

Caracterización y evaluación del germoplasma nativo de quínoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) del Noroeste Argentino en base a atributos morfológicos y agronómicos

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Ramiro Néstor Curti

Licenciado en Ciencias Biológicas-Universidad Nacional de Salta – 2009

Lugar de trabajo: Cátedra de Producción Vegetal (FA-UBA)



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Héctor Daniel Bertero

Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Sergio Jorge Bramardi

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional del Comahue)

Magister Scientiae en Biometría (Universidad de Buenos Aires)

Doctor Programa de Estadística (Universidad Politécnica de Valencia)

JURADO DE TESIS

JURADO

Elsa Lucila Camadro

Ingeniera Agrónoma (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Magister Scientiae (University of Wisconsin)

Doctor of Philosophy (University of Wisconsin)

JURADO

Fernanda Gabriela González

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias. Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Liliana Mónica Giussani

Licenciada en Ciencias. Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 19 de MARZO de 2014

A Mechi y Jazmín

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a todos aquellos que de alguna manera hicieron posible que condujera y finalizara la presente tesis:

A mi director de tesis Daniel Bertero y consejero de estudios Sergio Bramardi, por su guía, paciencia, todas sus enseñanzas y sus invalorable aportes a mi formación académica. También a Alberto Andrade por facilitarme los medios y materiales que hicieron posible este trabajo.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCYT) y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por los fondos brindados para que esta tesis pudiera desarrollarse.

Al jurado de la tesis por sus valiosas sugerencias que ayudaron a mejorar el formato final del presente manuscrito.

A mi compañera incondicional Mercedes por todo el apoyo ofrecido durante estos años.

A mi hermana Vero por abrirme las puertas de su casa.

A la familia Cari por abrirme las puertas de su casa y permitirme realizar la mayor parte de los ensayos de esta tesis en su rastrojo. Especialmente a Emergilda Cari por haberme acogido en su casa y a Mónica Cuevas por ayudarme con las tareas de mantenimiento de los ensayos que conduje en Calete.

A Raúl Viveros por su disposición para llevar a cabo algunos de los ensayos de esta tesis y a su familia por la amable hospitalidad que tuvieron para recibirme en Colanzulí.

A Sabri Costa Tártara por su permanente compañerismo y por toda la ayuda ofrecida durante el transcurso de la escritura de esta tesis, además por prestar oído a mis inquietudes y por las discusiones entorno a la domesticación de quínoa.

Al staff del Departamento de Producción Vegetal por permitirme disponer de un lugar de trabajo para que pudiera desarrollar la escritura de este manuscrito y especialmente a Ricardo Ruiz por su cálido recibimiento y permanente compañerismo.

A Andrés Martín, Nacho Alzueta, Guille García y Giovanni Tovar por las discusiones que mantuvimos durante el transcurso de la escritura de esta tesis y por todas las cosas que compartimos.

A Abelardo de la Vega por su disposición para discutir algunos métodos de análisis y resultados de esta tesis.

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Ramiro Néstor Curti

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA PRESENTE**TESIS DOCTORAL**

- Curti, R.N., Andrade, A.J., Bramardi, S., Velázquez, B., Bertero, H.D. 2012. Ecogeographic structure of phenotypic diversity in cultivated populations of quinoa from Northwest Argentina. *Ann. Appl. Biol.* 160: 114–125.
- Curti, R.N., de la Vega, A.J., Andrade, A.J., Bramardi, S.J., Bertero, H.D., 2014. Multi-environmental evaluation for grain yield and its physiological determinants of quinoa genotypes across Northwest Argentina. *Field Crops Res.* 166: 46-57.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	viii
ÍNDICE DE TABLAS	xii
ÍNDICE DE FIGURAS	xvi
ABREVIATURAS UTILIZADAS	xx
Resumen	xxiv
Abstract	xxvi
Capítulo 1	1
Introducción general	1
1.1 Importancia de la quínoa y situación de sus recursos fitogenéticos	2
1.2 Respuesta del tiempo a floración a la temperatura y el fotoperíodo	4
1.3 Patrones de interacción genotipo por ambiente para rendimiento en grano en quínoa	6
1.4 Objetivos	9
1.4.1 Objetivo general	9
1.4.2 Objetivos específicos	9
1.5 Hipótesis	10
1.6 Estructura de la tesis	10
Capítulo 2	12
Caracterización morfo-fenológica del germoplasma nativo de quínoa (<i>Chenopodium quinoa</i> Willd.) del Noroeste Argentino	12
2.1 Introducción	13
2.2 Materiales y Métodos	15
2.2.1 Área de estudio	15
2.2.2 Material vegetal	17
2.2.3 Sitio experimental	20

2.2.4	Descriptores	20
2.2.5	Análisis estadísticos	23
2.3	Resultados	24
2.3.1	Descriptores cuantitativos	24
2.3.2	Descriptores cualitativos	33
2.3.3	Asociación entre la caracterización cuantitativa y cualitativa: test de Mantel	35
2.4	Discusión	35
2.5	Conclusiones	41
Capítulo 3		42
Efecto de la fecha de siembra y extensión del fotoperíodo sobre la floración en 11 genotipos nativos de quínoa del Noroeste Argentino		42
3.1	Introducción	43
3.2	Materiales y Métodos	48
3.2.1	Ensayos conducidos en el NOA	48
3.2.2	Ensayos de extensión artificial del fotoperíodo	49
3.2.3	Análisis estadísticos	52
3.2.4	Ensayos de extensión artificial del fotoperíodo	56
3.3	Resultados	58
3.3.1	Ensayos conducidos en el NOA	58
3.3.2	Ensayos de extensión artificial del fotoperíodo	66
3.4	Discusión	77
3.4.1	Congruencia entre las respuestas detectadas a campo y bajo condiciones semi-controladas	77
3.4.2	Variabilidad genotípica en las temperaturas de base	80
3.4.3	Efectos del fotoperíodo sobre el desarrollo fásico y el filocrono	82

3.4.4	Variabilidad en la respuesta de la duración de fases a la temperatura y el fotoperíodo: adaptación fototermal	84
3.5.	Conclusiones	88
Capítulo 4		90
Evaluación multi-ambiental de genotipos nativos de quínoa para rendimiento en grano en diferentes ambientes del Noroeste Argentino		90
4.1	Introducción	91
4.2	Materiales y Métodos	97
4.2.1	Genotipos y sitios evaluados	97
4.2.2	Características de los ensayos	101
4.2.3	Análisis estadísticos	102
4.3	Resultados	107
4.3.1	Componentes de varianza	108
4.3.2	Análisis de patrones	108
4.3.3	Bases fisiológicas de los efectos genotípicos y de interacción G × A para rendimiento de grano	118
4.4.	Discusión	126
4.5.	Conclusiones	136
Capítulo 5		138
Discusión y conclusiones generales		138
5.1	Contexto de la problemática abordada	139
5.2	Magnitud y estructura de la variabilidad morfo-fenológica del germoplasma nativo de quínoa del NOA	141
5.3	Caracterización de la respuesta a la temperatura y el fotoperíodo	143
5.4	Patrones de interacción genotipo por ambiente	147

Referencias

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1. Datos de pasaporte de las 34 poblaciones nativas de quínoa del Noroeste Argentino caracterizadas en el presente trabajo.	18
Tabla 2.2. Descriptores usados para la caracterización del germoplasma de <i>C. quinoa</i> del NOA (adaptado de IBPGR 1981).	22
Tabla 2.3. Estadísticos de tendencia central y dispersión para cada descriptor cuantitativo (n=34).	25
Tabla 2.4. Coeficientes de correlación de Pearson entre descriptores cuantitativos.	26
Tabla 2.5. Variación de los descriptores cuantitativos entre los grupos reconocidos por el ACP y el análisis de conglomerado. Para cada descriptor cuantitativo se expresa la media \pm 1 error estándar.	30
Tabla 2.6. Variación en descriptores cualitativos para los grupos reconocidos en el ACooP. Para cada descriptor se expresa la frecuencia relativa del estado comparado en paréntesis. Descriptores binarios ((ej. axilas pigmentadas: 1,00 (presente) indica que el 100% de las poblaciones del grupo presentaron axilas pigmentadas)); multiestados nominales ((ej. color de estrías: 0,75 (rojo) indica que el 75% de las poblaciones presentaron axilas de color rojo)) y ordinales ((ej. densidad de la panoja: 0,92 (compacta) indica que el 92% de las poblaciones presentaron panojas compactas, etc.)).	37
Tabla 3.1. Datos de pasaporte, grupo de adaptación genotípico y condiciones climáticas del lugar de origen de las poblaciones evaluadas en el NOA y en los tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo.	50

- Tabla 3.2. Valores de fotoperíodo medio, temperatura mínima, máxima, y media diaria explorados durante la fase emergencia-floración por las poblaciones de quínoa en el rango de fechas de siembra de la primera (2008/2009) y segunda (2009/2010) estación de crecimiento. 60
- Tabla 3.3. Análisis de la varianza de los efectos del modelo [3.1] sobre la duración del tiempo a floración (días). 61
- Tabla 3.4. Comparaciones de medias entre las 11 poblaciones de quínoa para cada fecha de siembra (Fs) resultante de los análisis de la varianza realizados para cada fecha de siembra por separado. Para cada población se presenta la media \pm 1 error estándar de la duración del tiempo a floración. Medias con una letra en común (comparación entre filas dentro de una columna) no difieren estadísticamente ($P \geq 0,05$). La media (M) y el rango de variación (R) se presentan por fecha de siembra (en la parte inferior) y genotipo (a la derecha). 62
- Tabla 3.5. Regresiones lineales para la relación entre la tasa de desarrollo a floración y temperatura media (T_m) del período entre emergencia y floración de las 11 poblaciones. Los parámetros térmicos [temperatura base (T_b en °C) y tiempo térmico (TT en °C día)] se calcularon a partir de los coeficientes de regresión. 65
- Tabla 3.6. Número de hojas en YFV, floración y aparecidas en la fase reproductiva (YFV-floración), duración en tiempo térmico de la fase reproductiva y valores estimados de filocrono ($T_b = 2$ °C) para las seis poblaciones bajo los tres tratamientos de fotoperíodo: natural (FN), extensión a 15 (Fp 15) y 18 (Fp 18) horas respectivamente. 71

Tabla 3.7. Parámetros de caracterización de la respuesta al fotoperíodo para la duración de la fase E-YFV y filocrono de las poblaciones evaluadas en los tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo.	74
Tabla 3.8. Coeficientes de correlación de Pearson entre los datos de pasaporte, las variables climáticas del lugar de origen de las poblaciones y los parámetros de respuesta al fotoperíodo derivados de los ajustes lineales (Tabla 3.7) para seis poblaciones evaluadas en los tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo.	76
Tabla 4.1. Grupo de origen genotípico y caracteres agronómicos de las 12 poblaciones de quínoa evaluados durante dos campañas agrícolas (2008/2009 y 2009/2010) en tres localidades del NOA. Los valores agronómicos para rendimiento en grano, biomasa aérea, índice de cosecha, número y peso de granos corresponden a las medias de seis ensayos y para el tiempo a floración a las medias de cinco ensayos.	99
Tabla 4.2. Ambientes de evaluación del NOA donde se condujeron los ensayos con el conjunto de 12 poblaciones de quínoa. Las características agronómicas representan las medias de 11 poblaciones para la campaña agrícola 2008/2009 y de 12 poblaciones para la campaña 2009/2010.	100
Tabla 4.3. Estimaciones de los componentes de varianza (\pm error estándar) de los efectos genotípicos y de interacción $G \times A$ para los seis atributos fenotípicos analizados.	108
Tabla 4.4. Caracteres agronómicos de los cuatro grupos genotipos resultantes del análisis de conglomerados de la matriz estandarizada de los BLUPs para rendimiento en grano.	111

Tabla 4.5. Scores de componentes, variables latentes e *Y-loadings* (variables dependientes) para las 12 poblaciones de quínoa evaluados en los seis ambientes. Se muestran además los *X-loadings* y porcentajes de varianza explicados por los dos primeros factores del PLS para las covariables X.

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1. Origen geográfico de las 34 poblaciones de *C. quinoa* caracterizadas en este capítulo. Modelo de elevación digital de la región del NOA con datos del SRTM (The Shuttle Radar Topography Mision, Farr et al. 2007). En el cuadro superior se muestra la ubicación de la región del NOA en los Andes Centrales de Sudamérica. También se muestran los países vecinos, las serranías de Santa Victoria y Zenta y los valles secos de la Quebrada de Humahuaca y los Valles Calchaquíes (Sa. Corresponde a la abreviación de Serranía). 16
- Figura 2.2. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (AC). 28
- Figura 2.3. Ordenación de las poblaciones de quínoa en los dos primeros componentes principales del ACP. (●) poblaciones de altiplano; (○) poblaciones de la zona de transición; (■) poblaciones de los valles secos y (□) poblaciones de los valles húmedos de acuerdo al análisis de conglomerados (AC). Sobre cada CP se muestran las cargas de los descriptores con mayor poder discriminación. 32
- Figura 2.4. Ordenación de las poblaciones de quínoa sobre las dos primeras coordenadas del análisis de coordenadas principales junto con el árbol de recorrido mínimo superpuesto. Los tres grupos reconocidos en este análisis están encerrados por círculos y nombrados de acuerdo al origen de las poblaciones. La población CHEN 452 está ubicada en la misma posición que la 458. 34
- Figura 3.1. (A) Relación entre la tasa de desarrollo de una fase ($1/D$, donde D es el número de días hasta completar dicha fase) y las temperaturas medias (adaptado de Ritchie y Ne Smith, 1991) y (B) efecto del

fotoperíodo sobre la duración de una fase (ej. desde emergencia a floración) bajo temperatura constante en una planta de día corto. (Adaptado de Major y Kiniry 1991).

44

Figura 3.2. Variación estacional de las precipitaciones (mm, barras), temperaturas máxima, media y mínima (°C) y fotoperíodo (horas) durante la primera (izquierda) y segunda (derecha) estación de crecimiento.

59

Figura 3.3. Duración relativa del tiempo a floración (en días) de cinco poblaciones de quínoa en relación a la población de menor duración (CHEN 426) sobre el rango de fechas de siembra.

63

Figura 3.4. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados de la duración del tiempo a floración sobre el rango de fechas de siembra. Se indica la línea de corte y los grupos reconocidos.

64

Figura 3.5. Relación entre la tasa de desarrollo a floración y la temperatura media explorada durante la fase emergencia-floración para dos poblaciones (CHEN 212 y 426) de respuesta contrastante.

66

Figura 3.6. Evolución de la temperatura media diaria y el fotoperíodo natural en función de los días desde emergencia para los ensayos de extensión artificial del fotoperíodo. Se muestran los tratamientos de extensión del fotoperíodo para comparación.

67

Figura 3.7. Duración de la fase E-YFV en tiempo térmico para las seis poblaciones evaluadas en los tratamientos de extensión artificial de fotoperíodo: natural (Fp Natural), extensión de fotoperíodo a 15 (Fp 15) y 18 (Fp 18) horas, respectivamente. Barras con letra en común no son significativamente diferentes ($P > 0,05$).

68

- Figura 3.8. Ajuste bilineal para la dinámica de aparición de hojas en función del tiempo térmico hasta floración para la población CHEN 60 bajo el tratamiento de extensión de fotoperíodo de 15 horas (Fp 15). Ecuación ajustada [3.4] ($R^2 = 0,99^{**}$). 69
- Figura 3.9. Relación entre el número de hojas aparecidas y el tiempo térmico ($T_b = 2 \text{ }^\circ\text{C}$) desde la aparición del primer par de hojas verdaderas hasta floración de dos poblaciones representativas del rango de respuesta bajo los tratamientos de extensión del fotoperíodo. (A) CHEN 426, (B) 212 y (C) comparación entre ambos para el tratamiento de fotoperíodo Fp 15 horas. Se expresan los errores estándar de la media. Las fechas indican el momento de yema floral visible (YFV). Para CHEN 426 (Fig. A) se muestra una fecha dado que las diferencias fueron menores entre tratamientos. 72
- Figura 4.1. Clasificación jerárquica de (A) las 12 poblaciones de quinoa de acuerdo a la respuesta relativa de los BLUPs de rendimiento de grano en los seis ensayos y (B) de los seis ambientes de acuerdo a su forma de discriminar patrones de rendimiento para las 12 poblaciones evaluadas. 112
- Figura 4.2. BLUPs estandarizados por ambiente para rendimiento en grano (A), biomasa aérea (B), índice de cosecha (C), número (D) y peso de granos (E) de los cuatro grupos genotípicos en función de los dos grupos ambientales, ambos clasificados por análisis de agrupamiento (Figura 4.1A y B). 115
- Figura 4.3. Biplot del 1^{er} y 2^{do} componente principal de los BLUPs estandarizado por ambiente para rendimiento en grano de las 12 poblaciones de quinoa evaluados en seis ambientes. Las poblaciones

son representadas por puntos y los ambientes por vectores. Los símbolos de los puntos indican el grupo genotípico de respuestas relativas de rendimiento surgido del análisis de conglomerados (Figura 4.1A).

117

Figura 4.4. Asociación entre BLUPs de componentes fisiológicos (rendimiento, tiempo a floración, biomasa aérea e índice de cosecha) de las 12 poblaciones de quinoa en los grupos ambientales: Altiplano (A1) Fig. A-E; y Valles interandinos (A2) Fig. F-J. Los diferentes símbolos indican la pertenencia al mismo grupo genotípico de respuesta relativa para rendimiento a lo largo del conjunto de ambientes (Fig. 4.1A).

120

Figura 4.5. Asociación entre BLUPs de componentes numéricos (rendimiento, tiempo a floración, número y peso de grano) de las 12 poblaciones de quinoa en los grupos ambientales: Altiplano (A1) Fig. A-E; y Valles interandinos (A2) Fig. F-J. Los diferentes símbolos indican la pertenencia al mismo grupo genotípico de respuesta relativa para rendimiento a lo largo del conjunto de ambientes (Fig. 4.1A).

121

Figura 4.6. Tri-plot de la correlación entre la matriz BLUPs de interacción $G \times A$ para rendimiento en grano de 12 poblaciones y seis ambientes versus la matriz BLUPs de cinco covariables genotípicas (biomasa aérea, índice de cosecha, número y peso de grano y duración de tiempo a floración).

123

ABREVIATURAS UTILIZADAS

Abreviatura	Significado
NOA	Noroeste de Argentina
FA-UBA	Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires
SRTM	Shuttle Radar Topography Mission
CHEN#	Denominación de entrada de las poblaciones de quínoa al Banco Base de Germoplasma, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)
IBPGR	International Board for Plant Genetic Resources (corrientemente, Bioversity International)
ACP	Análisis de Componentes Principales
AC	Análisis de Conglomerados
ACooP	Análisis de Coordenadas Principales
ARM	Árbol de Recorrido Mínimo
DS	Desvío Estándar
CV	Coefficiente de Variación
DT	Diámetro del tallo
NR	Número de ramas
FHS	Forma de la hoja superior
ND	Número de dientes
LP	Longitud del pecíolo de la hoja basal
LH	Longitud de la hoja basal
AH	Ancho de la hoja basal
LPA	Longitud de la panoja
LGL	Longitud del glomérulo

LCT	Longitud de los cotiledones
LHP	Longitud del hipocótilo
SE	Días desde siembra a emergencia
SBFV	Días desde siembra a botón floral visible
SFL	Días desde siembra a floración
SMF	Días desde siembra a madurez fisiológica
AP	Altura de planta
DG	Diámetro de grano
G#	Grupo Genotípico
CP	Componente Principal
BFV	Botón Floral Visible
RAPDs	Amplificación al azar de ADN polimórfico
USDA	Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América
CIP-FAO	Centro Internacional de la Papa de la Organización Mundial para la Agricultura y la Alimentación
T_b	Temperatura base
T_{opt}	Temperatura óptima
F_u	Fotoperíodo umbral
F_c	Fotoperíodo crítico
D	Número de días hasta completar dicha fase
FIF	Fase Inducida al Fotoperíodo
SFp	Sensibilidad al Fotoperíodo
M_f	Duración mínima del filocrono
TMCH	Temperatura media del cuarto más húmedo del año

PTCH	Precipitación acumulada total del cuarto más húmedo del año
ESTPRE	Estacionalidad de la precipitación
FN	Fotoperíodo Natural
Fp 15	Extensión artificial del fotoperíodo a 15 horas
Fp 18	Extensión artificial del fotoperíodo a 18 horas
PAR	Radiación Fotosintéticamente Activa
T_m	Temperatura media
F_p	Fotoperíodo
TT	Tiempo térmico
E	Emergencia
YFV	Yema Floral Visible
E-YFV	Fase Emergencia-Yema Floral Visible
NH	Número de Hojas
TTap	Tiempo térmico a la aparición del primer par de hojas verdaderas
Fs	Fecha de siembra
D_M	Duración mínima de la fase Emergencia -Yema Floral Visible
SFp E-YFV	Sensibilidad al fotoperíodo para duración de la fase Emergencia-Yema Floral Visible
SFp Filo	Sensibilidad al fotoperíodo para el filocrono
$G \times A$	Interacción Genotipo \times Ambiente
BLUPs	<u>B</u> est <u>L</u> inear <u>U</u> nbiased <u>P</u> redictors (Mejores Predictores Insesgados Lineales)

BLUEs	<u>B</u> est <u>L</u> inear <u>U</u> nbiased <u>E</u> stimators (Mejores Estimadores Insegados Lineales)
AP	Abra Pampa
CLZ	Colanzulí
KLT	Calete
BDHI	Base de Datos Hidrológica Integrada
REML	Residual Maximum Likelihood Method (Método de Máxima Verosimilitud Restringida)
AI	Algoritmo de Información Promedio
AMMI	Additive Main Effects and Multiplicative Interaction (Modelo con efectos de interacción multiplicativos y efectos principales aditivos)
PLS	Partial Least Squares (Regresión por Mínimos Cuadrados Parciales)
PRESS	Suma de Cuadrados Residuales de Predicción

**CARACTERIZACIÓN Y EVALUACIÓN DEL GERMOPLASMA NATIVO DE
QUÍNOA (*Chenopodium quinoa* Willd.) DEL NOROESTE ARGENTINO EN
BASE A ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS Y AGRONÓMICOS**

Resumen

La información generada en la caracterización y evaluación de las colecciones de germoplasma permite conocer el tipo de material genético que se conserva en el banco. Esta tesis aborda la caracterización morfológica, la evaluación fenológica y los patrones de interacción genotipo \times ambiente ($G \times A$) para rendimiento en grano, sus determinantes fisiológicos y componentes numéricos de un conjunto de poblaciones del germoplasma nativo de quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) del Noroeste Argentino, combinando localidades y años en tres ecorregiones de cultivo. Los resultados mostraron que el germoplasma es altamente diverso a nivel fenotípico, reflejando variación en el ambiente de origen. Se observó amplia variación en el tiempo a floración entre poblaciones y ambientes evaluados y el patrón de respuesta fue coherente con una adaptación fotoperiódica cuantitativa a días cortos. Los efectos del fotoperíodo fueron más importantes en las poblaciones cultivadas a menor altitud, mientras que la temperatura lo fue para las poblaciones cultivadas a mayor altitud. Por otro lado, de acuerdo al tamaño y naturaleza de las interacciones $G \times A$, se necesita de estrategias de mejoramiento y evaluación estructuradas para acomodar sus efectos, ya sea evitándolas o explotándolas. El análisis de agrupamiento sobre la matriz estandarizada de rendimiento reveló cuatro grupos genotípicos con diferentes patrones de respuesta a través de dos grupos ambientales (altiplano vs. valles interandinos), siendo esta clasificación congruente con la basada en atributos morfo-fenológicos. Los

determinantes fisiológicos y componentes numéricos influyeron sobre las respuestas genotípicas para rendimiento en los dos mega-ambientes. Los resultados indican que el desempeño promedio de las poblaciones para tiempo a floración tuvo una influencia determinante sobre la biomasa aérea y el número de granos, y ambos a su vez sobre el rendimiento. Por lo tanto, esta tesis destaca el rol de la fenología en la adaptación genotípica de quínoa a las diferentes condiciones agroecológicas del NOA.

Palabras claves: Análisis multivariado, Floración, Respuesta a la temperatura y el fotoperíodo, Interacción genotipo \times ambiente, Determinantes fisiológicos, Componentes numéricos del rendimiento en grano, Mega-ambientes

**CHARACTERIZATION AND EVALUATION OF A NATIVE GERMPLASM
COLLECTION OF QUINOA (*Chenopodium quinoa* Willd.) FROM
NORTHWEST ARGENTINA ON THE BASIS OF MORPHOLOGICAL AND
AGRONOMIC TRAITS**

Abstract

The information gathered in the characterization and evaluation of germplasm collections provides knowledge of the type of genetic resources that is kept in the bank. This thesis deals with the morphological characterization, phenological evaluation and the analysis of genotype-by-environment interaction ($G \times E$) effects for grain yield, its physiological determinants and numerical components of a set of quinoa accessions (*Chenopodium quinoa* Willd.) of the native germplasm collection from Northwest Argentina (NWA) through multi-environment trials in three ecoregions. Argentinean quinoa germplasm is highly diverse at the phenotypic level reflecting variation in the environment of origin. There was large variation in duration to flowering among accessions and across environments. The patterns of response of time to flowering over semi-controlled environments were consistent with quantitative short-day photoperiodic adaptation. The fitted models suggested that photoperiodic effect was more important for accessions collected from the lowlands, while temperature was relatively more important in accessions from the highlands. On the other hand, the large size and regional nature of the observed $G \times E$ interactions require testing strategies be structured to accommodate their effects by either avoiding or exploiting them. Two-mode pattern analysis of the environment-standardised matrix of grain yield revealed four genotypic groups of different response pattern across environment. This clustering

separates genotypes from Highlands and Andean valleys and showed a close correspondence with the morpho-phenological classification. All yield components and determinants are involved in the genotype specific responses for yield. The results suggest that genotypic variability observed for the time to flowering had a major influence on the form of $G \times E$ interactions observed for total above-ground biomass and grain number, and both showed strong effects on average genotypic performance for grain yields. Therefore, the key outcome of this thesis is the importance of phenology to adaptation of quinoa to diverse agro-ecological environments within the NWA region.

Keywords: Multivariate analysis, Flowering, Response to temperature and photoperiod, Genotype by environment interaction, Yield Physiological determinants, Numerical components, Mega-environments.

Capítulo 1

Introducción general

1.1 Importancia de la quínoa y situación de sus recursos fitogenéticos

Quínoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) es una especie autógama originaria de la región andina de Sudamérica (Hunziker 1943). Su cultivo se extiende desde los 2° de latitud Norte en Colombia hasta los 40° de latitud Sur en Chile abarcando un amplio rango de ambientes comprendidos entre el nivel del mar y los 4012 m de altura (Wilson 1990, Costa Tártara et al. 2012). Sus características nutricionales, rusticidad, amplia adaptabilidad y usos múltiples, explican el interés por su cultivo no sólo en América del Sur sino también en otros continentes (Cusack 1984, Risi y Galwey 1984, Galwey 1993, Johnson y Ward 1993, Jacobsen 1997, Bhargava et al. 2006).

Bolivia y Perú, actualmente los principales productores, disponen de bancos de germoplasma públicos y privados donde mantienen el mayor número de entradas para la especie (Jacobsen y Mujica 2002, del Castillo et al. 2007). La situación de los restantes países donde la quínoa ha sido cultivada desde la antigüedad no es similar y en la mayoría de los mismos se registran siembras aisladas y ocasionales con una fuerte propensión a la pérdida de materiales nativos por abandono del cultivo y/o sustitución por especies exóticas. Recientemente, Ecuador, Chile y Argentina han tomado iniciativas para recuperar germoplasma realizando recolecciones de poblaciones locales (Bertero et al. 2005, McElhinny et al. 2007, Fuentes et al. 2009).

La región andina del Noroeste de Argentina (NOA) representa un punto extremo en la distribución de lo que se conoce como el Complejo Andino de *C. quinoa* (para diferenciarlo de materiales cultivados a Nivel del Mar en Chile) y es actualmente una zona marginal en términos de la importancia local de su cultivo (Bertero 2001a). En años recientes, diversos proyectos han intentado promover el cultivo mediante la reintroducción de semillas, principalmente de Bolivia, lo que acentúa el riesgo de erosión genética (Bertero 2004). Pese a que en la actualidad se considera al NOA como

la única región tradicional de cultivo de quínoa en el país, este representa el relicto de un área mucho más extensa, que abarcaba provincias como Mendoza, Córdoba, San Juan y Santa Fé (Bertero 2001a) y es indicador del retroceso de este cultivo en Argentina y la posible pérdida irreversible de germoplasma (aquel adaptado a zonas bajas en la región pampeana o circumpampeana) que eso representó. Más aún, cultivos de quínoa (posiblemente emparentados con aquellos que se producen en el centro y sur de Chile) subsisten en comunidades mapuches de provincias como Neuquén, Río Negro y Chubut (Recalde 2007). Con el objetivo de contribuir a revertir este proceso, en los últimos años se realizaron recolecciones de germoplasma nativo en combinación con la recuperación de material mantenido en colecciones de otros países. La importancia de conocer y sistematizar la información sobre la diversidad fenotípica del germoplasma nativo de quínoa del NOA constituye uno de los puntos de partida para implementar planes de conservación que impidan la pérdida de poblaciones locales como también para ayudar a ampliar y desarrollar la base genética de la colección existente para futuros planes de mejoramiento del cultivo en la región.

No existe un estudio descriptivo de la diversidad fenotípica de quínoa del NOA y sólo unas pocas poblaciones locales se incluyeron en algunos trabajos previos (e.g. Wilson 1981, 1988, Christensen et al. 2007, Bhargava et al. 2007), no reflejando la variabilidad existente en la región (Costa Tártara et al. 2012). Las poblaciones nativas de quínoa se distribuyen en el NOA sobre regiones occidentales (Puna) y orientales (Valles y Quebradas) y caracterizaciones preliminares detectaron diferencias morfo-fenológicas entre las mismas (Andrade, com. pers.). Dado que el ambiente es una fuente importante de variabilidad para las poblaciones cultivadas de la especie (Wilson 1990, Ortiz et al. 1998, Rojas 2003, Rodríguez e Isla 2009, Fuentes y Bhargava 2010), cabe

suponer que en el NOA se observarán diferencias morfo-fenológicas entre materiales de diferentes orígenes.

1.2 Respuesta del tiempo a floración a la temperatura y el fotoperíodo

La temperatura y el fotoperíodo son los principales factores ambientales que regulan el desarrollo en quínoa (Sivori 1945, Fuller 1949, Bertero et al. 1999a,b, 2000, Bois et al. 2006, Christiansen et al. 2010). La quínoa presenta una respuesta cuantitativa típica de días cortos al fotoperíodo (Bertero et al. 1999a). Por otro lado se ha observado que la especie muestra amplia variación genética en la respuesta del tiempo a floración a diferentes regímenes fototermales (Bertero et al. 1999a,b). Las implicancias de esas respuestas son de considerable importancia para la adaptación del cultivo a diferentes fechas de siembra y latitudes (Bertero 2003).

En base a un modelo que considera a los efectos de la temperatura y el fotoperíodo independientemente (Major y Kiniry 1991), Bertero et al. (1999b) caracterizaron la variabilidad en la respuesta de la duración de fases del desarrollo a la temperatura y el fotoperíodo de cultivares de quínoa de diferente orígenes. En dicho estudio se observó que sólo dos parámetros (duración mínima de la fase emergencia-floración y sensibilidad fotoperiódica) mostraron un patrón definido de variación a lo largo de un gradiente latitudinal. La sensibilidad al fotoperíodo se asoció negativamente con la latitud de origen y positivamente con la duración mínima de la fase emergencia-floración. Así, los cultivares de origen tropical presentan mayor sensibilidad al fotoperíodo y duración mínima de la fase emergencia-floración, mientras que los de origen altiplánico y del nivel del mar presentaron los valores más bajos en estos parámetros (Bertero et al. 1999b).

Este modelo podría ser usado para caracterizar germoplasma asumiendo una temperatura base común de 3 °C para tiempo a floración y realizando siembras escalonadas para describir las respuestas de los cultivares para duración mínima de la fase emergencia-floración y sensibilidad al fotoperíodo (Bertero 2003). Bertero et al. (1999b) propusieron que el patrón geográfico esperable es una tendencia hacia mayores duraciones mínimas de la fase emergencia-floración, ante mayores duraciones de la estación de crecimiento y una menor sensibilidad fotoperiódica ante mayor fluctuación estacional de ese factor. En el altiplano boliviano se han observado gradientes latitudinales (norte-sur) y longitudinales (este-oeste) para indicadores meteorológicos de evapotranspiración de referencia, longitud del período lluvioso, período de sequía y temperaturas (Vacher et al. 1994, Geerts et al. 2006, García et al. 2007) y riesgo de heladas (Francois et al. 1999, Geerts et al. 2006). Así, las regiones del sudoeste del altiplano boliviano presentan mayor demanda evopotranspirativa, amplitud térmica, períodos lluviosos menores y altas probabilidades de ocurrencia de heladas determinando una estación de crecimiento más corta, mientras que las zonas del noreste por los efectos moderadores del Lago Titicaca, la zona de interconvergencia tropical (ITCZ) y los vientos húmedos del este (Amazonía Boliviana), presentan una longitud de estación de crecimiento para los cultivos más prolongadas al presentar una menor demanda evapotranspirativa, amplitud térmica moderada, períodos lluviosos más largos y menor riesgo de heladas (Geerts et al. 2006). Bois et al. (2006) no pudieron establecer una relación directa entre la sensibilidad térmica (mayor precocidad intrínseca) y el origen latitudinal. Sin embargo, Rojas (2003) observó un gradiente latitudinal en duración del desarrollo al comparar poblaciones de diferente origen dentro del altiplano, las poblaciones más precoces fueron aquellas distribuidas a mayor latitud (origen

altiplano); pero este gradiente no se observó para las poblaciones de valles (grupos genotípicos G5 y G7 dentro de una caracterización morfo-fenológica, de menor altura).

En el NOA los materiales nativos de quínoa se distribuyen abarcando regiones altiplánicas al oeste y valles interandinos más húmedos en la zona oriental. Entre ambos extremos se encuentran materiales distribuidos en zonas de Prepuna (Quebrada de Humahuaca). La extrapolación a la región del NOA de las tendencias fenológicas y agro-climáticas observadas en los materiales del altiplano Boliviano llevaría a suponer que los materiales nativos de quínoa presentan un patrón heterogéneo en el comportamiento fenológico de acuerdo a las zonas agro-climáticas donde se distribuyen. Así, se observaría un comportamiento fenológico diferencial entre los materiales distribuidos en el oeste y en las zonas orientales. Esto es coherente con un patrón este→oeste de aumento de la altitud (y disminución de la temperatura media) y disminución de las precipitaciones, lo que determinaría un acortamiento de la estación de cultivo al desplazarse en ese sentido. Los materiales de la región oeste presentarían una mayor precocidad intrínseca (mayor sensibilidad a la temperatura) dado que dichas características favorecen un ciclo corto bajo condiciones agro-climáticas del altiplano (Bertero 2003, García et al. 2007), mientras que en las poblaciones orientales la presencia de una fase emergencia-floración mínima más prolongada y una mayor sensibilidad al fotoperíodo constituiría un mecanismo que favorecería la homeostasis entre fechas de siembra en el tiempo a floración ajustando la duración del ciclo con el patrón de distribución de precipitaciones (Craufurd y Qi 2001, Kouressy et al. 2008).

1.3 Patrones de interacción genotipo por ambiente para rendimiento en grano en quínoa

Las interacciones genotipo \times ambiente ($G \times A$) se observan como un cambio en el comportamiento relativo de los genotipos entre ambientes y se deben a la expresión condicional de los genes (Crossa 1990, DeLacy et al. 1996). Existen distintas aproximaciones para tratar con las interacciones $G \times A$ en los objetivos de mejoramiento (Eisemann et al. 1990). Estas abarcan desde tratarlas como una fuente de error que influye negativamente en la heredabilidad de un carácter (i.e. ignorarlas), hasta considerarlas una fuente de variación parcialmente heredable cuyo entendimiento y utilización permitiría incrementar rendimientos (i.e. evitación o utilización) (Cooper y Byth 1996). Tratar las interacciones $G \times A$ evitándolas (i.e. selección para adaptación específica), implica minimizar el impacto de las interacciones significativas. Esto puede ser logrado agrupando ambientes similares (mega-ambientes) y seleccionando genotipos específicamente adaptados a los mismos. Al ser más homogéneos los ambientes los genotipos testeados en ellos no presentarán interacción *crossover* debidas al cambio de *ranking* entre ambientes (Kang 1998). Por otro lado, tratar las interacciones $G \times A$ explotándolas (i.e. selección para adaptación amplia), implica seleccionar entre genotipos bajo un régimen de ensayos multi-ambientales que reflejen desafíos ambientales repetibles (DeLacy et al. 1996). Cuando la variación atribuida a las interacciones $G \times A$ es mayor en relación a los efectos genotípicos, una mezcla de evitación y explotación es un compromiso apropiado, estando la decisión fuertemente condicionada por la repetibilidad de las interacciones en la población de ambientes blanco (Basford y Cooper 1998, Cooper 1999).

Las diferencias de comportamiento relativo entre los cultivares se detectan realizando ensayos multi-ambientales que consisten en evaluar genotipos en un conjunto de ambientes seleccionados de la población de ambientes blanco. Los objetivos principales en la evaluación de una serie de ensayos multi-ambientales son

identificar cultivares adaptados a una región y determinar si esta puede ser subdividida en mega-ambientes para guiar las estrategias de mejoramiento (Yan et al. 2000). En la mayoría de los casos, los resultados de estos análisis demostraron que las interacciones $G \times A$ son generales y a menudo mayores que los efectos genotípicos principales, imposibilitando la selección de genotipos ignorando las interacciones $G \times A$ presentes en las regiones productivas (Chapman et al. 1997, Alagarswamy y Chandra 1998, Basford y Cooper 1998).

Los sistemas agrícolas andinos (incluido el NOA) se caracterizan por un conjunto complejo de ambientes en términos de la diversidad de factores ambientales que afectan el rendimiento y su calidad a través de un gradiente latitudinal y/o altitudinal (Aguilar y Jacobsen 2003). Los materiales existentes de quínoa fueron seleccionados localmente, y eso se traduce en un alto grado de interacción $G \times A$, como surge del análisis de los resultados de una red de ensayos realizados en varios países (Bertero et al. 2004). Dicho análisis detectó una fuerte variación entre cultivares y ambientes para rendimiento en grano, sus determinantes fisiológicos (biomasa e índice de cosecha) y el tamaño de grano. La proporción de la varianza explicada por las interacciones $G \times A$ para rendimiento fue superior que la varianza genotípica; mientras que fue significativa, pero menor, para los determinantes fisiológicos. En contraste, la proporción de la variación explicada por los efectos genotípicos fue 1,7 veces superior a la de la interacción $G \times A$ para tiempo a madurez fisiológica. Los análisis de conglomerados sobre matrices bimodales $G \times A$ estandarizadas por ambientes agruparon a los genotipos (24 cultivares evaluados) en cuatro grupos de diferentes patrones de respuesta: de nivel de mar (G4), valle (G1), altiplano peruano (G2) y altiplano boliviano-chileno (G3) y a los ambientes (14 localidades) en cuatro grupos con diferente poder de discriminación entre cultivares: valle (E2 y E3), altiplano o

“highlands” (E1) y de baja altitud o “lowlands” (E4). Por otro lado, los análisis de BLUPs (mejores predictores insesgados de los efectos genotípicos) y componentes principales trimodales de matrices de genotipo \times ambiente \times atributos estandarizadas por ambientes y genotipos, sugirieron que la longitud de ciclo ontogenético y la biomasa aérea total tienen influencia mayor y positiva sobre las interacciones $G \times A$ observadas para rendimiento en grano; mientras que no se observó una relación significativa entre los BLUPs de tiempo a madurez fisiológica e índice de cosecha.

Este análisis se realizó sobre un conjunto de genotipos representativos de la variabilidad genética de la especie, y exploró un amplio rango de temperaturas, altitudes y precipitaciones en ambientes tropicales. Por la heterogeneidad de los ambientes donde resultaría posible cultivar quínoa en el NOA, resulta necesario analizar el impacto de esos ambientes sobre el comportamiento de las poblaciones en términos de rendimiento y sus componentes con el objetivo de identificar los patrones de interacción genotipo \times ambiente subyacentes y sus determinantes.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Caracterizar la diversidad fenotípica de los materiales nativos de quínoa del NOA mediante atributos morfológicos y fenológicos y en sus respuestas de interacción con el ambiente.

1.4.2 Objetivos específicos

- 1) Caracterizar la diversidad morfo-fenológica de los materiales nativos de quínoa del Noroeste Argentino,

- 2) Caracterizar la respuesta al fotoperíodo y la temperatura en poblaciones de orígenes contrastantes,
- 3) Agrupar el germoplasma en base a las respuestas relativas del rendimiento a los diferentes ambientes,
- 4) Investigar las bases biológicas de los efectos genotípicos y de interacción genotipo \times ambiente en términos de desarrollo y los componentes numéricos y fisiológicos del rendimiento: número de granos, peso de granos, biomasa e índice de cosecha.

1.5 Hipótesis

Hipótesis 1: Los materiales del germoplasma nativo de quínoa del Noroeste Argentino presentan variabilidad en atributos morfo-fenológicos.

Hipótesis 2: En relación al tiempo a floración, las poblaciones procedentes de ambientes de menor altitud y mayor precipitación (ecorregión de valles) presentarán una mayor duración mínima de la fase emergencia-floración y mayor sensibilidad fotoperiódica (SFp), mientras que las poblaciones de ambientes de elevada altitud y baja precipitación (ecorregión de altiplano) tendrán menor sensibilidad al fotoperíodo y duración de la fase emergencia-floración.

Hipótesis 3: Las poblaciones de valle, altiplano y quebrada poseen una respuesta diferencial a las condiciones ambientales, lo que determina un alto grado de interacción genotipo \times ambiente.

1.6 Estructura de la tesis

Para cumplir con los objetivos y poner a prueba las hipótesis planteadas, se condujeron ensayos a campo en el NOA y bajo condiciones semi-controladas con poblaciones nativas de quínoa seleccionadas de la colección de germoplasma. La presente tesis está

organizada en cinco capítulos. En el capítulo 1 (**Introducción general**) se expusieron los antecedentes sobre el tema, los que dan sustento a las hipótesis. En el capítulo 2 (**Caracterización morfo-fenológica del germoplasma nativo de quínoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) del Noroeste Argentino**) se analizará 34 poblaciones nativas de quínoa del NOA a través de métodos descriptivos y multivariados. En el capítulo 3 (**Efecto de la fecha de siembra y extensión del fotoperíodo sobre la floración en 11 poblaciones nativas de quínoa del Noroeste Argentino**) se analizará la respuesta de la duración del tiempo a floración de 11 poblaciones seleccionadas de la colección a través de ensayos de fechas de siembra conducidos en la localidad de Caleta (Depto. Humahuaca, prov. Jujuy) junto con otros ensayos de extensión artificial del fotoperíodo bajo condiciones semi-controladas conducidos en el campo experimental de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires. En el capítulo 4 (**Evaluación multi-ambiental de poblaciones nativas de quínoa para rendimiento en grano en diferentes ambientes del Noroeste Argentino**) se analizará el desempeño relativo de 12 poblaciones para rendimiento en grano, sus determinantes fisiológicos (biomasa aérea e índice cosecha) y componentes numéricos (número y peso de granos), a través de ensayos conducidos en tres localidades y dos campañas agrícolas en ambientes representativos (altiplano, valles secos y húmedos) del cultivo de quínoa dentro de la región del NOA. Por último, en el capítulo 5 (**Discusión y conclusiones generales**) se hace una revisión de los avances logrados en la presente tesis, se contrastan las hipótesis y, se consideran las implicancias de esos avances para futuras investigaciones.

**Caracterización morfo-fenológica del germoplasma nativo de quínoa
(*Chenopodium quinoa* Willd.) del Noroeste Argentino¹**

¹ El contenido de este capítulo fue publicado en Curti, R.N., Andrade, A.J., Bramardi, S., Velásquez, B., Bertero, H.D. 2012. Ecogeographic structure of phenotypic diversity in cultivated populations of quinoa from Northwest Argentina. *Ann. Appl. Biol.* 160: 114–125.

2.1 Introducción

Quínoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) es una especie cultivada originaria de la región andina de Sudamérica cuyos granos se utilizan de manera equivalente a los de los cereales (Hunziker 1943). Sus granos tienen un alto valor nutritivo otorgado por un excelente balance de aminoácidos y alto contenido de lisina (Galwey 1993). La especie puede crecer en condiciones de extrema aridez y bajas temperaturas, con la capacidad de producir granos con alto valor nutritivo bajo dichas condiciones (Cusack 1984, Wilson 1988). Christensen et al. (2007) estiman que existen aproximadamente 5000 entradas y cultivares comerciales de quínoa conservadas en las colecciones mundiales, y un número indefinido de accesiones existirían en Colombia, Ecuador, Chile y Argentina, aún no recolectadas ni evaluadas. Sin embargo, existen pocos esfuerzos por caracterizar esta diversidad genética (Jacobsen y Mujica 2002), lo que es esencial para el mejoramiento y uso de estas colecciones de germoplasma.

Análisis bio-sistemáticos, abarcando el rango de distribución completo de la especie y considerando caracteres de hoja, fruto e isoenzimas, diferenciaron a las poblaciones cultivadas en un grupo Andino (*quinua*) y en otro del Nivel del Mar (*quingua*) (Wilson 1981, 1988, 1990). Dentro del grupo Andino se observaron diferencias entre los materiales de origen norte y sur. De acuerdo con estos estudios, las poblaciones del altiplano de Perú, Bolivia y el Noroeste de Argentina (NOA) mostraron mayor variabilidad aloenzimática y morfológica pero carecieron de estructura respecto al origen o altitud. Por otro lado, estas poblaciones mostraron un tenue ligamiento genético con aquellas de los extremos norte y sur, relativamente uniformes (Wilson 1988). Sobre la base de esto, Wilson (1988) hipotetizó que la región surandina de Perú y Bolivia es el centro de diversidad y el centro putativo de origen de quínoa. Estudios más recientes realizados por Rojas (2003) y del Castillo et al. (2007) usando muestreos con

más detalle a nivel local que los de los trabajos previos de Wilson (1988) y Ruas et al. (1999) revelaron un patrón de variación ecogeográfico dentro de las poblaciones de altiplano pero no cuestionaron la hipótesis inicial de Wilson (1988) concerniente al centro de origen de quínoa.

El NOA representa un punto extremo en la distribución de lo que se conoce como el complejo Andino de *C. quinoa* (para diferenciarlo de materiales cultivados a Nivel del Mar en Chile) y es actualmente una zona marginal en términos de la importancia local de su cultivo (Bertero 2001a). Las poblaciones nativas de quínoa se encuentran en tres ecorregiones, hacia el oeste en la subregión de Puna, hacia el este sobre las pendientes de la Cordillera Oriental y entre estas dos regiones en los valles áridos de la Quebrada de Humahuaca y los Valles Calchaquíes. No existe un estudio descriptivo de la diversidad fenotípica de quínoa del NOA y sólo unas pocas poblaciones se incluyeron en algunos de los trabajos previos (e.g. Wilson 1981, 1988, Rojas 2003, Christensen et al. 2007), no siendo representativas de la variabilidad existente en la región (Costa Tártara et al. 2012). Dado que caracterizaciones previas de la especie encontraron una asociación importante entre la variabilidad ambiental y aquella para las características de las poblaciones cultivadas de la especie (Risi y Galwey 1989a,b, Ortiz 1998, Rojas 2003, Rodríguez e Isla 2009), la heterogeneidad ambiental de los sitios de colección en el NOA permite suponer que se observarán diferencias morfológicas importantes entre materiales de distintos orígenes como también un patrón geográfico de variación morfo-fenológica entre subregiones como fuera observado para las colecciones de germoplasma de Bolivia y Perú.

En este capítulo se aplicaron análisis descriptivos y multivariados con los objetivos generales de medir la variabilidad fenotípica (morfológicos y fenológicos) e

investigar la estructura de dicha variabilidad en las poblaciones nativas de quínoa a lo largo de la región NOA.

Los objetivos específicos de este capítulo fueron:

- 1) Caracterizar la variabilidad morfo-fenológica de un conjunto de poblaciones de quínoa recolectadas en el Noroeste Argentino.
- 2) Comparar los patrones de variación fenotípica obtenidos por diferentes métodos multivariados.
- 3) Comparar el agrupamiento que surge de estas caracterizaciones con los resultados de estudios previos sobre ecogeografía de quínoa.

2.2 Materiales y Métodos

2.2.1 Área de estudio

La región del NOA esta comprendida entre los 22 y 28° de latitud Sur y entre los 62 y 69° de longitud Oeste abarcando las provincias de Salta, Jujuy, Tucumán, Santiago del Estero, La Rioja y Catamarca (Bianchi et al. 2005). En el NOA, la compleja topografía de los Andes es un factor principal que afecta el clima y la distribución espacial de las precipitaciones definiendo ambientes y paisajes contrastantes (Bianchi et al. 2005). La Puna, localizada al norte del paralelo 27° S, es la subregión más árida y fría dentro del área de distribución de quínoa en Argentina. Es una planicie recorrida por cordones montañosos de la Cordillera Occidental que separa una serie de mesetas ubicadas a gran altitud (entre los 3000 a 3500 msnm) con un amplio gradiente latitudinal de precipitación y temperatura media anual, desde los 37 mm y 3,9 °C hacia el suroeste a 322 mm y 9,4 °C al noreste (Bianchi et al. 2005).

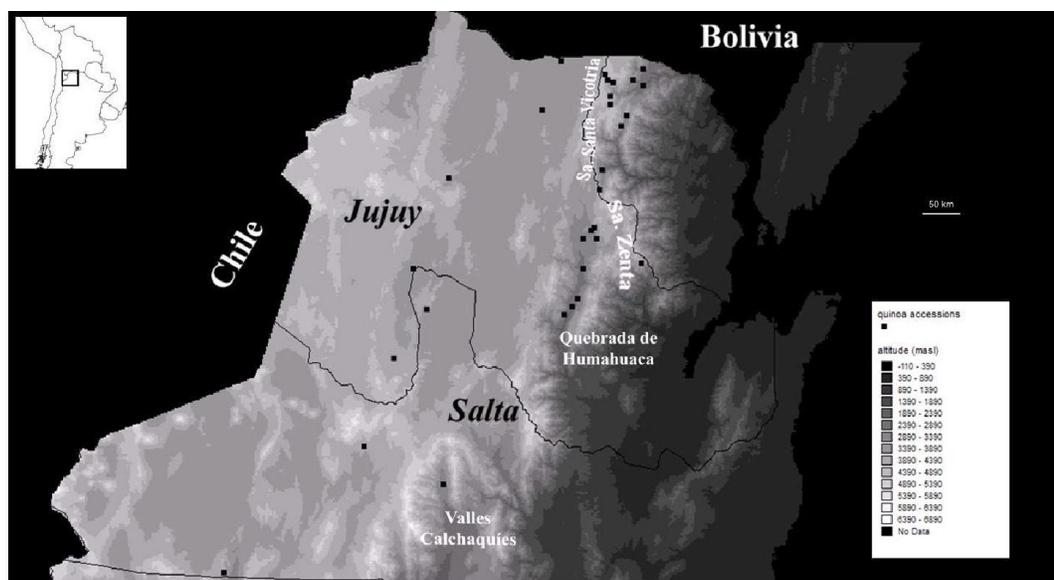


Figura 2.1. Origen geográfico de las 34 poblaciones de *C. quinoa* caracterizadas en este capítulo. Modelo de elevación digital de la región del NOA con datos del SRTM (The Shuttle Radar Topography Mission, Farr et al. 2007). En el cuadro superior se muestra la ubicación de la región del NOA en los Andes Centrales de Sudamérica. También se muestran los países vecinos, las serranías de Santa Victoria y Zenta y los valles secos de la Quebrada de Humahuaca y los Valles Calchaquíes (Sa. Corresponde a la abreviación de Serranía).

La Puna está limitada hacia el este por las serranías de Santa Victoria y Zenta, las que representan la continuación hacia el sur de la Cordillera Oriental de Bolivia (Fig. 2.1). Esta serranía presenta un amplio rango altitudinal en dirección norte-sur, desde 4700 a 3000 msnm con precipitaciones de 275 mm (Lizoite, Santa Victoria Oeste, prov. de Salta) a 252 mm (Santa Ana de Valle Grande, prov. de Jujuy) en forma de lluvia, nieve o granizo y una temperatura media anual de 6 a 9 °C en el mismo gradiente (Hijmans et al. 2005). Hacia el este, en el piso ecológico conocido como *cerro* (pastizales de neblina, entre los 2500 y 3500 msnm) aparecen los valles del Departamento Santa Victoria (Provincia de Salta) con condiciones climáticas contrastantes (precipitación y temperatura media anual entre 300 y 700 mm y 13 °C y 17 °C, respectivamente) (Grau y Brown 2000). Entre la Puna y la serranía del Zenta desciende en dirección norte-sur un estrecho valle árido entre los 3500 y 2000 msnm

llamado Quebrada de Humahuaca (Fig. 2.1), con un rango de precipitación y temperatura media anual entre 170 y 392 mm y 12,3 °C y 13 °C, respectivamente (Bianchi et al. 2005). Hacia el sur y localizado a la misma altitud se encuentra un segundo valle árido denominado Valles Calchaquíes (Fig. 2.1) el que presenta un clima parecido al de la Quebrada de Humahuaca. Dentro de esta región se cultiva quínoa principalmente en las provincias de Salta y Jujuy (Fig. 2.1) (Bertero 2001a) y raramente en Catamarca (Babot, com. pers.).

2.2.2 Material vegetal

Para la caracterización se seleccionaron 34 poblaciones nativas de quínoa (Tabla 2.1) de un total de 90 poblaciones de la colección de germoplasma de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (FA-UBA), actualmente custodiadas por el Banco Base del INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria). La mayoría de las poblaciones fueron recolectadas en campos de productores durante colecciones realizadas entre 2006 y 2007 y algunas fueron recuperadas de otras colecciones mantenidas en países como Bolivia, Perú y Estados Unidos. La elección de las poblaciones que se incluyeron en el ensayo de caracterización estuvo orientada a incluir orígenes contrastantes, representado por los sitios de recolección de germoplasma. El rango geográfico de origen de las poblaciones utilizadas en el presente trabajo abarcó la distribución del cultivo en el NOA (valles orientales con amplio rango de altitud en distancias cortas, quebrada y altiplano) latitudinalmente (entre 22° 10' S y 25° 14' S), longitudinalmente (e. 64° 58' O y 67° 31' O) y altitudinalmente (e. 2334 y 4012 msnm) (Tabla 2.1 y Fig. 2.1), observándose entre zonas un patrón este-oeste de disminución en las precipitaciones. Un criterio adicional fue, dentro de cada zona de origen, usar los materiales más homogéneos en atributos morfológicos.

Tabla 2.1. Datos de pasaporte de las 34 poblaciones nativas de quínoa del Noroeste Argentino caracterizadas en el presente trabajo.

Población No.	Origen (Localidad, Departamento)	Provincia	Longitud (°; min.)	Latitud (°, min)	Altitud (msnm)
CHEN 58	Coctaca, Humahuaca	Jujuy	65° 17'	23° 09'	3215
CHEN 60	Abralaite de Colanzuli, Iruya	Salta	65° 14'	22° 54'	3711
CHEN 182	QQ 95-NSL 106394, Humahuaca, Humahuaca	Jujuy	65° 20'	23° 12'	2939
CHEN 183	QQ 101-NSL 106396, Yavi, Yavi	Jujuy	65° 28'	22° 07'	3457
CHEN 185	LP 128-PI 587173, Tilcara, Tilcara	Jujuy	65° 22'	23° 34'	2461
CHEN 212	San Felipe, Santa Victoria Oeste	Salta	64° 58'	22° 16'	2507
CHEN 214	Yacoraite, Tilcara	Jujuy	65° 20'	23° 23'	2700
CHEN 215	Cienaguillas, Tilcara	Jujuy	65° 27'	23° 40'	2400
CHEN 216	Coctaca, Humahuaca	Jujuy	65° 17'	23° 09'	3200
CHEN 231	Ocumaso, Humahuaca	Jujuy	65° 15'	23° 12'	3000
CHEN 232	Pucará, Humahuaca	Jujuy	65° 16'	23° 08'	3000
CHEN 252	Maimará, Tilcara	Jujuy	65° 24'	23° 37'	2334
CHEN 256	Campo Luján, Iruya	Salta	65° 13'	22° 47'	3000
CHEN 261	Río Grande de Colanzuli, Iruya	Salta	65° 12'	22° 52'	3600
CHEN 275	1485 Coctaca, Humahuaca	Jujuy	65° 17'	23° 09'	3215
CHEN 414	La Poma, La Poma	Salta	66° 11'	24° 42'	3016
CHEN 420	Antofallita, Los Andes	Salta	67° 31'	25° 14'	3498
CHEN 426	Santa Rosa de los Pastos Grandes, Los Andes	Salta	66° 40'	24° 28'	3939
CHEN 427	Puesto Sey, Susques	Jujuy	66° 29'	23° 56,'	4012
CHEN 431	Susques, Susques	Jujuy	66° 22'	23° 23'	3619

Tabla 2.1. *Continuación*

Población No.	Origen (Localidad, Departamento)	Provincia	Longitud (°; min.)	Latitud (°, min)	Altitud (msnm)
CHEN 432	Cobres, La Poma	Salta	66° 17'	23° 38'	3591
CHEN 435	Cangrejillos, Yavi	Jujuy	65° 35'	22° 25'	3583
CHEN 438	Rachaite, Cochinoca	Jujuy	66° 09'	22° 50'	3640
CHEN 451	Rodeo Pampa, Santa Victoria Oeste	Salta	65° 02'	22° 14'	2898
CHEN 452	Rodeo Pampa, Santa Victoria Oeste	Salta	65° 02'	22° 14'	2898
CHEN 456	Trigo Huaico, Santa Victoria Oeste	Salta	65° 02'	22° 21'	3230
CHEN 458	Morro de Pucará, Santa Victoria Oeste	Salta	64° 58'	22° 10'	2645
CHEN 461	Poscaya, Santa Victoria Oeste	Salta	65° 04'	22° 27'	3208
CHEN 463	Aguadas, Santa Victoria Oeste	Salta	65° 06'	22° 31'	3073
CHEN 465	Santa Cruz del Aguilar, Santa Victoria Oeste	Salta	65° 10'	22° 23'	3955
CHEN 466	San José del Aguilar, Santa Victoria Oeste	Salta	65° 10'	22° 20'	3960
CHEN 468	Santa Ana, Valle Grande	Jujuy	64° 59'	23° 21'	3379
CHEN 481	Pie de la cuesta de Lizoite, Santa Victoria Oeste	Salta	65° 11'	22° 14'	3711
CHEN 482	Lizoite, Santa Victoria Oeste	Salta	65° 09'	22° 15'	3310

2.2.3 Sitio experimental

La caracterización del germoplasma se llevó a cabo en la localidad de Calete, Departamento Humahuaca (23° 12' S, 65° 20' O; 2939 msnm. Jujuy-Argentina) durante el ciclo de cultivo 2008-2009. Las condiciones de precipitación, y las medias de la temperatura media, máxima y mínima diaria durante el período del ensayo fueron de 168 mm., 12 °C, 27 °C y 3 °C, respectivamente. Se condujo un experimento donde las poblaciones fueron sembradas el 12/11/2008 en un diseño en bloques completo al azar con dos repeticiones. Cada parcela consistió de tres surcos de 5 metros de longitud separados por 0,5 metros de distancia. Se utilizó una densidad dentro del surco de 14 semillas metro⁻¹, equivalente a una densidad de siembra de 280,000 semillas ha⁻¹. El experimento fue mantenido libre de malezas y plagas y se fertilizó a una tasa de 43 kg de N ha⁻¹, 35 días después de la emergencia. Las poblaciones se cosecharon dependiendo de su precocidad. Debido a que las poblaciones de origen altiplánico fueron las primeras en madurar se cosecharon a principios de Marzo (120 días después de la siembra), seguidas por las poblaciones de los valles áridos a fines de Abril (170 días después de la siembra), y por último las de valles húmedos y de transición (ambientes ubicados entre los valles secos y los valles orientales húmedos) a principios de Mayo (180 días después de la siembra). El experimento recibió riego antes de la siembra y después cada 10 o 15 días siguiendo las prácticas locales (riego por surco) para evitar déficit hídrico durante el ciclo de cultivo.

2.2.4 Descriptores

Las poblaciones fueron descriptas utilizando la lista de descriptores de la especie (IBGRI 1981, actualmente Bioversity International). Los descriptores cuantitativos y cualitativos (Tabla 2.2) fueron registrados en 10 plantas (5 en cada repetición)

seleccionadas al azar de la porción media del surco. Los estadios de desarrollo (registrados cuando al menos el 50% de las plantas en las parcelas hubieron alcanzado el estadio) fueron determinados como: emergencia, botón floral visible (BFV), floración (primera antesis, al menos una flor abierta) y madurez fisiológica (determinado visualmente del examen de semillas en el tercio medio de la inflorescencia, cuando las semillas hayan alcanzado resistencia a la ruptura cuando se someten a presión) (Bertero y Ruiz 2008). El número de ramas se determinó sobre el tallo principal entre el nudo basal y el último nudo por debajo de la panoja (donde se localizan las ramas del tercio inferior de la panoja). El largo, ancho, número de dientes y longitud del pecíolo se midieron sobre una hoja basal completamente expandida del tercio medio de la planta. La forma de la hoja superior (definida como la relación largo ancho⁻¹) fue medida sobre una hoja completamente expandida del tercio superior de la planta. La mayoría de las características fenotípicas fueron registradas al momento de floración excepto para aquellas de los estadios de plántula y madurez fisiológica.

La inflorescencia de quínoa es una panoja con un eje principal del cual emergen ejes secundarios o terciarios. Dos formas de inflorescencia fueron descritas para la especie: amarantiforme y glomerulada (Gandarillas 1968). En la forma amarantiforme los glomérulos (ramas cortas que cargan un grupo de flores o granos) se insertan directamente sobre los ejes secundarios, mientras que en la forma glomerulada lo hacen sobre ejes terciarios (Bertero et al. 1996). En las panojas de forma amarantiforme, la longitud del glomérulo se midió en el sector donde las ramas secundarias son más largas, coincidiendo con el tercio medio de la panoja, mientras que en las de forma glomerulada las mediciones se hicieron sobre las ramas del tercio inferior que resultan ser las más largas (Bertero et al. 1996).

Tabla 2.2. Descriptores usados para la caracterización del germoplasma de *C. quinoa* del NOA (adaptado de IBPGR 1981).

Descriptores cuantitativos

1. Diámetro del tallo (mm)
2. Número de ramas en el tallo principal
3. Forma de la hoja superior (largo × ancho⁻¹)
4. Número de dientes por hoja basal
5. Longitud del pecíolo basal (mm)
6. Longitud de la hoja basal (mm)
7. Ancho de la hoja basal (mm)
8. Longitud de la panoja (cm)
9. Longitud del glomérulo (mm)
10. Longitud de los cotiledones (mm)
11. Longitud del eje del hipocótilo (mm)
12. Días desde siembra a emergencia
13. Días desde siembra a botón floral visible (BFV)
14. Días desde siembra a floración
15. Días desde siembra a madurez fisiológica
16. Altura de planta (cm)
17. Diámetro de grano (mm)

Descriptores cualitativos

18. Presencia de axilas pigmentadas (0-ausente, 1-presente)
 19. Presencia de estrías (0-ausente, 1-presente)
 20. Color de las estrías (1-amarillas, 2-rojas, 3-otro)
 21. Color del tallo (1-amarillo, 2-verde, 3-gris, 4-rojo, 5-púrpura)
 22. Intensidad del color del tallo (3-claro, 5-medio, 7-oscuro)
 23. Presencia de ramificación (0-ausente, 1-presente)
 24. Borde de las hojas inferiores (1-entero, 2-dentado)
 25. Color de la panoja antes de la madurez (1-blanca, 2-roja, 3-púrpura, 4-amarilla, 5-anaranjada, 6-marrón, 7-gris, 8-negra, 9-roja y verde)
 26. Intensidad del color de la panoja antes de la madurez (3-claro, 5-medio, 7-oscuro)
 27. Color de la panoja a la cosecha (1-blanca, 2-roja, 3-púrpura, 4-amarilla, 5-anaranjada, 6-marrón, 7-gris, 8-negra, 9-roja y verde)
 28. Intensidad del color de la panoja a la cosecha (3-claro, 5-medio, 7-oscuro)
 29. Tipo de panoja (1-terminal, 2-no diferenciada)
 30. Forma de la panoja (1-glomerulada, 2-amarantiforme)
 31. Densidad de la panoja (3-laxa, 5-intermedia, 7-compacta)
 32. Presencia de pigmentación en los cotiledones (0-ausente, 1-presente)
 33. Intensidad del color de los cotiledones (3-claro, 5-medio, 7-oscuro)
 34. Intensidad de la pigmentación del hipocótilo (3-claro, 5-medio, 7-oscuro)
-

2.2.5 Análisis estadísticos

Con la información obtenida de la caracterización de las poblaciones se construyeron dos matrices básicas de datos, una con los datos cuantitativos (ej. número de ramas, longitud de la hoja basal, días desde siembra a floración, etc.) y otra con los cualitativos (ej. presencia de axilas pigmentadas, color de las estrías, presencia de ramificación, color de tallo, tipo, forma y compactación de la panoja, etc.) colocando en las filas de cada una el número total de poblaciones caracterizadas (34) y en las columnas los descriptores, 17 en cada caso (Tabla 2.2). Para los descriptores cuantitativos se calcularon los estadísticos descriptivos: media aritmética, rango de variación, desviación estándar y coeficiente de variación para estimar y describir la posición de las accesiones en relación a cada descriptor. Sobre la misma matriz se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson para establecer las asociaciones entre pares de descriptores. Ambos análisis estadísticos fueron conducidos con el programa estadístico Infostat (Di Rienzo et al. 2011).

Para describir los patrones de variación fenotípica en el germoplasma se utilizaron distintos métodos de análisis multivariados [Análisis de Componentes Principales (ACP), Análisis de Coordenadas Principales (ACoP) y Análisis de Conglomerados (AC)]. Estas técnicas analizan simultáneamente medidas múltiples para cada población y su principal virtud consiste en permitir la descripción de las poblaciones tomando en cuenta todas las variables simultáneamente sin dejar de considerar la relación existente entre ellas (Franco e Hidalgo 2003). Para los descriptores cuantitativos se recurrió al ACP a partir de la matriz de correlación y luego se representaron los puntos individuales (poblaciones) en los dos primeros componentes. Se consideraron a los autovalores > 1 , puesto que estos describen variación significativa en el conjunto de datos (Cuadras 2010). Para la clasificación se

utilizó un método aglomerativo jerárquico con el incremento de la suma de cuadrados (Ward 1963) como criterio de fusión utilizando la medida de distancia Euclídea estandarizada. Ambos análisis fueron conducidos con el programa estadístico PCORD 4 (McCune y Mefford 1999).

Para describir los patrones de similitud entre las poblaciones con los descriptores cualitativos se utilizó el coeficiente de similitud de emparejamiento simple (simple matching). La definición del coeficiente de similitud s_{ij} fue el número de descriptores cualitativos comunes a las poblaciones i y j dividido por el número total de caracteres. Las relaciones de similitud entre las 34 poblaciones se estudiaron vía ACooP (Bramardi et al. 2005). En este análisis la distancia entre los puntos en la representación de las poblaciones en el plano principal refleja las relaciones entre las entradas de la matriz de similitud correspondiente, las entradas similares son representadas por puntos que están próximos, mientras que los más disímiles por puntos que están más alejados (Bramardi et al. 2005). Un Árbol de Recorrido Mínimo (ARM) fue superpuesto sobre el plano principal para estudiar las relaciones de proximidad entre las poblaciones en el espacio original.

Posteriormente se calculó la correlación entre las matrices de distancia asociadas a ambas configuraciones (cuali y cuantitativa) y se utilizó el test de Mantel para evaluar su significancia. El test de Mantel (Mantel 1967) se basa en el estadístico Z calculado como la suma de productos cruzados de los elementos de las matrices a comparar pero excluyendo los elementos de la diagonal. Ambos análisis fueron conducidos con el programa estadístico NTSYS versión 2.11 (Rohlf 2002).

2.3 Resultados

2.3.1 Descriptores cuantitativos

Se observó un amplio rango de variación para la mayoría de las características fenológicas (días a botón floral, días a floración y días a madurez fisiológica), las características morfométricas de las hojas basales (longitud y ancho de la hoja media, longitud del pecíolo), la longitud de la panoja, la altura de la planta y el número de ramas sobre el tallo principal (Tabla 2.3). Además, estas mismas variables presentaron mayor variación con respecto a la media (DS y CV, Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Estadísticos de tendencia central y dispersión para cada descriptor cuantitativo (n=34).

Descriptor cuantitativo	Media	Rango	DS [§]	CV [‡]
Numero de ramas en el tallo principal	8,7	0-24	8,1	93,7
Número de dientes por hoja basal	8,0	3,8-16,4	3,6	45,9
Forma de la hoja superior	1,5	1-1,9	0,2	13,6
Diámetro del tallo (mm)	6,2	2,8-9,2	1,7	27,8
Longitud del pecíolo basal (mm)	40,1	16,4-59,2	12,1	30,1
Longitud de la hoja basal (mm)	65,8	33,3-94,4	16,0	24,2
Ancho de la hoja basal (mm)	54,2	26,3-75,8	13,7	25,2
Longitud del glómulo (mm)	9,2	5,1-11,8	2,0	22,1
Longitud de los cotiledones (mm)	15,9	9,3-19,7	2,0	15,0
Longitud del hipocótilo (mm)	18,9	13,9-22,1	2,0	10,8
Diámetro del grano (mm)	1,8	1,4-2,5	0,2	13,8
Longitud de la panoja (cm)	32,0	5-61,4	13,2	41,2
Altura de planta (cm)	114,6	23,2-181	50,7	44,2
Días de siembra a emergencia	7,8	5-10	1,8	23,4
Días desde siembra a botón floral visible	41,8	18-71	15,5	37,0
Días desde siembra a floración	65,5	33-95	16,7	25,6
Días desde siembra a madurez fisiológica	158,2	88-217	26,1	16,5

[§]SD: Desviación estándar.

[‡]CV: Coeficiente de variación, expresando en porcentaje (%).

Tabla 2.4. Coeficientes de correlación de Pearson entre descriptores cuantitativos.

	DT	NR	FHS	ND	LP	LH	AH	LPA	LGL	LCT	LHP	SE	SBFV	SFL	SMF	AP	DG
DT	1																
NR	0,2	1															
FHS	0,3	0,2	1														
ND	-0,02	0,2	-0,4*	1													
LP	0,8**	0,2	0,3	0,07	1												
LH	0,7**	0,4*	0,1	0,3	0,7**	1											
AH	0,7**	0,3	-0,1	0,5**	0,7**	0,9**	1										
LPA	0,7**	-0,08	0,2	-0,1	0,6**	0,5**	0,5**	1									
LGL	0,5*	0,3	0,05	0,01	0,4*	0,5*	0,5**	0,6**	1								
LCT	0,3	0,1	0,07	0,2	0,3	0,4*	0,5**	0,3	0,2	1							
LHP	0,3	-0,3	0,4*	-0,4*	0,2	0	-0,1	0,07	-0,1	0,03	1						
SE	-0,3	0,01	-0,07	0,06	-0,2	-0,2	-0,1	-0,2	-0,06	-0,01	-0,3	1					
SBFV	0,4*	0,4*	0,2	0,4*	0,3	0,3	0,5**	0,2	0,4*	0,2	-0,3	-0,1	1				
SFL	0,5**	0,4*	0,3	0,3	0,4*	0,4*	0,6**	0,3	0,5**	0,08	-0,2	-0,1	0,9**	1			
SMF	0,6**	0,4*	0,3	0,2	0,5*	0,3	0,5*	0,3	0,4*	0,04	-0,01	-0,08	0,7**	0,9**	1		
AP	0,9**	0,3	0,2	0,2	0,8**	0,7**	0,8**	0,6**	0,5**	0,3	0,06	-0,3	0,7**	0,7**	0,7**	1	
DG	0,03	-0,2	-0,3	0,02	-0,06	0,2	0,06	0,2	0,1	0,05	0,05	-0,2	-0,4*	-0,4*	-0,5**	-0,1	1

DT: Diámetro del tallo; NR: Número de ramas; FHS: Forma de la hoja superior; ND: Número de dientes; LP: Longitud del pecíolo de la hoja basal; LH: Longitud de la hoja basal; AH: Ancho de la hoja basal; LPA: Longitud de la panoja; LGL: Longitud del glomérulo; LCT: Longitud de los cotiledones; LHP: Longitud del hipocótilo; SE: Días desde siembra a emergencia; SBFV: Días desde siembra a botón floral visible; SFL: Días desde siembra a floración; SMF: Días desde siembra a madurez fisiológica; AP: Altura de planta; DG: Diámetro de grano.

* Significativo al nivel de 0,05.

** Significativo al nivel de 0,01.

Las características que presentaron correlaciones positivas con días a floración (SFL) fueron: la longitud del ciclo total (SMF), el diámetro del tallo (DT), el número de ramas (NR), la longitud del glomérulo (LGL), la altura de la planta (AP), la longitud del pecíolo (LP) y la longitud y el diámetro de la hoja basal (LH y AH), respectivamente (Tabla 2.4). El diámetro del tallo (DT) y el de las hojas basales se asociaron positivamente con el tiempo a botón floral (SBFV) y negativamente con el diámetro del grano (DG) (Tabla 2.4). Por otro lado, el diámetro del tallo (DT), la longitud del pecíolo (LP), el ancho de la hoja (AH) y el tiempo a botón floral (SBFV) mostraron asociación positiva con el tiempo a madurez fisiológica (SMF), mientras que el diámetro del grano (DT) tuvo asociación negativa (Tabla 2.4).

Las asociaciones entre las variables morfológicas estuvieron representadas por las relaciones entre caracteres morfométricos de las hojas basales, caracteres de la inflorescencia y arquitectura de las plantas. La longitud del pecíolo (LP) se asoció con el diámetro del tallo (DT), la altura de la planta (AP) y la longitud y el ancho de las hojas basales (LH y AH) (Tabla 2.4). La longitud de las hojas basales (LH) estuvo asociada con la longitud de los cotiledones (LCT), el diámetro del tallo (DT) y la altura de las plantas (AP) (Tabla 2.4). Por otro lado, el ancho de las hojas basales (AH) presentó también asociación con el diámetro del tallo (DT), la altura de la planta (AP), la longitud del pecíolo (LP) y la longitud de las hojas basales (LH) y con el número de dientes de las hojas (ND) (Tabla 2.4). Con respecto a la longitud del glomérulo (LGL) se observó que estuvo asociada con la longitud de la panoja (LPA), mientras que la longitud de la panoja (LPA) se asoció con la altura de las plantas (AP) (Tabla 2.4).

El dendrograma resultante del análisis de conglomerados diferenció dos grupos principales (Fig. 2.2). El primer grupo estuvo formado por poblaciones que fueron separadas claramente en dos subgrupos: las de la zona de transición (G1) y altiplano

(G2). El agrupamiento de la población CHEN 256 (Campo Luján, Iruya, Salta) junto a las de altiplano es una excepción puesto que proviene de la zona de transición.

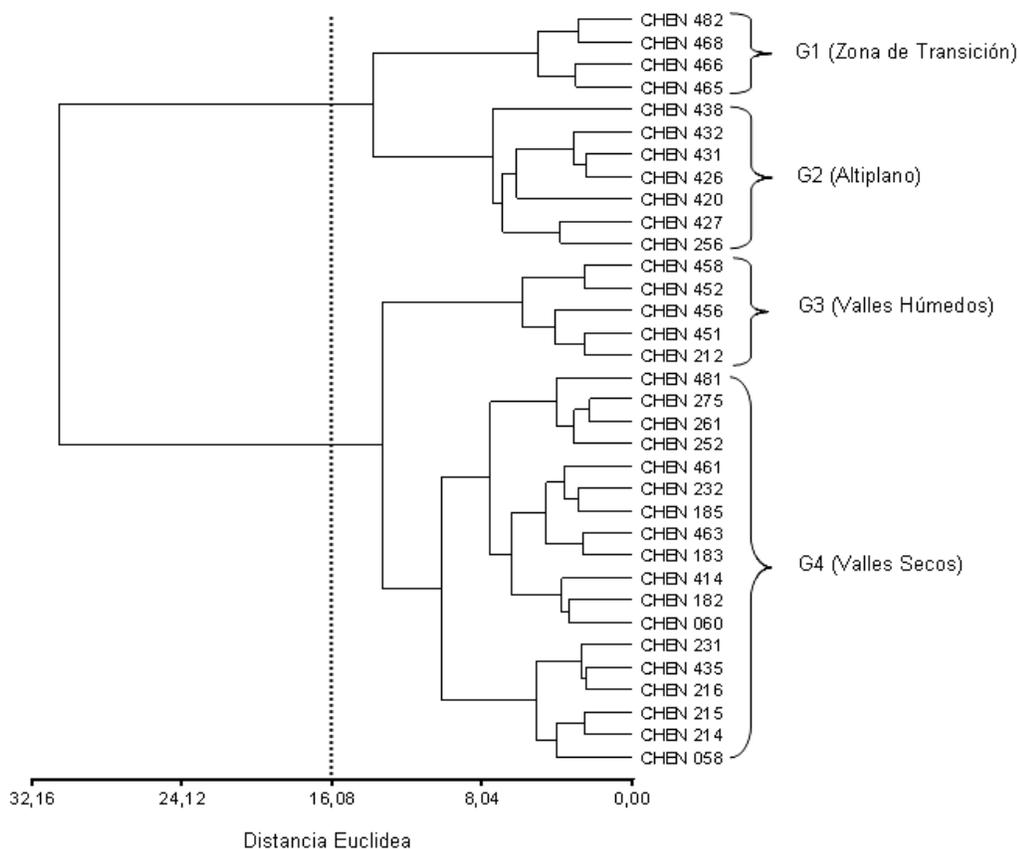


Figura 2.2. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (AC).

El segundo conglomerado también distinguió dos subgrupos: el primero (G3) formado por poblaciones de los valles húmedos y el segundo (G4) por una mezcla de poblaciones de diferentes orígenes pero dominado por poblaciones de los valles secos (Fig. 2.2). La comparación de los descriptores cuantitativos entre los cuatro grupos revela que las características morfológicas distinguen entre poblaciones de acuerdo a la altitud (G1 + G2 vs. G3 + G4) y longitud (G2 vs. el resto), mientras que los descriptores fenológicos diferenciaron entre poblaciones precoces del altiplano (G2) de las de madurez intermedia y tardías de los valles secos, húmedos y de la zona de transición (G1 + G3+ G4) (Tabla 2.5). Por otro lado, las poblaciones del altiplano y los valles

secos mostraron mayor variabilidad entre poblaciones para la mayoría de los descriptores que las poblaciones de la zona de transición y los valles húmedos (Tabla 2.5).

Tabla 2.5. Variación de los descriptores cuantitativos entre los grupos reconocidos por el ACP y el análisis de conglomerado. Para cada descriptor cuantitativo se expresa la media \pm 1 error estándar.

Descriptor	(G1) Zona de transición (N = 4)	(G2) Altiplano (N = 7)	(G3) Valles húmedos (N = 5)	(G4) Valles secos (N = 18)
Diámetro del tallo (mm)	5 \pm 0,7	3,7 \pm 0,9	6,4 \pm 0,3	7,4 \pm 1,0
Número de ramas en el tallo principal	9,2 \pm 2	4,1 \pm 5,3	18,4 \pm 4,2	7,6 \pm 8,7
Forma de la hoja superior (largo/ancho)	1,7 \pm 0,1	1,3 \pm 0,1	1,4 \pm 0,1	1,5 \pm 0,1
Número de dientes por hoja basal	4,7 \pm 1,1	8,1 \pm 3,2	12,3 \pm 3,3	7,4 \pm 3,3
Longitud del pecíolo basal (mm)	27,7 \pm 8,1	28 \pm 9,7	44,7 \pm 8,0	46,3 \pm 9
Longitud de la hoja basal (mm)	44,3 \pm 9,5	52,7 \pm 12,2	74,3 \pm 10,2	73,4 \pm 11,9
Ancho de la hoja basal (mm)	33,6 \pm 6,5	41 \pm 7,8	68,1 \pm 5,3	60,1 \pm 7,9
Longitud de la panoja (cm)	25 \pm 6,3	19,9 \pm 18,8	30,2 \pm 2,1	38,7 \pm 9,5
Longitud del glomérulo (mm)	8,6 \pm 1,4	6,8 \pm 2	10,1 \pm 1,6	10,1 \pm 1,4
Longitud de los cotiledones (mm)	12,6 \pm 2,5	15,3 \pm 2,9	17,2 \pm 2,1	16,5 \pm 1,4
Longitud del hipocótilo (mm)	19,5 \pm 0,5	18,6 \pm 2,1	16,2 \pm 2,2	19,7 \pm 1,5
Altura de planta (cm)	81,6 \pm 26,3	39,5 \pm 21,9	156,8 \pm 15	139,4 \pm 29,8
Diámetro de grano (mm)	1,5 \pm 0,09	2 \pm 0,3	1,7 \pm 0,07	1,9 \pm 0,2
Días desde siembra a emergencia	7,7 \pm 1,5	8,4 \pm 2	8,4 \pm 2,3	7,5 \pm 1,7
Días desde siembra a botón floral visible	45,5 \pm 7,5	21 \pm 3,6	67,8 \pm 2,7	42 \pm 8,4
Días desde siembra a floración	70 \pm 8,9	39,2 \pm 4,9	89,4 \pm 7	68,1 \pm 6,9
Días desde siembra a madurez fisiológica	173,2 \pm 29,2	118 \pm 24,5	179 \pm 4,4	164,7 \pm 8,2

El ACP realizado sobre la matriz de descriptores cuantitativos estandarizados identificó cinco componentes con autovalores superiores a 1, que condensaron el 79,3 % de la variación total. El primer componente principal (CP1) explicó el 39,9% de la variabilidad y ordenó a las poblaciones sobre un gradiente de tamaño de planta y tiempo a floración. Como indica la Fig. 2.3, las poblaciones con plantas altas, diámetro de tallo engrosado, hojas largas y anchas, panoja y glomérulos largos y mayor tiempo a floración se localizaron hacia la parte izquierda del gráfico, puesto que estas poblaciones presentaron cargas negativas elevadas para los autovectores de estos descriptores. La mayoría de estas poblaciones provienen de los valles húmedos (pastizales de neblina, Santa Victoria Oeste, Provincia de Salta) (CHEN 212, 451, 452, 456, 458, 461 y 463) y secos (CHEN 58, 182, 185, 214, 216, 231, 232, 252 y 275 de la Quebrada de Humahuaca y CHEN 414 de los Valles Calchaquíes); las poblaciones CHEN 183 y 435 provienen de un área que es considerada como parte del altiplano por su altitud (Tabla 2.1), pero está dentro de la porción más húmeda y cálida de esta región. Las poblaciones ubicadas hacia el lado derecho del CP1 presentaron cargas positivas elevadas para estas características y mostraron ciclo corto, plantas pequeñas, tallos delgados, hojas estrechas, panoja y glomérulos cortos pero el mayor diámetro de grano dentro de la colección. Todas son originarias del altiplano (CHEN 420, 426, 427, 431 y 432).

Las poblaciones CHEN 60, 256, 261, 465, 466, 468, 481 y 482 se ubicaron en una posición intermedia sobre el CP1 y presentan características morfológicas similares a las poblaciones de altiplano pero características fenológicas similares a aquellas de los valles secos (Tabla 2.5). Todas provienen de una zona de transición (pastizales altoandinos de las Serranías de Santa Victoria y Zenta ubicados entre las ecorregiones

de Puna y los pastizales de neblina de los valles orientales) y cubren un amplio rango de altitud entre los 3000 y 3900 msnm.

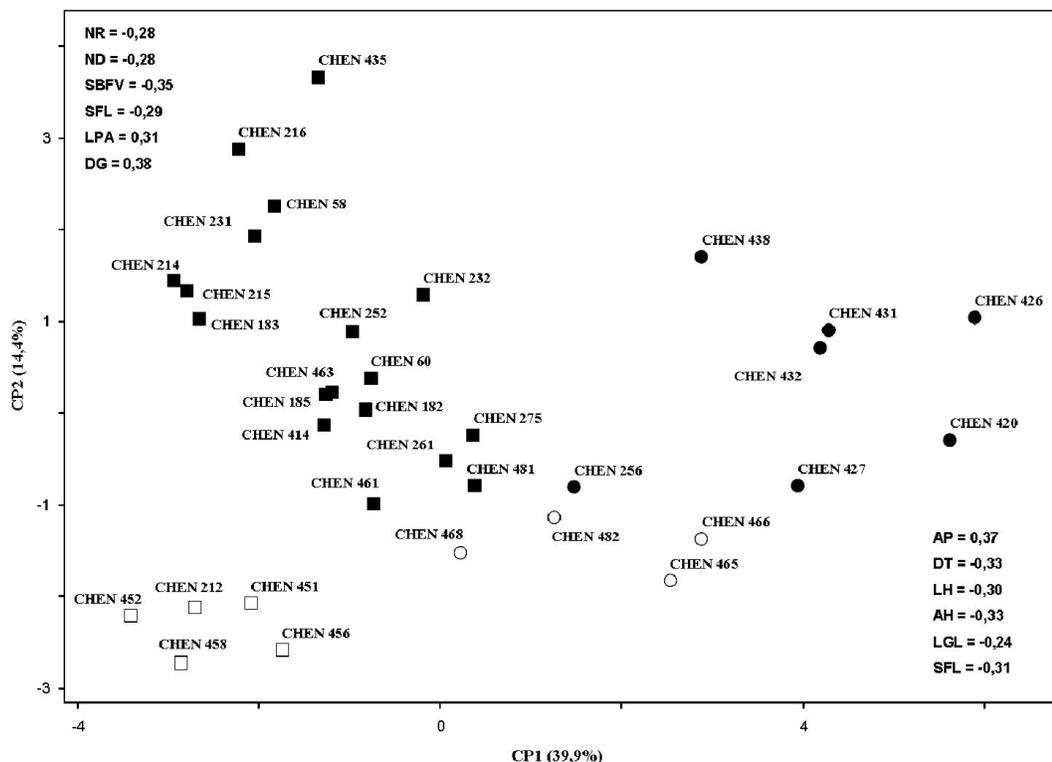


Figura 2.3. Ordenación de las poblaciones de quínoa en los dos primeros componentes principales del ACP. (●) poblaciones de altiplano; (○) poblaciones de la zona de transición; (■) poblaciones de los valles secos y (□) poblaciones de los valles húmedos de acuerdo al análisis de conglomerados (AC). Sobre cada CP se muestran las cargas de los descriptores con mayor poder discriminación.

El segundo componente principal (CP2) explicó el 14,4% de la variabilidad total y diferenció entre poblaciones de los valles secos y húmedos de acuerdo a un contraste de coeficientes de autovectores de morfología y fenología. Los coeficientes de autovectores para número de dientes en las hojas y ramas sobre el tallo principal y para todas las características fenológicas (tiempo a BFV, floración y madurez fisiológica) fueron negativos, mientras que para todas las características morfológicas restantes fueron positivas. Las poblaciones de los valles húmedos orientales mostraron cargas negativas elevadas para el número de dientes de las hojas, el número de ramas y para

todas las características fenológicas y se ubicaron en la parte inferior del gráfico. Estas poblaciones presentaron hojas con elevado número de dientes, alto número de ramas y mayor tiempo a BFV, floración y madurez fisiológica pero diámetro de tallo delgado, panojas, glomérulos y diámetro de grano pequeños comparadas con las poblaciones de los valles secos (Tabla 2.5).

Por el contrario, las poblaciones de los valles secos (promedio altitudinal de 3100 msnm, Quebrada de Humahuaca y Valles Calchaquíes, Fig. 2.1 y Tabla 2.1) tienen cargas positivas elevadas para las características morfológicas y bajas para las fenológicas (menor tiempo a BFV, floración y madurez fisiológica) que las poblaciones de los valles húmedos y estuvieron ubicadas hacia la parte superior izquierda del gráfico sobre el CP2 (Fig. 2.3). Los restantes componentes [CP3 (12,4%), CP4 (6,5%) y CP5 (6,1%)] explicaron menor variación y no diferenciaron entre las poblaciones de acuerdo al origen o altitud.

2.3.2 Descriptores cualitativos

El análisis de coordenadas principales sobre la matriz de similitud calculada a partir del coeficiente de emparejamiento simple arrojó cinco autovalores mayores a 1 cuyas magnitudes fueron 31,7, 17,2, 10,7, 7,9 y 6,7%, respectivamente. Las relaciones de proximidad entre las poblaciones definidas en el plano del análisis de coordenadas principales junto con el ARM permitieron delimitar tres grupos, uno hacia la izquierda del plano y dos hacia la derecha, respectivamente (Fig. 2.4). El primer grupo (G A) estuvo formado por seis poblaciones de origen altiplánico (CHEN 183, 420, 426, 431, 435, y 438) y siete de los valles secos (CHEN 58, 215, 216, 231, 232, 252 y 275) y se ubicó en la parte superior derecha del gráfico (Fig. 2.4). En este grupo las poblaciones no presentaron axilas pigmentadas ni hábito de crecimiento ramificado; presentaron

tallo de color verde intermedio con estrías de color rojo, hojas dentadas y panoja terminal de tipo compacta con forma amarantiforme o glomerulada de coloración intermedia blanca o amarilla a la madurez o cosecha, respectivamente (Tabla 2.6).

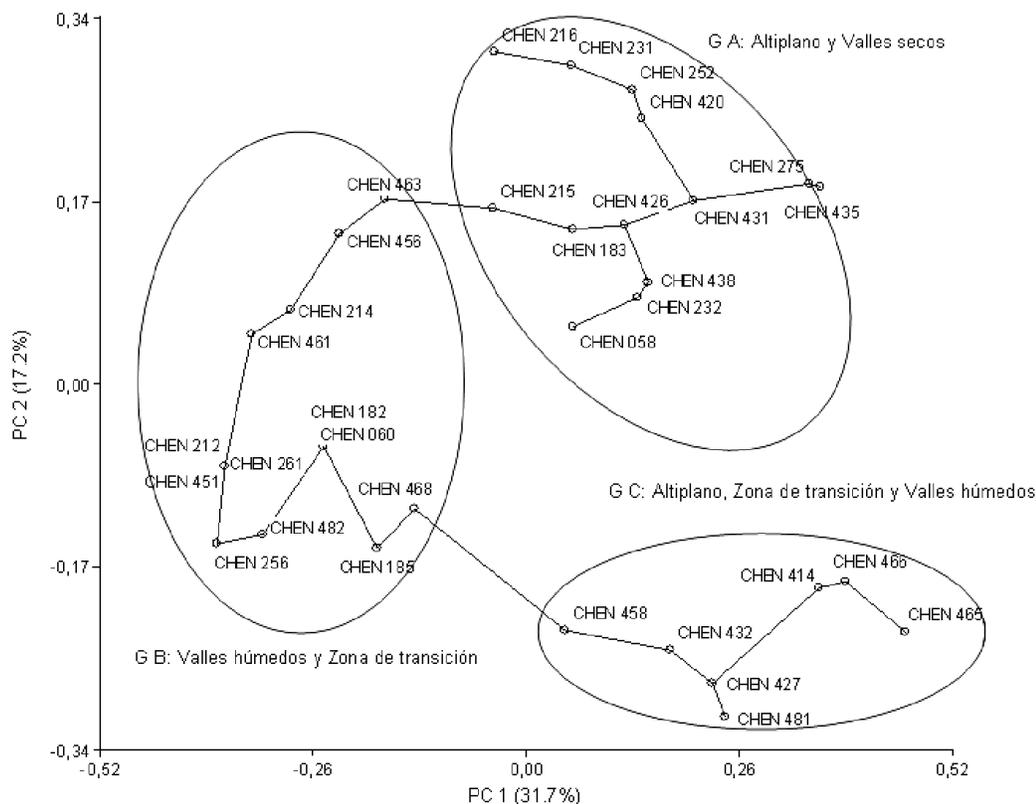


Figura 2.4. Ordenación de las poblaciones de quínoa sobre las dos primeras coordenadas del análisis de coordenadas principales junto con el árbol de recorrido mínimo superpuesto. Los tres grupos reconocidos en este análisis están encerrados por círculos y nombrados de acuerdo al origen de las poblaciones. La población CHEN 452 está ubicada en la misma posición que la 458.

El segundo grupo (G B) estuvo formado por poblaciones de la zona de transición y los valles húmedos (CHEN 60, 212, 256, 261, 451, 456, 461, 463, 468 y 482) y tres poblaciones de los valles secos (CHEN 182, 185 y 214), y se ubicó hacia la parte izquierda del gráfico. Dentro de este grupo no se observó diferenciación que permitiera separar entre las poblaciones de la zona de transición y las de los valles húmedos según el piso altitudinal de colección (Fig. 2.4). Aquí las poblaciones tampoco presentaron axilas pigmentadas; presentaron tallo de color verde claro con estrías de color amarillo,

hojas dentadas y hábito de crecimiento ramificado; la panoja fue menos terminal (o diferenciada) y compacta comparada con las del primer grupo y la forma glomerulada prevaleció con coloración blanca o amarilla claro a la madurez o cosecha, respectivamente (Tabla 2.6). El último grupo (G C) incluyó poblaciones de varios orígenes como de valles húmedos (CHEN 452 y 458), zona de transición (CHEN 465, 466 y 481), valles secos (CHEN 414) y altiplano (CHEN 427 y 432) y estuvo posicionado en el extremo inferior derecho del gráfico (Fig. 2.4). Estas poblaciones presentaron axilas pigmentadas, tallos de color verde intermedio con estrías púrpuras, hábito de crecimiento ramificado y hojas con menor número de dientes. La panoja fue aún menos terminal y compacta que en las poblaciones del segundo grupo y prevaleció la forma glomerulada con coloración púrpura o amarilla oscura a la madurez o cosecha, respectivamente (Tabla 2.6).

2.3.3 Asociación entre la caracterización cuantitativa y cualitativa: test de Mantel

Como el resultado de las caracterizaciones individuales produjo configuraciones diferentes, se utilizó un test de Mantel para establecer la relación entre las matrices de distancias de los descriptores cuantitativos y cualitativos. Esta asociación fue débil ($r = 0,22$) pero estadísticamente significativa ($P < 0,01$). Esto significa que ambas caracterizaciones proveen información complementaria.

2.4 Discusión

El germoplasma nativo de quínoa del NOA es altamente diverso a nivel fenotípico reflejando variación en el ambiente de origen. En este capítulo se muestra que las poblaciones de quínoa de la región del NOA presentaron amplia variabilidad en atributos morfológicos y fenológicos. La variabilidad en los atributos fenológicos es

promisoria desde el punto de vista del mejoramiento genético debido a que podrían ser usadas en programas de mejoramiento para obtener variedades cuyo desarrollo pudiera ajustarse de manera de evitar exponer los períodos más sensibles a heladas y sequías, dos de los factores más importantes que afectan la producción local del cultivo (Geerts et al. 2006, Pouteau et al. 2011, Winkel et al. 2011). Por otro lado, la variación en las características morfológicas cuantitativas es relevante para futuros estudios de nuevas poblaciones de quínoa del NOA o de otros países, debido a que están asociadas con el sitio de origen o altitud de las poblaciones y son consistentes con la variación observada en caracterizaciones previas de colecciones de Perú, Bolivia y Chile (Gandarillas 1968, Risi y Galwey 1989a,b, Ortiz et al. 1998, Rojas 2003, Rodríguez e Isla 2009, Fuentes y Bhargava 2010).

Las combinaciones de características observadas en las poblaciones de los valles húmedos y el altiplano fueron congruentes con las poblaciones de origen similar en las colecciones de Perú y Bolivia (Ortiz et al. 1998, Rojas 2003). Las poblaciones de los valles secos mostraron una longitud de ciclo similar a las poblaciones de las zona de transición pero fueron morfológicamente más similares a las poblaciones de los valles húmedos. Además, no parecen ser fácilmente comparables con cualquier grupo de entradas de las colecciones de Perú y Bolivia debido a que presentan combinaciones de atributos morfo-fenológicos intermedios entre los grupos de poblaciones reconocidos para ambos países. Por otro lado, las poblaciones de la zona de transición fueron morfológicamente similares a aquellas del altiplano excepto en el hábito de crecimiento (ej. presencia de ramificación) y el diámetro del grano (ej. diámetro pequeño) pero fenológicamente similares a las de valles secos.

Tabla 2.6. Variación en descriptores cualitativos para los grupos reconocidos en el ACooP. Para cada descriptor se expresa la frecuencia relativa del estado comparado en paréntesis. Descriptores binarios ((ej. axilas pigmentadas: 1,00 (presente) indica que el 100% de las poblaciones del grupo presentaron axilas pigmentadas)); multiestados nominales ((ej. color de estrías: 0,75 (rojo) indica que el 75% de las poblaciones presentaron axilas de color rojo)) y ordinales ((ej. densidad de la panoja: 0,92 (compacta) indica que el 92% de las poblaciones presentaron panojas compactas, etc.)).

Descriptor	(G1) Altiplano + Valles secos (N=13)	(G2) Valles húmedos (N=13)	(G3) Altiplano + Valles secos + Valles húmedos (N=8)
Axilas pigmentadas	0,16 (Presente)	0 (Presente)	1,00 (Presente)
Estrías	0,91 (Presente)	0,66 (Presente)	1,00 (Presente)
Color de las estrías	0,75 (Rojo)	0,50 (Amarilla)	0,62 (Púrpura)
Color del tallo	1,00 (Verde)	1,00 (Verde)	0,66 (Verde)
Intensidad del color del tallo	0,54 (Medio)	0 (Medio)	0,50 (Medio)
Ramificación	0 (Presente)	0,92 (Presente)	1,00 (Presente)
Borde de las hojas inferiores	0,91 (Dentado)	1,00 (Dentado)	0,62 (Dentado)
Color de la panoja antes de la madurez	0,83 (Blanca)	1,00 (Blanca)	0,75 (Púrpura)
Intensidad del color de la panoja antes de la madurez	0,53 (Oscuro)	0,15 (Oscuro)	0,88 (Oscuro)
Color de la panoja a la cosecha	0,66 (Amarilla)	0,92 (Amarilla)	0,62 (Amarilla)
Intensidad del color de la panoja a la cosecha	0,46 (Claro)	1,00 (Claro)	0,38 (Claro)
Tipo de panoja	1,00 (Terminal)	0,71 (Terminal)	0,25 (Terminal)
Forma de la panoja	0,58 (Glomerulada)	0,71 (Glomerulada)	0,87 (Glomerulada)
Densidad de la panoja	0,92 (Compacta)	0,23 (Compacta)	0 (Compacta)
Pigmentación en los cotiledones	0,25 (Presente)	0 (Presente)	0,50 (Presente)
Intensidad del color de los cotiledones	0,16 (Medio)	0 (Medio)	0,25 (Medio)
Intensidad de la pigmentación del hipocótilo	0,08 (Claro)	0,92 (Claro)	0,25 (Claro)

Como muestran los valores intermedios en el tamaño de planta y duración de ciclo (Tabla 2.5) y su posición intermedia en la Fig. 2.2, las poblaciones del G1 tienden a ocupar una zona de transición (en términos morfológicos y geográficos) entre las de altiplano y los valles húmedos, un patrón similar al observado por Rojas (2003) en poblaciones de origen altiplánico y valles de altura. El ACP y AC revelaron que la diversidad fenotípica para los descriptores cuantitativos estuvo estructurada de acuerdo con el sitio de origen o altitud de las poblaciones, mientras que el ACooP muestra un agrupamiento de las accesiones relacionado con el “nivel de domesticación”. En quínoa, las combinaciones de características observadas en las poblaciones de la zona de transición y los valles húmedos son generalmente más similares a *Chenopodium hircinum* y *C. quinoa* ssp. *melanospermum*, mientras que las observadas en las poblaciones de altiplano y los valles secos son más similares al tipo domesticado (Wilson 1980, 1990). Harlan (1975), sugirió que en los cereales los cambios evolutivos observados fueron desde inflorescencias o espigas no diferenciadas y laxas con hábito de crecimiento ramificado observado en el tipo silvestre a inflorescencias grandes, compactas y terminales sin ramificación como se observa en el tipo domesticado. En *Chenopodiaceae* y especialmente en quínoa, estos cambios podrían haber sido similares (Wilson 1980, 1990).

Wilson (1988) sugirió que las poblaciones del sur de los Andes muestran un amplio rango de variación en atributos morfológicos y moleculares pero carecen de estructura de acuerdo al origen o altitud. Así, las poblaciones de valles y altiplano no fueron bien diferenciadas en ese estudio. En contraste con esos antecedentes, y sobre la base de las características cuantitativas, las poblaciones de quínoa del NOA tendieron a agruparse de acuerdo a la altitud o sitio de origen cuando se analizaron utilizando atributos cuantitativos. Los cuatro grupos reconocidos en el ACP podrían presentar

similitudes con aquellos propuestos por Rojas (2003) en las accesiones de la colección de Bolivia, que también discriminó entre ecotipos de altiplano, zona de transición y valles húmedos. Esta diferenciación ecotípica basada en la morfometría fue posteriormente confirmada por del Castillo et al. (2007) usando RAPDs (Amplificación al azar de ADN polimórfico). Esta correspondencia sugiere que procesos similares de diferenciación genética podrían haber afectado a quínoa a lo largo de la región surandina y que los gradientes de aridez y heladas observados podrían ser un factor principal en la diferenciación ecotípica.

Christensen et al. (2007) analizaron recientemente la diversidad genética de la colección de quínoa del USDA y CIP-FAO (Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América y Centro Internacional de la Papa de la Organización Mundial para la Agricultura y la Alimentación). Ellos sugirieron que las poblaciones de Argentina representarían introducciones desde el altiplano sur de Bolivia y de poblaciones del Nivel del mar de Chile. De acuerdo con los resultados de este capítulo, las poblaciones del germoplasma del NOA podrían representar introducciones desde el sur de Bolivia, puesto que las poblaciones de altiplano (G2), zona de transición (G3) o los valles húmedos (G3) presentan características que parecen relacionarlas con algunas introducciones desde el sur de Bolivia (e.g. G1 en Rojas 2003) o del altiplano norte (e.g. G4, *ibid*) y los valles húmedos (e.g. G7, *ibid*), respectivamente. Sin embargo, esto no excluye la posibilidad de que el altiplano norte chileno haya actuado como una vía alternativa para la introducción de quínoa en Argentina, puesto que las poblaciones del altiplano de Argentina exhiben características que parecen relacionarlas a las poblaciones del altiplano de Chile, notablemente en la carencia de hábito de crecimiento ramificado, características de las hojas como el número de dientes y el largo, ancho y color de la panoja (Fuentes y Bhargava 2010). Las semejanzas genéticas entre las

poblaciones del NOA y una colección de poblaciones de Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia y Chile es parte de un estudio en marcha utilizando marcadores microsatelitales, y permitirá establecer con mayor precisión las relaciones entre diferentes orígenes que permita evaluar la hipótesis de Christensen et al. (2007) (Costa Tártara, com. pers.).

Los resultados de este capítulo tienen varias implicancias para los programas de conservación y mejoramiento de quínoa en la región del NOA. Generalmente, la diversidad fenotípica observada se estructuró de acuerdo al sitio de origen. Así, futuros programas de conservación y mejoramiento deberían considerar esta estructura fenotípica del cultivo en la región. Como los programas de mejoramiento establecidos en la región andina están guiados por atributos de grano como tamaño y color, las poblaciones del altiplano y los valles secos serían las más promisorias a ser incluidas en dichos programas de mejoramiento, mientras que las otras poblaciones (valles húmedos) podrían experimentar menos uso y aún abandono imponiendo serios riesgos de erosión genética a este germoplasma a no ser que un uso alternativo (e.g. como forraje) sea promovido para estas poblaciones de gran altura de planta y hábito de crecimiento ramificado. Otra consideración a tomar en cuenta es la diferencia en variabilidad fenotípica dentro de los grupos reconocidos. De acuerdo a los resultados, las poblaciones de quínoa del altiplano y los valles secos presentaron mayor variabilidad que las poblaciones de los valles húmedos. Estas diferencias podrían resultar de eventos fundadores asociados con dispersión temprana desde el centro de origen debido a que estas poblaciones presentan características más similares al tipo silvestre, mientras que las poblaciones del altiplano y los valles secos presentan características más avanzadas en términos de domesticación (Harlan 1975) y podrían representar introducciones más recientes de materiales procedentes del sur de Bolivia. Futuros programas de

mejoramiento deberían focalizarse en no reducir demasiado esta variabilidad fenotípica mientras que al mismo tiempo se logre la homogeneidad requerida para la producción comercial, puesto que al crecer en un ambiente impredecible y de elevado estrés abiótico una reducción en la diversidad fenotípica podría imponer un serio riesgo para la adaptabilidad a estos tipos de ambientes.

2.5 Conclusiones

En el presente capítulo se pudo establecer que el germoplasma nativo de quínoa del NOA es altamente diverso a nivel fenotípico reflejando variación en el ambiente de origen. Las combinaciones de características observadas en las poblaciones de los valles húmedos y el altiplano fueron congruentes con las de poblaciones de origen similar en las colecciones de Perú y Bolivia. El ACP y AC (descriptores cuantitativos) revelaron que la diversidad fenotípica para los descriptores cuantitativos estuvo estructurada de acuerdo con el sitio de origen o altitud de las accesiones, mientras que el ACooP (descriptores cualitativos) muestra un agrupamiento de las poblaciones relacionado con el “nivel de domesticación”. Los cuatro grupos reconocidos en el ACP podrían presentar similitudes con aquellos propuestos por Rojas (2003) en las poblaciones de la colección de Bolivia. Esta correspondencia sugiere que procesos similares de diferenciación genética podrían haber afectado a quínoa a lo largo de la región surandina y que los gradientes de aridez y heladas observados podrían ser un factor principal en la diferenciación ecotípica.

**Efecto de la fecha de siembra y extensión del fotoperíodo sobre la
floración en 11 poblaciones nativas de quínoa del Noroeste Argentino**

3.1 Introducción

El conocimiento de los factores ambientales que regulan la duración del desarrollo de los cultivos constituye un elemento indispensable para predecir su comportamiento agronómico y el rendimiento en un área de régimen climático conocido (Miralles et al. 2001). Los factores ambientales más relevantes en el control del desarrollo de los cultivos son la temperatura y el fotoperíodo y su importancia relativa depende de la sensibilidad de las plantas en cada fase (Hall 2001). Evidencias previas indican que los genotipos de quínoa se adaptan a los diversos ambientes en los que crecen a través de una considerable plasticidad en su fenología (i.e., tiempo desde siembra a madurez), cuyos principales determinantes son las respuestas a la temperatura y el fotoperíodo (Bertero et al. 1999b, 2000).

En base a un modelo que considera a los efectos de la temperatura y el fotoperíodo independientemente (Major y Kiniry 1991), Bertero et al (1999b) caracterizaron la variabilidad en la respuesta de la duración de fases del desarrollo a la temperatura y el fotoperíodo de cultivares de quínoa de diferente orígenes. En este modelo se asume que la tasa de desarrollo durante varias fases, para un fotoperíodo dado, se incrementa linealmente por encima de una temperatura de base (T_b) hasta una temperatura óptima (T_{opt}) y luego decrece a temperaturas supra-óptimas (Fig. 3.1A) (Ritchie y Ne Smith 1991). El requerimiento de tiempo térmico para la terminación de una fase se estima como la inversa de la pendiente que relaciona la tasa de desarrollo y la temperatura media del período en el rango sub-óptimo (i.e. entre T_b y T_{opt}). (Fig. 3.1A). En especies con una respuesta al fotoperíodo a días cortos (como quínoa, Bertero et al. 1999a), este requerimiento de tiempo térmico para la terminación de una determinada fase se incrementa al aumentar el fotoperíodo en forma lineal entre dos

límites. Para esta fase el tiempo térmico es una función lineal del fotoperíodo entre dos límites: fotoperíodo umbral (F_u) y crítico (F_c) (Fig.3.1B).

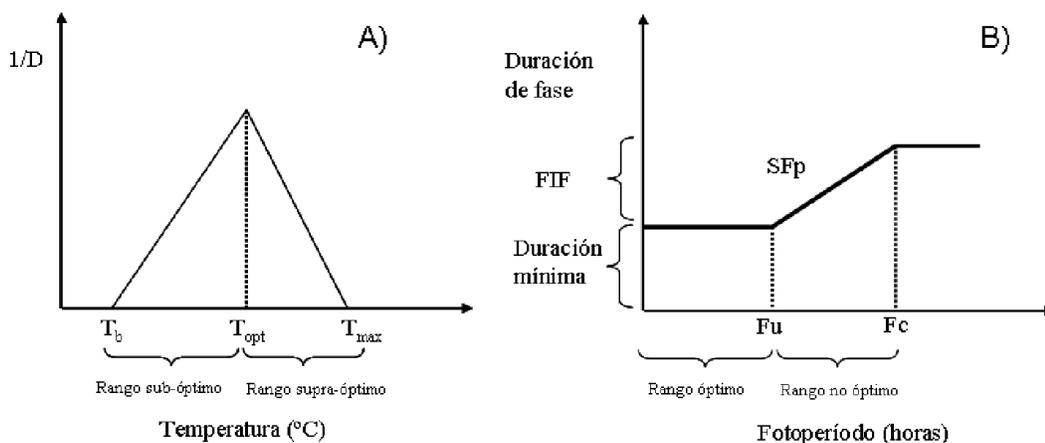


Figura 3.1. (A) Relación entre la tasa de desarrollo de una fase ($1/D$, donde D es el número de días hasta completar dicha fase) y las temperaturas medias (adaptado de Ritchie y Ne Smith, 1991) y (B) efecto del fotoperíodo sobre la duración de una fase (ej. desde emergencia a floración) bajo temperatura constante en una planta de día corto. (Adaptado de Major y Kiniry 1991).

Los fotoperíodos óptimos en plantas con una respuesta cuantitativa para días cortos son aquellos por debajo de F_u que no causan retraso en el desarrollo floral. Bajo éstas condiciones la duración de la fase emergencia-floración en tiempo térmico es mínima (Major y Kiniry 1991) (Fig. 3.1B). La duración mínima de esta fase se asocia con la posibilidad de asegurar una biomasa mínima antes de florecer, por lo tanto es de longitud constante e independiente del control fotoperiódico pero de longitud variable entre genotipos (Major 1980). F_u separa los fotoperíodos óptimos de los no óptimos (Fig. 3.1B). Los fotoperíodos no óptimos son aquellos por encima del F_u que retrasan el desarrollo floral. Dado que la floración es retrasada por encima de la duración mínima de la fase, ésta fase se conoce como Fase Inducida por el Fotoperíodo (FIF) (Fig. 3.1B) y su duración depende del control fotoperiódico (Major y Kiniry 1991). Para algunos genotipos existe un fotoperíodo crítico (F_c); en especies con respuesta cuantitativa a días cortos este límite superior indica que la floración ocurrirá bajo un valor constante y

máximo en unidades de tiempo térmico (Major 1980). Por último, la sensibilidad al fotoperíodo (SFp) se define como la derivada de la función que relaciona el tiempo térmico a floración en el rango de fotoperíodos no óptimos y puede expresarse en unidades de °C día por hora (Fig. 3.1B). Esta misma aproximación ha sido utilizada para caracterizar la variabilidad en la respuesta del filocrono (tiempo térmico entre la aparición de dos hojas sucesivas sobre el tallo principal) a la temperatura y el fotoperíodo entre cultivares de quínoa de diferentes orígenes, utilizando el parámetro (*Mf*) para designar a la duración mínima del filocrono bajo fotoperíodos más cortos que el fotoperíodo umbral (Bertero et al. 2000).

En base a este modelo, Bertero et al. (1999b) observaron que, de los cinco parámetros utilizados para caracterizar la variabilidad en la respuesta de la duración de fases del desarrollo a la temperatura y el fotoperíodo (T_b , F_u , F_c , SFp y duración mínima o *Mf*), dos fueron útiles para explicar las diferencias entre los cultivares de quínoa: la duración mínima o *Mf* y la sensibilidad al fotoperíodo (SFp, °C día h⁻¹). Ambos parámetros varían a lo largo de un gradiente latitudinal entre genotipos de distinto origen: los genotipos de origen tropical presentaron una mayor sensibilidad al fotoperíodo y mayor duración mínima de la fase emergencia-floración o *Mf* mientras que los valores más bajos de estos parámetros fueron observados en los genotipos de origen altiplánico y del nivel del mar (Bertero et al. 1999b; 2000).

La región andina del Noroeste Argentino (NOA) es una ecorregión amplia y compleja que contiene diversos sistemas agroecológicos determinados por diferentes factores físicos (Bianchi et al. 2005). En estos ambientes la estación lluviosa es monomodal y ocurre junto con el período libre de heladas durante el verano austral, permitiendo una sola estación de cultivo (García et al. 2007). Sin embargo, los gradientes latitudinales y longitudinales de temperatura, precipitación y período libre de

heladas entre las distintas zonas agroecológicas determinan diferencias agro-climáticas entre los ambientes y consecuentemente en la longitud de la estación de crecimiento para los cultivos (Francois et al. 1999, Bianchi et al. 2005, Geerts et al. 2006, García et al. 2007).

En el NOA al igual que en Perú y Bolivia (Aguilar y Jacobsen 2003, Rojas 2003), los agricultores locales utilizan poblaciones de quínoa con diferente duración de ciclo acorde al clima y a la humedad de cada zona agroecológica (Capítulo 2). En la Puna, la zona agroecológica con mayor altitud, más árida y fría dentro del rango de distribución de la quínoa en el NOA, se siembran poblaciones con una longitud de ciclo corto (≈ 90 días), generalmente entre Noviembre y Diciembre para poder ser cosechados hacia fines de Febrero o principio de Marzo, momento en el cual comienzan a disminuir las precipitaciones y a incrementarse el riesgo de heladas. En los valles orientales húmedos con estación lluviosa más prolongada y ubicados a menor altitud sobre el nivel del mar, se siembran poblaciones de ciclo largo (≈ 200 días) entre Septiembre y Octubre que luego se cosechan entre Mayo y Junio. Por otro lado, en los valles y quebradas áridos se siembran poblaciones con duración de ciclo intermedio (≈ 180 días) entre Octubre y Noviembre y se cosechan hacia fines de Abril o principio de Mayo (Capítulo 2). Este comportamiento es coincidente con el patrón este→oeste de aumento de la altitud (y disminución de la temperatura media) y disminución de las precipitaciones, lo que determinaría un acortamiento de la estación de crecimiento para los cultivos al desplazarse hacia el oeste (Bianchi et al. 2005).

Dada la heterogeneidad fenológica entre las poblaciones de quínoa del NOA de diferentes orígenes y la frecuente asociación entre diferencias fenológicas, rendimiento y adaptación a diferentes ambientes, es importante contar con una caracterización de la variabilidad en la sensibilidad a la temperatura y el fotoperíodo que subyace a esas

diferencias en fenología. La hipótesis que se desprende de lo anteriormente detallado y que pondremos a prueba en este capítulo es que el comportamiento precoz de las poblaciones de altiplano se asocia con una mayor sensibilidad a la temperatura (Atkinson y Porter 1996, Bertero et al. 2000) y menor sensibilidad al fotoperíodo, mientras que el comportamiento tardío de las poblaciones de valles orientales húmedos y valles secos estaría asociado con una mayor sensibilidad al fotoperíodo y menor sensibilidad a la temperatura, respectivamente.

Para poner a prueba esta hipótesis se condujeron ensayos bajo un amplio rango de condiciones fototermales a campo (en la localidad de Caleta, Depto. de Humahuaca, prov. Jujuy) y bajo condiciones semi-controladas (Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires). El estudio principal consistió de ensayos de fechas de siembra a campo, que permitieron muestrear el rango de combinaciones térmicas y fotoperiódicas experimentados en esa zona. Sin embargo, dado que ambos factores muestran una fuerte co-variación estacional en ambientes tropicales, se condujeron ensayos bajo condiciones semi-controladas mediante tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo para ampliar el rango explorado de este último factor. El objetivo general de este capítulo es evaluar el comportamiento de diferentes poblaciones de quínoa de orígenes contrastantes dentro del NOA ante cambios en el fotoperíodo y temperatura determinadas por diferentes fechas de siembra y/o tratamientos de extensión del fotoperíodo conducidos en condiciones semi-controladas.

Los objetivos específicos son:

- 1) Analizar el efecto de las fechas de siembra sobre las respuestas del tiempo a floración de 11 poblaciones de quínoa.

- 2) Agrupar el germoplasma en base a las respuestas relativas del tiempo a floración sobre el rango de fechas de siembra.
- 3) Cuantificar la relación entre la tasa de desarrollo a floración y: (i) la temperatura, (ii) el fotoperíodo.
- 4) Evaluar los efectos del fotoperíodo sobre la duración de la fase emergencia-yema floral visible y el filocrono bajo condiciones semi-controladas y derivar parámetros de respuesta fotoperiódica para ambos procesos de desarrollo.
- 5) Examinar la asociación entre parámetros de la respuesta térmica y/o fotoperiódica y los datos de origen de las poblaciones (altitud, latitud, longitud e información climática).

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Ensayos conducidos en el NOA

3.2.1.1 Sitio experimental

El trabajo se llevó a cabo en la localidad de Calete, Depto. de Humahuaca (23° 12' S, 65° 20' O; 2939 msnm., prov. Jujuy, Argentina) durante dos estaciones de crecimiento: 2008/2009 y 2009/2010. Para cada estación de crecimiento se obtuvieron los valores diarios de temperatura media, máxima y mínima (°C) y precipitación (mm) con un sensor de temperatura (TC1047, Microchip Technologies, Chandler AZ), monitoreado por una unidad de control automática (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) y un pluviómetro, respectivamente, colocados dentro del sitio experimental. Para el cálculo del fotoperíodo se consideró el tiempo transcurrido entre el amanecer y el ocaso (Goodspeed 1975).

3.2.1.2 Diseño experimental y determinaciones fenológicas

El estudio consistió de tres fechas de siembra para la primera estación de crecimiento (2008/2009), seis para la segunda (2009/2010) y 11 poblaciones. Las poblaciones fueron elegidas para representar orígenes contrastantes del germoplasma nativo (Tabla 3.1). Los factores (fechas de siembra y genotipos) fueron dispuestos en un experimento factorial-anidado, con las fechas de siembra y las poblaciones como factores cruzados asignados al azar en tres bloques anidados dentro de cada fecha de siembra. Cada parcela consistió de 11 surcos (uno por población) de 5 metros de longitud separados por 0,5 metros de distancia entre surcos. Se utilizó una densidad dentro del surco de 14 semillas metro⁻¹, equivalente a una densidad de siembra de 280.000 semillas ha⁻¹. Los experimentos se mantuvieron libre de malezas y plagas y se fertilizaron con 43 kg de N ha⁻¹ (como urea) 35 días después de la emergencia. Los experimentos recibieron riego antes de la siembra y luego de emergencia cada 10 o 15 días siguiendo las prácticas locales (riego por surco) para evitar déficit hídrico durante el ciclo de cultivo. Ante la ocurrencia de lluvias el intervalo de tiempo entre riegos fue extendido a entre 15 y 20 días. Luego de la emergencia se monitorearon entre 10 y 15 plantas por cada surco-réplica con una frecuencia semanal y el tiempo a floración (al menos una flor abierta) fue registrado cuando al menos el 50% de las plantas en cada surco hubieron alcanzado el estadio (Bertero y Ruiz 2008).

3.2.2 Ensayos de extensión artificial del fotoperíodo

Estos ensayos se condujeron en el campo experimental de la Universidad de Buenos Aires (35° 35' S, 59° 29' O) entre Septiembre de 2012 y Enero de 2013. Se obtuvieron los valores diarios de temperatura media (°C) de una central meteorológica ubicada a 15 metros de los experimentos y para el cálculo del fotoperíodo se consideró el tiempo transcurrido entre el amanecer y el ocaso (Goodspeed 1975).

Tabla 3.1. Datos de pasaporte, grupo de adaptación genotípico y condiciones climáticas del lugar de origen de las poblaciones evaluadas en el NOA y en los tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo.

Poblaciones	Origen (Localidad, Departamento, Provincia)	Longitud (O)	Latitud (S)	Altitud (msnm)	Grupo genotípico ¹	TMCH (°C) ³	PTCH (mm) ³	ESTPRE (%) ³
58	Coctaca, Humahuaca (Jujuy)	65° 17'	23° 09'	3215	Valle seco	14,6	145	109
60 ²	Abralaite de Colanzulí, Iruya (Salta)	65° 14'	22° 54'	3711	Valle seco	12,8	165	111
182	QQ 95-NSL 106394, Humahuaca (Jujuy)	65° 20'	23° 12'	2939	Valle seco	15,5	136	108
212 ²	San Felipe, Santa Victoria Oeste (Salta)	64° 58'	22° 16'	2507	Valle húmedo	18,3	278	101
231 ²	Ocumaso, Humahuaca (Jujuy)	65° 15'	23° 12'	3000	Valle seco	13,6	149	112
252	Maimará, Tilcara (Jujuy)	65° 24'	23° 37'	2334	Valle seco	17,5	231	107
414 ²	La Poma, La Poma (Salta)	66° 11'	24° 42'	3016	Valle seco	14,4	113	119
420	Antofallita, Los Andes (Salta)	67° 31'	25° 14'	3498	Altiplano	10,5	38	104
426 ²	Santa Rosa de los Pastos Grandes, Los Andes (Salta)	66° 40'	24° 28'	3939	Altiplano	10,4	72	126
431 ²	Susques, Susques (Jujuy)	66° 22'	23° 23'	3619	Altiplano	12,6	89	125
435	Cangrejillos, Yavi (Jujuy)	65° 35'	22° 25'	3583	Valle seco	14,1	180	112

¹Grupo de adaptación genotípico surgido del análisis de conglomerados sobre datos cuantitativos resultantes de la caracterización morfo-fenológica (Capítulo 2). ²Poblaciones evaluadas en los ensayos de extensión artificial del fotoperíodo. ³Variables climáticas del lugar de origen de las poblaciones obtenidas de la base BIOCLIM (Hijmans et al. 2005). TMCH: temperatura media del cuarto más húmedo del año; PTCH: precipitación acumulada total del cuarto más húmedo del año; ESTPRE: estacionalidad de la precipitación, coeficiente de variación (%).

El estudio consistió de la combinación factorial de tres tratamientos de fotoperíodo y seis poblaciones (Tabla 3.1). Los tratamientos fueron dispuestos según un diseño con arreglo en parcelas divididas con los tratamientos de fotoperíodo como parcela principal y las poblaciones como sub-parcelas. Las poblaciones seleccionados fueron CHEN 60, 212, 231, 414, 426, y 431 y cubrieron gran parte del rango de altitudes (2507-3939 msnm), latitudes (22° 16' a 24° 42') y longitudes (64° 48' a 65° 40') de la distribución conocida de este cultivo en el NOA (Tabla 3.1). Los tratamientos de fotoperíodo consistieron de fotoperíodo natural (FN, de 12,0 horas para el genotipo más precoz (426) a 12,4 horas para el genotipo más tardío (212)) y extensiones del fotoperíodo con luz artificial de modo de extender el período natural a 15 horas y 18 horas, respectivamente. Las extensiones se hicieron desde antes del amanecer y después del atardecer, de 5:30 a 7:30 y de 17:30 a 20:30 para el tratamiento de fotoperíodo de 15 horas, y de 4:00 a 7:30 y 17:30 a 22:00 para el tratamiento de fotoperíodo de 18 horas, respectivamente. Para tal fin se emplearon temporizadores electrónicos programados para el encendido y apagado automático de las luminarias. Las luminarias consistieron de una combinación de 1 tubo fluorescente (36W) y 2 lámparas incandescentes de baja intensidad lumínica (40W). La extensión lumínica contribuyó con entre 0,6 y 0,97 moles de PAR $m^{-2} d^{-1}$, según el tratamiento fotoperiódico. Las luminarias se dispusieron por encima de cada población (una por población) a una altura promedio de 50 cm por sobre el extremo apical de las plantas y se elevaron en paralelo al crecimiento de las mismas.

Los experimentos se condujeron en macetas plásticas de 7 litros, cuyo sustrato estuvo compuesto por una mezcla de 25% de perlita, 25% de turba y 50% de suelo. Se sembraron cinco semillas por maceta que se ralearon a una planta luego de establecido el cultivo (10 plantas por tratamiento). La densidad fue de 25 plantas m^{-2} y las macetas

se rotaron semanalmente para minimizar efectos de posición (tanto para exposición a la luz solar como a diferentes posiciones en relación a las luminarias). Se realizó una fertilización con urea (0,6 gramos por maceta, equivalente a 70 kg de N ha⁻¹) 11 días después de la emergencia, y esta fertilización se repitió 33 días después, al observarse clorosis asociada al exceso de lluvias. El control de plagas y enfermedades se realizó a través de la aplicación de Cipermetrina y Clorpirifós para el control de plagas y Amistar para prevenir enfermedades fúngicas. Las macetas fueron regadas regularmente. Para estos ensayos se registró el momento de ocurrencia del estadio fenológico de yema floral visible (estimado como primordio de inflorescencia visible) (Bertero y Ruiz 2008) en cada planta individual y tratamiento de fotoperíodo. Además, se realizaron mediciones sucesivas del número de hojas aparecidas sobre el tallo principal, considerando aparecida a toda hoja que superara 1 cm de longitud. Estas se realizaron después de la emergencia a intervalos de 2-3 días hasta floración (antesis) definida como el momento en que una planta presenta al menos una flor abierta (Bertero y Ruiz 2008).

3.2.3 Análisis estadísticos

3.2.3.1 Ensayos conducidos en el NOA

Se realizó un análisis combinado de la varianza para investigar los efectos de los factores fechas de siembra, genotipos y la interacción entre fechas de siembra y genotipos sobre la duración del tiempo a floración (días). El análisis de la varianza se condujo bajo el siguiente modelo:

$$y_{ijk} = \mu + FS_i + G_j + (FSG)_{ij} + B_{k(i)} + \varepsilon_{(ij)k} \quad [\text{Ec. 3.1}]$$

donde y_{ijk} es el tiempo a floración observado en la fecha de siembra i para el genotipo j en el bloque k , μ es la media general; F_{S_i} es el efecto de la fecha de siembra i , con $i = 1, \dots, F_s$; G_j es el efecto del genotipo j , con $j = 1, \dots, G$; $(F_s G)_{ij}$ es el efecto de la interacción entre la fecha de siembra i y el genotipo j ; $B_{k(i)}$ es el efecto del bloque k dentro de la fecha de siembra i , con $k = 1, \dots, B$; y ε_{ijk} el error asociado a la observación ijk . Para este modelo todos los factores se consideraron fijos excepto el bloque que se consideró aleatorio y está $\sim \text{NID}(0, \sigma_b^2)$. Luego se realizó un análisis de la varianza para cada fecha de siembra por separado bajo un diseño en bloques completos al azar. El cálculo de los componentes de varianza para cada uno de los factores de ambos modelos se realizó a partir de las Sumas de Cuadrados de Tipo III debido al desbalance en la mayoría de los ensayos por pérdidas de bloques en algunas fechas de siembra (Zar 1999). Con la prueba de Tukey se hicieron las comparaciones de medias sobre los efectos significativos de ambos modelos.

Con el objetivo de comprender los patrones de respuesta de las poblaciones en la duración del tiempo a floración sobre el rango de fechas de siembra se condujo un análisis de conglomerados utilizando la medida de distancia Euclídea y el algoritmo de agrupamiento de la mínima varianza (Ward 1963) sobre una matriz de 11 x 9 (11 poblaciones por la duración promedio del tiempo a floración de los genotipos en las nueve fechas de siembra). Para determinar el número óptimo de grupos se realizó un Análisis Multivariado de la Varianza (Mohammadi y Prassana 2003). Luego se realizó un análisis de varianza para testear la diferencia entre los grupos genotípicos reconocidos.

3.2.3.2 Respuesta del desarrollo a las variables climáticas

Para describir la respuesta de la duración a floración (antes de la floración) a la temperatura y el fotoperíodo, se realizó un análisis preliminar de la duración del tiempo a floración (expresado en tiempo térmico, $T_b = 3 \text{ °C}$) en función del fotoperíodo. Este análisis no permitió identificar ninguna asociación y mostró una alta dispersión de los valores de tiempo térmico a floración, sin un patrón detectable. Por lo tanto, en base a este resultado se decidió analizar la relación entre tasa de desarrollo y temperatura para cada población y comparar eso con un modelo que incorpora el efecto del fotoperíodo.

Para el análisis de la tasa de desarrollo a floración, los datos de duración a floración fueron transformados a tasa de desarrollo, calculada como la inversa de la duración ($1/d$, siendo d días a floración) y sobre estos datos se realizaron análisis de regresión lineal simple y múltiple para estimar los efectos de la temperatura media (T_m , °C) y el fotoperíodo (F_p , horas) sobre la tasa de desarrollo a floración. Para cada población la tasa de desarrollo a floración se relacionó con la temperatura y el fotoperíodo medio para el período comprendido entre emergencia y floración (Roberts et al. 1993). Se evaluaron dos modelos de complejidad creciente y, en cada paso, el modelo más complejo fue aceptado sólo si el efecto del factor fotoperíodo era significativo ($P < 0,05$).

El modelo inicial testeado asume que la temperatura media es el único factor que afecta la tasa de desarrollo (insensibilidad al fotoperíodo, Fig. 3.1A):

$$1/d = a + b T_m \quad [\text{Ec. 3.2}]$$

donde $1/d$ es la tasa de desarrollo y T_m la temperatura media (en °C) durante la fase emergencia-floración y a y b son constantes genotípicas específicas que corresponden a la ordenada al origen y la pendiente de la regresión. La temperatura de base corresponde

a la intercepción sobre el eje de las abscisas cuando la tasa de desarrollo es nula [T_b (°C) = $-a/b$] y el tiempo térmico (TT) al recíproco de la pendiente de regresión [TT (°C día) = $1/b$] (Fig. 3.1A).

El efecto del fotoperíodo fue testeado usando el modelo de regresión lineal múltiple:

$$1/d = a + b T_m + c F_p \quad [\text{Ec. 3.3}]$$

donde F_p es el fotoperíodo medio (horas) durante la fase emergencia-floración y a , b y c son constantes genotípicas. Las constantes a y b presentan el mismo significado que en el modelo térmico [Ec. 3.2], mientras que c es una constante de sensibilidad al fotoperíodo (cuánto cambia $1/d$ por cada unidad de incremento de fotoperíodo). Con los parámetros derivados de los modelos de ajuste se realizó posteriormente un análisis de varianza para testear las diferencias de pendientes y ordenadas al origen entre las poblaciones. Con el objetivo de evaluar la significación y magnitud de las asociaciones entre las constantes genotípicas específicas de los modelos y los datos de pasaporte de las poblaciones más algunas variables del lugar de origen (altitud, longitud y latitud, TMCH, PTCH y ESTPRE, Tabla 3.1) se realizaron pruebas t y análisis de correlación de Pearson. Los datos climáticos para el lugar de origen de las poblaciones se obtuvieron de la base BIOCLIM (Hijmans et al. 2005). Esta base cuenta con 19 variables bioclimáticas, sin embargo para los fines de este análisis se seleccionaron aquellas relacionadas únicamente con la temperatura media y la precipitación total acumulada durante el cuartil más húmedo del año (i.e. verano austral) que corresponde al período de siembra de la quínoa en la región, además se utilizaron los valores de estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de Variación, Tabla 3.1) como indicador

indirecto de la longitud de período lluvioso. El coeficiente de variación se calcula como la desviación estándar de las precipitaciones semanales estimadas expresada como porcentaje de la media de las estimaciones (i.e. media anual) (Hijmans et al. 2005).

3.2.4 Ensayos de extensión artificial del fotoperíodo

3.2.4.1 Efectos sobre la duración de la fase emergencia-yema floral visible y el filocrono

Para cada combinación de población y tratamiento de fotoperíodo la duración de la fase vegetativa (emergencia-yema floral visible, E-YFV) se expresó en tiempo térmico ($T_b = 3\text{ }^\circ\text{C}$) (Bertero et al. 1999b). El cálculo de la suma térmica se realizó sustrayendo a la temperatura media diaria registrada para el período entre emergencia y yema floral visible el valor de la temperatura de base. El período de aparición de hojas fue subdividido en dos subperíodos: (1) desde la emergencia del cultivo hasta la aparición del primer par de hojas verdaderas y (2) desde la aparición del primer par de hojas verdaderas hasta el final de la aparición de hojas (antesis) (Bertero 2001b). Se calculó un valor único de $95\text{ }^\circ\text{C día}$ para la duración del primer subperíodo en cada combinación de población y tratamiento de fotoperíodo. El tiempo térmico para estimar filocrono se calculó con una temperatura de base (T_b) de $2\text{ }^\circ\text{C}$ (Bertero et al. 2000). Posteriormente, la tasa de aparición de hojas se calculó para el segundo subperíodo como la pendiente de la relación entre el número de hojas aparecidas y el tiempo térmico hasta floración bajo un modelo bilineal cuyas ecuaciones son:

$$NH = a + b*TTap \quad \text{si } TTap < c$$

[3.4]

$$NH = a + b*c \quad \text{si } TTap > c$$

donde NH es el número de hojas aparecidas, $TTap$ es el tiempo térmico acumulado ($^{\circ}\text{C}$ día, $T_b = 2^{\circ}\text{C}$) desde la aparición del primer par de hojas verdaderas hasta floración, a y b son la ordenada al origen y la pendiente de la regresión lineal respectivamente y c es el tiempo térmico al momento de finalización de la aparición de hojas (plateau). El filocrono (tiempo térmico entre la aparición de dos hojas sucesivas) se calculó como la inversa del valor de la pendiente obtenida de la ecuación de la relación lineal [3.4] (Bertero et al. 2000). Para evaluar el impacto de los tratamientos fotoperiódicos sobre la duración en tiempo térmico para la fase E-YFV y el filocrono se realizaron análisis de la varianza para ambas variables bajo un diseño completamente aleatorizado en parcelas divididas. El cálculo de los componentes de varianza para cada uno de los factores se realizó utilizando la Suma de Cuadrados de Tipo I, dado que el diseño fue balanceado (Zar 1999).

3.2.4.2 Cuantificación de la respuesta al fotoperíodo para la fase E-YFV y el filocrono

Para caracterizar la respuesta fotoperiódica para la duración de la fase E-YFV y el filocrono se utilizó el modelo de Major y Kiniry (1991) adaptado para quínoa (Bertero et al. 1999b, 2000). Dado que los tratamientos de fotoperíodo fueron pocos, los datos de esos ensayos no permitieron ajustar modelos de complejidad creciente para describir la respuesta al fotoperíodo (Bertero et al. 1999b, 2000). Por lo tanto para derivar el parámetro de sensibilidad al fotoperíodo para ambos procesos de desarrollo se graficó la duración de la fase E-YFV en tiempo térmico ($^{\circ}\text{C}$ día, $T_b = 3^{\circ}\text{C}$) y el filocrono ($^{\circ}\text{C}$ día, $T_b = 2^{\circ}\text{C}$) en función del fotoperíodo explorado para cada combinación de población y tratamientos de fotoperíodo. Posteriormente se ajustó un modelo lineal para describir la sensibilidad al fotoperíodo (pendiente de la regresión). Por otro lado, debido a que no pudo detectarse la duración mínima de la fase y el filocrono, se consideró

provisoriamente como duraciones mínimas de ambos procesos a aquellas observadas bajo el tratamiento de fotoperíodo control (FN).

Con los parámetros de sensibilidad al fotoperíodo derivados de los ajustes lineales para cada población y la duración mínima para cada proceso de desarrollo se estudió posteriormente la asociación entre estos, los datos de pasaporte de las poblaciones y con algunas variables climáticas del lugar de origen, como fuera descrito en el **apartado 3.2.3.2**. Todos los análisis estadísticos fueron ejecutados con los programas Infostat (Di Rienzo et al. 2011) y Table Curve V 3.0 (Jandel, TBLCURVE, 1992).

3.3 Resultados

3.3.1 Ensayos conducidos en el NOA

3.3.1.1 Condiciones de crecimiento

Se observaron diferencias en la cantidad total y el régimen de precipitaciones entre ambas estaciones de crecimiento. En la primera estación la cantidad total de precipitaciones durante el período de crecimiento fue de 178 mm., y el régimen fue heterogéneo con la mayoría de las lluvias concentradas en los meses de Diciembre, Febrero y Marzo (Fig. 3.2). Durante la segunda estación la cantidad total de precipitaciones fue menor (145 mm) y el régimen fue más homogéneo con la mayoría de las lluvias concentradas entre los meses de Septiembre y Marzo (Fig. 3.2).

La temperatura máxima y mínima promedio fueron similares en ambas estaciones de crecimiento para el período comprendido entre Octubre y Abril. En la primera estación se registraron las temperaturas máximas más elevadas en Octubre y para la segunda en Noviembre y Febrero (Fig. 3.2).

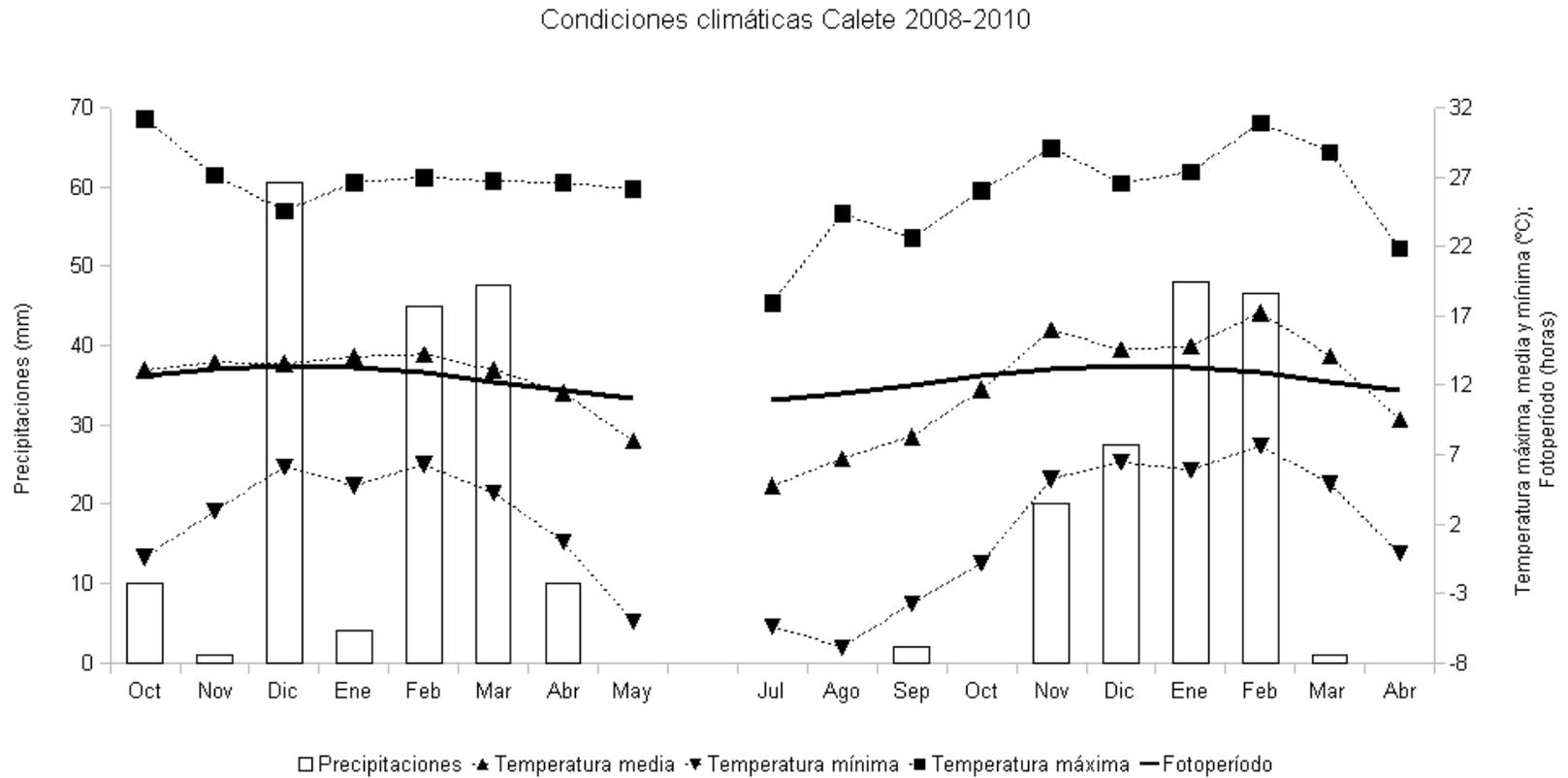


Figura 3.2. Variación estacional de las precipitaciones (mm, barras), temperaturas máxima, media y mínima (°C) y fotoperíodo (horas) durante la primera (izquierda) y segunda (derecha) estación de crecimiento.

Durante la segunda estación de crecimiento se exploró un rango mayor de fotoperíodo y temperatura al incluir uno más amplio de fechas de siembra iniciadas a partir del mes de Julio (Tabla 3.2); para esta estación se registraron las temperaturas máximas y mínimas más bajas en los meses de Julio, Agosto y Septiembre y la amplitud térmica más elevada en Agosto (Fig. 3.2).

Tabla 3.2. Valores de fotoperíodo medio, temperatura mínima, máxima, y media diaria explorados durante la fase emergencia-floración por las poblaciones de quínoa en el rango de fechas de siembra de la primera (2008/2009) y segunda (2009/2010) estación de crecimiento.

Fecha de siembra	Fecha de emergencia	Temperatura (°C)			Fotoperíodo (horas)	
		Media	Mínima	Máxima		
Primera estación (2008/2009)						
1	15/10/2008	22/10/2008	13,6	3,5	27,5	13,2
2	12/11/2008	19/11/2008	13,9	5,6	25,7	13,4
3	13/12/2008	20/12/2008	14,3	5,7	26,7	13,3
Segunda estación (2009/2010)						
4	29/07/2009	16/08/2009	11,1	-0,9	25,5	12,5
5	18/08/2009	25/08/2009	11,3	-0,6	25,5	12,5
6	30/08/2009	05/09/2009	12,1	0,7	26,1	12,7
7	03/10/2009	10/10/2009	14,3	3,6	27,5	13,1
8	17/10/2009	22/10/2009	15,1	4,9	27,9	13,2
9	13/01/2010	22/01/2010	16,0	6,8	30,5	12,8

3.3.1.2 Respuesta del tiempo a floración

El análisis combinado de la varianza reveló que todos los factores del modelo afectaron significativamente la duración del tiempo a floración (Tabla 3.3). La partición de la suma de cuadrados reveló que la fuente de variación con mayor impacto sobre la duración del tiempo a floración fue la fecha de siembra seguido por el efecto genotípico y por último por los efectos de interacción (Tabla 3.3). La relación entre las fuentes de variación de los efectos genotípicos y de interacción fue de 7,4:1. Por otra parte, los análisis de la varianza conducidos para cada fecha de siembra arrojaron diferencias

estadísticamente significativas en la duración del tiempo a floración entre poblaciones para todas las fechas (Tabla 3.4).

Tabla 3.3. Análisis de la varianza de los efectos del modelo [3.1] sobre la duración del tiempo a floración (días).

Fuentes de variación	gl	SC (tipo III)	CM	F	p-valor
Fecha de siembra	8	81429	10179	1407,6	< 0,0001
Genotipo	10	56639	5664	783,3	< 0,0001
Fs × Genotipo	80	7685	96	13,3	< 0,0001
Bloque (Fs)	16	119	7	1,0	0,44
Error	142	1027	7	1407,6	

En general, las poblaciones aumentaron la duración del tiempo a floración en las fechas de siembra convencional (Fs 1, 7 y 8) de ambas estaciones de crecimiento y en las fechas de siembra tempranas de la segunda estación (Fs 4, 5 y 6), mientras que disminuyeron la duración en las fechas de siembra tardías de la primera (Fs 2 y 3) y segunda (Fs 9) estación de crecimiento respectivamente (Tabla 3.4). Por otro lado la mayoría de las poblaciones difirieron entre sí en el tiempo a floración en las fechas de siembra tempranas y convencionales en comparación con las fechas tardías, lo que se reflejó en el mayor rango de variación entre genotipos para las fechas convencionales y tempranas y en el menor rango de variación en las fechas tardías de ambas estaciones de crecimiento respectivamente (Tabla 3.4).

A pesar de la interacción $G \times Fs$ significativa, en general las poblaciones no mostraron cambios acentuados en el *ranking* de floración entre fechas de siembra, lo que se reflejó en el fuerte control genotípico sobre la duración del tiempo a floración (Tabla 3.3). Más aún, la duración relativa del tiempo a floración de las seis poblaciones comunes a los ensayos de fechas de siembra y tratamientos de extensión del fotoperíodo, permaneció relativamente consistente a través del rango de fechas de siembra (Fig. 3.3).

Tabla 3.4. Comparaciones de medias entre las 11 poblaciones de quínoa para cada fecha de siembra (Fs) resultante de los análisis de la varianza realizados para cada fecha de siembra por separado. Para cada población se presenta la media \pm 1 error estándar de la duración del tiempo a floración. Medias con una letra en común (comparación entre filas dentro de una columna) no difieren estadísticamente ($P \geq 0,05$). La media (M) y el rango de variación (R) se presentan por fecha de siembra (en la parte inferior) y genotipo (a la derecha).

	13/01/10	29/07/09	18/08/09	30/08/09	03/10/09	15/10/08	17/10/09	12/11/08	13/12/08	M	R
58	54 \pm 1,8abc	114 \pm 0,7d	105 \pm 1,1c	90 \pm 1,8cd	77 \pm 2,1bc	71 \pm 2,5cd	63 \pm 1,0d	64 \pm 0,6c	62 \pm 1,3c	79	54-114
60	49 \pm 1,8bcd	114 \pm 0,9d	91 \pm 1,1e	91 \pm 1,8cd	70 \pm 2,5c	70 \pm 3,1cd	70 \pm 1,0c	52 \pm 0,6e	53 \pm 1,3e	73	49-114
182	47 \pm 1,8cd	91 \pm 1,2f	95 \pm 1,1de	88 \pm 1,8d	80 \pm 2,5bc	60 \pm 2,5de	70 \pm 1,3c	66 \pm 0,6c	54 \pm 1,3e	74	47-105
212	63 \pm 2,2a	144 \pm 0,9a	126 \pm 1,1a	119 \pm 1,8a	104 \pm 2,5a	109 \pm 3,1a	105 \pm 1,0a	89 \pm 0,6a	78 \pm 1,6a	104	63-144
231	56 \pm 1,8ab	119 \pm 0,7c	84 \pm 1,1f	98 \pm 1,8c	83 \pm 2,5b	70 \pm 2,5cd	70 \pm 1,0c	64 \pm 0,6c	57 \pm 1,3cde	78	56-119
252	56 \pm 1,8ab	112 \pm 0,7d	105 \pm 1,1c	98 \pm 1,8c	83 \pm 2,5b	80 \pm 2,5bc	77 \pm 1,0c	64 \pm 0,6c	71 \pm 1,3b	83	56-112
414	56 \pm 1,8ab	126 \pm 0,7b	119 \pm 1,1b	109 \pm 1,8b	81 \pm 2,1bc	87 \pm 2,5b	68 \pm 1,0cd	74 \pm 0,6b	61 \pm 1,3cd	87	56-126
420	42 \pm 1,8d	91 \pm 0,7f	91 \pm 1,4e	73 \pm 1,8e	52 \pm 2,1de	51 \pm 2,5ef	42 \pm 1,0e	39 \pm 0,6f	55 \pm 1,3de	60	39-91
426	23 \pm 1,8e	77 \pm 0,9g	63 \pm 1,1h	56 \pm 1,8f	42 \pm 2,1e	35 \pm 2,5g	35 \pm 1,0f	33 \pm 0,6g	31 \pm 1,3g	44	23-77
431	42 \pm 1,8d	91 \pm 0,9f	77 \pm 1,1g	67 \pm 1,8e	54 \pm 2,1d	43 \pm 2,5fg	42 \pm 1,0e	39 \pm 0,6f	45 \pm 1,6f	56	39-91
435	44 \pm 1,8d	105 \pm 0,7e	98 \pm 1,1d	91 \pm 1,8cd	72 \pm 2,1bc	75 \pm 2,5bc	68 \pm 1,0cd	56 \pm 0,6d	61 \pm 1,3cd	75	44-105
M	48	109	96	89	71	67	64	58	57		
R	21-63	77-147	63-126	56-119	42-111	34-109	35-105	33-91	24-78		

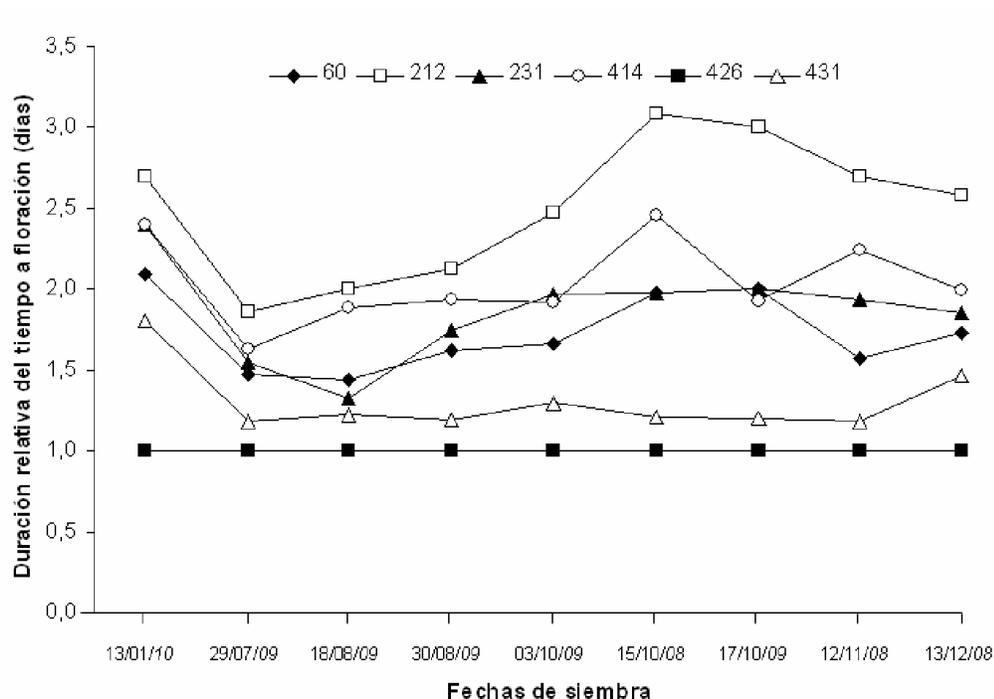


Figura 3.3. Duración relativa del tiempo a floración (en días) de cinco poblaciones de quínoa en relación a la población de menor duración (CHEN 426) sobre el rango de fechas de siembra.

El análisis de conglomerados discriminó tres grupos genotípicos de respuesta (a un valor de corte de distancia euclídea = 5) (Fig. 3.4). G1 estuvo formado por poblaciones de origen altiplánico. Dentro este grupo el genotipo CHEN 426 mostró menor duración del tiempo a floración ($43,9 \pm 6,9$ días) que las restantes poblaciones ($57,6 \pm 6,9$ días), sin embargo no hubo diferencias significativas entre estos. Las poblaciones de G1 fueron las de floración más temprana (media 54 días) y mostraron menor variación en la longitud del período pre-floración sobre el rango de fechas de siembra, comparado con las poblaciones de valles secos y húmedos (Fig. 3.3 y Tabla 3.4). G2 estuvo formado por la población de valles húmedos (CHEN 212) que presentó mayor duración ($104,2 \pm 6,9$ días) y variación del tiempo a floración entre fechas de siembra (Tabla 3.4). Por otro lado, G3 estuvo formado por las poblaciones de valles

secos que mostraron una duración del tiempo a floración intermedia entre G1 y G2 y mayor variación en la longitud del período pre-floración (62 días) que las poblaciones de G1 (Fig. 3.3 y Tabla 3.4).

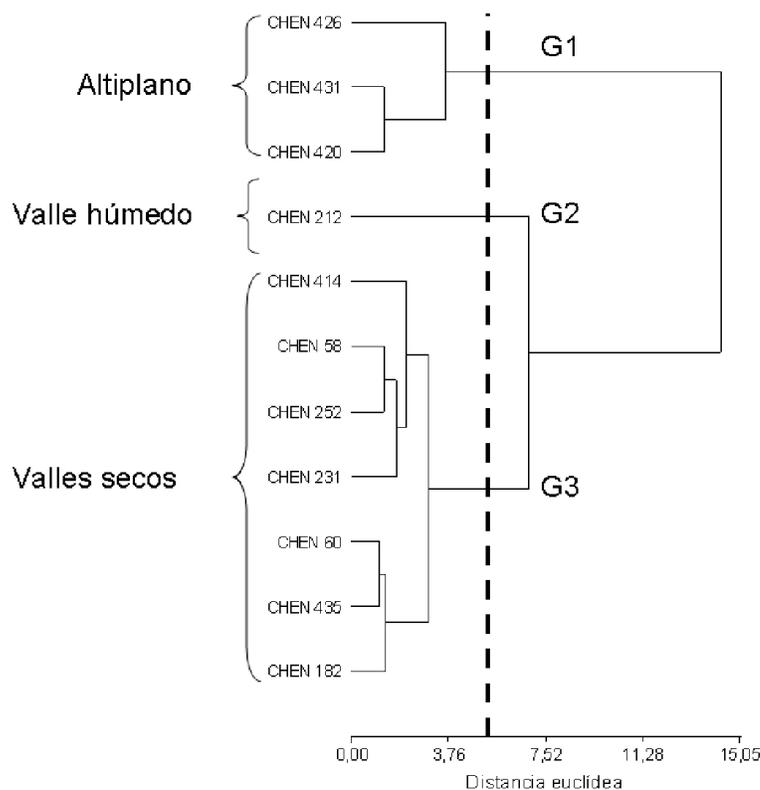


Figura 3.4. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados de la duración del tiempo a floración sobre el rango de fechas de siembra. Se indica la línea de corte y los grupos reconocidos.

3.3.1.3 Relación entre la tasa de desarrollo a floración y las variables climáticas

Los ajustes lineales generados para describir la relación entre la tasa de desarrollo a floración y las variables climáticas revelaron que la temperatura media durante la fase emergencia-floración fue la única variable que afectó significativamente la tasa de desarrollo a floración para todas las poblaciones (Tabla 3.5 y Fig. 3.5). Si bien para la mayoría de las poblaciones no se detectó una asociación significativa con el fotoperíodo medio, para una población (CHEN 431) se detectó un ajuste significativo entre la tasa

de desarrollo a floración, la temperatura media y el fotoperíodo, aunque para este último parámetro de respuesta se detectó un valor positivo indicando una repuesta de día largo y contrapuesta a lo esperado para la especie.

Tabla 3.5. Regresiones lineales para la relación entre la tasa de desarrollo a floración y temperatura media (T_m) del período entre emergencia y floración de las 11 poblaciones. Los parámetros térmicos [temperatura base (T_b en °C) y tiempo térmico (TT en °C día)] se calcularon a partir de los coeficientes de regresión.

Poblaciones	Modelo ajustado [Ec.3.2]: $1/d = a + b T_m$	R^2	$T_b = -a/b \pm e.s$	TT = $1/b \pm e.s$
CHEN 58	$1/d = -0,016 + 0,0021 T_m$	0,89**	$7,2 \pm 0,004$	476 ± 3333
CHEN 60	$1/d = -0,015 + 0,0022 T_m$	0,69**	$6,8 \pm 0,008$	454 ± 2000
CHEN 182	$1/d = -0,013 + 0,0020 T_m$	0,73**	$6,5 \pm 0,006$	500 ± 2000
CHEN 212	$1/d = -0,017 + 0,0019 T_m$	0,59*	$8,9 \pm 0,008$	526 ± 1666
CHEN 231	$1/d = -0,0072 + 0,0015 T_m$	0,59*	$4,8 \pm 0,007$	666 ± 2000
CHEN 252	$1/d = -0,01 + 0,0017 T_m$	0,71**	$5,9 \pm 0,006$	588 ± 2500
CHEN 414	$1/d = -0,022 + 0,0025 T_m$	0,90**	$8,8 \pm 0,004$	394 ± 3333
CHEN 420	$1/d = -0,015 + 0,0024 T_m$	0,75**	$6,3 \pm 0,007$	416 ± 2000
CHEN 426	$1/d = -0,017 + 0,0036 T_m$	0,78**	$5,0 \pm 0,009$	281 ± 1428
CHEN 431	$1/d = -0,009 + 0,0022 T_m$	0,75**	$4,0 \pm 0,006$	454 ± 2000
CHEN 435	$1/d = -0,018 + 0,0024 T_m$	0,81**	$7,5 \pm 0,006$	416 ± 2500

*Significación estadística al $P < 0,05$; **Significación estadística al $P < 0,01$.

Para todas las poblaciones se calcularon los parámetros de temperatura base y tiempo térmico a floración a partir de los coeficientes de la regresión (a y b) [Ec. 3.2]. Se observó un amplio rango de tiempo térmico (281-666 °C días) y temperaturas de base (4,0-8,8 °C) entre las poblaciones de distinto origen (Fig. 3.5). Sin embargo, las comparaciones de los coeficientes de regresión parcial (b, sensibilidad a la temperatura) y las intersecciones (a) entre poblaciones no detectaron diferencias significativas ($F_{(10, 77)} = 1,62$; $P = 0,11$) en los valores de la pendiente (b), pero si en los de la ordenada al origen (a) ($F_{(10, 77)} = 31,01$; $P < 0,001$). Por otro lado, las pruebas T revelaron que no se observó asociación significativa entre los descriptores de pasaporte de las poblaciones

(altitud, latitud y longitud) y los valores de pendiente y/o ordenada al origen como tampoco con los valores de precipitación del lugar de origen de las poblaciones. Sin embargo, al comparar los extremos se observó una asociación con el origen de las poblaciones (Fig. 3.5).

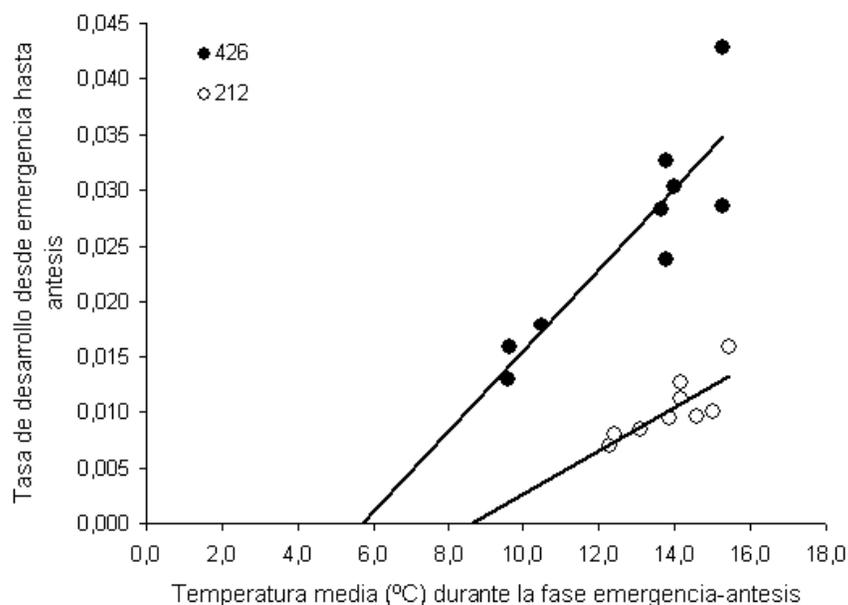


Figura 3.5. Relación entre la tasa de desarrollo a floración y la temperatura media explorada durante la fase emergencia-floración para dos poblaciones (CHEN 212 y 426) de respuesta contrastante.

3.3.2 Ensayos de extensión artificial del fotoperíodo

3.3.2.1 Condiciones de crecimiento

Las condiciones de crecimiento para los ensayos de extensión del fotoperíodo conducidos en Buenos Aires se muestran en la Fig. 3.6. La temperatura media diaria durante el período del ensayo fue de 21 °C. Durante el período completo del ensayo se registró una precipitación acumulada total de 540 mm.

3.3.2.2 Análisis de la varianza

El análisis de la varianza reveló que todos los factores del modelo afectaron significativamente la variación de todos los atributos fenotípicos evaluados. La partición de la suma de cuadrados reveló que la fuente de variación con mayor impacto sobre la variación de los atributos fenotípicos analizados fue la atribuida al efecto genotípico, seguido de los efectos del fotoperíodo y por último de la interacción genotipo \times fotoperíodo debido a las diferentes sensibilidades al fotoperíodo (datos no mostrados). Las relaciones entre las fuentes de variación de los efectos genotípicos y de interacción fueron: 19,5:1 para la duración en tiempo térmico para la fase E-YFV y 7:1 para el filocrono.

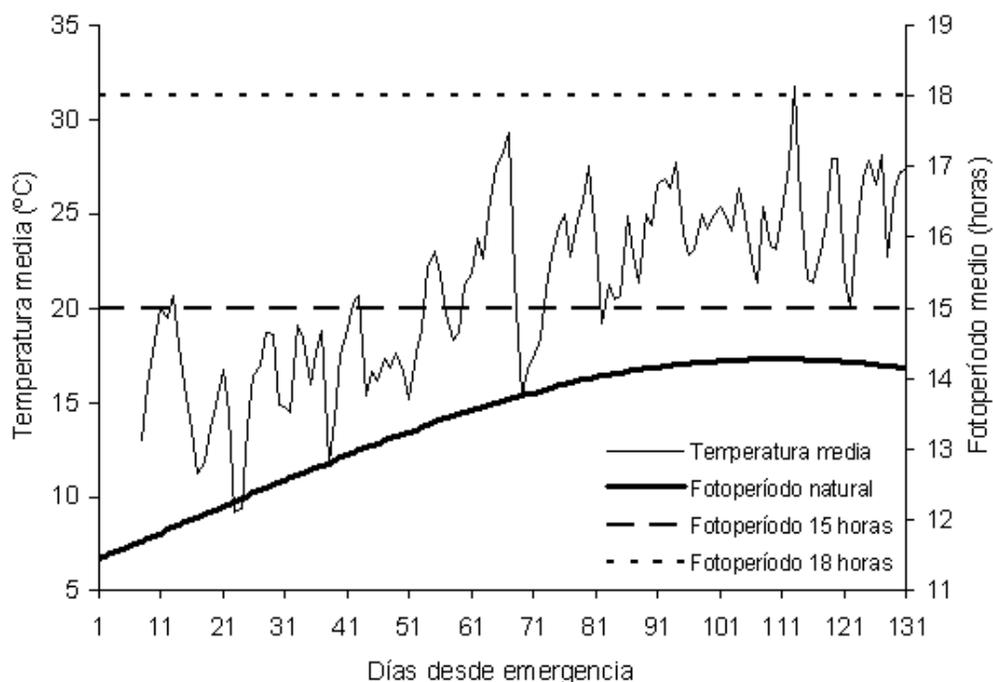


Figura 3.6. Evolución de la temperatura media diaria y el fotoperíodo natural en función de los días desde emergencia para los ensayos de extensión artificial del fotoperíodo. Se muestran los tratamientos de extensión del fotoperíodo para comparación.

La duración de la fase E-YFV fue afectada significativamente por los tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo. Todas las poblaciones respondieron

a los tratamientos de fotoperíodo mostrando una respuesta de día corto, ya que ante extensiones del fotoperíodo aumentaron la duración de la fase (Fig. 3.7). Se observaron diferencias de sensibilidad al fotoperíodo entre poblaciones. Las poblaciones con menor duración de la fase E-YFV bajo FN mostraron a su vez menor alargamiento de la fase cuando el fotoperíodo fue extendido en relación al control (FN), mientras que las poblaciones con una duración de fase larga o intermedia mostraron un alargamiento más pronunciado de la fase cuando el fotoperíodo fue extendido (Fig. 3.7).

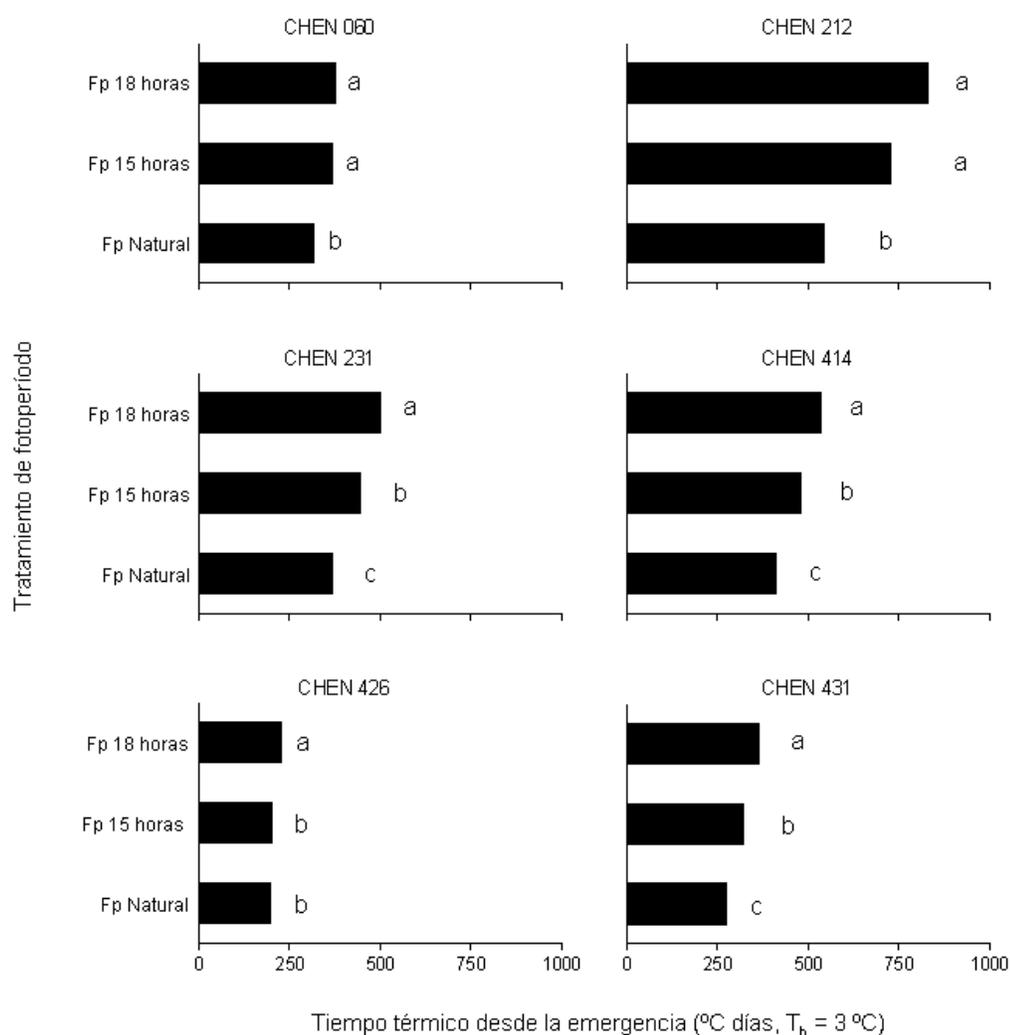


Figura 3.7. Duración de la fase E-YFV en tiempo térmico para las seis poblaciones evaluadas en los tratamientos de extensión artificial de fotoperíodo: natural (Fp Natural), extensión de fotoperíodo a 15 (Fp 15) y 18 (Fp 18) horas, respectivamente. Barras con letra en común no son significativamente diferentes ($P > 0,05$).

Por otra parte, las poblaciones no mostraron cambios en el *ranking* para la duración de la fase E-YFV entre tratamientos de fotoperíodo, lo que se reflejó en la correlación significativa ($r > 0,99$ $P < 0,01$) en la duración del fase entre los tratamientos de extensión (Fp 15 y 18) y el control (FN).

3.3.2.3 Efecto del fotoperíodo sobre la tasa de aparición de hojas y el filocrono

Para cada combinación de población y tratamiento de fotoperíodo se observó una relación lineal entre el número de hojas y el tiempo térmico desde la aparición del primer par de hojas verdaderas hasta floración, cuando se produjo el cese en la aparición de hojas (plateau) (Fig. 3.8). El fotoperíodo afectó más la duración que la tasa de aparición de hojas en las plantas expuestas a los tratamientos de extensión del fotoperíodo (Fp 15 y 18 horas) (Fig. 3.9A).

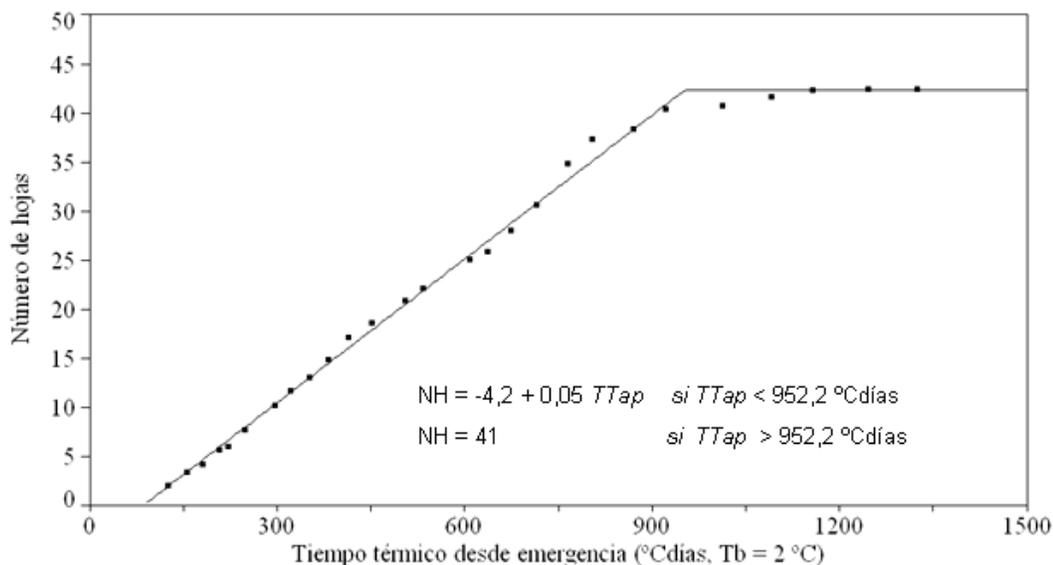


Figura 3.8. Ajuste bilineal para la dinámica de aparición de hojas en función del tiempo térmico hasta floración para la población CHEN 60 bajo el tratamiento de extensión de fotoperíodo de 15 horas (Fp 15). Ecuación ajustada [3.4] ($R^2 = 0,99^{**}$).

La tasa de aparición de hojas fue mayor en el tratamiento de fotoperíodo control (FN), salvo para CHEN 60 que no mostró diferencias entre fotoperíodos en la tasa

promedio, y CHEN 426, donde la tasa de aparición de hojas bajo el tratamiento de fotoperíodo control (FN) y el filocrono fue más corto en días largos (Fig. 3.9A y Tabla 3.6). Para las restantes combinaciones de poblaciones y tratamientos de fotoperíodo, la extensión del fotoperíodo afectó la tasa de aparición de hojas ocasionando una desaceleración de la misma. Dentro de cada tratamiento de fotoperíodo, el efecto de la extensión sobre la tasa de aparición de hojas se manifestó después de YFV (Fig. 3.9A y B) y esto hizo que el número de hojas bajo días largos sólo superara a aquel bajo FN al final de la etapa reproductiva en algunos casos (Tabla 3.6 y Fig. 3.9B). A pesar de esta complejidad (ya que días largos extienden el período de iniciación de primordios foliares pero al mismo tiempo retrasan la aparición de hojas) se observó una fuerte asociación positiva y significativa entre la dinámica reproductiva (duración a YFV y floración) y el número de hojas aparecidas al final de ambas etapas ($r = 0,99$ $P < 0,001$). No obstante, esta asociación no se cumplió para todas las poblaciones, por ejemplo para CHEN 212 la mayor duración de la fase reproductiva no alcanzó a compensar el impacto del fotoperíodo en reducir la tasa de aparición de hojas. Además, para esta población se observó que a pesar de que todas las plantas alcanzaron el mismo número final de hojas bajo todos los tratamientos, la tasa de aparición de hojas se aceleró más temprano bajo FN (Fig. 3.9B) y bajo días largos la duración a floración fue prolongada como consecuencia del mayor número de hojas aparecidas en la fase reproductiva (Tabla 3.6).

Tabla 3.6. Número de hojas en YFV, floración y aparecidas en la fase reproductiva (YFV-floración), duración en tiempo térmico de la fase reproductiva y valores estimados de filocrono ($T_b = 2\text{ °C}$) para las seis poblaciones bajo los tres tratamientos de fotoperíodo: natural (FN), extensión a 15 (Fp 15) y 18 (Fp 18) horas respectivamente.

Población	Tratamiento de fotoperíodo	Número de hojas en YFV ¹	Número de hojas en floración ¹	Número de hojas aparecidas durante la fase reproductiva ¹	Duración de la fase reproductiva (°C día, $T_b = 3\text{ °C}$)	Filocrono (°C día por hoja) ²
60	FN	14 ± 1,3	28 ± 1,7	14 ± 1,7	279	21 (19-23)
	Fp 15	16 ± 1,2	38 ± 2,5	22 ± 2,5	430	21 (20-21)
	Fp 18	17 ± 1,5	40 ± 3,2	23 ± 3,2	460	21 (19-22)
212	FN	24 ± 4,4	65 ± 1,2	41 ± 2,9	869	21 (20-22)
	Fp 15	29 ± 3,8	66 ± 9,0	37 ± 9,0	1172	27 (25-28)
	Fp 18	32 ± 2,9	69 ± 0,0	43 ± 0,0	1048	29 (26-31)
231	FN	17 ± 1,6	39 ± 4,7	23 ± 4,7	348	17 (17-18)
	Fp 15	20 ± 1,3	55 ± 4,8	35 ± 4,8	612	18 (18-19)
	Fp 18	21 ± 1,1	55 ± 5,9	34 ± 5,9	697	21 (20-21)
414	FN	18 ± 1,4	42 ± 2,1	24 ± 2,1	407	19 (18-20)
	Fp 15	19 ± 0,9	62 ± 4,5	43 ± 4,5	928	22 (21-22)
	Fp 18	22 ± 2,4	61 ± 4,4	39 ± 4,4	861	22 (22-23)
426	FN	6 ± 0,5	16 ± 0,9	10 ± 0,9	198	19 (18-21)
	Fp 15	7 ± 0,8	21 ± 1,8	14 ± 1,8	228	15 (13-18)
	Fp 18	9 ± 1,3	27 ± 2,7	18 ± 2,7	312	15 (14-17)
431	FN	11 ± 0,8	23 ± 1,6	12 ± 1,6	203	17 (15-19)
	Fp 15	13 ± 1,0	27 ± 3,1	14 ± 3,1	271	18 (17-19)
	Fp 18	15 ± 2,0	31 ± 2,7	16 ± 2,7	297	19 (18-20)

¹Se expresan los errores estándar de la media. ²Entre paréntesis se expresan los límites inferior y superior del intervalo de confianza al 95%. Los coeficientes de todas las regresiones fueron $\geq 0,98$ y estadísticamente significativos ($P < 0,001$).

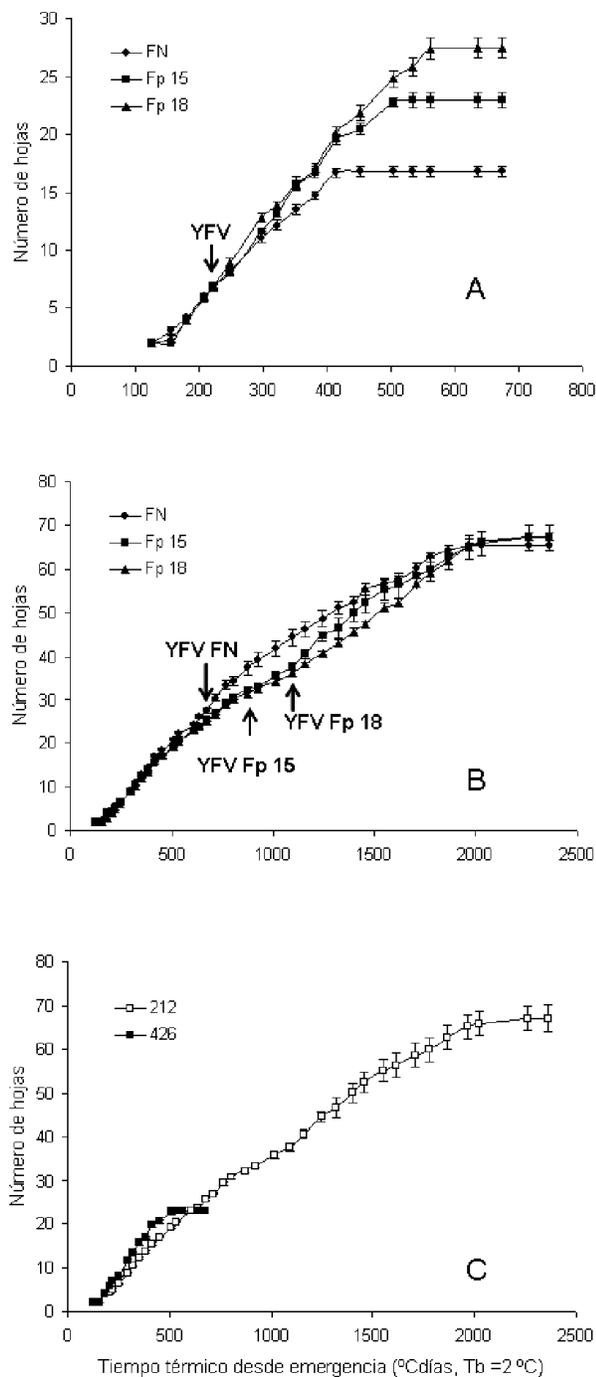


Figura 3.9. Relación entre el número de hojas aparecidas y el tiempo térmico ($T_b = 2$ °C) desde la aparición del primer par de hojas verdaderas hasta floración de dos poblaciones representativas del rango de respuesta bajo los tratamientos de extensión del fotoperíodo. (A) CHEN 426, (B) 212 y (C) comparación entre ambos para el tratamiento de fotoperíodo Fp 15 horas. Se expresan los errores estándar de la media. Las fechas indican el momento de yema floral visible (YFV). Para CHEN 426 (Fig. A) se muestra una fecha dado que las diferencias fueron menores entre tratamientos.

Como consecuencia de la desaceleración de la tasa de aparición de hojas bajo los tratamientos de extensión de fotoperíodo, el filocrono aumentó significativamente para cuatro de seis poblaciones (excepto CHEN 60 y 426) (Tabla 3.6). No obstante, el comportamiento de la dinámica de progresión de la aparición de hojas fue más complejo que los valores de filocrono promedio obtenidos del ajuste lineal entre número de hojas y el tiempo térmico. Durante la primer etapa de progresión del desarrollo, los tratamientos de fotoperíodo no produjeron diferencias acentuadas en la dinámica de aparición de hojas para la mayoría de las poblaciones, lo que se tradujo sólo en cambios del número de hojas en YFV entre el tratamiento control (FN) y los de extensión de fotoperíodo, mientras que entre los tratamientos de extensión no se observaron diferencias significativas (Tabla. 3.6). En contraste, la dinámica de aparición de hojas mostró grandes diferencias durante la fase YFV-floración (Fig. 3.9A, B y Tabla 3.6). Durante esta fase se produjo la mayor aparición de hojas para todas las poblaciones y tratamientos de fotoperíodo (Tabla 3.6). Aún para las poblaciones que no mostraron diferencias significativas de filocrono (ej. CHEN 60, 414 y 426) o en número de hojas al momento de floración (CHEN 231) entre los tratamientos de extensión de fotoperíodo, se observaron importantes diferencias en el número de hojas aparecidas durante la fase reproductiva cuando fueron expuestos a días largos (Tabla 3.6). Este efecto se debió principalmente a una mayor duración de la fase reproductiva bajo días largos (Tabla 3.6), dado que ambos procesos (duración de la fase reproductiva y número de hojas aparecidas durante la misma) mostraron una fuerte asociación lineal significativa ($r = 0,93$ $P < 0,001$).

3.3.2.4 Cuantificación de la respuesta al fotoperíodo para la duración de la fase E-YFV y el filocrono

Para describir la respuesta de la duración de la fase vegetativa a los tratamientos de extensión del fotoperíodo se ajustó una función lineal por simplicidad y por la dificultad de explorar modelos más complejos con pocos datos (Tabla 3.7). Todas las poblaciones evaluadas mostraron una respuesta cuantitativa de día corto al fotoperíodo al presentar valores positivos para el parámetro de sensibilidad a este factor ambiental (Tabla 3.7). Por otro lado, los valores del parámetro de sensibilidad al fotoperíodo y la duración mínima de la fase E-YFV bajo el tratamiento de fotoperíodo control (FN), mostraron un amplio rango de variación y diferencias entre poblaciones de distintos orígenes (Tabla 3.7). Las poblaciones que presentaron una duración de fase E-YFV más prolongada bajo el tratamiento FN (CHEN 212, 231, y 414), mostraron a su vez mayores valores de sensibilidad al fotoperíodo (Tabla 3.7). Esto se tradujo en una asociación negativa y estadísticamente significativa ($r = -0,83$ $P < 0,0001$) entre la sensibilidad al fotoperíodo y aquella a la temperatura, siendo esta última calculada como la inversa de la duración de la fase E-YFV en tiempo térmico bajo FN ($^{\circ}\text{C día}^{-1}$). Esto indica que las poblaciones con mayor sensibilidad a la temperatura mostraron menor sensibilidad al fotoperíodo y viceversa. Resultados similares fueron observados para fase reproductiva (YFV-floración).

Tabla 3.7. Parámetros de caracterización de la respuesta al fotoperíodo para la duración de la fase E-YFV y filocrono de las poblaciones evaluadas en los tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo.

Población	Fase E-YFV ($T_b = 3$ °C)		Filocrono ($T_b = 2$ °C)	
	D_M	Modelo ($^{\circ}\text{C día}^{-1}$) ¹	M_f	Modelo ($^{\circ}\text{C día}^{-1}$) ¹
60	315c	TT = 197,3 + 10,3 Fp	21	TT = 21
212	543a	TT = 188,5 + 30 Fp	21	TT = 4,3 + 1,41 Fp
231	367b	TT = 93,1 + 22,8 Fp	17	TT = 8,2 + 0,69 Fp
414	413b	TT = 155,9 + 21, 2 Fp	19	TT = 13,2 + 0,51 Fp
426	199d	TT = 139,3 + 4,7 Fp	19	TT = 26,3 - 0,67 Fp
431	274c	TT = 188,5 + 15 Fp	17	TT = 12,9 + 0,34 Fp

¹Los coeficientes de todas las regresiones fueron \geq a 0,90 y estadísticamente significativos ($P < 0,01$). Valores con letra en común no son significativamente diferentes ($P > 0,05$).

De manera similar, la respuesta del filocrono al fotoperíodo fue descripta adecuadamente por una función lineal y positiva (Tabla 3.7). Cuatro de las seis poblaciones evaluadas mostraron una respuesta cuantitativa de día corto al fotoperíodo, siendo mayor la sensibilidad en las poblaciones originarias de valles secos y húmedos comparadas con los de altiplano (Tabla 3.7).

Las asociaciones detectadas entre las variables climáticas de los lugares de origen de las poblaciones permiten caracterizar en términos generales los ambientes de donde provienen las poblaciones evaluadas. En este sentido, dentro de la región del NOA se observó que la temperatura media del cuartil más húmedo se asoció negativamente con la altitud, mientras que la precipitación total acumulada y la estacionalidad de las precipitaciones lo hicieron con la altitud y longitud; por otro lado se detectó una asociación negativa entre temperatura media, estacionalidad y las precipitaciones totales acumuladas (Tabla 3.8). Esto indica que los sitios ubicados a elevada altitud y longitud (altiplano) presentaron condiciones climáticas de baja temperatura media, menores precipitaciones acumuladas y menor longitud del período lluvioso comparados con los sitios ubicados a menor altitud y longitud (valles secos y orientales húmedos).

La duración de la fase E-YFV bajo el tratamiento de fotoperíodo control (FN) y la sensibilidad al fotoperíodo mostraron una asociación negativa y consistente con la altitud de origen de las poblaciones, de la misma manera que ambos parámetros mostraron entre sí una fuerte asociación positiva (Tabla 3.8). Esto indica que las poblaciones de origen altiplánico y la de valle seco (CHEN 60) distribuidas a una altitud elevada mostraron menor sensibilidad al fotoperíodo y duración de fase que aquellas distribuidas a menor altitud (poblaciones originarias de valles secos y húmedos).

Tabla 3.8. Coeficientes de correlación de Pearson entre los datos de pasaporte, las variables climáticas del lugar de origen de las poblaciones y los parámetros de respuesta al fotoperíodo derivados de los ajustes lineales (Tabla 3.7) para seis poblaciones evaluadas en los tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo.

	TMCH	PTCH	ESTPRE	D_M	M_f	SFp E-YFV	SFp Filo	Altitud	Latitud	Longitud
TMCH	1									
PTCH	0,89*	1								
ESTPRE	-0,84*	-0,97**	1							
D_M	0,98**	0,86*	-0,84*	1						
M_f	0,42	0,62	-0,59	0,41	1					
SFp YFV	0,92*	0,73	-0,71	0,93*	0,06	1				
SFp Filo	0,95**	0,79	-0,76	0,93*	0,12	0,98**	1			
Altitud	-0,93*	-0,76	0,75	-0,96**	-0,16	-0,98**	-0,94**	1		
Latitud	-0,59	-0,81*	0,78	-0,51	-0,34	-0,47	-0,61	0,42	1	
Longitud	-0,69	-0,87*	0,95**	-0,7	-0,44	-0,62	-0,68	0,62	0,84*	1

TMCH: temperatura media del cuartil más húmedo del año; PTCH: precipitación acumulada total del cuartil más húmedo del año; ESTPRE: estacionalidad de la precipitación, D_M : duración en tiempo térmico de la fase E-YFV bajo fotoperíodo control (FN); M_f : duración mínima en tiempo térmico para el filocrono bajo fotoperíodo control (FN); SFp E-YFV: sensibilidad al fotoperíodo ($^{\circ}\text{C día h}^{-1}$) para duración de la fase E-YFV; SFp Filo: sensibilidad al fotoperíodo ($^{\circ}\text{C día h}^{-1}$) para el filocrono.

**Significación estadística al $P < 0,05$

**Significación estadística al $P < 0,01$

La duración de la fase E-YFV se asoció positivamente con la temperatura media y la cantidad total de las precipitaciones acumuladas, mientras que negativamente con la estacionalidad de las precipitaciones (Tabla 3.8). Por otro lado la sensibilidad al fotoperíodo para la fase mostró asociación únicamente con la temperatura media.

Con respecto a los valores de sensibilidad al fotoperíodo para el filocrono se detectó una asociación negativa y consistente con la altitud de origen, la temperatura media, la duración y la sensibilidad al fotoperíodo de la fase E-YFV (Tabla 3.8). Sin embargo, no se detectó una asociación significativa entre la duración mínima del filocrono y la sensibilidad al fotoperíodo para filocrono, y de cualquiera de estas con los datos de pasaporte o las variables climáticas del lugar de origen de las poblaciones (Tabla 3.8).

3.4 Discusión

3.4.1 Congruencia entre las respuestas detectadas a campo y bajo condiciones semi-controladas

Los resultados de este estudio mostraron que las poblaciones nativas de quínoa presentaron amplia variación en la duración del tiempo a YFV y floración (antesis) cuando fueron evaluados bajo tratamientos de extensión del fotoperíodo conducidos en condiciones semi-controladas o en condiciones de campo utilizando un amplio rango de fechas de siembra. Sin embargo, las respuestas detectadas entre los ambientes de evaluación fueron diferentes; mientras que en los ensayos de campo no pudieron aislarse los efectos del fotoperíodo y la temperatura, en los ensayos conducidos bajo condiciones semi-controladas se detectó un fuerte efecto del fotoperíodo sobre el desarrollo fásico y el filocrono en todas las poblaciones evaluadas. Por otro lado, los resultados observados para las seis poblaciones comunes evaluados en ambos ambientes

mostraron una fuerte consistencia, principalmente determinada por la estabilidad del *ranking* de duración del tiempo a floración o la fase E-YFV.

Las contribuciones relativas de los efectos genotípicos y de interacción GxA observadas para duración del tiempo a floración en los ensayos de fechas de siembra conducidos en el NOA (Tabla 3.3) y para YFV bajo condiciones semi-controladas son muy superiores a las encontradas en estudios previos de adaptación del cultivo de quínoa a otros ambientes (Risi y Galwey 1991, Jacobsen 1997, Bertero et al. 2004). A pesar de que se observó variación entre poblaciones en la respuesta del tiempo a floración a la temperatura en los ensayos de campo en el NOA y el fotoperíodo bajo condiciones semi-controladas (Tabla 3.4 y Fig. 3.7), el *ranking* genotípico permaneció relativamente constante (Fig. 3.3 y 3.7), con una fuerte diferenciación entre las poblaciones precoces de origen altiplánico y las tardías de valles secos y húmedos (Fig. 3.4 y 3.7). La mayor contribución observada del efecto genotípico a la duración del tiempo a floración en ambos ambientes indica que los efectos de interacción $G \times A$ no son un impedimento para la manipulación de este atributo y existe la oportunidad de seleccionar parentales con amplia variación en fenología dentro de los materiales existentes en el germoplasma nativo, así como seleccionar poblaciones para adaptación a diferentes ambientes y fechas de siembra.

La variación del tiempo a floración entre las poblaciones en el rango de fechas de siembra fue mayor en las fechas de siembra tempranas y menor en las fechas tardías debido a una mayor convergencia del desarrollo ante fotoperíodos más cortos (Fig. 3.3). Si bien el rango de fechas de siembra utilizado en estos ensayos abarcó el rango agronómico disponible para las posibilidades de efectuar el cultivo de la especie en la región (Septiembre-Enero) como también fechas fuera de ese rango (Julio-Agosto), en ninguna se observaron combinaciones de temperatura y fotoperíodo que fueran lo

suficientemente contrastantes que permitieran aislar los efectos de ambos factores. Las fechas tempranas mostraron combinaciones de fotoperíodo y temperatura menores que las tardías pero hubo una fuerte co-variación entre ambos factores a lo largo del rango explorado (Fig. 3.2, Tabla 3.2). Esta situación es frecuentemente encontrada en especies cultivadas con una respuesta cuantitativa a días cortos cuando son evaluadas en un amplio rango de ambientes (Rebetzke y Lawn 2006). Por otro lado, las fechas de siembra expusieron a las poblaciones a un rango mayor de variación de la temperatura comparada con el fotoperíodo (Tabla 3.2). En consecuencia, la variación de la tasa de desarrollo del tiempo a floración de todas las poblaciones mostró una fuerte relación con los efectos de la temperatura media explorada durante la fase y en ninguna se detectó una respuesta asociada al fotoperíodo (Tabla 3.5).

Estos resultados parecerían indicar que las poblaciones nativas de quínoa del NOA muestran baja sensibilidad al fotoperíodo y la variación en la tasa de desarrollo entre poblaciones es explicada por la sensibilidad diferencial a la temperatura, ó que dichas poblaciones presentan una sensibilidad al fotoperíodo importante pero en el rango de fechas de siembra explorado no pudo detectarse su efecto debido a que la estrecha co-variación de la temperatura y el fotoperíodo no permitió aislar y cuantificar su efecto. La consistencia del *ranking* genotípico entre ambos ambientes de evaluación y la comparación de las duraciones mínimas con los tiempos térmicos promedio estimados en el NOA permiten confirmar parcialmente ambas suposiciones. Por un lado, la variación genotípica encontrada en el NOA (Fig. 3.5) fue en parte reflejada por los ensayos bajo condiciones semi-controladas (Tabla. 3.7). Así, la sensibilidad diferencial a la temperatura entre las poblaciones CHEN 426 y 212 (Fig. 3.5), fue similar a lo observado al usar el tiempo térmico bajo fotoperíodo control (FN) como estimador de la duración mínima de la fase E-YFV. Por otro lado, los ensayos de

extensión artificial del fotoperíodo confirmaron un fuerte efecto de este factor sobre el tiempo térmico a YFV y el filocrono (Fig. 3.7 y 3.9; Tabla 3.6) coherente con una respuesta cuantitativa de días cortos (Sivori 1945, Fuller 1949, Bertero et al. 1999a, 2000, Christiansen et al. 2010).

3.4.2 Variabilidad genotípica en las temperaturas de base

La temperatura de base mostró variación entre poblaciones de diferentes orígenes (Tabla 3.5). Si bien se ha documentado variabilidad en la temperatura de base entre razas o cultivares de distintos orígenes para otras especies cultivadas como *Vigna subterranea*, *V. unguiculata*, *Cicer arietinum* y trigo (Craufurd et al. 1997, Slafer y Rawson 1995, Massawe et al. 2003, Berger et al. 2011), el papel adaptativo de dichas diferencias es un tópico pobremente abordado en los estudios de adaptación fenológica de los cultivos. Trudgill et al. (2005), sugirieron que las diferencias en temperatura de base entre especies y/o genotipos reflejan adaptación térmica al ambiente de origen. Así, los valores bajos de temperatura de base observados en las especies originarias de ambientes templados reflejan adaptación a su ambiente ya que este valor define el umbral de temperatura para desarrollo, mientras que los valores elevados en las especies originarias de ambientes tropicales se deben a que en ambientes más cálidos una temperatura de base más elevada permite que el desarrollo se acelere en menor magnitud. La variación de las temperaturas de base de las poblaciones de quínoa del NOA concuerdan con esta hipótesis debido a que las poblaciones precoces mostraron temperaturas de base menores mientras que las poblaciones originarias de valles valores más elevados (Fig. 3.5). Por otra parte, estos resultados difieren de los de otro estudio con cultivares originarios del altiplano boliviano de un rango latitudinal mayor al

evaluado en este estudio, donde no se detectó una asociación entre los parámetros de respuesta térmica y el lugar de origen de los cultivares (Bois et al. 2006).

El amplio rango de variación de los valores de temperatura de base observados para las poblaciones de quínoa del NOA fue muy diferente del estimado para otros cultivares de la especie (Bertero et al. 1999b, 2000, Bois et al. 2006). Si bien algunos (CHEN 231 y 431) mostraron temperaturas de base cercanas a estimaciones previas (Bertero et al. 1999b, Bois et al. 2006), otros (CHEN 212 y 414) mostraron valores elevados y muy cercanos al de otras especies cultivadas de origen tropical (maíz y sorgo) (Padilla y Otegui 2005, Clerget et al. 2008). Entre las posibles explicaciones de estos valores podrían considerarse: i) la estimación de la temperatura de base comprendió el período desde emergencia hasta floración y, ii) otros factores ambientales (i.e. radiación solar incidente) podrían haber modificado la tasa de desarrollo a floración. Con respecto a (i), es sabido que la temperatura de base aumenta durante la progresión del desarrollo como un mecanismo de adaptación al incremento de la temperatura promedio hacia el final del ciclo de cultivo (fase reproductiva y de llenado de granos) (Slafer y Savín 1991, Atkinson y Porter 1996) y eso podría explicar diferencias con estimaciones como las de Bertero et al. (1999b) realizadas para el tiempo hasta yema floral visible. Sin embargo, este efecto podría explicar solo parcialmente la respuesta observada en este estudio, puesto que en cultivares originarios del altiplano boliviano se observaron temperaturas de base muy inferiores a las estimadas en este estudio aún para el tiempo a floración (Bois et al. 2006).

Alternativamente, es probable que otros factores puedan haber interactuado con la tasa de desarrollo para producir modificaciones en la estimación de las temperaturas de base (ii). El fotoperíodo puede descartarse como factor ya que su efecto sería el de contrarrestar el efecto acelerador del desarrollo al aumentar la temperatura en plantas de

día corto, y eso se expresaría como una caída en la T_b . Existen evidencias de que la radiación puede generar modificaciones en los parámetros de respuesta térmica (Birch et al. 1998, Bertero 2001b) y modular la respuesta del tiempo a floración bajo condiciones de campo (Bagnall y King 1991). Bajo esta suposición, la radiación solar pudo haber elevado la tasa de respuesta a la temperatura y eso verse reflejado como un desplazamiento de las temperaturas de base.

3.4.3 Efectos del fotoperíodo sobre el desarrollo fásico y el filocrono

Los resultados de los tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo demostraron que tanto el desarrollo fásico como el filocrono de la mayoría de las poblaciones evaluadas fueron afectados por este factor, coherente con una respuesta cuantitativa de días cortos (Sivori 1945, Fuller 1949, Bertero et al. 1999a, 2000, Christiansen et al. 2010). Estos resultados contrastan con lo sugerido por otros autores (Tejeda et al. 2007, Urbina et al. 2010) que propusieron para quínoas originarias del centro de Chile una respuesta cuantitativa de días largos; y con los de Bois et al. (2006) que en la evaluación de cultivares originarios del altiplano boliviano provenientes de un rango latitudinal mayor que el explorado en este estudio, no detectaron una respuesta al fotoperíodo en ningún cultivar para ambos procesos del desarrollo. Parte de las diferencias entre los resultados de este estudio y los de Bois et al. (2006) podría deberse al rango de fotoperíodo al que fueron expuestos las poblaciones; mientras que en el trabajo de Bois et al. (2006) los cultivares exploraron desde 9 a 14 horas, en este estudio el rango fue de 13 a 18 horas.

La respuesta detectada al fotoperíodo para las seis poblaciones evaluadas fue más pronunciada durante la fase reproductiva (YFV-floración) (rango de sensibilidad: 18-81,8 °C día h⁻¹) que durante la fase vegetativa (E-YFV) (12-59,7 °C día h⁻¹). Una

consecuencia importante de esa mayor sensibilidad al fotoperíodo durante esta fase es que otros procesos de desarrollo simultáneos pueden ser afectados como resultado de una mayor duración de la fase bajo días largos. En este sentido, una mayor duración de la fase puede afectar procesos claves para la generación del rendimiento como prolongar el período de generación de estructuras reproductivas así como aumentar el número de hojas aparecidas entre la iniciación floral y la floración (Bertero et al. 1999a). Los resultados de este estudio son coherentes con esta proposición, al detectarse, bajo condiciones más inductivas (FN), menor número de hojas aparecidas durante la fase reproductiva que bajo días largos (tratamientos de extensión artificial, Fp 15 y 18 horas) (Tabla 3.6).

El efecto prolongado del fotoperíodo sobre la producción de hojas en quínoa es congruente con lo observado en otras especies como trigo, cebada y sorgo donde el número de hojas a la floración se determina durante la fase vegetativa y condiciones menos inductivas inmediatamente previas a la iniciación floral pueden afectar el número de hojas aparecidas (Miralles y Richards 2000, Clerget et al. 2008). Los resultados de este estudio demuestran que condiciones ambientales menos inductivas (días largos) pueden modificar sustancialmente el filocrono y el número de hojas y, como consecuencia de esa respuesta, aumentar la duración de la fase reproductiva (YFV-floración), ya que se detectó una asociación positiva y significativa entre la dinámica reproductiva (duración YFV-floración) y los cambios del filocrono como consecuencia de fotoperíodos menos inductivos. Dado que en buena medida las diferencias en el filocrono pasan por lo que ocurre en la segunda mitad del período de aparición de hojas (fase reproductiva), la sensibilidad al fotoperíodo para esta fase puede ser utilizada para incrementar la duración del filocrono y en consecuencia prolongar la generación de las estructuras reproductivas asociadas con el rendimiento como también aumentar el

período de interceptación de la radiación alrededor del período crítico de determinación del rendimiento (Bertero et al. 1999a, Bertero 2003).

3.4.4 Variabilidad en la respuesta de la duración de fases a la temperatura y el fotoperíodo: adaptación fototermal

Los resultados de los ensayos de fechas de siembra a campo y bajo condiciones semi-controladas con tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo mostraron que existe considerable variación en la sensibilidad a ambos factores entre poblaciones de diferente origen (Fig. 3.5 y Tabla 3.7). Estudios previos en quínoa mostraron que existe una amplia variabilidad en la respuesta de la duración mínima de la fase emergencia-floración ($310\text{-}639\text{ }^{\circ}\text{C día}$) y en la sensibilidad al fotoperíodo ($12\text{-}59,7\text{ }^{\circ}\text{C día h}^{-1}$) entre cultivares de diferentes orígenes, observándose en los cultivares originarios de latitudes bajas mayor sensibilidad al fotoperíodo y duración mínima de la fase emergencia-floración, mientras que en los de altiplano y del nivel del mar valores bajos para ambos parámetros (Bertero et al. 1999b, 2000). Los resultados observados para las poblaciones nativas de quínoa del NOA son coherentes con ese patrón, en el sentido que la variación en duración se explica por la sensibilidad al fotoperíodo ($4,7\text{-}30\text{ }^{\circ}\text{C día h}^{-1}$), y la duración de la fase E-YFV ($199\text{-}543\text{ }^{\circ}\text{C día}$) (Tabla 3.7). El rango de variación en la sensibilidad al fotoperíodo y aquél de la duración mínima de la fase E-YFV representaron el 53 y 100% de la variabilidad conocida para la especie (Bertero et al. 1999b). Por otra parte, los valores mínimos y máximos de ambos parámetros se asemejaron a los de cultivares originarios del altiplano y nivel del mar y a los originarios de latitudes bajas respectivamente (Bertero et al. 1999b). La congruencia observada entre ambos resultados sugieren por un lado que los atributos utilizados para explicar la variación en desarrollo para un amplio gradiente latitudinal de orígenes

sirven también para explicar la variación en el desarrollo en un rango latitudinal más estrecho como el mostrado en este estudio (Tabla 3.1), y que la amplia variabilidad ambiental observada en una zona geográfica relativamente pequeña promueve una alta variación fenológica.

Evidencias previas sugieren que los cultivares de quínoa distribuidos a mayor altitud presentarán baja sensibilidad al fotoperíodo y mayor sensibilidad a la temperatura (Bertero et al. 2000). Los resultados observados para las poblaciones del NOA son coherentes con ese patrón al detectarse en aquellas originarias del altiplano y otra de valles secos (CHEN 60) cultivadas a mayor altitud, menor sensibilidad al fotoperíodo y mayor sensibilidad a la temperatura y el comportamiento opuesto para las poblaciones de valles secos y húmedos cultivadas a menor altitud. Más aún, esta respuesta fue congruente con los ensayos de fechas de siembra realizados a campo en el NOA, donde las poblaciones de altiplano mostraron mayor sensibilidad a la temperatura, (con las limitaciones de la aproximación utilizada; no distinción de efecto del fotoperíodo), que aquellas de valles (Fig. 3.5).

Los gradientes observados en la respuesta de la duración de fases a la temperatura y el fotoperíodo entre las poblaciones evaluadas tienen fuertes implicancias para su ajuste a las condiciones agro-ecológicas dentro de la región del NOA. Se ha propuesto que la sensibilidad a la temperatura juega un papel en favorecer la adaptación a ambientes caracterizados por stress hídrico terminal (alta sensibilidad) o ambientes cálidos y húmedos (baja sensibilidad) (Atkinson y Porter 1996, Kouressy et al. 2008). Al analizar la asociación entre la sensibilidad a la temperatura de la tasa de desarrollo a floración ($E-YFV^{-1}$, bajo FN), se observó que la mayor sensibilidad coincide con climas con bajas precipitaciones y/o elevada estacionalidad de las mismas más bajas temperaturas promedio durante la estación de cultivo, es decir, con sitios de elevada

altitud (altiplano) (Tabla 3.1 y Tabla 3.8). Otra población originaria de valles secos cultivada a elevada altitud (CHEN 60, Tabla 3.1) mostró baja sensibilidad al fotoperíodo; si bien en su lugar de origen las precipitaciones (en cantidad y estacionalidad) son muy diferentes con respecto a las condiciones de altiplano y de los valles secos de la Quebrada de Humahuaca y Calchaquíes, la temperatura media es baja y muy similar a las condiciones de altiplano (Tabla 3.8), por lo tanto su respuesta es coherente con el patrón de variación propuesto.

Por otro parte, las poblaciones de floración tardía (valles secos y húmedos) mostraron la menor sensibilidad a la temperatura y mayor sensibilidad al fotoperíodo. Esta respuesta podría jugar el papel de favorecer la adaptación a ambientes caracterizados por períodos vegetativos largos otorgando mayor estabilidad del tiempo a floración (ej. reduciendo la tasa de desarrollo y contrarrestando el efecto de mayores temperaturas) o favoreciendo una mayor homeostasis en la fecha de floración (Lawn y Byth 1973, Dingkuhn y Miezán 1995, Craufurd y Qi 2001, Kouressy et al. 2008). En congruencia con este supuesto, al analizar la asociación entre los parámetros de sensibilidad a la temperatura y el fotoperíodo con las variables climáticas del lugar de origen de las poblaciones, se observó que la mayor sensibilidad al fotoperíodo coincide con climas con altas precipitaciones y/o baja estacionalidad de estas más mayores temperaturas promedio durante la estación de cultivo, es decir, con sitios de menor altitud (valles secos y húmedos) (Tabla 3.1 y Tabla 3.8). En síntesis, los gradientes de variabilidad en la respuesta a la temperatura y el fotoperíodo fueron coherentes con la hipótesis planteada, en que las poblaciones procedentes de ambientes de menor altitud y mayor precipitación (ecorregión de valles) presentarán una mayor duración de la fase E-YFV y mayor sensibilidad al fotoperíodo, mientras que las poblaciones de ambientes de

elevada altitud y baja precipitación (ecorregión de altiplano) tendrán menor sensibilidad al fotoperíodo y duración de la fase E-YFV.

Los resultados observados para la tasa de aparición de hojas y su recíproco (filocrono) fueron similares a los mostrados por la duración de la fase E-YFV, en que el aumento del fotoperíodo redujo la tasa de aparición de hojas (aumentó el filocrono), y una importante variabilidad en la respuesta a este factor fue observada entre poblaciones de diferentes orígenes ($-0,67-1,41$ °C día h^{-1} , Tabla 3.7), cuando se comparan con los rangos de sensibilidad observado en cultivos de un amplio rango latitudinal ($0,03-1,6$ °C día h^{-1}) (Bertero et al. 2000). El rango de sensibilidad al fotoperíodo para el filocrono abarcó el 100% de la variabilidad conocida para la especie. De manera similar que para la sensibilidad al fotoperíodo para la duración de la fase E-YFV, los valores mínimos y máximos del rango se asemejaron a los de cultivos originarios del altiplano y nivel del mar y a los originarios de latitudes bajas, respectivamente (Bertero et al. 2000). El fotoperíodo afectó el filocrono de la mayoría de las poblaciones (Tabla 3.6); sólo una originaria de valles secos (CHEN 060) mostró aparente insensibilidad a este factor cuando se calculó el valor promedio del filocrono a través del período desde la aparición del primer par de hojas verdaderas hasta floración (Tabla 3.7). Sin embargo, para dicha población se observó un período corto de sensibilidad al fotoperíodo desde el momento previo a YFV hasta floración, por ejemplo para este período se observó menor filocrono y transitoriamente mayor número de hojas bajo el tratamiento de fotoperíodo control (FN) en relación con los tratamientos de extensión de 15 y 18 horas.

La variación significativa observada en el filocrono entre poblaciones y tratamientos de fotoperíodo es congruente con lo observado en otras especies como trigo, cebada y sorgo donde, además de la temperatura, el fotoperíodo modula la tasa de aparición de las hojas (Miralles et al. 2001, Clerget et al. 2008). Por otra parte, los

gradientes de sensibilidad al fotoperíodo para el filocrono observados entre las poblaciones de quínoa de diferentes orígenes del NOA son congruentes con lo observado en otro estudio (Bertero et al. 2000). Se ha propuesto que la mayor sensibilidad al fotoperíodo para filocrono observada en los cultivares de quínoa de origen tropical, podría jugar el papel de compensar la disminución en el área foliar causada por la conjunción de altas temperaturas-días cortos en el trópico (Bertero et al. 2000). En este sentido, los resultados observados para quínoa en el NOA concuerdan con la hipótesis propuesta por Bertero et al. (2000) en que la sensibilidad al fotoperíodo para el filocrono estuvo asociada con la temperatura media del lugar de origen de las poblaciones (Tabla 3.8) y esta mayor sensibilidad podría constituir un mecanismo de adaptación a días cortos que compense la aceleración del desarrollo bajo temperaturas altas.

3.5. Conclusiones

Este estudio fue conducido para testear la hipótesis que las poblaciones de quínoa distribuidos a diferentes altitudes dentro de la región del NOA presentan diferencias en sensibilidad a los principales factores ambientales (temperatura y fotoperíodo) que controlan la tasa de desarrollo a floración. Se observó un amplio rango de variación en el tiempo a iniciación floral y floración entre las poblaciones cuando fueron evaluadas en diferentes condiciones fototermales. Bajo condiciones de campo en el NOA la variación del tiempo a floración entre poblaciones se asoció con la temperatura media explorada durante la fase vegetativa; mientras que bajo condiciones semi-controladas con tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo, se observó un fuerte efecto de éste factor sobre la duración mínima de la fase emergencia floración y el filocrono, corroborando la respuesta cuantitativa a días cortos observada previamente en la

especie. Por otro parte, sobre el rango de ambientes evaluados la tasa de desarrollo a floración fue acelerada por el efecto de las temperaturas elevadas y retrasada por el efecto del fotoperíodo, observándose diferencias entre poblaciones de diferentes orígenes en la respuesta a la temperatura y el fotoperíodo. Los efectos del fotoperíodo fueron más acentuados durante la fase reproductiva extendiendo la duración del tiempo a floración en condiciones de días largos. Las respuestas observadas del tiempo a floración y el filocrono entre poblaciones de orígenes contrastantes estuvieron asociadas con adaptación diferencial a condiciones climáticas específicas dentro de la región del NOA. Los resultados mostraron que el fotoperíodo tuvo mayor peso relativo en la modulación del tiempo a floración y el filocrono de las poblaciones distribuidos a menor altitud (valles secos y húmedos), las que mostraron a su vez mayor duración del tiempo a floración en el rango de fechas de siembra y en los tratamientos de extensión artificial del fotoperíodo. En contraste, la temperatura fue el factor más importante en modular la floración de las poblaciones distribuidas a mayor altitud (altiplano + CHEN 060 de valles secos), los que a su vez mostraron menor variación en la duración del tiempo a floración y el filocrono entre fotoperíodos. Este es el primer estudio que trata de asociar parámetros de respuesta fotoperiódica con las condiciones climáticas (temperatura media, precipitación acumulada y estacionalidad de las precipitaciones) del lugar de origen de las poblaciones en quínoa, detectándose una asociación fuertemente significativa entre la duración mínima de la fase E-YFV con la precipitación de lugar de origen y tendencias positivas para los parámetros de sensibilidad al fotoperíodo y la precipitación. Esta respuesta tiene implicancias para la adaptación fototermal de las poblaciones a las condiciones climáticas del NOA.

**Evaluación multi-ambiental de poblaciones nativas de quínoa para
rendimiento en grano en diferentes ambientes del Noroeste Argentino²**

² El contenido de este capítulo fue publicado en: Curti, R.N., de la Vega, A.J., Andrade, A.J., Bramardi, S.J., Bertero, H.D., 2014. Multi-environmental evaluation for grain yield and its physiological determinants of quinoa genotypes across Northwest Argentina. *Field Crops Res.* 166: 46-57.

4.1 Introducción

Los ensayos en los que se evalúa un conjunto de genotipos a lo largo de un conjunto de ambientes (ensayos multi-ambientales) permiten estimar los efectos ambientales, genotípicos y de interacción genotipo \times ambiente ($G \times A$) para los atributos de interés y contribuir a la elección de los genotipos mejor adaptados a cada sistema de producción (de la Vega y Chapman 2006). En sistemas genotipo-ambiente complejos, la interacción $G \times A$, definida como cambios significativos en el comportamiento relativo de los genotipos cuando son evaluados en ambientes diferentes, suele explicar una proporción de la variación superior a aquella explicada por el efecto genotípico (Chapman et al. 1997), lo que genera incertidumbre en la medida de superioridad general de un genotipo y en la definición de las estrategias de selección (Basford y Cooper 1998, de la Vega et al. 2001).

Existen distintas aproximaciones para tratar con las interacciones $G \times A$, ya sea en la elección del genotipo a incluir en un sistema de producción, o en la selección de genotipos experimentales en un programa de mejoramiento. Estas abarcan desde considerarlas como una fuente de error o sesgo que influye negativamente sobre la heredabilidad de un carácter (i.e. ignorarlas), hasta considerarlas como una fuente de variación parcialmente heredable, cuyo entendimiento y utilización permitiría incrementar rendimientos, a partir de la explotación de variabilidad genética para adaptación específica o amplia (i.e. evitarlas o explotarlas) (Eisemann et al. 1990, Cooper y Byth 1996). En sistemas genotipo-ambiente complejos, se ha demostrado que tratar las interacciones $G \times A$ ignorándolas no ha sido la estrategia práctica más adecuada, debido a que existe la necesidad de acomodar sus efectos para aumentar la eficiencia de selección y adaptación de los genotipos (Alagarswamy y Chandra 1998, Cooper et al. 1999, de la Vega et al. 2001). Tratar las interacciones $G \times A$ evitándolas

(i.e. selección para adaptación específica) implica minimizar el impacto de las interacciones significativas. Esto puede ser logrado agrupando ambientes similares (mega-ambientes) y seleccionando genotipos específicamente adaptados a los mismos (Alagarwamy y Chandra 1998, Gauch y Zobel 1997). Siendo los ambientes más homogéneos, los genotipos testeados no presentarán interacciones debidas al cambio de *ranking* entre ambientes (i.e. *crossover*) (Kang 1998). Por otro lado, tratar las interacciones $G \times A$ explotándolas (i.e. selección para adaptación amplia) implica seleccionar entre genotipos bajo un régimen de ensayos multi-ambientales que reflejen desafíos ambientales repetibles (DeLacy et al. 1996). El mérito relativo de seleccionar para adaptación específica o amplia dependerá de la naturaleza de las interacciones $G \times A$ (i.e. interacciones debidas a heterogeneidad de la varianza genotípica o al cambio de *ranking* entre ambientes) y especialmente de su repetibilidad dentro de la población de ambientes blanco (Basford y Cooper 1998, Cooper 1999). Alternativamente, para determinar el mérito relativo de seleccionar para adaptación específica, los ambientes de cultivo pueden ser caracterizados en la manera en que influyen sobre el desempeño relativo de un conjunto de genotipos de referencia que reflejen los patrones de adaptación en la población de ambientes blanco (Wade et al. 1999, Cooper 1999, de la Vega y Chapman 2006).

La observación e interpretación de los patrones de adaptación genotípica en los ensayos multi-ambientales ofrece estímulos para investigar la magnitud, repetibilidad y predecibilidad de las interacciones $G \times A$ (de la Vega y Chapman 2006). Se han desarrollado varios métodos estadísticos para el análisis de las interacciones $G \times A$ a partir de los datos colectados en los ensayos multi-ambientales (DeLacy et al. 1996, van Eeuwijk et al. 2005). El análisis combinado de la varianza permite evaluar la magnitud y significancia de los efectos genotípicos, ambientales y de interacción $G \times A$ y, en base

a la comparación relativa de la magnitud atribuida a cada efecto, predecir la respuesta a la selección en la población de ambientes blanco (Cooper et al. 1996). Sin embargo, el análisis de la varianza no provee detalles acerca de la naturaleza específica e interpretación de las interacciones $G \times A$, ambos requisitos necesarios para definir las estrategias de selección y acelerar el progreso genético (Setimela et al. 2007).

La naturaleza compleja intrínseca de los datos colectados en los ensayos multi-ambientales hace que se requieran métodos de análisis que consideren conjuntamente la presencia de patrones estructurales (respuesta genotípicas sistemáticas, repetibles e interpretables), patrones no estructurales (respuestas no sistemáticas, repetibles e interpretables) así como también de relaciones entre genotipos, ambientes y entre sus combinaciones (Crossa 1990). Los análisis de patrones, definidos como el uso complementario de métodos multivariados de clasificación y ordenación (Williams 1976), permiten agrupar genotipos en función de sus patrones de respuesta frente a un conjunto de ambientes, agrupar ambientes en función del modo en que influyen sobre el comportamiento relativo de los genotipos y entender las interrelaciones entre genotipos y ambientes (DeLacy et al. 1996). Además, estos métodos pueden ser utilizados para examinar la correlación entre ambientes y evaluar el mérito relativo de explotar oportunidades para selección indirecta (Cooper et al. 1996, de la Vega y Chapman 2006).

Un aspecto esencial que determina el uso eficiente de las interacciones $G \times A$ es la capacidad de cuantificar los principales factores que son responsables de las diferencias genotípicas en la población de ambientes blanco (Basford y Cooper 1998, Kang 1998). Con el conocimiento de estos factores puede lograrse una comprensión más profunda de la naturaleza y las causas de las interacciones $G \times A$, y con ésta identificar genotipos con adaptación específica a los patrones de variación de los factores dentro de

la población de ambientes blanco (Bidinger et al. 1996). Bidinger et al. (1996) formularon un modelo conceptual para caracterizar los ambientes en términos biofísicos con el objetivo de lograr una mayor comprensión de los recursos/desafíos que controlan el crecimiento/rendimiento de los genotipos en ambientes particulares y las causas del desempeño genotípico diferencial ($G \times A$) en respuesta a la variación de los recursos/desafíos en dichos ambientes. En este sentido, el rendimiento de un cultivo de grano en un determinado ambiente puede ser explicado en términos de los recursos disponibles para sustentar el crecimiento/rendimiento en dicho ambiente y las limitantes biológicas y físicas que afectan la expresión del potencial contenido en esos recursos, mientras que las diferencias genotípicas en un determinado ambiente ($G \times A$) pueden ser analizadas en términos de: i) la captura, uso y partición de los recursos y, ii) la resistencia/tolerancia/susceptibilidad diferencial entre genotipos (Bidinger et al. 1996).

Alternativamente, la variación del rendimiento de grano de un cultivo en un conjunto de ambientes puede ser explicada mediante relaciones lineales simples que describan los efectos de la variación genotípica de un determinado atributo (i.e. biomasa aérea, número de granos, duración del tiempo a floración/madurez fisiológica, etc.) sobre la variación de otro (principalmente rendimiento) (Cooper et al. 1994). Dos modelos fisiológicos son frecuentemente utilizados para explicar estas variaciones, el primero, conocido como de determinantes fisiológicos considera al rendimiento como el producto entre la biomasa aérea y el índice de cosecha, mientras que el segundo y complementario al primero, considera al rendimiento como el producto de sus componentes numéricos (número y peso de granos) (Slafer y Savín 2006).

La adaptación genética de los cultivos a las condiciones variables en las que crecen se obtiene ajustando la ontogenia (secuencias de estadios de desarrollo) de manera que el cultivo explore durante el período de crecimiento las ofertas ambientales

y evite los extremos desfavorables (Lawn e Imrie 1991). En quínoa, al igual que en otros cultivos, las diferencias en fenología entre los genotipos son una fuente importante de interacciones $G \times A$ para rendimiento en grano, condicionando la adaptación del cultivo a distintos ambientes (Bertero et al. 2004). Así, dada la frecuente asociación entre diferencias fenológicas, rendimiento y adaptación a los diferentes ambientes, con el uso de los modelos de rendimiento explicados anteriormente puede ser útil testear hipótesis acerca de las causas de las interacciones $G \times A$, si las diferencias genotípicas en fenología son las responsables de las interacciones $G \times A$ observadas para rendimiento en grano (Bidinger et al. 1996).

En el Noroeste de Argentina (NOA), la quínoa se cultiva en distintas zonas agro-ecológicas comprendidas entre el altiplano y los valles interandinos (Capítulo 2). La región andina del NOA, al igual que otras de Sudamérica, ha sido identificada como una población compleja de ambientes en términos de la diversidad de factores ambientales que determinan las posibilidades de cultivo en las distintas zonas agroecológicas (Bianchi et al. 2005, Capítulo 3). Como consecuencia de la elevada variabilidad estacional y espacial que presentan los factores ambientales a lo largo de dicha región (Bianchi et al. 2005, Capítulo 3), las combinaciones sitio-año pueden generar fuertes interacciones $G \times A$ a través de las distintas zonas agro-ecológicas. Por otro lado, en una caracterización morfo-fenológica previa de las poblaciones locales de la especie se observó la existencia de alta variabilidad para numerosos rasgos de interés y estructuración fenotípica de acuerdo al origen geográfico de las poblaciones (Capítulo 2), y también para la variabilidad genotípica (Costa Tártara et al. 2012). Como consecuencia de la elevada variabilidad fenotípica y la heterogeneidad ambiental dentro de la región del NOA, las poblaciones locales de la especie deberían mostrar diferencias en su desempeño cuando son cultivadas en diferentes zonas agro-ecológicas (**hipótesis**

1). Además, y como consecuencia de la estructuración geográfica de la variabilidad fenotípica, poblaciones del mismo origen mostrarán similitud en sus patrones de respuestas al ser evaluados en diferentes ambientes (**hipótesis 2**); mientras que las zonas agro-ecológicas climáticamente similares discriminarán entre poblaciones de manera equivalente (**hipótesis 3**).

En el presente capítulo se aplicaron modelos lineales mixtos y análisis multivariados a ensayos multi-ambientales de comparación de rendimiento en quínoa conducidos durante dos campañas agrícolas en distintas localidades del NOA con los objetivos de:

- 1) Estimar los componentes de varianza de los efectos genotípicos y de interacción $G \times A$ para rendimiento en grano, sus determinantes fisiológicos (biomasa aérea e índice de cosecha), componentes numéricos (número y peso de granos) y para la duración del tiempo a floración (1^{ra} antesis).
- 2) Agrupar ambientes de cultivo en la región del NOA sobre la base de los efectos de discriminación genotípica de los sitios analizados para rendimiento en grano,
- 3) Definir grupos de genotipos en función de sus patrones relativos de respuesta a los grupos de ambientes definidos anteriormente.
- 4) Interpretar los cambios del rendimiento en grano a través de los ambientes de evaluación en términos de los componentes numéricos (número y peso de granos) o fisiológicos (biomasa e índice de cosecha) del rendimiento.
- 5) Determinar si las diferencias genotípicas en la duración del tiempo a floración son las responsables de las interacciones $G \times A$ observadas para rendimiento en grano y,
- 6) Examinar las relaciones entre determinantes fisiológicos y componentes numéricos del rendimiento en grano.

4.2 Materiales y Métodos

4.2.1 Genotipos y sitios evaluados

Un conjunto de 12 poblaciones (Tabla 4.1) fue evaluado en un total de seis ambientes determinados por la combinación de tres localidades (Abra Pampa, Colanzulí y Calete) y dos campañas agrícolas (2008/2009 y 2009/2010) (Tabla 4.2). Los sitios experimentales se ubicaron en campos de productores (Colanzulí y Calete) y en la Estación Experimental Abra Pampa del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (EEA-INTA Abra Pampa) y cubrieron algunas de las ecorregiones más importantes donde se lleva a cabo el cultivo de quínoa en la región del NOA (Capítulo 2). La localidad de Abra Pampa (Depto. de Cochinoca, prov. de Jujuy) ubicada a elevada altitud (3400 msnm) representa un ambiente típico de altiplano, Calete (Depto. de Humahuaca, prov. Jujuy) ubicada a menor altitud (2939 msnm) representa un ambiente de valles secos, mientras que Colanzulí (Depto. de Iruya, prov. Salta) ubicada a elevada altitud (3600 msnm) representa un ambiente de transición entre los valles secos y húmedos orientales (Capítulo 2). En esta evaluación multi-ambiental no estuvieron representadas algunas ecorregiones importantes para el cultivo de quínoa como la de los valles secos desplazados hacia al sur de la provincia de Salta (Valles Calchaquíes) y la de valles húmedos de menor altitud ubicada en la zona más oriental dentro de la región del NOA (Santa Victoria Oeste, prov. de Salta) (Capítulo 2).

Las poblaciones en estudio proceden de la colección de germoplasma de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (FA-UBA) y fueron seleccionadas para representar a la mayoría de los orígenes de la colección. En base a una clasificación previa fueron definidos cuatro grupos genotípicos dentro de la colección de germoplasma (Altiplano, Valles Secos, Transición y Valles Húmedos) (Capítulo 2). En esta evaluación estuvieron representadas poblaciones de tres de los

cuatro grupos, incluyendo tres de altiplano (CHEN 420, 426, 431), siete de valles secos (CHEN 58, 60, 182, 231, 252, 414 y 435) y dos de valles orientales húmedos (CHEN 212 y 456) (Tabla 4.1).

El número común de poblaciones evaluadas a través de los seis ambientes fue tres (CHEN 60, 182 y 435). La población CHEN 456 fue incluida en la evaluación multi-ambiental en la segunda campaña agrícola (2009/2010), mientras que no se obtuvo rendimiento en grano para la población 58 durante la primera campaña (2008/2009) en la localidad de Colanzulí. Por otro lado, no se obtuvieron rendimientos en grano para las poblaciones de altiplano en Colanzulí durante la primera campaña (2008/2009) debido a que las parcelas sufrieron una fuerte infección sistémica por mildiu (*Peronospora farinosa* f.sp. *chenopodii* Fr.) al momento de iniciación de botón floral que provocó defoliación completa y afectó el desarrollo de las plantas malogrando completamente las parcelas al final del ciclo de cultivo. En Abra Pampa y para ambas campañas agrícolas no se obtuvo rendimiento para las poblaciones CHEN 58, 212, 252 y 414, debido a que el estrés abiótico producido por las heladas al final del ciclo de cultivo inhibió el llenado de granos. Por lo tanto, los ensayos estuvieron fuertemente desbalanceados entre localidades a través de los años.

Tabla 4.1. Grupo de origen genotípico y caracteres agronómicos de las 12 poblaciones de quínoa evaluados durante dos campañas agrícolas (2008/2009 y 2009/2010) en tres localidades del NOA. Los valores agronómicos para rendimiento en grano, biomasa aérea, índice de cosecha, número y peso de granos corresponden a las medias de seis ensayos y para el tiempo a floración a las medias de cinco ensayos.

Población	Grupo genotípico ¹	Origen (Localidad, Departamento)	Rendimiento en grano (g.m ⁻²)	Biomasa aérea (g.m ⁻²)	Índice de cosecha	Número de granos (# m ⁻²)	Peso de 100 granos (g)	Tiempo a floración (días)
58	Valle seco	Coctaca, Humahuaca	155,4 ± 20,3	421,2 ± 44,8	0,36 ± 0,01	49658 ± 7674	0,32 ± 0,01	67 ± 1,8
60	Valle seco	Abralaite de Colanzulí, Iruya	220,2 ± 40,7	638,3 ± 95,5	0,32 ± 0,03	98124 ± 18916	0,23 ± 0,01	70 ± 2,7
182	Valle seco	QQ 95-NSL 106394, Humahuaca, Humahuaca	109,7 ± 18,7	342,4 ± 49,5	0,31 ± 0,02	44819 ± 8973	0,26 ± 0,01	67 ± 3,5
212	Valle húmedo	San Felipe, Santa Victoria Oeste	214,7 ± 29,3	692,4 ± 68,9	0,31 ± 0,02	101253 ± 15117	0,22 ± 0,01	106 ± 1,6
231	Valle seco	Ocumaso, Humahuaca	140,5 ± 21,4	375,1 ± 51,0	0,37 ± 0,02	55347 ± 8974	0,27 ± 0,01	74 ± 4,3
252	Valle seco	Maimará, Tilcara	161,1 ± 35,8	501,4 ± 90,9	0,28 ± 0,03	57780 ± 12204	0,26 ± 0,01	86 ± 3,8
414	Valle seco	La Poma, La Poma	115,0 ± 22,9	427,2 ± 93,7	0,30 ± 0,03	41508 ± 8591	0,28 ± 0,01	87 ± 6,1
420	Altiplano	Antofallita, Los Andes	69,0 ± 5,8	263,6 ± 17,3	0,26 ± 0,01	19422 ± 1501	0,35 ± 0,005	48 ± 1,4
426	Altiplano	Santa Rosa de los Pastos Grandes, Los Andes	71,3 ± 5,3	373,2 ± 67,2	0,23 ± 0,02	24737 ± 2028	0,30 ± 0,01	41 ± 2,2
431	Altiplano	Susques, Susques	73,4 ± 6,5	244,3 ± 21,8	0,31 ± 0,02	22357 ± 1787	0,33 ± 0,01	46 ± 1,3
435	Valle seco	Cangrejillos, Yavi	96,1 ± 11,6	358,9 ± 33,2	0,28 ± 0,03	32676 ± 3904	0,30 ± 0,01	72 ± 3,8
456	Valle húmedo	Trigo Huaico, Santa Victoria Oeste	194,4 ± 46,0	1271 ± 134,6	0,16 ± 0,03	105940 ± 22437	0,18 ± 0,005	86 ± 2,3

¹Clasificación de las poblaciones de acuerdo a atributos morfo-fenológicos (Capítulo 2).

Tabla 4.2. Ambientes de evaluación del NOA donde se condujeron los ensayos con el conjunto de 12 poblaciones de quinoa. Las características agronómicas representan las medias de 11 poblaciones para la campaña agrícola 2008/2009 y de 12 poblaciones para la campaña 2009/2010.

Localidad	Código ensayo (Loc, año)	Temp. media (°C) ¹	Fotop. medio (horas) ²	Precep. total (mm)	Humedad relativa (%)	Rendimiento en grano (g.m ⁻²)	Biomasa aérea (g.m ⁻²)	Índice de cosecha	Número de granos (# m ⁻²)	Peso de 100 granos (g)	Tiempo a floración (días)
Abra Pampa	AP 08	10,3	12,4	385	40-50**	65,4	254,4	0,26	24915	0,27	54
	AP 09	12,2	12,6	247	40-40**	70,7	265,3	0,26	22985	0,30	54
Colanzulí	CLZ 08	9,7*	12,7	329*	77*	100,8	299,6	0,35	41839	0,25	97
	CLZ 09	12,3*	12,8	244*	68*	149,6	561,0	0,28	57659	0,29	--
Calete	KLT 08	13,0	12,7	178	50-60**	170,3	554,1	0,30	67235	0,29	68
	KLT 09	14,2	12,8	145	50-60**	150,0	513,1	0,31	62582	0,27	66

¹Los valores diarios de temperatura media para el período desde emergencia hasta madurez fisiológica (determinado visualmente del examen de semillas en el tercio medio de la inflorescencia, de acuerdo a Bertero y Ruiz 2008), se obtuvieron de un sensor de temperatura (TC1047, Microchip Technologies, Chandler AZ), monitoreado por una unidad de control automática (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) colocados en proximidad a las parcelas experimentales.*Valores diarios obtenidos de un central meteorológica ubicada 600 metros de la parcela experimental. Datos brindados por el Sistema Nacional de Información Hídrica, Base de Datos Hidrológica Integrada-BDHI (sitio web: hidricosargentina.gov.ar). **Rangos decadales brindados por la estación La Quiaca (22° 06' S 65° 34' O, 3412 msnm, Depto. de Yavi, prov. de Jujuy) del Servicio Meteorológico Nacional (sitio web: <http://www.mineria.gov.ar/estudios/irn/jujuy>).

²Para el cálculo del fotoperíodo se consideró el tiempo transcurrido entre el amanecer y el ocaso (Goodspeed, 1975) y el período desde emergencia hasta madurez fisiológica.

4.2.2 Características de los ensayos

En cada ambiente se realizó un experimento bajo un diseño en bloques completamente aleatorizado con tres repeticiones. En Colanzulí y Calete las fechas de siembra para ambas campañas agrícolas fueron la convencional para la zona (Octubre), mientras que para AP 08 y AP 09 se realizaron en Diciembre y Noviembre respectivamente. Cada parcela consistió de cinco surcos de 5 metros de longitud separados por 0,5 metros de distancia entre sí. Se utilizó una densidad dentro del surco de 14 semillas metro⁻¹, equivalente a una densidad de siembra de 280.000 semillas ha⁻¹. Los experimentos se mantuvieron libres de malezas y plagas y se fertilizaron a una tasa de 43 kg de N ha⁻¹, 35 días después de la emergencia. En Colanzulí, y durante ambas campañas agrícolas, los experimentos fueron llevados a cabo bajo las prácticas locales de agricultura (fertilización orgánica a la pre-siembra y sin el uso de insecticidas o fungicidas para el control de plagas y enfermedades durante el ciclo de cultivo). En todos los sitios los experimentos recibieron riego antes de la siembra y después cada 10 o 15 días siguiendo las prácticas locales (riego por surco) para evitar déficit hídrico durante el ciclo de cultivo. Posterior a la ocurrencia de lluvias el intervalo de tiempo entre riegos fue extendido a entre 15 y 20 días.

Entre los atributos medidos se obtuvieron datos de tiempo a floración (emergencia-1^{ra} antesis), rendimiento en grano, biomasa aérea, índice de cosecha, número y peso de granos. La floración fue definida como el día cuando al menos el 50% de las plantas en las parcelas hubieron presentado una flor abierta (Bertero y Ruiz 2008). Para cada experimento se estimó el rendimiento en grano y la biomasa aérea por metros cuadrados por el método descrito a continuación. Una semana después de madurez fisiológica (determinado visualmente del examen de semillas en el tercio medio de la inflorescencia, Bertero y Ruiz 2008), se midió por medio de una cinta

métrica la distancia lineal desde la primera hasta la última planta sobre 10 plantas uniformes en altura de los tres surcos centrales de cada parcela descartando los bordes. El número de plantas por metro se calculó como la relación entre las 10 plantas cosechadas y la distancia lineal de cosecha, mientras que la densidad de cosecha (m^2) resultó del producto entre el número de plantas cosechadas y un factor de dos. El rendimiento en grano, la biomasa aérea y el número de granos por m^2 resultaron posteriormente del producto entre el peso de granos y/o peso seco total por planta (descartando el peso de grano) respectivamente por el número de plantas por m^2 . Tanto el rendimiento en grano como sus determinantes fisiológicos (biomasa aérea total e índice de cosecha) y los componentes numéricos (número y peso de granos) se expresaron al 0% de humedad después de secar las muestras en una estufa a $70^\circ C$ hasta alcanzar peso constante. El índice de cosecha fue calculado como la relación entre el rendimiento en grano y la biomasa aérea total a la cosecha. El peso de grano se calculó para cada parcela en cada experimento a través del promedio de tres sub-muestras de 100 granos cada una, y el número de granos se estimó como el cociente entre el rendimiento en grano ($g\ m^{-2}$) y el peso estimado por grano (Gómez et al. 2011).

4.2.3 Análisis estadísticos

4.2.3.1 Componentes de varianza para efectos genotípicos y de interacción $G \times A$

Se estimaron los componentes de varianza y sus errores estándar a través del método REML (Residual Maximum Likelihood Method) (Patterson y Thompson 1975) para los efectos genotípicos y de interacción $G \times A$ de rendimiento en grano, biomasa aérea, índice de cosecha, número y peso de granos y tiempo a floración. Los análisis combinados de varianza para cada atributo fenotípico se condujeron bajo el siguiente modelo:

$$y_{ijk} = \mu + G_i + A_j + GA_{(ij)} + B_{k(j)} + \varepsilon_{ijk} \quad [\text{Ec. 4.1}]$$

donde y_{ijk} es la respuesta fenotípica observada para el genotipo i en el bloque k del ambiente j ; μ es la media general; A_j es el efecto fijo del ambiente j , con $j = 1, \dots, A$; G_i es el efecto aleatorio del genotipo i , con $i = 1, \dots, G$ y está $\sim \text{NID}(0, \sigma_g^2)$, $GA_{(ij)}$ es el efecto aleatorio de la interacción del genotipo i y el ambiente j y está $\sim \text{NID}(0, \sigma_{ga}^2)$; $B_{k(j)}$ es el efecto aleatorio del bloque k anidado dentro del ambiente j y está $\sim \text{NID}(0, \sigma_b^2)$ y ε_{ijk} es el efecto residual correspondiente al genotipo i en la repetición k del ambiente j (error experimental) y está $\sim \text{NID}(0, \sigma_e^2)$.

En los modelos lineales mixtos utilizados los efectos ambientales se consideraron fijos debido a que existieron diferencias en las prácticas de manejo entre ambientes (DeLacy et al. 1996) y para la mayoría de los caracteres fenotípicos analizados no se llegan a cumplir los supuestos para que el término sea considerado como aleatorio, i.e. menos de 10 grados de libertad (van Eeuwijk 1995, Yang et al. 2009). Para probar la significación del efecto fijo (ambientes) se utilizó el estadístico de Wald. Por otro lado, las poblaciones se consideraron una muestra aleatoria, representativa de la variabilidad genética disponible en el germoplasma. En consecuencia, los términos de efectos genotípicos y de interacción $G \times A$ del modelo fueron definidos como aleatorios. Los BLUPs (Best Linear Unbiased Predictors, mejores predictores lineales insesgados) (Robinson 1991) de los términos aleatorios, o sea, la media ajustada por la naturaleza desbalanceada de los datos, se utilizaron para predecir los efectos genotípicos (respuesta promedio) de cada población para los distintos atributos fenotípicos analizados. Debido a que los ambientes fueron definidos como fijos en la Ec. 4.1, los mejores estimadores lineales insesgados (BLUEs, Best Linear Unbiased Estimates) se utilizaron para predecir los efectos ambientales. Todos

los análisis de modelos lineales mixtos se realizaron mediante el Algoritmo de Información Promedio (AI) (Gilmour et al. 1995) incluido en el paquete estadístico GENSTAT 8.2 (2005).

4.2.3.2 Análisis de patrones

Se condujo un análisis de patrones a través del uso complementario de métodos multivariados de clasificación y ordenación sobre la matriz de BLUPs de $G \times A$ para rendimiento de grano estandarizada por ambiente (Fox y Rosielle 1982) como se aplica en el modelo AMMI (Additive Main Effects and Multiplicative Interaction, Gauch 1988). Para el análisis de clasificación se condujo un análisis de conglomerados sobre genotipos y ambientes utilizando la medida de distancia Euclídeana cuadrada y el algoritmo de agrupamiento de Ward (DeLacy et al. 1996). Los dendrogramas para rendimiento de grano se construyeron sobre la base del nivel de fusión para investigar las similitudes en el patrón de desempeño entre genotipos (en sus respuestas relativa a los ambientes) y entre ambientes (de acuerdo al tipo de influencia que tienen sobre los genotipos). Posteriormente, a partir de los datos estandarizados se graficó el comportamiento relativo de cada grupo genotípico en función de cada grupo ambiental para obtener un perfil de adaptación de los grupos genotípicos (DeLacy et al. 1996). Este último procedimiento se realizó también con los BLUPs de biomasa aérea, índice de cosecha, número y peso de granos (de la Vega et al. 2001). Dado que el atributo económico de interés en quinoa es el rendimiento en grano, se utilizó el agrupamiento derivado del análisis de conglomerados de este atributo para interpretar los gráficos de respuesta de los restantes atributos evaluados.

Los componentes principales del análisis de ordenamiento de los genotipos y ambientes se calcularon utilizando el algoritmo de descomposición de valores

singulares. Posteriormente se construyó un Biplot (AMMI2) con los dos primeros componentes principales resultante de este análisis (Gabriel 1971) para interpretar los efectos de interacción $G \times A$. La interpretación de estos gráficos es la siguiente: genotipos cercanos son similares en desempeño en diferentes ambientes, mientras que los vectores ambientales próximos son semejantes en la forma en que discriminan entre genotipos. El coseno del ángulo entre los vectores ambientales brinda una idea de su correlación genética, siendo similares si están superpuestos. Ángulos agudos entre dos vectores indican una asociación positiva (i.e. influyen el desempeño genotípico relativo de forma similar), ángulos que se aproximan a los 90° indican que no existe asociación, mientras que ángulos obtusos (mayores a 90°) señalan asociaciones negativas (DeLacy et al. 1996, Kroonenberg 1995). Los análisis multivariados de patrones se realizaron en InfoStat (Di Rienzo et al. 2011).

4.2.3.3 Bases fisiológicas de los efectos genotípicos y de interacción $G \times A$ para rendimiento en grano

Con el propósito de estudiar las bases fisiológicas de la variación genotípica para rendimiento en grano se investigaron las asociaciones entre los componentes de los modelos fisiológicos y el rendimiento. De esta manera, se investigó la significancia y magnitud de las asociaciones entre los BLUPs de los efectos de interacción $G \times A$ obtenidos por REML en base a la ecuación 4.1 dentro de cada mega-ambiente identificado para rendimiento en grano, duración del tiempo a floración, biomasa aérea, índice de cosecha, número y peso de granos mediante pruebas t y coeficientes de correlación de Pearson respectivamente, con el paquete estadístico InfoStat (Di Rienzo et al. 2011).

Cuando el objetivo de interés es interpretar la variación de la interacción $G \times A$ para rendimiento en grano en base a la variación de covariables genotípicas, el estudio de las relaciones entre el rendimiento y los componentes de los modelos puede ser realizado mediante un análisis de Regresión por Mínimos Cuadrados Parciales o PLS (Partial Least Squares) (Vargas et al. 1998, 1999). PLS es una técnica estadística multivariada relativamente nueva para el análisis de ensayos multi-ambientales (Vargas 1998, 1999, Ortiz et al. 2007, Joshi et al. 2010). Esta técnica generaliza y combina el Análisis de Componentes Principales (ACP) y el análisis de Regresión Lineal y es útil cuando el objetivo es predecir un conjunto de variables dependientes (Y) desde un conjunto de variables predictoras (X) (Vargas et al. 1998, 1999). A continuación se describe brevemente la técnica de análisis. Para mayor detalle sobre los algoritmos de PLS consúltese Vargas et al. (1998, 1999).

La técnica PLS extrae, de un conjunto de datos X , los patrones de variación relevantes para explicar otro conjunto de datos Y de los mismos individuos. Esta técnica puede ser visualizada como una extensión del ACP debido a que permite extraer los patrones de variación de X e Y , y estudiar conjuntamente sus estructuras. Las nuevas variables latentes resultantes del análisis permiten combinar las variables de cada conjunto de datos para explicar la variabilidad debida a la relación o correlación entre X e Y . En el contexto de los ensayos multi-ambientales, la matriz Y consiste de variables medidas sobre los genotipos en diferentes ambientes (rendimiento en grano, duración de ciclo, etc.) y la matriz X consiste de covariables medidas en los mismos genotipos (biomasa aérea, índice de cosecha, tiempo a floración, número y peso de grano, etc.). En este sentido las covariables genotípicas de X pueden explicar las variaciones de Y (interacción genotipo-ambiente) (Vargas et al. 1998, 1999, Ortiz et al. 2007, Joshi et al. 2010).

En el procedimiento PLS univariado el número de factores (vectores latentes) retenidos se determinan por un procedimiento de validación-cruzada (Stone 1974) y el estadístico F propuesto por Osten (1988). Los resultados de PLS se presentan a través de un “Tri-plot”, que consiste de un grafico Biplot sobre el que además se grafican las covariables para explicar la asociación entre las filas y las columnas de la matriz representada por el Biplot (Balzarini et al. 2008). Para mayor detalle sobre la interpretación de estos gráficos consúltese Vargas et al. (1999) y Ortiz et al. (2007).

Se condujo un análisis de PLS para relacionar las covariables genéticas (biomasa aérea, índice de cosecha, duración del tiempo a floración, número y peso de granos) a las variaciones de rendimiento en grano debidas a la interacción $G \times A$. La matriz \mathbf{Y} (variaciones de rendimiento en grano debidas a la interacción $G \times A$) de dimensiones 12×6 (12 filas representando las poblaciones y seis columnas los ambientes), estuvo constituida por los BLUPs de los efectos de interacción $G \times A$ para rendimiento en grano obtenidos por el método REML basado en la ecuación 4.1. La matriz \mathbf{X} de dimensiones 12×5 (cinco variables explicativas: biomasa aérea, índice de cosecha, duración del tiempo a floración, número y peso de granos) estuvo representada por los BLUPs de los efectos genotípicos (respuesta promedio) para cada variable obtenidos por REML basado en la ecuación 4.1. Dado que el procedimiento de PLS es sensible a las variaciones de escala, la matriz de datos fue centrada (media cero) y escalada (unidad de varianza) previo al análisis. El algoritmo de PLS, el procedimiento de validación cruzada y el test F fueron aplicados con el paquete GENSTAT 8.2 (2005), mientras que el gráfico de Tri-plot derivado del análisis de PLS se realizó con el paquete estadístico InfoStat (Di Rienzo et al. 2011).

4.3 Resultados

4.3.1 Componentes de varianza

Se observó una amplia variabilidad para todos los atributos fenotípicos evaluados, tanto a través de ambientes como de poblaciones (Tablas 4.1 y 4.2). En general, los rendimientos en grano, sus determinantes fisiológicos (biomasa aérea e índice de cosecha) y el número de granos fueron menores en las poblaciones y ambientes de altiplano comparados con las poblaciones y ambientes de valles, mientras que el peso de grano mostró mayor heterogeneidad entre poblaciones y ambientes (Tablas 4.1 y 4.2). Los resultados del análisis combinado de la varianza para esta evaluación multi-ambiental revelaron que los factores genotípicos y de interacción $G \times A$ influyeron significativamente (i.e. componente de varianza > error estándar) sobre la variación de todos los atributos evaluados (excepto el efecto genotípico para índice de cosecha) (Tabla 4.3). El efecto de interacción $G \times A$ fue mayor en relación al efecto genotípico para el rendimiento en grano, índice de cosecha y número de granos, mientras que para la biomasa aérea, peso de grano y el tiempo a floración el efecto genotípico fue mayor en relación al efecto de interacción (Tabla 4.3). El efecto del ambiente influyó significativamente sobre la variación de la biomasa aérea y el tiempo a floración.

Tabla 4.3. Estimaciones de los componentes de varianza (\pm error estándar) de los efectos genotípicos y de interacción $G \times A$ para los seis atributos fenotípicos analizados.

Variable	Fuente de variación		Relación $G \times A/G$
	$\sigma^2_{gxa} \pm e.s$	$\sigma^2_g \pm e.s$	$\sigma^2_{gxa}/\sigma^2_g$
Biomasa aérea	17205 \pm 6544	54473 \pm 26106	0,3
Rendimiento en grano	3944 \pm 1148	1336 \pm 1087	3,0
Índice de cosecha	0,006 \pm 0,002	0,0002 \pm 0,0008	30,0
Número de granos	7,4e ⁸ \pm 2,2e ⁸	5,7e ⁸ \pm 3,4e ⁸	1,3
Peso de grano	0,001 \pm 0,0002	0,002 \pm 0,0009	0,5
Floración	62,1 \pm 17,7	241,1 \pm 112,4	0,25

4.3.2 Análisis de patrones

El análisis de conglomerados de la matriz estandarizada de los BLUPs para rendimiento en grano mostró que pueden ser definidos cuatro grupos genotípicos (17% de la distancia euclídea cuadrada máxima) de respuesta contrastante a lo largo del conjunto de ambientes (Fig. 4.1A). Este agrupamiento explicó el 66% de la suma de cuadrados de la interacción $G \times A$ siendo la solución óptima pues, si se aumenta el número de grupos, la suma de cuadrados no se incrementa significativamente y se complica la interpretación de los resultados. El primer grupo (G1) estuvo integrado por tres poblaciones previamente clasificadas como de valles secos (Tabla 4.1) que mostraron, en promedio a través de los ambientes de evaluación y en comparación con los restantes grupos genotípicos, bajo rendimiento en grano, producción de biomasa aérea, número y peso de grano, mientras que elevado índice de cosecha, y duración del tiempo a floración (Tabla 4.4). El segundo grupo (G2) estuvo integrado por una sola población (CHEN 60) previamente clasificada como de valles secos (Tabla 4.1), que mostró a través de los ambientes de evaluación y en comparación con los restantes grupos genotípicos, el mayor rendimiento en grano, producción de biomasa aérea, número de granos e índice de cosecha y menor peso de grano, mientras que en duración del tiempo a floración fue menor comparado con G1 pero mayor que G4 (Tabla 4.4).

El siguiente grupo (G3) estuvo integrado por todas las poblaciones restantes de valles secos y húmedos (Tabla 4.1) que mostraron la mayor duración del tiempo a floración, elevado rendimiento en grano, producción de biomasa aérea y número de granos y bajo índice de cosecha y peso de grano (Tabla 4.4). Dentro de este grupo las poblaciones de valles no se diferenciaron en sus respuestas relativas para rendimiento en grano de acuerdo a su origen (valles secos vs. húmedos). El último grupo (G4) estuvo integrado por todas las poblaciones previamente clasificadas como de altiplano (Tabla 4.1), que mostraron a través de los ambientes de evaluación los valores más bajos para

todos los atributos fenotípicos evaluados excepto para peso de grano (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Caracteres agronómicos de los cuatro grupos genotipos resultantes del análisis de conglomerados de la matriz estandarizada de los BLUPs para rendimiento en grano.

Grupo	Rendimiento (g m ⁻²)	Biomasa (g m ⁻²)	Índice de cosecha	Número de granos (# m ⁻²)	Peso de 100 granos (g)	Tiempo a floración (días)
G1	126,2 ± 14,3	389,1 ± 36,5	0,31 ± 0,01	49478 ± 5632,1	0,26 ± 0,01	73 ± 2,52
G2	195,3 ± 40,7	599,5 ± 95,5	0,31 ± 0,03	87599 ± 18963,3	0,23 ± 0,01	70 ± 2,74
G3	126,6 ± 12,4	552,6 ± 48,6	0,29 ± 0,01	53711 ± 6168,2	0,26 ± 0,01	82 ± 2,89
G4	73,2 ± 3,3	271,6 ± 25,6	0,28 ± 0,01	24593 ± 1094,7	0,32 ± 0,01	50 ± 1,06

El análisis de conglomerados para los ambientes sobre la misma matriz estandarizada mostró que se pueden definir dos grupos de ambientes (42% de la distancia euclídea cuadrada máxima), que en total explican el 63% de la suma de cuadrados de la interacción $G \times A$ (Fig. 4.1B). Estos grupos son mas heterogéneos que los presentados para los genotipos, aunque presentaron algunos patrones de discriminación comunes entre años para las localidades de altiplano y valles interandinos. El primer grupo (A1) estuvo integrado por los ambientes de altiplano (Abra Pampa), mientras que el segundo grupo (A2) por todos los ambientes de valles interandinos (Calete y Colanzulí). Dentro del segundo grupo los ambientes de valles secos y húmedos no se diferenciaron entre campañas agrícolas o localidades de acuerdo a la discriminación genotípica (Fig. 4.1B). Los dos grupos de ambientes no mostraron diferencias con respecto a la temperatura media diaria, aunque la temperatura fue más elevada en Calete que en Abra Pampa y Colanzulí (Tabla 4.2). De la misma manera, el fotoperíodo medio durante el ciclo de cultivo no difirió entre los ambientes, ya que las localidades seleccionadas se ubicaron en ambientes tropicales y tuvieron escasa variación para éste factor (Tabla 4.2). No obstante, los ambientes fueron diferentes con respecto a la cantidad de precipitaciones acumuladas durante el ciclo de cultivo, en Colanzulí y Abra Pampa las precipitaciones fueron mayores que en Calete. Por otra parte en términos generales, los ambientes presentaron diferencias de humedad relativa, siendo mayor en Colanzulí respecto a Abra Pampa y Calete (Tabla 4.2).

Las respuestas relativas para rendimiento en grano de los grupos genotípicos a lo largo de los ambientes muestran que no hay grupo genotípico de adaptación amplia que sea superior al resto en todos los grupos de ambientes (Fig. 4.2A), lo que es consistente con la fuerte interacción genotipo \times ambiente observada para este atributo (Tabla 4.3). G1 (formado por poblaciones de valles secos) mostró rendimientos relativos elevados

en ambientes de valles interandinos, y rendimientos relativos menores en ambientes de altiplano. G2 (CHEN 60) mostró menor rendimiento en grano con respecto a G1, G3 y G4 en ambientes de altiplano y fue relativamente superior a los restantes grupos genotípicos en ambientes de valles, mostrando un patrón de adaptación contrastante en relación a G4. Por otro lado, G3 mostró un patrón de adaptación similar a G1 pero con desempeño más estable a través de los grupos ambientales. El perfil de respuesta de este grupo genotípico a través de los ambientes varió poco en relación a los otros grupos (Fig. 4.2A), lo que indica que mostró poca interacción con los grupos ambientales en términos de rendimiento en grano y expresaría mayor estabilidad para este atributo a través de los ambientes. Por último, G4 mostró rendimientos relativos elevados en ambientes de altiplano, y rendimientos relativos menores en ambientes de valles con un patrón de adaptación contrastante con respecto a G2 (Fig. 4.2A).

Los perfiles de respuesta para los BLUPs estandarizados de biomasa aérea e índice de cosecha muestran que G4 expresó valores relativamente elevados de biomasa aérea e índice de cosecha en ambientes de altiplano y valores relativamente bajos para ambos atributos en ambientes de valles; mientras que G2 mostró un perfil de respuesta contrastante para ambos atributos (Fig. 4.2B y C). Esta tendencia indica que tanto la biomasa aérea como el índice de cosecha reflejan el patrón de respuesta contrastante de ambos grupos genotípicos a través de los ambientes. Por otro lado G3, que mostró mayor estabilidad en rendimiento en grano a través de los ambientes expresó también valores estables para ambos atributos en los dos grupos de ambientes, mientras que G1 mostró valores de biomasa relativamente estables pero respuesta contrastante para índice de cosecha a través de los ambientes (Fig. 4.2B y C).

El perfil de respuesta para los BLUPs estandarizados de número de granos fue similar a los de rendimiento en grano y biomasa aérea, mostrando el contraste de

respuesta entre G2 y G4 y la estabilidad de G1 y G3 en ambos grupos ambientales (Fig. 4.2D). En contraposición al perfil de adaptación observado para el número de granos, G1 y G3 mostraron peso de grano relativamente elevado en ambientes de altiplano y relativamente bajo en ambientes de valles, mientras que G4 (altiplano) un perfil contrastante. Por otro lado, G2 mostró bajo peso de grano a través de todos los ambientes (Fig. 4.2E).

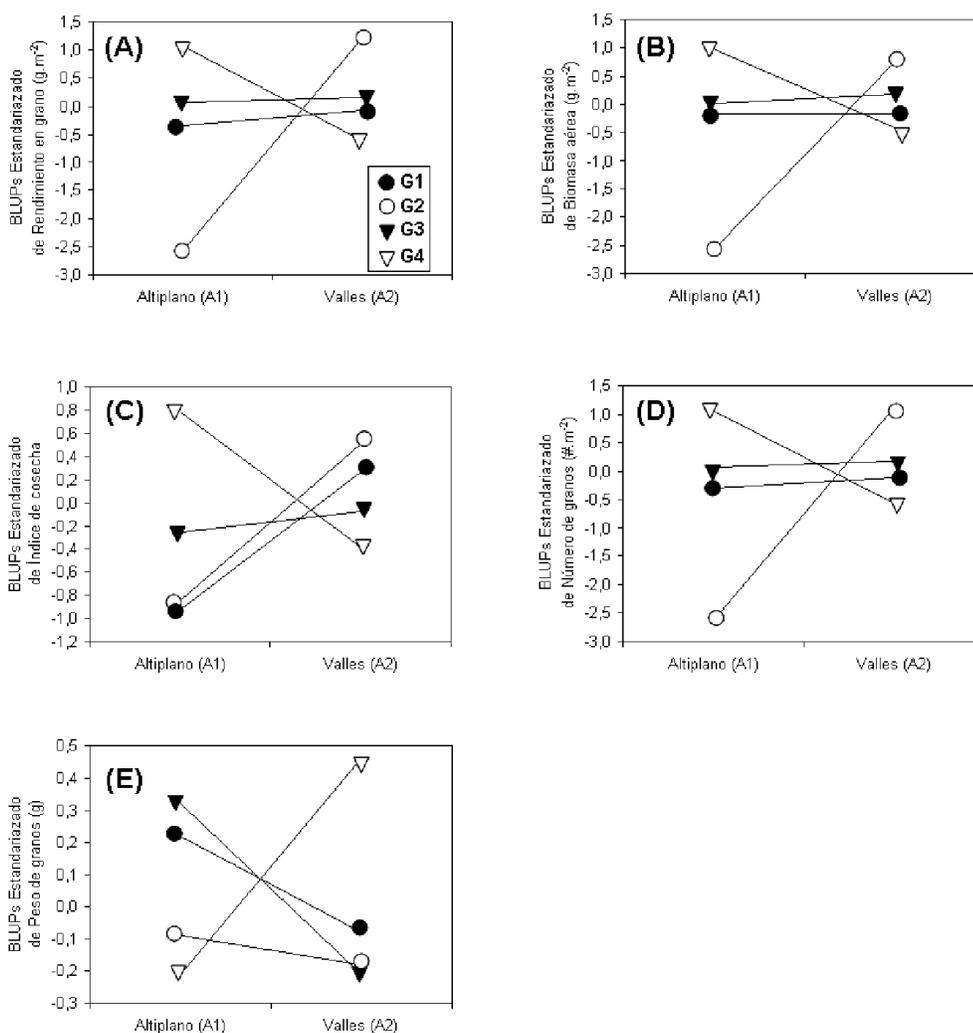


Figura 4.2. BLUPs estandarizados por ambiente para rendimiento en grano (A), biomasa aérea (B), índice de cosecha (C), número (D) y peso de granos (E) de los cuatro grupos genotípicos en función de los dos grupos ambientales, ambos clasificados por análisis de agrupamiento (Figura 4.1A y B).

Los resultados del análisis de ordenamiento se detallan en el Biplot de las dos

primeras componentes principales, que explican en conjunto el 80% de la variación de interacción $G \times A$ para rendimiento en grano. Los ambientes que se agruparon juntos por el análisis de agrupamiento (Fig. 4.1B) se localizaron cercanos en el Biplot (Fig. 4.3). Los vectores ambientales cubrieron un amplio rango del espacio Euclideo, consistente con la fuerte interacción genotipo \times ambiente observada en el análisis de la varianza (Tabla 4.3). El rango de ángulos entre los vectores de ambientes indica que las correlaciones entre los BLUPs de rendimiento en grano de los genotipos son desde fuertemente positivas a fuertemente negativas. El ángulo entre los vectores de ambientes de altiplano es menor a 90° , lo que indica que estos ambientes son similares en la manera en que discriminan entre genotipos. La misma situación fue observada entre los ángulos de los vectores de ambientes de valles secos y húmedos, sin embargo con un fuerte contraste entre las combinaciones sitio-año (Fig. 4.3). Por otro lado, en promedio los ángulos entre los vectores de ambientes de altiplano y valles interandinos fueron igual o mayores a 90° para ambas campañas agrícolas (Fig. 4.3), lo que indica que no hubo asociación entre ambos grupos de ambientes o se observó una relación fuertemente negativa.

El primer componente principal explicó el 56,2% de la variación y se asoció al contraste entre los grupos ambientales de altiplano y valles interandinos (KLT 08 y CLZ 09), resaltando las diferencias de respuesta relativa para rendimiento de grano entre los grupos genotípicos G3-G4 vs. G1-G2. Los grupos G3 y G4 estuvieron asociados positivamente con los ambientes de altiplano y se localizaron hacia la derecha del Biplot (Fig. 4.3), lo que indica que el primer componente está asociado con adaptación a esos ambientes. Las poblaciones de valles interandinos de los grupos genotípicos restantes (G1 y G2) mostraron asociación negativa con el primer componente y se localizaron hacia la izquierda del Biplot (Fig. 4.3).

El segundo componente explicó el 23,3% de la variación y se asoció al contraste entre las combinaciones sitio-año en los ambientes de valles interandinos, resaltando diferencias de respuesta relativa para rendimiento entre los grupos G1 vs. G3. La población de G2 mostró respuesta relativa para rendimiento elevada en todos los ambientes de valles interandinos, lo que indica que presentó mayor estabilidad y adaptación amplia dentro de este mega-ambiente.

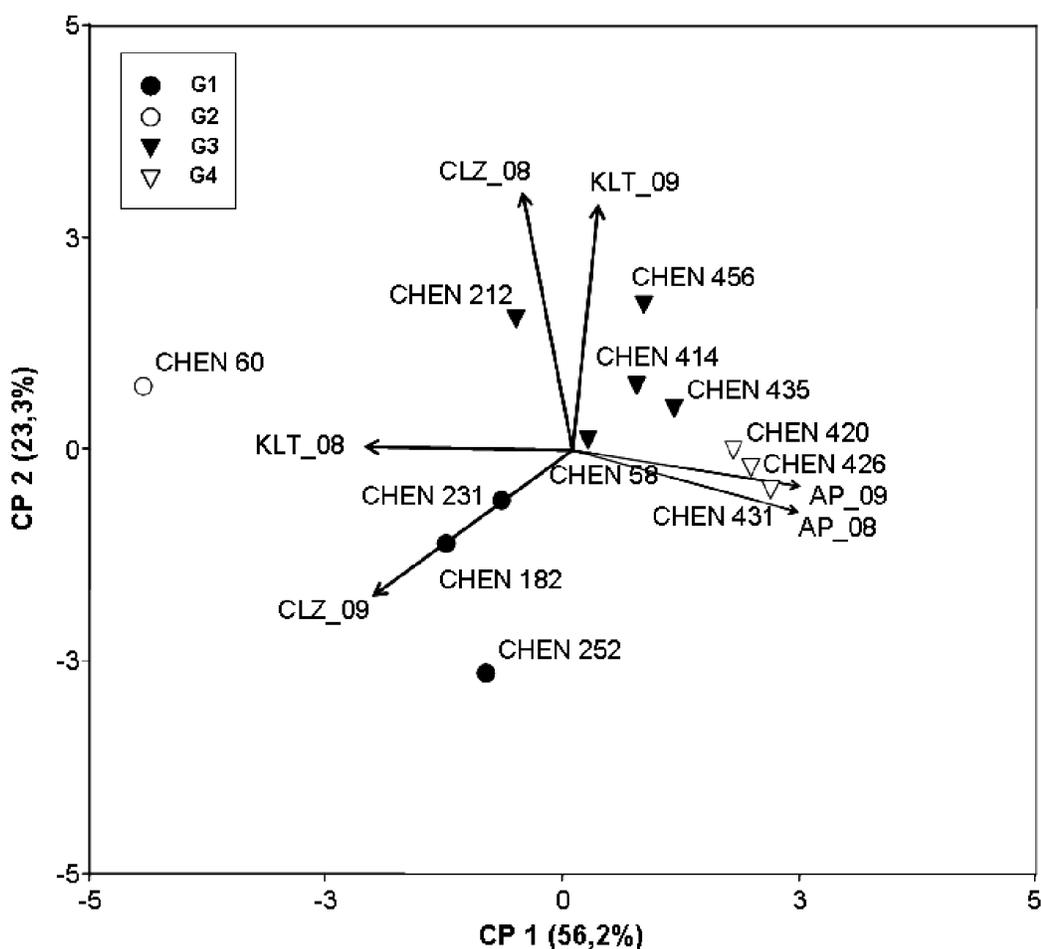


Figura 4.3. Biplot del 1^{er} y 2^{do} componente principal de los BLUPs estandarizado por ambiente para rendimiento en grano de las 12 poblaciones de quínoa evaluados en seis ambientes. Las poblaciones son representadas por puntos y los ambientes por vectores. Los símbolos de los puntos indican el grupo genotípico de respuestas relativas de rendimiento surgido del análisis de conglomerados (Figura 4.1A).

Por otra parte, el genotipo CHEN 212 (G3) presentó repuesta relativa positiva en tres (KLT 08, CLZ 08 y KLT 09) de los cuatro ambientes de valles interandinos (Fig.

4.3). G1 mostró respuesta relativa elevada para rendimiento en grano en algunas combinaciones sitio-año (KLT 08 y CLZ 09) y baja en otras (CLZ 08 y KLT 09), en contraste con G3 que mostró respuesta relativa elevada en CLZ 08 y KLT 09 y baja en KLT 08 y CLZ 09. El fuerte contraste observado entre combinaciones localidad x año dentro de los ambientes de valle puede ser atribuido a la incidencia de mildiu y las condiciones climáticas durante el período pre y postfloración. Para la campaña CLZ 08 se observó un fuerte ataque por mildiu durante la primera etapa de la estación de cultivo que afectó el desempeño de las poblaciones de altiplano, mientras que en KLT 09 la incidencia baja, pero significativa de mildiu, afectó el desempeño de la mayoría de las poblaciones al provocar defoliación, aceleración del desarrollo y plantas de menor tamaño (Tabla 4.2). Por otra parte, en las combinaciones KLT 08 y CLZ 09 no hubo incidencia de mildiu y las condiciones de temperatura y precipitación durante el período pre y postfloración fueron más favorables (mayor temperatura media y menor precipitación) para la determinación de mayor número y peso de granos (Tabla 4.2). El tercer componente principal del análisis (CP3) explicó el 14% de la variación y no discriminó respuestas en desempeño entre poblaciones y ambientes de acuerdo a su origen.

4.3.3 Bases fisiológicas de los efectos genotípicos y de interacción $G \times A$ para rendimiento de grano

Con el objetivo de interpretar los cambios del rendimiento a través de los ambientes de evaluación en términos de los determinantes fisiológicos del rendimiento en grano, se investigó cuáles eran las asociaciones entre el desempeño promedio (BLUPs) de cada población para biomasa aérea, índice de cosecha y tiempo a floración en ambos grupos ambientales. Los resultados de los análisis mostraron que ambos grupos ambientales

poseen diferencias en la forma de determinación del rendimiento. Para los ambientes de altiplano (A1) hubo asociaciones positivas y significativas entre rendimiento y biomasa aérea (Fig. 4.4B) y rendimiento e índice de cosecha (Fig. 4.4C), aunque no se observaron asociaciones significativas entre rendimiento y tiempo a floración (Fig. 4.4A) y entre biomasa aérea y/o el índice de cosecha y el tiempo a floración (Fig. 4.4D y E). Para los ambientes de valles interandinos (A2) se detectaron asociaciones positivas y significativas entre rendimiento y tiempo a floración (Fig. 4.4F), rendimiento y biomasa aérea (Fig. 4.4G) y, aunque débil, entre biomasa y el tiempo a floración (Fig. 4.4I), mientras que no se observó asociación entre rendimiento e índice de cosecha (Fig. 4.4H) y entre índice de cosecha y tiempo a floración (Fig. 4.4J).

De manera similar a los determinantes fisiológicos, se investigaron las asociaciones entre el desempeño promedio (BLUPs) de cada población para los componentes numéricos (número y peso de granos) y el tiempo a floración en ambos grupos ambientales. Los resultados mostraron que en ambientes de altiplano (Fig. 4.5A-E) el número de granos fue el componente numérico más importante en la determinación del rendimiento en grano. Hubo una asociación positiva y significativa entre rendimiento y número de granos (Fig. 4.5A), mientras que no se observó una asociación significativa entre rendimiento y peso de granos aunque la relación mostró una tendencia negativa (Fig. 4.5B). Por otro lado, el número y peso de granos no mostraron asociación aunque la tendencia fue negativa (Fig. 4.5C). No se observó relación entre el número de granos y tiempo a floración aunque la tendencia fue positiva (Fig. 4.5D), mientras que los BLUPs de tiempo a floración y peso de granos mostraron una fuerte asociación negativa y significativa (Fig. 4.5E).

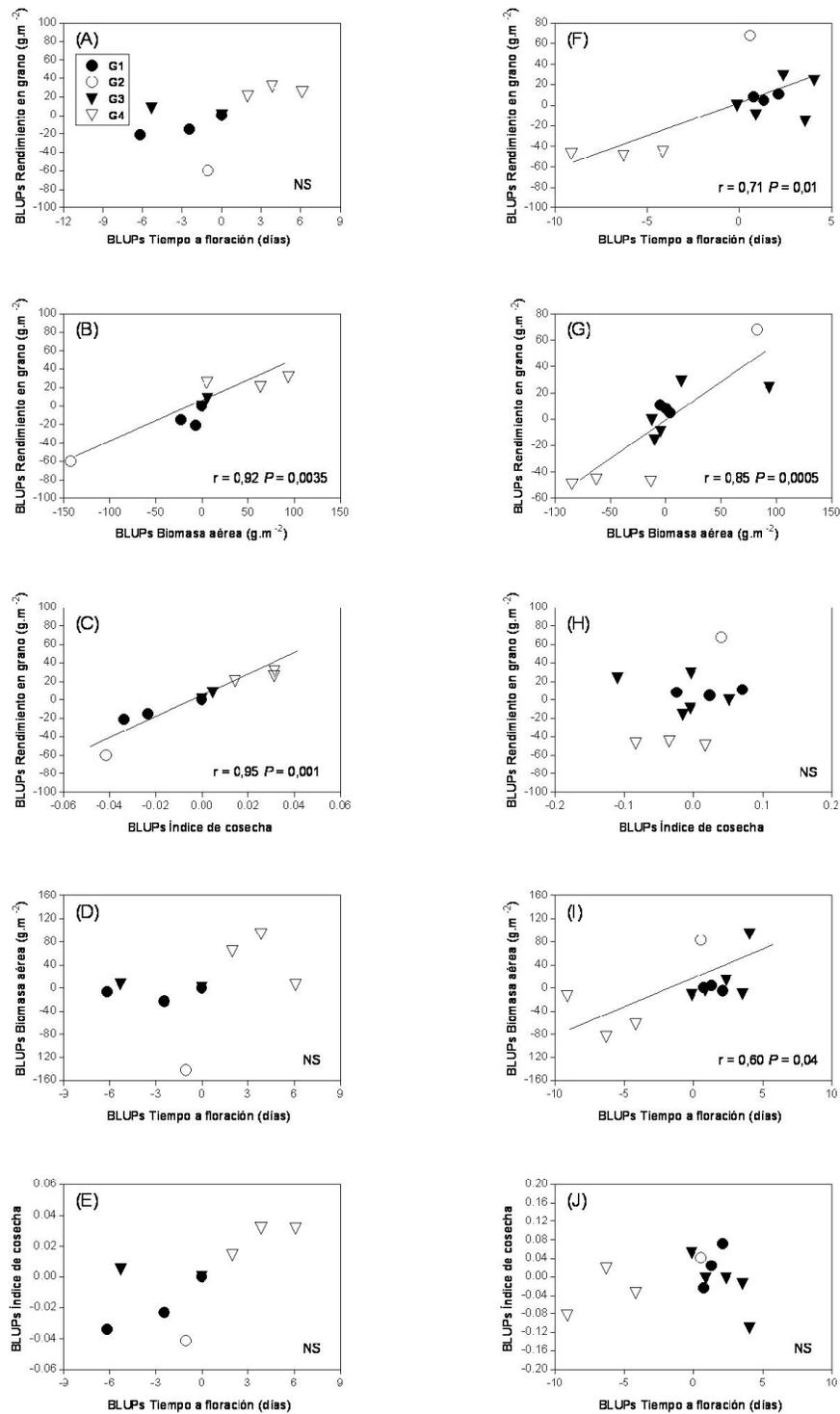


Figura 4.4. Asociación entre BLUPs de componentes fisiológicos (rendimiento, tiempo a floración, biomasa aérea e índice de cosecha) de las 12 poblaciones de quinoa en los grupos ambientales: Altiplano (A1) Fig. A-E; y Valles interandinos (A2) Fig. F-J. Los diferentes símbolos indican la pertenencia al mismo grupo genotípico de respuesta relativa para rendimiento a lo largo del conjunto de ambientes (Fig. 4.1A).

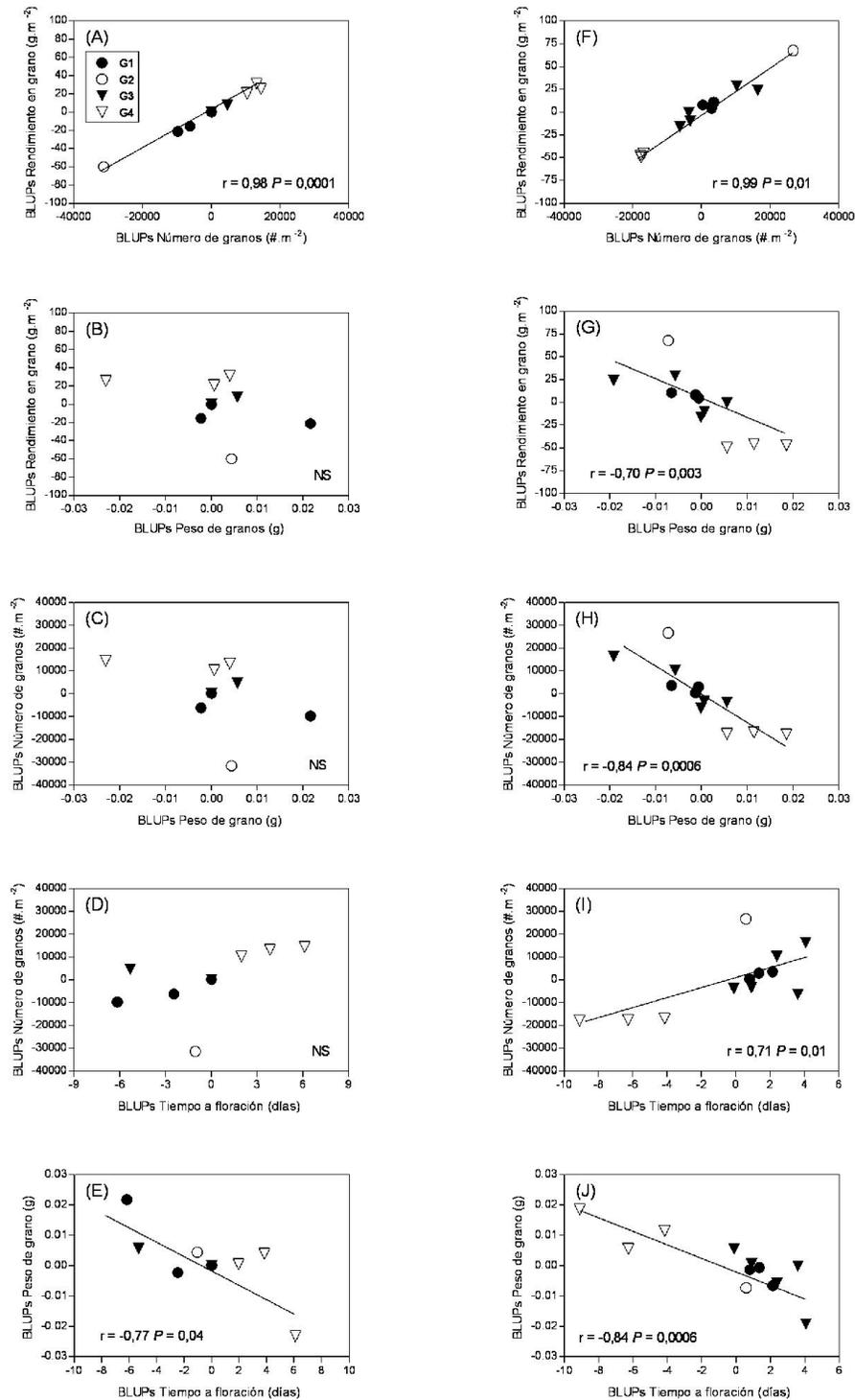


Figura 4.5. Asociación entre BLUPs de componentes numéricos (rendimiento, tiempo a floración, número y peso de grano) de las 12 poblaciones de quinoa en los grupos ambientales: Altiplano (A1) Fig. A-E; y Valles interandinos (A2) Fig. F-J. Los diferentes símbolos indican la pertenencia al mismo grupo genotípico de respuesta relativa para rendimiento a lo largo del conjunto de ambientes (Fig. 4.1A).

Los resultados de las asociaciones entre BLUPs de componentes numéricos y tiempo a floración para los ambientes de valles interandinos mostraron que para este grupo de ambientes se mantuvieron las relaciones, aunque de mayor significación para todas (Fig. 4.5F-J). El número de granos fue el componente numérico más importante en la determinación del rendimiento en grano (Fig. 4.5F), mientras que lo opuesto se observó entre rendimiento y peso de grano (Fig. 4.5G). Por otro lado, el número y peso de grano mostraron una fuerte asociación negativa (Fig. 4.5H), al igual que los BLUPs de peso de grano con los de tiempo a floración (Fig. 4.5J), mientras que los BLUPs de tiempo a floración y número de granos mostraron una fuerte asociación positiva (Fig. 4.5I).

Con el objetivo de interpretar la variación de la interacción $G \times A$ para rendimiento en grano en base a las covariables genotípicas y determinar la relación entre componentes fisiológicos e interacción $G \times A$ para rendimiento se realizó el análisis de PLS. El procedimiento de validación cruzada y el test F indican que el primer factor (vector latente) fue estadísticamente significativo ($P < 0,001$) para la predicción. La suma de cuadrados residuales de predicción (PRESS) para el segundo factor resultó no significativa. Sin embargo, se consideró como adecuada una solución con los dos primeros vectores latentes debido a que, si bien el segundo factor no explica una proporción importante de la variabilidad total, esta solución es la mínima necesaria para la construcción del Tri-plot (Balzarini et al. 2008).

Los resultados del análisis de PLS se detallan en el Tri-plot de los dos primeros componentes principales, que explican en conjunto el 80% de la variación de la interacción $G \times A$ para rendimiento en grano (Fig. 4.6). Al correlacionar la matriz de los BLUPs de interacción $G \times A$ para rendimiento con las covariables genotípicas, las covariables de mayor inercia (varianza) sobre el factor 1 del Tri-plot fueron: el número

(93%) y el peso de grano (92%), seguidas de la biomasa aérea (75%) y la duración del tiempo a floración (70%). Las covariables número de granos, biomasa aérea y duración del tiempo a floración presentaron cargas positivas (0,55; 0,49 y 0,48 respectivamente), mientras que el peso de grano carga negativa (-0,55) y todas estuvieron estrechamente relacionadas con el factor que hace la mayor contribución a la interacción $G \times A$ para rendimiento (i.e. presentaron fuerte correlación con el rendimiento en grano, valores elevados para los *X-loadings*, Tabla 4.5). Por lo tanto, las interacciones detectadas para este conjunto de datos, desde el punto de vista genético, son atribuidas principalmente a estas cuatro covariables. En contraste, la variabilidad de la otra covariable genotípica (índice de cosecha) no fue explicada por el primer factor (1%) y presentó valor positivo cercano a cero (0,05) para los *X-loadings* (Tabla 4.5).

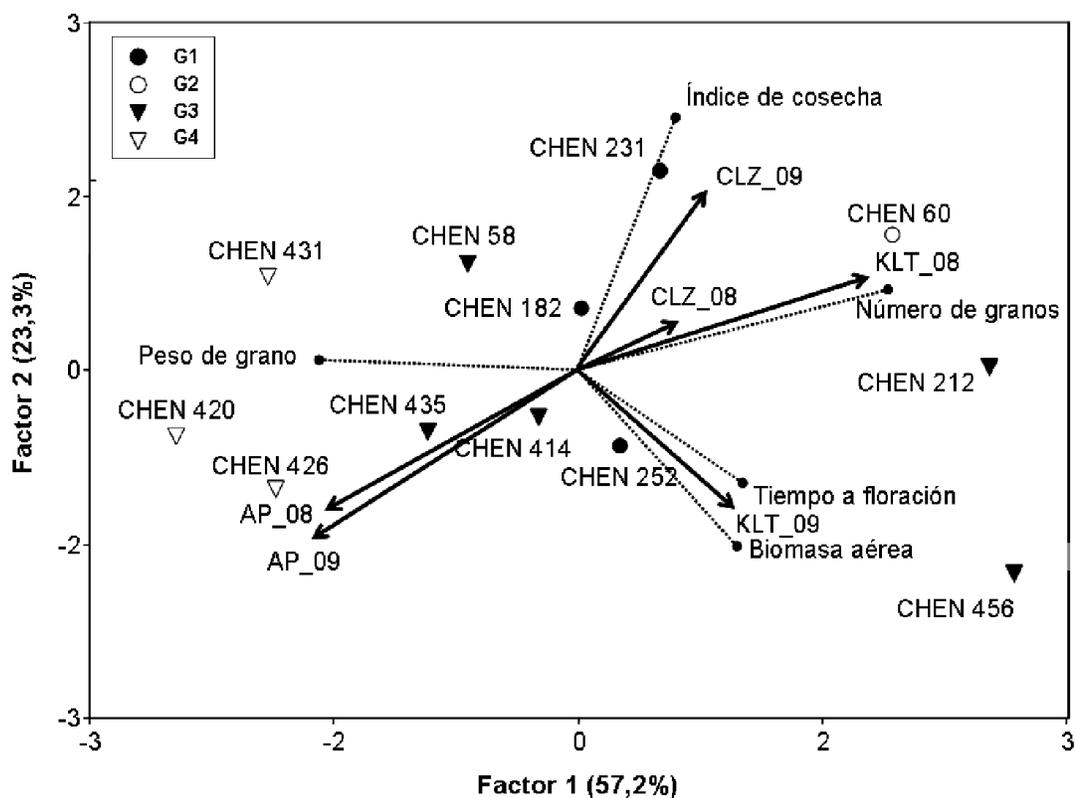


Figura 4.6. Tri-plot de la correlación entre la matriz BLUPs de interacción $G \times A$ para rendimiento en grano de 12 poblaciones y seis ambientes versus la matriz BLUPs de cinco covariables genotípicas (biomasa aérea, índice de cosecha, número y peso de grano y duración de tiempo a floración).

Tabla 4.5. Scores de componentes, variables latentes e *Y-loadings* (variables dependientes) para las 12 poblaciones de quínoa evaluados en los seis ambientes. Se muestran además los *X-loadings* y porcentajes de varianza explicados por los dos primeros factores del PLS para las covariables X.

Poblaciones	Grupo (análisis bimodal) ¹	Scores de componente		Variables latentes	
		1	2	1	2
CHEN 58	3	-0,13	0,27	-0,72	0,82
CHEN 60	2	4,14	3,30	1,89	1,13
CHEN 182	1	0,56	1,67	-0,02	0,51
CHEN 212	3	1,09	-1,00	2,59	0,10
CHEN 231	1	0,58	0,43	0,43	1,71
CHEN 252	1	-0,06	0,97	0,30	-0,64
CHEN 414	3	-0,12	-0,84	-0,24	-0,39
CHEN 420	4	-1,73	-0,22	-2,48	-0,61
CHEN 426	4	-1,87	-0,62	-1,83	-1,11
CHEN 431	4	-2,22	-0,75	-1,97	0,69
CHEN 435	3	-0,80	-0,54	-0,86	-0,49
CHEN 456	3	0,56	-2,67	2,90	-1,73
Ambientes				<i>Y-loadings</i>	
AP 08	1	-0,32	-0,27	-0,46	-0,44
AP 09	1	-0,41	-0,31	-0,48	-0,50
CLZ 08	2	0,11	0,33	0,25	0,16
CLZ 09	2	0,46	0,60	0,22	0,57
KLT 08	2	0,66	0,36	0,58	0,33
KLT 09	2	0,29	-0,48	0,34	-0,33
Covariables		<i>X-loadings</i>		% Varianza explicada	
Biomasa aérea		0,49	-0,41	0,75	0,91
Índice de cosecha		0,05	0,97	0,01	0,95
Número de granos		0,55	0,12	0,93	0,94
Peso de grano		-0,55	0,11	0,92	0,93
Tiempo a floración		0,48	-0,08	0,70	0,70

¹Agrupamiento de poblaciones y ambientes identificados por el análisis de conglomerados jerárquico en base a rendimiento en grano (Fig. 4.1A y B).

La interacción $G \times A$ para rendimiento en grano se explica por el primer factor del análisis de PLS que fue el único significativo. Los *scores* de las poblaciones y ambientes para el estudio de interacción se presentan en la Tabla 4.5; estos sirven para asociar poblaciones con ambientes, pero no para explicar ésta asociación con las

covariables genéticas. Las nuevas variables latentes derivadas del análisis de PLS brindan este tipo de información (Tabla 4.5) y son las que se encuentran graficadas sobre los dos primeros factores del Tri-plot (Fig. 4.6).

De acuerdo a las cargas de las poblaciones y ambientes observadas para la primera componente, las poblaciones CHEN 60 182, 212, 231 y 456 (grupos G1, G2 y G3) mostraron asociación para rendimiento en grano con los ambientes de valles interandinos, mientras que las poblaciones CHEN 58, 414 y 435 (G3) y los de altiplano (G4) lo hicieron con los ambientes de altiplano (Fig. 4.6, Tabla 4.5). Por otro lado, de acuerdo a los ángulos de los vectores ambientales, la mayoría de los ambientes de valles interandinos mostraron correlación positiva entre sí (ángulos $< 90^\circ$), al igual que ambos ambientes de altiplano; mientras que entre ambientes de altiplano y valles interandinos hubo una fuerte correlación negativa (los ángulos fueron en promedio $> 90^\circ$) (Fig. 4.6).

El primer factor del Tri-plot muestra los patrones generales de las interacciones $G \times A$ para rendimiento en grano con respecto a los genotipos, ambientes y las covariables genotípicas. La posición de un genotipo con respecto a un vector ambiental se basa en su interacción, mientras que la significación de un genotipo, ambiente o covariable genotípica se relaciona con la distancia que presenta desde el origen del Tri-plot. Por lo tanto, de acuerdo al primer factor, las interacciones $G \times A$ fueron más significativas para los vectores ambientales AP 08, 09, KLT 08, 09 y CLZ 09 (CLZ 08 mostró un vector de corta longitud lo que indica su menor contribución), y las covariables genotípicas número y peso de grano, biomasa aérea y duración del tiempo a floración que mostraron mayor distancia con respecto al origen (Fig. 4.6). Las relaciones entre ambientes o covariables genotípicas y entre éstas se definen por el ángulo formado entre sus vectores; así ángulos agudos indican asociación positiva,

ángulos rectos falta de asociación y ángulos mayores a 90° asociación negativa. Por lo tanto, las poblaciones ubicadas hacia la parte derecha del gráfico (CHEN 60, 212, 231, 252 y 456), todas de valles interandinos (G1, G2 y G3), mejoraron su desempeño relativo en esos ambientes mediante incrementos en número de granos, biomasa y tiempo a floración, mientras que las poblaciones ubicadas hacia la izquierda del gráfico (CHEN 58, 414, 420, 426, 431 y 435), todas las de altiplano (G4) y algunas de G3, lo hicieron en esos ambientes mediante incrementos relativos en el peso de grano (Tabla 4.5).

De acuerdo al segundo factor del Tri-plot, las interacciones $G \times A$ fueron más significativas para los vectores ambientales AP 08, 09, KLT 09 y CLZ 09 (KLT 08 y CLZ 08 mostraron vectores de corta longitud lo que indica su menor contribución), y la covariable genotípica índice de cosecha que mostró mayor distancia con respecto al origen (Fig. 4.6). Las poblaciones ubicadas hacia la parte superior del gráfico (CHEN 58, 60, 182, 212, 231, y 431), mejoraron su desempeño relativo en CLZ 09 mediante incrementos en el índice de cosecha, mientras que las poblaciones ubicadas en la parte inferior del gráfico (CHEN 252, 414, 420, 426, 435 y 456), mejoraron su desempeño relativo en las restantes combinaciones localidad \times año (AP 08, 09, KLT 09) mediante incrementos en la biomasa aérea (Tabla 4.5 y Fig. 4.6).

4.4. Discusión

Las contribuciones relativas de los efectos genotípicos y de interacción $G \times A$ observados en este estudio para rendimiento en grano, sus determinantes fisiológicos y componentes numéricos (Tabla 4.3) son similares a las encontradas en estudios previos de adaptación del cultivo de quínoa en ambientes templados (Risi y Galwey 1991) y tropicales (Bertero et al. 2004). Este escenario complica fuertemente las decisiones de

elección de genotipos para las diferentes zonas productivas e indica que sería difícil lograr una respuesta indirecta a la selección a través de toda la población de ambientes blanco, seleccionando sólo en unos pocos ambientes e ignorando las interacciones presentes. Teniendo en cuenta el tamaño, variabilidad y naturaleza de las interacciones $G \times A$ dentro del NOA, se necesita de estrategias de mejoramiento y evaluación estructuradas para acomodar sus efectos ya sea evitándolas o explotándolas. Resultados similares fueron observados en otros sistemas genotipo-ambiente complejos donde los efectos de interacción han sido acomodados a través de la subdivisión de la región de cultivo en ambientes más homogéneos (Gauch y Zobel 1997, de la Vega y Chapman 2006, Annicchiarico et al. 2005, Yan et al. 2010). En contraste, la mayor contribución del efecto genotípico a la duración del tiempo a floración, biomasa aérea y peso de grano indican que los efectos de interacción $G \times A$ no son un impedimento para su manipulación. Esto sugiere la existencia un solo mega-ambiente para la selección de estos atributos (Dardanelli et al. 2006).

Los perfiles de adaptación de los cuatro grupos genotípicos a lo largo de los grupos ambientales para rendimiento en grano muestran que hubo un reordenamiento de los genotipos a través de los ambientes (Fig. 4.2A). Este tipo de interacción denominada *crossover* y debida al cambio de *ranking* de los genotipos entre ambientes, son de particular relevancia para la selección y elección de genotipos experimentales, ya que constituyen el componente de interacción $G \times A$ que tiene el potencial de influir sobre ambas decisiones (Cooper et al. 1996, Kang 1998). La presencia de este tipo de interacciones dentro del NOA indica que el análisis de adaptación y sus implicancias para la definición de las estrategias de selección deberían definirse en términos de los patrones de adaptación específica, puesto que existe la posibilidad de utilizar dichas interacciones para elegir cultivares específicamente adaptados a cada zona

(Annichiarico et al. 2005, de la Vega y Chapman 2006). Por otro lado, la definición de este tipo de estrategia también podría ser beneficiosa para ambientes caracterizados por diversos tipos de estrés como los presentes en el NOA, donde el uso de cultivares específicamente adaptados constituiría un elemento importante para aumentar y mantener la biodiversidad del sistema productivo (Ceccarelli 1996). La definición de este tipo de estrategia es consistente con aquella de los programas de mejora genética de quínoa en la región Andina, con base local y aprovechando la adaptación de los genotipos a áreas relativamente pequeñas (Aguilar y Jacobsen 2003, McElhinny et al. 2007).

El análisis de patrones resumió las interacciones $G \times A$ y asistió en la exploración de las variaciones en el desempeño de las poblaciones a través de los ambientes. El agrupamiento jerárquico de las poblaciones, basado en sus respuestas relativas para rendimiento en grano, fue congruente con una clasificación previa basada en atributos morfo-fenológicos (Capítulo 2) como también con las de otras colecciones de germoplasma de Perú y Bolivia (Ortiz et al. 1998, Rojas 2003) y con una basada en la evaluación de cultivares sobre un rango más amplio de ambientes tropicales (Bertero et al. 2004). Sin embargo, se observó una diferencia entre esta clasificación y la propuesta en base a atributos morfo-fenológicos (Capítulo 2). Dentro de G3 no hubo una diferenciación entre poblaciones de valles secos y húmedos (Fig. 4.1A). Una posible explicación de la baja discriminación se debe a que en esta evaluación multi-ambiental no se incluyeron ambientes de cultivo de todas las ecorregiones del NOA. En este sentido, algunos ambientes de evaluación no fueron muestreados, como los valles secos desplazados hacia el sur de la provincia de Salta (Valles Calchaquíes) y los valles húmedos (Santa Victoria Oeste, prov. de Salta) localizados en la zona más oriental de la región del NOA. Se requerirá de evaluaciones posteriores en estos ambientes para

evaluar si las poblaciones de valles secos y húmedos expresan diferencias en desempeño relativo en ambientes que incluyan a sus localidades de origen. Alternativamente la elevada variabilidad ambiental dentro de los ambientes de valle interandinos, tanto temporal como espacial, podría explicar el bajo poder discriminación entre poblaciones en estos ambientes.

El análisis de patrones también asistió en la estructuración de los ambientes de evaluación. Para un ensayo multi-ambiental con estructura genotipo \times localidad \times año, el análisis de mega-ambientes debería discriminar entre las interacciones $G \times A$ repetibles y no repetibles, asociadas con las localidades y años, respectivamente (Gauch y Zobel 1997, de la Vega et al. 2001, Yan et al. 2010). El agrupamiento de los ambientes resultante del análisis de clasificación sugiere que hubo fuertes interacciones genotipo \times año y genotipo \times localidad \times año dentro de las tres zonas agro-ecológicas de cultivo de quínoa en el NOA, no obstante se observaron diferencias extremas en los efectos de discriminación genotípica entre los ambientes de altiplano y valles interandinos, lo que sugiere la existencia de al menos dos mega-ambientes dentro del NOA (Fig. 4.1B). La ortogonalidad observada entre los vectores de los ambientes de altiplano y los de valles interandinos (Fig. 4.3), indica la baja posibilidad de que ocurra una ganancia genética en rendimiento en ambientes de altiplano, si la selección se lleva a cabo en ambientes de valles interandinos y viceversa. Por otra parte, dentro de la zona agro-ecológica de los valles interandinos se observó mayor interacción genotipo \times año y genotipo \times localidad \times año (Fig. 4.1B y 4.3), lo que indica que en esta zona los patrones de interacción $G \times A$ fueron más impredecibles y no repetibles. Posteriores ensayos deberían orientarse en abarcar un mayor número de localidades y años dentro de esta zona agro-ecológica para determinar si puede ser subdividida en mega-ambientes.

En contraposición, si la población de ambientes blanco no se subdividiera, la

única alternativa sería explotar las interacciones $G \times A$ para adaptación amplia en poblaciones que presenten mayor estabilidad (Atlin et al. 2000). En este caso el germoplasma con mayor adaptación y estabilidad debería estar localizado hacia la parte superior derecha o izquierda del Biplot (Fig. 4.3). El desempeño relativamente estable de las poblaciones del G3 a través de los ambientes de altiplano y valles interandinos y de G2 a través de los ambientes de valles internadinos podrían ser las alternativas (Fig. 4.2 y 4.3).

El nivel de entendimiento requerido para desarrollar cualquiera de las estrategias de selección (amplia o específica) para tratar con las interacciones $G \times A$ dependerá de algún conocimiento al menos parcial de los ambientes de evaluación y las posibles causas particulares de las interacciones $G \times A$ repetibles (Basford y Cooper 1998). En este sentido, el conocimiento de las condiciones ambientales y algún conocimiento agronómico de las poblaciones de evaluación podrían ser usados para identificar las posibles causas de las interacciones $G \times A$ repetibles (Eisemann et al. 1990). Con respecto a las condiciones ambientales, los ambientes de evaluación del NOA no mostraron mayores diferencias de temperatura media y fotoperíodo; sin embargo fueron muy diferentes con respecto a las precipitaciones totales acumuladas durante el ciclo de cultivo y a la humedad relativa (Tabla 4.2). Las diferencias de humedad relativa entre los ambientes andinos son un factor importante para el desarrollo de mildiu (*P. farinosa* f.sp. *chenopodii*) (Danielsen y Munk 2004). Es sabido que la conjunción de bajas temperaturas promedio y elevada humedad relativa favorece el desarrollo de esta enfermedad y que poblaciones con mayor precocidad son más susceptibles al mildiu que las poblaciones tardías (Danielsen y Munk 2004). Así, la fuerte interacción $G \times A$ *crossover* observada en las poblaciones de altiplano (G4) en ambientes de valles puede ser atribuida por un lado a la precocidad, que representa una adaptación a ambientes de

baja temperatura y precipitación, pero que lleva a bajo potencial de rendimiento en valles y por el otro a la mayor susceptibilidad al mildiu, como una consecuencia de baja presión de selección a favor de resistencia al mildiu en un ambiente árido (altiplano). En contraste, los grupos genotípicos más tardíos (G1, G2 y G3) sufrieron menor pérdida de rendimiento en ambientes de valles al expresar mayor resistencia al mildiu.

Por otra parte, las diferencias entre ambientes de altiplano y valles interandinos con respecto a la longitud de la estación de crecimiento y riesgo de heladas (menor longitud y mayor riesgo en ambientes de altiplano, Bianchi et al. 2005, Francois et al. 1999, Geerts et al. 2006), sumado a la variación genotípica para duración del tiempo a floración entre los grupos genotípicos (Tabla 4.1 y 4.4), podrían explicar el bajo potencial de rendimiento de los grupos genotípicos de valles (G1, G2 y G3) en ambientes de altiplano. En congruencia con este resultado, García et al. (2007) indicaron que para ambientes de altiplano se requieren variedades precoces que expresen elevada tolerancia a las sequías y heladas durante la estación de crecimiento.

El conocimiento de las bases fisiológicas de la respuesta diferencial de los genotipos a los ambientes debería mejorar la eficiencia con la cual un programa de mejoramiento puede caracterizar el material de evaluación por sus patrones de adaptación genotípica y así avanzar en la identificación de las poblaciones adaptados específicamente a cada zona de cultivo (de la Vega y Hall 2002a,b). El rendimiento en grano de quínoa puede ser analizado como el producto de sus componentes numéricos (número por peso de granos) o sus determinantes fisiológicos (biomasa aérea por índice de cosecha). Los resultados de los perfiles de respuesta para biomasa aérea e índice de cosecha de los grupos genotípicos sugieren que ambos atributos fueron importantes en la determinación del rendimiento en grano a través de los grupos ambientales (Fig. 4.2 B y C). Sin embargo, en ambientes de altiplano las diferencias en desempeño entre los

grupos genotípicos se debieron tanto al índice de cosecha como a la biomasa aérea, mientras que en ambientes de valles interandinos sólo a la acumulación de biomasa aérea. Como muestran los análisis combinados de varianza junto con el estudio de las asociaciones entre los BLUPs de los efectos genotípicos, para los ambientes de valles internadinos el desempeño promedio de las poblaciones para duración del tiempo a floración tuvo influencia determinante sobre los efectos genotípicos que se observaron para rendimiento. Así, los grupos genotípicos que mostraron mayor tiempo a floración, i.e. G1, G2 y G3 generaron mayor biomasa, lo que fue a su vez la principal determinante fisiológica del rendimiento (Fig. 4.4F, G e I). Por otra parte, para ambientes de altiplano no se detectó una clara asociación entre el tiempo a floración y la biomasa que determine un aumento del rendimiento (Fig. 4.4A y D). En este caso el índice de cosecha fue el principal determinante del rendimiento (Fig. 4.4C). Resultados similares (en términos de contrastes entre ambientes en la estrategia de generación de rendimiento) fueron observados por Bertero et al. (2004) basados en una evaluación más amplia de cultivares en ambientes tropicales.

Las asociaciones derivadas para los componentes numéricos mostraron que los efectos genotípicos fueron mayores para el número antes que para el peso de los granos, lo que indica que la variación genética del rendimiento en grano fue explicada principalmente por este componente (Fig. 4.2D y 4.5A y F). La similitud observada entre los perfiles de respuesta para el número de granos y la biomasa aérea (Fig. 4.2B y D) y entre el número de granos y la duración del tiempo a floración en ambientes de valles interandinos (Fig. 4.5I), indican que las diferencias genotípicas en la duración del tiempo a floración explican parcialmente las diferencias en número de granos y consecuentemente en rendimiento dentro de este mega-ambiente. Dado que las poblaciones de origen altiplánico mostraron menor duración del tiempo a floración con

respecto a los genotipos de valles interandinos (Tabla 4.4) y una fuerte componente genética en relación a la interacción $G \times A$ fue detectada para este atributo sobre el rango de ambientes (i.e. el *ranking* genotípico se mantuvo entre ambientes, Tabla 4.3), la variación genotípica en la duración del tiempo a floración constituyó una fuente principal de variación para el número de granos (Fig. 4.5I) a través de su influencia sobre la cantidad de biomasa aérea acumulada. En congruencia con este resultado, trabajos previos con líneas comerciales de quínoa mostraron que la tasa de crecimiento del cultivo alrededor del período de floración es uno de los factores más importante en la determinación del número de granos, mientras que la variación genotípica en la duración a floración es uno de los factores más importante que determina la acumulación de biomasa (Bertero y Ruiz 2008, Ruiz y Bertero 2008).

Las relaciones observadas entre número y peso de grano muestran la relación negativa entre ambos componentes del rendimiento, que fue más fuerte en ambientes de valles interandinos que en altiplano (Fig. 4.5C y H). Estos resultados sugieren que la selección sólo por rendimiento en grano, especialmente en ambientes de valles interandinos podría conllevar a una selección indirecta por menor tamaño de granos, posiblemente asociada a una limitación por fuente ligada a un mayor número de granos. Ensayos que involucren manipulaciones o muestreos más detallados de la partición de asimilados durante el llenado de granos deberían ser conducidos con el objetivo de explorar esta posible explicación. Estos resultados son congruentes con lo observado en otros cultivos de grano donde las relaciones negativas entre los componentes numéricos del rendimiento han sido atribuidas a procesos de compensación mediados por limitaciones al peso de grano provocadas por una menor disponibilidad por grano ante mayores número de granos (Sadras 2007, Gambín y Borrás 2010). Si la determinación de un alto número de granos se asocia a una limitación por fuente, la caída en los

recursos por grano mientras se determina el peso potencial llevará a un menor peso de éste. Estos efectos podrían darse tanto si existe superposición temporal entre los períodos de determinación del número y peso de granos (situación observada en quínoa) como si no, como en el caso de trigo donde el número de granos está determinado en gran medida antes de floración (Borrás et al. 2004).

Por otra parte, de acuerdo a los perfiles de desempeño de los grupos genotípicos a través de los ambientes y las relaciones de BLUPs por grupo ambiental, en ambientes de altiplano los mayores pesos de grano fueron logrados por los grupos genotípicos de valles interandinos (G1, G2 y G3) mientras que G4 alcanzó los mayores pesos de grano en ambientes de valle (Fig. 4.2E y Fig. 4.5C y H); sumado a esto G4 mostró mayor tiempo a floración en ambientes de altiplano y menor en valle (Fig. 4.5E y J). Estos resultados sugieren que la maximización del peso de grano estuvo asociada a las poblaciones más precoces en cada ambiente. En este caso, el peso de grano estuvo determinado por las condiciones ambientales post-floración, así las poblaciones más tardías en cada ambiente se expusieron a condiciones más desfavorables (menor radiación y temperaturas bajas) que pudieron afectar negativamente el llenado (Borrás et al. 2004, Capristo et al. 2007).

Con el objetivo de interpretar la interacción $G \times A$ para rendimiento en grano en base a la covariación de las variables genotípicas determinantes se condujo el análisis de PLS. Los resultados mostraron que el número de granos, la biomasa aérea y la duración del tiempo a floración fueron las covariables que tuvieron mayor influencia sobre el desempeño diferencial de las poblaciones para rendimiento de grano entre mega-ambientes (Fig. 4.6). La correlación positiva entre las tres covariables y entre estas y todos los ambientes de valles interandinos sugiere que todas son factores importantes en la determinación del rendimiento en dichos ambientes y es congruente con las

relaciones detectadas entre los BLUPs de estos atributos (Fig. 4.4F, G e I y Fig. 4.5F e I). Estos resultados sugieren que las condiciones ambientales pre-floración son factores importantes que explican la interacción $G \times A$ para rendimiento en grano en estos ambientes. Por otra parte, el número de granos parece ser el único atributo que explicó el desempeño a través de todos esos ambientes, puesto que se detectó procesos de compensación entre los determinantes fisiológicos (vectores opuestos de biomasa e índice de cosecha); mientras que el número de granos se asoció con todos los vectores ambientales de valle, la biomasa lo hizo con algunas combinaciones sitio-año, mientras que el índice de cosecha con otras (Fig. 4.6). La población con mayor rendimiento y estabilidad a través de los ambientes de valle (CHEN 60, G2) mejoró su desempeño vía un mayor número de granos asociado a una posición intermedia entre los vectores de biomasa aérea e índice de cosecha (Fig. 4.6). Esto indica que pueden seguirse varios caminos o “path-ways” que conduzcan a lograr un elevado número de granos para esta población a través de todos esos ambientes (de la Vega et al. 2001, Rotundo et al. 2012). Por ejemplo, se podría combinar atributos como menor tiempo a floración con mayor partición hacia las estructuras reproductivas (índice de cosecha), o seleccionar simultáneamente por mayor tiempo a floración y producción de biomasa aérea.

La relación negativa observada entre los ambientes de altiplano y todas las covariables genotípicas (excepto peso de grano) sugiere que en esos ambientes dichas covariables no son factores importantes en la determinación del rendimiento de grano. Sin embargo, esto contrasta con lo observado para las relaciones de BLUPs por grupo ambiental donde el índice de cosecha y el número de granos fueron los determinantes más importantes que explicaron el rendimiento en esos ambientes (Fig. 4.4C y 4.5A). Esta incongruencia puede deberse a que los insumos utilizados para cada tipo de análisis fueron diferentes, mientras que para las relaciones de BLUPs por grupo ambiental se

utilizan los predictores de interacción $G \times A$ (productos cruzados), para PLS se utilizan los predictores genotípicos para cada variable (covariables genotípicas) para determinar cuáles explican la interacción $G \times A$ desde el punto de vista genético. En este sentido, el PLS mostró que los ambientes de altiplano llevarían a una mejora del peso de grano y en esos ambientes mejorarían su desempeño en términos relativos G4 (Fig. 4.6). Estos resultados sugieren que el peso de grano estaría determinado por una componente genética (ej. vía variabilidad en la tasa de llenado) que diferencia a las poblaciones (Capristo et al. 2007). En apoyo a esta suposición los componentes de varianza estimados para peso de grano muestran que este atributo estuvo asociado a un alto control genotípico y G4 mostró mayor peso de grano con respecto a los restantes grupos genotípicos sobre el rango de ambientes (Tabla 4.3 y 4.4).

4.5. Conclusiones

La evaluación del germoplasma es una actividad importante en el mejoramiento genético. La conducción de los ensayos multi-ambientales permiten estimar los efectos ambientales, genotípicos y de interacción $G \times A$, usar esta información para la recomendación de cultivares en distintas zonas de producción, determinar si la región de cultivo de la especie puede ser subdividida en mega-ambientes y definir de manera eficiente las estrategias de selección dentro de la población de ambientes blanco. Los resultados de este estudio muestran que en el NOA la identificación de poblaciones superiores de quínoa se dificulta debido a la presencia de fuertes interacciones $G \times A$, de modo que el desempeño relativo de las poblaciones en términos de rendimiento y su calidad varía a través de los ambientes. Las fuertes interacciones *crossover* repetibles entre ambientes de altiplano y valles interandinos sugieren la existencia de dos mega-ambientes. Las diferencias fenológicas entre poblaciones en conjunción con las

diferencias ambientales en la incidencia de mildiu o el riesgo de heladas generaron cambios de *ranking* entre poblaciones para rendimiento entre ambientes y determinaron adaptación específica a las diferentes condiciones agroecológicas. En base a estas observaciones existe la posibilidad de evitar este tipo de interacciones seleccionando para adaptación específica en cada zona agro-ecológica. Un posible conjunto de genotipos de referencia para evaluar la oportunidad de seleccionar para adaptación específica y amplia estaría constituido por poblaciones representativas de los cuatro grupos obtenidos en este trabajo (ej. CHEN 252 (G1), 60 (G2), 435 (G3) y 426 (G4)). La variación genotípica en tiempo a floración constituyó la fuente principal de variación genotípica para rendimiento en grano a través de su influencia en la cantidad de biomasa aérea en ambientes de valle, mientras que el índice de cosecha fue el principal determinante del rendimiento en ambientes de altiplano. Por otra parte, el número de granos fue el componente numérico que explicó la variación genotípica del rendimiento en ambos mega-ambientes. Al menos tres interpretaciones no excluyentes se expusieron para explicar la maximización del peso de grano en cada ambiente: i) condiciones ambientales, donde las poblaciones más tardías se exponen a menor radiación o temperaturas bajas que pueden interrumpir el llenado; ii) relaciones fuente-destino donde los genotipos más tardíos con más granos llevarían a una menor oferta de fotoasimilados por grano y menor peso de éste y, iii) control genotípico vía variabilidad en la tasa de llenado que se expresa sobre un amplio rango de condiciones ambientales.

Discusión y conclusiones generales

5.1 Contexto de la problemática abordada

En esta tesis se abordó de manera integrada la caracterización y evaluación morfo-agronómica de la colección de germoplasma nativo de quínoa del NOA. Al momento de iniciar esta tesis existía muy poca información con respecto a la cantidad y estructura de la variabilidad fenotípica de esta colección. Más aún, se suponía que el germoplasma de quínoa del NOA corría serio riesgo de erosión genética dada su pobre representación en otras colecciones de germoplasma de la especie (Bonifacio 2003, Jacobsen y Mujica 2002, Christensen et al. 2007) y por la sustitución de las poblaciones locales por cultivares mejorados provenientes de otros países como Perú y principalmente Bolivia (Bertero et al. 2005). Al disponer de una colección representativa de los ambientes de origen del cultivo en la región, las dos primeras preguntas que motivaron la realización de esta tesis fueron: (i) ¿cuánta y cómo está distribuida la variabilidad morfo-fenológica dentro de la colección de germoplasma? y (ii) ¿la distribución de esa variabilidad es congruente con lo observado para otras colecciones de germoplasma de la especie, es decir, existe asociación entre los atributos fenotípicos y el lugar de origen de las accesiones?

Con respecto a la variabilidad intraespecífica de la respuesta de la duración del desarrollo a la temperatura y el fotoperíodo, se suponía que por su origen geográfico los materiales de quínoa del NOA serían extremadamente precoces y presentarían baja sensibilidad o insensibilidad al fotoperíodo y mayor sensibilidad a la temperatura (Bertero et al. 1999b, 2000, Bois et al. 2006). No obstante, los resultados observados en caracterizaciones preliminares sugirieron que el patrón de comportamiento de las poblaciones era más complejo (Andrade, com. pers.). Esto suscitó tres preguntas en referencia a la heterogeneidad fenológica observada en los materiales nativos: iii) ¿cómo se comportan en términos fenológicos los materiales de altiplano y valles ante

cambios en la fecha de siembra?, iv) ¿cómo está relacionado ese comportamiento con respuestas diferenciales a la temperatura y/o el fotoperíodo? y, v) ¿cómo se asocian los parámetros de respuesta a la temperatura y fotoperíodo con características de los ambientes de origen?

Por último, al momento de iniciar esta tesis existía un entendimiento muy limitado de los condicionantes genéticos y ambientales de la adaptación del cultivo a los sistemas de producción locales del NOA. Quínoa es un cultivo que sólo ha recibido mejoramiento por adaptación local, por lo que los cultivares actuales muestran una fuerte interacción $G \times A$ expresada aún entre regiones muy cercanas, que limita la posibilidad de utilización amplia de genotipos de rendimiento y calidad deseables (Bertero et al. 2004). Sumado a esto, las poblaciones locales del NOA muestran una considerable variabilidad fenotípica para numerosos rasgos de interés agronómicos y estructuración de dicha variabilidad de acuerdo al sitio de origen o altitud (Capítulo 2). En este sentido, la combinación de la variabilidad fenotípica y la ambiental presente en las zonas agro-ecológicas en que se cultiva la especie dentro del NOA determinarían la existencia de fuertes interacciones $G \times A$ para rendimiento que podrían ser explicadas como subconjuntos de genotipos y ambientes de acuerdo a los patrones de desempeño y discriminación, respectivamente.

A continuación se discuten los resultados logrados en relación con estos tres aspectos abordados y las implicancias de los mismos para futuras investigaciones. Los tópicos más importantes se refieren a cómo la disposición de esta información permitirá: i) desarrollar la base genética del cultivo en la región a través del conocimiento de la magnitud y estructura de la variabilidad fenotípica de la colección; ii) precisar prácticas de manejo más eficientes para cada zona de cultivo, conociendo cómo los procesos de desarrollo son afectados por las condiciones ambientales y en

efecto determinan la adaptación de cada población y; iii) identificar grupos de poblaciones con adaptación específica o amplia a la región, ambientes para selección de materiales y los atributos que determinan el rendimiento diferencial en cada ambiente.

5.2 Magnitud y estructura de la variabilidad morfo-fenológica del germoplasma nativo de quínoa del NOA

Este es el primer estudio en documentar la variación fenotípica presente en la colección de germoplasma nativo de quínoa del NOA y en aproximarse a comprender su estructura, o sea, la forma como se compone la colección en relación con las variantes, o sus combinaciones que forman grupos en términos de los atributos morfo-fenológicos. Los resultados revelaron que el germoplasma nativo de quínoa del NOA mostró ser altamente diverso a nivel fenotípico reflejando variación en el ambiente de origen. Este hallazgo es importante debido a que indica que aún lejos de los lugares donde se presenta la mayor diversidad de la especie (Bolivia y Perú), existe abundante variabilidad fenotípica que puede ser aprovechada con fines de mejoramiento.

El estudio de la estructura de la variabilidad fenotípica de la colección del NOA aportó información ecogeográfica importante para la especie. De acuerdo a los análisis multivariados sobre atributos cuantitativos, las poblaciones de quínoa del NOA se agruparon en cuatro grupos: (Zona de Transición (G1), Altiplano (G2), Valles Orientales Húmedos (G3) y Valles Secos (G4)) claramente diferenciadas y asociadas con su origen o altitud. En este sentido, el patrón de variabilidad observado dentro de la colección fue similar al de otras colecciones de germoplasma de la especie (Risi y Galwey 1989 a,b, Ortiz et al. 1998, Rojas 2003). Por otro lado, los resultados presentados en esta tesis concuerdan con los de otro estudio de caracterización molecular mediante SSR, llevado a cabo en paralelo sobre el mismo conjunto de

poblaciones (Costa Tártara et al. 2012). Esta congruencia indica que la estructura fenotípica del germoplasma nativo es expresión de la estructura genética subyacente.

Las combinaciones de características observadas en las poblaciones de los valles orientales húmedos y altiplano fueron congruentes con las de poblaciones de origen similar en las colecciones de Perú y Bolivia (Ortiz et al. 1998, Rojas 2003). Más aún, los cuatro grupos reconocidos en este estudio podrían presentar similitudes con aquellos propuestos por Rojas (2003) en las poblaciones de origen altiplánico y valles húmedos de la colección de Bolivia (e.g. G1 (altiplano sur), G4 (altiplano norte) y G7 (valles de altura)). Esta correspondencia sugiere que procesos similares de diferenciación genética podrían haber afectado a quínoa a lo largo de la región surandina y que los gradientes de aridez y heladas observados podrían ser un factor principal en la diferenciación ecotípica. En congruencia con este hallazgo, para otras especies cultivadas (maíz, arroz, sorgo y tomate) cuyas distribuciones abarcan un amplio rango altitudinal y latitudinal, se ha observado que los gradientes térmicos y de precipitaciones a través de la toposecuencia explican gran parte de la diferenciación ecotípica entre las poblaciones (Bretting et al. 1990, Xiong et al. 2011, Sagnard et al. 2011, Nakazato y Housworth 2011).

Por otro lado, al analizar la estructura de la variabilidad en términos de atributos cualitativos se distinguieron tres grupos de accesiones asociados con el “nivel de domesticación”. Las poblaciones de los grupos G2 y G4 mostraron características más avanzadas en términos de domesticación, mientras que las de los grupos G1 y G3 las más primitivas (i.e. presentaron atributos similares a poblaciones ancestrales de la especie, *C. quinoa* ssp. *melanospermum* o especies silvestres emparentadas *Chenopodium hircinum*). En este sentido, este estudio interpretó la estructura de esa variabilidad y la asoció con el origen de las poblaciones. Las diferencias en las

combinaciones de características observadas entre las poblaciones de los cuatro grupos genotípicos del NOA permiten suponer que las poblaciones del G2 y G4 podrían representar introducciones más recientes, mientras que las del G1 y G3 habrían quedado fuera de “olas” más recientes de flujo de germoplasma. Por otra parte, las diferencias en los atributos de las poblaciones también podrían reflejar diferencias de objetivos de producción.

La similitud de los perfiles moleculares observados para las poblaciones del NOA en relación con las poblaciones de Bolivia de las mismas ecorregiones sustenta parcialmente esta explicación (Costa Tártara, com. pers.). Esto a su vez permite especular que otro factor importante en la diferenciación ecotípica de las poblaciones de quínoa del NOA podría responder a factores culturales determinados por el intercambio de germoplasma similar entre ecorregiones que también lo son.

Por último, en este estudio se observaron diferentes niveles de diversidad fenotípica entre las poblaciones de las diferentes ecorregiones, en congruencia con el estudio de Costa Tártara et al. (2012). Las poblaciones de G2 y G4 mostraron mayor heterogeneidad, mientras que las de G1 y G3 fueron las más homogéneas. En este sentido, este estudio demostró el posible riesgo de erosión genética al que está sometido el germoplasma nativo de quínoa del NOA. Futuros esfuerzos de colección y planes de conservación *in situ* deberían focalizarse principalmente en muestras de poblaciones de todos los orígenes (aunque con mas énfasis en G1 y G3) ya que son propensas a perderse debido a su desuso o sustitución por cultivares mejorados procedentes de otros países.

5.3 Caracterización de la respuesta a la temperatura y el fotoperíodo

La agricultura en la región andina del NOA está expuesta a diversos factores climáticos adversos como la sequía y heladas (Francois et al. 1999, Geerts et al. 2006, García et al. 2007) que dificultan el desarrollo agrícola de la región (Bianchi et al. 2005). La mayoría de los productores de quínoa del NOA son pequeños o medianos agricultores que tradicionalmente usan pocos insumos en su producción. Así, la capacidad del cultivo para proveer seguridad alimentaria local depende en gran medida de su adaptación agroecológica a las condiciones climáticas (Aguilar y Jacobsen 2003, Geerts et al. 2006, García et al. 2007). Consecuentemente, dentro de la región del NOA ha evolucionado una gran diversidad de germoplasma que muestra adaptación a diferentes patrones climáticos locales como los observados a lo largo de las cuatro ecorregiones donde se lleva cabo el cultivo de la especie en el NOA (Capítulo 2, Costa Tártara et al. 2012).

En quínoa el momento de floración es de gran importancia agronómica, ya que es el período de desarrollo más sensible a condiciones climáticas adversas e indica cuando ocurre la floración (antesis) y comienza el período de llenado de grano, lo que tiene efecto importante sobre el rendimiento (Jacobsen et al. 2005, Bertero et al. 1999b, Bertero et al. 2004, Bertero y Ruíz 2008, García et al. 2007). Evidencias previas indican que la duración de fases del desarrollo en quínoa está regulada básicamente por dos factores ambientales: fotoperíodo y temperatura (Bertero et al. 1999a), y la elevada adaptabilidad de la especie a las diferentes regiones agro-ecológicas de cultivo depende en gran medida de las respuestas genotípicas diferenciales a ambos factores (Bertero et al. 1999b, 2000).

Caracterizar la respuesta de las poblaciones de quínoa del NOA al fotoperíodo y la temperatura es importante para poder estimar su adaptabilidad en distintos ambientes y ajustar su manejo. En este sentido, este es el primer estudio en documentar la asociación entre diferencias fenológicas y la adaptación a diferentes ambientes del

cultivo de quínoa dentro del NOA, a través de la caracterización de la variabilidad en la sensibilidad a la temperatura y el fotoperíodo para poblaciones de diferentes orígenes de la colección de germoplasma. Los resultados de este estudio mostraron que las poblaciones de quínoa del NOA exhibieron un amplio rango de variación en el tiempo a floración, siendo el patrón de respuesta coherente con una respuesta cuantitativa de días cortos en todas las poblaciones analizadas. Por otra parte, los resultados mostraron que dentro del NOA existe una fuerte diferenciación ecotípica entre las poblaciones de diferentes orígenes, y las diferencias en la respuesta del tiempo a floración se explican por la sensibilidad al fotoperíodo y la duración mínima de la fase E-YFV. Estos resultados sugieren que la amplia variabilidad ambiental observada en una zona geográfica relativamente pequeña como la muestreada en este estudio promueve una alta variación fenológica y que los gradientes térmicos y de precipitaciones observados en el sentido oeste→este son factores principales que explican esa diferenciación ecotípica. Por otra parte, los resultados observados en este estudio contrastan con los de Bois et al. (2006) en el sentido que estos autores no encontraron respuesta al fotoperíodo ni adaptación térmica entre cultivares y razas locales de altiplano de quínoa de Bolivia de un rango latitudinal mayor que al muestreado aquí. Sin embargo, concuerdan con lo observado en otras especies como arroz, alfalfa y sorgo, en que se observa un grado elevado de diferenciación ecotípica en zonas geográficas relativamente pequeñas y la adaptación genotípica a las diferentes condiciones agroecológicas se explica por las respuestas termo-fotoperiódicas (Dingkuhn y Miezán 1995, Del Pozo et al. 2000, Kouressy et al. 2008).

Las 11 poblaciones de quínoa evaluadas en este estudio cubrieron gran parte del rango de altitudes, latitudes y longitudes dentro de la distribución conocida de este cultivo en el NOA. La diversidad en la respuesta fototermal observada entre las

poblaciones puede ser utilizada con fines de mejoramiento, en la caracterización de otras poblaciones de origen similar o para evaluar el desempeño de un conjunto de poblaciones de referencia en determinados ambientes conociendo las condiciones climáticas, puesto que los parámetros de respuesta son constantes genotípicas biológicamente significativas e independientes del ambiente y se asociaron con el lugar de origen de las poblaciones. Además, con el conocimiento de estas constantes fototérmicas se pueden optimizar prácticas de manejo del cultivo para los diferentes ambientes a través de la elección de la fecha de siembra. Así, el desarrollo de cultivares para ambientes de altiplano debería tomar en consideración que la corta duración de la estación de crecimiento impone limitantes para ajustar cultivares que expresen elevada sensibilidad al fotoperíodo y restringe el tiempo calendario para las fechas de siembra. En este sentido, para estos ambientes se requiere desarrollar cultivares que presenten baja sensibilidad al fotoperíodo (e.g. CHEN 60, 426 y 431) y que puedan ser sembrados en un rango de fechas de siembra acotado de manera que puedan lograr rendimiento bajo dichas condiciones. Esto es coherente con los que sucede en otros cultivos (Dingkuhn y Miezán 1995, Bänzinger y Cooper 2001, Kouressy et al. 2008). Por otra parte, para ambientes con larga duración de la estación de crecimiento (valles secos y húmedos) se requiere desarrollar cultivares que expresen mayor sensibilidad al fotoperíodo y duración mínima de la fase emergencia-floración (e.g. CHEN 212, 231 y 414), de manera que el cultivo explore la mayor oferta de recursos y optimice su duración a través de una mayor homeostasis en la fecha de floración. En este sentido, para estos ambientes no existen mayores limitantes que restrinjan el tiempo calendario para las fechas de siembra y un amplio rango podría ser utilizado con el fin de optimizar el mejor desempeño.

5.4 Patrones de interacción genotipo por ambiente

Este análisis se realizó sobre un conjunto de poblaciones representativas de la variabilidad genética de la especie en la región, y exploró un amplio rango de temperaturas, altitudes y precipitaciones dentro del NOA. Estos resultados sirven para guiar la selección de poblaciones para cultivo en diferentes ambientes del NOA, a la vez de asistir al mejoramiento en decisiones tales como la identificación de localidades donde realizar la evaluación de poblaciones, el tipo de adaptación a favorecer (amplia o específica) o la sugerencia de caracteres de selección indirecta.

A pesar que ninguna población pudo ser identificada como superior en rendimiento para todos los ambientes, con los ensayos realizados pudo observarse que la definición de las estrategias de selección y mejoramiento para la región del NOA podrían, por un lado, evitarse seleccionando para adaptación específica en los mega-ambientes identificados o explotarlas para selección amplia utilizando poblaciones que muestren elevada estabilidad en el rango de ambientes. La falta de superposición entre los ambientes de altiplano y valles interandinos indica que la subdivisión y la selección para adaptación específica a los mega-ambientes identificados es un estrategia potencial para incrementar la respuesta a la selección. Sin embargo, la estabilidad de las poblaciones del G3 a través de los ambientes de altiplano y valles interandinos indica que una estrategia alternativa y recomendable es seleccionar para adaptación amplia a la población de ambientes blanco del NOA sin subdivisión. Así, ambas estrategias deberían ser comparadas en términos de las ganancias predichas de rendimiento en base a las respuestas correlacionadas a la selección (Atlin et al. 2000, de la Vega y Chapman 2006).

La importancia de la componente de interacción $G \times A$ y la fuerte correspondencia entre la clasificación de las poblaciones basada en sus orígenes y las

respuestas relativas para rendimiento detectadas en este estudio pueden estimular el interés en futuros estudios que apunten a mejorar la efectividad de las estrategias de selección implementadas en los programas de mejoramiento (Cooper 1999). Con el objetivo de determinar las posibilidades de seleccionar para adaptación específica, los ambientes donde instalar los ensayos pueden ser caracterizados indirectamente por el comportamiento relativo de un conjunto de poblaciones de referencia (Wade et al. 1999). Los resultados de los análisis de agrupamiento descritos en este trabajo, junto con el conocimiento agronómico de las poblaciones de quínoa, pueden ser usados para elegir poblaciones de desempeño relativo contrastante a través de los ambientes con el objetivo de evaluar la oportunidad para selección específica y amplia. Un conjunto de poblaciones de referencia, compuestos por poblaciones representativas de cada uno de los cuatro grupos generados en este trabajo podría incluir a las poblaciones CHEN 252 (G1), 60 (G2), 435 (G3) y 426 (G4).

Cualquiera de las estrategias de selección requiere del entendimiento de las causas ambientales y los procesos fisiológicos asociados que limitan el desempeño de los genotipos (Basford y Cooper 1998). En este sentido, este trabajo brinda pautas generales de cómo posibles factores ambientales (humedad relativa y riesgo de heladas), junto con algún conocimiento agronómico de las poblaciones evaluadas (susceptibilidad al mildiu (*Peronospora farinosa*) y diferencias fenológicas) pueden afectar el desempeño diferencial y determinar patrones de interacción $G \times A$ repetibles entre los mega-ambientes identificados. Los resultados de este estudio muestran que el mildiu como enfermedad foliar tiene el potencial de reducir severamente el desempeño genotípico de los materiales de altiplano (G4) bajo condiciones de cultivo en los valles interandinos. Esto, la combinación de la variabilidad genética para susceptibilidad y la variación entre ambientes para la presencia y nivel de infestación de mildiu

indirectamente dieron lugar a las interacciones $G \times A$ observadas para rendimiento. Dado que la susceptibilidad al mildiu estuvo asociada con la precocidad de los materiales, siendo más susceptibles los cultivares precoces (G4, altiplano) y más resistentes los tardíos (G1, G2 y G3, valles interandinos), la estrategia recomendada para tratar con tales interacciones sería seleccionar directamente para resistencia e incorporar dichas fuentes en las poblaciones precoces.

Por otro lado, el ajuste fenológico de las poblaciones a las condiciones ambientales de los sitios de evaluación del NOA también es importante para rendimiento. Los resultados muestran el rol del tiempo a floración en relación al período de los eventos de estrés (e.g. heladas) para rendimiento en ambientes de altiplano, lo que explica el bajo desempeño de las poblaciones de valles interandinos (G1, G2 y G3) en esos ambientes, que al expresar mayor tiempo a floración sufrieron efectos de heladas hacia el final de la estación de crecimiento. Estas interacciones $G \times A$ deberían ser evitadas. Una estrategia común es estratificar los cultivares en diferentes grupos de “madurez” en base a los patrones de desarrollo (Basford y Cooper 1998). Así, dentro del germoplasma nativo del NOA, las poblaciones podrían ser agrupadas en materiales que florecen y maduran al mismo tiempo y ser comparados en futuros ensayos multi-ambientales con el objetivo de identificar variación genética para rendimiento que sea independiente de los efectos fenológicos.

En síntesis, las futuras estrategias de selección que apunten a mejorar el rendimiento de quínoa en la región del NOA deberían considerar la influencia de la variación genética en la susceptibilidad al mildiu y el tiempo a floración de las poblaciones nativos. La gran variabilidad observada para ambos atributo dentro de la colección de germoplasma (Capítulo 3 y 4), indica que ambos pueden ser manipulados en gran medida dentro de la colección. Por otra parte, y a diferencia de lo que sucede

con otros cultivos (trigo, maíz y arroz) donde el mejoramiento apunta a producir cultivares que expresen rendimiento estable y elevado a través de macroambientes de producción (Kang 1998, Cooper 1999), para quínoa el haber identificado que la variación fenológica está asociada con componentes repetibles de interacción $G \times A$ para rendimiento de grano dentro del NOA indica que la definición de las estrategias de mejoramiento deberían reducir la incertidumbre en la selección explotando componentes positivos para adaptación específica.

Estas observaciones señalan que los sitios futuros para llevar a cabo los ensayos de selección deberían abarcar ambientes que presenten un fuerte contraste tanto en la incidencia de mildiu como en el riesgo de heladas y en la longitud de la estación de crecimiento. Así, deberían conducirse al menos en ambientes de valles interandinos húmedos que muestren diferencias en los niveles de incidencia de mildiu y en ambientes de altiplano que muestren variación en la longitud de la estación de crecimiento. Los posibles sitios dentro del NOA donde podrían expresarse estos gradientes ambientales serían, para el primero, localidades de la zona de transición (Iruya, prov. de Salta), valles húmedos orientales (Santa Victoria Oeste, prov. de Salta) y valles secos (Quebrada de Humahuaca, Valles Calchaquíes) mientras que para el segundo localidades ubicadas en el extremo sur del altiplano occidental (San Antonio de los Cobres, prov. de Salta) y otras ubicadas en la extremo norte (Abra Pampa, La Quiaca, Cochinoca, prov. de Jujuy).

Jackson et al. (1996) argumentaron que la aplicación complementaria de las metodologías utilizadas por los mejoradores y los modelos fisiológicos podría contribuir a mejorar el entendimiento de la adaptación genotípica y las causas de las interacciones $G \times A$ para características cuantitativas como el rendimiento. En este sentido, este trabajo brinda algunas pautas de cómo los componentes numéricos (número y peso de

granos) y los determinantes fisiológicos (biomasa aérea e índice de cosecha) pueden asistir en la interpretación de las bases fisiológicas de las interacciones $G \times A$ para rendimiento en quínoa a través de un rango de ambientes del NOA, a la vez de ayudar a identificar qué atributos relacionados indirectamente con el rendimiento deberían ser incluidos en los futuros programas de mejoramiento para incrementar el rendimiento en los mega-ambientes identificados (Wallace et al. 1993). Los resultados de este estudio mostraron que la biomasa aérea acumulada y el tiempo a floración, al ser los atributos más importantes en determinar las interacciones $G \times A$ para rendimiento a través de los ambientes de valle, deberían ser los atributos de selección indirectos que fuesen incluidos posteriormente en los programas de mejora con vista a maximizar el rendimiento en esos ambientes, mientras que para los ambientes de altiplano debería considerarse al índice de cosecha. Por otra parte, que el número de granos fuese el determinante del rendimiento de grano más importante en ambos mega-ambientes, sugiere que en ambos podría seleccionarse simultáneamente para este atributo. Dado que los objetivos de cualquier plan de mejoramiento o práctica de manejo son aumentar el rendimiento de los cultivos o su estabilidad frente a cambios en las condiciones ambientales (Andrade et al. 2005) no es llamativo que, siendo el número de granos el componente que más afecta el rendimiento de quínoa en el NOA, los futuros programas de mejora genética se focalicen principalmente en aumentar el número de granos establecidos. Sin embargo, es importante tener presente que las mejoras en el rendimiento también pueden lograrse a través del aumento del peso de grano, y que en la estabilidad del rendimiento este atributo juega un rol fundamental (Gambín y Borrás 2010). De esta manera, toma gran importancia entender cuáles son las limitaciones para la maximización del peso de grano. De acuerdo a los resultados de este estudio, al menos tres interpretaciones no excluyentes (condiciones ambientales, relaciones fuente-

destino y control genotípico) explican las variaciones del peso de grano entre poblaciones y mega-ambientes dado que las evidencias apoyan parcialmente alguna/s y no otra/s. En este sentido, los futuros programas de mejoramiento de quínoa en la región del NOA deberían focalizarse en comprender los principales determinantes genéticos y ambientales del peso potencial de los granos.

La caracterización y evaluación de la colección de germoplasma de quínoa del NOA permitió conocer el material que se dispone conservado a través del estudio de la cantidad y estructura de la variabilidad genética y de la identificación de las poblaciones con atributos deseables para su posterior uso en los programas de mejoramiento. En este sentido, las futuras investigaciones sobre esta colección deberían contemplar el grado de variabilidad fenotípica entre las poblaciones de las diferentes ecorregiones, el ajuste fenológico local de los materiales estudiados a las condiciones ambientales de origen y la estructura fenotípica de la colección estudiada con vista a desarrollar futuros planes de mejoramiento para el cultivo en la región.

Referencias

- Aguilar, P.C., Jacobsen, S.E. 2003. Cultivation of quinoa on the Peruvian Altiplano. *Food Rev. Int.* 19: 31–41.
- Alagarswamy, G., Chandra, S. 1998. Pattern analysis of international sorghum multi-environment trials for grain-yield adaptation. *Theor. Appl. Genet.* 96: 397-405.
- Andrade, F.H., Sadras, V.O., Vega, C.R., Echarte, L. 2005. Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean: their application to crop management, modeling and breeding. *J. Crop Improv.* 14: 51-101.
- Annicchiarico, P., Bellah, F., Chiari, T. 2005. Defining subregions and estimating benefits for a specific-adaptation strategy by breeding programs. *Crop Sci.* 45: 1741-1749.
- Atkinson, D., Porter, J.R. 1996. Temperature, plant development, and crop yields. *Trends Plant Sci.* 1: 119-124.
- Atlin, G.N., Baker, R.J., McRae, K.B., Lu, X. 2000. Selection response in subdivided target regions. *Crop Sci.* 40: 7-13.
- Bagnall, D.J., King, R.W. 1991. Response of peanut (*Arachis hypogaea*) to temperature, photoperiod and irradiance 1. Effect on flowering. *Field Crops Res.* 26: 263-277.
- Balzarini, M., González, L., Tablada, E., Casanoves, F., Di Rienzo, J., Robledo, C. 2008. Infostat: software estadístico: manual del usuario. Versión 2008.
- Bänziger, M., Cooper, M. 2001. Breeding for low input conditions and consequences for participatory plant breeding examples from tropical maize and wheat. *Euphytica* 122: 503-519.
- Basford, K.E., Cooper, M. 1998. Genotype x environment interaction and some considerations of their implications for wheat breeding in Australia. *Aus. J. Agric. Res.* 49: 153–174.

- Berger, J.D., Milroy, S.P., Turner, N.C., Siddique, K.H., Imtiaz, M., Malhotra, R. 2011. Chickpea evolution has selected for contrasting phenological mechanisms among different habitats. *Euphytica* 180: 1-15.
- Bertero, D., Medán, D., Hall, A.J. 1996. Changes in apical morphology during floral initiation and reproductive development in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Ann. Bot.* 78: 317-324.
- Bertero, H.D., King, R.W., Hall, A.J., 1999a. Photoperiod-sensitive development phases in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Field Crops Res.* 60: 231–243.
- Bertero, H.D., King, R.W., Hall, A.J. 1999b. Modelling photoperiod and temperature responses of flowering in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Field Crops Res.* 63: 19–34.
- Bertero, H.D., King, R.W., Hall, A.J., 2000. Photoperiod and temperature effects on the rate of leaf appearance in quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Aus. J. Plant Physiol.* 27: 349–356.
- Bertero, H.D. 2001a. Quinoa (*Chenopodium quinoa*, Chenopodiaceae) puede llegar a ser un cultivo importante para la agricultura argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 36: 309-314.
- Bertero, H.D. 2001b. Effects of photoperiod, temperature and radiation on the rate of leaf appearance in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) under field conditions. *Ann. Bot.* 87: 495–502.
- Bertero, H.D. 2003. Response of developmental processes to temperature and photoperiod in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Food Rev. Int.* 19: 87–97.
- Bertero, H.D. 2004. Informe final del proyecto Adaptación de quínoa (*Chenopodium quinoa*) para cultivo en las comunidades de Colanzulí y Pueblo Viejo, Depto.

Iruya, Salta. PROINDER (Programa de Desarrollo de Pequeños Productores), SAGPyA.

- Bertero, H.D., de la Vega, A.J., Correa, G., Jacobsen, S.E., Mujica, A. 2004. Genotype and genotype-by-environment interaction effects for grain yield and grain size of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) as revealed by patterns analysis of international multi-environment trials. *Field Crops Res.* 89: 299–318.
- Bertero, H.D., Andrade, A., Velásquez, B. 2005. Colección, caracterización y conservación de accesiones locales de quínoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) del Noroeste Argentino. Capítulo quinoa del proyecto INTA PE-1402: Conservación y valoración de Recursos Vegetales *ex situ* (ex. Plan Nacional de Recursos Genéticos No. 2166).
- Bertero, H.D., Ruiz, R.A. 2008. Determination of seed number in sea level quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars. *Eur. J. Agron.* 28: 186-194.
- Bhargava, A., Shukla, S., Ohri, D. 2006. *Chenopodium quinoa*—An Indian perspective. *Ind. Crops Prod.* 23:73–87.
- Bhargava, A., Shukla, S., Rajan, S., Ohri, D. 2007. Genetic diversity for morphological and quality traits in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) germplasm. *Genet. Resour. Crop Evol.* 54:167–173.
- Bianchi, A.R., Yañez, C.E., Acuña, L.R. 2005. Base de datos mensuales de precipitaciones del Noroeste Argentino. Salta, Argentina. INTA.
- Bidinger, F.R., Muchow, G.H.R. 1996. The physiological basis of plant adaptation and crop improvement. Pp. 329-347 en en Cooper, M., Hammer, G.L. (eds.) *Plant Adaptation and Crop Improvement*. CAB International/ICRISAT & IRRI, Wallingford, UK.

- Birch, C.J., Vos, J., Kiniry, J., Bos, H.J., Elings, A. 1998. Phyllochron responds to acclimation to temperature and irradiance in maize. *Field Crops Res.* 59: 187-200.
- Bois, J.F., Winkel, T., Lhomme, J.P., Raffailac, J.P., Rocheteau, A. 2006. Response of some Andean cultivars of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to temperature: Effects on germination, phenology, growth and freezing. *Eur. J. Agron.* 25: 299-308.
- Bonifacio, A. 2003. *Chenopodium* Sp.: Genetic resources, ethnobotany, and geographic distribution. *Food Rev. Int.* 19: 1-7.
- Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E. 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86: 131-146.
- Bramardi, S.J., Bernet, P.G., Asíns, M.J., Carbonell, E.A. 2005. Simultaneous agronomic and molecular characterization of genotypes via the generalised procrustes analysis: an application to Cucumber. *Crop Sci.* 45:1603–1609.
- Bretting, P.K., Goodman, M.M., Stuber, C.W. 1990. Isozymatic variation in Guatemalan races of maize. *Am. J. Bot.* 77: 211-225.
- Capristo, P.R., Rizzalli, R.H., Andrade, F.H. 2007. Ecophysiological yield components of maize hybrids with contrasting maturity. *Agron. J.* 99: 1111-1118.
- Ceccarelli, S. 1996. Adaptation to low/high input cultivation. *Euphytica* 92: 203-214.
- Chapman, S.C., Crossa, J., Edmeades, G.O. 1997. Genotype by environment effects and selection for drought tolerance in tropical maize. I. Two-mode pattern analysis of yield. *Euphytica* 95: 1–9.
- Christensen, S.A., Pratt, D.B., Pratt, C., Nelson, P. T, Stevens, M.R., Jellen, E.N., Coleman, C.E., Fairbanks, D.J., Bonifacio, A., Maughan, P.J. 2007. Assessment

of genetic diversity in the USDA and CIP-FAO international nursery collections of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) using microsatellite markers. *Plant Gen. Res.: Charact.Util.* 5: 82–95.

- Christiansen, J.L., Jacobsen, S.E., Jørgensen, S.T. 2010. Photoperiodic effect on flowering and seed development in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Acta Agric. Scandinavica, Sect. B-Soil & Plant Sci.* 60: 539-544.
- Clerget, B., Dingkuhn, M., Gozé, E., Rattunde, H. F. W., Ney, B. 2008. Variability of phyllochron, plastochron and rate of increase in height in photoperiod-sensitive sorghum varieties. *Ann. Bot.* 101: 579-594.
- Cooper, M., Byth, D.E., Woodruff, D.R. 1994. An investigation of the grain yield adaptation of advanced CIMMYT wheat lines to water stress environments in Queensland. I. Crop physiological analysis. *Crop & Pasture Sci.* 45: 965-984.
- Cooper, M., Byth, D.E. 1996. Understanding plant adaptation to achieve systematic applied crop improvement. Pp. 5-25 en en Cooper, M., y Hammer, G.L. (eds.) *Plant Adaptation and Crop Improvement*. CAB International/ICRISAT & IRRI, Wallingford, UK.
- Cooper, M., DeLacy, I.H., Basford, K.E. 1996. Relationships among analytical methods used to analyse genotypic adaptation in multi-environment trials. Pp. 193–224 en Cooper, M., Hammer, G.L. (eds.) *Plant Adaptation and Crop Improvement*. CAB International/ICRISAT & IRRI, Wallingford, UK,
- Cooper, M. 1999. Concepts and strategies for plant adaptation research in rainfed lowland rice. *Field Crops Res.* 64: 13-34.
- Costa Tártara, S.M., Manifesto, M.M., Bramardi, S.J., Bertero, H.D. 2012. Genetic structure in cultivated quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.), a reflection of landscape structure in Northwest Argentina. *Conserv. Genet.* 13: 1027-1038.

- Craufurd, P.Q., Subedi, M., Summerfield, R.J. 1997. Leaf appearance in cowpea: effects of temperature and photoperiod. *Crop Sci.* 37: 167-171.
- Craufurd, P.Q., Qi, A. 2001. Photothermal adaptation of sorghum (*Sorghum bicolor*) in Nigeria. *Agr. For. Met.* 108: 199-211.
- Crossa, J. (1990). Statistical analysis of multilocation trials. *Adv Agron.* 44: 55-85.
- Cuadras, C.M. 2010. Nuevos métodos de análisis multivariantes. Barcelona: CMC Editions. 285 pp.
- Cusack, D.F. 1984. Quinoa: grain of the Incas. *The Ecologist* 14: 21-31.
- Danielsen, S., Munk, L. 2004. Evaluation of disease assessment methods in quinoa for their ability to predict yield loss caused by downy mildew. *Crop Prot.* 23: 219-228.
- Dardanelli, J.L., Balzarini, M., Martinez, M.J., Cuniberti, M., Resnik, S., Ramunda, S.F., Herrero, R., Baigorri, H. 2006. Soybean maturity groups, environments, and their interaction define mega-environments for seed composition in Argentina. *Crop Sci.* 46: 1939-1947.
- DeLacy, I.H., Basford, K.E., Cooper, M., Bull, J.K., McLaren, C.G. 1996. Analysis of multi-environment trials—an historical perspective. Pp. 39-124 en Cooper, M., y Hammer, G.L. (eds.) *Plant Adaptation and Crop Improvement*. CAB International/ICRISAT & IRRI, Wallingford, UK.
- del Castillo, C., Winkel T., Mahy G., Bizoux J.P. 2006. Genetic structure of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) from the Bolivian altiplano as revealed by RAPD markers. *Genet. Resour. Crop Evol.* 54: 897-905.
- del Pozo, A., Ovalle, C., Aronson, J., Avendaño, J. 2000. Developmental responses to temperature and photoperiod in ecotypes of *Medicago polymorpha* L. collected along an environmental gradient in central Chile. *Ann. Bot.* 85: 809-814.

- de la Vega, A.J., Chapman, S.C., Hall, A.J., 2001. Genotype by environment interaction and indirect selection for yield in sunflower. I. Two-mode pattern analysis of oil and biomass yield across environments in Argentina. *Field Crops Res.* 72: 17–38.
- de la Vega, A.J.; Hall, A.J. 2002a. Effects of planting date, genotype, and their interactions on sunflower yield: I. Determinants of oil-corrected grain yield. *Crop Sci.* 42: 1191–1201.
- de la Vega, A.J.; Hall, A.J. 2002b. Effects of planting date, genotype, and their interactions on sunflower yield: II. Components of oil yield. *Crop Sci.* 42: 1202–1210.
- de la Vega, A J., Chapman, S.C. 2006. Defining sunflower selection strategies for a highly heterogeneous target population of environments. *Crop Sci.* 46: 136-144.
- de la Vega, A.J., DeLacy, I.H., Chapman, S.C. 2007. Progress over 20 years of sunflower breeding in central Argentina. *Field Crops Res.* 100: 61-72.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W. 2011. InfoStat Profesional. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Dingkuhn, M., Miezán, K.M. 1995. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel—II. Validation of photothermal constants and characterization of genotypes. *Agri. Sys.* 48: 411-433.
- Eisemann, R.L., Cooper, M., Woodruff, D.R. 1990. Beyond the analytical methodology—better interpretation and exploitation of genotype-by-environment interaction in breeding. Pp. 108-117 en Kang (ed.) *Genotype-by-Environment Interaction and Plant Breeding*. Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana.

- Farr, T.G., Rosen, P.A., Caro, E., Crippen, R., Duren, R., Hensley, S., Kobrick, M., Paller, M., Rodriguez, R., Roth, L., Seal, D., Shaffer, S., Shimada, J., Umland, J., Werner, M., Oskin, M., Burbank, D., Alsdorf, D. 2007. The shuttle radar topography mission. *Rev. Geophys.* 45: 1-33.
- Fox, P.N., Rosielle, A.A. 1982. Reducing the influence of environmental main-effects on pattern analysis of plant breeding environments. *Euphytica* 31: 645-656.
- Francois, C., Bosseno, R., Vacher, J.J., Seguin, B. 1999. Frost risk mapping derived from satellite and surface data over the Bolivian altiplano. *Agr. For. Met.* 95: 113–137.
- Franco, T.L., Hidalgo, R. 2003. Análisis estadísticos de datos de caracterización morfológica de recursos fitogenéticos. Roma, Italia: IBPGR 89 pp.
- Fuentes, F.F., Martinez, E.A., Hinrichsen P.V., Jellen, E.N., Maughan P.J. 2009. Assessment of genetic diversity patterns in Chilean quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) germplasm using multiplex fluorescent microsatellite markers. *Conserv. Genet.* 10: 369-377.
- Fuentes, F.F., Bhargava, A. 2010. Morphological analysis of quinoa germplasm grown under lowland desert conditions. *J. Agron. Crop Sci.* 16: 1-11.
- Fuller, H.J. 1949. Photoperiodic Responses of *Chenopodium quinoa* Willd. and *Amaranthus caudatus* L. *Am. J. Bot.* 36: 175-180.
- Gabriel, K.R. 1971. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika* 58: 453-467.
- Gandarillas, H. 1968. Razas de quinua. Boletín informativo no. 34. La Paz, Bolivia: Ministerio de Asuntos Campesinos y Agropecuarios.
- Galwey, N.W. 1993. The potential of quinoa as a multipurpose crop for agricultural diversification: a review. *Ind. Crops Prod.* 1:101–106.

- Gambín, B.L., Borrás, L. 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: a comparison across crop species. *Ann. Appl. Biol.* 156: 91-102.
- García, M., Raes, D., Jacobsen, S.E., Michel, T. 2007. Agroclimatic constraints for rainfed agriculture in the Bolivian Altiplano. *J. Arid Env.* 71: 109–121.
- Gauch Jr, H.G. 1988. Model selection and validation for yield trials with interaction. *Biometrics*, 705-715.
- Gauch, H., Zobel, R.W. 1997. Identifying mega-environments and targeting genotypes. *Crop Sci.* 37: 311-326.
- Geerts, G., Raes, D., García, M., del Castillo, C., Buytaert, W. 2006. Agro-climatic suitability mapping for crop production in the Bolivian Altiplano: A case study for quinoa. *Agr. For. Met.* 139:399–412.
- GenStat, 2005. GenStat® for Windows™ Introduction, eight ed. VSN International, Oxford, UK, p. 343.
- Gilmour, A.R., Thompson, R., Cullis, B.R. 1995. Average information REML: an efficient algorithm for variance parameter estimation in linear mixed models. *Biometrics*: 1440-1450.
- Gómez, M.B., Castro, P.A., Mignone, C., Bertero, H.D. 2011. Can yield potential be increased by manipulation of reproductive partitioning in quinoa (*Chenopodium quinoa*)? Evidence from gibberellic acid synthesis inhibition using Paclobutrazol. *Func. Plant Biol.* 38: 420-430.
- Goodspeed, M.J. 1975. Computer routines for solar position, daylength and related quantities. CSIRO.

- Grau, A., Brown, A.D. 2000. Development threats to biodiversity and opportunities for conservation in the mountain ranges of the Upper Bermejo River basin, NW Argentina and SW Bolivia. *AMBIO* 29: 445-450.
- Hall, A.E. 2001. *Crop responses to environment*, CRC Press, Boca Raton, FL.
- Harlan, J.R. 1975. *Crops and Man*. Madison, Wisconsin; American Society of Agronomy.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25: 1965-1978.
- Hunziker, A.T. 1943. Las especies alimenticias de *Amaranthus* y *Chenopodium* cultivadas por los indios de América. *Rev. Arg. Agron.* 30: 297-353.
- IBPGR. 1981, *Descriptores de quínoa*. Roma, Italia: International Board of Plant Genetic Resources 25 pp.
- Jacobsen, S.E. 1997. Adaptation of quinoa (*Chenopodium quinoa*) to Northern European agriculture: studies of development pattern. *Euphytica* 96: 41-48.
- Jacobsen, S.E., Mujica, A. 2002. Genetic resources and breeding of the Andean grain crop quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) *Plant Gen. Res. News.* 130: 54-61.
- Jacobsen, S.E., Monteros, C., Christiansen, J.L., Bravo, L.A., Corcuera, L.J., Mujica, A. 2005. Plant responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to frost at various phenological stages. *Eur. J. Agron.* 22: 131-139.
- Jandel TBLCURVE. 1992. *TableCurve*. Curve fitting software. Jandel scientific. Corte Madera, CA.
- Jackson, P., Robertson, M., Cooper, M., Hammer, G. 1996. The role of physiological understanding in plant breeding; from a breeding perspective. *Field Crops Res.* 49: 11-37.

- Johnson, D.L., Ward, S.M. 1993. Quinoa. Pp. 222–227 en: Janick, J., Simon, J.E. (eds.), *New Crops*. Wiley, New York.
- Joshi, A.K., Crossa, J., Arun, B., Chand, R., Trethowan, R., Vargas, M., Ortiz-Monasterio, I. 2010. Genotype \times environment interaction for zinc and iron concentration of wheat grain in eastern Gangetic plains of India. *Field Crops Res.* 116: 268-277.
- Kang, M.S. 1998. Using genotype-by-environment interaction for crop cultivar development. *Adv. Agron.* 62: 199-252.
- Kouressy, M., Dingkuhn, M., Vaksman, M., Heinemann, A.B. 2008. Adaptation to diverse semi-arid environments of sorghum genotypes having different plant type and sensitivity to photoperiod. *Agr. For. Met.* 148: 357–371.
- Kroonenberg, P.M. 1995. Introduction to biplots for $G \times E$ tables. Research Report Number 51. Center of Statistic. The University of Queensland, Brisbane, Qld 4072 Australia.
- Lawn, R.J., Byth, D.E. 1973. Response of soya beans to planting date in south-eastern Queensland. I. Influence of photoperiod and temperature on phasic developmental patterns. *Crop & Pasture Sci.* 24: 67-80.
- Lawn, R.J., Imrie, B.C. 1991. Crop improvement for tropical and subtropical Australia: Designing plants for difficult climates. *Field Crops Res.* 26: 113-139.
- Nakazato, T., Housworth, E.A. 2011. Spatial genetics of wild tomato species reveals roles of the Andean geography on demographic history. *Am. J. Bot.* 98: 88-98.
- Major, D.J., Kiniry, J.R. 1991. Predicting daylength effects on phenological processes. Pp. 15-28 en Hodges, T. (ed.) *Predicting crop phenology*. CRC Press, Boca Raton, FL.

- Major, D.J. 1980. Photoperiod response characteristics controlling flowering of nine crop species. *Can. J. Plant Sci.* 60: 777-784.
- Mantel, N.A. 1967. The detection of disease clustering and generalized regression approach. *Cancer Res.* 27: 209-220.
- Massawe, F.J., Azam-Ali, S.N., Roberts, J.A. 2003. The impact of temperature on leaf appearance in bambara groundnut landraces. *Crop Sci.* 43: 1375-1379.
- McCune, B., Mefford, M.J. 1999. PCORD Multivariate analyses of ecological data. Version 4.0. Glenelder Beach, OR, USA: MjM Software.
- McElhinny, E., Peralta, E., Mazón, N., Danial, D.L., Thiele G., Lindhout. P. 2007. Aspects of participatory plant breeding for quinoa in marginal areas of Ecuador. *Euphytica.* 153:373–384.
- Miralles, D.J., Richards, R.A. 2000. Responses of leaf and tiller emergence and primordium initiation in wheat and barley to interchanged photoperiod. *Ann. Bot.* 85: 655-663.
- Miralles, D.J., Ferro, B.C., Slafer, G.A. 2001. Developmental responses to sowing date in wheat, barley and rapeseed. *Field Crops Res.* 71: 211-223.
- Mohammadi, S.A., Prasanna, B.M. 2003. Analysis of genetic diversity in crop plants—salient statistical tools and considerations. *Crop Sci.* 43: 1235-1248.
- Ortiz, R., Ruiz-Tapia, E.N., Mujica Sánchez, A. 1998. Sampling strategy for a core collection of Peruvian quinoa germplasm. *Theor. Appl. Genet.* 96: 475-483.
- Ortiz, R., Crossa, J., Vargas, M., Izquierdo, J. 2007. Studying the effect of environmental variables on the genotype × environment interaction of tomato. *Euphytica* 153: 119-134.
- Osten, D.W. 1988. Selection of optimal regression models via cross-validation. *J. Chemometrics* 2: 39-48.

- Padilla, J.M., Otegui, M.E. 2005. Co-ordination between leaf initiation and leaf appearance in field-grown maize (*Zea mays*): genotypic differences in response of rates to temperature. *Ann. Bot.* 96: 997-1007.
- Patterson, H.D., Thompson, R. 1975. Maximum likelihood estimation of components of variance. In *Proceedings of the Eighth International Biometrics Conference*. pp. 197-209.
- Pouteau, R., Rambal, S., Ratte, J.P., Gogé, F., Joffre, R., Winkel, T. 2011. Downscaling MODIS-derived maps using GIS and boosted regression trees: the case of frost occurrence over arid Andean highlands of Bolivia. *Remote Sens. Environ.* 115: 117-129.
- Rebetzke, G.J., Lawn, R.J. 2006. Adaptive responses of wild mungbean (*Vigna radiata* ssp. *sublobata*) to photo-thermal environment. I. Phenology. *Crop & Pasture Sci.* 578: 917-928.
- Recalde, J. 2007. Quínoa: posibilidades de su cultivo en las huertas familiares patagónicas *Boletín de Agricultura de INTA* No. 11.
- Risi, J.C., Galwey, N.W., 1984. The *Chenopodium* grain of the Andes: Inca crops for modern agriculture. *Adv. Appl. Biol.* 10:145-216.
- Risi, J., Galwey, N.W. 1989a. The pattern of genetic diversity in the Andean grain crop quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). II. Multivariate methods. *Euphytica* 41:135–145.
- Risi, J., Galwey, N.W. 1989b. The pattern of genetic diversity in the Andean grain crop quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). I. Associations between characteristics. *Euphytica* 41:147–162.

- Risi, J., Galwey, N.W. 1991. Genotype \times environment interaction in the Andean grain crop quinoa (*Chenopodium quinoa*) in temperate environment. *Plant Breed.* 107: 141-147
- Ritchie, J.T., Ne Smith, D.S. 1991. Temperature and crop development. Pp. 5-29 en Hanks, J. Ritchie, J. T. (Eds.) *Modeling Plant and Soil Systems*. Agronomy Monographs 31. ASA, CSSA and SSSA, Madison, Wisconsin.
- Roberts, E.H., Summerfield, R.J., Ellis, R.H., Qi, A. 1993. Adaptation of flowering in crops to climate. *Outlook Agric.* 22: 105–110.
- Robinson, G.K. 1991. That BLUP is a good thing: The estimation of random effects. *Stat. Sci.* 6: 15-32.
- Rodríguez, A.L., Isla, T.M. 2009. Comparative analysis of genetic and morphologic diversity among quinoa accessions (*Chenopodium quinoa* Willd.) of the south of Chile and highland accessions. *J. Plant Breed. Crop Sci.* 1: 210-216 pp.
- Rohlf, F.J. 2002. NTSYS pc: Numerical Taxonomy System Version 2.1. Setauket, NY, USA: Exeter Publishing.
- Rojas, W. 2003. Multivariate analysis of genetic diversity of Bolivian quinoa germplasm. *Food Rev. Int.* 19: 9–23.
- Rotundo, J.L., Borrás, L., De Bruin, J., Pedersen, P. 2012. Physiological strategies for seed number determination in soybean: Biomass accumulation, partitioning and seed set efficiency. *Field Crops Res.* 135: 58-66.
- Ruas, P.M., Bonifacio, A., Ruas, C.F., Fairbanks, D.J., Andersen, W.R. 1999 Genetic relationship among 19 accessions of six species of *Chenopodium* L., by Random Amplified Polymorphic DNA fragments (RAPD). *Euphytica* 105: 25–32.

- Ruiz, R.A., Bertero, H.D. 2008. Light interception and radiation use efficiency in temperate quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars. *Eur. J. Agron.* 29: 144-152.
- Sagnard, F., Deu, M., Dembélé, D., Leblois, R., Touré, L., Diakité, M., Calatayud, C., Vaksmann, M., Bouchet, S., Mallé, Y., Togola, S., Traoré, S., Sibiry Traoré, P.C. (2011). Genetic diversity, structure, gene flow and evolutionary relationships within the *Sorghum bicolor* wild–weedy–crop complex in a western African region. *Theor. Appl. Genet.* 123: 1231-1246.
- Sadras, V.O. 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Res.* 100: 125-138.
- Setimela, P.S., Vivek, B., Bänziger, M., Crossa, J., Maiden, F. 2007. Evaluation of early to medium maturing open pollinated maize varieties in SADC region using GGE biplot based on the SREG model. *Field Crops Res.* 103: 161-169.
- Sivori, E.M. 1945. Fotoperiodismo en *Chenopodium quinoa*. Reacción de la cigota y gametofito femenino. *Darwiniana* 7: 541-549.
- Slafer, G. A., Savin, R. 1991. Developmental base temperature in different phenological phases of wheat (*Triticum aestivum*). *J. Exp. Bot.* 42: 1077-1082.
- Slafer, G.A., Rawson, H.M. 1995. Base and optimum temperatures vary with genotype and stage of development in wheat. *Plant Cell Env.* 18: 671-679.
- Slafer, G.A., Savin, R. 2006. Physiology of crop yield. *Encyclopedia of Plant and Crop Science*.
- Smith, A.B., Cullis, B.R., Thompson, R. 2005. The analysis of crop cultivar breeding and evaluation trials: an overview of current mixed model approaches. *J. Agri. Sci.* 143: 449-462.

- Stone, M. 1974. Cross-validatory choice and assessment of statistical prediction. *J. R. Stat. Soc. Ser. B.* 36: 111-147.
- Tejeda, J.C., Vergara, A., Estevez, A.M., Pinto, M. 2007. Efecto de la extensión del fotoperíodo sobre la producción de semillas de quínoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). Procedencia del II Congreso Internacional de la Quinoa (Iquique-Chile).
- Trudgill, D.L., Honek, A., Li, D., Straalen, N. 2005. Thermal time—concepts and utility. *Ann. Appl. Biol.* 146: 1-14.
- Urbina J.L.G., Delatorre, J.H., Delfino, I., Martínez, E. 2010. Efecto del fotoperíodo y la temperatura sobre la concentración de saponina en tres variedades de quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) provenientes de diferentes latitudes. Procedencia del III Congreso Internacional de la Quinoa (Oruro-Bolivia).
- Vacher, J.J., Imaña, E., Canqui, E. 1994. Características radiativas y la evapotranspiración potencial en el altiplano boliviano. Cochabamba, Bolivia. *Revista de Agricultura, ORSTOM-UMSS* 50: 4–11.
- van Eeuwijk, F.A. 1995. Linear and bilinear models for the analysis of multi-environment trials: I. An inventory of models. *Euphytica* 84: 1-7.
- van Eeuwijk, F.A., Malosetti, M., Yin, X., Struik, P.C., Stam, P. 2005. Statistical models for genotype by environment data: from conventional ANOVA models to eco-physiological QTL models. *Crop & Pasture Sci.* 56: 883-894.
- Vargas, M., Crossa, J., Sayre, K., Reynolds, M., Ramírez, M.E., Talbot, M. 1998. Interpreting genotype x environment interaction in wheat by Partial Least Squares Regression. *Crop Sci.* 38: 679-689.
- Vargas, M., Crossa, J., van Eeuwijk, F.A., Ramírez, M.E., Sayre, K. 1999. Using partial least squares regression, factorial regression, and AMMI models for interpreting genotype × environment interaction. *Crop Sci.* 39: 955-967.

- Wade, L.J., McLaren, C.G., Quintana, L., Harnpichitvitaya, D., Rajatasereekul, S., Sarawgi, A. K., Kumar, A., Ahmed, H.U., Sarwoto, Singh, A.K., Rodriguez, R., Siopongco, J., Sarkarung, S. 1999. Genotype by environment interactions across diverse rainfed lowland rice environments. *Field Crops Res.* 64: 35-50.
- Wallace, D.H., Baudoin, J.P., Beaver, J., Coyne, D.P., Halseth, D.E., Masaya, P.N., Munger, H.M., Myers, J.R., Silbernagel, M., Yourstone, K.S., Zobel, R.W. 1993. Improving efficiency of breeding for higher crop yield. *Theor. Appl. Genet.* 86: 27-40.
- Ward, J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimise an objective function. *J. Am. Stat. Assoc.* 58: 236-244.
- Wilson, H.D. 1980. Domesticated *Chenopodium* of the Ozarak Bluff Dwellers. *Syst. Bot.* 35: 233–239.
- Wilson, H.D. 1981. Genetic variation among South American populations of tetraploid *Chenopodium* sect. *Chenopodium* subsect. *Cellulata*. *Syst. Bot.* 6: 380–398.
- Wilson, H.D. 1988. Quinoa biosystematics. I. Domesticated populations. *Econ. Bot.* 42, 461–477.
- Wilson, H.D. 1990. Quinoa and relatives (*Chenopodium* sect. *Chenopodium* subsect. *Cellulata*). *Econ. Bot.* 44: 92–110.
- Williams, W.T. 1976. *Pattern analysis in agricultural science*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, The Netherlands.
- Winkel, T., Pouteau, R., Rambal, S., Joffre, R., Ratte, J.P., Gogé F. 2011. Heladas imprevistas entre cerros quietos: un método para mapear el riesgo de heladas en el altiplano sur de Bolivia mediante información topográfica y satelital en Procedencia del III Congreso Internacional de la Quínoa Bolivia (Oruro).

- Xiong, Z.Y., Zhang, S.J., Ford-Lloyd, B.V., Jin, X., Wu, Y., Yan, H. X., Liu, P., Yanga P., Lu, B.R. 2011. Latitudinal distribution and differentiation of rice germplasm: Its implications in breeding. *Crop Sci.* 51: 1050-1058.
- Yan, W., Hunt, L.A., Sheng, Q., Szlavnic, Z. 2000. Cultivar Evaluation and Mega-Environment Investigation Based on the GGE Biplot. *Crop Sci.* 40: 597–605.
- Yan, W., Frégeau-Reid, J., Pageau, D., Martin, R., Mitchell-Fetch, J., Etienne, M., Rowsell, J., Scott, P., Price, B.H., Cummiskey, A., Lajeunesse, J., Durand, J., Sparry, E. 2010. Identifying essential test locations for oat breeding in eastern Canada. *Crop Sci.* 50: 504-515.
- Yang, R.C., Crossa, J., Cornelius, P.L., Burgueño, J. 2009. Biplot analysis of genotype \times environment interaction: Proceed with caution. *Crop Sci.* 49: 1564-1576.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis* (Vol. 564). Upper Saddle River, NJ: Prentice hall.