

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

FACULTAD DE AGRONOMÍA



**“GENOTIPOS DE QUINUA (*Chenopodium quinoa* Willd.)
TOLERANTES AL CALOR, SELECCIONADOS POR ÍNDICES
DE ESTRÉS, EN LA COSTA CENTRAL DEL PERÚ”**

**TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO DE
INGENIERO AGRÓNOMO**

KENYI ROLANDO QUISPE MATOS

LIMA – PERÚ

2024

Turnitin Informe de Originalidad

Procesado el: 12-sept.-2023 9:36 a. m. -05

Identificador: 2164133935

Número de palabras: 22269

Entregado: 1

Índice de similitud

6%

Similitud según fuente

Internet Sources: 6%
Publicaciones: 1%
Trabajos del estudiante: 1%

GENOTIPOS DE QUINUA
(Chenopodium quinoa Willd)

TOLERANTES AL CALOR,
SELECCIONADOS POR ÍNDICES

DE ESTRÉS, EN LA COSTA

CENTRAL DEL PERÚ Por Kenyi

Rolando Quispe Matos

1% match ()

[Minchola Villacorta, Karén Adela. "Respuesta de la Quinua \(Chenopodium quinoa Willd.\) al estrés hídrico en siembras de invierno bajo condiciones de La Molina", 'Baishideng Publishing Group Inc.', 2020](#)

1% match ()

[Campos Morales, Carla Sofia. "Accesiones de quinua \(Chenopodium quinoa Willd.\) ecotipo altiplano en condiciones de costa central", 'Baishideng Publishing Group Inc.', 2018](#)

1% match ()

[Antezana Febres, Eliana Matilde. "Respuesta de quinua \(Chenopodium quinoa\) al estrés de sequía y calor bajo condiciones de La Molina", Universidad Nacional Agraria La Molina, 2019](#)

1% match (Internet desde 07-jul.-2022)

http://biblioteca.itson.mx/dac_new/tesis/2523.pdf

1% match (Internet desde 09-dic.-2020)

https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?pid=S1659-13212017000100020&script=sci_arttext

1% match ()

[Amado Arquelles, Ana Gabriela. "Identificación de fuentes de tolerancia a estrés hídrico en Trigo harinero \(Triticum aestivum L.\) bajo condiciones La Molina, Lima", 'Baishideng Publishing Group Inc.', 2021](#)

1% match ()

[Becheran, Daniela Evangelina. "Respuesta de trigos con el transgén PSARK :: IPT a restricciones y excesos hídricos", Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía, 2020](#)

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA LA MOLINA FACULTAD DE AGRONOMÍA

"GENOTIPOS DE QUINUA (Chenopodium quinoa Willd) TOLERANTES AL CALOR, SELECCIONADOS POR ÍNDICES DE ESTRÉS, EN LA COSTA CENTRAL DEL PERÚ" TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO DE ING. AGRÓNOMO KENYI ROLANDO QUISPE MATOS LIMA – PERÚ 2023 DEDICATORIA Dedicado a mis padres, Renné Matos Humareda y Héctor Rolando Quispe Cárdenas. AGRADECIMIENTOS A mi padre Héctor Rolando Quispe Cárdenas quien en sus últimos días de vida estuvo a mi lado durante el desarrollo de la tesis. A la [Dra. Luz Rayda Gomez Pando](#), por ser una inspiración para los jóvenes agrónomos, por asesorarme en el desarrollo de la tesis y en mi etapa como estudiante universitario. Al Programa de Investigación y

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA**

FACULTAD DE AGRONOMÍA

**“GENOTIPOS DE QUINUA (*Chenopodium quinoa* Willd.)
TOLERANTES AL CALOR, SELECCIONADOS POR ÍNDICES
DE ESTRÉS, EN LA COSTA CENTRAL DEL PERÚ”**

Kenyi Rolando Quispe Matos

Tesis para optar el Título de:
INGENIERO AGRÓNOMO

Sustentada y a probada ante el siguiente jurado:

Ph. D. Sady Javier García Bendezú
PRESIDENTE

Dra. Luz Rayda Gómez Pando
ASESORA

Dr. Gastón Enrique Zolla Benites
MIEMBRO

Dr. Jorge Eduardo Jiménez Dávalos
MIEMBRO

LIMA – PERÚ

2024

DEDICATORIA

Dedicado a mis padres, Renné Matos Humareda y Héctor Rolando Quispe Cárdenas.

AGRADECIMIENTOS

A mi padre Héctor Rolando Quispe Cárdenas, quien en sus últimos días de vida estuvo a mi lado durante el desarrollo de la tesis.

A la Dra. Luz Rayda Gomez Pando, por ser una inspiración para los jóvenes agrónomos, por asesorarme en el desarrollo de la tesis y en mi etapa como estudiante universitario.

Al Programa de Investigación y Proyección Social en cereales y granos andinos (PIPS-Cereales), por el apoyo para realizar todas las etapas del trabajo de investigación.

A los señores Hugo, Carmen y Ruth, trabajadores del PIPS-Cereales, quienes me apoyaron y motivaron en la realización de todas las labores de la tesis.

A mis amigos Jonathan Vásquez y Paola Díaz, por su apoyo y motivación en mi etapa como estudiante.

INDICE GENERAL

I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 OBJETIVOS.....	2
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
2.1 IMPORTANCIA Y COMERCIALIZACIÓN.....	3
2.2 ORIGEN.....	4
2.3 CAPACIDAD DE ADAPTACIÓN DE LA QUINUA.....	5
2.4 ESTRÉS POR CALOR EN LAS PLANTAS.....	7
2.5 INDICES DE ESTRÉS EN LA SELECCIÓN DE GENOTIPOS TOLERANTES AL CALOR.....	8
2.6 EFECTOS FISIOLÓGICOS DEL ESTRÉS POR CALOR.....	9
2.6.1 Inestabilidad de la membrana celular.....	9
2.6.2 Formación de especies reactivas del oxígeno (ROS).....	10
2.6.3 Efecto en la transpiración.....	11
2.6.4 Efecto en la fotosíntesis.....	12
2.7 RESPUESTAS ADAPTATIVAS AL ESTRÉS POR CALOR.....	13
2.7.1 Mecanismos de evitación y tolerancia.....	13
2.7.2 Producción de proteínas de choque térmico (HSP).....	13
2.8 ESTRÉS POR CALOR EN LA QUINUA.....	14
2.8.1 Efecto en la germinación.....	15
2.8.2 Efecto en la fase vegetativa.....	15
2.8.3 Efecto en la fase reproductiva.....	16
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
3.1 UBICACIÓN.....	18
3.2 CLIMA.....	19
3.3 MATERIAL GENÉTICO.....	19
3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	21
3.4.1 Análisis de varianza.....	21
3.4.2 Análisis combinado.....	21
3.4.3 Análisis para la determinación de los índices de estrés.....	22
3.5 MANEJO DEL CULTIVO.....	22
3.6 EVALUACIONES EXPERIMENTALES.....	23
3.6.1 Rendimiento, componentes de rendimiento y calidad de granos.....	23

3.6.2	Variables morfológicas de planta.....	23
3.6.3	Variables fisiológicas.....	24
3.6.4	Índices de estrés.....	24
IV.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	26
4.1	EVALUACIÓN DEL EFECTO DEL ESTRÉS POR ALTAS TEMPERATURAS EN LA MORFOLOGÍA, FISIOLOGÍA, RENDIMIENTO Y CALIDAD DE GRANO DE GENOTIPOS DE <i>chenopodium sp</i>	26
4.1.1	Efecto del estrés por altas temperaturas en la morfología.....	26
4.1.2	Efecto del estrés por altas temperaturas en la fisiología.....	32
4.1.3	Efecto del estrés por altas temperaturas en el rendimiento y calidad.....	36
4.1.4	Análisis combinado del comportamiento agronómico en condiciones de estrés y sin estrés por calor.....	43
4.2	IDENTIFICACIÓN DE LÍNEAS AVANZADAS DE GENOTIPOS DE <i>chenopodium sp</i> CON TOLERANCIA AL CALOR EMPLEANDO ÍNDICES DE TOLERANCIA AL ESTRÉS DE CALOR.....	45
4.2.1	Determinación de los índices de estrés.....	45
4.2.2	Análisis de componentes principales de los índices estrés.....	48
4.2.3	Análisis de conglomerados de los índices de estrés.....	49
4.2.4	Análisis tridimensional de los índices de estrés.....	50
V.	CONCLUSIONES.....	52
VI.	RECOMENDACIONES.....	53
VII.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	54

INDICE DE TABLAS

Tabla 1: Condiciones meteorológicas y edafológicas para el desarrollo de la quinua (<i>Chenopodium quinoa</i> Willd.).....	6
Tabla 2: Lista de genotipos de quinua.....	20
Tabla 3: Fórmulas de los índices de estrés.....	25
Tabla 4: Valores medios del número de brotes secundarios y terciarios formados en líneas mutantes de quinua (<i>Chenopodium quinoa</i>) y líneas provenientes de cruzas interespecíficas de <i>Chenopodium quinoa</i> x <i>Chenopodium berlandieri</i> sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de siembra de verano 2020.....	28
Tabla 5: Valores medios de altura de planta (cm), biomasa (g planta ⁻¹) e índice de cosecha (%) de líneas mutantes de quinua (<i>Chenopodium quinoa</i>) y líneas provenientes de cruzas interespecíficas de <i>Chenopodium quinoa</i> x <i>Chenopodium berlandieri</i> sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de siembra de verano del año 2020.....	31
Tabla 6: Días a la floración, días a la madurez e índice de clorofila de líneas mutantes de quinua (<i>Chenopodium quinoa</i>) y líneas provenientes de cruzas interespecíficas de <i>Chenopodium quinoa</i> x <i>Chenopodium berlandieri</i> sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de verano del año 2020.....	35
Tabla 7: Valores medios de Rendimiento de granos (t ha ⁻¹) de líneas mutantes de quinua (<i>Chenopodium quinoa</i>) y líneas provenientes de cruzas interespecíficas de <i>Chenopodium quinoa</i> x <i>Chenopodium berlandieri</i> sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de siembra de verano del año 2020.....	37
Tabla 8: Componentes de rendimiento de líneas mutantes de quinua (<i>Chenopodium quinoa</i>) y líneas provenientes de cruzas interespecíficas de <i>Chenopodium quinoa</i> x <i>Chenopodium berlandieri</i> sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de siembra de verano del año 2020.....	39
Tabla 9: Contenido de proteína del grano (%) de líneas mutantes de quinua (<i>Chenopodium quinoa</i>) y líneas provenientes de cruzas interespecíficas de <i>Chenopodium quinoa</i> x <i>Chenopodium berlandieri</i> sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de siembra de verano del año 2020.....	42
Tabla 10: Valores medios de rendimiento (t ha ⁻¹), altura de planta (cm), biomasa (g planta ⁻¹), Índice de cosecha (%), Peso de mil Granos (g), Numero de Granos y porcentaje de proteína de granos (%) en promedio de líneas mutantes de quinua (<i>Chenopodium quinoa</i>) y líneas provenientes de cruzas interespecíficas de <i>Chenopodium quinoa</i> x <i>Chenopodium berlandieri</i> en siembras de verano (estrés de calor) y siembras de invierno (sin estrés de calor) en condiciones de La Molina. Campaña 2020.....	44
Tabla 11: Valores de índices de susceptibilidad y tolerancia (SSI: índice de susceptibilidad al estrés, TOL: índice de tolerancia al estrés, MP: productividad promedio, STI: índice de	

tolerancia al estrés, GMP: promedio geométrico, HM: media armónica, YI: índice de rendimiento, YSI: índice de estabilidad del rendimiento, Ys: rendimiento en condiciones de estrés y Yp: rendimiento en condiciones sin estrés) al estrés de calor de 25 líneas avanzadas de mutantes y de cruas interespecíficas de quinua. Campaña 2022 46

Tabla 12: Valores de índices de susceptibilidad y tolerancia (SDI: Índice de tolerancia al estrés, DI: índice de resistencia, RDY: índice de disminución relativa del rendimiento, ATI: índice de tolerancia abiótica, SSPI: índice de porcentaje de susceptibilidad al estrés, K1STI: índice de tolerancia al estrés modificado 1, K2STI: índice de producción en estrés y sin estrés, RDI: índice relativo de sequía, Ys: rendimiento en condiciones de estrés y Yp: rendimiento en condiciones sin estrés) al estrés de calor de 25 líneas avanzadas de mutantes y cruas interespecíficas de quinua. 47

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1: Temperaturas máximas, mínimas y medias durante los meses de la campaña de verano (enero, febrero, marzo y abril) y durante los meses de la campaña de invierno (junio, julio, agosto y setiembre). 19
- Figura 2: Coeficiente de correlación de Pearson ($p < 0.00$, “***”) / $p < 0.01$, “**”) / $p < 0.05$, “*”), del rendimiento en condiciones de estrés (ver) y sin estrés (inv) por altas temperaturas, con respecto a 16 diferentes índices de susceptibilidad y tolerancia al estrés..... 48
- Figura 3: Análisis de componentes principales (PCA) para los índices de estrés (Izquierda), y distribución de los genotipos (Derecha) en el PCA..... 49
- Figura 4: Dendograma del rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés por altas temperaturas de 25 genotipos de quinua, en función al método Ward..... 50
- Figura 5: Análisis de gráficos tridimensionales entre GMP y MP, con respecto al rendimiento en condiciones de estrés (ver) y al rendimiento en condiciones sin estrés (inv) de 25 genotipos de quinua 51

RESUMEN

La quinua es un grano andino altamente nutritivo y con resistencia a una amplia gama de estreses abióticos. Sin embargo, su sensibilidad a las altas temperaturas es una limitación para su cultivo en regiones áridas. Se realizaron dos ensayos para comprender el efecto de las altas temperaturas en 25 líneas de quinuas mejoradas mediante inducción de mutaciones de la variedad Amarilla de Maranganí y cruzas interespecíficas entre *Chenopodium quinoa* y *Chenopodium berlandieri*. En el primer ensayo, se evaluó el efecto del estrés por calor en la morfología, fisiología, rendimiento y calidad de grano e identificaron diferentes mecanismos de evitación y tolerancia al calor. En el segundo ensayo, se utilizaron 16 índices de tolerancia y susceptibilidad al estrés por calor para seleccionar los genotipos con mayor estabilidad de rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés. Los resultados muestran que las quinuas mejoradas mediante mutación genética, presentan mecanismos de tolerancia al calor asociados a una mayor formación de número de granos por planta, ya sea por una prolongación de la fase reproductiva o por una mayor ramificación de la planta. Asimismo, las líneas mejoradas provenientes de cruzas interespecíficas presentan mecanismos de tolerancia al calor asociados a un mayor número de granos por planta, pero debido a una mayor eficiencia fisiológica de la planta, ya que presenta un mayor nivel de índice de clorofila (grados SPAD), un alto valor de índice de cosecha, y una menor altura. Además, se identificaron 4 índices de estrés con mayor probabilidad de éxito en la selección de genotipos tolerantes al calor. Estos índices permitieron identificar 3 genotipos mutantes (M4AM250 - 85 LM 17B, M4AM250 - 96 LM 17B, M3AM150 – 1005) y 2 cruzas interespecíficas (QxB - 3.18, QxB - 3.14), como los de mayor estabilidad de rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés por calor.

Palabras clave: mutantes, cruzas interespecíficas, estrés por calor, fisiología

ABSTRACT

Quinoa is a highly nutritious andean grain with resistance to a wide range of abiotic stresses. However, its sensitivity to high temperatures is a limitation for its cultivation in arid regions. Two trials were carried out to understand the effect of high temperatures on 25 lines of quinoa improved by inducing mutations of the Amarilla de Marangani variety and interspecific crosses between *Chenopodium quinoa* and *Chenopodium berlandieri*. In the first trial, the effect of heat stress on morphology, physiology, yield and grain quality was evaluated and different heat avoidance and tolerance mechanisms were identified. In the second trial, 16 indices of tolerance and susceptibility to heat stress were used to select genotypes with greater performance stability under stress and non-stress conditions. The results show that quinoas improved through genetic mutation present heat tolerance mechanisms associated with a greater formation of the number of grains per plant, either due to a prolongation of the reproductive phase or due to greater branching of the plant. Likewise, the improved lines from interspecific crosses present heat tolerance mechanisms associated with a greater number of grains per plant, but due to a greater physiological efficiency of the plant, since it has a higher level of chlorophyll index (SPAD degrees), a high harvest index value, and a lower height. In addition, 4 stress indices with a greater probability of success in the selection of heat-tolerant genotypes are identified. These indices allowed us to identify 3 mutant genotypes (M4AM250 - 85 LM 17B, M4AM250 - 96 LM 17B, M3AM150 - 1005) and 2 interspecific crosses (QxB - 3.18, QxB - 3.14), as those with the greatest stability of performance under stress conditions and no heat stress.

Key words: mutants, interspecific crosses, heat stress, physiology

I. INTRODUCCIÓN

En el Perú, las zonas áridas y semiáridas representan un área mayor a 30 millones de hectáreas, comprendiendo toda la costa y parte de la sierra, donde habitan el 90 % de la población nacional (Torreblanca, 2015). La proyección climática al año 2030 estima que las temperaturas máximas del Perú incrementarán en 1.6 °C, alcanzando 32 °C en la costa norte, y hasta 34 °C en el extremo norte (IDESEP, 2019). El panorama climático para el año 2050 es aún más crítico, ya que se pronostica un aumento de temperatura entre 2 a 2.5 °C para Perú. Asimismo, se prevé que la temperatura media global incrementará en 3.7 ± 1.1 °C durante el final de este siglo (IPCC, 2014).

La quinua ha demostrado tener alta capacidad de adaptación a condiciones abióticas limitantes, como la sequía y salinidad de suelos (Hinojosa et al. 2018). Por este motivo, es un cultivo potencial para el clima árido de la costa peruana y para su producción en suelos salinizados. Sin embargo, diversos estudios afirman que las altas temperaturas reducen el rendimiento de la quinua, siendo la floración y llenado de granos las fases fenológicas más sensibles (Fuentes y Bhargava, 2011; Lestaj y Calderini, 2017; Pulvento et al., 2010; Hirich y Jacobsen, 2014; Pires, 2017; Barghava et al., 2006; Peterson y Murphy, 2015).

El panorama climático de la región costa afectará negativamente la productividad de la quinua. A pesar de tener quinuas tolerantes a la sequía y salinidad, será inviable su producción frente al estrés por calor. Temperaturas superiores a 35 °C puede provocar en la quinua, el desarrollo de inflorescencias sin semilla, presencia de semillas vacías, reabsorción del endospermo, e inhibición de la dehiscencia de anteras en las flores (Hinojosa et al. 2018). Se ha reportado que, la viabilidad del polen de la quinua se puede reducir hasta en 63 % a 40 °C de temperatura (Hinojosa et al., 2018). No obstante, la temperatura nocturna parece ser más importante que la diurna. Se ha encontrado que, en variedades del nivel del mar sometidas a temperaturas nocturnas, entre 20 y 22 °C, registraron pérdida de rendimiento entre 23% y 31% y entre 13% y 26%, cuando este tratamiento se aplicó en floración y llenado de grano, respectivamente (Lesjak y Calderini 2017). El desarrollo de variedades tolerantes

al calor ayudará a mitigar los efectos negativos de este fenómeno. Existen diferencias varietales en los grados de tolerancia al estrés por calor (Peterson y Murphy 2015).

El desarrollo de quinuas tolerantes al calor que puedan sembrarse en la región costa tendrá efectos económicos positivos, ya que el Perú es el principal productor y agroexportador de quinua del mundo, manteniendo esta posición desde el año 2016, alcanzando el 43 % del mercado global en el año 2019 (Trademap, 2019). Asimismo, la creciente demanda nacional e internacional ha incentivado su siembra en la costa, entre el 2013 al 2015, reduciéndose progresivamente debido a factores varios. Sin embargo, en esta región se alcanzó, en el año 2021, un rendimiento promedio de 2.3 t ha⁻¹, superior al rendimiento promedio de la sierra, que alcanzó 1.6 t ha⁻¹ (SIEA, 2021). Además, en la sierra sólo se cosecha una vez al año, a diferencia de la costa, donde se obtienen dos cosechas al año (SIEA, 2021).

En base a lo señalado, es importante iniciar estudios de la respuesta al estrés por calor en los programas de mejoramiento genético de la quinua para identificar genotipos con tolerancia a la sequía, salinidad con el objetivo de desarrollar variedades mejoradas de quinua para las zonas marginales de la costa peruana y contribuir a la producción de alimentos de calidad y enfrentar los problemas originados por el cambio climático como el incremento de temperatura.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo general

Contribuir al desarrollo de variedades mejoradas de quinua tolerantes al calor como alternativa para siembras en zonas marginales de la costa peruana.

1.1.2 Objetivos Específicos

- Evaluar el efecto del calor en la morfología, fisiología, rendimiento y calidad de grano en genotipos mutantes de *Chenopodium quinoa* y líneas seleccionadas de cruzas interespecíficas de *Chenopodium quinoa* x *Chenopodium berlandieri* en siembras de verano de la costa central.
- Identificar las líneas mutantes de *Chenopodium quinoa* y de cruzas interespecíficas de *Chenopodium hircinum* x *Chenopodium berlandieri* con tolerancia al calor empleando índices de tolerancia al estrés.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 IMPORTANCIA Y COMERCIALIZACIÓN

La quinua ha alcanzado gran importancia en el mercado y consumo mundial debido a sus características nutritivas, siendo catalogada como un cultivo de seguridad alimentaria para la población mundial. En particular, es apreciada por su complemento equilibrado de aminoácidos esenciales y su alta concentración mineral de hierro, calcio y fósforo (Hinojosa et al., 2018). El contenido de aminoácidos en el grano de quinua se encuentra en el núcleo del grano o perisperma, no en el episperma o cubierta de la semilla (Torreblanca, 2015). La quinua posee bajo índice glucémico y, a diferencia del trigo, no contiene gluten (Jarvis et al., 2017). Asimismo, contiene ácidos grasos esenciales, entre estos destacan el ácido oleico, ácido linoleico y ácido linolénico (Montaño et al., 2006). Por otro lado, posee plasticidad para adaptarse a diversas condiciones edafoclimáticas, ha mostrado capacidad para desarrollarse bajo condiciones de sequía, salinidad, frío, calor, alta concentración de CO₂, vientos, granizos, y pH de suelo alcalino (Hinojosa et al., 2018). De esta manera, la quinua puede cultivarse en cinco de las ocho regiones naturales identificadas en el Perú por Pulgar Vidal, desde el nivel del mar hasta los 4000 msnm (Torreblanca, 2015).

La quinua es el grano nativo de mayor importancia económica. Ha llegado a alcanzar su máximo valor exportable de 464 562 dólares en el año 2014. El año 2019 alcanzó un valor de 334 052 dólares. Los principales países exportadores son: Perú, Bolivia, Países bajos, España y Estados Unidos, con 48 781, 33 687, 4 880, 5 073, y 3 830 toneladas exportadas, respectivamente (Trademap, 2019). Perú, y Bolivia son los principales proveedores de quinua en el mundo, abarcando el 72 % del mercado internacional. Sin embargo, Perú es el principal agroexportador con el 42.6 % del mercado, llegando a tener un valor exportable de 134 460 dólares el año 2019, el cual tuvo un incremento de 23.4 % con respecto al año 2016 (MINAGRI, 2020).

El Perú, en los últimos años ha tenido un incremento en cuanto al volumen, área y rendimiento alcanzados. El volumen total nacional producido en el año 2018 fue de 86 011 toneladas, en un área de 64 660 hectáreas, alcanzando un rendimiento promedio nacional

de 1.33 t ha⁻¹. Asimismo, el precio de chacra fue de 3.84 soles kg⁻¹, este último indicador tuvo un incremento con respecto al año anterior de 4.17 %. No se reportaban incrementos en el precio local desde el año 2014 (SEPA, 2018). El 2021 se informa de un área cultivada de 66,731 ha, con un rendimiento promedio nacional igual a 1.55 t ha⁻¹ y una producción de 103 174 t (MIDAGRI, 2022)

2.2 ORIGEN

La especie *Chenopodium quinoa* es un alotetraploide ($2n = 4x = 36$) producto de la hibridación entre dos especies diploides, que ocurrió hace 3.3 a 6.3 millones de años (Jarvis et al., 2017). Se asume que los sub genomas A y B de la quinua también son compartidos por *Chenopodium berlandieri* Moq., y *Chenopodium hircinum* Schrad., que son tetraploides, y junto con la quinua forman un complejo alotetraploide interfértil (Maughan et al., 2019). *C. berlandieri* y *C. hircinum*, presentan mayor distribución geográfica que *C. quinoa*, lo cual es importante para la búsqueda de genotipos que se adapten a diferentes condiciones agroclimáticas (Jarvis et al., 2017).

Mujica y Jacobsen (1988), informan que existen cuatro especies de *Chenopodium* que pueden ser parientes de las quinuas actuales: *Chenopodium carnosolum*, *Chenopodium hircinum*, *Chenopodium incisum* y *Chenopodium petiolare*. Wilson (1990), señala que *C. hircinum*, es uno de los progenitores de la quinua, la cual se domesticó dando origen a grupos agroecológicos actuales altoandinos y costeros. Paralelamente, Mujica (2014), menciona que *Chenopodium berlandieri* es el pariente silvestre de *Chenopodium nuttaliae*, el cual es un tetraploide mexicano. Sin embargo, Jarvis et al. (2017), registraron que *C. berlandieri* de América del Norte, también es un miembro basal del complejo de especies de *C. quinoa*, y postulan que los ecotipos costeros son derivados de *C. hircinum* y los ecotipos altoandinos de *C. berlandieri*. Maughan et al. (2019), realizaron un estudio del genoma mitocondrial y del cloroplasto para dilucidar las relaciones filogenéticas entre especies tetraploides y ancestros diploides, concluyeron que *Chenopodium pallidicaule* muestra una estrecha relación genética con las especies tetraploides, lo que lo ubica como el posible progenitor materno o donante citoplasmático en el proceso de poliploidización.

La región andina es catalogada como uno de los ocho mayores centros de domesticación del mundo (Mujica, 2014). La quinua es uno de los cultivos más antiguos de esta región, son alrededor de 7000 años de domesticación, cultivo y conservación, por grandes culturas como la Tiahuanaco y la Incaica (Jacobsen y Risi, 2001). La quinua presenta alta variabilidad

genética, y se considera como una especie oligocéntrica, con centro de origen de amplia distribución y diversificación múltiple. La región andina: Bolivia, Ecuador, Perú, Chile y Argentina, se consideran como centros de domesticación de la quinua (FAO, 2013). No obstante, en los alrededores del lago Titicaca, entre Perú y Bolivia, se ubica el principal centro de origen de la quinua, debido a la presencia de la mayor variabilidad de genotipos *in situ* y de progenitores silvestres (Bazile et al., 2014), y la mayor diversidad se ubica entre Potosí en Bolivia, y Sicuani en Perú (Mujica et al., 2001). Las voces quechua “Kiuna” y aimara “Jupha” se consideran como prueba de que las poblaciones aimara y quechuas fueron quienes domesticaron esta planta (Bazile et al., 2014). Núñez (1974) mencionó hallazgos en el norte de Chile de semillas de quinua que datan de 3000 a. C. Uhle (1922) menciona que los hallazgos en Ayacucho son evidencia de más de 5000 a. C.

2.3 CAPACIDAD DE ADAPTACIÓN DE LA QUINUA

En la región andina la quinua evolucionó y se domesticó desde los 5° LN hasta los 30 - 40° LS y desde el nivel del mar hasta los 4000 msnm. En esta gran región, la quinua fue y es cultivada en diferentes tipos de suelos, niveles de precipitación, temperaturas, y sistemas de cultivo con diferentes propósitos en una relación estrecha con sus parientes silvestres. En la Tabla 1 se muestra las diversas condiciones en donde la quinua ha logrado adaptarse.

Las temperaturas en las que el cultivo ha prosperado durante miles de años van de frías a templadas, con heladas o períodos de temperatura debajo de cero en etapas de floración a grano lechoso. Su cultivo en zonas nuevas ha expuesto a la quinua a temperaturas más altas en ambientes áridos con sequía y salinidad, donde se informa los efectos negativos de la alta temperatura en el cultivo de la quinua (Hinojosa et al., 2019; Becker et al., 2017). Aunque tenga la capacidad de adaptarse a condiciones marginales, su rendimiento puede verse disminuido por los efectos individuales de cada tipo de estrés o combinados (Hinojosa et al., 2019).

Tabla 1: Condiciones meteorológicas y edafológicas para el desarrollo de la quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.)

000	Características del componente	Observaciones
Suelo	Buen drenaje Textura franco-arenosa pH neutro	La quinua presenta susceptibilidad a la alta humedad sobre todo en los primeros estadios.
Clima	Diversas zonas agroecológicas	Genotipos adaptados a diferentes climas. Existen variedades de Perú, Bolivia, Ecuador, Colombia, Argentina, México y Europa.
Riego	75 % de la capacidad de campo 250- 500 mm de lluvia anual	Se ha observado el mejor desarrollo a este nivel de humedad. Donde se cultiva en condiciones de secano (zona andina)
Humedad relativa	40 – 100 %	Susceptibilidad a mildiu en condiciones de alta H.R.
Temperatura	15 – 20 °C	-
Fotoperiodo	Diversos regímenes de luz	Genotipos adaptados a días cortos, largos e independientes al fotoperiodo.
Altura	0 – 4000 msnm	Se ha observado el mayor potencial productivo a nivel del mar (6000 kg/ha)

Fuente: FAO (2011) citado por Gordon (2011).

2.4 ESTRÉS POR CALOR EN LAS PLANTAS

Wahid et al. (2007) definen al estrés por calor como la limitación del crecimiento y desarrollo de la planta, provocado por el aumento de la temperatura del aire, por encima de la temperatura óptima del cultivo, durante un período de tiempo suficiente para causar daños. Hasanuzzaman et al. (2013) mencionan que las plantas se pueden clasificar en tres grupos, de acuerdo con la temperatura a la que se han adaptado, pueden ser: Psicrófilos, que se desarrollan óptimamente en un rango de temperatura de 0 a 10 °C; mesófilos, que se encuentran en temperaturas moderadas entre 10 y 30 °C; y termófilos, que crecen bien entre 30 a 65 °C.

Bajo esta premisa, se pueden distinguir tres niveles de termotolerancia, estos son: especies sensibles al calor, medianamente tolerantes y tolerantes. No obstante, es posible inducir a las plantas sensibles o medianamente tolerantes a tolerar al calor, luego de someterlas a breves períodos de estrés, no letal, de forma frecuente, fenómeno denominado termotolerancia inducida (Taiz y Zeiger, 2010). Prasad et al. (2017) describen cuáles son los factores que determinan el grado de estrés de calor en las plantas. Estos son:

- La intensidad del calor,
- la velocidad de incremento de la temperatura,
- la duración del período de estrés por calor, y
- la etapa de desarrollo de la planta cuando ocurre el período de estrés.

El estrés por calor afecta tanto la fase vegetativa como la fase reproductiva de los cultivos. En la primera, genera una menor acumulación de la biomasa, y en la segunda afecta el desarrollo reproductivo masculino y femenino, esta etapa es particularmente susceptible (Hinojosa et al., 2018). La mayoría de las especies empiezan a tener daños en los órganos reproductivos cuando surgen pequeños incrementos entre 30 y 35 °C (Argentel et al., 2017). Se estima que, por cada aumento de 1 °C de la temperatura media del ambiente, la producción del trigo disminuirá en 6 %, del arroz en 3.2 %, del maíz en 7.4 % y la soya en 3.1 % (Li et al., 2018).

Quint et al. (2016), y Sage et al. (2015) realizaron estudios más detallados en la planta modelo *Arabidopsis thaliana*. Mostraron que incrementos entre 5 y 6 °C por encima de la temperatura óptima de la planta genera:

- Aceleración del desarrollo de hojas,
- floración temprana,
- aumento de crecimiento de raíces,
- inhibición de producción de semillas, y
- susceptibilidad a la infección por patógenos.

Asimismo, el mayor efecto negativo se observa en la etapa reproductiva. Temperaturas entre 7 y 14 °C por encima del óptimo empiezan a producir los siguientes daños:

- Inhibición del desarrollo de gametofitos masculinos y femeninos,
- inhibición de apertura de anteras,
- anomalías florales (hipoplasia del estambre e hiperplasia de pistilo),
- inhibición de germinación del polen,
- inhibición del crecimiento del tubo polínico, y
- aborto de embriones tempranos.

Los mismos autores, identifican temperaturas que son letales para la supervivencia de la planta. Temperaturas mayores a 17 °C por encima del óptimo provocan lesiones celulares graves y muerte celular programada.

2.5 INDICES DE ESTRÉS EN LA SELECCIÓN DE GENOTIPOS TOLERANTES AL CALOR

Sareen et al. (2012) estudiaron el uso de los índices de estrés en la selección de genotipos de trigo tolerantes al calor. Determinaron el índice de susceptibilidad al estrés (SSI), índice de tolerancia (TOL), índice de productividad media (PM), índice de productividad media geométrica (GMP), e índice de tolerancia al calor (HTI), todos en función al peso de mil granos en 28 líneas avanzadas de trigo. Estos autores encontraron que los índices STI, MP, y GMP, pueden usarse como criterios de selección de genotipos con alto peso de mil granos tanto en condiciones de estrés como sin estrés. Asimismo, identificaron a 4 genotipos como tolerantes al calor.

En otro estudio Khan et al. (2018) investigaron la estabilidad del rendimiento de 6 genotipos de trigo en condiciones de estrés y sin estrés por calor, utilizando el SSI como indicador de estabilidad del rendimiento. Determinaron que dos de los genotipos estudiados fueron los seleccionados como tolerantes con valores de SSI menor a 0.5. Asimismo, el alto

rendimiento en condiciones de estrés por calor se asoció positivamente con el número de semillas por espiga, el peso de 1000 granos, y la frecuencia estomática.

Kamrani et al. (2017) utilizaron el índice de tolerancia al estrés (STI), el índice de productividad media (MP), el índice de productividad media geométrica (GMP), el índice de tolerancia (TOL), el índice de susceptibilidad al estrés (SSI), y el índice de estabilidad del rendimiento (YSI) para evaluar la tolerancia al estrés por calor de 45 genotipos de trigo. De acuerdo con el análisis multivariado se identificó que los índices STI, MP, y GMP fueron los que tuvieron mayor correlación con el rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés. Estos índices permitieron seleccionar a los genotipos G10, G29, G11 y G10 como los tolerantes al estrés por calor.

En un estudio más reciente Poudel et al. (2021) exploraron el uso de los índices de estrés, el índice de tolerancia (TOL), el índice de susceptibilidad al estrés (SSI), el índice de estabilidad del rendimiento (YSI), el índice de productividad media (PM), el índice de productividad media geométrica (GMP) y el índice de tolerancia al estrés (STI), y su efecto en la selección de líneas de trigo tolerantes al estrés por calor. Mediante el análisis de correlación se determinaron que los índices MP, GMP y STI tuvieron una fuerte correlación con el rendimiento de grano en condiciones de estrés y sin estrés. Estos índices seleccionaron a las líneas de trigo Bhrikuti, NL1420, BL4669, NL1350 y NL1368 tienen un alto potencial de rendimiento frente al estrés por calor.

2.6 EFECTOS FISIOLÓGICOS DEL ESTRÉS POR CALOR

2.6.1 Inestabilidad de la membrana celular

La membrana celular es la primera traductora de los estreses abióticos, y la primera afectada debido al aumento de temperatura (Balfagón, 2016). Los efectos del estrés por calor ocasionan cambios ultraestructurales, funcionales, y de composición de la membrana celular (Chaves y Gutiérrez, 2017). Por este motivo, la membrana plasmática, la mitocondria, el retículo endoplasmático, y los cloroplastos son los más susceptibles al daño por calor (Taiz y Zeiger 2010).

Higashi y Saito (2019) realizaron diversos estudios lipídicos en *Arabidopsis thaliana*, mostrando que la célula disminuye los glicerolípidos de los cloroplastos y la producción de triacilglicerol bajo estrés por calor. Por el contrario, los cloroplastos aumentan los niveles de galactolípidos que contienen linoleato. El retículo endoplasmático, y la membrana

plasmática incrementan los fosfolípidos que contienen palmitato, estearato, y oleato. De esta manera, se genera una mayor abundancia de ácidos grasos insaturados en la membrana, incrementando su fluidez y permeabilidad. Por consecuencia, se genera una mayor pérdida de electrolitos (aminoácidos, ácidos orgánicos, proteínas y otros solutos), denominada inestabilidad de la membrana (Hinojosa et al., 2018). Por otro lado, el fotosistema II y la NADH ubiquinona oxidorreductasa son los componentes más termolábiles de la membrana tilacoidal y la membrana mitocondrial, respectivamente.

La pérdida de electrolitos se utiliza para medir la susceptibilidad al calor, mediante la determinación del índice de porcentaje de daño de la membrana (DMC), el cual permite evaluar la termoestabilidad de la membrana. Esta técnica se ha utilizado en cultivos como algodón, trigo, sorgo, soja, maíz, caña de azúcar y quinua (Castro et al., 2016). La termoestabilidad de la membrana fotosintética del cloroplasto, se puede evaluar mediante el ensayo de fluorescencia de clorofila. Asimismo, la termoestabilidad de la membrana mitocondrial, se evalúa mediante el ensayo de viabilidad celular.

2.6.2 Formación de especies reactivas del oxígeno (ROS)

Además de afectar la estabilidad de las membranas celulares, el estrés por calor genera estrés oxidativo. Este tipo de estrés es provocado por las especies reactivas del oxígeno (ROS), entre estas se encuentran el oxígeno simple o singlete ($^1\text{O}_2$), radicales superóxidos (O_2^-), peróxido de hidrógeno (H_2O_2), y radicales hidroxilos (OH^\cdot) (Taiz y Zeiger 2010). Estas se producen en los peroxisomas, las mitocondrias, y los centros de reacción del fotosistema I (PSI) y fotosistema II (PSII) en los cloroplastos, estos últimos son los principales sitios de generación de ROS (Hasanuzzaman et al., 2013). La alta temperatura produce daño térmico a los fotosistemas, reduciendo su eficiencia de absorción de fotones, esto provoca un exceso de fotones que sirven como fuente de producción de ROS. El H_2O_2 y el $^1\text{O}_2$ pueden oxidar directamente las proteínas, ácidos grasos poliinsaturados, el ARN y ADN.

La principal consecuencia del estrés oxidativo es la peroxidación autocatalítica de los lípidos, la oxidación de los pigmentos de las membranas celulares y la proteólisis de las proteínas poliméricas de membrana, intensificando la fuga de electrolitos, el cual provoca problemas osmóticos y desbalances hídricos (Chaves y Gutiérrez, 2017). La acumulación continua de ROS puede desencadenar la muerte celular programada (Asada, 2006). Sin embargo, se han planteado hipótesis que las ROS cumplen una función de señalización para

desencadenar la biosíntesis de proteínas de choque térmico, con el fin de desarrollar tolerancia al calor (Hasanuzzaman et al., 2013).

Como mecanismo de tolerancia, la planta biosintetiza antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos. Entre los antioxidantes enzimáticos se encuentran: el superóxido dismutasa (SOD), ascorbato peroxidasa (APX), peroxidasa (POX), glutatión reductasa (GR) y las catalasas (CAT). Los antioxidantes no enzimáticos, pueden ser lipofílicos como los compuestos fenólicos (flavonoides, antocianinas, ligninas, etc.), carotenoides, alcaloides, y tocoferoles; e hidrofílicos como las poliaminas, prolina y cisteína. Adicionalmente, mencionaron que el mecanismo de defensa más eficiente es el no enzimático, ya que los procesos enzimáticos de defensa incluyen gasto energético (Argentel et al., 2017).

Las actividades de eliminación y desintoxicación de ROS en genotipos tolerantes aumentan con el incremento de temperatura. Chakraborty y Pradhan (2011), encontraron que la actividad antioxidante total fue máxima entre 35 y 40 °C, en cultivares tolerantes; y fue máxima a 30 °C en cultivares susceptibles, temperaturas superiores a estas provocaron el descenso de la actividad antioxidante total. Almeselmani et al. (2009), identificaron que la CAT, APX, SOD, POX y GR muestran incremento en su actividad a temperaturas altas y una relación directa con el contenido clorofila e inversa con el índice de lesión de membrana en cultivares tolerantes; en cultivares susceptibles se observó una reducción de CAT, GR y POX. Asimismo, las plantas C₄, presentan mayor capacidad antioxidante que las plantas C₃, observándose una mayor concentración de antioxidantes enzimáticos (CAT, APX y GR), y no enzimáticos (ácido ascórbico, glutatión y prolina) a temperaturas de 45/40 °C (temperatura diurna/temperatura nocturna) (Kumar et al. 2012).

2.6.3 Efecto en la transpiración

El aumento de temperatura genera incremento de la transpiración en períodos iniciales de estrés (Argentel et al., 2017). Esto ocurre debido al incremento de la concentración de vapor de agua saturante en la hoja. Estos cambios provocan el aumento de la transpiración de la planta, y el enfriamiento por evaporación del apoplasto y simplasto. La temperatura de la hoja puede descender 6 °C, o incluso entre 10 y 15 °C, debajo de la temperatura ambiente (Hasanuzzaman et al., 2013). Este proceso es limitado en condiciones de estrés hídrico.

Cuando se llega a una temperatura crítica por un tiempo crítico, se propicia el cierre de estomas, provocando la reducción de la transpiración, proceso regulado por el ácido abscísico (Argentel et al., 2017). Como mecanismo de tolerancia, las plantas sintetizan

metabolitos osmoprotectores que incrementan la entalpía iónica celular y disminuyen el potencial osmótico de las células, lo cual provoca la apertura de estomas. Este proceso conlleva un mayor consumo de energía, generando una mayor exigencia de la tasa respiratoria (Yang et al., 2016). A este proceso se le conoce como ajuste osmótico, aumentando la transpiración y por ende la termorregulación del tejido parenquimático.

Las plantas C₃ y C₄ mantienen su temperatura celular inferior a 40 °C, con buen suministro de riego, siendo la transpiración su principal mecanismo de termorregulación. Las plantas poseen pérdida de calor celular por convección, conducción y reemisión de radiación infrarroja (Taiz y Zeiger, 2010). Por este motivo, la temperatura de los cultivos puede ser medida mediante la detección de la radiación infrarroja emitida por la superficie vegetativa, ya que las plantas más calientes emiten mayor radiación que las más frescas (Chaves y Gutiérrez, 2017).

2.6.4 Efecto en la fotosíntesis

El aumento de temperatura incrementa la eficiencia catalítica de la enzima ribulosa 1.5 bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCo), en función a la actividad carboxilasa (Chaves y Gutiérrez 2017). Sin embargo, temperaturas superiores a 35 °C inhiben la actividad de la RuBisCo, es decir, se reduce la actividad de fijación de CO₂ y su transformación a moléculas orgánicas, incrementando su concentración en el citosol (Sita et al., 2017). Se ha relacionado que el incremento de CO₂ citosólico provoca el cierre de estomas (Salisbury y Ross, 2000). Además, Argentel et al. (2017), reportan que el aumento de temperatura a niveles más críticos altera la estructura cuaternaria de la RuBisCo y cuando se prolonga el estrés, disminuye la regeneración de la enzima en el ciclo de Calvin.

La alta temperatura, generalmente superior a 45 °C, puede provocar daños a la membrana tilacoidal del cloroplasto. Esto provoca la desorganización del complejo antena del fotosistema II (PS II), debido a su ubicación en la membrana tilacoidal (Chaves y Gutierrez, 2017).

El estrés por calor también afecta la síntesis y función de la clorofila, debido a que aumenta la actividad de la clorofilasa, acelerando el catabolismo clorofílico, provocando la disminución del contenido de clorofila a, lo cual acelera la senescencia de la hoja (Hasanuzzaman et al., 2013). Diversos trabajos utilizan el índice de verdor mediante grados SPAD, para determinar el contenido de clorofila de la hoja bajo condiciones de estrés térmico.

Es importante determinar el punto de compensación térmica (PCT), ya que este expresa la temperatura a la cual la cantidad de CO₂ fijado por la fotosíntesis es igual a la cantidad CO₂ liberado por la respiración. Temperaturas superiores al PCT genera un desabastecimiento de fuentes de carbono para la respiración, provocando el consumo de los carbohidratos de reserva. Asimismo, ocurre un incremento de la intensidad respiratoria, la cual es más perjudicial en plantas C₃, que en C₄ y CAM, porque en las plantas C₃, a altas temperaturas, ocurre un incremento de la respiración oscura y la fotorrespiración (Taiz y Zeiger 2010).

2.7 RESPUESTAS ADAPTATIVAS AL ESTRÉS POR CALOR

2.7.1 Mecanismos de evitación y tolerancia

Hasanuzzaman et al. (2013) describieron los mecanismos de evitación y tolerancia de las plantas en función al incremento de temperatura. De esta manera, para enfrentar las condiciones de estrés, las plantas han desarrollado mecanismos de evitación o aclimatación a corto plazo como:

- cambios de orientación de la hoja,
- enfriamiento transpiracional, y
- alteración de componentes lipídicos de membrana.

También han desarrollado mecanismos de tolerancia o aclimatación a largo plazo. Estos pueden ser:

- reprogramación transcriptómica,
- producción de antioxidantes,
- producción de osmolitos compatibles, y
- biosíntesis de proteínas de choque térmico.

2.7.2 Producción de proteínas de choque térmico (HSP)

Las plantas expuestas al exceso de calor, al menos 5 °C por encima de la temperatura óptima del cultivo, exhiben un conjunto característico de respuestas celulares y metabólicas que permiten la adaptación a condiciones de alta temperatura. Entre estas respuestas se incluye la disminución de la síntesis de proteínas normales, y la transcripción y traducción acelerada de proteínas de choque térmico (HSP) (Hasanuzzaman et al., 2013).

Las HSP juegan un papel central en la termotolerancia de las plantas, cuando estas sufren aumentos abruptos o graduales de temperatura (Hinojosa et al., 2018). Las HSP actúan como

chaperonas moleculares que protegen y reparan la estructura espacial de las proteínas, es decir, enfrentan la desnaturalización de proteínas e inactivación de enzimas provocadas por el estrés por calor (Wahid et al., 2007). Cuando las proteínas se encuentran desnaturalizadas, las HSP pueden solubilizar los agregados y reciclar las proteínas a una nueva forma funcional (Chaves y Gutiérrez, 2017). Otra función de las HSP es remover los polipéptidos no funcionales que son tóxicos para la célula. Existe una clasificación de HSP según su peso molecular, esta es la siguiente:

- smHSP (15-30 kda),
- HSP60 (57-60 kda),
- HSP70 (69-71 kda),
- HSP90 (80-94 kda), y
- HSP100 (100-114 kda)

La mayor tolerancia a altas temperaturas depende del incremento de las smHSP, estas pueden llegar a incrementar 200 veces su expresión bajo choque térmico (Chaves y Gutiérrez, 2017). Sin embargo, Wahid et al. (2007) reportaron que la expresión de una mayor diversidad de smHSP estimula mayor tolerancia al calor, como es el caso del maíz y el trigo sometidos a 42 °C, donde el primero produjo cinco smHSP (19, 20, 22, 23 y 28 kda), y el segundo solo un tipo de smHSP (20 Kda), siendo el maíz más tolerante.

2.8 ESTRÉS POR CALOR EN LA QUINUA

La quinua es una planta C₃. Su temperatura óptima de desarrollo se encuentra entre 15 y 25 °C (Gómez y Aguilar, 2016). La temperatura base y umbral superior de la quinua es de -8 °C y 35 °C, respectivamente (Hinojosa et al., 2018).

El período crítico es desde la fase de floración hasta la formación de semillas (Jacobsen et al., 2003). Eustis et al. (2020) explican el efecto negativo de la temperatura en la eficiencia fotosintética de la hoja y su relación con la capacidad reproductiva, y como ambas características influyen en el rendimiento de la quinua.

Tashi et al. (2018), encontraron que la quinua posee 23 genes de factores de choque térmico (HSF), de los cuales cuatro genes están relacionados directamente con la respuesta al choque térmico de 37 °C. CqHSFs3 y CqHSFs9, tuvieron su máxima expresión 6 horas después del tratamiento de estrés, y CqHSFs4 y CqHSFs10, se expresaron 12 horas después del choque

térmico. Sin embargo, CqHSHs10 fue el de más alta expresión en plántulas, tallos, hojas e inflorescencias.

Los últimos estudios han evidenciado que las altas temperaturas influyen en la generación de especies reactivas de oxígeno (ROS), observándose que la quinua tiene capacidad limitada para evitar su acumulación. Por lo tanto, es importante la búsqueda de variedades con homeostasis ROS más eficientes, bajo ambientes limitantes (Hinojosa et al., 2019).

2.8.1 Efecto en la germinación

Se ha encontrado que existe una relación directa entre el incremento de temperatura y la tasa de germinación de la quinua, calificándola como altamente tolerante al calor durante la fase de germinación (Hinojosa et al., 2018). Diversos estudios reportan que la temperatura óptima de germinación se encuentra entre 30 y 35 °C, con un umbral superior de 50 °C (Jacobsen y Bach, 1998; Gonzáles et al., 2017).

Sin embargo, existe una discordancia con respecto a la temperatura base, algunos mencionan que es de 3 °C y otros que se encuentra en un rango entre -1.9 y 0.2 °C (Bois et al., 2006). Un estudio más detallado, utilizando tres modelos diferentes, en la variedad del altiplano ‘Titicaca’, y dos variedades de los salares, ‘Santa María’ y ‘Sajama’, demostró que el rango óptimo de germinación se encuentra entre 18 y 36 °C, temperatura base de 1 °C y umbral superior de 54 °C (Mamedi et al., 2017).

2.8.2 Efecto en la fase vegetativa

La alta temperatura incrementa el crecimiento vegetativo de la quinua (Yang et al., 2016; Becker et al., 2017; Bunce, 2017, Hinojosa et al., 2018; Hinojosa et al., 2019; y Eustis et al., 2020). El principal cambio morfológico encontrado es el incremento de la altura de planta, y una mayor elongación de las ramas secundarias de la inflorescencia (Hinojosa et al., 2018). Asimismo, es importante determinar el efecto de las altas temperaturas en la eficiencia fotosintética de la hoja de quinua, debido a que estas repercuten en la acumulación de biomasa, la cual es muy importante para la determinación del número de granos, denominado el componente que más influye en el rendimiento de grano ($r^2 = 0.92$) (Lesjak y Calderini, 2017).

Yang et al. (2016), estudiaron la variedad de altiplano, ‘Titicaca’, encontrando un incremento de los parámetros fisiológicos a una temperatura de 25/20 °C (temperatura día/noche) en comparación con temperaturas de 18/8 °C (temperatura día/noche),

umentando la conductancia estomática, la fluorescencia de clorofila, el índice de contenido de clorofila y la fotosíntesis, como consecuencia del ajuste osmótico. Becker et al. (2017), obtuvieron resultados similares con el cultivar de altiplano, 'Achachino', expuesto a temperaturas de 28/20 °C, se observó el incremento del tamaño de las estomas del envés de la hoja, lo cual aumentó la termorregulación por transpiración y no se afectó la fotosíntesis. Bunce (2017), estudió el comportamiento de la quinua bajo temperaturas de 35/29 °C, en tres cultivares, 'Red head', 'Cherry vanilla' y 'Salcedo', encontrando mayor acumulación de biomasa aérea bajo esta condición de estrés. Estos resultados coinciden con los de Hinojosa et al. (2018), quienes estudiaron las variedades del nivel del mar 'QQ74' y '17GR', bajo un régimen de temperatura de 40/24 °C, reportando el incremento significativo de la tasa fotosintética, la conductancia estomática y la altura de planta. Eustis et al. (2020), estudiaron el rendimiento fisiológico de 10 genotipos de quinua sometidas a temperatura de 45 °C, durante cuatro días, lo que resultó en el incremento de la actividad fotosintética, conductancia estomática, fluorescencia, y contenido de clorofila.

Hinojosa et al. (2019), evaluaron el estrés por calor (35.1 °C) y el efecto combinado de sequía y calor, en ocho genotipos de distintas latitudes, en la etapa de floración. Encontraron que la abundancia de peroxisomas se relacionó directamente con la cantidad de H₂O₂, e inversamente con el rendimiento, contenido de clorofila, altura de planta, y conductancia estomática, y la cantidad de peroxisomas incrementó bajo estrés térmico y más intensamente en combinación con sequía y calor.

2.8.3 Efecto en la fase reproductiva

En contraste con la germinación, Hinojosa et al. (2018), en una revisión acerca del estrés abiótico en la quinua, mencionaron que las etapas más susceptibles son la floración y llenado de granos. Asimismo, reportaron que temperaturas superiores a 35 °C en estas etapas puede provocar en la quinua: inflorescencias sin semilla, presencia de semillas vacías, reabsorción del endospermo, e inhibición de la dehiscencia de anteras en las flores.

La hipótesis más aceptada sostiene que la alta temperatura disminuye el metabolismo de almidón y la acumulación de sacarosa por la actividad reducida de la sacarosa fosfato sintasa, ADP-glucosa pirofosforilasa e invertasa (Hasanuzzaman et al., 2013). Esta menor acumulación de azúcares genera aborto de granos en la quinua, por el efecto conocido como ajuste de granos (Lesjak y Calderini, 2017). Otra hipótesis, corroborada en el cultivo de trigo, es la reducción de la duración de la etapa de llenado de granos, que reduce el peso final de

granos, sin embargo, en la quinua no se ha encontrado que el número de días de llenado de granos sea menor a alta temperatura que a temperaturas normales (Bernabás et al., 2008). Probablemente debido a que la quinua presenta asincronía en la formación y llenado de granos (Gomez y Aguilar, 2016).

Por otro lado, Hinojosa et al. (2018), encontraron que a temperatura de 40/24 °C, en floración, la viabilidad del polen se reduce entre 26 % y 63 % en los cultivares ‘17GR’ y ‘QQ74’, respectivamente. Se considera que el desarrollo del polen es la etapa más sensible de la biología floral bajo altas temperaturas, específicamente en las etapas de mitosis 1 y 2 (Kumar et al. 2012). Bernabás et al. (2008) explicaron que existen dos factores que provocan la esterilidad del polen. El primer factor, es la degradación del tapetum durante la meiosis, un tejido encargado de metabolizar azúcar en el grano de polen, por lo que las microsporas no pueden completar la primera mitosis. El segundo factor, las microsporas completan la primera mitosis, pero no todas pueden seguir dividiéndose para convertirse en granos de polen tricelulares normales, permaneciendo inmaduros y estériles.

No obstante, existen diferencias varietales en los grados de tolerancia. ‘Colorado 407D’, ‘QQ74’ y ‘Kaslaea’, son variedades del nivel del mar que muestran mayor tolerancia con respecto a otras variedades del mismo agroecosistema (Peterson y Murphy, 2015). Sin embargo, la temperatura nocturna parece ser más importante que la diurna. Se ha encontrado que en las variedades del nivel del mar como ‘Regalona’ y ‘BO5’ sometidas a temperaturas nocturnas entre 20 y 22 °C, la pérdida de rendimiento es entre 23 % y 31 % y entre 13 % y 26 %, cuando este tratamiento se aplicó en floración y llenado de grano, respectivamente (Lesjak y Calderini, 2017). La mayor reducción de rendimiento durante la floración también puede ser explicado por una menor dehiscencia de anteras, lo cual se aprecia como un cierre hermético de los lóculos que impiden la salida del polen (Bernabás et al., 2008).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 UBICACIÓN

El experimento se realizó en condiciones de campo del Programa de Investigación de Cereales y Granos Nativos de la Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM), con latitud 12° 05' 06" S y longitud 76° 57' 05" O, a una altitud de 251 msnm. La caracterización fisiográfica califica al área de estudio como una terraza media de origen aluvial, con buen drenaje, permeabilidad moderada, textura franco-arcillo-arenoso y estructura granular fina. La zona de vida es clasificada como desierto árido subtropical (Torres, 2019).

La investigación se realizó en dos campañas agrícolas. La primera permitió evaluar el comportamiento de los genotipos en condiciones de verano; y la segunda en condiciones de invierno, ambas campañas en el año 2020. Los dos experimentos se analizaron de forma independiente y se integraron en la determinación de los índices de estrés.

El campo experimental para las condiciones de verano e invierno tuvieron las siguientes características:

Área de la parcela

Número de surcos:	4
Distanciamiento entre surcos:	0.6 m
Longitud de surcos:	5 m
Área total de parcela:	12 m²
Número de parcelas/bloque:	25
Área total por bloque:	300 m²
Número de bloques:	3
Área total del experimento	900 m²

3.2 CLIMA

La temperatura mínima, máxima y media mensual durante el desarrollo de los experimentos de campo en condiciones de estrés (verano) y en condiciones sin estrés (invierno) se detallan en la Figura 1. Estas fueron calculadas a partir de los datos extraídos de la estación meteorológica Alexander von Humboldt de la Universidad Nacional Agraria de La Molina.

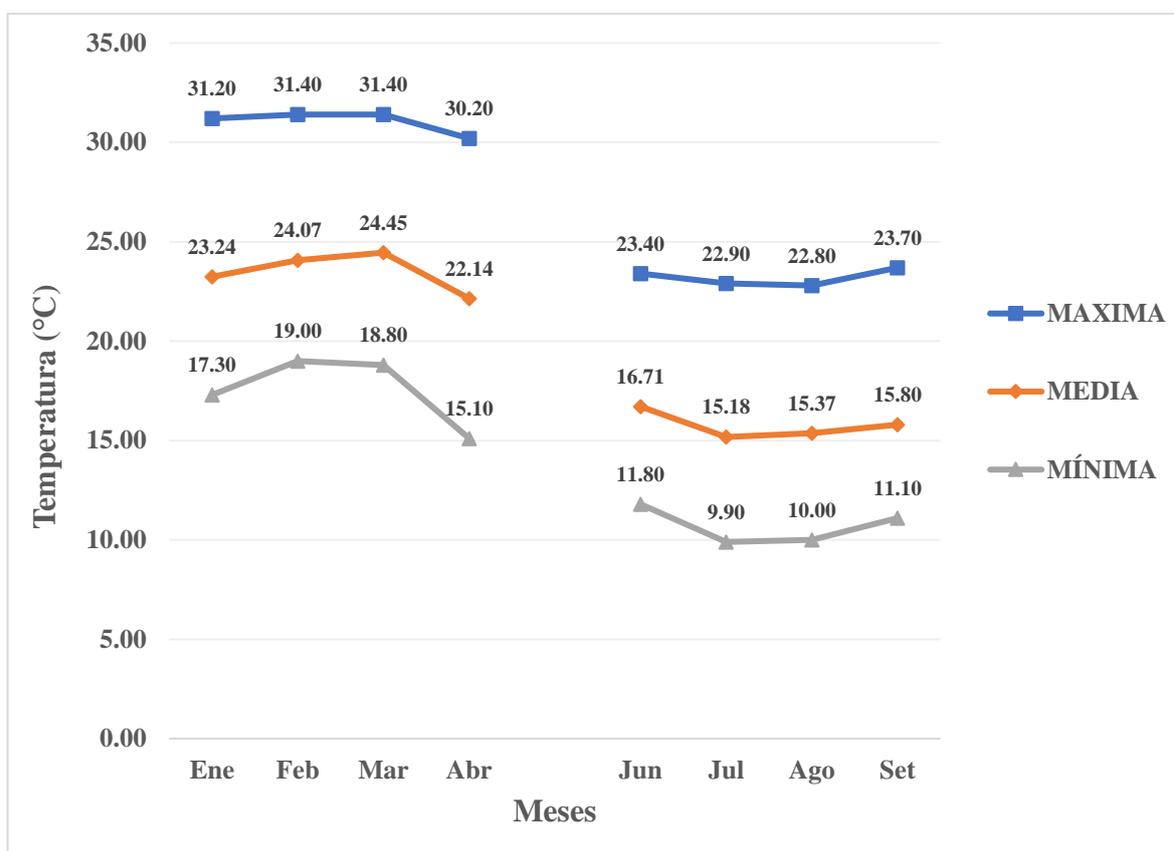


Figura 1: Temperaturas máximas, mínimas y medias durante los meses de la campaña de verano (enero, febrero, marzo y abril) y durante los meses de la campaña de invierno (junio, julio, agosto y setiembre).

3.3 MATERIAL GENÉTICO

Se utilizaron 25 genotipos, 13 líneas avanzadas obtenidas a partir de cruzas interespecíficas entre *Chenopodium quinoa* y *Chenopodium berlandieri*, 11 líneas avanzadas mutantes obtenidas a partir de la variedad Amarilla de Maranganí y una línea avanzada mutante MQPAS-50 derivada de la variedad Pasankalla (Tabla 2), todas obtenidas mediante la irradiación con rayos gamma, y un testigo la variedad comercial Amarilla de Maranganí.

Tabla 2: Lista de genotipos de quinua

Número	Genotipo
1	M4AM150 - 22 LM 17B*
2	M4AM250 - 62 LM 17B*
3	M4AM250 - 70 LM 17B*
4	M4AM250 - 72 LM 17B*
5	M4AM250 - 78 LM 17B*
6	M4AM250 - 85 LM 17B*
7	M4AM250 - 96 LM 17B*
8	M3AM150 – 302*
9	M3AM250 - 580 B*
10	M3AM150 – 1005*
11	QxB - 3.8**
12	QxB - 3.14**
13	QxB - 3.15**
14	QxB - 3.18**
15	QxB - 3.19**
16	QxB - 4.3**
17	QxB - 4.3**
18	QxB - 4.12**
19	QxB - 4.13**
20	QxB - 5.1**
21	QxB - 5.1**
22	QxB - 5.4**
23	QxB - 5.8**
24	AMARILLA MARANGANI (VC-T)
25	MQPAS – 50***

*Líneas avanzadas mutantes de Amarilla de Marangani.

** Líneas avanzadas de cruas interespecíficas de *Chenopodium quinoa* y *Chenopodium berlandieri*.

***Línea avanzada mutante de Pasankalla.

3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

3.4.1 Análisis de varianza

Cada experimento fue analizado de forma independiente en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones y 25 tratamientos (genotipos), dando un total de 75 unidades experimentales por experimento. Los datos se sometieron a un análisis de varianza (ANVA) y se presentaron como la media de tres repeticiones. La significación entre tratamientos se verificó a $P \leq 0.05$, para cada una de las variables evaluadas en forma independiente en cada experimento. La comparación entre tratamientos se basaron en la prueba de Tukey. Los análisis se realizaron utilizando el software R studio versión 3.2.1. El modelo aditivo lineal es el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + B_j + E_{ij}$$

$$i = 1, 2, \dots, t \quad j = 1, 2, \dots, n_i$$

Donde:

Y_{ij} = Valor observado en el i-ésimo genotipo y la j-ésima repetición.

μ = Efecto de la media general.

T_i = Efecto del i-ésimo genotipo.

B_j = Efecto del j-ésimo repetición

E_{ij} = Efecto del error experimental en el i-ésimo genotipo y la j-ésima repetición.

3.4.2 Análisis combinado

Los resultados de los experimentos en condiciones de verano e invierno se sometieron a un análisis combinado mediante la prueba de homogeneidad de varianza. Los análisis se realizaron utilizando el software R studio versión 3.2.1. El modelo aditivo lineal para el análisis combinado es el siguiente.

$$Y_{ijk} = \mu + B_{j(k)}T_i + a_k + (Ta)_{ik} + e_{ijk}$$

Dónde:

$i = 1, 2 \dots 10$ (Genotipos) $j = 1, 2 \dots n_i$ (repeticiones)

$k = 1, 2$ (Método de riego)

Y_{ijk} = Observado en el i-ésimo genotipo en el j-ésimo repetición en el k-ésimo ambiente.

μ = Efecto de la media general.

$B_{j(k)}$ = Efecto del i-ésimo repetición dentro de la k-ésima ambiente.

T_i = Efecto del i-ésimo genotipo.

A_k = Efecto de k-ésimo ambiente.

$(Ta)_{ik}$ = Efecto de la interacción del i-ésimo genotipo y la k-ésima ambiente.

e_{ijk} = Efecto aleatorio del error.

3.4.3 Análisis para la determinación de los índices de estrés

El grado de asociación entre los índices de estrés y el rendimiento en condiciones de verano e invierno se estimó utilizando los coeficientes de correlación de Pearson. Asimismo, se agruparon los índices de estrés de acuerdo a su grado de correlación con el rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés utilizando el análisis de componentes principales. Se realizó un dendograma en función al método Ward, del rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés por altas temperaturas de 25 genotipos de quinua, para clasificarlos en distintos grupos. Por último, se realizaron gráficos tridimensionales en función a los índices más efectivos para la selección de genotipos con rendimiento más estable. Los análisis se realizaron utilizando el software R studio versión 3.2.1.

3.5 MANEJO DEL CULTIVO

Las labores agrícolas se realizaron siguiendo lo establecido para un campo comercial. Primero, se acondicionó el campo, mediante el arado y volteado de la capa arable a 30 cm de profundidad. Luego, se realizó el desterronado, nivelado y surcado de suelo, dejando 0.6 m entre surcos. La siembra se realizó inmediatamente después de la preparación de terreno, a una densidad de 20 kg ha⁻¹, de forma manual a chorro continuo, en la costilla de surco, a una profundidad de 2 cm después del tapado. Cuando las plantas tuvieron tres pares de hojas verdaderas se realizó la labor de desahije manual, dejando 2 cm de distanciamiento entre plantas. Cuando las plantas alcanzaron entre 40-50 cm de altura, se realizó el aporque.

Se utilizó el sistema de riego por gravedad, la frecuencia de riego fue de siete días, y el tiempo de riego de cuatro horas por riego. La programación del riego inició en la siembra, con el riego de establecimiento. La fertilización se aplicó de forma manual y la dosis fue de 100-120-120, las fuentes fueron urea, fosfato diamónico y cloruro de potasio. La aplicación se fraccionó en dos etapas, 50-120-120 en la siembra y 50-0-0 en el aporque.

La principal forma de manejo de malezas fue el control cultural, que consistió en extraer las malezas entre plantas y en el fondo de surco. Esta actividad se realizó periódicamente, todas

las semanas. El control químico de malezas se realizó a los 90 días después de la siembra en el fondo de surco y las calles, usando el producto comercial Glifosato a una dosis de 2 L cil⁻¹ protegiendo las plantas de quinua. Con respecto al manejo de plagas se identificaron y evaluaron las plagas claves del cultivo en la Costa, como: *Spodoptera* sp, mosca minadora (*Liriomyza* sp.), áfidos (*Macrosiphum euphorbiae*) y chinches (*Liorhyssus hyalinus*). Con respecto a las enfermedades se evaluó la incidencia de mildiu (*Peronospora variabilis*), y chupadera (*Rhizoctonia* sp) y se programó su control. Para el control químico de plagas y enfermedades se manejó la rotación de ingredientes activos de diferente mecanismo de acción entre biocidas, insecticidas y fungicidas.

3.6 EVALUACIONES EXPERIMENTALES

3.6.1 Rendimiento, componentes de rendimiento y calidad de granos

- a. **Rendimiento (t ha⁻¹):** Se cosecharon todas las plantas de cada parcela, inmediatamente después se trillaron, limpiaron y ventearon. Luego, se pesaron los granos totales. El resultado se expresó en t ha⁻¹.
- b. **Peso de 1000 granos (g):** Se contó 1000 granos de semilla al azar, de cinco plantas distintas por parcela, luego se pesó utilizando una balanza de precisión 0.0001 g mínimo marca Mettler Toledo (+/- 0.0001 g). Se expresó en gramos (g).
- c. **Número de granos por planta:** en la cosecha se seleccionarán cinco plantas representativas de cada parcela, y se contará el número de granos totales por planta.
- d. **Porcentaje de proteína en el grano (%):** Se determinó el porcentaje de proteína de los granos de quinua, utilizando 3 repeticiones por parcela. Se utilizó el equipo infratec 1241- grain analyzer, la cual realiza estimaciones a través de un método no destructivo.

3.6.2 Variables morfológicas de planta

- a. **Altura de planta (cm):** se midió un día antes de la cosecha, desde la base de la planta hasta el punto apical de la panoja. Se utilizó cinco plantas representativas al azar, por cada repetición. Se expresó en centímetros.
- b. **Biomasa aérea (gr planta⁻¹):** Al momento de la cosecha se separaron cinco plantas representativas de cada parcela, se cortaron a la altura del cuello y se determinó el peso fresco.

- c. **Número y longitud de ramas secundarias y terciarias:** se realizará el conteo manual de las ramas secundarias y terciarias, y se medirá la longitud de las ramas secundarias. Se utilizarán cinco plantas representativas por parcela.

3.6.3 Variables fisiológicas

- a. **Índice de cosecha (IC):** Se obtuvo la relación entre el rendimiento económico (RE) o masa de semilla, y el rendimiento biológico (RB) o la masa de toda la planta incluyendo la semilla. Se calculó con la siguiente fórmula:

$$IC(\%) = \left(\frac{RE}{RB}\right) X100$$

- b. **Contenido de clorofila (SPAD):** se determinará el índice de verdor de hoja con un medidor de clorofila de mano (SPAD-502 Chlorophyll Meter, Minolta Camera Co., Ltd., Japón) no destructivo. Se medirán cuatro plantas por parcela. Cada medición será el promedio de cuatro submedidas de una hoja superior, completamente extendida, de cada planta. Esta característica se expresa en unidades SPAD. Las evaluaciones de esta variable serán en la etapa de floración.
- c. **Días a la floración:** se contará el número de días transcurridos desde la fecha de siembra de cada parcela, hasta que el 50% de las plantas se encuentre en estado fenológico de floración.
- d. **Días a la maduración de granos:** se contará el número de días transcurridos desde la fecha de siembra de cada parcela hasta que el 50% de plantas se encuentre en estado fenológico de grano pastoso rayable con la uña.

3.6.4 Índices de estrés

Se calcularon los índices usando la información del rendimiento bajo condiciones de estrés (Y_s), y rendimiento bajo condiciones normales (Y_p). Las fórmulas utilizadas se detallan en la Tabla 3.

Tabla 3: Fórmulas de los índices de estrés

Índices	Formulas	Referencia
Índice de susceptibilidad al estrés	$SSI=(1-Y_s/Y_p) / 1- (\bar{Y}_s/\bar{Y}_p)$	Fisher y Maurer (1978)
Intensidad del estrés	$IE=[1-Y_s/Y_p]$	Mohammadi (2019)
Índice de tolerancia	$TOL = Y_p - Y_s$	Rosielle y Hamblin (1981)
Productividad media	$MP=Y_s+Y_p/2$	Rosielle y Hamblin (1981)
Productividad media geométrica	$PMG=\sqrt{Y_s \times Y_p}$	Fernández (1992) Kristin <i>et al.</i> (1997)
Índice de tolerancia al estrés	$SDI = (Y_p \times Y_s)/Y_p^2$	Fernández (1992)
Índice relativo de sequía	$RDI =(Y_s/Y_p)/(\bar{Y}_s/\bar{Y}_p)$	Fischer et al. (1998)
Índice de resistencia a la sequía	$DI = (Y_s \times (Y_s/Y_p))/\bar{Y}_s$	Lan (1988)
Índice de rendimiento	$YI = Y_s/ \bar{Y}_p$	Gavuzzi et al. (1997)
Índice de estabilidad del rendimiento	$YSI = Y_s/Y_p$	Bousslama and Schapaugh (1984)
Índice de tolerancia al estrés modificado	$MSTI = (Y_p)^2 /(\bar{Y}_p)^2$	Farshadfar and Sutka (2002)
Índice del porcentaje de susceptibilidad al estrés	$SSPI = (Y_p-Y_s/2 \bar{Y}_p) \times 100$	Moosavi et al. (2008)
Índice de producción en estrés y sin estrés	$SNPI = (Y_p + Y_s/Y_p - Y_s)^{1/3} / (Y_p \times Y_s)^{1/3}$	Moosavi et al. (2008)
Índice de tolerancia abiótica	$ATI = ((Y_p - Y_s) / (\bar{Y}_p/\bar{Y}_s)) / (\sqrt{Y_p \times Y_s})$	Moosavi et al. (2008)
Media armónica	$HM = (2(Y_p)(Y_s)) / (Y_p + Y_s)$	Rosielle y Hamblin (1981)
Índice de disminución relativa del rendimiento	$RDY = 100 - (Y_s/Y_p \times 100)$	Fischer et al. (1998)

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 EVALUACIÓN DEL EFECTO DEL ESTRÉS POR ALTAS TEMPERATURAS EN LA MORFOLOGÍA, FISIOLOGÍA, RENDIMIENTO Y CALIDAD DE GRANO DE GENOTIPOS DE *chenopodium sp.*

4.1.1 Efecto del estrés por altas temperaturas en la morfología

El efecto más destacable del estrés de calor en la morfología de la quinua se manifiesta en el incremento significativo del número de brotes o el incremento del follaje y la reversión a la fase vegetativa, el incremento de la altura de planta y la producción de biomasa.

a. Ramificación

- Numero de brotes secundarios

En la tabla 4 se muestran los resultados y se puede apreciar que los genotipos estudiados presentaron diferencias significativas para número de brotes secundarios (Tukey $\alpha= 0.05$). Observando las líneas mutantes avanzadas derivadas de la variedad Amarilla de Marangani, se puede apreciar que el número de brotes secundarios varía de 6.7 a 20.5 brotes. Las líneas mutantes M3AM250 - 580 B (9) y M4AM250 - 96 LM 17B (7) fueron las que obtuvieron una mayor ramificación secundaria, alcanzando valores de 20.5 y 20.1 brotes, respectivamente. Estos fueron superiores a la variedad original testigo Amarilla de Maranganí (24) que obtuvo 10.1 brotes secundarios. Las líneas mutantes que obtuvieron un menor número de brotes secundarios fueron M4AM250 - 72 LM 17B (4), M4AM250 - 85 LM 17B (6) y M4AM250 - 62 LM 17B (2), alcanzando valores de 8.4, 7.5 y 6.7, respectivamente.

Con respecto al material derivado de las cruzas interespecíficas, el número de brotes secundarios varió de 9 a 16.9 brotes. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre la mayoría de las cruzas interespecíficas, sólo en QxB - 3.18 (14), que obtuvo 9.0 brotes, uno de los más bajos valores. El mutante MQPas 50 (25) derivado de la variedad comercial Pasankalla produjo 17.8 brotes, y obtuvo el menor rendimiento de grano.

En general, las líneas 6 y 14 que obtuvieron bajos valores de número de brotes, también obtuvieron alto rendimiento de grano, siendo el genotipo 6 el de mayor productividad. Sin embargo, la línea 7 que obtuvo un alto valor de número de brotes, también alcanzó un alto rendimiento de grano. Esto indica que el incremento de la ramificación en algunos genotipos muestra una tendencia a la reversión al estado vegetativo por efecto del calor, observándose esa tendencia en algunas líneas avanzadas mutantes. Sin embargo, en algunos casos el incremento de la ramificación va de la mano con el incremento en el rendimiento. Es decir, la ramificación secundaria de la planta puede generar una reducción o incremento de la productividad de la planta.

- **Numero de brotes terciarios**

Algunos genotipos tuvieron un mayor crecimiento y ramificación, por este motivo se cuantificó el número de brotes terciarios. En el grupo de las líneas mutantes avanzadas derivados de la variedad comercial Amarilla de Maranganí, el número de brotes terciarios vario de 0 a 34.2 brotes. La línea M3AM250 - 580 B (9) alcanzó la mayor ramificación, con 34.2 brotes terciarios. Las líneas M4AM250 - 85 LM 17B (6) y M4AM250 - 96 LM 17B (7) que alcanzaron los mayores rendimientos de grano, obtuvieron 6.4 y 7.5 brotes terciarios, es decir, valores intermedios de ramificación terciaria. El genotipo testigo Amarilla de Maranganí alcanzó un valor muy bajo de ramificación con 0.8 brotes terciarios.

El grupo de genotipos provenientes de cruzas interespecíficas presentaron entre 0 a 17.6 brotes, siendo la línea QxB - 3.15 (13) la de mayor ramificación, con 17.6 brotes terciarios. La prueba de significación Tukey ($\alpha= 0.05$) muestra que hay diferencias significativas entre estos valores. La línea mutante MQPas 50 (25), derivada de la variedad Pasankalla, alcanzó la mayor ramificación terciaria, siendo este de 49.0 brotes terciarios, además fue quien alcanzó el menor rendimiento.

En general, 10 genotipos tuvieron una ramificación terciaria muy intensa, superiores al testigo. La ocurrencia de la ramificación terciaria en algunos genotipos coincidió con un mayor rendimiento de grano, principalmente en los genotipos mutantes derivados de la variedad Amarilla de Maranganí. En el caso de MQPas-50 (25), la mayor ramificación terciaria fue la expresión de una predominancia en la formación de estructuras vegetativas jóvenes con respecto al desarrollo de estructuras reproductivas. Por este motivo, este genotipo alcanzó uno de los más bajos valores de número de granos por planta (6 071 granos), peso de mil granos (2.09 g) e índice de cosecha (23.94 %), lo que repercutió en el

menor rendimiento alcanzado entre todos los genotipos, siendo este de 0.54 t ha⁻¹. Sin embargo, este genotipo alcanzó uno de los mayores valores de grados SPAD, es decir una mayor capacidad de producción de fotoasimilados. Probablemente el incremento de la temperatura reduzca en mayor medida el rendimiento de grano debido a un efecto de competencia por los fotoasimilados, entre brotes jóvenes y el desarrollo floral.

Tabla 4: Valores medios del número de brotes secundarios y terciarios formados en líneas mutantes de quinua (*Chenopodium quinoa*) y líneas provenientes de cruza interespecíficas de *Chenopodium quinoa* x *Chenopodium berlandieri* sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de siembra de verano 2020

Genotipos	N° brotes secundarios	Prueba significacion Tukey $\alpha=0.05$	N° brotes terciarios	Prueba significación Tukey $\alpha=0.05$
M4AM150 - 22 LM 17B (1)	17.2	abc	0.0	d
M4AM250 - 62 LM 17B (2)	6.7	c	0.0	d
M4AM250 - 70 LM 17B (3)	10.5	abc	0.0	d
M4AM250 - 72 LM 17B (4)	8.4	c	0.8	d
M4AM250 - 78 LM 17B (5)	9.3	abc	0.8	d
M4AM250 - 85 LM 17B (6)	7.5	c	6.4	cd
M4AM250 - 96 LM 17B (7)	20.1	ab	7.5	cd
M3AM150 – 302 (8)	15.3	abc	4.1	cd
M3AM250 - 580 B (9)	20.5	a	34.2	b
M3AM150 – 1005 (10)	9.7	abc	0.0	d
QxB - 3.8 (11)	14.4	abc	0.0	d
QxB - 3.14 (12)	15.8	abc	4.8	cd
QxB - 3.15 (13)	16.5	abc	17.6	cd
QxB - 3.18 (14)	9.0	bc	1.0	d
QxB - 3.19 (15)	12.1	abc	0.0	d
QxB - 4.3 (16)	14.0	abc	2.1	d
QxB - 4.3 (17)	15.6	abc	7.5	cd
QxB - 4.12 (18)	11.4	abc	2.8	d
QxB - 4.13 (19)	12.5	abc	2.7	d
QxB - 5.1 (20)	16.8	abc	5.9	cd
QxB - 5.1 (21)	16.9	abc	0.0	d
QxB - 5.4 (22)	12.7	abc	2.5	d
QxB - 5.8 (23)	13.1	abc	7.3	cd
Amarilla de Maranganí (24)	10.1	abc	0.8	d
MQPAS – 50 (25)	17.8	abc	49.0	a

b. Altura de planta

En la Tabla 5 se presentan los datos de altura de planta de los genotipos estudiados. Se puede apreciar diferencias significativas para los valores evaluados (Tukey $\alpha= 0.05$). El testigo referencial o material parental Amarilla de Marangani alcanzó una altura de 172.2 cm.

El grupo de líneas mutantes presento un rango de altura de planta de 174.1 a 192.2 cm, correspondiendo el valor más bajo a la línea mutante M4AM250 - 78 LM 17B (5) y el valor más alto a M3AM150 - 302 (8). El mutante MQPas 50 derivado de la variedad comercial Pasankalla alcanzó una altura de planta igual a 174.13 cm. El grupo de líneas provenientes de las cruzas interespecíficas presento un rango de 170.3 a 197.0 cm; en este grupo se identificaron el genotipo más bajo y alto del experimento en general. Los genotipos QxB - 5.1 (21) y QxB - 4.3 (16) fueron los que obtuvieron alturas inferiores a la del testigo, de 168.40 y 167.70 cm, respectivamente. El genotipo QxB - 3.15 (13) obtuvo la altura de planta más alta entre todos los genotipos con 197 cm.

Los genotipos M4AM250 - 85 LM 17B (6), M4AM250 - 96 LM 17B (7) y QxB - 3.14 (12), que obtuvieron los mayores rendimientos, alcanzaron alturas de 186, 187.67 y 172.07 cm; respectivamente.

c. Biomasa

Observando los valores de biomasa por planta se encontró en el testigo comercial Amarilla de Maranganí obtuvo un valor de 114.41 g planta⁻¹, el cual fue uno de los más bajos valores, difiriendo significativamente en valor de biomasa con 20 de los genotipos evaluados (Tukey $\alpha= 0.05$). En el grupo de líneas mutantes el rango de biomasa vario de 111.58 a 265.58 g planta⁻¹, correspondiendo el valor más bajo a la línea mutante M3AM250 - 580 B (9) y el más alto a M4AM250 - 96 LM 17B (7). En el grupo de líneas provenientes de las cruzas interespecíficas la biomasa varia de 98.56 a 289.69 g planta⁻¹, correspondiendo el valor más bajo a la línea mutante QxB - 4.12 (18) y el más alto a QxB - 4.3 (16).

Los genotipos 16, 7, 25 y 13, son los que obtuvieron los más altos valores de biomasa entre todos los genotipos. El genotipo 7, que alcanzó uno de los mayores valores de biomasa, también obtuvo un alto valor de rendimiento de grano e índice de cosecha. Lo contrario ocurre con el genotipo 25, que alcanzó un alto valor de biomasa, pero muy bajo valor de rendimiento de grano y número de granos por planta. En general, Las altas temperaturas incrementan la altura y biomasa de la quinua debido al incremento de la absorción de nutrientes y de la actividad fotosintética de la hoja (Yang et al. 2016; Eustis et al. 2020).

d. Índice de cosecha

En la Tabla 5 se presentan los datos del índice de cosecha. Se puede observar que el testigo alcanzó un valor de 25.76 % y que existe diferencias significativas entre el material genético evaluado (Tukey $\alpha= 0.05$). En el grupo de líneas mutantes el índice de cosecha vario de 21.73 a 33.29%. las líneas mutantes que superaron al testigo fueron: M4AM250 - 78 LM 17B (5), M3AM150 – 1005 (10), M4AM150 - 22 LM 17B (1), los cuales alcanzaron valores de 33.29, 32.35, 32.08 %; respectivamente. Por otro lado, en el grupo de líneas avanzadas provenientes de las cruzas interespecíficas el índice de cosecha vario de 19.9 a 31.8 % y las líneas QxB - 3.8 (11), QxB - 4.3 (17) y QxB - 3.14 (12) con 31.84, 31.16 y 31.10 %, respectivamente, superaron al testigo comercial Amarilla de Maranganí. Asimismo, el genotipo con menor índice de cosecha fue QxB - 4.13 (19) con un valor de 19.93 % (Tabla 5). La línea mutante M4AM150 - 78 LM 17B (5) alcanzó el mayor índice de cosecha debido a que obtuvo uno de los valores más altos de número de granos por planta. Además, esta línea mutante tuvo uno de los más altos índices de clorofila durante la floración (Tabla 6), lo que repercute en una mayor actividad fotosintética de la hoja y una mayor disponibilidad de carbohidratos para sostener la producción de un mayor número de granos por planta. Asimismo, alcanzó un rendimiento de 1.27 t ha⁻¹ similar a los 1.26 t ha⁻¹ alcanzado por el genotipo testigo. El genotipo 12 alcanzó uno de los más altos índices de cosecha y uno de los mayores rendimientos de grano con 1.77 t ha⁻¹, esto se debe a que obtuvo uno de los más altos número de granos por planta. Los genotipos 6 y 7, que también alcanzaron los rendimientos más altos, obtuvieron valores altos de índice de cosecha de 28.6 y 30.42 %, respectivamente, pero no significativamente diferente al testigo. Ambos genotipos alcanzaron valores elevados de número de granos por planta, de 9 060 y 8 986 granos, respectivamente. Sin embargo, los genotipos 5, 6 y 12 obtuvieron valores muy bajos de peso de 1000 granos. Estos resultados, nos permiten identificar que los mecanismos de evitación y tolerancia al estrés por calor están orientados a alcanzar un mayor número de granos por planta.

Tabla 5: Valores medios de altura de planta (cm), biomasa (g planta⁻¹) e índice de cosecha (%) de líneas mutantes de quinua (*Chenopodium quinoa*) y líneas provenientes de cruza interespecíficas de *Chenopodium quinoa* x *Chenopodium berlandieri* sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de siembra de verano del año 2020.

Genotipo	Altura planta		Biomasa		Índices de cosecha	
	cm	Sig.	g planta ⁻¹	sig.	%	sig.
M4AM150 - 22 LM 17B (1)	176.5	ab	159.91	abcd	32.08	ab
M4AM250 - 62 LM 17B (2)	185.0	ab	216.06	abcd	22.12	bc
M4AM250 - 70 LM 17B (3)	187.5	ab	221.29	abcd	26.07	abc
M4AM250 - 72 LM 17B (4)	177.7	ab	187.86	abcd	21.73	bc
M4AM250 - 78 LM 17B (5)	174.1	ab	116.78	cd	33.29	a
M4AM250 - 85 LM 17B (6)	186.0	ab	203.01	abcd	28.6	abc
M4AM250 - 96 LM 17B (7)	187.7	ab	265.58	ab	30.42	abc
M3AM150 - 302 (8)	192.2	ab	139.04	bcd	23.55	abc
M3AM250 - 580 B (9)	187.7	ab	111.58	cd	29.7	abc
M3AM150 - 1005 (10)	183.6	ab	114.12	cd	32.35	ab
QxB - 3.8 (11)	189.5	ab	175.45	abcd	31.84	ab
QxB - 3.14 (12)	172.1	ab	179.36	abcd	31.1	ab
QxB - 3.15 (13)	197.0	a	249.23	abc	28.67	abc
QxB - 3.18 (14)	183.4	ab	132.09	bcd	29.1	abc
QxB - 3.19 (15)	176.1	ab	118.27	bcd	28.34	abc
QxB - 4.3 (16)	167.7	b	289.69	a	29.44	abc
QxB - 4.3 (17)	185.9	ab	142.19	abcd	31.16	ab
QxB - 4.12 (18)	170.3	ab	98.56	d	21.31	bc
QxB - 4.13 (19)	190.4	ab	116.75	cd	19.93	c
QxB - 5.1 (20)	184.3	ab	149	abcd	27.33	abc
QxB - 5.1 (21)	168.4	b	167.57	abcd	29.48	abc
QxB - 5.4 (22)	186.3	ab	128.99	bcd	24.99	abc
QxB - 5.8 (23)	183.3	ab	143.13	abcd	27.48	abc
AMARILLA MARANGANI (24)	172.2	ab	114.41	cd	25.76	abc
MQPAS - 50 (25)	174.2	ab	252.19	abc	23.94	abc

4.1.2 Efecto del estrés por altas temperaturas en la fisiología

a. Días a la floración

Los valores de floración se presentan en la tabla 6. El testigo referencial Amarilla de Marangani floreció a los 55 días de la siembra y se puede apreciar que solo dos genotipos difieren significativamente en fecha de floración (Tukey $\alpha= 0.05$). Para el grupo de material obtenido con irradiación gamma del testigo Amarilla de Marangani el rango vario de 51 a 62 días y para el grupo de líneas derivadas de cruzamientos el rango vario de 49 a 63 días y existiendo diferencias significativas entre estos dos valores con todo el resto de genotipos. La línea QxB - 5.1 (21) fue el que más días demoró en alcanzar la antesis floral, siendo este de 63 días. La línea QxB - 3.15 (13) fue el que menos días demoró en alcanzar la antesis floral, siendo este de 49 días. Una diferencia de 14 días entre ambas líneas de cruza interespecíficas se expresó en un mayor número de granos por planta para QxB - 3.15 (13) con respecto a QxB - 5.1 (21). Asimismo, QxB - 3.15 (13) también alcanzó una mayor biomasa que QxB - 5.1 (21), lo que se expresó en un menor tiempo de maduración de granos, sostener una mayor producción de granos y evitar el ajuste de granos. Por otro lado, esto no afectó significativamente la diferencia en el rendimiento de ambos, pero sí un valor numéricamente superior de la línea 13

b. Días a la maduración

El testigo referencial alcanzo la madurez a los 105 días, difiere significativamente en esta característica solo con dos genotipos de los 24 diferentes evaluados (Tukey $\alpha= 0.05$) (Tabla 6). Las líneas mutantes derivadas de Amarilla de Marangani alcanzaron madurez entre los 96 y 117 días, siendo la más precoz en este grupo M4AM150 - 22 LM 17B (7) con 96 días. La línea M4AM150 - 22 LM 17B (1) fue la que mayor tiempo de maduración obtuvo entre todos los evaluados con 117 días. La línea mutante MQPas-50 maduro a los 103 días. En el grupo de líneas derivadas de las cruza interespecíficas la maduración varia de 95 a 113 días. En este grupo la línea QxB - 3.18 (14) con 95 días fue considerada como la más precoz entre todos los genotipos.

La línea QxB - 5.1 (21) fue la que más tiempo demoró en alcanzar la antesis floral y una de las que más tiempo demoró en alcanzar la madurez de grano. Este mayor tiempo de exposición de las estructuras florales a las altas temperaturas pudo haber sido la causa de uno de los más bajos valores de número de granos por planta (7 673 granos). Kumar et al. (2012) mencionan que la etapa más sensible de la biología floral frente al calor es el desarrollo del polen. Estos autores sostienen que el calor genera granos de polen inmaduros

o estériles debido a la alteración de la microsporogénesis. Hinojosa et al. (2019) corroboran esta evidencia encontrando que el calor reduce la viabilidad del polen de la quinua hasta en 63 %, en cultivares sensibles.

El número de granos por planta también pudo haberse reducido debido al efecto de ajuste de granos, ya que QxB - 5.1 (21) obtuvo uno de los más bajos valores de unidades SPAD, lo que repercute en una menor acumulación de reservas que sostengan un alto rendimiento. Sin embargo, la mayor duración del período de madurez de grano permitió alcanzar un alto valor de peso de mil granos (2.63 g). Estos resultados permitieron obtener un rendimiento de 1.40 t ha⁻¹ superior a los 1.26 t ha⁻¹ alcanzado por el testigo, pero no significativamente diferente

El efecto del calor en el genotipo M4AM150 - 22 LM 17B (1) fue más intenso. Este genotipo alcanzó la madurez de grano a los 117 días, es decir, una mayor exposición de las estructuras florales al calor, lo que resultó en un menor rendimiento (1.12 t ha⁻¹) y en el más bajo valor de número de granos por planta (3 680). Este efecto negativo no pudo ser amortiguado con un mayor peso de mil granos, ya que este genotipo presentó un valor de grados SPAD menor que el genotipo 21, es decir, una menor actividad fotosintética.

c. Índice de clorofila (Unidades SPAD)

Los valores de índice de clorofila se presentan en la Tabla 6. La variedad Amarilla de Marangani presenta un índice de clorofila igual a 51.60 unidades SPAD y se puede apreciar diferencias significativas para esta característica entre todos los genotipos evaluados.

En el grupo de líneas mutantes avanzadas se observa un rango de 47.38 a 52.24 unidades SPAD, correspondiendo el menor valor a M4AM150 - 22 LM 17B (1) y el mayor valor a M4AM250 - 78 LM 17B (5). Por otro lado, en el grupo de líneas derivadas de las cruzas interespecíficas el rango varió de 46.77 a 53.85 unidades SPAD, el valor más bajo se detectó en QxB - 4.3 (17) y el más alto en QxB - 5.1 (20), siendo los valores extremos en el experimento.

Los genotipos QxB - 5.1 (20), QxB - 4.3 (16), M4AM250 - 78 LM 17B (5), AMARILLA MARANGANI (24) y MQPAS - 50 (25) que obtuvieron un mayor nivel de índice de clorofila bajo estrés por altas temperaturas, posiblemente hayan alcanzado estos valores debido a un mayor contenido de nitrógeno foliar, ya que la alta temperatura incrementa la temperatura de la rizósfera y la absorción activa de este nutriente (Yang et al. 2016). El nitrógeno es el componente principal de la clorofila y un menor nivel de nitrógeno foliar disminuye el contenido de clorofila en la hoja (Matías et al. 2020). Sin embargo, estos

genotipos alcanzaron los más bajos rendimientos de grano, posiblemente debido a que todos los genotipos recibieron el mismo nivel de riego. Los genotipos que presentan mayor contenido de clorofila requieren un mayor nivel de riego para sostener la mayor actividad fotosintética de la hoja y alcanzar altos rendimientos (Yang et al. 2016).

Es importante relacionar el contenido de clorofila con el rendimiento fisiológico de la hoja. Eustis et al. (2020) investigaron características directamente relacionadas con el rendimiento fisiológico de las hojas de quinua frente al estrés por calor de 45/30 °C (Temperatura día/noche). Determinaron que la mayoría de genotipos de quinua incrementa su tasa fotosintética, acompañado de un mayor nivel de conductancia estomática, lo que resulta en una menor eficiencia intrínseca en el uso de agua. Es decir, un mayor requerimiento hídrico para compensar la mayor actividad fotosintética de la hoja. Yang et al. (2016) mencionan que el estrés por altas temperaturas incrementa la fotosíntesis neta y la conductancia estomática de la hoja en condiciones de riego normal a capacidad de campo, y estas variables junto al crecimiento vegetativo y rendimiento de grano se reducen en condiciones de estrés hídrico. Wise et al. (2004) concluyeron que el estrés por altas temperaturas en combinación con el estrés hídrico causa lesiones en el sitio de reacción fotoquímica (lámina de los tilacoides), y en el estroma del cloroplasto, debido al estrés oxidativo inducido por el calor y la sequía.

La termorregulación por transpiración, provocado por un incremento de la conductancia estomática y del tamaño de las estomas en condiciones de estrés por altas temperaturas, es el mecanismo de la quinua para enfrentar el estrés por altas temperaturas y reducir su impacto negativo en las membranas tilacoidales del cloroplasto (Becker et al. 2017).

Tabla 6: Días a la floración, días a la madurez e índice de clorofila de líneas mutantes de quinua (*Chenopodium quinoa*) y líneas provenientes de cruza interespecíficas de *Chenopodium quinoa* x *Chenopodium berlandieri* sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de verano del año 2020

Tratamiento	Genotipo	Días a la floración		Días a la madurez		Índice de clorofila	
		Días	sig.	Días	sig.	SPAD	sig.
1	M4AM150 - 22 LM 17B	58.67	ab	116.50	a	47.38	ed
2	M4AM250 - 62 LM 17B	53.00	ab	108.00	ab	50.94	abcde
3	M4AM250 - 70 LM 17B	54.33	ab	98.67	ab	51.11	abcd
4	M4AM250 - 72 LM 17B	55.33	ab	103.67	ab	49.40	bcde
5	M4AM250 - 78 LM 17B	54.67	ab	105.33	ab	52.24	ab
6	M4AM250 - 85 LM 17B	62.00	ab	116.00	ab	49.24	efg
7	M4AM250 - 96 LM 17B	51.00	ab	96.33	ab	49.43	bcde
8	M3AM150 - 302	52.33	ab	99.00	ab	49.74	abcde
9	M3AM250 - 580 B	54.33	ab	99.33	ab	50.01	abcde
10	M3AM150 - 1005	56.50	ab	98.67	ab	48.31	bcde
11	QxB - 3.8	53.33	ab	98.33	ab	49.54	bcde
12	QxB - 3.14	50.33	ab	103.50	ab	49.81	abcde
13	QxB - 3.15	49.33	b	113.00	ab	51.11	abcd
14	QxB - 3.18	51.00	ab	95.33	b	47.07	d
15	QxB - 3.19	55.00	ab	101.33	ab	51.20	abcd
16	QxB - 4.3	55.67	ab	102.00	ab	52.25	ab
17	QxB - 4.3	57.00	ab	105.00	ab	46.77	e
18	QxB - 4.12	55.67	ab	100.67	ab	51.05	abcd
19	QxB - 4.13	55.33	ab	101.00	ab	49.93	abcde
20	QxB - 5.1	52.67	ab	100.67	ab	53.85	a
21	QxB - 5.1	63.33	a	113.00	ab	48.20	bcde
22	QxB - 5.4	60.00	ab	112.50	ab	47.41	cde
23	QxB - 5.8	55.67	ab	107.33	ab	50.13	abcde
24	Amarilla de Marangani	54.67	ab	104.67	ab	51.60	abc
25	MQPAS - 50	51.33	ab	103.00	ab	51.23	abcd

4.1.3 Efecto del estrés por altas temperaturas en el rendimiento y calidad

a. Rendimiento ($t\ ha^{-1}$)

En la Tabla 7 se presentan los rendimientos de grano observados en el material genético sometido al estrés de calor en la campaña de verano y se puede apreciar diferencias significativas en esta característica en los genotipos evaluados.

El genotipo testigo Amarilla de Maranganí alcanzó un rendimiento de $1.26\ t\ ha^{-1}$. Los genotipos que superaron significativamente el rendimiento del testigo fueron M4AM250 - 85 LM 17B (6), QxB - 3.14 (12) y M4AM250 - 96 LM 17B (7). Estos, alcanzaron rendimientos de 2.51 , 2.02 y $1.97\ t\ ha^{-1}$, respectivamente. Asimismo, los genotipos M4AM250 - 70 LM 17B (3), QxB - 4.3 (16), QxB - 5.4 (22), QxB - 4.12 (18), QxB - 5.1 (20), QxB - 5.8 (23) y MQPAS - 50 (25) alcanzaron rendimientos significativamente inferiores al del testigo, siendo estos de 1.08 , 1.05 , 0.90 , 0.85 , 0.77 , 0.66 y $0.54\ t\ ha^{-1}$, respectivamente (Figura 5).

Comparando estos rendimientos con los informados por el SIEA (MIDAGRI) se puede apreciar que algunas líneas avanzadas tienen rendimientos superiores al nacional aun en estrés de calor, siendo el promedio nacional en el año 2014 de $1\ 684\ kg\ ha^{-1}$ y en el año 2021 de $1\ 546\ kg\ ha^{-1}$. Sin embargo, no superan el rendimiento promedio más alto reportado en el Perú, el cual corresponde al departamento de Arequipa, donde se alcanzaron los $4\ 093\ kg\ ha^{-1}$ en el año 2014 y $3\ 731\ kg\ ha^{-1}$ en el año 2021.

Por otro lado, se ha encontrado una gran variación genotípica en el rendimiento de grano, con líneas que alcanzaron rendimientos de grano inferiores al testigo comercial. Esto coincide con lo reportado Lesjak y Calderini (2017) quienes encontraron que el rendimiento de la quinua disminuye entre 13 y 31 % cuando se alcanzan temperaturas nocturnas entre 20 a $22\ ^\circ C$ durante la floración y llenado de granos. En este experimento el rendimiento de los genotipos más sensibles a las altas temperaturas se redujo entre 14 y 57 % con respecto al rendimiento de la variedad comercial Amarilla de Maranganí. Por otro lado, Hinojosa et al. (2019) identificaron que los genotipos de quinua tolerantes al estrés por altas temperaturas son aquellos que tienen una homeostasis ROS más eficientes. Estos autores determinaron una relación inversa entre el contenido de peroxisomas y el rendimiento en la quinua ($r = -0.59$). Por este motivo, los genotipos que alcanzaron rendimientos más altos, posiblemente tengan una mayor producción de antioxidantes. Además, es probable que los genotipos con mayor rendimiento del experimento tengan una mayor expresión del gen CqHSHs10 el cuál

ha sido identificado como un indicador de respuesta al estrés por calor (Tashi et al., 2018). Asimismo, la transcripción del gen CqPEX11C ha sido relacionada con una mayor acumulación de ROS y su transcripción se relaciona negativamente con el rendimiento de grano (Hinojosa et al. 2019).

Tabla 7: Valores medios de Rendimiento de granos (t ha⁻¹) de líneas mutantes de quinua (*Chenopodium quinoa*) y líneas provenientes de cruzas interespecíficas de *Chenopodium quinoa* x *Chenopodium berlandieri* sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de siembra de verano del año 2020

Tratamiento	Genotipo	Rendimiento	
		t ha ⁻¹	Prueba Significación Tukey $\alpha= 0.05$
1	M4AM150 - 22 LM 17B	1.12	abc
2	M4AM250 - 62 LM 17B	1.16	abc
3	M4AM250 - 70 LM 17B	1.08	bc
4	M4AM250 - 72 LM 17B	1.44	abc
5	M4AM250 - 78 LM 17B	1.27	abc
6	M4AM250 - 85 LM 17B	2.51	a
7	M4AM250 - 96 LM 17B	1.97	ab
8	M3AM150 - 302	1.18	abc
9	M3AM250 - 580 B	1.50	abc
10	M3AM150 - 1005	1.77	abc
11	QxB - 3.8	1.49	abc
12	QxB - 3.14	2.02	ab
13	QxB - 3.15	1.54	abc
14	QxB - 3.18	1.93	abc
15	QxB - 3.19	1.31	abc
16	QxB - 4.3	1.05	bc
17	QxB - 4.3	1.38	abc
18	QxB - 4.12	0.85	bc
19	QxB - 4.13	1.18	abc
20	QxB - 5.1	0.77	bc
21	QxB - 5.1	1.40	abc
22	QxB - 5.4	0.90	bc
23	QxB - 5.8	0.66	bc
24	Amarilla de Maranganí	1.26	abc
25	MQPAS - 50	0.54	c

b. Componentes del rendimiento

El peso de mil granos del genotipo testigo fue de 1.87 gramos. Todos los genotipos evaluados obtuvieron mayor peso de mil granos que el testigo comercial Amarilla de Maranganí y con diferencias significativas de acuerdo a la prueba Tukey ($\alpha= 0.05$) (Tabla 8). Las líneas mutantes presentaron un rango de 1.96 a 2.66 g, sobresaliendo el mutante M4AM250-96 LM 17B (7) y M3AM250-1005 (10). La línea mutante MQPas-50 alcanzó un peso de mil granos igual a 2.09 g. Entre las líneas provenientes de las cruzas interespecíficas el rango vario de 2.21 a 3.06 g, sobresaliendo por el mayor peso QxB - 4.12 (18) y QxB - 3.19 (15), con valores de 3.06 y 3.03 g, respectivamente. Es probable que el menor peso de semillas de la variedad Amarilla de Maranganí se deba a la reducción del metabolismo del almidón y de la acumulación de sacarosa en las estructuras reproductivas. Las altas temperaturas reducen la actividad de la sacarosa fosfato sintasa, ADP-glucosa pirofosforilasa e invertasa, enzimas que intervienen en el metabolismo de azúcares (Hasanuzzaman *et al.*, 2013).

En la Tabla 8 se presentan los datos del número de granos por planta y se observan diferencias significativas entre estos valores (Tukey $\alpha= 0.05$). El genotipo testigo alcanzó el valor de 8 770 granos y en sus líneas mutantes vario de 3 680 a 15 235 granos por planta. Las líneas mutantes que superaron al testigo fueron M3AM250 - 580 B (9), M4AM250 - 78 LM 17B (5) y M4AM250 - 62 LM 17B (2), con valores de 15 235, 13 421 y 12 257 granos por planta, respectivamente. La línea M4AM250 - 70 LM 17B (3) alcanzó uno de los más bajos valores de número de granos por planta y bajo rendimiento. En el caso del mutante derivado de la variedad Pasankalla, la línea MQPAS – 50 (25) alcanzó el segundo valor más bajo de número de granos por planta y el menor rendimiento de grano.

Las líneas provenientes de cruzas interespecíficas variaron de 6 244 a 10 937 granos por planta, siendo QxB - 5.8 (23), QxB - 5.4 (22) los que alcanzaron menor número de granos por planta y menor rendimiento de grano en este grupo. Estos resultados coinciden con Tovar *et al.* (2019), quienes reportaron que el incremento de la temperatura de la planta redujo entre un 60 y 85 % el rendimiento de la quinua, como resultado de un menor número de granos por planta, el cual tuvo una reducción del 79 %. Estos mismos autores mencionan que la reducción del número de granos se debe a un menor porcentaje de fructificación de las flores. Además, determinaron que las flores de quinua permanecen cerradas durante el día en condiciones de estrés por calor. Este mecanismo de evitación permite proteger a las estructuras florales, pero reduce el rendimiento al limitar la dispersión de polen. Otro estudio explica que el incremento de la temperatura nocturna durante la floración reduce la

capacidad sumidero de las estructuras florales y por consecuencia su caída, en un proceso denominado ajuste de grano (Lesjak y Calderini, 2017).

Tabla 8: Componentes de rendimiento de líneas mutantes de quinua (*Chenopodium quinoa*) y líneas provenientes de cruces interespecíficas de *Chenopodium quinoa* x *Chenopodium berlandieri* sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de siembra de verano del año 2020

Tratamiento	Genotipo	Peso de mil granos		Número de granos	
		g	Prueba Tukey ($\alpha=0.05$)	Granos	Prueba Tukey ($\alpha=0.05$)
1	M4AM150 - 22 LM 17B	2.41	ab	3679.97	c
2	M4AM250 - 62 LM 17B	2.45	ab	12257.03	ab
3	M4AM250 - 70 LM 17B	2.38	ab	6251.86	bc
4	M4AM250 - 72 LM 17B	2.37	ab	7493.11	bc
5	M4AM250 - 78 LM 17B	2.26	ab	13421.32	ab
6	M4AM250 - 85 LM 17B	2.38	ab	9059.88	abc
7	M4AM250 - 96 LM 17B	2.66	ab	8985.74	abc
8	M3AM150 - 302	2.45	ab	6717.7	bc
9	M3AM250 - 580 B	1.96	ab	15235.24	a
10	M3AM150 - 1005	2.65	ab	9260.13	abc
11	QxB - 3.8	2.6	ab	8035.23	abc
12	QxB - 3.14	2.22	ab	10336.25	abc
13	QxB - 3.15	2.64	ab	9008.35	abc
14	QxB - 3.18	2.49	ab	7687.03	bc
15	QxB - 3.19	3.03	a	6244.19	bc
16	QxB - 4.3	2.44	ab	8106.82	abc
17	QxB - 4.3	2.15	ab	10936.92	abc
18	QxB - 4.12	3.06	a	7796.98	abc
19	QxB - 4.13	2.53	ab	7421.07	bc
20	QxB - 5.1	2.47	ab	8013.9	abc
21	QxB - 5.1	2.63	ab	7673.18	bc
22	QxB - 5.4	2.65	ab	6514.22	bc
23	QxB - 5.8	2.52	ab	7207.32	bc
24	AMARILLA MARANGANI	1.87	b	8770.21	abc
25	MQPAS - 50	2.09	ab	6071.41	bc

c. Contenido de proteína del grano (%)

En la Tabla 9 se presentan los datos del contenido de proteínas de los granos de los genotipos estudiados. El testigo Amarilla de Maranganí presentó 13.62 % de proteínas y este valor difiere significativamente solo con cuatro líneas estudiadas (Tukey $\alpha=0.05$). Esto difiere de lo reportado por Lesjak y Calderini (2017), quienes encontraron que las altas temperaturas no afectan el porcentaje de proteína del grano de quinua.

En el grupo de líneas mutantes el rango varió de 10.93 a 14.12 por ciento, correspondiendo el valor más bajo a la línea M4AM250 - 70 LM 17B (3) y el más alto a la línea M4AM250 - 85 LM 17B (6) y existiendo diferencias significativas entre estos valores. La línea mutante MQPas-50 (25) tuvo 12.44 % de proteína en el grano. En el grupo de líneas provenientes de las cruces interespecíficas el valor varió de 11.0 a 13.65 %, el valor más bajo fue detectado en QxB - 4.12 (18) y el más alto en QxB - 4.13 (19).

Las líneas con menor porcentaje de proteínas fueron QxB - 4.12 (18) y M4AM250 - 70 LM 17B (3), con porcentajes de proteína de 11.00 y 10.93 %, respectivamente y fueron de los genotipos con menor rendimiento. Las líneas con mayor porcentaje de proteínas fueron M4AM250 - 85 LM 17B (6), M4AM250 - 62 LM 17B (2), M3AM150 - 302 (8) y M3AM150 - 1005 (10). Las líneas 6 y 10 también alcanzaron altos rendimientos, de 2.51 y 1.77 t ha⁻¹, respectivamente. En cambio, las líneas 2 y 8 alcanzaron bajos rendimientos, de 1.16 y 1.18 t ha⁻¹, respectivamente.

Lesjak y Calderini (2017) reportaron que el incremento del porcentaje de proteína está directamente relacionado con el aumento del peso de grano, pero no con el rendimiento. Estos mismos autores encontraron que el número de granos por planta es el componente de mayor relación con el rendimiento. Esto coincide con algunos genotipos que alcanzaron alto porcentaje de proteínas, pero rendimientos bajos, debido a un menor número de granos por planta, como en el caso de la línea M3AM150 - 302 (8). Estos resultados sugieren que los mecanismos por los que la quinua incrementa el porcentaje de proteínas son diferentes a los mecanismos por los que obtiene un alto rendimiento.

La semilla de quinua tiene mayor contenido de proteína y fibra, y menor contenido de grasas y carbohidratos, asimismo, la proteína es el principal componente que rige la calidad del grano (Matías et al., 2021). El incremento del porcentaje de proteínas está influenciado por el metabolismo del nitrógeno durante la fase de llenado de granos (Barnabás et al., 2001). Las líneas con mayor porcentaje de proteínas tienen mayor capacidad para absorber

nitrógeno, como lo mencionan Hinojosa et al. (2019), quienes sostienen que la quinua puede ajustarse osmóticamente para incrementar la absorción de agua y nutrientes, principalmente en la fase de llenado de granos. Asimismo, Matías et al. (2021) encontraron que el contenido de nitrógeno en la quinua, en años calurosos, con temperaturas de entre 20 a 35 °C durante la floración fue mayor que en años fríos, donde se alcanzaron temperaturas de entre 12 y 30 °C durante floración. Mientras que en el caso del calcio se encontró menor concentración en años más calurosos.

La acumulación máxima de proteína y azúcares en el grano están directamente relacionadas con el número de células del endospermo y el tamaño final de las células (Barnabás et al. 2008). Se ha demostrado en diferentes cultivos que las altas temperaturas afectan el número de células del endospermo. En el maíz el estrés por altas temperaturas de 35 °C durante 4 a 6 días en el momento de la fase mitótica del ciclo celular del endospermo inhibe la entrada de las células mitóticas en el ciclo de la endoreduplicación y reduce el peso final de grano (Engelen-Eigles et al., 2001). En la cebada se encontró que el estrés por calor de 35 °C, durante 5 días, en el período de llenado de granos, provoca la degradación de las reservas de almacenamiento del endospermo (Wallwork et al., 1998).

Es probable que los genotipos de quinua M4AM250 - 85 LM 17B (6) y M3AM150 – 1005 (10) se ajusten osmóticamente en respuesta al calor para incrementar la absorción de agua y nutrientes, asimismo, las semillas de estos genotipos, posiblemente obtuvieron en sus períodos iniciales de formación, una mayor actividad mitótica del endospermo, lo que repercute en una mayor demanda de nitrógeno y acumulación de proteína por consecuencia.

Tabla 9: Contenido de proteína del grano (%) de líneas mutantes de quinua (*Chenopodium quinoa*) y líneas provenientes de cruzas interespecíficas de *Chenopodium quinoa* x *Chenopodium berlandieri* sometidas a estrés por altas temperaturas, durante la campaña de siembra de verano del año 2020

Tratamiento	Genotipos	Proteína de granos	
		%	Sig
1	M4AM150 - 22 LM 17B	13.63	ab
2	M4AM250 - 62 LM 17B	14.06	a
3	M4AM250 - 70 LM 17B	10.93	b
4	M4AM250 - 72 LM 17B	13.73	ab
5	M4AM250 - 78 LM 17B	13.37	ab
6	M4AM250 - 85 LM 17B	14.12	a
7	M4AM250 - 96 LM 17B	12.97	ab
8	M3AM150 - 302	13.98	a
9	M3AM250 - 580 B	13.50	ab
10	M3AM150 - 1005	13.80	ab
11	QxB - 3.8	11.20	ab
12	QxB - 3.14	13.20	ab
13	QxB - 3.15	11.41	ab
14	QxB - 3.18	12.00	ab
15	QxB - 3.19	13.30	ab
16	QxB - 4.3	13.30	ab
17	QxB - 4.3	13.19	ab
18	QxB - 4.12	11.00	b
19	QxB - 4.13	13.65	ab
20	QxB - 5.1	13.51	ab
21	QxB - 5.1	13.64	ab
22	QxB - 5.4	13.02	ab
23	QxB - 5.8	12.68	ab
24	Amarilla de Maranganí	13.62	ab
25	MQPAS - 50	12.44	ab

4.1.4 Análisis combinado del comportamiento agronómico en condiciones de estrés y sin estrés por calor

Observando los valores promedios de las siembras de experimentos de verano e invierno realizadas en la presente investigación, se puede apreciar que los caracteres agronómicos de altura de planta, biomasa aérea, índice de cosecha y peso de mil granos presentaron diferencias significativas cuando se compararon en condiciones de estrés y sin estrés (Tabla 10). El tratamiento con estrés por altas temperaturas aumentó la altura de planta en aproximadamente 65 % en comparación con el tratamiento sin estrés. La biomasa total de la planta en condiciones de estrés incrementó en 143 % en comparación con el tratamiento sin estrés. Diversos estudios sostienen que el crecimiento vegetativo de la quinua aumenta linealmente con el incremento de la temperatura hasta una temperatura crítica de 40/24 °C, momento en el cual la biomasa aérea empieza a reducirse (Yang et al., 2016; Bunce, 2017; Hinojosa et al., 2018).

El rendimiento promedio en condiciones de estrés fue de 1.33 t ha⁻¹ menor a los 1.53 t ha⁻¹ alcanzado por las plantas sin estrés, sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticas significativas. Probablemente debido a que el material experimental proviene de varias selecciones en condiciones de verano por lo que tiene mayor tolerancia al calor. La reducción del rendimiento en condiciones de estrés se explica por un menor índice de cosecha y menor peso de mil granos en comparación con los alcanzados en condiciones sin estrés. Esto ocurre debido a que las etapas más susceptibles de la quinua al estrés por calor son la floración y llenado de granos (Hinojosa et al., 2018). Asimismo, algunos autores mencionan que el menor peso de mil granos y menor número de granos por planta en la quinua es consecuencia de un mayor número de inflorescencias sin semilla, presencia de semillas vacías, reabsorción del endospermo, e inhibición de la dehiscencia de anteras en las flores (Bernabás et al., 2008; Hasanuzzaman et al., 2013; Lestaj y Calderini, 2017)

Tabla 10: Valores medios de rendimiento (t ha⁻¹), altura de planta (cm), biomasa (g planta⁻¹), Índice de cosecha (%), Peso de mil Granos (g), Numero de Granos y porcentaje de proteína de granos (%) en promedio de líneas mutantes de quinua (*Chenopodium quinoa*) y líneas provenientes de cruza interespecíficas de *Chenopodium quinoa* x *Chenopodium berlandieri* en siembras de verano (estrés de calor) y siembras de invierno (sin estrés de calor) en condiciones de La Molina. Campaña 2020

Variables	Con estrés de calor	Sin estrés de calor
Rendimiento (t ha ⁻¹)	1.33 a	1.53 a
Altura (cm)	181.55 a	109.73 b
Biomasa (gr)	167.68 a	69.14 b
Índice de cosecha (%)	27.59 b	29.85 a
Peso de mil granos (g)	2.45 b	3.28 a
Número de granos	8 188 a	14 111 a
Porcentaje de proteína (%)	13.01 a	12.78 a

Si bien no se observó diferencias significativas en el rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés, se encontró una gran variación genotípica en el rendimiento de grano (Tabla 7). Se puede apreciar un rendimiento de 2.51 t ha⁻¹ en la línea mutante M4AM250 - 85 LM 17B (6) derivada de la variedad Amarilla de Maranganí con un rendimiento de 1.26 t en el mismo experimento. De igual modo otra línea sobresaliente fue QxB - 3.14 (12) proveniente de la crusa interespecífica de *Chenopodium quinoa* y *Chenopodium berlandieri*, que alcanzó un rendimiento de 2.02 t ha⁻¹.

Esta variación genotípica también se expresó en las características morfológicas, fisiológicas, en los componentes de rendimiento y calidad de grano de la quinua. Esto coincide con lo reportado por Peterson y Murphy (2015), quienes sostienen que en la quinua existen diferencias varietales en los grados de tolerancia al estrés por calor. Asimismo, Bunce et al. (2017) encontraron resultados similares, donde la alta temperatura puede aumentar, disminuir o no afectar el rendimiento de la quinua, dependiendo del genotipo. Probablemente, la variación genotípica del comportamiento de la quinua se debe a diferencias en el nivel de asincronía en la formación y llenado de granos y el porcentaje de flores hermafroditas y pistiladas en las diferentes líneas avanzadas evaluadas en el presente

estudio, lo que permite reducir el número de unidades florales a la exposición al estrés (Gómez y Aguilar, 2016).

En general, se puede apreciar que la quinua tiene modificaciones en morfología y fisiología por efecto del calor o las altas temperaturas. Se observaron incrementos de hojas, tallos y en la altura de planta, dando lugar a una mayor biomasa. Por otro lado, también se observó reducción del rendimiento, componentes del rendimiento (peso de mil granos y el número de granos por planta) e índice de cosecha promedio de los 25 genotipos estudiados.

Es importante señalar que no hubo diferencias entre el promedio del rendimiento de todos los genotipos en condiciones de estrés y sin estrés. No obstante, se encontró una diferencia marcada en la respuesta individual de los genotipos al estrés por altas temperaturas en los grupos de líneas avanzadas obtenidas por inducción de mutaciones de la variedad Amarilla de Maranganí y el grupo proveniente de las cruzas interespecíficas de *Chenopodium quinoa* x *Chenopodium berlandieri*.

Los genotipos M4AM250 - 85 LM 17B (6), QxB - 3.14 (12) y M4AM250 - 96 LM 17B (7) fueron los de mayor rendimiento. Sin embargo, se puede apreciar que logran alcanzar los mejores rendimientos por efecto de caracteres morfológicos y fisiológicos diferentes relacionados a mecanismos de tolerancia al calor probablemente diferentes. El genotipo QxB - 3.14 (12), presenta un alto número de granos por planta, uno de los más altos valores de biomasa, uno de los mayores valores de grados SPAD, con un alto valor de índice de cosecha y fue uno de los de menor altura. El genotipo M4AM250 - 85 LM 17B (6) alcanzó un alto valor de número de granos por planta y fue uno de los genotipos que más demoró en alcanzar la antesis floral y el llenado de granos. El genotipo M4AM250 - 96 LM 17B (7), alcanzó un alto valor de peso de mil granos y un alto número de granos por planta. Este genotipo, fue el segundo de mayor ramificación secundaria, es decir, obtuvo un mayor número de brotes productivos, a diferencia del genotipo 6 que obtuvo una muy baja ramificación secundaria.

4.2 IDENTIFICACIÓN DE LÍNEAS AVANZADAS DE GENOTIPOS DE *chenopodium sp* CON TOLERANCIA AL CALOR EMPLEANDO ÍNDICES DE TOLERANCIA AL ESTRÉS DE CALOR.

4.2.1 Determinación de los índices de estrés

En la Tabla 11 y 12 se presentan los valores de los índices de estrés de calor evaluadas, esta información permite analizar el comportamiento del material genético frente al estrés de calor.

Tabla 11: Valores de índices de susceptibilidad y tolerancia (SSI: índice de susceptibilidad al estrés, TOL: índice de tolerancia al estrés, MP: productividad promedio, STI: índice de tolerancia al estrés, GMP: promedio geométrico, HM: media armónica, YI: índice de rendimiento, YSI: índice de estabilidad del rendimiento, Ys: rendimiento en condiciones de estrés y Yp: rendimiento en condiciones sin estrés) al estrés de calor de 25 líneas avanzadas de mutantes y de cruzas interespecíficas de quinua. Campaña 2022

Genotipo	Ys	Yp	TOL	MP	GMP	HM	SSI	STI	YI	YSI
1	1.12	1.53	0.42	1.33	1.31	1.29	2.12	0.73	0.73	0.73
2	1.16	1.38	0.22	1.27	1.26	1.26	1.25	0.68	0.76	0.84
3	1.08	1.45	0.37	1.27	1.25	1.24	1.97	0.67	0.71	0.75
4	1.44	1.44	0.00	1.44	1.44	1.44	0.00	0.88	0.94	1.00
5	1.27	1.30	0.03	1.29	1.29	1.29	0.18	0.71	0.83	0.98
6	2.51	1.48	-1.03	1.99	1.93	1.86	-5.46	1.59	1.64	1.70
7	1.97	1.60	-0.37	1.78	1.77	1.76	-1.79	1.35	1.29	1.23
8	1.18	1.33	0.14	1.26	1.25	1.25	0.84	0.67	0.77	0.89
9	1.50	1.65	0.15	1.58	1.57	1.57	0.69	1.06	0.98	0.91
10	1.77	1.96	0.19	1.87	1.86	1.86	0.76	1.49	1.16	0.90
11	1.49	1.56	0.07	1.52	1.52	1.52	0.35	0.99	0.97	0.96
12	2.02	2.11	0.08	2.07	2.06	2.06	0.31	1.83	1.32	0.96
13	1.54	1.52	-0.02	1.53	1.53	1.53	-0.12	1.01	1.01	1.02
14	1.93	1.68	-0.25	1.81	1.80	1.80	-1.16	1.39	1.27	1.15
15	1.31	1.83	0.52	1.57	1.55	1.53	2.20	1.03	0.86	0.72
16	1.05	1.44	0.39	1.25	1.23	1.22	2.13	0.65	0.69	0.73
17	1.38	1.75	0.37	1.56	1.55	1.54	1.66	1.03	0.90	0.79
18	0.85	1.44	0.58	1.15	1.11	1.07	3.17	0.53	0.56	0.59
19	1.18	1.36	0.19	1.27	1.27	1.26	1.07	0.69	0.77	0.86
20	0.77	1.69	0.91	1.23	1.14	1.06	4.22	0.56	0.51	0.46
21	1.40	1.58	0.18	1.49	1.49	1.49	0.87	0.95	0.92	0.89
22	0.90	1.23	0.34	1.07	1.05	1.04	2.13	0.47	0.59	0.73
23	0.66	1.36	0.70	1.01	0.95	0.89	4.00	0.39	0.43	0.49
24	1.26	1.82	0.56	1.54	1.51	1.49	2.41	0.98	0.82	0.69
25	0.54	0.70	0.16	0.62	0.62	0.61	1.77	0.16	0.36	0.77

Tabla 12: Valores de índices de susceptibilidad y tolerancia (SDI: Índice de tolerancia al estrés, DI: índice de resistencia, RDY: índice de disminución relativa del rendimiento, ATI: índice de tolerancia abiótica, SSPI: Índice de porcentaje de susceptibilidad al estrés, K1STI: índice de tolerancia al estrés modificado 1, K2STI: índice de producción en estrés y sin estrés, RDI: índice relativo de sequía, Ys: rendimiento en condiciones de estrés y Yp: rendimiento en condiciones sin estrés) al estrés de calor de 25 líneas avanzadas de mutantes y cruzas interespecíficas de quinua.

Genotipo	Ys	Yp	SDI	DI	RDY	ATI	SSPI	K1STI	K2STI	RDI
1	1.12	1.53	0.27	0.61	27.17	0.63	13.64	1.01	0.70	0.84
2	1.16	1.38	0.16	0.73	15.98	0.32	7.20	0.81	0.75	0.96
3	1.08	1.45	0.25	0.61	25.29	0.53	12.00	0.90	0.66	0.86
4	1.44	1.44	0.00	1.08	0.00	0.00	0.00	0.88	1.16	1.15
5	1.27	1.30	0.02	0.93	2.30	0.04	0.98	0.73	0.91	1.12
6	2.51	1.48	-0.70	3.20	-69.98	-2.28	-33.82	0.93	3.55	1.95
7	1.97	1.60	-0.23	1.82	-22.92	-0.75	-12.00	1.10	2.18	1.41
8	1.18	1.33	0.11	0.79	10.80	0.21	4.69	0.75	0.79	1.02
9	1.50	1.65	0.09	1.03	8.89	0.26	4.80	1.17	1.27	1.05
10	1.77	1.96	0.10	1.20	9.69	0.41	6.22	1.65	1.77	1.04
11	1.49	1.56	0.04	1.07	4.50	0.12	2.29	1.04	1.25	1.10
12	2.02	2.11	0.04	1.46	3.96	0.20	2.73	1.90	2.31	1.10
13	1.54	1.52	-0.02	1.18	-1.54	-0.04	-0.76	0.99	1.34	1.16
14	1.93	1.68	-0.15	1.67	-14.85	-0.52	-8.18	1.21	2.11	1.32
15	1.31	1.83	0.28	0.71	28.23	0.92	16.91	1.44	0.97	0.82
16	1.05	1.44	0.27	0.57	27.25	0.56	12.87	0.89	0.62	0.83
17	1.38	1.75	0.21	0.81	21.33	0.66	12.22	1.31	1.07	0.90
18	0.85	1.44	0.41	0.38	40.60	0.74	19.09	0.88	0.41	0.68
19	1.18	1.36	0.14	0.76	13.69	0.27	6.11	0.80	0.78	0.99
20	0.77	1.69	0.54	0.27	54.15	1.20	29.89	1.22	0.34	0.53
21	1.40	1.58	0.11	0.94	11.18	0.30	5.78	1.07	1.11	1.02
22	0.90	1.23	0.27	0.49	27.30	0.41	11.02	0.65	0.45	0.83
23	0.66	1.36	0.51	0.24	51.34	0.76	22.91	0.80	0.25	0.56
24	1.26	1.82	0.31	0.65	30.95	0.98	18.44	1.42	0.89	0.79
25	0.54	0.70	0.23	0.32	22.75	0.11	5.24	0.21	0.17	0.89

El análisis de correlación de Pearson determinó los índices más efectivos para ser usados como criterio de selección de genotipos en ambientes con estrés y sin estrés por altas temperaturas (Figura 3). Los índices que muestran una correlación positiva significativa con el rendimiento de grano en condiciones sin estrés (Yp) son; MP (r = 0.809), GMP (r = 0.799), HM (r = 0.786), STI (r = 0.759), YI (r = 0.551) y K1STI (r = 0.985). Los índices que muestran una correlación positiva significativa con el rendimiento de grano en condiciones de estrés son MP (r = 0.936), GMP (r = 0.939), HM (r = 0.937), STI (r = 0.947), YSI (r = 0.868), DI (r = 0.936), K1STI (r = 0.537), K2STI (r = 0.978), RDI (r = 0.868); mientras que, los índices que tienen una fuerte correlación negativa son TOL (r = - 0.803), SSI (r = - 0.868), SDI (r = - 0.868), RDY (r = - 0.868), ATI (r = - 0.735), SSPI (r = - 0.803). Los índices que presentan una elevada relación positiva significativa con el rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés son los más adecuados para la selección de genotipos. Estos índices son MP, GMP y HM.

	ver	inv	SSI	STI	GMP	MP	TOL	HM	YI	YSI	SDI	DI	RDY	ATI	SSPI	K1STI	K2STI	RDI
ver	1	0.551**	-0.868***	0.945***	0.939***	0.936***	-0.803***	0.937***	1	0.868***	-0.868***	0.936***	-0.868***	-0.735***	-0.803***	0.537**	0.978***	0.868***
inv		1	-0.07	0.759***	0.799***	0.809***	0.055	0.786***	0.551**	0.07	-0.07	0.28	-0.07	0.133	0.055	0.985***	0.462*	0.07
SSI			1	-0.671***	-0.648***	-0.641***	0.988***	-0.651***	-0.868***	-1	1.000***	-0.957***	1.000***	0.955***	0.988***	-0.056	-0.893***	-1.000***
STI				1	0.987***	0.985***	-0.588**	0.984***	0.945***	0.671***	-0.671***	0.795***	-0.671***	-0.504*	-0.588**	0.769***	0.907***	0.671***
GMP					1	0.997***	-0.552**	0.998***	0.939***	0.648***	-0.648***	0.769***	-0.648***	-0.459*	-0.552**	0.785***	0.877***	0.648***
MP						1	-0.542**	0.991***	0.936***	0.641***	-0.641***	0.778***	-0.641***	-0.462*	-0.542**	0.793***	0.883***	0.641***
TOL							1	-0.559**	-0.803***	-0.988***	0.988***	-0.920***	0.988***	0.975***	1.000***	0.061	-0.841***	-0.988***
HM								1	0.937***	0.651***	-0.651***	0.758***	-0.651***	-0.453*	-0.559**	0.775***	0.866***	0.651***
YI									1	0.868***	-0.868***	0.936***	-0.868***	-0.735***	-0.803***	0.537**	0.978***	0.868***
YSI										1	-1	0.957***	-1	-0.955***	-0.988***	0.056	0.893***	1
SDI											1	-0.957***	1.000***	0.955***	0.988***	-0.056	-0.893***	-1.000***
DI												1	-0.957***	-0.911***	-0.920***	0.264	0.974***	0.957***
RDY													1	0.955***	0.988***	-0.056	-0.893***	-1
ATI														1	0.975***	0.145	-0.812***	-0.955***
SSPI															1	0.061	-0.841***	-0.988***
K1STI																1	0.460*	0.056
K2STI																	1	0.893***
RDI																		1

Método de correlación de Pearson (p < 0.001, *****/p < 0.01, ****/p < 0.05, ***)

Figura 2: Coeficiente de correlación de Pearson (p < 0.00, “**” / p < 0.01, “***” / p < 0.05, “**”), del rendimiento en condiciones de estrés (ver) y sin estrés (inv) por altas temperaturas, con respecto a 16 diferentes índices de susceptibilidad y tolerancia al estrés**

4.2.2 Análisis de componentes principales de los índices estrés

Se realizó el análisis de componentes principales basado en la matriz de correlación de los índices de estrés y de los genotipos probados según su rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés (Figura 4). Los ejes PCA 1 y PCA 2 del biplot justifican el 99.05 % de la variación total, y distinguen los índices en tres diferentes grupos. En el primer grupo (Grupo A) se encuentran los índices que permiten identificar los genotipos con más bajos

rendimientos en condiciones de estrés y sin estrés, estos son SSI, RDY, SDI, TOL, SSPI y ATI. En el segundo grupo (Grupo B) se encuentra el índice que permite identificar los genotipos con más altos rendimientos sólo en condiciones sin estrés, este índice es K1STI. En el tercer grupo (Grupo C) se encuentran los índices que permiten identificar los genotipos con más altos rendimientos sólo en condiciones de estrés, estos son MP, GMP, HM, STI, YI, K2STI, DI, RDI, y YSI. Los índices del grupo A, identificaron a los genotipos MQPAS – 50 (25), QxB - 5.4 (22), QxB - 5.8 (23), QxB - 4.12 (18), QxB - 4.3 (16), M4AM250 – 62 LM 17B (2), M3AM150 - 302 (8) y M4AM250 - 78 LM 17B (5) como aquellos que presentan bajos rendimientos en condiciones de estrés y sin estrés. El índice K1STI del grupo B, identificó a los genotipos QxB - 3.14 (12), M3AM150 – 1005 (10), QxB - 3.19 (15), Amarilla maranganí (24), QxB - 4.3 (17) y QxB - 5.1 (20) como aquellos que presentan alto rendimiento en condiciones sin estrés. Los índices del grupo C determinaron que los genotipos con mayor rendimiento en condiciones de estrés son el M4AM250 - 85 LM 17B (6), QxB - 3.14 (12), M4AM250 - 96 LM 17B (7), QxB - 3.18 (14) y M3AM150 – 1005 (10).

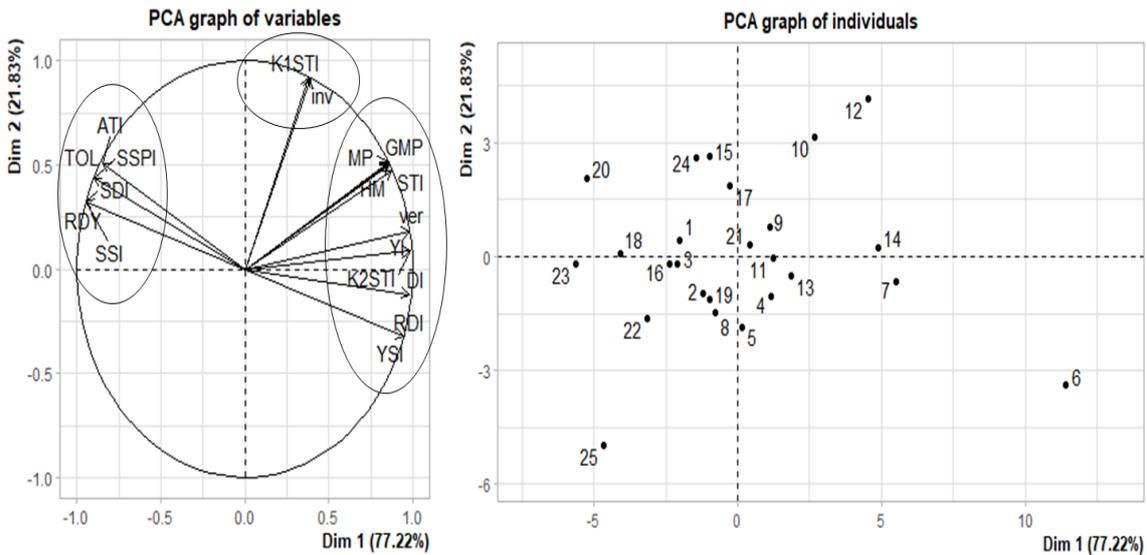


Figura 3: Análisis de componentes principales (PCA) para los índices de estrés (Izquierda), y distribución de los genotipos (Derecha) en el PCA

4.2.3 Análisis de conglomerados de los índices de estrés

El análisis de conglomerados agrupó a los genotipos en cuatro categorías en función a los índices. Estas categorías son genotipos tolerantes, genotipos semitolerantes, genotipos semisensibles y genotipos sensibles (Figura 5). Los genotipos M4AM250 - 96 LM 17B (7),

QxB - 3.18 (14), M3AM150 – 1005 (10) y QxB - 3.14 (12) se consideran como genotipos tolerantes, porque tienen altos rendimientos en condiciones de estrés y sin estrés, asimismo, presentan los índices MP, GMP, HM y STI más elevados. En los genotipos semitolerantes solo se ubicó el M4AM250 – 85 LM 17B (6), porque sólo presenta altos rendimientos en condiciones de estrés, e índices RDI y YSI más elevados. Los genotipos semisensibles son M3AM250 - 580 B (9), QxB - 3.8 (11), QxB - 3.15 (13), QxB - 5.1 (21), QxB - 3.19 (15), QxB - 4.3 (17) y AMARILLA MARANGANI (24), M4AM150 - 22 LM 17B (1), M4AM250 - 70 LM 17B (3), M4AM250 - 62 LM 17B (2), M3AM150 – 302 (8), M4AM250 - 72 LM 17B (4), M4AM250 - 78 LM 17B (5), QxB - 4.3 (16), QxB - 4.13 (19) y QxB - 5.4 (22), porque presentan no tan altos rendimientos en condiciones de estrés y sin estrés. Por último, los genotipos sensibles son QxB - 4.12 (18), QxB - 5.8 (23), QxB - 5.1 (20) y MQPAS – 50 (25), porque presentan bajos rendimientos en condiciones de estrés y sin estrés.

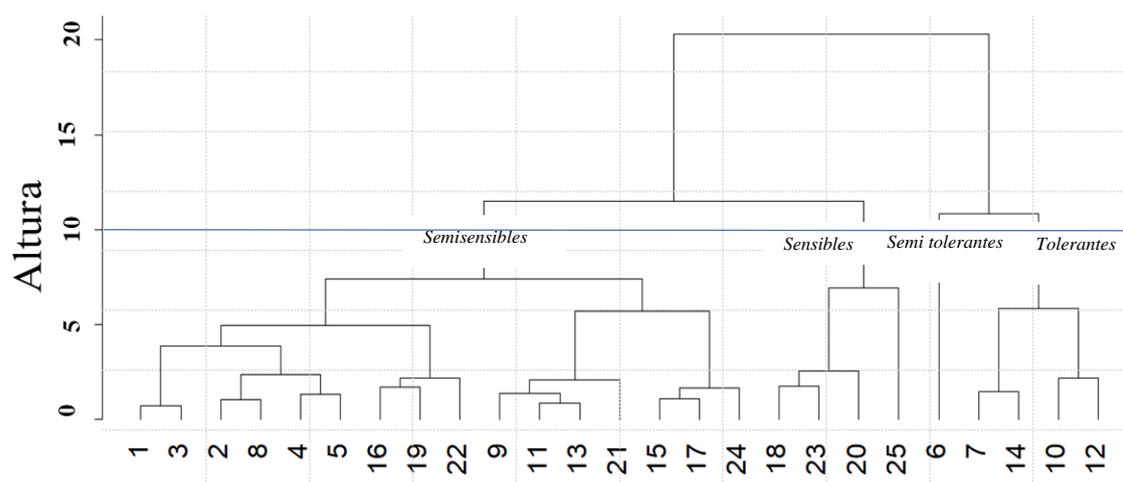


Figura 4: Dendrograma del rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés por altas temperaturas de 25 genotipos de quinua, en función al método Ward

4.2.4 Análisis tridimensional de los índices de estrés

Se realizaron gráficos tridimensionales basados en el rendimiento en condiciones sin estrés (inv), el rendimiento en condiciones de estrés (ver) y los índices de estrés MP y GMP (Figura 6). Se han utilizado estos índices porque se correlacionan positivamente con el rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés, y explican el alto rendimiento de las líneas clasificadas como tolerantes. Se puede observar que las líneas M4AM250 - 96 LM 17B (7), QxB - 3.18 (14), M3AM150 – 1005 (10) y QxB - 3.14 (12) y M4AM250 – 85 LM 17B (6) son los más aptos para ser utilizados en programas de mejoramiento genético que permita el desarrollo

de quinuas tolerantes al estrés por calor. Estos índices han sido empleados en otras especies para determinar la tolerancia a estreses abióticos como el que informa Sharafi et al. (2013), que evaluó veinte líneas de invierno (*Hordeum vulgare* L.) y concluyó que los índices de tolerancia pueden emplearse para identificar genotipos tolerantes con buen rendimiento y tolerantes a la sequía.

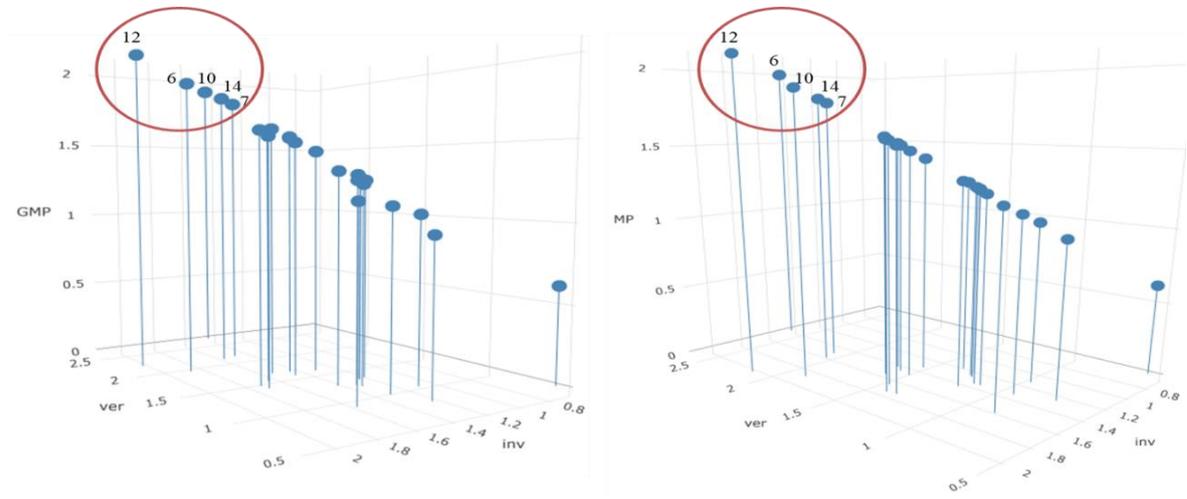


Figura 5: Análisis de gráficos tridimensionales entre GMP y MP, con respecto al rendimiento en condiciones de estrés (ver) y al rendimiento en condiciones sin estrés (inv) de 25 genotipos de quinua

V. CONCLUSIONES

- Las líneas avanzadas mutantes M4AM250 - 96 LM 17B (7) y M4AM250 - 85 LM 17B (6), con mayor estabilidad del rendimiento, presentan mecanismos de tolerancia al calor asociados a una mayor formación de número de granos por planta, ya sea por una prolongación de la fase reproductiva o por una mayor ramificación de la planta. En cambio, las líneas avanzadas provenientes de cruzas interespecíficas entre *Chenopodium quinoa* y *Chenopodium berlandieri* como QxB - 3.14 (12), también presenta mecanismos de tolerancia al calor asociado a un mayor número de granos por planta, pero debido a una mayor eficiencia fisiológica de la planta, ya que presenta un mayor nivel de índice de clorofila (grados SPAD), un alto valor de índice de cosecha, y una menor altura y biomasa de planta. De esta manera, el presente estudio muestra la alta variación genotípica en la tolerancia al estrés por calor de la quinua y su potencial para el desarrollo de variedades tolerantes al calor que puedan cultivarse en la costa peruana.
- Las altas temperaturas afectan la morfología, fisiología, el rendimiento y la calidad de los genotipos estudiados en forma diferencial tanto a las líneas mutantes como a las derivadas de las cruzas interespecíficas: observándose en ambos grupos, genotipos con mejor comportamiento en condiciones de estrés.
- Los índices MP, GMP, HM y STI son los que tienen mayor probabilidad de éxito en la selección de genotipos tolerantes al calor. Asimismo, estos índices permitieron identificar a los genotipos M4AM250 - 85 LM 17B (6), M4AM250 - 96 LM 17B (7), QxB - 3.18 (14), M3AM150 - 1005 (10) y QxB - 3.14 (12) como los de mayor estabilidad de rendimiento en condiciones de estrés y sin estrés.

VI. RECOMENDACIONES

- Las líneas avanzadas mutantes QxB - 3.14 (12) y QxB - 3.18 (14) y las líneas avanzadas de cruzas interespecíficas M4AM250 – 85 LM 17B (6), M4AM250 - 96 LM 17B (7) y M3AM150 – 1005 (10) deben ser parte de los programas de mejoramiento genético orientados a la obtención de variedades tolerantes al estrés por calor. Estas se deben evaluar en localidades de la costa peruana con mayores temperaturas durante el verano que las que registran en la Molina.
- Es importante realizar estudios fisiológicos orientados a la identificación de genotipos con homeostasis ROS más eficientes, principalmente, en las estructuras florales. Asimismo, realizar estudios genéticos orientados a la identificación y expresión de las proteínas de choque térmico de bajo peso molecular (smHSP).
- El estudio de la tolerancia al calor en la quinua permite identificar posibles estrategias para inducir la termotolerancia al calor en los cultivos. Aplicar tratamientos que induzcan una mayor conductancia estomática y un mayor tamaño de estomas, permitirá incrementar la evapotranspiración del cultivo en condiciones de estrés por calor. Asimismo, tratamientos que reduzcan el estrés oxidativo en las fases de desarrollo floral, son claves para enfrentar este tipo de estrés.

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeselmani, M., Deshmukh, P., y Sairam, R. (2009). High temperature stress tolerance in wheat genotypes: role of antioxidant defense enzymes. *Acta Agronomica Hungarica*, 57(1), 1-14.
- Antezana F., E. M. (2019). *Respuesta de quinua (Chenopodium quinoa) al estrés de sequía y calor bajo condiciones de La Molina*. [Tesis para optar el título de Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional Agraria La Molina].
- Argentel Martínez, L., Garatuza Payán, J., Armendáriz Ontiveros, M. M., Yépez González, E. A., Arredondo Moreno, J. T., y González Aguilera, J. (2017). Estrés térmico en cultivo del trigo. Implicaciones fisiológicas, bioquímicas y agronómicas. *Cultivos Tropicales*, 38(1), 57-67.
- Asada, K. (2006). Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant physiology*, 141(2), 391-396.
- Balfagón Sanmartín, D. (2016). Participación del ABA en la respuesta de las plantas a la combinación de sequía y calor. [Tesis para optar el título de Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional Agraria La Molina]. Repositorio institucional. <http://hdl.handle.net/10234/165376>
- Bazile, D., Bertero, H. D., y Nieto, C. (2014). Estado del arte de la quinua en el mundo en 2013. *Chile-Francia: CIRAD-FAO*. p.1-27.
- Barnabás, B., Jäger, K., y Fehér, A. (2008). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell & Environment*, 31(1), 11-38.
- Becker, V. I., Goessling, J. W., Duarte, B., Caçador, I., Liu, F., Rosenqvist, E., y Jacobsen, S. E. (2017). Combined effects of soil salinity and high temperature on photosynthesis and growth of quinoa plants (*Chenopodium quinoa*). *Functional plant biology*, 44(7), 665-678.

- Bhargava, A., Shukla, S., y Ohri, D. (2006). *Chenopodium quinoa* — an Indian perspective. *Industrial crops and products*, 23(1), 73-87.
- Bois, J. F., Winkel, T., Lhomme, J. P., Raffaillac, J. P., y Rocheteau, A. (2006). Response of some Andean cultivars of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to temperature: effects on germination, phenology, growth and freezing. *European Journal of Agronomy*, 25(4), 299-308.
- Brooks, N., y Adger, N. W. (2003). Country level risk measures of climate-related natural disasters and implications for adaptation to climate change. *Tyndall Centre Working Paper* 26.
- Bunce, J. (2017). Variation in yield responses to elevated CO₂ and a brief high temperature treatment in quinoa. *Plants*, 6(3), 26.
- Castro-Nava, S., Mireles-Rodríguez, E., y García-Girón, J. M. (2016). Termoestabilidad de la membrana y tolerancia a calor en variedades de *Saccharum* spp. *Agroproductividad*, 9(11), 89-94.
- Chaves-Barrantes, N. F., y Gutiérrez-Soto, M. V. (2017). Respuestas al estrés por calor en los cultivos. I. Aspectos moleculares, bioquímicos y fisiológicos. *Agronomía Mesoamericana*, 237-253.
- Chakraborty, U., y Pradhan, D. (2011). High temperature-induced oxidative stress in *Lens culinaris*, role of antioxidants and amelioration of stress by chemical pre-treatments. *Journal of Plant Interactions*, 6(1), 43-52.
- Choi, H., y Oh, E. (2016). PIF4 integrates multiple environmental and hormonal signals for plant growth regulation in *Arabidopsis*. *Molecules and cells*, 39(8), 587.
- Cortijo, S., Charoensawan, V., Brestovitsky, A., Buning, R., Ravarani, C., Rhodes, D., Noort, J., Jaeger, K., y Wigge, P. A. (2017). Transcriptional regulation of the ambient temperature response by H2A. Z nucleosomes and HSF1 transcription factors in *Arabidopsis*. *Molecular plant*, 10(10), 1258-1273.
- Dell, M., Jones, B. F., y Olken, B. A. (2008). *Climate change and economic growth: Evidence from the last half century* (No. w14132). National Bureau of Economic Research.

- Engelen-Eigles, G., Jones, R. J., y Phillips, R. L. (2001). DNA endoreduplication in maize endosperm cells is reduced by high temperature during the mitotic phase. *Crop science*, 41(4), 1114-1121.
- Fernandez, G.C.J. 1992. Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. In: Kuo C.G. (Ed.), *Proceedings of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and Other Food Crops in Temperature and Water Stress*, Publication, Tainan, Taiwan.
- Fischer, R.A. y Maurer, R. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars: 1. Grain yield response. *Aust. J. Agric. Res.*, 29: 897-912.
- Franklin, K. A., Lee, S. H., Patel, D., Kumar, S. V., Spartz, A. K., Gu, C., Ye, S., Yu, P., Breen, G., Cohen, J., Wigge, P. A., y Gray, W. (2011). Phytochrome-interacting factor 4 (PIF4) regulates auxin biosynthesis at high temperature. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(50), 20231-20235.
- Fuentes, F., y Bhargava, A. (2011). Morphological analysis of quinoa germplasm grown under lowland desert conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 197(2), 124-134.
- Gómez, L., y Aguilar, E. (2016). Guía de cultivo de la quinua. *Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Universidad Nacional Agraria La Molina*, 2, 17-18.
- González, J. A., Buedo, S. E., Bruno, M., y Prado, F. E. (2017). Quantifying cardinal temperature in Quinoa (*Chenopodium quinoa*) cultivars. *Lilloa*, 54, 179-194.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M., Roychowdhury, R., y Fujita, M. (2013). Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(5), 9643-9684.
- Higashi, Y., y Saito, K. (2019). Lipidomic studies of membrane glycerolipids in plant leaves under heat stress. *Progress in lipid research*, 100990.
- Hinojosa, L., Sanad, M. N., Jarvis, D. E., Steel, P., Murphy, K., y Smertenko, A. (2019). Impact of heat and drought stress on peroxisome proliferation in quinoa. *The Plant Journal*, 99(6), 1144-1158.

- Hinojosa, L., Matanguihan, J. B., y Murphy, K. M. (2019). Effect of high temperature on pollen morphology, plant growth and seed yield in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Journal of agronomy and crop science*, 205(1), 33-45.
- Hinojosa, L., González, J. A., Barrios-Masias, F. H., Fuentes, F., y Murphy, K. M. (2018). Quinoa abiotic stress responses: A review. *Plants*, 7(4), 106.
- Hirich, A., Choukr-Allah, R., y Jacobsen, S. E. (2014). Quinoa in Morocco—effect of sowing dates on development and yield. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 200(5), 371-377.
- Jacobsen, S. E., Mujica, A., y Jensen, C. R. (2003). The resistance of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to adverse abiotic factors. *Food Reviews International*, 19(1-2), 99-109.
- Jacobsen, S. E., y Risi, J. (2001). Distribución geográfica de la quinua fuera de los países Andinos. *Quinua (Chenopodium quinoa Willd.)—Ancestral cultivo andino, alimento del presente y futuro*. FAO, UNA-Puno, CIP, Santiago, Chile, 56-70.
- Jacobsen, S. E., y Bach, A. P. (1998). The influence of temperature on seed germination rate in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd. *Seed Science and Technology (Switzerland)*, 26(2), 515-523.
- Jarvis, D. E., Ho, Y. S., Lightfoot, D. J., Schmöckel, S. M., Li, B., Borm, T. J., Ohyanagi, H., Mineta, K., Michell, C., Saber, N., Kharbatia, N., Rupper, R., Sharp, A., Dally, N., Boughton, B., Woo, Y., Gao, G., Schijlen, E. G. W., Guo, X., Momin, A. A., Negrao, S., Babili, S. A., Gehring, C., Roessner, U., Jung, C., Murphy, K., Arold, S. T., Gojobori, T., Linden, G. V. D., Loo, E. N. V., Jellen, E. N., Maughan, P. J., y Tester, M. (2017). The genome of *Chenopodium quinoa*. *Nature*, 542(7641), 307.
- Jung, J. H., Domijan, M., Klose, C., Biswas, S., Ezer, D., Gao, M., Khattak, A. K., Box, M. S., Charoensawan, V., Cortijo, S., Kumar, M., Grant, A., Locke, J. C. W., Schafer, E., Jaeger, K. E., y Wigge, P. A. (2016). Phytochromes function as thermosensors in Arabidopsis. *Science*, 354(6314), 886-889.
- Kamrani, M., Hoseini, Y., y Ebadollahi, A. (2018). Evaluation for heat stress tolerance in durum wheat genotypes using stress tolerance indices. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 64(1), 38-45.

- Khan, A. D. E. E. L., Khaliq, I., Ahmad, M., Ahmed, H. G. M. D., Khan, A. G., y Farooq, M. S. (2018). Comparative performance of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) through heat stress indices. *Pak. J. Bot*, 50(2), 481-488.
- Kumar, S., Gupta, D., y Nayyar, H. (2012). Comparative response of maize and rice genotypes to heat stress: status of oxidative stress and antioxidants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34(1), 75-86.
- Lesjak, J., y Calderini, D. F. (2017). Increased night temperature negatively affects grain yield, biomass and grain number in Chilean quinoa. *Frontiers in Plant Science*, 8, 352.
- Li, B., Gao, K., Ren, H., y Tang, W. (2018). Molecular mechanisms governing plant responses to high temperatures. *Journal of integrative plant biology*, 60(9), 757-779.
- Liu, H. C., Liao, H. T., y Charng, Y. Y. (2011). The role of class A1 heat shock factors (HSFA1s) in response to heat and other stresses in *Arabidopsis*. *Plant, Cell & Environment*, 34(5), 738-751.
- Lorrain, S., Allen, T., Duek, P. D., Whitelam, G. C., y Fankhauser, C. (2008). Phytochrome-mediated inhibition of shade avoidance involves degradation of growth-promoting bHLH transcription factors. *The Plant Journal*, 53(2), 312-323.
- Mamedi, A., Tavakkol Afshari, R., y Oveisi, M. (2017). Cardinal temperatures for seed germination of three quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars. *Iranian crop science*, 48(Carta especial), 89-100.
- Maughan, P. J., Chaney, L., Lightfoot, D. J., Cox, B. J., Tester, M., Jellen, E. N., y Jarvis, D. E. (2019). Mitochondrial and chloroplast genomes provide insights into the evolutionary origins of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Scientific reports*, 9(1), 185.
- Mohammadi, R. (2020). The use of a combination scoring index to improve durum productivity under drought stress. *Experimental Agriculture*, 56(2), 161-170.
- Montaño, E. A. R., Torres, D. Á., y Pulido, J. G. (2006). Componente nutricional de diferentes variedades de quinua de la región andina. *Avances Investigación en Ingeniería*, 5 (2006), pp. 86-97.

- Mujica, A. (2004). La quínoa Indígena, Características e historia. *La Kinwa Mapuche, Recuperación de un Cultivo para la Alimentación*, 22-42.
- Mujica, Á., Izquierdo, J., Marathee, J. P., y Capítulo, I. (2001). Origen y descripción de la quinua. *Quinua (Chenopodium quinoa Willd.): Ancestral cultivo andino, alimento del presente y futuro*. Editores. Mujica, A., Jacobsen, SE, Izquierdo, J., Marathee, JP). *FAO, UNA, Puno, CIP. Santiago de Chile*, 9-29.
- Mujica, A., y Jacobsen, S. E. (1988). Agrobiodiversidad de las Aynokas de quinua (*Chenopodium quinoa Willd.*) y la seguridad Alimentaria. *Proc. Seminario Taller Agrobiodiversidad en la región andina y amazónica*, 23-25.
- Nieto, C., López-Salmerón, V., Davière, J. M., y Prat, S. (2015). ELF3-PIF4 interaction regulates plant growth independently of the evening complex. *Current Biology*, 25(2), 187-193.
- Núñez, L. (1974). *La agricultura prehistórica en los Andes meridionales*. Editorial Orbe.
- Oh, E., Zhu, J. Y., Bai, M. Y., Arenhart, R. A., Sun, Y., y Wang, Z. Y. (2014). Cell elongation is regulated through a central circuit of interacting transcription factors in the Arabidopsis hypocotyl. *elife*, 3, e03031.
- Peterson, A. J., y Murphy, K. M. (2015). Quinoa cultivation for temperate North America: considerations and areas for investigation. *Quinoa: Improvement and sustainable production*, 173-192.
- Pires, J. L. (2017). *Avaliação do comportamento agronómico da quinoa (Chenopodium quinoa Willd), em diferentes regimes hídricos e níveis de fertilização azotada, nas condições agroecológicas de Trás-os-Montes* (Doctoral dissertation).
- Poudel, P. B., Poudel, M. R., y Puri, R. R. (2021). Evaluation of heat stress tolerance in spring wheat (*Triticum aestivum L.*) genotypes using stress tolerance indices in western region of Nepal. *Journal of Agriculture and Food Research*, 5, 100179.
- Prasad, P. V., Bheemanahalli, R., y Jagadish, S. K. (2017). Field crops and the fear of heat stress—opportunities, challenges and future directions. *Field Crops Research*, 200, 114-121.
- Pulvento, C., Riccardi, M., Lavini, A., d'Andria, R., Iafelice, G., y Marconi, E. (2010). Field trial evaluation of two chenopodium quinoa genotypes grown under rain-fed

conditions in a typical Mediterranean environment in South Italy. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 196(6), 407-411.

Reyes-López, D., Quiroz-Valentín, J., Kelso-Bucio, H. A., Huerta-Lara, M., Avendaño-Arrazate, C. H., y Lobato-Ortiz, R. (2015). Caracterización estomática de cinco especies del género *Vanilla*. *Agronomía Mesoamericana*, 26(2), 237-246.

Rosielle, A. A., y J. Hamblin. 1981. Theoretical Aspects of Selection for Yield in Stress and Non-Stress Environment1. *Crop Sci.* 21:943-946.

Salisbury, F., y Ross, C. (2000). Fisiología vegetal: desarrollo de las plantas y fisiología ambiental. *España: Thomson editores Paraninfo, SA*, 573-574.

Sareen, S., Tyagi, BS, Tiwari, V. y Sharma, I. (2012). Estimación de la respuesta de líneas sintéticas de trigo al estrés por calor terminal utilizando índices de estrés. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 4 (10), 97.

Sita, K., Sehgal, A., Hanumantha Rao, B., Nair, R. M., Vara Prasad, P. V., Kumar, S., ... y Nayyar, H. (2017). Food legumes and rising temperatures: effects, adaptive functional mechanisms specific to reproductive growth stage and strategies to improve heat tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1658.

Sharafi, S., Ghassemi, G., Mohammadi, S, Lak, Shahram y Behzad, S. 2013. Evaluation of Barley Genotypes (*Hordeum vulgare* L.) by drought tolerance indices and multivariate analysis. *International Journal of Biosciences (IJB)*, 4(7), 117-129.

Stern, N., y Stern, N. H. (2007). *The economics of climate change: The Stern review*. Cambridge University press.

Taiz, L., y Zeiger, E. (2013). *Plant Physiology*. Editora Artemed Porto Alegre. Brasil.

Tashi, G., Zhan, H., Xing, G., Chang, X., Zhang, H., Nie, X., y Ji, W. (2018). Genome-wide identification and expression analysis of heat shock transcription factor family in *Chenopodium quinoa* Willd. *Agronomy*, 8(7), 103.

Torreblanca, N. N. (2015). La quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) alternativa de seguridad alimentaria para zonas desérticas. *Ciencia & Desarrollo*, (19), 19-24.

Torres Vásquez, J. M. (2019). Caracterización de poblaciones F₃ provenientes de cruzamientos entre especies del género *Chenopodium* en condiciones de La

- Molina. [Tesis para optar el título de Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional Agraria La Molina].
- Uhle, M. (1922). Fundamentos étnicos y arqueología de Arica y Tacna. 2^a ed. *Imprenta Universidad Central*, Quito.
- Vabulas, R. M., Raychaudhuri, S., Hayer-Hartl, M., y Hartl, F. U. (2010). Protein folding in the cytoplasm and the heat shock response. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 2(12), a004390.
- Vargas, P. (2009). El cambio climático y sus efectos en el Perú. *Documento de trabajo*, (2009-14).
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., y Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: An overview *Environmental and Experimental Botany*, 61(3), 199-223.
- Wallwork, M. A. B., Jenner, C. F., Logue, S. J., y Sedgley, M. (1998). Effect of high temperature during grain-filling on the structure of developing and malted barley grains. *Annals of botany*, 82(5), 587-599.
- Wei, Z., Yuan, T., Tarkowská, D., Kim, J., Nam, H. G., Novák, O., He, K., Gou, X., y Li, J. (2017). Brassinosteroid biosynthesis is modulated via a transcription factor cascade of COG1, PIF4, and PIF5. *Plant physiology*, 174(2), 1260-1273.
- Wilson, H. D. (1990). Quinoa and relatives (*Chenopodium* sect. *Chenopodium* subsect. *Celluloid*). *Economic Botany*, 44(3), 92.
- Yang, A., Akhtar, S. S., Amjad, M., Iqbal, S., y 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.
- Yang, J., Lin, R., Sullivan, J., Hoecker, U., Liu, B., Xu, L., Deng, X., y Wang, H. (2005). Light regulates COP1-mediated degradation of HFR1, a transcription factor essential for light signaling in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 17(3), 804-821.