sésiles, del mismo color de los sépalos.</li><li>- Hermafroditas, pestiladas o androestériles, con cinco estambres de anteras basifijas y estilo compuesto por dos o tres estigmas plumosos.</li><li>- Permanecen abiertas por 5 – 7 días pero no abren simultáneamente, periodo de floración entre 12 – 15 días.</li></ul>	 Una fotografía que muestra un detalle de las flores de quinua, que son pequeñas, densas y sésiles, con un color amarillo-verdoso.
Fruto	<ul style="list-style-type: none"><li>- Aquenio indehiscente.</li><li>- Diámetro entre 1 – 2,5 mm con forma cilíndrica lenticular.</li><li>- Compuesto por el pericarpio que contiene la saponina y el perispermo que contiene el almidón.</li></ul>	 Una fotografía que muestra un detalle de los frutos de quinua, que son pequeños, cilíndricos y lenticulares, con un color amarillo-verdoso.

Fuente: Adaptado de Bojanic (2011) y Sosa-Zuniga *et al.* (2017). \*Las fotografías son propias






### 1.2.2 Fenología

El ciclo fenológico de la quinua, desde emergencia hasta madurez del grano puede variar entre 90 y 200 días (Fig. 1), dependiendo de la variedad cultivada y las condiciones agroclimáticas en las que se cultive. Se observan diferencias en la duración del ciclo fenológico a diferentes altitudes y latitudes (Curti *et al.*, 2016). De forma general, en las zonas agroclimáticas de tierras altas se siembran variedades de ciclo corto (90 días), mientras que en zonas de valle seco se siembran variedades de ciclo más largo (180 días) (Bojanic, 2011).




Aunque la definición de los estados fenológicos es importante para apoyar los estudios agronómicos y de mejora, en quinua no existe un consenso debido en gran medida a la alta variabilidad y plasticidad fenotípica que presenta esta planta. No obstante, Sosa-Zuniga *et al.* (2017) describieron diez estados fenológicos específicos para quinua (Tabla 3), clasificándolos de acuerdo a las pautas de la

escala BBCH, y aunque los estadios se describen de forma separada, estos pueden presentarse de forma simultánea en un ciclo biológico, como en el caso de los estados 3 y 4.

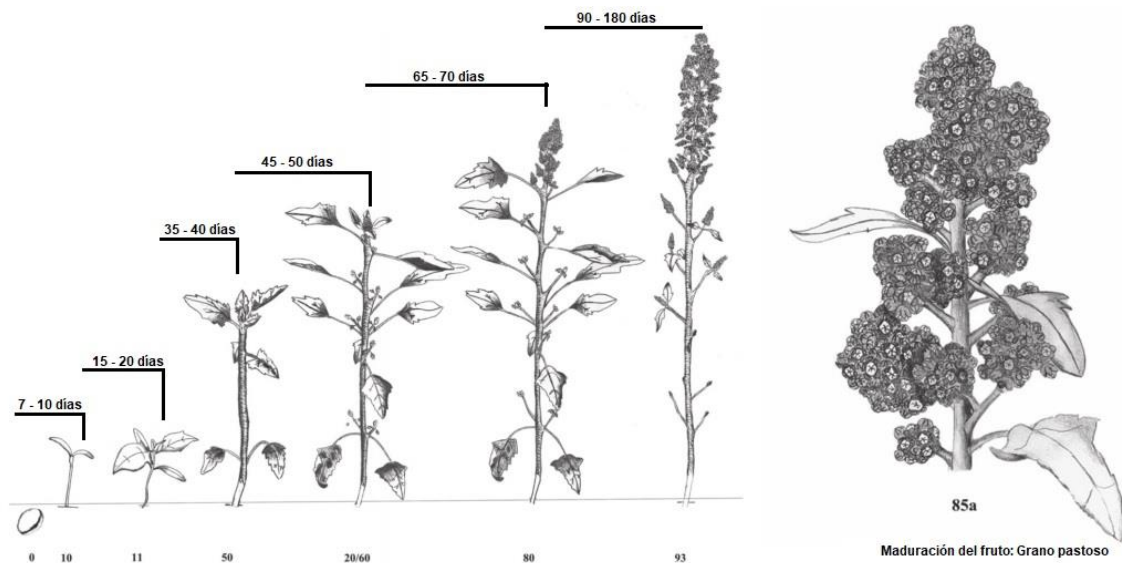
**Tabla 4.** Descripción fenológica de la quinua (*C. quinoa* Willd.)

<b>Código BBCH - Estados de crecimiento</b>	<b>Descripción</b>	<b>Fotografía*</b>
Estado 0	Germinación hasta emergencia	
Estado 1	Desarrollo de hojas fotosintéticamente activas	
Estado 2	Desarrollo de ramas laterales	
Estado 3	Elongación del tallo	
Estado 4	Desarrollo de partes vegetativas cosechables (Hojas)	
Estado 5	Emergencia de la inflorescencia	
Estado 6	<b>6. Floración, tres fases de acuerdo a la senescencia de las anteras</b>	
	6.1. Inicio de antesis - Primeras anteras visibles	
	6.2. Etapa temprana de antesis - Primeras anteras senescentes	
	6.3. Antesis completa - anteras senescentes	
Estado 7	Desarrollo del fruto, engrosamiento del ovario y primeros frutos visibles	
	8. Maduración con tres fases	
Estado 8	8.1. Grano lechoso - fácilmente aplastado con los dedos, contiene líquido blanco y el pericarpio es verde	

**Continuación Tabla 3:** Descripción fenológica de la quinua (*C. quinoa Willd.*)

Estado 8	8.2. Grano grueso o pastoso- fácilmente aplastado por los dedos, de consistencia pastosa y pericarpio de color verde, beige, rojo o negro	
	8.3. Grano maduro - difícilmente aplastado con los dedos, contenido seco, grano de color beige, rojo o negro; puede cosecharse	
Estado 9	Senescencia, el tallo adquiere colores amarillo, púrpuras o marrones, ocurre muerte total de la planta iniciando desde las hojas basales; es la fase de cosecha del grano	

Fuente: Adaptado de Sosa-Zuniga *et al.* (2017). \*Las fotografías son propias



**Figura 1.** Fenología de la planta de quinua. Adaptado de FAO (2013) y Sosa-Zuniga *et al.* (2017)

### **1.3 Cultivo de la quinua**

Los factores ambientales regulan la duración del ciclo de los cultivos, por lo que una condición desfavorable en estadios susceptibles de las plantas pueden disminuir su potencial de rendimiento (Bertero, 2015). La quinua ha sido domesticada y sembrada en zonas que se encuentran desde el nivel del mar hasta regiones de altiplano (0 – 4000 msnm). Aunque la temperatura óptima de la quinua se encuentra en el rango entre 15°C a 25°C, puede adaptarse a climas calurosos y secos así como a lluviosos, secos o húmedos, llegando a tolerar temperaturas de -4°C en zonas de altiplano o mayores de 38°C en zonas del nivel del mar (Bojanic, 2011) en la fase de desarrollo vegetativo. La quinua se cultiva en un rango de precipitaciones entre 300 y 1000 mm anuales, pero el óptimo se encuentra entre 500 a 800 mm. Los periodos más críticos a la falta de agua son los de germinación, emergencia y llenado del fruto (Gómez & Aguilar, 2016).

Por otro lado, la respuesta al fotoperiodo es compleja y depende principalmente del lugar de origen. Por lo general la planta de quinua es de día corto, aunque estudios realizados por Bertero *et al.* (2000) indican que las quinuas adaptadas a regiones cerca del ecuador son más sensibles al fotoperiodo ya que aumentan la duración de la fase vegetativa (anterior a antesis) si la duración de las horas luz por día es mayor a 11. Por otro lado, las quinuas cercanas al mar (Chile) muestran baja sensibilidad al fotoperiodo. Además, estudios realizados por Bertero (2003) y Curti *et al.* (2016) asocian las quinuas de altiplano con sensibilidad al fotoperiodo y a la temperatura, mientras que se espera lo contrario para quinuas que se desarrollan en menores altitudes.

### **1.4 Características nutritivas del grano de quinua**

La quinua es considerada un pseudocereal porque aunque no pertenece a la familia botánica de los cereales (Poaceae) la forma de consumo del grano es similar a éstos (Abugoch, 2009). Durante los últimos años, el interés por el consumo del grano de quinua (entero o procesado) se ha incrementado considerablemente, debido en gran parte al alto valor nutricional y las propiedades funcionales que posee,

convirtiéndolo en un cultivo potencial para la alimentación humana (Abugoch, 2009; De Santis *et al.*, 2016; Gordillo-Bastidas *et al.*, 2016; Schoenlechner, 2017). Fue considerado un cultivo prometedor por la NASA, quienes lo resaltan como grano altamente nutritivo para alimentar a los tripulantes de misiones a largo plazo (Schlick & Bubenheim, 1996).

El grano se incluye entre los alimentos funcionales, capaz de disminuir el riesgo de contraer diversas enfermedades y/o ejercer un efecto beneficioso para la salud (Vega-Gálvez *et al.*, 2010). Contiene altas concentraciones de proteína, todos los aminoácidos esenciales, ácidos grasos insaturados, índice glicémico bajo, vitaminas, minerales y no contiene gluten (Gordillo-Bastidas *et al.*, 2016). Sin embargo, la composición nutricional varía entre los ecotipos de la planta debido a la amplia variabilidad genética y las diferencias que causa el ambiente (Miranda *et al.*, 2013a).

#### **1.4.1 Proteínas y aminoácidos**

Es una excelente fuente de proteínas comparable con la de la carne y tanto la huella hídrica como de carbono es de 30 a 60 veces menor que la producción de carne. En el grano de quinua el contenido de proteína se encuentra entre 12,9% y 16,5% (Gordillo-Bastidas *et al.*, 2016), superando los contenidos en porcentaje de materia seca de la cebada (11%), arroz (7,5%) o maíz (13,4%) y comparable con los del trigo (15,4%). Además contiene todos los aminoácidos esenciales, con altos contenidos de metionina (0,4% - 1%) y lisina (5,1-6,4%) deficientes en otros granos y legumbres (Abugoch, 2009).

La importancia del contenido de proteínas en quinua se basa totalmente en su calidad. El grano presenta un alto contenido de albuminas y globulinas, que representan 77% del total de las proteínas totales. Estas proteínas tienen una composición balanceada de aminoácidos similar a la composición de la caseína, proteína de la leche (Repo-Carrasco *et al.*, 2003).



### **1.4.2 Carbohidratos**

El almidón, la mayor reserva de energía para las plantas (Abugoch, 2009), es el polisacárido más importante presente en el grano de quinua con proporciones entre 58,1% a 64,2% de la materia seca (Vega-Gálvez *et al.*, 2010). En contraste con los cereales, donde el almidón es almacenado en el endospermo, en quinua es almacenado en el perispermo. El almidón de quinua se caracteriza por tener bajo contenido de amilosa (usualmente menor al 10%) que le confiere un amplio rango de temperatura de gelatinización (57°C – 71°C), así como alta estabilidad de congelación-descongelación (Schoenlechner, 2017). El contenido de amilopectina en quinua se encuentra alrededor del 77,5% (Abugoch, 2009).

Por otro lado, el contenido de azúcares solubles es mayor que en los cereales comunes, aunque puede cambiar entre variedades (Schoenlechner, 2017). La harina de quinua contiene altos porcentajes de D-xylosa, D-ribosa y maltosa, así como bajos contenidos de glucosa y fructosa (Vega-Gálvez *et al.*, 2010). De acuerdo a Jacobsen *et al.* (2005), un alto contenido de éstos puede encontrarse asociado a la tolerancia a bajas temperaturas, siendo las variedades del altiplano las que poseen mayores contenidos de azúcares comparadas con las variedades de los valles.

### **1.4.3 Lípidos**

La quinua ha sido propuesta como una alternativa a la producción de aceite vegetal debido al contenido total de lípidos, que superan a los contenidos en maíz aunque menores que en soja (Abugoch, 2009). Puede alcanzar valores de 14,5%, dentro del cual entre el 70% y 89,4% son ácidos grasos insaturados. El ácido graso con mayor contenido corresponde al ácido linoleico (38,9% - 57%), seguido por el ácido oleico (24% - 27,7%) (Gordillo-Bastidas *et al.*, 2016; Vega-Gálvez *et al.*, 2010).

### **1.4.4 Vitaminas**

La quinua posee abundantes contenidos de las vitaminas riboflavina (Vit. B12),  $\alpha$ -tocoferol (Vit. E) y ácido fólico, superando las cantidades de los cereales arroz, cebada y trigo, así como también posee cantidades apreciables de tiamina, vitamina C,  $\alpha$ -caroteno y niacina (Schoenlechner, 2017; Vega-Gálvez *et al.*, 2010).

#### **1.4.5 Minerales**

El contenido total de minerales en quinua es cerca de dos veces mayor que el contenido en los cereales comunes y es particularmente rica en calcio (Ca), magnesio (Mg), hierro (Fe) y cinc (Zn). El potasio (K) y magnesio (Mg) están localizados en el embrión, mientras que el Ca y el fósforo (P) están asociados a componentes peptídicos de la pared celular del pericarpio (Schoenlechner, 2017). Los métodos mecánicos de abrasión para eliminar la saponina del grano pueden causar pérdidas del 40% y 10% de Ca y P respectivamente. Además, se ha observado que el Fe de la quinua es altamente soluble, por lo que puede ser fácilmente absorbido por humanos (Vega-Gálvez *et al.*, 2010) y los contenidos de Ca, Mg y K se encuentran en suficientes cantidades biodisponibles necesarias para mantener una dieta humana balanceada (Gordillo-Bastidas *et al.*, 2016).

#### **1.4.6 Fibra dietética**

El contenido de fibra dietética en quinua es similar a otros cereales. Se han descrito contenidos entre 7,8% y 14%, dentro del cual aproximadamente el 78% corresponde a fibra insoluble compuesta por ácido galacturónico, arabinosa, galactosa, xilosa y glucosa. El restante 22% corresponde a la fibra soluble (Schoenlechner, 2017).

#### **1.4.7 Saponinas**

En quinua se han determinado cerca de 30 saponinas diferentes. Las saponinas están presentes en diferentes especies vegetales, como espinaca, alfalfa y soja, cumpliendo funciones principalmente de defensa contra herbívoros (Mroczek, 2015). Según Koziol (1993), la quinua se clasifica como dulce si la concentración de saponina es menor al 0,11% o amarga si es mayor al 0,11%. En quinua, el contenido de saponina varía entre 0,1% y 5% dependiendo de la variedad. Se encuentra en el pericarpio del grano, responsable del sabor amargo y ocasiona la formación de espuma en soluciones acuosas. Específicamente en esta especie, la saponina es un triterpenoide y la principal saponina es el ácido oleanólico (Repo-Carrasco *et al.*, 2003).

#### **1.4.8 Capacidad antioxidante**

En la planta de quinua se ha encontrado una amplia variedad de compuestos fenólicos con capacidad antioxidante. El contenido total de éstos cambia entre variedades, siendo la quinua blanca la que menos concentraciones posee. La quinua roja y negra son las que mayores valores presentan. Además pueden aumentar durante el periodo de senescencia de la planta. Dentro de la composición, se ha detectado el ácido ferúlico, ácido *p*-cumárico y quercetina como los principales compuestos (Gordillo-Bastidas *et al.*, 2016).

#### **1.5 Importancia económica de la quinua**

En los años 70's, el cultivo de la quinua fue introducido en Inglaterra y Dinamarca. No obstante, no fue hasta el año 1993 en el que ocurrió una gran diversificación del cultivo en la Unión Europea. El proyecto "La quinua – un cultivo multipropósito para la diversificación agrícola" permitió la implementación de experimentos en Francia, Dinamarca, Inglaterra, Escocia, Países Bajos e Italia. Además fue evaluado como cultivo potencial en Dinamarca, Polonia, Suecia, Italia y Grecia. Simultáneamente, fue valorado exitosamente en Norteamérica y África, promoviendo en este último su introducción en países como Egipto y Marruecos. En el continente asiático, la quinua mostró una buena adaptación obteniendo altos rendimientos en la India y Pakistán, introducida en 1990 y 2007 respectivamente (Bhargava & Ohri, 2016).

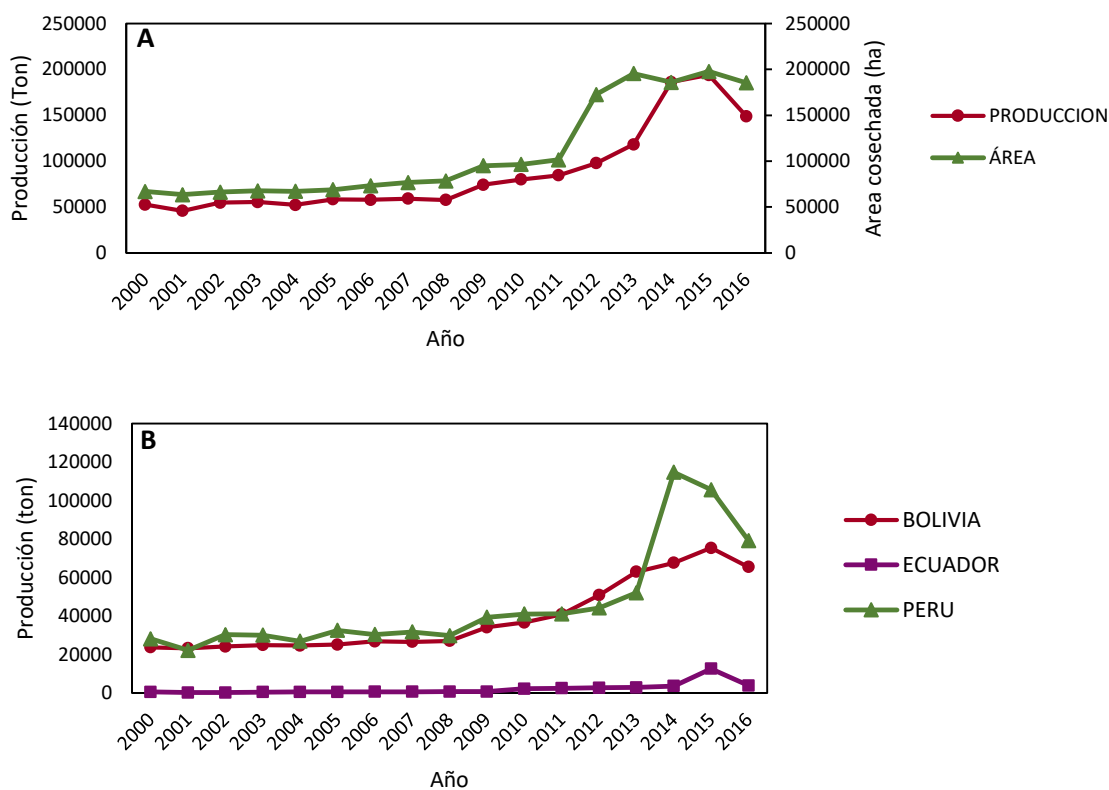
En los últimos años, se ha experimentado un considerable aumento en la producción de quinua, especialmente en los países andinos de Bolivia, Perú y Ecuador como los principales productores a nivel mundial, en los cuales se concentra cerca del 80% de la producción (FAO, 2014). Para el 2016, la FAO registró producciones totales a nivel mundial de 148.720 ton en un área cosechada de 185.350 ha (Fig. 2A), con un rendimiento promedio de 802,4 kg ha<sup>-1</sup>, siendo Perú el mayor productor con 79.269 ton, seguido de Bolivia con 65.548 ton y Ecuador con 3.903 ton (Fig. 2B) (FAOSTAT, 2016). Cabe destacar que la producción y área cosechada se ha incrementado aceleradamente a partir del año 2006 pero principalmente desde el año 2011 (Fig. 2A) debido al crecimiento de las exportaciones (Fig. 3), causadas por cambios en el consumo, búsqueda de nuevos

productos saludables y libres de gluten, versatilidad de productos fabricados a base de quinua como pan, hojuelas y perlado entre otros. Tendencias que han impulsado el consumo principalmente en países Europeos (OIT, 2015).

### 1.5.1 Demanda y oferta de mercado

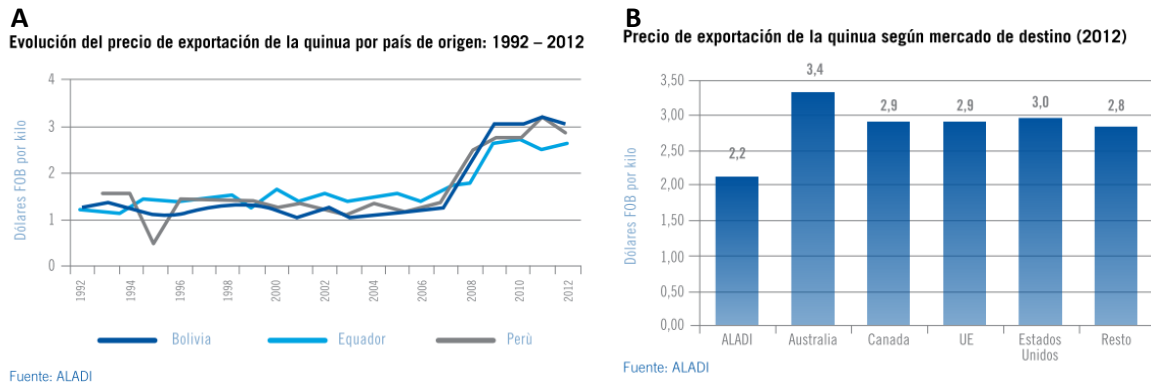
La demanda de quinua en países desarrollados se ha incrementado cerca de un 10% anual durante los últimos 15 años. Destaca Estados Unidos como principal país importador (43% - 53%), seguido de Canadá (6,4% - 15%) y en menor medida Australia (5,9%), Reino Unido (4,5%), Holanda (2,6%), Francia (2,6%) y Alemania (2,4%) (OIT, 2015).

Por otro lado, la oferta actual del mercado de la quinua se encuentra concentrada en un 85% en los países de Bolivia (75%) y Perú (23%). No obstante, otros exportadores importantes corresponden a Estados Unidos (9,8%) y la Unión Europea (7,5%) (FAO, 2014).



**Figura 2. Producción de quinua: A.** Producción (ton) y área cosechada de quinua (ha) a nivel mundial y **B.** Producción por países productores. Adaptado de FAOSTAT (2016)

Respecto a la evolución del precio de la quinua, se observa que se mantuvo relativamente estable entre los años 1992 y 2007 con un rango entre US\$1,1 y US\$1,3 por kilogramo. A partir del 2008, el precio tuvo un incremento significativo, alcanzando US\$2,9 por kilogramo en 2009 (Fig. 3) y US\$5,6 por kilogramo en el 2014; no obstante, en 2014 se obtuvo picos de US\$ 7 por kilogramo (OIT, 2015).



**Figura 3. Precio de quinua: A.** Evolución del precio por país de origen y **B.** Precio según mercado de destino. Tomado de Organización Internacional del Trabajo (OIT, 2015)

### 1.6 El cambio climático y la quinua

El cambio climático tendrá un impacto fuerte en la agricultura. Las producciones de cultivos como el trigo y el maíz podrían declinar alrededor del 3,8% y 5,5% respectivamente (Daryanto *et al.*, 2017), debido particularmente al incremento de la salinización del suelo y la aridez (Ruiz *et al.*, 2014). Las predicciones indican que en el norte de Europa predominarán el incremento de precipitaciones, mientras que en el sur las precipitaciones se reducirán resultando en periodos de sequía más frecuentes (Georgakopoulos *et al.*, 2016), siendo este último el escenario de la zona mediterránea (Hoerling *et al.*, 2012). Como consecuencia, nuevos cultivos adaptados a condiciones de sequía adversas deben ser importados o introducidos, con el fin de buscar medidas de adaptación (Georgakopoulos *et al.*, 2016).

De acuerdo con el IPCC (Panel Intergubernamental para el Cambio Climático), el término de sequía hace referencia a la combinación de factores meteorológicos e hidrológicos que afectan al abastecimiento de agua para un fin específico, siendo las disminuciones de las precipitaciones terrestres la causa principal de la sequía (Bates *et al.*, 2008). El uso de cultivos que soporten condiciones adversas como la

sequía, convierte a la quinua en un cultivo de alto potencial frente a los desafíos que presenta los escenarios del cambio climático (Ruiz *et al.*, 2014).

### **1.6.1 Efecto del déficit hídrico sobre la producción y la fisiología de los cultivos**

El efecto del déficit hídrico en el rendimiento de plantas de quinua depende del material genético cultivado, la duración del estrés y el periodo fenológico en el que sea impuesto. De este modo, estudios realizados por Telahigue *et al.* (2017) en cinco variedades de quinua provenientes de Chile y Dinamarca mostraron que con una reducción del 40% de la aplicación de agua respecto al control los rendimientos disminuyeron sólo el 27%. Además, la disminución de materia seca para plantas de quinua sometidas a estrés varía entre 30% y 73%, rango de variación atribuido a un gradiente de rusticidad de las variedades de quinua que depende del material genético. Así mismo, se determinó que la planta posee un gran uso eficiente del agua (EUA). Este punto revela que el suplemento hídrico en quinua puede ser reducido sin una pérdida significativa de los rendimientos.

A nivel morfológico la quinua posee una alta capacidad para tolerar periodos de sequía, debido a la alta plasticidad y elasticidad de los tejidos (Vacher, 1998). Además desarrolla raíces profundas en el perfil del suelo para una mayor absorción de agua desde el inicio del déficit hídrico, priorizando la inversión de recursos al crecimiento de raíces y no a la parte aérea (Alvarez-Flores *et al.*, 2014). En quinua se ha observado que, a diferencia de otros cultivos, no hay producción de ABA en las raíces como consecuencia de la disminución del potencial hídrico. Aparentemente, ésta especie utiliza otros sistemas de aclimatación a suelos secos a través de sustancias químicas poco estudiadas y con poca o nula función del ABA (Jacobsen *et al.*, 2009). Por otro lado, la expansión foliar y el número de hojas están fuertemente afectadas por la sequía. Estudios demuestran que la tasa de expansión foliar en plantas de quinua bajo déficit hídrico se redujo alrededor del 50% comparadas con plantas bien regadas (Jacobsen *et al.*, 2009). Además, la quinua presenta adaptaciones foliares que le permiten soportar el déficit hídrico como estomas hundidos en las células epidérmicas (Dizes, 1992), tricomas y vesículas

con oxalato de calcio (Gomaa, 2014) de naturaleza higroscópica que almacenan iones como sodio (Na) y cloro (Cl) (Shabala, 2018).

Los parámetros fisiológicos afectados por déficit hídrico comúnmente son la tasa fotosintética, conductancia estomática y transpiración. En quinua disminuyen progresivamente cuando se inicia el déficit hídrico pero 20 días después de estar sometidas a estrés, estos parámetros se mantuvieron estables a pesar del incremento del estrés (Vacher, 1998). Por lo cual, se caracterizó a la quinua como planta con respuesta estomática poco sensible, con alto uso eficiente del agua y por tanto tolerante a la sequía (Jacobsen *et al.*, 2009; Jensen *et al.*, 2000).

Además, el ajuste osmótico permite el mantenimiento del balance hídrico de las plantas bajo déficit hídrico (Taiz & Zeiger, 2006). En quinua sometida a estrés hídrico, se ha observado el incremento de iones inorgánicos como Na, Ca, Mg, NO<sub>3</sub>, PO<sub>4</sub>, SO<sub>3</sub> y Cl (Sun *et al.*, 2014), así como la acumulación de osmolitos orgánicos y solutos compatibles como azúcares solubles, prolina y glicina-betaína (Adolf *et al.*, 2013).

En conclusión, la quinua responde, frente al estrés hídrico, con estrategias de evitación y tolerancia al estrés, con alta plasticidad para modificar la arquitectura radicular, adaptaciones anatómicas foliares, ajuste osmótico y control de la conductancia estomática. En conjunto, la alta variabilidad genética de esta especie puede ser aprovechada para potenciar características agronómicas de interés, que permitirán hacer frente a las nuevas condiciones que se prevén con el cambio climático y que puedan limitar la producción agrícola para la alimentación mundial, así como también favorecer el aprovechamiento de la quinua como importante fuente nutricional en la base alimentaria (Zurita-Silva, 2015).

## 2. OBJETIVOS

El interés por el consumo y cultivo de la quinua se ha incrementado en los últimos años debido a las propiedades nutricionales y funcionales que su grano posee. Además por la capacidad de crecer y desarrollarse en situaciones adversas, como condiciones de sequía, con leve efecto en los rendimientos. Frente a los desafíos proyectados por el cambio climático, se ha impulsado la búsqueda de nuevos cultivos que toleren estas condiciones y garantizar la oferta y calidad alimenticia. En este sentido, el objetivo principal de este estudio es evaluar y caracterizar parámetros de rendimiento y fisiológicos en dos variedades de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) sometidas a estrés hídrico bajo condiciones de invernadero.

### 2.1 Objetivos específicos

- Evaluar los parámetros de rendimiento en dos variedades de quinua bajo estrés hídrico.
- Caracterizar parámetros de calidad en dos variedades de quinua bajo estrés hídrico.
- Caracterizar las respuestas fisiológicas en dos variedades de quinua bajo estrés hídrico.



### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Material vegetal y diseño del experimento

Se utilizaron como material vegetal dos variedades de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) denominadas ILLPA y RAINBOW, provenientes de la zona de altiplano y zona costera de Chile respectivamente. Las plantas fueron cultivadas desde el 27 de octubre de 2018 hasta la fase de maduración de fruto el 5 – Junio – 2018 para la variedad Illpa y el 21- Febrero – 2018 para la variedad Rainbow. Las semillas de cada variedad fueron sembradas en bandejas y trasplantadas a contenedores de 5 L de capacidad cuando desarrollaron 4 hojas verdaderas, aproximadamente 10 días después de siembra – DDS (6 – Noviembre – 2018). El sustrato utilizado fue una mezcla de turba:perlita:vermiculita con una relación de 2:2:1.

Las plantas fueron cultivadas en condiciones de invernadero en el Instituto de Agrobiotecnología de Pamplona, España (42°47'51.59" N; 1°37'25.06" O) con temperaturas promedio de 23°C día/18°C noche que se mantuvieron durante el ciclo fenológico de las plantas hasta cosecha. Antes del inicio de los tratamientos de déficit hídrico, todas las plantas fueron bien hidratadas dos veces por semana sin observar pérdida de agua por escorrentía.

Los tratamientos de déficit hídrico se iniciaron en la fase fenológica de “Inicio de la formación de fruto” (Estado 7, Tabla 3) para cada variedad evaluada. Debido a las diferencias en la duración del ciclo fenológico, se aplicaron los tratamientos en diferente tiempo para cada variedad. Para la variedad costera RAINBOW la aplicación de los tratamientos se inició a los 86 DDS y para la variedad de altiplano ILLPA a los 111 DDS, tiempo en el cual alcanzaron el estado fenológico de interés.

Los diferentes niveles de déficit hídrico corresponden a la aplicación de riego del 100% de la capacidad de retención del sustrato en el contenedor (100% CC - Control), 50% CC (estrés hídrico moderado – 50% CC) y 20% CC (estrés hídrico severo – 20% CC) asignados aleatoriamente a las plantas. En cada variedad se establecieron 5 plantas por cada tratamiento de déficit hídrico, obteniendo 15 plantas en cada variedad y 30 plantas en el total del experimento.

### 3.2 Rendimiento por planta y biomasa de raíces

Las plantas fueron cosechadas cuando alcanzaron la madurez de grano, determinada por el contenido de humedad del mismo, se consideró un porcentaje de humedad óptimo para cosecha del 12%. Los granos fueron limpiados y pesados obteniendo así la producción total por planta. Además se realizó el conteo de 100 granos y se calculó el peso para 1000 granos.

Se determinó el peso seco radicular de las plantas. El material vegetal muestreado se desecó en estufa a 60°C durante 48 h.

### 3.3 Parámetros fisiológicos

Las medidas fisiológicas se realizaron siete días después de aplicar los tratamientos de déficit hídrico, tomando hojas sanas, totalmente desarrolladas y fotosintéticamente activas sin signos de senescencia. Se empleó el equipo compacto portable de medidas fotosintéticas LCI-SD (ADC BioScientific Ltd.) para determinar la tasa fotosintética ( $A_n$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), transpiración ( $E$ ) y la fracción molar de CO<sub>2</sub> subestomático ( $C_i$ ) con una densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) de 1200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

### 3.4 Análisis de isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Muestras foliares y de grano liofilizadas y molidas fueron utilizadas para determinar la composición isotópica ( $\approx 1$  mg), utilizando un analizador elemental (EA1108; Carlo Erba Instrumentazione, Milan, Italia) acoplado a un espectrofotómetro de masas de relaciones isotópicas (Delta Plus; Finnigan, Mat., Bremen, Alemania) operando en flujo continuo. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  fueron transformados en valores de discriminación ( $\Delta$ ) según lo descrito por Farquhar *et al.* (1989):

$$\Delta^{13}\text{C} = \frac{\delta \text{ air} - \delta \text{ plant}}{1 - \frac{\delta \text{ plant}}{1000}}$$

Donde se asumió  $\delta \text{ air} = -8\text{‰}$  en la escala de Vienna Pee Dee Belemnite (V-PDB).

### **3.5 Contenido de almidón**

Se determinó el contenido de almidón para muestras foliares y de grano previamente liofilizadas y molidas. Se realizó la extracción del almidón mediante la adición de etanol (80% v/v) a aproximadamente 25 mg de muestra y se calentaron en termomixer (70°C, 90 min, 1100 rpm). Las muestras fueron centrifugadas (22°C, 20800 g, 10 min), el sobrenadante fue utilizado para la determinación de azúcares solubles y el *pellet* para determinar el contenido de almidón. Se solubilizó el almidón agregando KOH 0,2N al *pellet* y se ajustó el pH a 4,8 con ácido acético 0,1N. La extracción fue realizada mediante el kit que contiene la enzima amiloglucosidasa (R–Biopharm AG; Darmstadt, Alemania) y se midió la absorbancia en espectrofotómetro a 340 nm de longitud de onda.

### **3.6 Contenido de azúcares solubles**

El sobrenadante obtenido en la primera fase de determinación del contenido de almidón se usó para la determinación de los azúcares solubles glucosa, fructosa, sacarosa. Las muestras fueron diluidas con agua (300-150 µl muestra + 700-850 µl H<sub>2</sub>O Mili-Q) y fueron medidas en un cromatógrafo iónico (ICS–3000, Thermo Scientific™ Dionex™, USA). Se tomó como referencia patrones de los azúcares de concentraciones conocidas (50 mM).

### **3.7 Contenido de aminoácidos libres**

El contenido de aminoácidos libres fue determinado por cromatografía líquida altamente específica – HPLC. A muestras foliares y de grano (≈20 mg liofilizada y molida) fueron agregados 500 µl de etanol (80% v/v), se homogenizó mediante vortex e incubado en termomixer (80°C, 600 rpm, 60 min). Las muestras fueron centrifugadas (4°C, 14000 g, 10 min), se colectó el sobrenadante y el etanol fue evaporado en el equipo *Speed vacuum* a temperatura ambiente durante 3 horas. El residuo fue re-suspendido en 100 µl de agua mili-Q y se centrifugó (4°C, 14000 g, 10 min), el sobrenadante obtenido fue analizado. Para la derivatización de las muestras fue utilizado el kit ACCQ-Fluor™ Reagent (WATERS, USA) que contiene buffer a base de Borato y el agente derivatizante AQC (6-Aminoquinolil-N-Hidroxisuccinimidil carbamato). Los patrones fueron preparados a partir de

aminoácidos estándar (50 mM) y las muestras se prepararon agregando 70  $\mu$ l de la solución de borato, 20  $\mu$ l de la muestra y 10  $\mu$ l del derivatizante.

### **3.8 Contenido mineral**

El contenido de los elementos minerales (macronutrientes/micronutrientes) fue determinado en muestras foliares y grano previamente liofilizadas y molidas. Se realizó usando ICP/OES (Plasma de acoplamiento inductivo/Espectrofotómetro de emisión óptico por sus siglas en inglés, iCAP 6500 Duo, Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA).

### **3.9 Contenido relativo de la proteína Rubisco**

Tejido foliar previamente liofilizado (20 mg PS) fue homogenizado con un *buffer* de extracción (Tris-HCl 50 mM pH 8, EDTA 0,5 M, 2-mercaptoetanol 10 mM, DTT 1 M, MgSO<sub>4</sub> 10 mM, Cisteína 0,5 M, PVP 0,5%, PMSF 0,2 M). Luego se centrifugó a 16000 g (4°C, 10 min) y el sobrenadante fue colectado. Para la SDS-PAGE, las muestras fueron mezcladas con un *buffer* de carga (Tris-HCl, pH 6,8, glycerol 50%, 2-mercaptoetanol 5%, SDS 2,3%, azul de bromofenol 0,1%) y calentado a 100°C durante 5 min. Se realizó electroforesis con una carga igual de las muestras (10  $\mu$ g de proteína total) en un gel de acrilamida (12%). Posteriormente el gel fue teñido con azul de Coomasie. La señal de las bandas fue analizada con el software GeneTools Analyzer (Syngene, Cambrigde, Reino Unido).

### **3.10 Análisis estadístico**

El experimento fue planteado bajo un diseño completo al azar en cada una de las variedades. Los tratamientos fueron definidos por el nivel de déficit hídrico aplicado como sigue: Control o 100% CC, 50% CC – estrés hídrico moderado (50% CC) y 20% CC – estrés hídrico severo (20% CC). Cada tratamiento estaba compuesto por 5 repeticiones o plantas individuales para un total de 15 plantas por variedad. El análisis de la varianza (ANOVA) se realizó mediante el software R (RStudio® v.3.4.2, 2017; Boston–Seattle, USA) y se utilizó el test de Tukey para comparaciones de medias entre tratamientos. Las diferencias fueron consideradas significativas cuando  $P < 0.05$ .

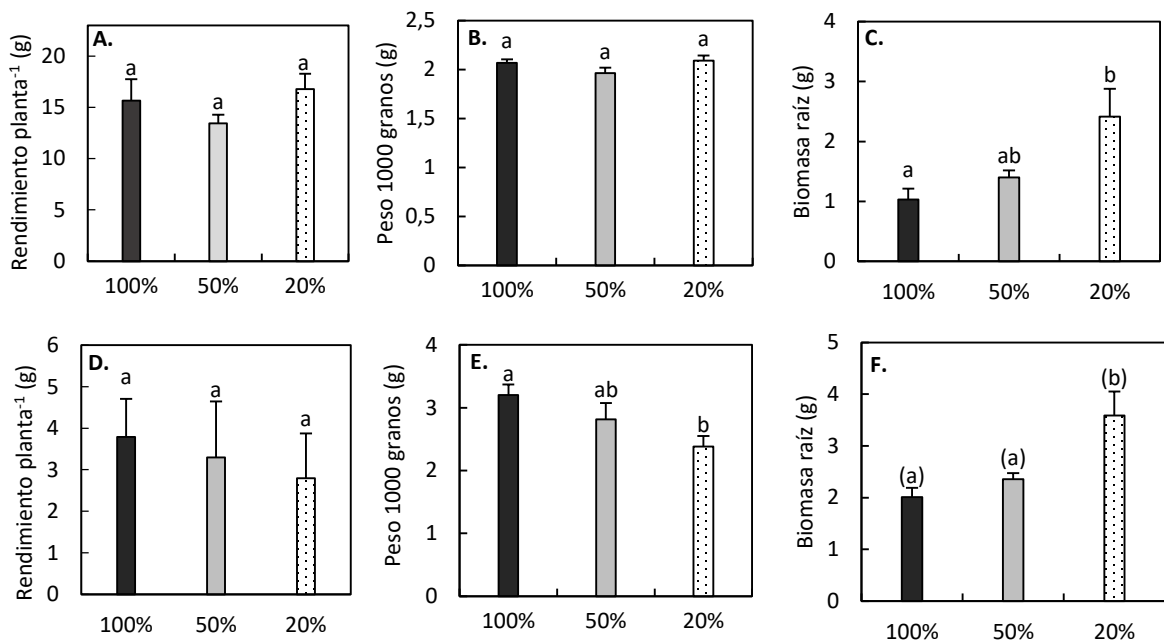
## 4. RESULTADOS

### 4.1 Fenología, rendimiento y biomasa de raíces

Las plantas presentan alta sensibilidad a los períodos de sequía cuando se encuentran en la fase de antesis e inicio de la formación de frutos (Farooq *et al.*, 2009), estado durante el cual fue impuesto el estrés hídrico en este estudio, prolongándose hasta alcanzar la total maduración del fruto. En este estudio, las dos variedades evaluadas tienen diferente duración del ciclo fenológico desde siembra hasta cosecha. La variedad de altiplano – Illpa presentó una duración del ciclo total de 240 días y la variedad costera – Rainbow un total de 120 días, por lo que la aplicación de los tratamientos se realizó a los 111 DDS para Illpa y 86 DDS para Rainbow.

En el rendimiento de semilla por planta no hubo diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos de déficit hídrico en las dos variedades evaluadas (Fig. 4 A,D). No obstante, en la variedad Illpa se observa la disminución del rendimiento por planta en 0,49 gr y 0,99 gr respecto al control con los tratamientos de déficit hídrico moderado (50% CC) y severo (20% CC) respectivamente. En el peso de 1000 granos no se observan diferencias significativas entre tratamientos para la variedad Rainbow, pero en la variedad Illpa se evidencia la disminución del peso en los tratamientos de déficit hídrico con diferencias estadísticas significativas (Fig. 4 B,E).

La biomasa de la raíz fue afectada significativamente por el déficit hídrico en las dos variedades evaluadas. Se observa en la figura 4 (C,F) aumento de la biomasa radicular en las plantas bajo déficit hídrico a partir del 50% CC; sin embargo, independientemente de la variedad evaluada, el incremento es estadísticamente diferente comparado con el control en las plantas regadas al 20% CC.



**Figura 4.** Rendimiento de semilla por planta (g), peso de 1000 granos (g) y biomasa de raíz (g) en las variedades de quinua costera Rainbow (A, B, C) y de altiplano Illpa (D, E, F) sometidas a diferentes niveles de riego. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre tratamientos con el test de Tukey  $\alpha=0,05$  y letras en paréntesis indican diferencias estadísticas con  $\alpha=0,06$ . Media  $\pm$  SE ( $n=3-5$ )

En la tabla 4, se observan los valores nutricionales del grano en las dos variedades evaluadas bajo los diferentes niveles de déficit hídrico. Aunque no hay diferencias estadísticas entre tratamientos, se observa disminución de los valores con el incremento del estrés hídrico para los contenidos de aminoácidos, azúcares solubles y minerales. Lo anterior indica que el efecto del estrés hídrico presenta poco efecto en la calidad del grano de las variedades de quinua evaluadas. Únicamente para la variedad costera Rainbow se encontraron diferencias significativas en el contenido de glutamina, almidón, sodio, boro y silicio; y por su parte, la variedad Illpa presenta diferencias en el porcentaje de carbono.

**Tabla 5.** Valor nutricional del grano de las variedades de costa (Rainbow) y altiplano (Illpa) de quinua sometidas a déficit hídrico. Media  $\pm$  SE.

	Quinua Variedad Rainbow - Costa			Quinua Variedad Illpa - Altiplano		
	Control	50% CC*	20% CC*	Control	50% CC*	20% CC*
<b>Aminoácidos - mg g<sup>-1</sup> PS</b>						
Ac. Aspártico	0,067 $\pm$ 0,007	0,080 $\pm$ 0,002	0,064 $\pm$ 0,006	0,091 $\pm$ 0,009	0,073 $\pm$ 0,006	0,086 $\pm$ 0,006
Ac. Glutámico	0,105 $\pm$ 0,020	0,135 $\pm$ 0,006	0,092 $\pm$ 0,018	0,108 $\pm$ 0,018	0,086 $\pm$ 0,012	0,090 $\pm$ 0,009
Serina	0,023 $\pm$ 0,000	0,027 $\pm$ 0,001	0,024 $\pm$ 0,001	0,044 $\pm$ 0,007	0,034 $\pm$ 0,004	0,032 $\pm$ 0,002
Glicina	0,019 $\pm$ 0,001	0,020 $\pm$ 0,001	0,017 $\pm$ 0,001	0,029 $\pm$ 0,003	0,024 $\pm$ 0,002	0,025 $\pm$ 0,001

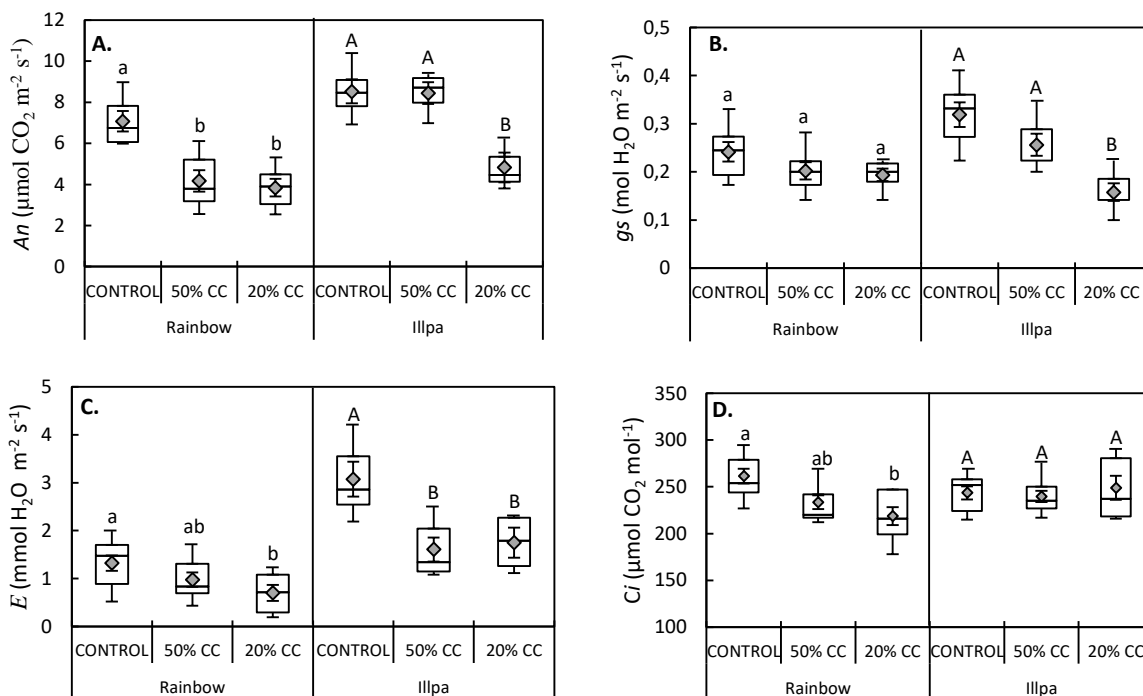
**Continuación Tabla 4.** Valor nutricional del grano de las variedades de costa (Rainbow) y altiplano (Illpa) de quinua sometidas a déficit hídrico. Media  $\pm$  SE.

Quinua Variedad Rainbow - Costa				Quinua Variedad Illpa - Altiplano		
	Control	50% CC*	20% CC*	Control	50% CC*	20% CC*
<b>Glutamina**</b>	0,048 $\pm$ 0,003(ab)	0,054 $\pm$ 0,001(a)	0,045 $\pm$ 0,001(b)	0,071 $\pm$ 0,006	0,057 $\pm$ 0,002	0,064 $\pm$ 0,005
<b>Histidina</b>	0,037 $\pm$ 0,004	0,039 $\pm$ 0,000	0,035 $\pm$ 0,001	0,051 $\pm$ 0,004	0,045 $\pm$ 0,002	0,050 $\pm$ 0,005
<b>Treonina</b>	0,044 $\pm$ 0,004	0,045 $\pm$ 0,001	0,043 $\pm$ 0,010	0,045 $\pm$ 0,003	0,041 $\pm$ 0,001	0,047 $\pm$ 0,005
<b>Alanina</b>	0,217 $\pm$ 0,028	0,227 $\pm$ 0,008	0,189 $\pm$ 0,023	0,463 $\pm$ 0,114	0,340 $\pm$ 0,057	0,355 $\pm$ 0,045
<b>Arginina</b>	0,049 $\pm$ 0,004	0,051 $\pm$ 0,001	0,046 $\pm$ 0,002	0,079 $\pm$ 0,011	0,068 $\pm$ 0,005	0,074 $\pm$ 0,008
<b>GABA</b>	0,022 $\pm$ 0,001	0,024 $\pm$ 0,001	0,024 $\pm$ 0,001	0,039 $\pm$ 0,004	0,037 $\pm$ 0,005	0,042 $\pm$ 0,005
<b>Prolina</b>	0,038 $\pm$ 0,005	0,038 $\pm$ 0,001	0,032 $\pm$ 0,003	0,055 $\pm$ 0,008	0,043 $\pm$ 0,006	0,053 $\pm$ 0,009
<b>Tirosina</b>	0,060 $\pm$ 0,002	0,062 $\pm$ 0,003	0,059 $\pm$ 0,002	0,077 $\pm$ 0,002	0,072 $\pm$ 0,003	0,073 $\pm$ 0,002
<b>Valina</b>	0,023 $\pm$ 0,003	0,026 $\pm$ 0,001	0,019 $\pm$ 0,002	0,033 $\pm$ 0,006	0,026 $\pm$ 0,004	0,026 $\pm$ 0,003
<b>Metionina</b>	0,030 $\pm$ 0,001	0,032 $\pm$ 0,000	0,030 $\pm$ 0,001	0,050 $\pm$ 0,011	0,037 $\pm$ 0,007	0,038 $\pm$ 0,001
<b>Isoleucina</b>	0,035 $\pm$ 0,003	0,035 $\pm$ 0,001	0,031 $\pm$ 0,002	0,040 $\pm$ 0,003	0,037 $\pm$ 0,001	0,039 $\pm$ 0,001
<b>Leucina</b>	0,032 $\pm$ 0,002	0,032 $\pm$ 0,000	0,029 $\pm$ 0,001	0,040 $\pm$ 0,003	0,036 $\pm$ 0,001	0,039 $\pm$ 0,002
<b>Lisina</b>	0,003 $\pm$ 0,001	0,003 $\pm$ 0,000	0,002 $\pm$ 0,001	0,011 $\pm$ 0,005	0,005 $\pm$ 0,003	0,004 $\pm$ 0,001
<b>Fenilalanina</b>	0,047 $\pm$ 0,002	0,048 $\pm$ 0,001	0,044 $\pm$ 0,002	0,055 $\pm$ 0,001	0,053 $\pm$ 0,001	0,056 $\pm$ 0,001
<b>Total</b>	1,017 $\pm$ 0,101	1,095 $\pm$ 0,029	0,922 $\pm$ 0,081	1,350 $\pm$ 0,209	1,051 $\pm$ 0,122	1,112 $\pm$ 0,110
<b>Carbohidratos - g 100 g<sup>-1</sup> PS</b>						
	Control	50% CC	20% CC	Control	50% CC	20% CC
<b>Almidón**</b>	20,440 $\pm$ 2,239ab	23,420 $\pm$ 0,504a	17,610 $\pm$ 0,449b	41,130 $\pm$ 3,521	37,970 $\pm$ 4,237	33,570 $\pm$ 3,134
<b>Glucosa</b>	0,185 $\pm$ 0,017	0,166 $\pm$ 0,014	0,15 $\pm$ 0,012	0,107 $\pm$ 0,012	0,145 $\pm$ 0,017	0,158 $\pm$ 0,038
<b>Fructosa</b>	-	-	-	0,037 $\pm$ 0,007	0,053 $\pm$ 0,012	0,104 $\pm$ 0,037
<b>Sacarosa</b>	3,078 $\pm$ 0,050	2,940 $\pm$ 0,030	2,897 $\pm$ 0,070	2,287 $\pm$ 0,049	2,196 $\pm$ 0,100	2,057 $\pm$ 0,072
<b>Minerales - mg 100 g<sup>-1</sup> PS</b>						
	Control	50% CC	20% CC	Control	50% CC	20% CC
<b>Calcio</b>	44,822 $\pm$ 3,80	43,544 $\pm$ 2,80	37,895 $\pm$ 2,80	65,245 $\pm$ 2,320	63,979 $\pm$ 8,13	62,680 $\pm$ 6,32
<b>Magnesio</b>	225,010 $\pm$ 10,50	219,046 $\pm$ 4,90	206,933 $\pm$ 8,10	240,914 $\pm$ 5,95	223,202 $\pm$ 18,28	243,330 $\pm$ 10,28
<b>Sodio**</b>	1,320 $\pm$ 0,20(a)	0,498 $\pm$ 0,10(b)	0,386 $\pm$ 0,10(b)	9,804 $\pm$ 1,11	6,986 $\pm$ 0,47	8,095 $\pm$ 1,33
<b>Potasio</b>	1273,790 $\pm$ 64,10	1254,335 $\pm$ 47,0	1196,400 $\pm$ 76,90	1237,7 $\pm$ 42,57	1138,680 $\pm$ 10,61	1277,975 $\pm$ 55,86
<b>Fósforo</b>	492,201 $\pm$ 24,90	465,857 $\pm$ 9,70	445,705 $\pm$ 16,60	443,300 $\pm$ 16,36	387,810 $\pm$ 35,43	400,051 $\pm$ 21,13
<b>Hierro</b>	7,239 $\pm$ 0,65	6,319 $\pm$ 0,34	5,795 $\pm$ 0,23	14,948 $\pm$ 2,32	9,665 $\pm$ 1,86	8,374 $\pm$ 0,90
<b>Cobre</b>	0,429 $\pm$ 0,04	0,427 $\pm$ 0,04	0,353 $\pm$ 0,02	0,818 $\pm$ 0,06	0,618 $\pm$ 0,07	0,613 $\pm$ 0,02
<b>Zinc</b>	5,166 $\pm$ 1,04	4,254 $\pm$ 0,16	3,656 $\pm$ 0,20	5,623 $\pm$ 0,42	4,493 $\pm$ 0,45	5,104 $\pm$ 0,32
<b>Manganeso</b>	3,336 $\pm$ 0,18	3,268 $\pm$ 0,07	3,080 $\pm$ 0,12	3,346 $\pm$ 0,20	2,893 $\pm$ 0,24	2,942 $\pm$ 0,15
<b>Boro**</b>	0,976 $\pm$ 0,06(a)	0,871 $\pm$ 0,03(ab)	0,757 $\pm$ 0,04(b)	0,964 $\pm$ 0,23	0,620 $\pm$ 0,25	0,420 $\pm$ 0,17
<b>Silicio**</b>	1,687 $\pm$ 0,32(a)	0,684 $\pm$ 0,04(b)	0,752 $\pm$ 0,12(b)	18,669 $\pm$ 3,02	21,918 $\pm$ 8,08	12,116 $\pm$ 3,83
<b>Azufre</b>	147,800 $\pm$ 8,34	139,780 $\pm$ 2,78	132,930 $\pm$ 5,02	136,522 $\pm$ 3,37	122,936 $\pm$ 9,61	126,620 $\pm$ 5,55
<b>Total (gr 100 gr<sup>-1</sup> PS)</b>	2,148 $\pm$ 0,11	2,140 $\pm$ 0,06	2,040 $\pm$ 0,11	2,185 $\pm$ 0,05	2,095 $\pm$ 0,14	2,160 $\pm$ 0,04
<b>N (%)</b>	3,115 $\pm$ 0,09	3,026 $\pm$ 0,05	3,157 $\pm$ 0,02	2,815 $\pm$ 0,12	2,752 $\pm$ 0,09	2,763 $\pm$ 0,04
<b>C (%)**</b>	43,335 $\pm$ 0,18	43,908 $\pm$ 0,05	43,489 $\pm$ 0,18	40,433 $\pm$ 0,11(b)	40,393 $\pm$ 0,08(b)	40,918 $\pm$ 0,15(a)

\*CC: Capacidad de retención del sustrato en el contenedor; \*\*Hay diferencias significativas entre tratamientos,  $\alpha=0,05$ .

## 4.2 Parámetros fisiológicos

Aproximadamente 24 horas después de iniciar la aplicación de los tratamientos, se observaron síntomas de estrés hídrico en las dos variedades como marchitez de hojas y caída prematura de las mismas. Los resultados de parámetros fisiológicos revelan que las dos variedades de quinua se comportan de manera similar frente al estrés hídrico. En la figura 5, se observa que los valores de tasa fotosintética ( $A_n$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ) y transpiración ( $E$ ) disminuyen en las plantas sometidas a déficit hídrico moderado (50% CC) y severo (20% CC) para las dos variedades, con diferencias estadísticas significativas respecto al control. Sin embargo, la concentración subestomática de  $\text{CO}_2$  en Rainbow disminuye al aumentar el déficit hídrico pero contrariamente en Illpa incrementa al aumentar el déficit hídrico (Fig. 5D). Los resultados indicaron que el déficit hídrico tuvo mayor efecto sobre Illpa.

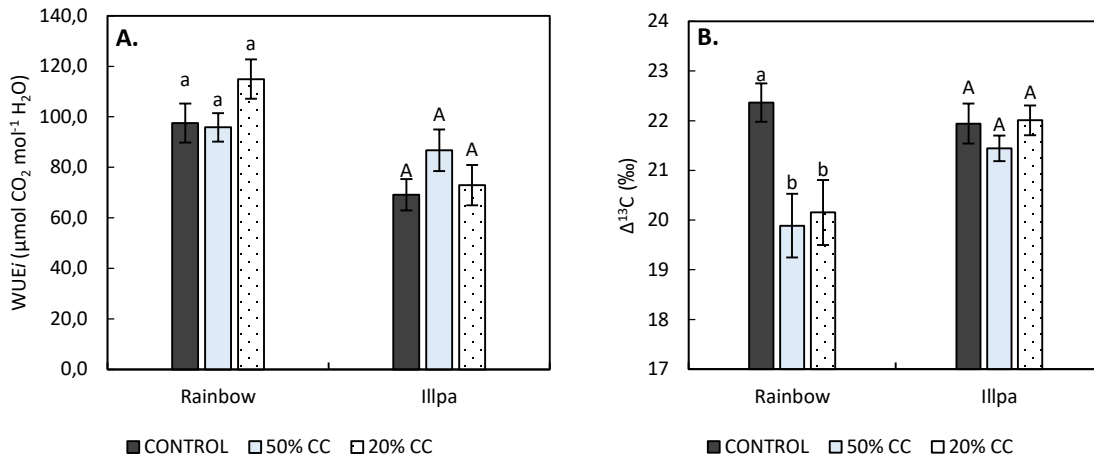


**Figura 5. Parámetros fotosintéticos:** A. Tasa fotosintética ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); B. Conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); C. Transpiración ( $E$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y D. Concentración subestomática  $\text{CO}_2$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ) en plantas de quinua de las variedades Rainbow e Illpa sometidas a tres niveles de riego. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en cada variedad ( $\alpha=0,05$ ). El  $\diamond$  = media  $\pm$  ES ( $n=6-8$ ).

Así mismo, según se observa en la figura 6A que el uso eficiente del agua intrínseco ( $\text{WUE}_i$ ) es mayor para la variedad costera Rainbow que para la variedad de altiplano



Illpa. Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en la variedad costera Rainbow, pero no en la variedad de altiplano Illpa. Los análisis de discriminación isotópica  $^{13}\text{C}$  ( $\Delta$ ) en hojas (Fig. 6B) revelan cómo las plantas sometidas a estrés hídrico muestran una menor discriminación del  $^{13}\text{C}$  (bajos  $\Delta$ ) comparadas con el control, aunque esta diferencia es significativa sólo en la variedad costera Rainbow.

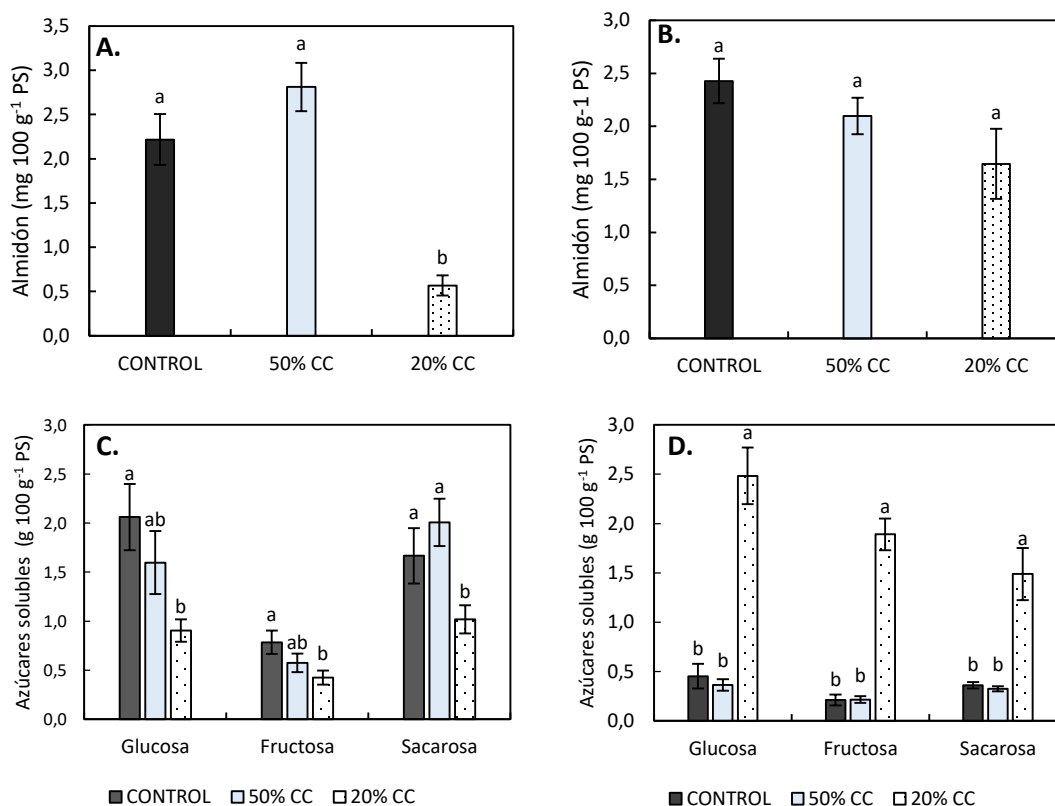


**Figura 6. A.** Uso eficiente del agua intrínseco ( $\text{WUE}_i = A_n/g_s$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ) y **B.** Discriminación isotópica  $^{13}\text{C}$  ( $\Delta^{13}\text{C}$ , ‰) en plantas de quinua de las variedades Rainbow e Illpa sometidas a tres niveles de riego. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en cada variedad ( $\alpha=0,05$ ). Media  $\pm$  ES ( $n=9-10$ ).

#### 4.3 Contenido de almidón y azúcares solubles

En la figura 7A-B, se observa que el contenido de almidón en hojas para las dos variedades no presenta diferencias significativas respecto al control bajo déficit hídrico moderado (50% CC) pero disminuye significativamente con el déficit hídrico severo (20% CC) en la variedad Rainbow respecto al control, aunque en la variedad Illpa no se observan diferencias estadísticas. El comportamiento en el contenido de los azúcares solubles glucosa, fructosa y sacarosa en hojas de las plantas de quinua sometidas a déficit hídrico difiere en función de la variedad evaluada. Se observó que en la variedad Rainbow el contenido disminuye al aumentar la severidad del déficit hídrico y por el contrario en la variedad de altiplano Illpa el contenido incrementa significativamente en plantas bajo estrés hídrico severo (20%) (Fig. 7C-D). Además, independientemente de la variedad analizada, se encontraron

diferencias significativas únicamente entre el estrés hídrico severo comparado con el control.



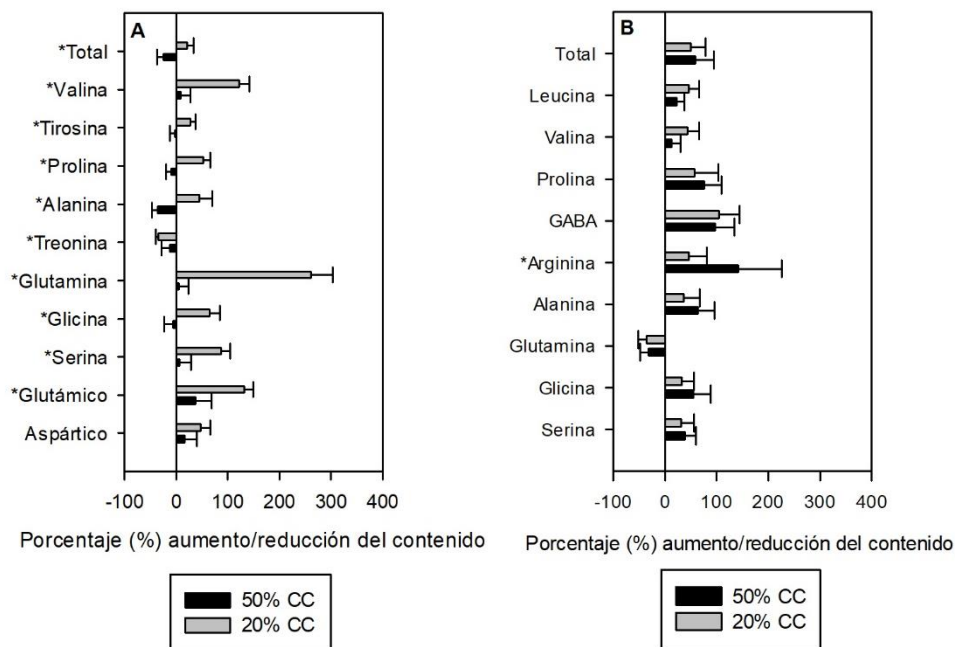
**Figura 7. Contenido de carbohidratos en hojas:** A. Almidón en hojas de la variedad Rainbow (Costera); B. Almidón en hojas de la variedad Illpa (Altiplano); C. Azúcares solubles en hojas de la variedad Rainbow y D. Azúcares solubles en hojas de la variedad Illpa, sometidas a tres niveles de riego. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en cada variedad ( $\alpha=0,05$ ). Media  $\pm$  ES ( $n=7-10$ ).

#### 4.4 Contenido de aminoácidos libres en hojas

En la figura 8, se observa el porcentaje de aumento o reducción en el contenido foliar de aminoácidos libres de los diferentes tratamientos de déficit hídrico respecto al control para las dos variedades evaluadas. Se destaca la variedad costera Rainbow con mayor contenido de aminoácidos totales en hojas que la variedad de Altiplano Illpa (Anexo 1).

Además se observa que, respecto del tratamiento control, para la variedad costera Rainbow hay mayor incremento en el contenido de aminoácidos en las plantas sometidas a estrés severo que las de estrés moderado, siendo la glutamina, ácido glutámico y la valina los que mayor porcentaje de incremento presentan. Para la

variedad de altiplano Illpa, los incrementos de los aminoácidos se presentan en plantas sometidas a estrés moderado y severo, siendo la arginina, la prolina y la alanina los que mayor incremento presentan, pero sólo para la arginina se encontraron diferencias significativas entre tratamientos. En general la variedad Rainbow presenta mayor incremento en el contenido de aminoácidos comparada con la variedad Illpa.



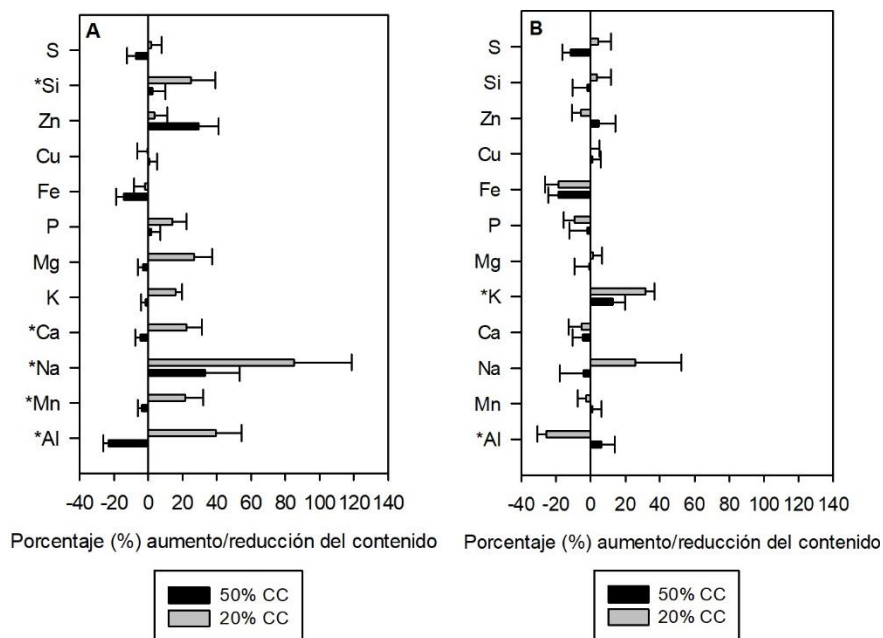
**Figura 8.** Porcentaje (%) de aumento o reducción del contenido foliar de aminoácidos respecto al control de las plantas sometidas a déficit hídrico en las variedades de quinua costera Rainbow (A) y de altiplano Illpa (B). Diferencias estadísticas significativas entre tratamientos son marcados con (\*). Media  $\pm$  SE.

#### 4.5 Contenido mineral

En la figura 9, se muestran el porcentaje de aumento o reducción del contenido foliar respecto al control de los minerales azufre (S), silicio (Si), cinc (Zn), cobre (Cu), hierro (Fe), fósforo (P), magnesio (Mg), potasio (K), calcio (Ca), sodio (Na), manganeso (Mn) y aluminio (Al) para las dos variedades de quinua evaluadas. En el caso de la variedad Rainbow, se observó el incremento de los minerales Si, P, Mg, K, Ca, Na, Mn y Al principalmente en plantas sometidas a déficit hídrico severo (20% CC) con leves variaciones de los contenidos en estrés hídrico moderado (50% CC). Para la variedad Illpa, hay incrementos de K en plantas sometidas a déficit hídrico moderado y además Na bajo déficit hídrico severo (Fig. 9). Se evidencia que

la variedad Rainbow presenta mayores porcentajes de incremento en el contenido de los minerales comparada con la variedad Illpa cuando son sometidas a estrés hídrico (Anexo 2).

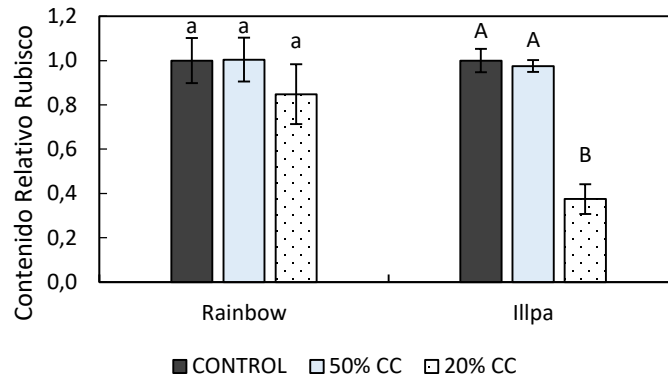
Además, es de resaltar el aumento del mineral Na en las dos variedades evaluadas específicamente en plantas sometidas a estrés hídrico severo, presentando 85% de incremento para Rainbow y 25,6% para Illpa respecto al control (Fig. 9).



**Figura 9.** Porcentaje (%) de aumento o reducción del contenido foliar de minerales respecto al control de las plantas sometidas déficit hídrico en las variedades de quinua costera Rainbow (A.) y de altiplano Illpa (B.). Diferencias estadísticas significativas entre tratamientos son marcados con (\*). Media  $\pm$  SE.

#### 4.6 Contenido relativo de la proteína Rubisco

En la figura 10, se muestra el contenido relativo de Rubisco de las plantas sometidas a los tratamientos de déficit hídrico. Se observa para las dos variedades evaluadas que el contenido relativo de Rubisco bajo déficit hídrico moderado (50% CC) no presenta diferencias significativas respecto al control. Sin embargo, se observa la disminución del contenido bajo déficit hídrico severo en las dos variedades de quinua evaluadas, con diferencias significativas únicamente en la variedad de altiplano Illpa.



**Figura 10.** Contenido relativo de Rubisco en plantas de quinua variedad costera Rainbow y de altiplano Illpa sometidas a déficit hídrico. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en cada variedad ( $\alpha=0,05$ ). Media  $\pm$  ES ( $n=3$ ).

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 Efecto de los tratamientos de déficit hídrico en el rendimiento y calidad de grano según la fenología

Las plantas de quinua presentan diferencias en la duración del ciclo fenológico, estados de desarrollo, morfología foliar y de inflorescencias de acuerdo al lugar de origen (Sosa-Zuniga *et al.*, 2017). En este estudio, se encontró que la duración total del ciclo fenológico hasta cosecha para la variedad costera Rainbow fue de 120 días y para la variedad de altiplano Illpa de 240 días, alcanzando la fase inicio de llenado de grano en los días 86 y 111 DDS para cada variedad respectivamente.

Estudios realizados por Daryanto *et al.* (2017) en cereales, particularmente en maíz y arroz, han descrito una significativa reducción del rendimiento cuando el déficit hídrico es aplicado en la fase de antesis y llenado de grano. Esto es debido a la incapacidad de las plantas en estados de desarrollo avanzado para producir proteínas y osmolitos compatibles como estrategia de aclimatación al estrés (Daryanto *et al.*, 2017). Sin embargo, en nuestro estudio, en las dos variedades evaluadas de quinua no se observaron diferencias significativas en la variable rendimiento en plantas bajo déficit hídrico moderado y severo (Fig. 4) a pesar de la aplicación de los tratamientos durante la fase de inicio de llenado de grano y de las diferencias en la duración del ciclo fenológico en cada variedad. Se puede concluir que las dos variedades presentan estrategias de tolerancia al estrés hídrico.

No obstante, la variedad de altiplano Illpa fue más afectada comparada con la variedad costera, observándose una leve disminución en el rendimiento y considerables diferencias en el peso de 1000 granos en los tratamientos de déficit hídrico (Fig. 4), indicando una disminución en el tamaño de los granos en esta variedad. Esto pudo deberse posiblemente a que su periodo de floración y fructificación se presentó durante los meses de incremento en las horas de luz por día (marzo, abril y mayo) que podrían afectar el óptimo desarrollo de los frutos, ya que se ha descrito alta sensibilidad de las variedades de altitud a los fotoperiodos largos (Curti *et al.*, 2016).

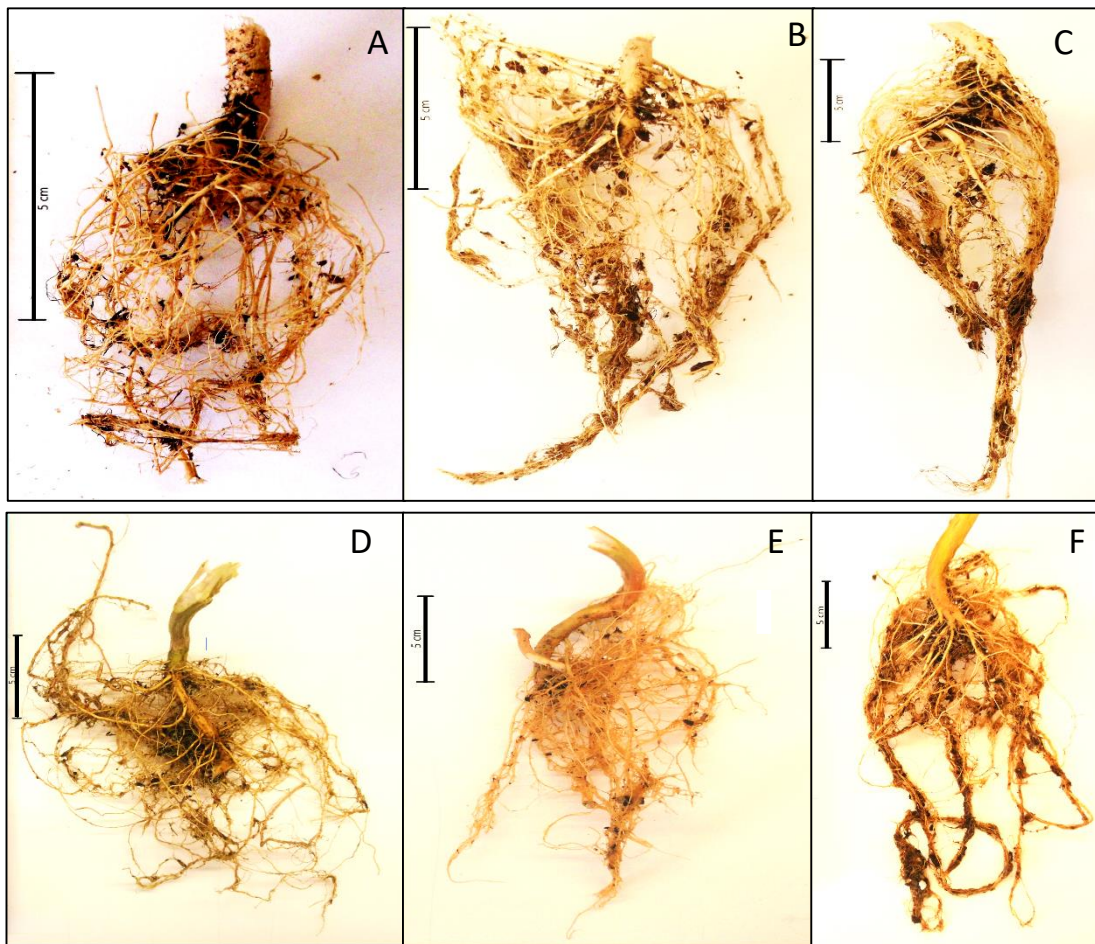
La calidad del grano no se vio significativamente afectada con los tratamientos de déficit hídrico (Tabla 4). Aunque se observa una disminución en la mayoría de los compuestos analizados (aminoácidos, carbohidratos, minerales), éstos no son significativamente diferentes entre tratamientos, siendo los valores nutricionales similares a los descritos por diversos autores (Miranda *et al.*, 2013a; Miranda *et al.*, 2013b; Repo-Carrasco *et al.*, 2003; Schoenlechner, 2017).

### *5.2 Modificaciones morfológicas en plantas sometidas a estrés hídrico*

El efecto del estrés hídrico en plantas es evidente a nivel morfológico, fisiológico y molecular (Farooq *et al.*, 2009). El presente estudio constató la alta plasticidad de las raíces de quinua para responder al déficit hídrico, mostrando alta capacidad de acumulación de biomasa en este órgano cuando fue expuesta al estrés (Fig. 4C,F; Fig. 10), principalmente en la variedad costera Rainbow. En el presente estudio, las plantas revelaron rasgos morfológicos radiculares de crecimiento acelerado que permitieron la supervivencia bajo recursos hídricos limitados, en estadios de desarrollo avanzado de las plantas. El incremento acelerado de biomasa en las raíces permitió aumentar la superficie de contacto con el sustrato para ampliar la posibilidad de mantener la absorción de agua (Alvarez-Flores *et al.*, 2014). Estudios en raíces de quinua evidencian que esta planta evade los efectos negativos de la sequía a través de un sistema radicular denso y que bajo déficit hídrico ocurren cambios morfo-fisiológicos dependientes de regulaciones hidráulicas para el cambio de turgor de las células y otras posibles sustancias químicas que deben ser estudiadas (Jacobsen *et al.*, 2009).

Además, se observó que las plantas con estrés hídrico mostraron la sintomatología común de marchitez y caída de hojas. Estudios realizados por otros autores indican que las plantas de quinua sometidas a déficit hídrico pueden reducir el área foliar rápidamente por disminución de la expansión foliar, senescencia y caída masiva de hojas (Dizes, 1992; Jacobsen *et al.*, 2009). Se ha evidenciado que en algunas variedades la reducción del área foliar es cerca del 15% por caída de hojas y que puede ser una estrategia importante de adaptación al déficit hídrico (Sun *et al.*, 2014). Aunque en este estudio no fue medida la pérdida de hojas, se observó una

caída masiva de hojas después de la aplicación de los tratamientos en la variedad Rainbow pero poca pérdida foliar en la variedad Illpa.



**Figura 11. Fotografías de raíces:** Plantas de quinua variedad costera Rainbow (A, B, C) y de altiplano Illpa (D, E, F) sometidas a los tratamientos de déficit hídrico Control (A, D), 50% CC (B, E) y 20% CC (C, F). La barra representa 5 cm.

### 5.3 Modificaciones fisiológicas en plantas sometidas a estrés hídrico

Respecto a los parámetros fisiológicos para las dos variedades evaluadas, se observa la disminución de la tasa fotosintética, conductancia estomática y transpiración en las plantas estresadas respecto al control (Fig. 5), debido a que bajo déficit hídrico las plantas comúnmente cierran estomas para impedir la pérdida de agua interna que a su vez disminuye la fijación de  $\text{CO}_2$  y limita la tasa fotosintética (Farooq *et al.*, 2009). Además los parámetros de  $g_s$  y  $E$  son menores en la variedad Rainbow que en Illpa, pero en ésta última variedad la disminución de las medidas



fotosintéticas es más pronunciada en plantas bajo déficit hídrico. Esto puede ser debido a que ésta mantiene mayor superficie foliar durante el estrés, que incrementa las tasas de transpiración y posiblemente cause un mayor efecto perjudicial en los parámetros fisiológicos (Fig. 4). Diversos autores describen que en plantas de quinua se observa la disminución de los valores fisiológicos bajo condiciones de estrés hídrico pero resaltan que en algunas variedades se mantienen altas tasas fotosintéticas bajo déficit hídrico y pueden permanecer estables incluso con un incremento del estrés, por lo que se considera una planta tolerante al déficit hídrico (Jacobsen *et al.*, 2009; Jensen *et al.*, 2000; Vacher, 1998; Winkel *et al.*, 2002).

Los resultados obtenidos mostraron que la concentración subestomática de CO<sub>2</sub> disminuye en plantas estresadas para la variedad Rainbow pero se incrementa en la variedad Illpa (Fig. 4). Puede ser debido a que esta última variedad no es capaz de utilizar el CO<sub>2</sub> en procesos fotosintéticos, por la posible disminución en la actividad y la eficiencia de enzimas como Rubisco (Farooq *et al.*, 2009) o a la proteólisis de la misma bajo condiciones de estrés. La tolerancia al déficit hídrico en quinua varía según la variedad evaluada y depende del uso eficiente del agua (WUE por sus siglas en inglés) que presente cada una (González, Bruno, Valoy, & Prado, 2011). En este estudio el WUE<sub>i</sub> no fue significativamente diferente entre tratamientos de déficit hídrico en las dos variedades (Fig. 6A). Sin embargo, diferencias estadísticas entre tratamientos son observadas en la discriminación de <sup>13</sup>C ( $\Delta^{13}\text{C}$ ) (Fig. 6B), parámetro comúnmente empleado como indicador de la eficiencia en el uso del agua ya que experimentos en invernadero demuestran que bajo condiciones de limitación hídrica los valores bajos de  $\Delta^{13}\text{C}$  indican mayor WUE (Zhang *et al.*, 2009). Se observa en este estudio que para la variedad Rainbow las plantas estresadas presentan bajos valores de  $\Delta^{13}\text{C}$  respecto al control y por tanto indica mayor WUE que la variedad Illpa que no presenta diferencias significativas entre tratamientos. Lo anterior indica posiblemente una mayor tolerancia al déficit hídrico en la variedad costera Rainbow que en la variedad de altiplano Illpa.

#### 5.4 Contenido foliar de carbohidratos, aminoácidos y minerales

En este estudio, el contenido foliar de almidón en las plantas bajo déficit hídrico moderado (50% CC) no presenta diferencias significativas respecto al control en las dos variedades de quinua (Fig. 7A-B). Esto indica que las plantas pueden mantener el metabolismo activo reduciendo el 50% del agua aplicada con poco efecto en el contenido de almidón. Sin embargo, bajo déficit hídrico severo (20% CC) el contenido de almidón disminuye significativamente en las dos variedades. Se debe posiblemente a que bajo condiciones de severa limitación hídrica las plantas degradan el almidón con el fin de suministrar azúcares para soportar el crecimiento durante el estrés y favorecer el llenado de grano (Thalman & Santelia, 2017). Diversos autores han demostrado la disminución de este polisacárido bajo déficit hídrico en plantas relacionadas a la quinua (Lavini *et al.*, 2016) y en otras especies vegetales como el arroz (*Oriza sativa* L.) (Zheng *et al.*, 2016), soja (*Glicine max* L.) (Liu *et al.*, 2004) y cebada (*Hordeum vulgare* L.) (Villadsen *et al.*, 2005).

La sobreproducción de diferentes tipos de solutos orgánicos compatibles, de bajo peso molecular, alta solubilidad y sin toxicidad para las células en condiciones de estrés, es una de las estrategias de tolerancia adoptada comúnmente por las plantas (Farooq *et al.*, 2009), encontrando entre ellos azúcares, ácidos orgánicos, aminoácidos y algunos iones inorgánicos como K que favorecen al ajuste osmótico y contribuyen al balance hídrico vegetal (Farooq *et al.*, 2009; Taiz & Zeiger, 2010). En las plantas de quinua sometidas a déficit hídrico severo se observa el aumento en el contenido de azúcares únicamente en las hojas de la variedad Illpa, principalmente de glucosa (Fig. 7D). Lo que puede facilitar la absorción de agua para mantener el turgor celular, minimizar los posibles daños causados por el déficit hídrico y mejorar la translocación de carbohidratos durante el llenado de grano (Farooq *et al.*, 2009). El aumento en el contenido de azúcares en esta variedad (Illpa) se debe posiblemente a la degradación del almidón, como se mencionó anteriormente (Fig. 7B) (Heldt & Heldt, 2011).

No obstante, en la variedad costera Rainbow el contenido de azúcares solubles disminuyen con el incremento de la severidad del estrés hídrico, resultado que se

debe posiblemente al aumento de la actividad de enzimas como la invertasa que hidroliza rápidamente la sacarosa. Resultados similares fueron observados en soja por Liu *et al.* (2004). Este hecho podría indicar que, probablemente, la variedad costera de quinua evaluada utiliza otras estrategias de tolerancia al estrés como la acumulación de solutos diferentes a los azúcares y los liberados por la degradación del almidón son rápidamente utilizados en la generación de energía para el mantenimiento metabólico de la planta (Thalman & Santelia, 2017). Estudios previos en quinua han constatado la disminución del potencial hídrico por ajuste osmótico debido a solutos diferentes a los azúcares que incluyen aminoácidos y iones inorgánicos (Raney *et al.*, 2014; Razzaghi *et al.*, 2015; Sun *et al.*, 2014; Yang *et al.*, 2016). Así como también es posible que esta variedad preferentemente redistribuye el almidón y fotoasimilados para soportar el crecimiento del sistema radicular (Farooq *et al.*, 2009).

Nuestro estudio mostró el incremento de los aminoácidos libres en las plantas de las dos variedades de quinua sometidas a estrés hídrico, aunque responden de manera diferencial en función de la variedad analizada. En la variedad costera Rainbow, el ácido glutámico y la glutamina son los que mayor incremento mostraron respecto al control, mientras que en el caso de la variedad de altiplano Illpa fueron la arginina, el GABA y la prolina los de mayor incremento (Fig. 8). Además se observa que los incrementos de aminoácidos en Rainbow se presentan principalmente en plantas sometidas a déficit hídrico severo con leves modificaciones bajo déficit hídrico moderado. No obstante, en la variedad Illpa se observa el incremento a partir del déficit hídrico moderado. Es una evidencia de la capacidad de la variedad costera para tolerar el déficit hídrico cuando se disminuye el 50% del riego aplicado, puesto que las plantas no alteran su metabolismo para disminuir los posibles efectos negativos del déficit hídrico.

El incremento de la glutamina en plantas estresadas para la variedad Rainbow podría estar relacionada con el transporte de N a largas distancias desde las fuentes radiculares o foliares hasta las semillas, proceso descrito como vital para el óptimo desarrollo de la semilla (Tegeder & Masclaux-Daubresse, 2018). Se han descrito

procesos de “autofagia” o remobilización del N desde las hojas hasta las semillas en respuesta a estreses ambientales y senescencia, en donde aminoácidos libres como la glutamina son las formas predominantes asociadas a la remobilización, aminoácido derivado principalmente de la proteólisis (Havé *et al.*, 2017; Tegeder & Masclaux-Daubresse, 2018). Esto podría explicar parcialmente la disminución del contenido relativo de Rubisco en plantas bajo déficit hídrico severo observado en la figura 10. Por otro lado, la arginina y la prolina han sido relacionadas con el aumento de la tolerancia al estrés hídrico. De esta manera, la acumulación de prolina libre favorece la estabilización de macromoléculas, mejora el uso de carbono y nitrógeno, manteniendo la homeostasis celular para disipar el exceso de especies reactivas de oxígeno (ROS), entre otras funciones (Kaur & Asthir, 2015). En el caso de la variedad Illpa se observó la acumulación de prolina bajo déficit hídrico, pero otros aminoácidos libres tuvieron mayor incremento como la arginina y el GABA (*γ-ácido aminobutírico*). Estudios realizados por Yang *et al.* (2000) describen incrementos de arginina en hojas de arroz bajo déficit hídrico preferentemente que la prolina. El incremento en los niveles de GABA se podría asociar a su función de señalización, detoxificación de ROS y conversión de putrescina en prolina (Kinnersley & Turano, 2000). Estudios realizados en quinua con cinco variedades que difieren en la tolerancia a la sequía, se encontró que en condiciones de estrés el aminoácido que se acumula en mayor medida era la treonina seguido de la metionina. Esto indica que la estrategia de adaptación al estrés hídrico por acumulación de aminoácidos en la quinua difiere en función de la variedad evaluada y del lugar de origen de cada una (Al-Naggar *et al.*, 2017).

En este estudio, se encontró mayor contenido de aminoácidos totales en plantas de la variedad costera Rainbow (Control=7,19 mg g<sup>-1</sup> PS; 50% CC=5,40 mg g<sup>-1</sup> PS; 20% CC=8,67 mg g<sup>-1</sup> PS) comparada con la variedad de altiplano Illpa (2,39 mg g<sup>-1</sup> PS; 50% CC=3,77 mg g<sup>-1</sup> PS; 20% CC=3,58 mg g<sup>-1</sup> PS). Puede estar relacionado con el aumento de la tolerancia de la variedad costera a la sequía. También se evidencia que la variedad costera preferentemente aumenta el contenido de aminoácidos que el de azúcares solubles.

Según se ha indicado anteriormente el ajuste osmótico incluye también el incremento de iones inorgánicos como el K y Na (Blum, 2017; Farooq *et al.*, 2009; Taiz & Zeiger, 2010). En las dos variedades de quinua evaluadas en este estudio se observa la acumulación de iones inorgánicos en plantas sometidas a estrés hídrico. El Na y el Mg fueron los que mayor incremento presentaron bajo déficit hídrico severo en la variedad Rainbow y los iones Na y K en la variedad Illpa. Estudios en quinua bajo déficit hídrico han mostrado el incremento principalmente de los iones Na y Ca, con poco incremento de K (Razzaghi *et al.*, 2015; Sun *et al.*, 2014), resultados similares a los obtenidos en este estudio con la variedad costera Rainbow y se resalta la importancia del ión Na en el ajuste osmótico en plantas de quinua, para mantener el turgor celular y los procesos fisiológicos.

Así mismo, el ajuste osmótico facilita una mejor translocación de minerales y fotoasimilados absorbidos o generados durante la fase de pre-antesis para el llenado de grano (Subbarao *et al.*, 2000). Esto podría explicar la disminución en el contenido foliar del elemento Fe para las dos variedades evaluadas, pero además de P y Ca para la variedad Illpa y podría estar relacionado a la remobilización de los elementos hacia las semillas en plantas sometidas a estrés, para asegurar su descendencia (Havé *et al.*, 2017; Pottier *et al.*, 2014). Aunque el N es el elemento predominante que es remobilizado, autores han identificado que el Zn, Cu, Fe, S, P y Ca pueden disminuir hasta un 40% a nivel foliar debido a procesos de remobilización (Havé *et al.*, 2017). Debido a este proceso es posible que en este estudio la calidad del grano no se observe significativamente afectada cuando las plantas son sometidas a estrés hídrico (Tabla 4).

## 6. CONCLUSIONES

- El déficit hídrico no tuvo un efecto significativo en los parámetros de rendimiento de las dos variedades de quinua evaluadas. No obstante, el peso de 1000 granos en la variedad de altiplano Illpa se redujo significativamente bajo estrés severo. Además el déficit hídrico no tuvo un efecto significativo en las variables de calidad de grano para las dos variedades evaluadas.
- La biomasa radicular se incrementó significativamente bajo déficit hídrico severo comparada con el control en las dos variedades evaluadas.
- La tasa fotosintética, conductancia estomática y transpiración disminuyen al aumentar la severidad del estrés hídrico en las dos variedades. No obstante, la disminución es más pronunciada en la variedad de altiplano Illpa. Además la variedad costera Rainbow presenta mayor WUE y menor discriminación de  $^{13}\text{C}$  que la de altiplano.
- El contenido foliar de almidón disminuye en las dos variedades. Sin embargo, los azúcares solubles (glucosa, fructosa, sacarosa) en Rainbow disminuyen con el aumento del déficit hídrico pero aumentan en la variedad Illpa.
- En las plantas de la variedad costera Rainbow sometidas a déficit hídrico se incrementan los contenidos del aminoácido glutamina, pero en la variedad Illpa son la arginina, prolina y GABA los de mayor aumento. Respecto a los elementos minerales, se acumula principalmente Na en las dos variedades.
- El contenido relativo de Rubisco disminuye en las plantas que están sometidas a déficit hídrico severo.
- El estudio demuestra la alta tolerancia de la quinua al estrés hídrico y los diferentes mecanismos morfológicos, fisiológicos y metabólicos implicados en ello.

## 7. BIBLIOGRAFIA

- Abugoch, L. E. (2009). Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): Composition, chemistry, nutritional, and functional properties. In *Advances in Food and Nutrition Research* (1st ed., Vol. 58, pp. 1–31). Elsevier Inc. [https://doi.org/10.1016/S1043-4526\(09\)58001-1](https://doi.org/10.1016/S1043-4526(09)58001-1)
- Adolf, V., Jacobsen, S., & Shabala, S. (2013). Salt tolerance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Environmental and Experimental Botany*, 92, 43–54. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.07.004>
- Al-Naggar, A., El-Salam, R., Badran, A., & El-Moghazi, M. (2017). Drought tolerance of Five Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) Genotypes and Its Association with Other Traits under Moderate and Severe Drought Stress. *Asian Journal of Advances in Agricultural Research*, 3(3), 1–13. <https://doi.org/10.9734/AJAAR/2017/37216>
- Alvarez-Flores, R., Winkel, T., Degueldre, D., Del Castillo, C., & Joffre, R. (2014). Plant growth dynamics and root morphology of little-known species of *Chenopodium* from contrasted Andean habitats. *Botany*, 92(2), 101–108. <https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0224>
- Bates, B., Kundzewicz, Z., Wu, S., & Palutikof, J. (2008). *El cambio climático y el agua*. Ginebra: Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático.
- Bertero, H. (2015). Environmental control of development. In D. Bazlie, H. Bertero, & C. Nieto (Eds.), *State of the Art Report of Quinoa in the World in 2013* (pp. 120–131). Roma: FAO, CIRAD.
- Bertero, H. D. (2003). Response of developmental processes to temperature and photoperiod in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Food Reviews International*, 19(1–2), 87–97. <https://doi.org/10.1081/FRI-120018870>
- Bertero, H. D., King, R. W., & Hall, A. J. (2000). Photoperiod and temperature effects on the rate of leaf appearance in quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Australian Journal of Plant Physiology*, 27(4), 349–356. <https://doi.org/10.1071/PP99134>
- Bhargava, A., & Ohri, D. (2016). Chapter 8: Origin of Genetic Variability and Improvement of Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). In V. R. Rajpal (Ed.), *Gene Pool Diversity and Crop Improvement* (Vol. 10, pp. 241–270). Suiza: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-27096-8>
- Blum, A. (2017). Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant Cell and Environment*, 40(1), 4–10. <https://doi.org/10.1111/pce.12800>
- Bojanic, A. (2011). *Quinoa: An ancient crop to contribute to world food security*. FAO. FAO. [https://doi.org/http://www.fao.org/fileadmin/templates/aiq2013/res/es/cultivo\\_quinua\\_es.pdf](https://doi.org/http://www.fao.org/fileadmin/templates/aiq2013/res/es/cultivo_quinua_es.pdf)
- Boyle, B., Hopkins, N., Lu, Z., Raygoza, J. A., Mozzherin, D., Rees, T., ... Enquist, B. (2013). The taxonomic name resolution service: an online tool for automated standardization of plant names. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-14-16>
- Curti, R. N., de la Vega, A. J., Andrade, A. J., Bramardi, S. J., & Bertero, H. D. (2016). Adaptive responses of quinoa to diverse agro-ecological environments along an

- altitudinal gradient in North West Argentina. *Field Crops Research*, 189, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.01.014>
- Daryanto, S., Wang, L., & Jacinthe, P. A. (2017). Global synthesis of drought effects on cereal, legume, tuber and root crops production: A review. *Agricultural Water Management*, 179, 18–33. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.04.022>
- De Santis, G., Maddaluno, C., D'Ambrosio, T., Rascio, A., Rinaldi, M., & Troisi, J. (2016). Characterisation of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) accessions for the saponin content in Mediterranean environment. *Italian Journal of Agronomy*, 11(4), 277–281. <https://doi.org/10.4081/ija.2016.774>
- Dizes, J. (1992). Anatomía de la epidermis de la papa amarga y otros cultivos andinos en relación con la transpiración. In J. Rea & J. Vacher (Eds.), *La papa amarga* (ORSTOM, pp. 77–80). La Paz, Bolivia.
- FAO. (2013). International year of Quinoa. Retrieved August 20, 2002, from <http://www.fao.org/quinoa-2013/what-is-quinoa/cultivation/en/>
- FAO. (2014). Tendencias y perspectivas del comercio internacional de quinua. *Santiago*. [https://doi.org/10.1016/S1043-4526\(09\)58001-1](https://doi.org/10.1016/S1043-4526(09)58001-1)
- FAOSTAT. (2016). Base de datos estadísticos de la FAO. Retrieved August 20, 2002, from <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. (2009). Review article Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(1), 185–212. <https://doi.org/10.1051/agro>
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989). Discrimination and Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Bio.*, 40, 50–537. <https://doi.org/1040-2519/89/0601-503>
- Georgakopoulos, P., Travlos, I. S., Kakabouki, I., Kontopoulou, C. K., Pantelia, A., & Bilalis, D. J. (2016). Climate Change and Chances for the Cultivation of New Crops. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 44(2), 347–353. <https://doi.org/10.15835/nbha44210533>
- Gomaa, E. F. (2014). Studies on Some Micro-Macromorphological and Anatomical Characters of Quinoa. *J. Agriculture and Biological Sciences*, 10(1), 24–36.
- Gómez, L., & Aguilar, E. (2016). Guía del cultivo de la quinua. (UNALM, Ed.), *FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura) UNALM (Universidad Nacional Agraria La Molina)* (Segunda ed, Vol. 1). Lima. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- González, J. A., Bruno, M., Valoy, M., & Prado, F. E. (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(2), 81–93. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2010.00446.x>
- Gordillo-Bastidas, E., Díaz-Rizzolo, D., Roura, E., Massanés, T., & Gomis, R. (2016). Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd), from Nutritional Value to Potential Health Benefits: An Integrative Review. *Journal of Nutrition & Food Sciences*, 06(03). <https://doi.org/10.4172/2155-9600.1000497>



- Havé, M., Marmagne, A., Chardon, F., & Masclaux-Daubresse, C. (2017). Nitrogen remobilization during leaf senescence: Lessons from *Arabidopsis* to crops. *Journal of Experimental Botany*, *68*(10), 2513–2529. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw365>
- Heldt, H.-W., & Heldt, F. (2011). Polysaccharides are storage and transport forms of carbohydrates produced by photosynthesis. In *Plant Biochemistry* (Third Edit, pp. 241–271). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384986-1.00009-0>
- Hoerling, M., Eischeid, J., Perlwitz, J., Quan, X., Zhang, T., & Pegion, P. (2012). On the increased frequency of mediterranean drought. *Journal of Climate*, *25*(6), 2146–2161. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00296.1>
- Jacobsen, S. E., Liu, F., & Jensen, C. R. (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. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2009.05.019>
- Jacobsen, S. E., Monteros, C., Christiansen, J. L., Bravo, L. A., Corcuera, L. J., & Mujica, A. (2005). Plant responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to frost at various phenological stages. *European Journal of Agronomy*, *22*(2), 131–139. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2004.01.003>
- Jarvis, D. E., Ho, Y. S., Lightfoot, D. J., Schmöckel, S. M., Li, B., Borm, T. J. A., ... Tester, M. (2017). The genome of *Chenopodium quinoa*. *Nature*, *542*(7641), 307–312. <https://doi.org/10.1038/nature21370>
- Jellen, E. (2015). Botany, Phylogeny and Evolution. In D. Bazile, D. Bertero, & C. Nieto (Eds.), *State of the Art Report of Quinoa in the World in 2013* (pp. 12–23). Roma: FAO, CIRAD.
- Jensen, C., Jacobsen, S.-E., Andersen, M. ., Núñez, N., Andersen, S. ., Rasmussen, L., & Mogensen, V. (2000). Leaf gas exchange and water relation characteristics of field quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) during soil drying. *European Journal of Agronomy*, *13*(1), 11–25. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00055-1](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00055-1)
- Kaur, G., & Asthir, B. (2015). Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. *Biologia Plantarum*, *59*(4), 609–619. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0549-3>
- Kinnersley, A. M., & Turano, F. J. (2000). Gamma aminobutyric acid (GABA) and plant responses to stress. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *19*(6), 479–509. <https://doi.org/10.1080/07352680091139277>
- Koziol, M. (1993). Quinoa: A Potential New Oil Crop. In J. Janick & J. E. Simon (Eds.), *New Crops* (pp. 328–336). New York, USA.
- Lavini, A., Pulvento, C., D'Andria, R., Riccardi, M., & Jacobsen, S. E. (2016). Effects of saline irrigation on yield and qualitative characterization of seed of an amaranth accession grown under Mediterranean conditions. *Journal of Agricultural Science*, *154*(5), 858–869. <https://doi.org/10.1017/S0021859615000659>
- Liu, F., Jensen, C. R., & Andersen, M. N. (2004). Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development: Its implication in altering pod set. *Field Crops Research*, *86*(1), 1–13. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(03\)00165-5](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(03)00165-5)
- Miranda, M., Vega-Gálvez, A., Martínez, E. A., López, J., Marín, R., Aranda, M., & Fuentes, F. (2013a). Influence of contrasting environments on seed composition of two quinoa

- genotypes: nutritional and functional properties. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 73(2), 06–07. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392013000200004>
- Miranda, M., Vega-gálvez, A., Quispe-fuentes, I., & Rodríguez, M. J. (2013b). Nutritional aspects of six quinoa (*Chenopodium quinoa* willd.) ecotypes from three geographical areas of Chile. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 72(2), 175–181. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392012000200002>
- Mroczek, A. (2015). Phytochemistry and bioactivity of triterpene saponins from Amaranthaceae family. *Phytochemistry Reviews*, 14(4), 577–605. <https://doi.org/10.1007/s11101-015-9394-4>
- OIT. (2015). Análisis De La Cadena De Valor En El Sector De La Quinoa En Perú. *Journal of Chemical Information and Modeling* (Vol. 53). Ginebra. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Pottier, M., Masclaux-Daubresse, C., Yoshimoto, K., & Thomine, S. (2014). Autophagy as a possible mechanism for micronutrient remobilization from leaves to seeds. *Frontiers in Plant Science*, 5(January), 1–8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00011>
- Raney, J. a, Reynolds, D. J., Elzinga, D. B., Page, J., Udall, J. a, Jellen, E. N., ... Maughan, P. J. (2014). Transcriptome Analysis of Drought Induced Stress in *Chenopodium quinoa*. *American Journal of Plant Sciences*, 5(February), 338–357. <https://doi.org/10.4236/ajps.2014.53047>
- Razzaghi, F., Jacobsen, S., Jensen, C. R., & Neumann, M. (2015). Ionic and photosynthetic homeostasis in quinoa challenged by salinity and drought – mechanisms of tolerance. *Functional Plant Biology*, 42, 136–148. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1071/FP14132>
- Repo-Carrasco, R., Espinoza, C., & Jacobsen, S. E. (2003). Nutritional value and use of the andean crops quinoa (*Chenopodium quinoa*) and kañiwa (*Chenopodium pallidicaule*). *Food Reviews International*, 19(1–2), 179–189. <https://doi.org/10.1081/FRI-120018884>
- Ruiz, K. B., Biondi, S., Oses, R., Acuña-Rodríguez, I. S., Antognoni, F., Martínez-Mosqueira, E. A., ... Molina-Montenegro, M. A. (2014). Quinoa biodiversity and sustainability for food security under climate change. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34(2), 349–359. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0195-0>
- Schlick, G., & Bubenheim, D. (1996). Quinoa: Candidate Crop for NASA's Controlled Ecological Life Support Systems. In J. Janick (Ed.), *Progress in new crops* (pp. 632–640). ASHS Press. Retrieved from [https://hort.purdue.edu/newcrop/proceedings1996/V3-632.html#Fig\\_1](https://hort.purdue.edu/newcrop/proceedings1996/V3-632.html#Fig_1)
- Schoenlechner, R. (2017). Quinoa: Its Unique Nutritional and Health-Promoting Attributes. *Gluten-Free Ancient Grains*. Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-100866-9.00005-4>
- Shabala, S. (2018). Learning from halophytes : physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops. *Annal of Botany*, 112, 1209–1221. <https://doi.org/10.1093/aob/mct205>
- Sosa-Zuniga, V., Brito, V., Fuentes, F., & Steinfort, U. (2017). Phenological growth stages of quinoa (*Chenopodium quinoa*) based on the BBCH scale. *Annals of Applied Biology*, 171(1), 117–124. <https://doi.org/10.1111/aab.12358>

- Subbarao, G. V., Nam, N. H., Chauhan, Y. S., & Johansen, C. (2000). Osmotic adjustment, water relations and carbohydrate remobilization in pigeonpea under water deficits. *Journal of Plant Physiology*, 157(6), 651–659. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(00\)80008-5](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(00)80008-5)
- Sun, Y., Liu, F., Bendevis, M., Shabala, S., & Jacobsen, S. (2014). Sensitivity of Two Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) Varieties to Progressive Drought Stress. *J. of Agronomy and Crop Science*, 200, 12–23. <https://doi.org/10.1111/jac.12042>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). *Plant physiology*. Sinauer Associates. <https://doi.org/10.1007/3-540-45302-4>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2010). *Plant Physiology* (Fifth Edit). Massachusetts, USA: Sinauer Associates. Retrieved from <http://www.sinauer.com/media/wysiwyg/tocs/PlantPhysiology5.pdf>
- Tapia, M. (2015). The Long Journey of quinoa: Who wrote its history? In D. Bazlie, H. Bertero, & C. Nieto (Eds.), *State of the Art Report of Quinoa in the World in 2013* (pp. 3–9). Roma: FAO, CIRAD.
- Tegeder, M., & Masclaux-Daubresse, C. (2018). Source and sink mechanisms of nitrogen transport and use. *New Phytologist*, 217(1), 35–53. <https://doi.org/10.1111/nph.14876>
- Telahigue, D. C., Yahia, L. Ben, Aljane, F., Belhouchett, K., & Toumi, L. (2017). Grain yield, biomass productivity and water use efficiency in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) under drought stress. *Journal of Scientific Agriculture*, 1, 222. <https://doi.org/10.25081/jsa.2017.v1.67>
- Thalmann, M., & Santelia, D. (2017). Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. *New Phytologist*, 214(3), 943–951. <https://doi.org/10.1111/nph.14491>
- Vacher, J. J. (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 and Environment*, 68(1–2), 99–108. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(97\)00140-0](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00140-0)
- Vega-Gálvez, A., Miranda, M., Vergara, J., Uribe, E., Puente, L., & Martínez, E. A. (2010). Nutrition facts and functional potential of quinoa (*Chenopodium quinoa* willd.), an ancient Andean grain: A review. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 90(15), 2541–2547. <https://doi.org/10.1002/jsfa.4158>
- Villadsen, D., Rung, J. H., & Nielsen, T. H. (2005). Osmotic stress changes carbohydrate partitioning and fructose-2,6-bisphosphate metabolism in barley leaves. *Functional Plant Biology*, 32(11), 1033. <https://doi.org/10.1071/FP05102>
- Winkel, T., Méthy, M., & Thenot, F. (2002). Radiation use efficiency, chlorophyll fluorescence, and reflectance indices associated with ontogenic changes in water-limited *Chenopodium quinoa* leaves. *Photosynthetica*, 40(2), 227–232.
- Yang, A., Akhtar, S. S., Amjad, M., Iqbal, S., & Jacobsen, S. E. (2016). Growth and Physiological Responses of Quinoa to Drought and Temperature Stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 202(6), 445–453. <https://doi.org/10.1111/jac.12167>
- Yang, C. W., Lin, C. C., & Kao, C. H. (2000). Proline, ornithine and glutamic acid contents in detached rice leaves. *Biologia Plantarum*.

- Zhang, C. zhi, Zhang, J. bao, Zhao, B. zi, Zhang, H., & Huang, P. (2009). Stable Isotope Studies of Crop Carbon and Water Relations: A Review. *Agricultural Sciences in China*, 8(5), 578–590. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(08\)60249-7](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(08)60249-7)
- Zheng, M., Tao, Y., Hussain, S., Jiang, Q., Peng, S., Huang, J., ... Nie, L. (2016). Seed priming in dry direct-seeded rice: consequences for emergence, seedling growth and associated metabolic events under drought stress. *Plant Growth Regulation*, 78(2), 167–178. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0083-5>
- Zurita-Silva, A. (2015). Quinoa drought responses and adaptation. In D. Bazlie, H. Bertero, & C. Nieto (Eds.), *State of the Art Report of Quinoa in the World in 2013* (pp. 157–171). Roma: FAO, CIRAD.
- Zurita-Silva, A., Fuentes, F., Zamora, P., Jacobsen, S. E., & Schwember, A. R. (2014). Breeding quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): Potential and perspectives. *Molecular Breeding*, 34(1), 13–30. <https://doi.org/10.1007/s11032-014-0023-5>

## ANEXOS

**ANEXO 1.** Contenido foliar de aminoácidos (mg gr<sup>-1</sup> PS) en dos variedades de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) sometidas a estrés hídrico. Control: Riego del 100% CC, 50% CC y 20% CC.

Aminoácido*	Variedad Rainbow (Costa)			Variedad Illpa (Altiplano)**		
	Control	50% CC	20% CC	Control	50% CC	20% CC
<b>Aspártico</b>	0,284 ± 0,04a	0,331 ± 0,07a	0,42 ± 0,05 a	0,222 ± 0,04	0,286 ± 0,05	0,167 ± 0,05
<b>Glutámico</b>	0,646 ± 0,14b	0,884 ± 0,2b	1,499 ± 0,11a	0,356 ± 0,09	0,475 ± 0,1	0,294 ± 0,08
<b>Serina</b>	0,134 ± 0,03b	0,142 ± 0,03b	0,251 ± 0,02a	0,066 ± 0,01	0,092 ± 0,01	0,087 ± 0,02
<b>Asparagina</b>	0,205 ± 0,07a	0,082 ± 0,03a	0,316 ± 0,09a	0,126 ± 0,04	0,166 ± 0,05	0,15 ± 0,05
<b>Glicina</b>	0,069 ± 0,02b	0,065 ± 0,01b	0,114 ± 0,01a	0,034 ± 0,01	0,052 ± 0,01	0,044 ± 0,01
<b>Glutamina</b>	0,254 ± 0,04b	0,268 ± 0,05b	0,916 ± 0,11a	0,243 ± 0,08	0,166 ± 0,04	0,156 ± 0,04
<b>Histidina</b>	0,074 ± 0,01a	0,05 ± 0,01a	0,075 ± 0,01a	0,042 ± 0,003	0,046 ± 0,003	0,045 ± 0,003
<b>Treonina</b>	0,171 ± 0,03a	0,149 ± 0,03ab	0,111 ± 0,01b	-	-	-
<b>Alanina</b>	2,396 ± 0,4ab	1,546 ± 0,29b	3,451 ± 0,61a	0,999 ± 0,24	1,631 ± 0,32	1,362 ± 0,3
<b>Arginina</b>	0,296 ± 0,05a	0,233 ± 0,04a	0,349 ± 0,05a	0,098 ± 0,02B	0,184 ± 0,03A	0,161 ± 0,02AB
<b>GABA</b>	0,278 ± 0,05a	0,198 ± 0,03a	0,188 ± 0,06a	0,102 ± 0,03	0,202 ± 0,04	0,209 ± 0,04
<b>Prolina</b>	0,26 ± 0,03b	0,234 ± 0,03b	0,396 ± 0,03a	0,068 ± 0,02	0,12 ± 0,02	0,107 ± 0,03
<b>Tirosina</b>	0,131 ± 0,02ab	0,128 ± 0,01b	0,167 ± 0,01a	0,083 ± 0,005	0,089 ± 0,01	0,101 ± 0,01
<b>Valina</b>	0,076 ± 0,01b	0,082 ± 0,02b	0,169 ± 0,02a	0,04 ± 0,01	0,045 ± 0,01	0,057 ± 0,01
<b>Metionina</b>	0,049 ± 0,01a	0,045 ± 0,002a	0,043 ± 0,001a	0,043 ± 0,002	0,046 ± 0,003	0,05 ± 0,004
<b>Isoleucina</b>	0,099 ± 0,02a	0,103 ± 0,02a	0,126 ± 0,01a	0,052 ± 0,01	0,055 ± 0,01	0,068 ± 0,01
<b>Leucina</b>	0,201 ± 0,12a	0,077 ± 0,01a	0,096 ± 0,01a	0,052 ± 0,01	0,064 ± 0,01	0,076 ± 0,01
<b>Lisina</b>	0,055 ± 0,01a	0,045 ± 0,01a	0,133 ± 0,04a	0,012 ± 0,003	0,094 ± 0,07	0,054 ± 0,02
<b>Fenilalanina</b>	0,169 ± 0,03ab	0,118 ± 0,02b	0,226 ± 0,04a	0,079 ± 0,01	0,083 ± 0,01	0,107 ± 0,02
<b>Total</b>	7,193 ± 1,23ab	5,401 ± 0,93b	8,67 ± 0,95ab	2,387 ± 0,46	3,769 ± 0,88	3,576 ± 0,69

\*Media ± SE, letras iguales indica que no hay diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos en cada variedad

\*\*La variedad Illpa únicamente presentó diferencias estadísticamente significativas en los contenidos de Arginina

**ANEXO 2.** Contenido foliar de minerales (mg 100 gr<sup>-1</sup> PS) en dos variedades de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) sometidas a estrés hídrico. Control: Riego del 100% CC, 50% CC y 20% CC.

Mineral	VARIEDAD RAINBOW			VARIEDAD ILLPA		
	Control	50% CC	20% CC	Control	50% CC	20% CC
<b>Aluminio</b>	1,844 ± 0,20 <sup>a</sup>	1,414 ± 0,05 <sup>a</sup>	2,573 ± 0,27 <sup>b</sup>	5,890 ± 0,60 <sup>AB</sup>	6,252 ± 0,45 <sup>A</sup>	4,387 ± 0,30 <sup>B</sup>
<b>Manganeso</b>	10,45 ± 0,47 <sup>a</sup>	10,05 ± 0,24 <sup>a</sup>	12,69 ± 0,98 <sup>b</sup>	11,992 ± 0,78 <sup>A</sup>	12,108 ± 0,63 <sup>A</sup>	11,672 ± 0,59 <sup>A</sup>
<b>Sodio</b>	21,08 ± 3,05 <sup>a</sup>	28,08 ± 4,28 <sup>ab</sup>	38,99 ± 7,14 <sup>b</sup>	4,5 ± 1,06 <sup>A</sup>	4,312 ± 0,62 <sup>A</sup>	5,654 ± 1,20 <sup>A</sup>
<b>Calcio</b>	1229,25 ± 82,9 <sup>ab</sup>	1170,69 ± 35,73 <sup>b</sup>	1505,38 ± 106,57 <sup>a</sup>	1119,9 ± 103,45 <sup>A</sup>	1068,23 ± 65,14 <sup>A</sup>	1060,6 ± 82 <sup>A</sup>
<b>Potasio</b>	7091,13 ± 232,74 <sup>a</sup>	6963,53 ± 186,89 <sup>a</sup>	8207,76 ± 282,33 <sup>b</sup>	8134,31 ± 913,3 <sup>B</sup>	9168,78 ± 641,82 <sup>AB</sup>	10714,06 ± 458,16 <sup>A</sup>
<b>Magnesio</b>	1725,59 ± 96,14 <sup>a</sup>	1670,59 ± 53,59 <sup>a</sup>	2185,59 ± 183,05 <sup>a</sup>	1608,13 ± 124,01 <sup>A</sup>	1597,61 ± 137,33 <sup>A</sup>	1627,94 ± 87,15 <sup>A</sup>
<b>Fósforo</b>	661,79 ± 51,74 <sup>a</sup>	673,91 ± 33,83 <sup>a</sup>	755,57 ± 55,11 <sup>a</sup>	420,5 ± 66,3 <sup>A</sup>	412,6 ± 43,67 <sup>A</sup>	380,48 ± 24,98 <sup>A</sup>
<b>Hierro</b>	5,83 ± 0,34 <sup>a</sup>	4,98 ± 0,25 <sup>a</sup>	5,72 ± 0,36 <sup>a</sup>	7,36 ± 0,76 <sup>A</sup>	5,99 ± 0,43 <sup>A</sup>	6 ± 0,58 <sup>A</sup>
<b>Cobre</b>	0,403 ± 0,02 <sup>a</sup>	0,405 ± 0,02 <sup>a</sup>	0,401 ± 0,02 <sup>a</sup>	0,434 ± 0,02 <sup>A</sup>	0,439 ± 0,02 <sup>A</sup>	0,434 ± 0,02 <sup>A</sup>
<b>Zinc</b>	1,406 ± 0,09 <sup>a</sup>	1,82 ± 0,16 <sup>a</sup>	1,455 ± 0,11 <sup>a</sup>	2,176 ± 0,23 <sup>A</sup>	2,275 ± 0,21 <sup>A</sup>	2,054 ± 0,12 <sup>A</sup>
<b>Cromo</b>	0,076 ± 0,01 <sup>a</sup>	0,056 ± 0,01 <sup>a</sup>	0,080 ± 0,02 <sup>a</sup>	0,327 ± 0,06 <sup>A</sup>	0,178 ± 0,04 <sup>B</sup>	0,291 ± 0,04 <sup>AB</sup>
<b>Silicio</b>	42,347 ± 2,88 <sup>a</sup>	43.463 ± 3,16 <sup>a</sup>	52,959 ± 5,97 <sup>b</sup>	27,658 ± 3,75 <sup>A</sup>	27,116 ± 2,33 <sup>A</sup>	28,613 ± 2,22 <sup>A</sup>
<b>Azufre</b>	215,838 ± 14,11 <sup>a</sup>	199,907 ± 11,03 <sup>a</sup>	219,698 ± 12,58 <sup>a</sup>	345,691 ± 25,88 <sup>A</sup>	305,838 ± 17,35 <sup>A</sup>	361,175 ± 24,57 <sup>A</sup>

\*Media ± SE, letras iguales indica que no hay diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos en cada variedad

