

**LAS “VARIEDADES” AYMARAS DEL ALTIPLANO  
CHILENO Y EL USO DE LA SELECCIÓN GENÉTICA PARA  
GENERAR NUEVAS VARIEDADES.**

**Matías Sánchez \*, Paula Espinoza \*\*, Andrés Zurita-Silva \*\*\* y José Delatorre-Herrera \*\*\*\***

\* Departamento de Agricultura del Desierto y Biotecnología, Universidad Arturo Prat, Avda. Arturo Prat 2120, Iquique, Chile, ([matsanch@unap.cl](mailto:matsanch@unap.cl))

\*\* Departamento de Agricultura del Desierto y Biotecnología, Universidad Arturo Prat, Avda. Arturo Prat 2120, Iquique, Chile, ([espi.pauli@gmail.com](mailto:espi.pauli@gmail.com))

\*\*\* D Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA). Av. Raúl Bitrán s/n, Casilla 599, La Serena, Chile, ([andres.zurita@ceaza.cl](mailto:andres.zurita@ceaza.cl))

\*\*\*\* Departamento de Agricultura del Desierto y Biotecnología, Universidad Arturo Prat, Avda. Arturo Prat 2120, Iquique, Chile, ([jose.delatorre@unap.cl](mailto:jose.delatorre@unap.cl))

## RESUMEN

Los agricultores de Isluga utilizan una mezcla de diferentes variedades de quinua adaptados a zonas de temporal y zonas de riego con diferencias en el color. Este trabajo tuvo como objetivo conocer las actuales variedades que los agricultores disponen y que han surgido mediante selección propia, lo cual se complementa con las técnicas de selección disponibles para obtener materiales genéticos acordes a las necesidades actuales de los campesinos. En el norte de Chile existen tres comunas quinoeras, Colchane Pica y San Pedro. En Colchane se encuentra el mayor número de ecotipos identificándose alrededor de 9, siendo cuatro en Cariquima y solo dos en Talabre y Socaire. Para aumentar el potencial productivo de la quinua se hace necesario mejorar sus características favorables como cultivo de grano, para lo cual muchas investigaciones han sido desarrolladas en el ámbito del mejoramiento direccionado a diferentes métodos: a) Selección masal, b) Selección de líneas puras c) Hibridación con selección masal. d) Hibridación con selección de pedigrí. e) Hibridación con retrocruza. Al iniciar un proceso de selección es necesario coleccionar y conservar el germoplasma existente lo que implica mantener a resguardo la variabilidad genética y evitar la erosión genética. La agricultura en torno a la quinua en el norte de Chile supone la orientación del mejoramiento con respecto a diversos tópicos como lo son: 1) aumentar potencial productivo; 2) generar líneas por contenido de saponina; 3) generar resistencia a estrés biótico; 4) generar resistencia a estrés abiótico; 5) mejoramiento enfocado a la agroindustria. Existen herramientas moleculares que permiten acortar los tiempos de selección, como marcadores moleculares tipo RAPD y SSR, la utilización del análisis de QTLs, que se aplica para encontrar características multigénicas como tolerancia a sequía y para potenciar características de rendimiento. Complementando la selección asistida por marcadores (MAS) en la cual se buscan marcadores moleculares (SNPs, SSRs o AFLPs) que se encuentren cercanos a un QTL, existen nuevas herramientas basadas en transcriptómica, proteómica y metabolómica, que permiten avanzar en la identificación de genes particulares que participan en los procesos de interés.

**Palabras clave:** Variedades nativas, Selección, Marcadores moleculares, quinua, transcriptómica.

## ABSTRACT

Isluga farmers use a mixture of different quinoa varieties adapted to rain-fed and irrigated areas with differences in color. This work was aimed at existing varieties that farmers have and that have emerged through self-selection, which is complemented by available breeding techniques for obtaining genetic material consistent with the current needs of farmers. In northern Chile there are three quinoa-producing districts, Colchane Pica and San Pedro. Colchane has the largest number of ecotypes identified about 9, with four in Cariquima and only two in Talabre and Socaire. To increase the productive potential of quinoa is necessary to improve their favorable characteristics as a grain crop, for which many studies have been conducted in the field of breeding targeted to different methods: a) Mass selection, b) Pure lines Selection c) Hybridization with mass selection. d) Hybridization with pedigree selection. e) Hybridization with backcross. When starting a breeding process is necessary to collect and preserve the existing germplasm, which involves germplasm conservation to avoid genetic variability loss and genetic erosion. Agriculture around quinoa in northern Chile involves breeding target on various topics such as: 1) increasing production potential, 2) generate lines for saponin content, 3) induce resistance to biotic stress, 4) generate resistance to abiotic stress, 5) agribusiness focused breeding. There are molecular tools that allow to shorten the time of selection, molecular markers such as RAPD and SSR, the use of QTL analysis, which applies to isolate multigenic characteristics as tolerance to drought and to boost yield performance. Complementing the marker-assisted selection (MAS), which seeks molecular markers (SNPs, SSRs and AFLPs) laying near to QTL, there are new tools based on transcriptomics, proteomics and metabolomics that permits progress in identifying individual genes involved in the target processes.

**Key words:** Native varieties, breeding, molecular markers, quinoa, transcriptomics.

## INTRODUCCIÓN

En Chile la quinua se cultiva principalmente en dos regiones ecológicas y geográficamente distintas; por una parte, en la zona centro-sur a nivel del mar y fotoperiodo largo; y por otra, en la zona altiplánica de la Región de Tarapacá, con un fotoperiodo corto y a una altitud entre los 3.000 a 4.200 m.s.n.m. En estas zonas no existen variedades mejoradas, sino ecotipos absolutamente desuniformes en su expresión fenotípica y que han sido preservados por las etnias Aymaras en el norte y Mapuches en la zona centro-sur (Tapia, 1976).

Una de las primeras referencias acerca de las variedades en quinua en el altiplano chileno es documentada por Lanino (1977), quien describe que los agricultores de Isluga utilizan una mezcla de diferentes variedades de quinua adaptados a zonas de temporal y zonas de riego con diferencias en el color. Asimismo, Lanino (1977) señala la existencia en el pasado de 12 variedades de quinua en Isluga, distinguiéndose por diferentes características tales como: altos y bajos rendimientos, ciclo vegetativo corto y largo, diferente coloración del grano, etc. Por otra parte, Delatorre et al. (1995), colectan 9 accesiones de quinua en el altiplano de Iquique a partir de los cuales se caracterizaron 14 razas locales. Carevic (1997), indica que en la localidad de Cariquima se cultiva solo un 10% de la superficie cultivada en 1977.

Con referencia a la variabilidad del cultivo de quinua en el norte de Chile existe escasa información de los tipos de quinua cultivadas en tiempos pasados, Lanino (1977) afirma que los agricultores de Isluga utilizaban una mezcla de diferentes variedades de quinua para zonas de temporal y de riego, las que diferían en el color de la semilla y en el sabor de los granos una vez realizada la taquira o beneficiado del grano (eliminación artesanal de las saponinas) para el consumo.

Por su parte, Carevic (1997) indica que en la localidad de Cariquima se cultivaban 20 hectáreas y hace 24 años atrás, este cultivo sobrepasaba más de 200 hectáreas. Estos antecedentes nos muestran la existencia en el pasado de mayor superficie seguramente asociada a una mayor variabilidad, por lo que resulta urgente su recuperación y conservación. Chávez (1993), sostiene que la erosión genética se ha intensificado debido al abandono de los cultivos autóctonos, presiones de la población, sustitución de sistemas tradicionales de cultivo, e incorporación de nuevas áreas de pastoreo. Álvarez (1994) menciona que los recursos genéticos además de su

efecto económico sobre la agricultura, poseen una importancia en la cultura e historia de un país.

El presente trabajo tiene como objetivo conocer las actuales variedades que los agricultores disponen y que han surgido como producto del trabajo de selección de los propios agricultores, información que se complementa con una mirada de las técnicas de selección necesaria para disponer de materiales genéticos acordes a las necesidades actuales de los campesinos.

## REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### Origen de la Quinua

Estudios realizados por Maughan *et al.*, (2006), sugieren que la quinua proviene de al menos un ancestro común con la especie *C. berlandieri* subsp. *zschackei* originaria de Norteamérica. Por otra parte Christensen *et al.*, (2007), han reafirmado la hipótesis de que el centro de diversidad de la quinua se encuentra en Perú y Bolivia. Sin embargo, el poco material caracterizado de Ecuador y Colombia no descartaría un centro de diversidad en dicha zona ya que las quinuas ecuatorianas forman un solo grupo dentro del subgrupo de quinuas altiplánicas del norte.

### Las variedades según los agricultores del altiplano chileno

De acuerdo con información recogida de los agricultores, estos separan sus variedades según su usos y color, por ejemplo la roja denomina también Lirio como también la rosada o Kanchi, poseen una semilla dura de pelar por lo que se usa para una preparación denominada mucuna (quinua molida cocida), ambas variedades son reconocidas por los agricultores como tolerantes al frío, lo que también es avalado por estudios realizados por Delfino (2008). También diferencian otra variedad del tipo rosado denominada Pandela, que posee granos más grandes pero más amargos (saponinas), ésta se usa para phisara (graneado). También reconocen la café o chullpe, es una quinua blanda y pegajosa, que se usa tanto para phisara como para preparar dulces, debido a que es más dulce. En la gama de las variedades de colores más claros se encuentran la blanca (Mishka- Janku), amarilla (churi) y beige o perla, las que normalmente usan para peske (sopas).

En un estudio no publicado por Sanchez *et al.* (2009) se definen tres comunas quinueras en el norte del país, las cuales son: Comuna de Colchane con el Ayllu Isluga y el Ayllu Cariquima, Comuna de Pica con el pueblo de Cancosa y Comuna de San Pedro con los pueblos de Talabre y Socaire; en Colchane se encuentra el mayor número de ecotipos identificándose alrededor de 9 (Mishka-Janku, Perla, Churi, Pandela, Lirio, Chulpe, Ploma, Irampo y Canchi), siendo cuatro en Cariquima (Mishka-Janku, Pandela, Lirio y Churi) y solo dos en Talabre y Socaire (Mishka-Janku y Pandela). Las mayormente cultivadas solo se reducen a tres, principalmente Mishka-Janku con grano de color blanco seleccionada por los agricultores debido a su apariencia, tamaño de grano y resistencia a heladas, otra elegida para cultivo es Pandela debido al peso mayor de su grano, también resiste heladas, el diámetro del grano es mayor, tiene un rendimiento alto comparativamente con otras variedades y posee una versatilidad en la cocina (graneada, sopa y pan), y Churi que se desaponifica con menor dificultad, tiene un grano de mayor peso, con tamaño desuniforme de grano, tiene una alta producción y resiste heladas. La selección por parte del agricultor es simple y consiste en seleccionar plantas con panojas compactas y largas y con gran diámetro, sin importarles la altura de la planta, luego el grano de estas plantas es guardado para la otra cosecha, sin ser vendido en ningún momento. En esta investigación también se observó que si bien es cierto se cultivan mayormente tres ecotipos, los restantes 6 son refrescados con muy poca frecuencia, debilitando el vigor de las semillas, provocando erosión genética.

Por otra parte, Delatorre et al. (1995) describen varias accesiones en función de los colores, detallando en el Cuadro 1 los lugares donde se colectaron las diferentes accesiones y los nombres empleados por los agricultores para diferenciar sus variedades.

### Descriptorios de la Quinua

La diferenciación de la quinua se puede hacer mediante el empleo de descriptorios los cuales, según Mujica (2005), son marcas, señas o características propias de cada especie ya sean estas morfológicas, anatómicas o botánicas de carácter permanente, de fácil identificación y medición que permiten describir una determinada especie o genotipo en condiciones de cultivo ya sea como cultivo único o asociados a otros cultivos.

Existen varios tipos de descriptorios: de pasaporte, que proporcionan la información básica que se utiliza para el manejo general de las accesiones; de manejo, que proporcionan las bases para el manejo de las accesiones en el banco de germoplasma y ayudan durante su multiplicación y regeneración; del sitio y el medio ambiente, que describen los parámetros específicos del sitio y del ambiente, y ayudan en la interpretación de resultados cuando se realizan pruebas de caracterización y evaluación. Generalmente son caracteres altamente heredables que pueden ser fácilmente detectados a simple vista y se expresan igualmente en todos los ambientes. Además, pueden incluir un número limitado de caracteres adicionales considerados como deseables por consenso de los usuarios de un cultivo en particular; y de evaluación, que depende del medio ambiente y, en consecuencia, requieren métodos experimentales especiales para su evaluación. En este tipo de descriptorios se incluyen caracteres como rendimiento, productividad agronómica, susceptibilidad a estrés o a patógenos, y caracteres bioquímicos y citológicos, los cuales generalmente son de mayor interés en el mejoramiento de cultivos. Según la naturaleza de la variable puede dividirse en caracteres cualitativos o cuantitativos. Si se expresa en forma cualitativa, se pueden generar datos binarios (también llamados de doble estado), datos con secuencia (ordinales) y datos sin secuencia (nominales). Si se expresa en forma cuantitativa, los datos generados pueden ser discontinuos (llamados también discretos) y continuos (Franco e Hidalgo, 2003).

Según el CIRF (1981), existen alrededor de 74 descriptorios para la caracterización del cultivo de quinua. Dentro de los morfológicos los más importantes son: altura de planta (cm), diámetro de tallo (mm), número de ramificaciones (N°), Número de dientes en hojas intermedias (N°), longitud y ancho de hojas intermedias (cm.), peso de planta (g), largo de panoja (cm), ancho de panoja (cm); y en cuanto a características de grano están: diámetro de grano (mm); peso del total de granos (g), peso de 100 granos (g); contenido de saponina (mg/g) e índice de cosecha (%).

En un estudio realizado por Bhargava *et al.* (2005), se observó que los descriptorios que inciden en mayor porcentaje sobre los caracteres morfológicos y de calidad en una población de plantas son: el número de panojas por planta, altura de la planta y el diámetro de tallo, y en segundo lugar días a madurez desde la siembra, largo de panoja y número de ramificaciones por planta. Al estudiar la estabilidad de algunos caracteres cuantitativos en 14 líneas de quinua, Jacobsen et al. (1996) sugirieron que la selección para altura, tamaño de inflorescencia y estado de desarrollo podría ser realizado en etapas tempranas de la planta en un programa de

mejoramiento, posibilitando la identificación de genotipos con mayor potencial productivo, o mejor adaptados y tolerantes a factores de estrés.

### Mejoramiento en quinua

Para aumentar el potencial productivo de la quinua se hace necesario mejorar sus características favorables como cultivo de grano, para lo cual muchas investigaciones han sido desarrolladas en el ámbito del mejoramiento. Con el objetivo de alcanzar el éxito deseado es prioritario conocer a cabalidad su estructura reproductiva. Es así como Simmonds encontró en un estudio realizado en 1965 plantas de quinua con flores ginomonoicas y ginodioicas, y más tarde Rea (1969), reportó flores femeninas y hermafroditas en una misma inflorescencia. Diez años más tarde Gandarillas (1979b), mencionó que la quinua presenta flor perfecta, flor pistilada y flores androestériles, y que este tipo de flor se encuentra en diferentes plantas de una misma variedad o en diferentes partes de una misma inflorescencia.

La quinua es considerada una planta autógama con fecundación cruzada variable según cultivar (Simmonds, 1965; Wilson 1988; Gandarilla, 1979a; Lescano, 1994), por lo cual se aplican técnicas clásicas de fitomejoramiento recomendadas para plantas como el sorgo o el arroz. Ensayos realizados por Gandarillas (1979a), presentaron porcentajes variables de cruzamiento natural entre plantas de quinua que variaron desde 1,5% a una distancia de 20 m hasta 9,9% a 1 m de separación entre plantas. Del mismo modo Lescano (1994), ha reportado en quinua porcentajes de alogamia de un 5,78% y de autogamia de 94,22%.

Risi y Galwey (1984), describieron que los principales factores que influyen en el cruzamiento de flores de quinua son la proporción de flores femeninas y flores andro-estériles, la autoincompatibilidad y la velocidad del viento, además se debe agregar la presencia de flores pistiladas y flores protoginas. También otros factores que podrían influir son la temperatura y la presencia de insectos, afectando negativamente las temperaturas sobre 30 °C (Bonifacio et al., 2001).

### Métodos de selección para plantas autógamas

#### 1. Selección masal:

Actualmente existen diferentes técnicas de selección para plantas autógamas como por ejemplo: selección por pedigrí, método de descendencia uniseminal, método de selección masal y método de retrocruza (Whali, 1990).

El método de selección masal es derivado del que usaban los agricultores de los Andes para purificar una variedad o ecotipo, en el cual genotipos innecesarios son eliminados simplemente por descarte. Este método comprende los siguientes pasos:

- Se elige una mezcla de genotipos sobresalientes de una cierta localidad.
- Se siembra una parcela de 2.000 m<sup>2</sup>, y se aísla de otros genotipos en crecimiento por un mínimo de 50 m (o por siembra diferida), en hileras de 50 m de largo y separadas a 0,80 m. (50 m X 40 m). Se considera una distancia sobre hilera de 10 cm.
- Para la selección, el campo es dividido en sub-parcelas de 5 m lineales, y 8 m de ancho (= 10 líneas), dividiendo en un total de 50 sub-parcelas.
- En cada sub-parcela, las mejores 20 plantas se seleccionan (2 por línea). Las plantas se seleccionan de acuerdo a las características agronómicas deseadas (porte de planta, precocidad, rendimiento, resistencia a plagas y/o enfermedades, etc.).
- Las semillas de 1.000 plantas se mezclan, aquellas semillas pequeñas e inmaduras son descartadas. Las semillas resultantes son usadas para un primer ciclo de selección masal (SM1).
- El grupo de genotipos original y las semillas del primer año de la selección masal (SM1) son sembradas para su comparación y medición del progreso genético.
- Las semillas obtenidas de SM1 son usadas en un segundo ciclo (SM2). Repitiendo la comparación de los genotipos originales y ciclos sucesivos en parcelas de selección masal una al lado de la otra.
- Este procedimiento se aplica en varias generaciones hasta que el avance del mejoramiento genético no sea significativo de una generación a otra. De esta manera, se obtiene un grupo de genotipos con altos niveles de homocigocidad, considerando algún nivel mínimo de heterocigotos, debido a niveles variables de cruzamientos. Este método es altamente recomendado

para la región de los Andes debido a la gran variación climática, diversidad de suelo y presencia de plagas y enfermedades.

Este método es simple y fácil de practicar, debido a que ciertos genotipos de mejor resultado productivo pueden ser obtenidos directamente desde el terreno del agricultor, los que después de algunos años de selección, pueden ser usados o devueltos al agricultor (Jacobsen y Mujica, 2002).

#### Objetivos de la selección masal

- Purificar un cultivar mixto, seleccionando y propagando plantas visiblemente similares.
- Obtener un nuevo cultivar mejorando el comportamiento promedio de la población (Poehlman y Allen, 2003).

#### 2. Selección de líneas puras:

La selección de líneas puras (progenie que desciende únicamente por autopolinización de una sola planta homocigótica) es el procedimiento que consiste en aislar líneas puras a partir de una población mixta. Un cultivar obtenido mediante selección de líneas puras es más uniforme que un cultivar obtenido por selección masal, ya que todas las plantas de un cultivar tendrán el mismo genotipo. Esto es cierto suponiendo que la planta originalmente seleccionada sea homocigótica para todos los *loci*, una suposición que los fitomejoradores suelen hacer, pero que es una condición que rara vez se alcanza (si es que esto ocurre). La selección de líneas puras no genera un nuevo genotipo, por lo que el mejoramiento se limita a aislar el mejor genotipo presente en la población mixta. El nivel de cruzamiento natural variará con la especie cultivada pero rara vez excede del 1 al 2% en los cultivos autógamos. Es necesario que las plantas que se apartan del fenotipo ideal, resultantes de mutación o de cruzamiento natural se eliminan para mantener la pureza del cultivar. (Poehlman y Allen, 2003).

#### 3. Hibridación:

Los métodos de hibridación usados para quinua incluyen hibridación con selección masal, hibridación con selección por pedigrí, e hibridación con retro cruzamientos.

a) Hibridación con selección masal. Este método consiste en cruzar dos progenitores seleccionados para producir una combinación de características deseables. Las semillas de la F1 provenientes de la cruce son sembradas en un espacio suficiente para obtener semillas F2. Este proceso se repite hasta llegar a la F6, donde se seleccionan los individuos que poseen las características deseables de sus progenitores. Las plantas seleccionadas son sembradas en filas (sistema panoja surco), seguido de la selección entre familias de panojas en las filas, y entre las familias seleccionadas. Al siguiente año, las líneas seleccionadas son probadas, y las líneas sobresalientes son lanzadas como variedades. En la generación F6, la mayoría de las plantas serán homocigotas para la mayoría de los caracteres.

b) Hibridación con selección de pedigrí. Este método consiste en cruzar dos progenitores con características deseables. La F1 es sembrada en un área adecuada para obtener plantas F2 suficientes y permitir la identificación de los caracteres fenotípicos. En la F2, son seleccionadas las plantas sobresalientes que muestran las características fenológicas buscadas por la cruce. Las plantas seleccionadas son cultivadas en sistema panoja-surco para obtener F3. En esta generación, todas las líneas que no producen las características deseadas, son eliminadas. Entre las líneas seleccionadas, las plantas superiores son elegidas para ser sembradas en hileras, para que las líneas de cada familia identificada estén disponibles. En la F4, tanto la familia completa como las líneas de la familia son seleccionadas. Esto continúa en la F5, y en la F6 a medida que las líneas aumentan. Subsecuentemente, el testeo de las líneas se realiza en múltiples años y en varias localidades (Jacobsen y Mujica, 2002).

c) Hibridación con retrocruza: En este método primero se debe distinguir al progenitor recurrente el cual debe ser una buena variedad poseedora de casi todos los caracteres favorables excepto uno o dos que le faltan, y distinguir al progenitor donante que debe tener los caracteres que le faltan a la otra variedad. Se transfieren uno o pocos caracteres acondicionados por el mismo número de factores genéticos, suponiendo que el progenitor recurrente tenga buenas condiciones y solo le falten los caracteres del progenitor donante, se debe retrocruzar el F<sub>1</sub> de A x B y A, y seleccionar los caracteres deseables del donante en cada generación si este es dominante, si el donante es recesivo, se cultivará una población grande de cada retrocruza y se harán suficientes retrocruzas hasta lograr que algunas plantas sean heterocigotas para el factor recesivo que se desea transferir al padre recurrente y luego se seleccionarán en

la progenie autofecundada las plantas que lleven los caracteres del padre donante (Gandarillas, 1979a).

### Flujo de genes que existe entre los cultivos

El flujo de genes que existe entre un cultivo y sus parientes silvestres no siempre arroja resultados ventajosos. La hibridación natural entre estos tiene algunas consecuencias nocivas, entre las cuales se cuenta la transferencia de alelos de los cultivos “a especies de malezas para crear una maleza más resistente”. Si bien algunos alelos de los cultivos pueden representar un inconveniente en la naturaleza, otros pueden conferir una ventaja. Los ejemplos de una mayor resistencia de la maleza que ha surgido como resultado del flujo génico de los cultivos de la agricultura tradicional a sus parientes que son malezas, incluyen a muchos de los cultivos más importantes del mundo, por ejemplo, la remolacha azucarera, el mijo perla, el arroz y el centeno. En todos los casos, la evolución de la maleza ha ocasionado un costo considerable en términos de un incremento de las actividades de control (Ellstrand, 1995).

Tanto los cultivos como las malezas provienen de plantas silvestres, los cultivos sometidos por milenios a la selección de ciertas características como la autofertilidad, la eliminación del desgrane (caída de las semillas) y de la latencia, y cierto tipo de arquitectura de la planta al punto de que los cultivos se tornaron muy dependientes de la intervención de los humanos para su establecimiento y propagación. No es sorprendente que muchos cultivos, especialmente aquellos que existen como complejo cultivo-maleza-forma silvestre, como en el caso del arroz, caña de azúcar, avena, sorgo entre otros, puedan intercambiar genes cuando son simpátricos, y en condiciones apropiadas. Cabe mencionar que cinco de los 25 cultivos comestibles más sembrados poseen malezas emparentadas y sexualmente compatibles, de entre las 180 malezas que causan el 90% del daño económico a nivel mundial ya que al competir por el agua, luz, nutrientes y espacio, además de ocasionar daños como el exudado de sustancias tóxicas que afectan el cultivo, hospedan plagas y enfermedades, dificultando y reduciendo considerablemente la cosecha (Warwick y Stewart, 2005).

Se han planteado variadas hipótesis sobre los presuntos ancestros de la quinua. En 1979 Wilson y Heiser hacen referencia a que la quinua descendió a partir de tetraploides de *C. berlandieri* en Norte América, en tanto Jacobsen y Mujica (2002)

plantean que *C. hircinum* vendría a ser un ancestro cercano de la quinua, tanto por su similitud cromosómica (ambas especies tetraploides con  $2n=4X=36$  cromosomas), como fenotípica.

Entre las investigaciones realizadas con quinua y parientes silvestres, Wilson y Manhart (1993) investigaron el flujo de genes que existía entre *C. quinoa* y *C. berlandieri*. Se trabajó con *C. berlandieri* especie nativa de la flora norteamericana que se clasifica como maleza, la cual tiene una cruce compatible con quinua. Dentro de los análisis de isoenzimas de la población de *C. berlandieri*, las cuales se encontraban dentro y en la periferia de los campos de quinuas, al analizar factores que se combinaban como la fertilidad y la comparación entre híbridos y tipos parentales, se determinó que sobre el 30% de la progenie de las plantas silvestres que crecían en los campos de quinua eran híbridos. La alta incidencia del flujo interespecífico de genes desde la quinua a la maleza (*C. berlandieri*) parece ser el resultado del flujo asimétrico del polen a las plantas libres que viven en poblaciones de cultivos a alta densidad. El grado de hibridación observado en la maleza, combinado con heterosis y la fertilidad de los híbridos de la maleza de la cosecha  $F_1$ , sugiere que el cultivo anual repetido de quinua dentro de la gama de *C. berlandieri* del norte de América podría producir el cambio entre las poblaciones silvestres.

Este flujo de genes fue encontrado también por Fuentes *et al.* (2009) en quinuas del sur de Chile (región de Bío Bío y de la Araucanía). En general el estudio reveló que las poblaciones del norte (Región de Tarapacá y Atacama) y sur (Región de la Araucanía) compartieron el 21,3% de alelos involucrados, en relación a la mayor similitud genética entre quinuas del altiplano y quinuas del sur de Chile. Adicionalmente se encontró que las quinuas del sur de Chile presentaron un 50% de alelos únicos y las quinuas del norte (región de Tarapacá) un 28,6%. Con la información recopilada de las quinuas sureñas se planteó una nueva hipótesis con respecto a la diversidad genética de las quinuas del sur (Región de la Araucanía), estas estarían en continua hibridación con parientes silvestres que coexisten en campos del cultivo, específicamente *Chenopodium hircinum* Schard., la cual es considerada maleza y es un pariente silvestre de la quinua.

Espinoza (2009) realizó un estudio de las relaciones genéticas existentes en una población de *C. quinoa* del sur (Región de la Araucanía) de Chile y parientes silvestres del género *Chenopodium*, provenientes del mismo cultivo y diversas zonas del norte (Región de Tarapacá) de Chile. Se realizó el análisis a nivel de ADN con 20

marcadores de SSR y el espaciador intergénico del cloroplasto *psbA-trnH*. Los resultados obtenidos arrojaron tres grupos, donde el análisis de varianza molecular utilizando los métodos de agrupamiento UPGMA, Neighbor-joining, Minimum Evolution y Maximum Parsimony, todos con modelo de distancias de Jukes-Cantor coincidieron que la menor distancia media se encontró entre *C. quinoa* y *C. hircinum* con un valor de 0,025. Lo anterior avala la hipótesis propuesta por Jacobsen y Mujica (2002) y Fuentes *et al.* (2009) que *C. hircinum* es un potencial ancestro de la quinua y que las quinuas bajo condiciones de cultivo en el sur de Chile presentan un constante intercambio de información genética intra y/o inter específica.

### UNA PROPUESTA DE MEJORAMIENTO PARA EL ALTIPLANO CHILENO

La selección es un proceso de mejoramiento que consiste en el aprovechamiento de la variabilidad presente en el material genético de partida. El material base para la selección puede ser una variedad tradicional, una variedad mejorada en uso, una variedad antigua, una accesión de germoplasma o una variedad comprada en el mercado (Bonifacio *et al.* 2001). Es necesario por parte de los investigadores al iniciar un proceso de selección coleccionar y conservar el germoplasma existente lo que implica mantener a resguardo la variabilidad genética y con ello reducir los riesgos de erosión. Conservar el material genético del altiplano chileno es, por lo tanto, de suma importancia, debido a que los agricultores almacenan variedades, que ya no cultivan debido a factores productivos, no refrescando aquellas semillas almacenadas, aumentando la erosión genética.

#### Mejoramiento para aumentar potencial productivo

El bajo rendimiento de la quinua en el altiplano chileno registrado por Lanino (1977) que va desde 140 kg ha<sup>-1</sup> a 960 kg ha<sup>-1</sup> se contraponen con los datos registrados por Delatorre *et al.* (1990 a, b) en la Pampa del Tamarugal donde alcanzó rendimientos de 9000 kg ha<sup>-1</sup>, demostrando el potencial de la quinua como candidato para selección enfocada a aumentar el rendimiento.

#### Mejoramiento para generar líneas por contenido de saponina

Un estudio llevado a cabo por Ward (2000a) que consistió en la cruce de 4 cultivares de quinua con diferentes contenidos de saponinas (Amachuma, Tango,

Isluga y Baer) y 2 libres de saponinas o de grano dulce (Sajama y Sayama), demostró que el contenido de saponina en los granos es una característica cuantitativa que esta controlada por múltiples loci, además de considerarse como dominante. Debido a la naturaleza alotetraploide de la quinua, puede también ocurrir una heterocigosis fija en el loci que controla el contenido de saponina. La dominancia para elevada saponina en grano puede producir una respuesta más fuerte a la selección para niveles aumentados de saponina, que para niveles reducidos. La investigación de Ward (2000a) indicó que la selección por pedigrío no es un método eficiente para combinar baja saponina en el grano con madurez temprana en quinua, y los mejoradores podrían necesitar métodos alternativos para alcanzar este objetivo. Una posibilidad es el uso de plantas macho estériles citoplasmáticas como parentales para facilitar los cruzamientos controlados entre líneas con alta y baja saponina (Ward, 1998). Con ello también se visualiza el potencial de realizar mayores esfuerzos de investigación en la genética de cultivares existentes de quinua que poseen un bajo contenido de saponinas.

Por otra parte, el alelo *sp1* (asignado provisionalmente) que poseen las quinuas libres de saponina tiene numerosas ventajas para programas de mejoramiento, consistentes en introducir este alelo a líneas tempranas y de día neutro mediante técnicas de retrocruza convencional, más directo y rápido que tratar de manipular el contenido de saponina como una característica cuantitativa (Ward, 2000b).

Al respecto, investigaciones realizadas por Donoso *et al.*, (1997), en función del contenido de saponinas, demuestran que existen cultivares de quinua del altiplano chileno que poseen bajos y altos contenidos de saponinas, los cultivares seleccionados por alto contenido de saponinas, después de 2 ciclos incrementan su contenido de saponinas en un 50%. En tanto que los dulces mantienen su contenido. Estos mismos autores señalan que existe una correlación entre contenido de saponinas y días de germinación, a mayor contenido de saponina se incrementan los días de emergencia.

#### Mejoramiento para generar resistencia a estrés biótico

Es necesario crear genotipos aptos para el ataque de plagas y enfermedades debido a la baja en los rendimientos que ocasionan dichos ataques.

Los cultivos de grano como la quinua tienden a tener problemas significativos con hongos que se dispersan vía aérea. Simmonds (1991) sugirió que el orden de mayor a menor importancia económica debería ser la siguiente: hongos que se dispersan vía aérea > hongos que se dispersan vía suelo > virus > bacterias = nemátodos = insectos.

La enfermedad mas importante que afecta al cultivo de la quinua es el Mildiu, el cual es provocado por el hongo *Peronospora farinosa*. Los mayores daños de la enfermedad se presentan en las hojas, provocando la defoliación en la planta, entre más temprana es la infección, mayor es el grado de defoliación afectando el desarrollo de la planta y en el rendimiento (Danielsen y Ames, 2000), además de enanismo (infección sistémica), traduciéndose en la reducción del rendimiento entre el 10 al 30%. En ataques severos y en las fases fenológicas más críticas de la planta, la enfermedad puede provocar la pérdida total en caso de variedades susceptibles.

La resistencia al mildiu ha sido un objetivo prioritario en el mejoramiento genético de la quinua, por lo que el material genético de la quinua ha sido sometido a evaluación y selección en condiciones de campo. Los resultados obtenidos, si bien son alentadores con respecto a la resistencia al mildiu, en las accesiones de mayor resistencia se presenta ciclo largo, tamaño pequeño de grano y frecuentemente de color oscuro. Por tanto, este tipo de materiales no se puede emplear directamente para la selección de variedades resistentes aptas para el altiplano, más al contrario, estas requieren ser combinadas mediante cruzamientos dirigidos (Bonifacio, 1999).

El flujo de genes y la proximidad entre especies puede ser beneficiosa para mejorar el cultivo de la quinua. Ruas et al. (1999) postulan una posible introducción de algunos rasgos favorables como genes de resistencia al mildiu presente en *C. nuttalliae* que podrían ser introducidos al cultivo de la quinua. A su vez Bonifacio (1999) también propone el uso de especies silvestres como *C. hircinum*, *C. petiolare*, *C. album* y *C. ambrosoides* las cuales albergan genes de resistencia al mildiu.

La obtención de plantas mejoradas de cultivos Andinos consta de varios pasos, primero ubicación y clonación de genes útiles, por ejemplo de especies silvestres. Un pre-requisito básico para la transformación genética es la regeneración a partir de células, y otros tejidos de las plantas, actualmente esta capacidad existe para achira, oca, yacón, quinua, kiwicha, chirimoya y capulí. El mecanismo de

transformación implica usar vehículos para el transporte de los genes (vectores), siendo el más usado el plásmido de la bacteria del suelo *Agrobacterium tumefaciens*.

### **Mejoramiento para generar resistencia a estrés abiótico**

Se ha estudiado que los factores que inciden fuertemente en el rendimiento de los cultivos son los estreses que tienen directa relación con el clima, como son: la sequía, la salinidad de los suelos y las heladas. Para lograr rendimientos rentables es necesario seleccionar genotipos resistentes a las condiciones climáticas adversas que imperan en el altiplano chileno. En el caso de estrés por sequía existen estrategias de mejoramiento mediante selección en campo de genotipos sobresalientes, selección mediante condiciones de estrés controlado, selección mediante características de desarrollo de la planta tales como longitud, diámetro, peso seco y fresco de raíz; utilización de reservas del tallo; selección por medio de síntomas de estrés en la planta: enrollamiento de las hojas, secado de hojas, quemado del ápice de las hojas, temperatura de la canopia, estabilidad de la membrana celular y fluorescencia de la clorofila (Acquaah, 2007).

Para el caso de resistencia a heladas se ha probado que no es efectiva la selección de genotipos en campo debido a que el estrés provocado por las bajas temperaturas provoca muchos cambios en las plantas (incluyendo cambios morfológicos, bioquímicos y fisiológicos) por lo que se ha hecho necesaria la selección de genotipos tolerantes a bajas temperaturas en ambientes artificiales en los cuales se miden contenido de agua en la corona y en hojas con el objetivo de encontrar genotipos tolerantes a sequía (Acquaah, 2007).

Para seleccionar en bases a estrés por salinidad lo común es el chequeo de germoplasma con características de tolerancia a la salinidad, luego el genotipo seleccionado es usado como padre para transferir estas cualidades a cultivares deseados, seguido por la selección de recombinantes deseados de la población segregante (Acquaah, 2007).

### **Mejoramiento enfocado a la agroindustria de la quinua**

Es preponderante seleccionar cultivares adecuados para su uso agroindustrial ya que el inadecuado aprovechamiento de la materia prima en los países andinos, se ha traducido en una baja obtención de valor agregado y por ende baja

generación de empleo. Mujica *et al.* (2006) realizaron una investigación a 30 cultivares procedentes de Perú, Bolivia, Ecuador y Colombia con el objetivo de evaluar su potencial agroindustrial, determinando que los cultivares aptos para quinua perlada fueron Chullpi y Cheweca con 96% de rendimiento; para hojuelas: Ratuqui y Pasankalla con 5,4 y 5,2 mm de diámetro; para expandidos: 03-21-072RM e Ingapirca con 7,3 y 6,0 de índice de expansión; para harina: Salcedo-INIA y Amarilla Marangani con 85% de rendimiento; para fideos: Pasankalla y Chucapaca que no se pegan ni quiebran; para saponina: 03-21-072BB y Ayara con 0,58 y 0,49 % de saponina; para extruídos: Salcedo-INIA y ECU-405 que se gelatinizan en el menor tiempo; para colorantes: Amarilla de Marangani y Huariponcho; para néctares: Masal 389 y Pasankalla por estabilizarse en el menor tiempo (7 y 8 minutos); para granado: Pasankalla Sayaña por su mayor volumen expansivo (400 y 320 %); para germinado: Utusaya y Pandela por su mayor tamaño de radícula (21 mm).

Otra oportunidad para el mejoramiento y selección de la quinua se presenta al aprovechar su potencial como cultivo oleaginoso. Koziol (1993), demostró que el grano de quinua posee un 5,8% de aceite contenido mayor al del grano de maíz normal, además para maíz se tuvieron que implementar programas de mejoramiento especiales para lograr valores entre 6 y el 8%, los que cuales ya poseen ciertos cultivares de quinua.

El alto contenido de saponinas que poseen ciertos cultivares de quinua también puede ser aprovechado, debido a que es un potente insecticida natural que no muestra efectos adversos en animales ni en humanos (Basu and Rastogi 1967), este compuesto también posee propiedades antibióticas, fungistáticas y farmacológicas (Basu y Rastogi 1967; Agarwal y Rastogi 1974; Chandel y Rastogi 1980; Nonaka 1986), redireccionando los esfuerzos de mejoramiento con motivo de potenciar una mayor producción de saponinas en cultivares de quinua.

### **Biología molecular como herramienta para el mejoramiento de quinua**

Las respuestas de las plantas al medio ambiente se ven afectadas a varios niveles, y éstos eventualmente provocan la disminución o cese del crecimiento. Una vez ocurrida la percepción de las condiciones de estrés, las vías de transducción de señales se activan y provocan alteraciones, desde la expresión genética, medida por la abundancia de los mensajeros de genes particulares (ARNm), a los perfiles de

proteínas de las células, las actividades de las enzimas claves y en el flujo relativo a través y entre las distintas rutas metabólicas (Langridge *et al.*, 2006).

Los avances en biología molecular vegetal y en genómica se han basado en torno al uso de especies modelo. *Arabidopsis* ha sido la especie modelo pionera, pero más recientemente los recursos y la información sobre arroz y maíz han aumentado ostensiblemente. La primera secuencia genética completa (genoma) de una planta, *Arabidopsis*, obtenida el año 2000, y el genoma del arroz secuenciado el 2002, han sido cruciales para el éxito de estos modelos. En *Arabidopsis*, además se han obtenido poblaciones con genes etiquetados, poblaciones mutantes, y extensas bases de datos de micro-matrices, los cuales han proporcionado recursos para el descubrimiento de genes y el análisis funcional de ellos. La información de micro-matrices cubre una serie diversa de estreses, incluyendo frío, salinidad, calor, déficit de agua y tratamientos UV entre otros (The *Arabidopsis* Information Resource TAIR, 2009). Aunque existen varios ejemplos en donde se han utilizado los genes descubiertos en *Arabidopsis*, los cuales pueden ser utilizados directamente o a través de ortólogos para aumentar la tolerancia al estrés abiótico en cereales vía ingeniería genética, la validación clave de este enfoque sólo será revelada cuando las pruebas de campo, actualmente en curso en una gran cantidad de países, se hayan completado (Langridge *et al.*, 2006).

Una herramienta muy utilizada son los perfiles de transcripción, basados en el aislamiento y estudio de los genes expresados en una planta. Estimaciones del número de genes en cereales son muy similares a otros organismos complejos, por ejemplo en cebada van desde 30.000 a 50.000 genes (Zhang *et al.*, 2004). La complejidad aumenta al analizar especies poliploides como el trigo, que posee tres genomas. Análisis de expresión génica en trigo usando bases de datos con etiquetas de secuencias expresadas (ESTs), mostraron que los genes homólogos se puede expresar en un genoma, pero no se expresan en uno o en ambos de los genomas restantes (Mochida *et al.*, 2004). La expresión tejido-específica de los genes homólogos también puede cambiar, por ejemplo un gen de un genoma puede ser expresado en las raíces, mientras que los homólogos de ese gen se expresan en el tejido de la hoja. En tanto para quinua, se reportó el desarrollo de genotecas de ESTs con el fin de identificar polimorfismos de nucleótidos individuales (SNPs) en sus secuencias (Coles *et al.*, 2005). Un total de 424 clones de ADNc derivados de semillas inmaduras y tejidos florales fueron secuenciados y analizados por homología con secuencias de genes conocidos. 311 de los clones fueron identificados como homólogos de proteínas vegetales conocidas, 38 fueron homólogos a proteínas de

Arabidopsis con función desconocida y 75 no compartieron homología significativa con ninguna proteína en las bases de datos consultadas. Varios de los ESTs anotados se expresaron relativamente alto y mostraron funciones putativas relacionadas con la defensa de la planta (Coles et al., 2005).

Otras técnicas recientes van más allá de la determinación de cuáles son los genes de una especie que se están expresando en una determinada condición o en un tejido específico, e incluyen el desarrollo de nuevas disciplinas como la proteómica y metabolómica. La proteómica posibilita diferenciar e identificar un gran número de proteínas de los tejidos definidos de la especie en estudio y revela el control post-traducciona sobre la actividad de las enzimas. Por ejemplo, se estudiaron hojas de trigo en donde se resolvieron 541 proteínas de las cuales 55 fueron secuenciadas (Bahman et al., 2004). Un estudio de proteómica en respuesta a sequía y la sal en plantas de arroz, encontró que alrededor de 3.000 proteínas podían ser detectadas y más de 1.000 podían cuantificarse (Salekdeh et al., 2002). El mismo estudio determinó 42 proteínas que cambiaron en abundancia o en la posición en la respuesta.

Similarmente, la metabolómica puede revelar cambios en los flujos de metabolitos, que son controladas por cambios menores dentro de la expresión génica medidos utilizando transcriptómica y/o análisis proteómico. El cambio metabólico es una característica importante de la modificación genética de plantas y las interacciones con los agentes patógenos, plagas, y su entorno, ya que puede proporcionar información valiosa sobre los mecanismos de respuesta al estrés (Allwood et al., 2008). Existen varios reportes y revisiones que dan cuenta de lo versátil y poderosa que es esta herramienta, contándose ejemplos en arroz, en donde se cuantificaron 88 de los principales metabolitos a partir de hojas de arroz, los cuales incluyeron compuestos relacionados al metabolismo de azúcares y aminoácidos, por lo tanto este tipo de análisis deberían ser de utilidad para evaluar las respuestas al estrés (Sato et al., 2004). Es este último campo en donde se cuenta con mayores reportes, incluyéndose investigaciones en respuesta a la deficiencia de nutrientes como el azufre (Hoefgen et al., 2008), toxicidad por boro (Roessner et al., 2006), o bien la caracterización de los cambios en respuesta a sequía (Urano et al., 2009, Shulaev et al., 2008).

Los ejemplos anteriores ponen de relieve que a pesar de los avances recientes y algunos casos exitosos de fitomejoramiento molecular, uno de los grandes retos actuales en biología vegetal sigue siendo la identificación de las combinaciones

de genes que conducen a la mejora de los cultivos importantes. El enfoque más eficaz para acelerar estas iniciativas es mejorar la integración de las disciplinas de investigación y el conocimiento de la organización genómica y la función de los genes, una sólida base en métodos estadísticos para estimar los efectos genéticos, sólida formación en biología vegetal, la combinación de herramientas de biología molecular y genómica funcional, y de prácticas de mejoramiento basadas en terreno, con la capacidad de manejar grandes bases de datos de diverso tipo (Moose y Mumm, 2008).

### 1. *Mejoramiento convencional apoyado por marcadores moleculares*

Un trabajo realizado por Fuentes (2008) que comprendió la selección masal de germoplasma apoyada por marcadores RAPDs en la localidad de Ancovinto, comuna de Colchane entre los años 2004 a 2007 (tres ciclo de selección), que se inició con la colecta de germoplasma separándolo en dos líneas promisorias amarillas y rojas (por color de panoja) y seleccionando características deseables por los agricultores (altura de planta, forma de panoja, color de grano, y rendimiento), dio como resultado avances en características como altura de planta aumentando de 89,22 y 97,16 a 100,28 cm para accesiones amarillas y rojas; el diámetro de grano aumentó de 2,31 y 2,23 mm a 2,38 y 2,33 mm para accesiones amarillas y rojas respectivamente; el contenido de saponinas permaneció estable en accesiones amarillas con valores que fluctuaron entre los 1,71 y 1,74 mg g<sup>-1</sup>, en cambio para accesiones rojas el contenido disminuyó de 2,17 a 1,75 mg g<sup>-1</sup>, demostrando la efectividad de este método para selección de germoplasma, aplicable tanto para seleccionar por características morfológicas y químicas como para características nutricionales en futuros trabajos.

### 2. *Loci de características cuantitativas (QTLs) y Selección asistida por marcadores (MAS)*

Un QTL es un lugar cromosómico donde se considera que existe una probabilidad razonable que alelos funcionalmente diferentes segreguen y causen efectos significativos en una característica cuantitativa deseable (Slater et al., 2008). El análisis de QTLs se aplica a un sin número de objetivos que van desde encontrar características deseables para tolerar sequía (Tuberosa et al., 2002; Xu-Sheng et al., 2005; Ibrahim et al., 2005), controlar días a floración (Koester et al., 1993) como para potenciar características de rendimiento (Semel et al. 2006) y mejorar cualidades nutricionales de los cultivos (Wu et al., 2002). De la mano de esta técnica está lo que se denomina como selección asistida por marcadores (MAS) en la cual se buscan

marcadores moleculares (SNPs, SSRs o AFLPs) que se encuentren cercanos a un QTL, estos marcadores pueden estar cerca del gen de interés denominándose marcadores ligados, los cuales no son parte del ADN del gen de interés, otro tipo de marcadores son los que forman parte del gen de interés denominados marcadores directos los cuales son fáciles de trabajar pero difíciles de encontrar. La identificación de estos marcadores asegura una selección eficaz y eficiente en la detección de plantas con genotipos deseables (Zeller y Hessler, 2005).

## CONCLUSIONES

Es indudable la enorme variabilidad genotípica, existente en el altiplano chileno, que debe mantenerse a resguardo, para lo cual es preciso implementar técnicas de conservación de germoplasma tanto *ex situ* como *in situ* con motivo de preservar y estudiar esta variabilidad, y así iniciar procesos de selección para posteriormente obtener variedades mejoradas.

Es importante unir el conocimiento ancestral y tradicional con técnicas moleculares que permitan acortar el tiempo en la generación de variedades. Es fundamental la participación y compromiso del agricultor y la comunidad para llegar a un consenso con el investigador en los criterios de selección con el objeto de lograr exitosamente la generación de nuevas variedades mejoradas.

Al finalizar el proceso de selección, es necesario generar una restitución en la cual todo el conocimiento recopilado es devuelto a la comunidad en forma de presentaciones orales, material fotográfica y bibliográfica, el cual debe estar disponible para toda la comunidad que fue objeto de la investigación.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer los valiosos aportes recibidos durante el proceso de edición. Asimismo las investigaciones en quinua en el laboratorio de AZ-S cuentan con financiamiento de los proyectos ICGEB-TWAS (CRP.PB/CHI06-01), IMAS (ANR 07 BDIV 016-01), IRSES (PIRSES-GA-2008-230862) y BioTecZA (06FC01IBC-71).

## BIBLIOGRAFÍA

ACQUAAH G. 2007. Principles of plant genetics and breeding. Primera edición. Blackwell publishing. Oxford. United Kingdom. 569 pp.

AGARWAL S. K. & R. P. RASTOGI. 1974. Triterpenoid saponins and their genins. *Phytochemistry* 13:2623-2645.

ALLWOOD JW, DI ELLIS & R GOODACRE. 2008. Metabolomic technologies and their application to the study of plants and plant–host interactions. *Physiologia Plantarum* 132: 117–135.

ALVAREZ, C. A. 1993. Evaluación de Técnicas de Hibridación en el Mejoramiento Genético de la Quinua (*Chenopodium quinoa* Willd). Tesis Maestría UNAL. Lima. Perú.

BAHRMAN N, NEGRONI L, JAMINON O, et al. 2004. Wheat leaf proteome analysis using sequence data of proteins separated by two-dimensional electrophoresis. *Proteomics* 4: 2672–84

BASU N. & R. P. RASTOGI. 1967. Triterpenoid saponins and sapogenins. *Phytochemistry* 6:1249-1270.

BHARGAVA A., S. SHUKLA & D. OHRI. 2005. *Chenopodium quinoa* – An Indian perspective. *Industrial Crops and Products*, 23: 73 – 87.

BONIFACIO A. 1999. Resistencia de la quinua al mildiu. Memorias-primer taller internacional en quinua: recursos genéticos y sistemas de producción. Disponible en: <http://www.rlc.fao.org/es/agricultura/produ/cdrom/contenido/libro14/home14.htm>

BONIFACIO, A., A. MUJICA, A. ÁLVAREZ & W. ROCA. 2001. Quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) Ancestral cultivo andino, Alimento del presente y futuro. Capítulo VI. Mejoramiento genético, germoplasma y producción de semilla. CD ROM cultivos andinos 1.0. Disponible en: <http://www.rlc.fao.org/prior/segalim/prodalim/prodveg/cdrom/contenido/libro03/home03.htm>.

CAREVIC, A. 1997. Recuperación o Pérdida de la Quinoa en la Provincia de Iquique. En: II Seminario de Cultivos andinos. CORASEDE, Calama. Antofagasta, Chile.

CHANDEL R. S. & R. P. RASTOGI. 1980. Triterpenoid saponins and sapogenins: 1973-1978. *Phytochemistry* 19:1889-1908.

CHÁVEZ A. 1993. Mejoramiento de plantas 1. 2a Ed. México. Trillas. 136 p.

CHRISTENSEN S. A., PRATT D. B., PRATT C., STEVENS M. R., JELLEN E. N. & COLEMAN C. E. 2007. Assessment of genetic diversity in the USDA and CIP-FAO international nursery collections of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) using microsatellite markers. *Plant. Genet. Res.* 5, 82-95.

CIRF, 1981. Descriptores de Quinoa. División de Producción y Protección Vegetal. Organización para la Agricultura y Alimentación de la Naciones Unidas. Roma. Italia. 18pp.

COLES ND, CE COLEMAN, SA CHRISTENSEN, EN JELLEN, MR STEVENS, A BONIFACIO, JA ROJAS-BELTRAN, DJ FAIRBANKS & PJ MAUGHAN. 2005. Development and use of an expressed sequenced tag library in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) for the discovery of single nucleotide polymorphisms. *Plant Science* 168 (2): 439-447

DANIELSEN S & T. AMES. 2000. El mildiu (*Peronospora farinosa*) de la quinoa (*Chenopodium quinoa*) en la zona andina: Manual práctico para el estudio de la enfermedad y el patógeno. Centro internacional de la papa. 32pp.

DELATORRE J., J. ARENAS & I. LANINO. 1990a. Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) una alternativa para las zonas áridas y semiáridas. En anales: I Conferencia Internacional Sobre Cultivos Promisorios para zonas áridas y semiáridas. Paraguay.

DELATORRE J., J. ARENAS & I. LANINO. 1990b. Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.), una alternativa para zonas áridas y semiáridas. Documento de investigación. N1 18. Área Agrícola; Universidad Arturo Prat. Iquique. Chile.

DELATORRE J., J. ARENAS & H. CAMPOS. 1995. Comparación morfológica de nueve ecotipos de Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd) recolectado en el altiplano de

la Provincia de Iquique. En: Revista de Agricultura del Desierto, Universidad Arturo Prat No 1. Iquique, Chile.

DELFINO I. 2008 Determinación de la tolerancia a las bajas temperaturas en dos selecciones de quinoa. Tesis para optar al Título de Ingeniero Agrónomo. Universidad Arturo Prat. Iquique. Chile. 120 pp.

DONOSO, P., J. DELATORRE & L. CONCHA. 1997. Selección de quinoa de menor altura por su contenido de saponinas. Congreso Internacional de Agricultura para Zonas Áridas.

ELLSTRAND, N. 1995. Evaluación de los riesgos del flujo transgénico de los cultivos a las especies silvestres. México. CIMMYT. 86-89 pp.

ESPINOZA, P. 2009. Determinación de las relaciones genéticas entre *Chenopodium quinoa* Willd. Del sur de Chile y parientes silvestres del género *Chenopodium*. Tesis para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Universidad Arturo Prat. 80pp.

FRANCO, T. L. & R. HIDALGO. 2003. Análisis Estadístico de Datos de Caracterización Morfológica de Recursos Fitogenéticos. Boletín técnico no. 8, Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI), Cali, Colombia. 89 pp.

FUENTES F. 2008. Mejoramiento de la quinoa. Capítulo VIII. Revista Agricultura del Desierto N°4: Cultivo de la Quinoa. Delatorre J., A. Salinas, M. Sanchez. Universidad Arturo Prat. Iquique. Chile. 111 pp.

FUENTES, F; MARTINEZ, E; HINRICHSEN, P; JELLEN, E & MAUGHAN, P. 2009. Assessment of genetic diversity patterns in Chilean quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) germplasm using multiplex fluorescent microsatellite markers. *Conserv Genet* 10: 369-377.

GANDARILLAS, H. 1979 a. Mejoramiento genético. In: Quinoa y Kanihua, Cultivos Andinos. M.E. Tapia et al. (Ed.). IICA, Bogotá, Colombia. pp. 65-82.

GANDARILLAS, H. 1979 b. Investigaciones Agrícolas, Universo. La Paz, Bolivia. Boletín Experimental No.34. 35 pp.

HOEFGEN R, NIKIFOROVA VJ. 2008. Metabolomics integrated with transcriptomics: assessing systems response to sulfur-deficiency stress. *Physiol Plant*, 132:190-198.

IBRAHIM S., A. SCHUBERT, K. PILLEN & J. LÉON. 2005. QTL analysis of drought tolerance for yield and some drought-related traits in two advanced backcross populations of spring wheat. *Spezieller Pflanzenbau und pflanzenzuchtung*. Universität bonn. 1 pp. Disponible en [www.ipf.uni-bonn.de/IbrahimE2005.pdf](http://www.ipf.uni-bonn.de/IbrahimE2005.pdf). Visitado el 27 de julio del 2009.

JACOBSEN, S. E., A. MUJICA. 2002. Genetic resources and breeding of the Andean grain crop quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Plant genetic resources Newsletter*. N° 130:54-61.

JACOBSEN, S.E., HILL, J. & STOLEN, O. 1996. Stability of quantitative traits in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Theo. Appl. Gen.* 93 (1-2), 110-116.

KOESTER R. P., P. H. SISCO & C. W. STUBER. (1993) Identification of Quantitative Trait Loci Controlling Days to Flowering and Plant Height in Two Near Isogenic Lines of Maize. *Crop Science* 33:1209-1216.

KOZIOL M. J. 1993. Quinoa: A potential new oil crop. p. 328-336. In: J. Janick and J.E. Simon (eds.), *New crops*. Wiley, New York. Disponible en <http://www.hort.purdue.edu/newcrop/proceedings1993/v2-328.html#Saponins>. Visitada el 30 de Julio del 2009.

LANGRIDGE P, N PALTRIDGE & G FINCHER. 2006. Functional genomics of abiotic stress tolerance in cereals. *Briefings in Functional Genomics and Proteomics* 4(4): 343-354.

LANINO I. 1977. Antecedentes de las explotaciones agrícolas en Isluga; Altiplanos de la provincia de Iquique. Universidad del Norte. Iquique. Chile. 1977.

LESCANO, J.L. 1994. Genética y mejoramiento de cultivos andinos. Programa Interinstitucional de waru waru, Puno, Perú. 459 pp.

MAUGHAN P. J. , KOLANO B. A., MALUSZYNSKA J., COLES N. D., BONIFACIO A., ROJAS J., COLEMAN C. E., STEVENS M. R., FAIRBANKS D. J., PARKINSON S. E. &

JELLEN E. N. 2006. Molecular and Cytological Characterization of Ribosomal DNAs in *Chenopodium quinoa* and *Chenopodium berlandieri*. *Genome* 49: 825-839

MOCHIDA K, YAMAZAKI Y & OGIHARA Y. 2004. Discrimination of homologous gene expression in hexaploid wheat by SNP analysis of contigs grouped from a large number of expressed sequence tags. *Mol Genet Genom* 270: 371-7.

MOOSE S.P. & R.H. MUMM. 2008. Molecular Plant Breeding as the Foundation for 21st Century Crop Improvement. *Plant Physiology* 147: 969-977

MUJICA A., S. JACOBSEN, J. IZQUIERDO & W. ROCA. 2003. Potencialidades de los cultivos Andinos menos estudiados para su adecuado aprovechamiento mediante la biotecnología. *Revista Centro Internacional de la Papa*. 12, 155-158.

MUJICA, A. 2005. Descriptores para la caracterización del cultivo de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.): En: Manual para caracterización *In situ* de cultivos nativos: Conceptos y Procedimientos. Ministerio de Agricultura, INIA, Fondo Mundial del Medio Ambiente-FMAM, Cooperación Italiana y PNUD. Lima, Perú. pp.90-105.

MUJICA A., R. ORTIZ, A. BONIFACIO, R. SARAVIA, G. CORREDOR, A. ROMERO, M. MARCA, L. FERNANDEZ & S. JACOBSEN. 2006. Selección de cultivares de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) por su uso agroindustrial. Libro de resúmenes de XII Congreso Internacional de cultivos andinos. Quito. Ecuador. 152 pp.

NONAKA, M. 1986. Variable sensitivity of *Trichoderma viride* to *Medicago sativa* saponins. *Phytochemistry* 25:73-75.

POEHLMAN, J. & D. ALLEN. 2003. Mejoramiento genético de las cosechas. Editorial Limusa. México. 511pp.

REA, J. 1969. Biología floral de la quinua (*Chenopodium quinoa*). *Turrialba* 19:91-96.

RISI J. & N.W GALWEY. 1984. The *Chenopodium* grains of the Andes: Inca crops for modern agriculture. In: *Advances in applied biology*. T.H. Coaker (De.). 10:145-216  
ROESSNER U, PATTERSON JH, FORBES MG, FINCHER GB, LANGRIDGE P & BACIC A. 2006. An investigation of boron toxicity in barley using metabolomics. *Plant Physiol*. 142, 1087-1101.

RUAS P., A. BONIFACIO, C. RUAS, D. FAIRBANKS & W. ANDERSEN. 1999. Genetic relationship among 19 accessions of six species of *Chenopodium* L., by random amplified polymorphic DNA fragments (RAPD). *Euphytica* 105: 25-32.

SALEKDEH GH, SIOPONGCO J, WADE LJ, et al. 2002. A proteomic approach to analyzing drought- and salt-responsiveness in rice. *Field Crops Res* 76:199–219

SANCHEZ M., P. ESPINOZA, D. BAZILE, I. DELFINO & J.DELATORRE. 2009. Estudio de la diversidad genética de quinoa en el norte de Chile. Datos no publicados proyecto IMAS.

SATO S, SOGA T, NISHIOKA T, et al. 2004. Simultaneous determination of the main metabolites in rice leaves using capillary electrophoresis mass spectrometry and capillary electrophoresis diode array detection. *Plant J* 40: 151–63

SEMEL Y., J NISSENBAUM, N. MENDA, M. ZINDER, U. KRIEGER, N. ISSMAN, T. PLEBAN, Z. LIPPMAN, A. GUR & D. ZAMIR. 2006. Overdominant quantitative trait loci for yield and fitness in tomato. *PNAS* vol. 103, no. 35: 12981–12986.

SHULAEV V, G MILLER & R MITTLER. 2008. Metabolomics for plant stress response. *Physiologia Plantarum* 132: 199–208.

SIMMONDS, N. W. 1965. The grain chenopods of the tropical American highlands. *Econ. Bot.* 19:223-235.

SIMMONDS N. W. 1991. Genetics of horizontal resistance to diseases of crops. *Biol. Rev.* 66: 189 – 241

SLATER A, N. W. SCOTT & M. R. FOWLER. 2008. *Plant biotechnology the genetic manipulation of plants*. Segunda edición. Oxford University Press. Nueva York. EEUU. 376 pp.

The Arabidopsis Information Resource (TAIR), <http://www.arabidopsis.org/>. Carnegie, Inst, Washington [31 August 2009, date last accessed].

TAPIA, 1976 ????

TUBEROSA, R. S. SALVI, M. C. SANGUINETI, P. LANDI, M. MACCAFERRI & S. CONTI. 2002. Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: case Studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. *Annals of Botany* 89: 941-963.

URANO K, K MARUYAMA, Y OGATA, Y MORISHITA, M TAKEDA, N SAKURAI, H SUZUKI, K SAITO, D SHIBATA, M KOBAYASHI, K YAMAGUCHI-SHINOZAKI & K SHINOZAKI. 2009. Characterization of the ABA-regulated global responses to dehydration in Arabidopsis by metabolomics. *Plant Journal* 57: 1065–1078

WAHLI, C. 1990. La Quinoa: hacia su cultivo comercial. Latinreco S.A. Quito, Ecuador. 206 pp.

WARD S.M. 1998. A new source of restorable cytoplasmic male sterility in quinoa. *Euphytica* 101: 157-163.

WARD S.M. 2000a. Response to selection for reduced grain saponin content in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Field Crops Research* 68 (2) pp. 157-163.

WARD S. M. 2000b. A recessive allele inhibiting saponin synthesis in two lines of Bolivian Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Euphytica* 116: 11-16

WARWICK, S.I. & STEWART, C.N.Jr. 2005. Crops come from wild plants – How domestication, transgenes, and linkage together shape fertility. Pages 9-30 in J. Gressel, ed. *Crop fertility and volunteerism*. Boca Raton: CRC Press, Taylor and Francis Group.

WILSON H.W., HEISER C.B. 1979. The origin and evolutionary relationships of 'huauzontle' (*Chenopodium nuttalliae* Safford), domesticated chenopod of Mexico. *American Journal of Botany* 66:198-206.

WILSON, H & MANHART, J. 1993. Crop/weed gene flow: *Chenopodium quinoa* Willd. and *C. berlandieri* Moq. *Theor Appl Genet* 86: 642-648.

WILSON, H. D. 1988. Quinoa biosystematics I: Domesticated populations. *Econ. Bot.* 42: 461 – 477.

WU R., X-Y LOU, C-X. MA X. WANG, B. LARKINS & G. CASELLA. 2002. An improved genetic model generates high resolution mapping of QTL for protein quality in maize endosperm. PNAS vol. 99, no. 17, 11281–11286. Disponible en [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073.pnas.112345699](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073.pnas.112345699).

XU - SHENG W., J. ZHU, L. MANSUETO & R. BRUSKIEWICH. 2004. Identification of candidate genes for drought stress tolerance in rice by the integration of a genetic (QTL) map with the rice genome physical map.

ZALABATA L. (2003). Control sobre el territorio, la biodiversidad y las investigaciones en territorios indígenas de la Sierra Nevada de Santa Marta. Revista Semillas, N° 19. 4p.

ZELLER M. & K. HESSLER. 2005. From Mendel to markers: Impact of molecular technologies on animal, plant, and human genetics. Office of Biotechnology. ISU Extension. Iowa State University. EEUU. 228 pp. Disponible en <http://www.biotech.iastate.edu/publications/mendel/>

ZHANG HN, SREENIVASULU N, WESCHKE W, et al. 2004. Large-scale analysis of the barley transcriptome based on expressed sequence tags. Plant J 40: 276-290.

**Cuadro 1: Listado de entradas de semillas de quinua.**

LUGAR	CARACTERÍSTICAS
1.- ESCAPIÑA	HABE (SIN COLOR)
2.-PISIGA-CENTRO	K'UELLO (AMARILLA)
3.- COTASAYA	VILACANYA (ROJO)
4.- ESCAPIÑA	CH'ALE (VARIOS COLORES)
5.- PISIGA-CENTRO	CH'ALE (VARIOS COLORES)
6.- ESCAPIÑA	OCHACHINO (MORADO)
7.- PISIGA-CHOQUE	ANK'O (BLANCO)
8.- PISIGA CHOQUE	K'UELLO (AMARILLO)
9.- COTASAYA	CH'ALE (VARIOS COLORES)

[Fuente: Delatorre et al. 1995]]