

## EFFECTOS DE LA RADIACIÓN ULTRAVIOLETA B (UV-B) SOBRE DIFERENTES VARIEDADES DE QUINOA: II.- EFECTOS SOBRE LA SÍNTESIS DE PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS, PROTECTORES Y AZÚCARES SOLUBLES EN CONDICIONES CONTROLADAS

F. E. PRADO<sup>1</sup>, M. L. PEREZ<sup>1</sup> y J. A. GONZÁLEZ<sup>2</sup>

**Resumen:** Se describen los efectos de la UV-B sobre la síntesis de pigmentos fotosintéticos (clorofila total, clorofila a, clorofila b, carotenoides), protectores (compuestos absorbentes de UV-B) y azúcares solubles (glucosa, fructosa y sacarosa) en cinco variedades de quinoa de diferentes orígenes geográficos. En general, se demuestra que las variedades reaccionan desplegando diferentes estrategias para protegerse de la radiación UV-B. Estas estrategias pueden ser de tipo morfológico, fisiológico y/o bioquímico. Una respuesta común, observada en las cinco variedades fue el incremento en el contenido de compuestos absorbentes de UV-B, lo que puede interpretarse como un "escudo químico" de protección para el aparato fotosintético frente al exceso de energía proveniente de la radiación que se aplica a las plantas.

**Palabras clave:** Radiación UV-B, pigmentos fotosintéticos y protectores, azúcares solubles, adaptaciones, quinoa.

**Summary:** Effects of B ultraviolet radiation (UV-B) on different varieties of Quinoa. II. Effects on the synthesis of photosynthetic and protective pigments and soluble sugars under controlled conditions. The effects of UV-B radiation on photosynthetic (total chlorophyll, chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoids) and protective (UV-B absorbing compounds) pigments, and soluble sugars (glucose, fructose and sucrose) in five quinoa varieties from different geographic origin are described. In general, it was demonstrated that varieties react by displaying different strategies to protect themselves against UV-B radiation. These strategies can be either morphological, physiological and/or biochemical type. A common response observed in the five varieties was the increase of UV-B absorbing compound content, which can be assumed as a protection, as a "chemical shield" to protect photosynthetic apparatus against the excess of energy that came from the radiation applied on plants.

**Key words:** UV-B radiation, photosynthetic and protective pigments, soluble sugars, adaptations, quinoa.

## INTRODUCCIÓN

Los efectos de la radiación UV-B sobre las plantas dependen de la sensibilidad de la especie, tiempo de exposición e intensidad de la radiación recibida. La sensibilidad está relacionada con el lugar donde la especie se desarrolla y se espera que aquellas que habitan en zonas de media y alta montaña sean más

tolerantes a este tipo de radiación. También en este caso influye la latitud puesto que la radiación solar que llega a la Tierra cambia con la misma. Los efectos de la UV-B sobre las plantas fueron clasificados por Rozema *et al.* (1997) en dos tipos: a) directos y b) indirectos. Entre los primeros se encuentran aquellos relacionados con el crecimiento, la asimilación fotosintética, la división celular y el desarrollo, entre otros. En el caso de los indirectos, los mismos se manifiestan preponderantemente a nivel metabólico (síntesis de metabolitos secundarios). Dado que la quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) es una especie originaria de la región andina (alrededores del Lago Titicaca en Bolivia y Perú), con altitudes

<sup>1</sup> Facultad de Cs. Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán, Cátedra de Fisiología Vegetal, Miguel 205, (4000) Tucumán, Argentina.

<sup>2</sup> Fundación Miguel Lillo, Instituto de Ecología, Miguel Lillo 251, (4000) Tucumán, Argentina.

promedio de aproximadamente 3500 m snm, se espera que la misma haya desarrollado mecanismos de protección frente a la elevada radiación UV-B que incide sobre dicha región. Sin embargo, también es necesario remarcar que la sensibilidad de la quinoa a la radiación UV-B y solar en general, varía entre las variedades como fuera demostrado por Palenque *et al.* (1997) y González *et al.* (2009). La sensibilidad diferencial a la radiación UV-B de distintas variedades dentro de una misma especie también fue observada en trigo (*Triticum aestivum*) (Pinto *et al.*, 2000), *Avena fatua* y *Setaria viridis* (Zuk-Golaszewska *et al.*, 2003). Teniendo en cuenta que la quinoa comprende variedades adaptadas a diversos pisos altitudinales, nuestro grupo utilizó esta especie para estudiar el efecto de la radiación UV-B a nivel morfológico (Pérez, *et al.*, 2015) y fisiológico. Con relación a este último punto, en el presente trabajo se planteó como objetivo estudiar el efecto de la radiación UV-B artificial sobre la síntesis de pigmentos fotosintéticos (clorofila y carotenoides), protectores (compuestos absorbentes de UV) y azúcares solubles (glucosa, fructosa y sacarosa) en 5 variedades de quinoa originarias de dos pisos altitudinales diferentes.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material Vegetal

Se utilizaron plantas provenientes de semillas de 5 variedades de quinoa, 4 originarias del altiplano Peruano-Boliviano (3.500-3.700 m snm): CICA y Kancolla (Perú), Ratuqui y Robura (Bolivia) y una originaria de Chile con hábitat de crecimiento a nivel del mar (Faro Roja), que fueron irradiadas con radiación UV-B artificial. El cultivo se llevó a cabo en condiciones controladas de temperatura, iluminación y humedad relativa. La intensidad de radiación UV-B aplicada fue de 7,5 W m<sup>-2</sup> diario (a nivel de follaje) durante 17 días consecutivos (Pérez *et al.*, 2015). La dosis aplicada fue equivalente a la irradiancia diaria de UV-B solar que incide sobre San Miguel de Tucumán en un día soleado de verano (González, resultados no publicados). A los 71 días de iniciado el cultivo, se cosecharon las plantas y se separaron las hojas completamente desarrolladas, sanas y sin signos de clorosis y/o alteraciones morfológicas. Las hojas colectadas se utilizaron para las determinaciones químicas.

### Pigmentos fotosintéticos (clorofila y carotenoides)

Para la extracción de clorofila y carotenoides se siguió la técnica descrita por Chappelle *et al.* (1992) con algunas modificaciones. Esencialmente consiste en colocar el tejido (3 discos de 3 mm de diámetro, extraídos del primer par de hojas verdaderas) en 2 ml de dimetilsulfóxido (DMSO) durante 12 h en estufa a 45 °C. Luego de transcurrido ese tiempo, se procede a la lectura de las absorbancias a 665, 649 y 480 nm en un espectrofotómetro UV-visible (Hitachi U-2800, Japan). Para el cálculo de los contenidos de pigmentos se utilizaron las ecuaciones de Wellburn (1994):

$$\text{Clorofila } a \text{ (}\mu\text{g ml}^{-1}\text{)} = (12,19 \times A_{665}) - (3,45 \times A_{649})$$

$$\text{Clorofila } b \text{ (}\mu\text{g ml}^{-1}\text{)} = (21,99 \times A_{649}) - (5,32 \times A_{665})$$

$$\text{Clorofila total (}\mu\text{g ml}^{-1}\text{)} = \text{Cl } a + \text{Cl } b$$

$$\text{Carotenoides (}\mu\text{g ml}^{-1}\text{)} = (1000 \times A_{480} - 2,14 \times \text{Cl } a - 70,16 \times \text{Cl } b) / 220$$

El contenido de clorofila y carotenoides se expresó en mg g<sup>-1</sup> PS.

### Pigmentos absorbentes de UV-B

La extracción se realizó a partir del primer par de hojas verdaderas (2 discos de 3 mm de diámetro) con 2 ml de metanol:ácido clorhídrico: agua (79:1:20) durante 12 h en estufa a 45 °C (Mireki & Teramura, 1984). Luego de transcurrido ese tiempo se realizó la lectura de la absorbancia a 305 nm en un espectrofotómetro UV-visible (Hitachi U-2800, Japan).

### Azúcares solubles

Para la extracción de los azúcares solubles se siguió la técnica de Prado *et al.* (1998). Se homogeneizó aproximadamente 1 g PF de hojas en un mortero de porcelana frío con 2 ml de etanol 80%. El homogenato resultante se calentó 10 min a 75 °C y se centrifugó a 3500 rpm durante 5 min. Se recogió el sobrenadante y el precipitado obtenido se extrajo nuevamente con 2 ml de etanol 80%, repitiéndose el procedimiento anterior. El sobrenadante total obtenido se evaporó a sequedad en un vidrio de reloj bajo una corriente de aire caliente a fin de eliminar el alcohol. El residuo resultante se resuspendió en 1,5 ml de agua destilada. Una alícuota del extracto (0,5 ml) se desaló por pasaje a través de una columna (0,5 cm x 3 cm) de intercambio iónico (Amberlite MB-3). El volumen

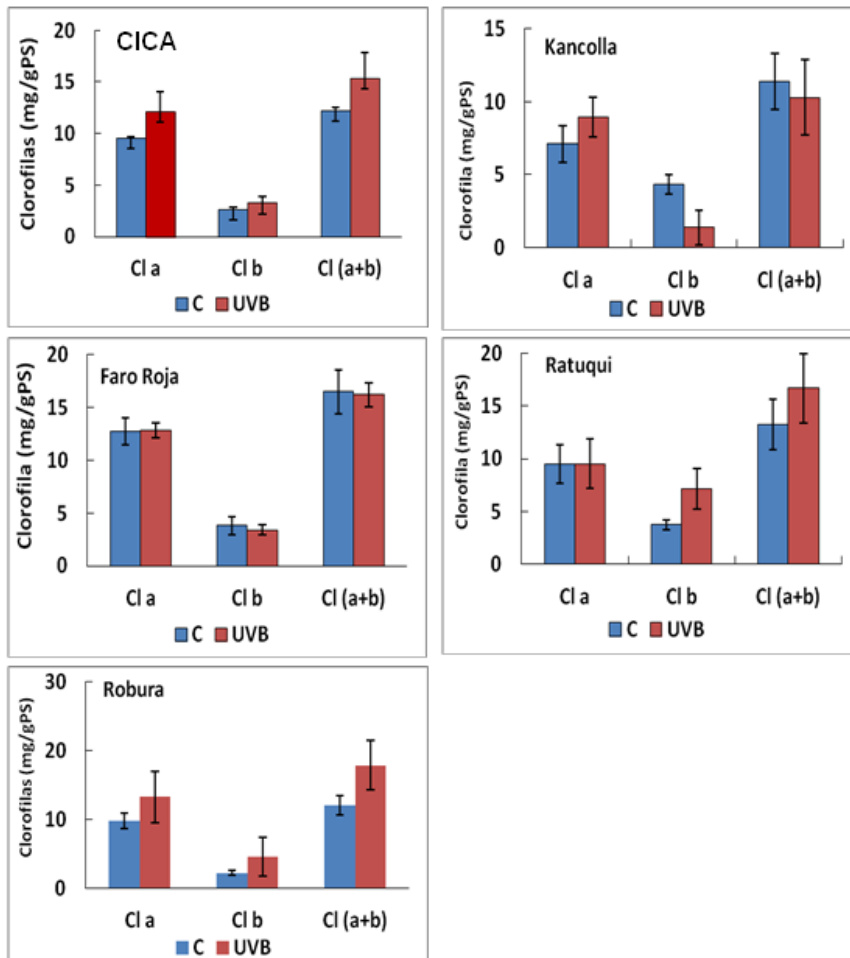
final del extracto desalado (1,2 ml) se utilizó para los dosajes de azúcares solubles (glucosa, fructosa y sacarosa). Para la cuantificación de glucosa se utilizó el método enzimático de la Glucosa oxidasa-Peroxidasa (Jorgensen & Andersen, 1973). La fructosa total se determinó por el método del resorcinol-tiourea (Roe & Papadopoulos, 1954). Para cuantificar la sacarosa se utilizó el método de Cardini *et al.* (1955). El contenido de fructosa libre se obtuvo restando al contenido de fructosa total el contenido de sacarosa.

Para los análisis estadísticos se aplicó la prueba paramétrica *t* de Student, para un nivel de probabilidad de  $P < 0,05$ .

## RESULTADOS

### Pigmentos fotosintéticos

En la Fig. 1 se muestra el contenido de Cl *a*, Cl *b* y Cl (*a+b*) de todas las variedades ensayadas. El contenido de Cl *a* no resulta afectado por la radiación UV-B a excepción de la variedad Robura, CICA y Kancolla ( $P \leq 0,03$ ); en las cuales el incremento es del 35 %, 26 % y 26 % respectivamente, cuando se compara con el control sin UV-B. El contenido de Cl *b*, por su parte, resultó más afectado por la UV-B. En Ratuqui y Robura, la Cl *b* aumentó significativamente (92% y 102%) en las plantas irradiadas ( $P \leq 0,04$  y  $0,05$ ,



**Fig. 1.** Efecto de la radiación UV-B sobre el contenido de clorofila *a*, *b* y total (*a+b*) en 5 variedades de quinoa. Los valores corresponden al promedio  $\pm$  DS de 5 plantas diferentes. Las barras sobre las columnas indican la desviación estándar (DS).

respectivamente); mientras que en la variedad Kancolla la misma disminuyó significativamente (317%,  $P \leq 0,05$ ). El contenido de Cl *b* no mostró cambios de significación en las variedades CICA y Faro Roja ( $P \leq 0,05$ ). La clorofila total mostró incrementos de significación en las variedades CICA, Ratuqui y Robura (26%, 27% y 48%). Por el contrario, en las variedades Faro Roja y Kancolla la Cl (*a+b*) disminuyó por efecto de la radiación UV-B. La relación Cl *a*/Cl *b*, a excepción de la variedad Robura, no mostró variaciones de significación por efecto de la radiación UV-B (no mostrado). Los carotenoides se incrementaron por efecto de la radiación UV-B solo en las variedades Robura (57%,  $P \leq 0,05$ ) y Faro Roja (18%,  $P \leq 0,01$ ). En las restantes variedades no se observaron cambios de significación (Fig. 2).

*Pigmentos absorbentes de UV-B*

La Fig. 3 muestra las variaciones inducidas por la UV-B en el contenido pigmentos absorbentes de UV-B. Si bien, el contenido de estos compuestos aumentó en todas las variedades por efecto de la radiación UV-B, los mayores incrementos correspondieron a las variedades Faro Roja (104%), Kancolla (45%) y Ratuqui (43%); en tanto que en Robura y CICA los incrementos fueron del 33% y 19% ( $P \leq 0,01$ ).

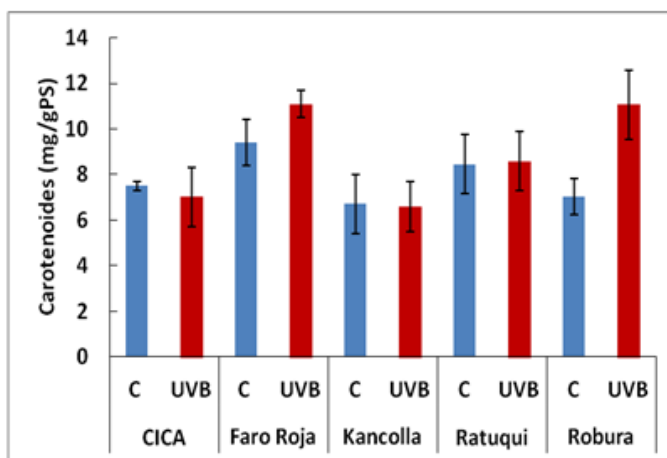
*Azúcares solubles*

El efecto de la radiación UV-B sobre el contenido

de azúcares solubles en hojas de quinoa se muestra en la Fig. 4. La glucosa aumentó en todas variedades expuestas a la UV-B. Los mayores incrementos ocurrieron en las variedades CICA (204%), Robura (177%) y Kancolla (170%); mientras que en Ratuqui y Faro Roja los incrementos fueron del 88% y 73%, respectivamente. La fructosa, por su parte, aumentó en las variedades Faro Roja (261%), CICA (212%) y Kancolla (165%); en tanto que en las variedades Ratuqui y Robura el contenido de fructosa mostró disminuciones del 23% y 24%, respectivamente. En relación a la sacarosa, su contenido aumentó en Ratuqui (215%), Faro Roja (73%) y CICA (22%), pero disminuyó en Kancolla (97%) y Robura (42%).

**DISCUSIÓN**

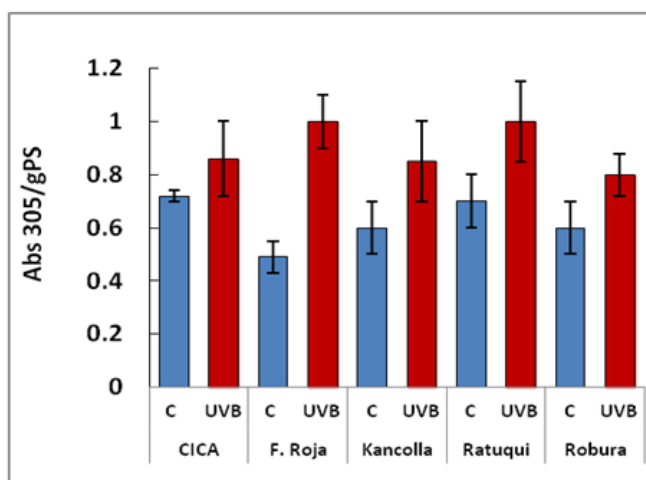
Existen diversos indicadores morfológicos y fisiológicos que son utilizados para establecer la tolerancia o sensibilidad de una especie y/o variedad a la radiación UV-B (Greenberg *et al.*, 1997), dentro de estos últimos el efecto de la UV-B sobre la síntesis de pigmentos fotosintéticos y protectores (absorbentes de UV-B) ha sido muy utilizado en los estudios de tolerancia de las plantas terrestres a dicha radiación. Así, cambios en el contenido de clorofila inducidos por la radiación UV-B han sido reportados en numerosos trabajos llevados a cabo en condiciones controladas (invernadero) y no



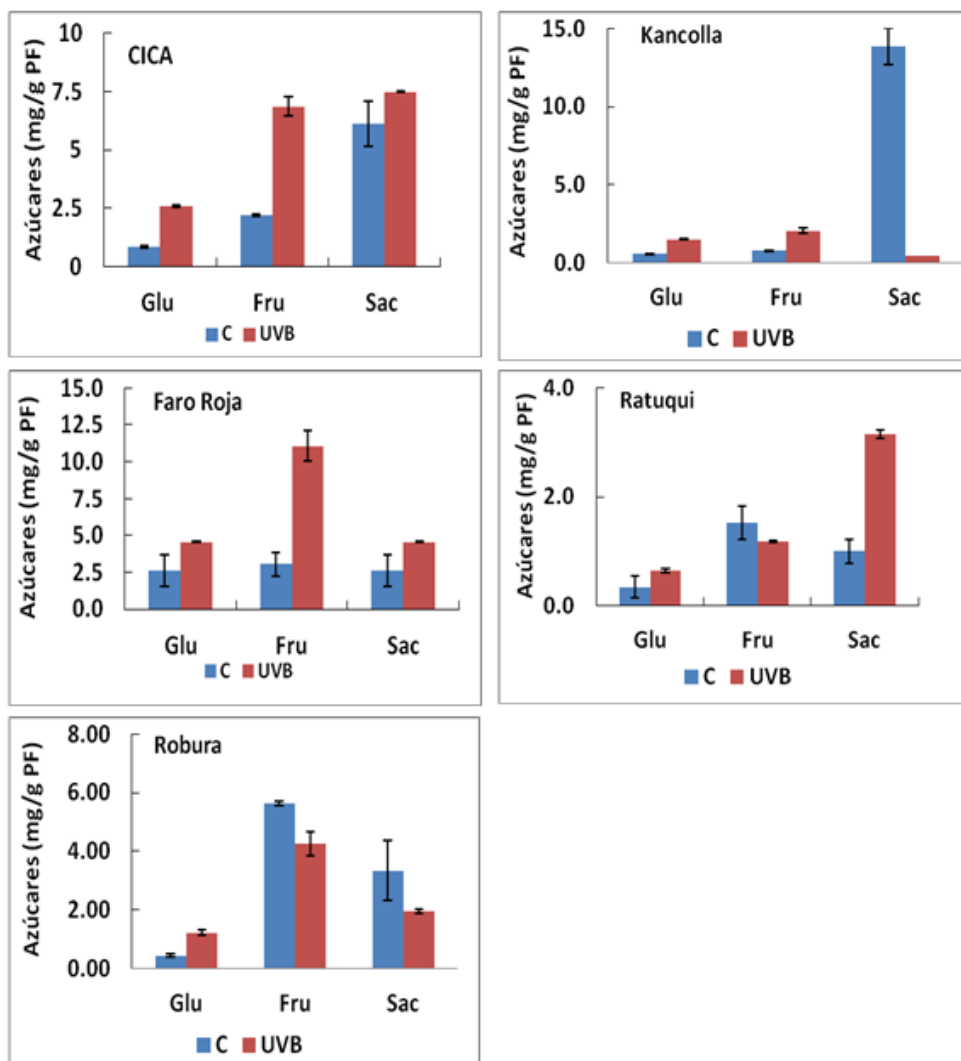
**Fig. 2.** Efecto de la radiación UV-B sobre el contenido de carotenoides en 5 variedades de quinoa. Los valores corresponden al promedio  $\pm$  DS de 5 plantas diferentes. Las barras sobre las columnas indican la desviación estándar (DS).

controladas (a campo) (Smith *et al.*, 2000; Kakani *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2011). En consonancia con estos reportes, en el presente trabajo también se observaron cambios en los niveles de Cl *a*, Cl *b* y Cl (*a+b*) inducidos por la radiación UV-B. El patrón de cambios, no obstante, fue diferente entre las distintas variedades indicando que no todas las variedades presentan una misma sensibilidad a la UV-B (Fig. 1). Aunque los aumentos y disminuciones observados en los niveles de clorofila, indicarían una posible participación diferencial de la radiación UV-B en la modulación de la síntesis de pigmentos fotosintéticos en las distintas variedades de quinoa, en este trabajo no se midió la síntesis de pigmentos y por lo tanto no podemos confirmar esta suposición. Sin embargo, en un trabajo previo realizado por nuestro grupo, se demostró que la eliminación del componente UV-B de la radiación solar que incide sobre plántulas de quinoa afecta significativamente el nivel de clorofila, ya sea al alza (aumento del contenido) o a la baja (disminución del contenido) (González *et al.*, 2009). Aunque aumentos y disminuciones en el contenido de clorofila en presencia y ausencia de UV-B han sido comunicados para diferentes especies, los resultados son muy variables y a veces contradictorios (Salama *et al.*, 2011). Por otra parte, la relación Cl *a*/Cl *b* no mostró cambios de significación en 4 de las 5 variedades estudiadas; lo que estaría en consonancia con lo postulado por

Liu *et al.* (2005) y González *et al.* (2007) quienes consideran que en plantas tropicales y de alta montaña tolerantes a la radiación UV-B la relación Cl *a*/Cl *b* no cambia por efecto de dicha radiación. A pesar de que se sostiene que los cambios en la relación Cl *a*/Cl *b* representan un indicio de la percepción del estrés inducido por la UV-B (Smith *et al.*, 2000), los resultados disponibles en la literatura son ambiguos y muchas veces contradictorios; por lo que se requieren más investigaciones para aclarar y comprender esta temática. Los carotenoides han sido reconocidos como moléculas protectoras que cumplen un importante papel en la protección del aparato fotosintético frente la fotooxidación (Nisar *et al.*, 2015); razón por la cual, resulta factible asumir que los mismos deberían jugar un rol clave en la protección frente al estrés oxidativo inducido por la radiación UV-B, como ha sido sugerido por Middleton & Teramura (1993). Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo no parecen indicar un rol clave para los carotenoides, en la protección del aparato fotosintético frente al estrés oxidativo derivado de aplicar radiación UV-B en las diferentes variedades de quinoa. Existen numerosas investigaciones que muestran la existencia de una alta correlación entre la tolerancia al UV-B y la acumulación de compuestos que presentan picos de absorción en la región del UV-A/UV-B (Middleton & Teramura, 1993; Smith *et al.*, 2000; Hilal *et al.*, 2004; González *et al.*, 2007).



**Fig. 3.** Efecto de la radiación UV-B sobre el contenido de pigmentos absorbentes de UV-B en 5 variedades de quinoa. Los valores corresponden al promedio ± DS de 5 plantas diferentes. Las barras sobre las columnas indican la desviación estándar (DS).



**Fig. 4.** Efecto de la radiación ultravioleta UV-B sobre el contenido de glucosa, fructosa y sacarosa en 5 variedades de quinoa. Los valores corresponden al promedio  $\pm$  DS de 5 plantas diferentes. Las barras sobre las columnas indican la desviación estándar (DS).

Se acepta que estos compuestos son efectivos protectores del aparato fotosintético debido a que se acumulan en la epidermis superior de las hojas, constituyendo así un “escudo químico” contra los efectos deletéreos de la radiación UVB. Todas las variedades utilizadas en este estudio mostraron un incremento en el contenido de compuestos absorbentes de UV-B. Resulta interesante destacar el que el incremento de dichos compuestos fue más elevado en la variedad Faro Roja (Fig. 3). Hay que destacar que esta variedad es originaria

de zonas bajas, casi a nivel del mar, por lo que se puede asumir que está menos adaptada para tolerar la radiación UV-B que las restantes variedades que proviene de la región altoandina. En este sentido, estudios recientes de nuestro grupo mostraron que la variedad CICA ha desarrollado otras estrategias complementarias a los compuestos absorbentes de UV-B, para contrarrestar los efectos deletéreos de dicha radiación. Así por ejemplo esta variedad presenta un mayor desarrollo del parénquima en empalizada isolaral que la variedad Faro Roja

cuando se expone a la radiación UV-B. Por el contrario, Faro Roja muestra una disminución del espesor de la lámina foliar por efecto de la UV-B (González *et al.*, 2014; Pérez *et al.*, 2015). De allí que la acumulación de compuestos protectores en la variedad CICA no sea tan prioritaria como en el caso de Faro Roja. Por otro lado, esta variedad al ser cultivada en alta montaña desarrolla un mayor número de hojas (Pérez *et al.*, 2015), lo que representaría un mecanismo complementario para contrarrestar el daño que pudiese ocasionar el mayor nivel de radiación UV-B que llega a las zonas montañosas. A pesar de que CICA y Faro Roja presentan distintas estrategias de tolerancia frente a la radiación UV-B, las mismas resultan eficaces por cuanto ambas variedades exhiben altas tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> cuando se cultivan en Amaicha de Valle (2000 m snm) (González, resultados no publicados).

Numerosas investigaciones (He *et al.*, 1994; Barsig *et al.*, 1998; Barsig & Malz, 2000; Hilal *et al.*, 2004) han mostrado resultados contradictorios con respecto al efecto de la radiación UV-B sobre el contenido de carbohidratos solubles. En ese sentido, se han reportado tanto incrementos como disminuciones en los niveles de azúcares por efecto de la UV-B con independencia de la especie y/o estado de desarrollo de la planta (Prado *et al.*, 2011). En el presente trabajo el único azúcar que respondió positivamente (aumento de concentración) a la radiación UV-B en todas las variedades fue la glucosa indicando una mayor demanda metabólica para contrarrestar y/o tolerar el efecto deletéreo de la radiación. En el caso de la fructosa se observaron incrementos de significación en las variedades Faro Roja y CICA y en menor medida también en la variedad Kancolla (Fig. 4); lo que podría estar relacionado a la mayor demanda de este azúcar para la síntesis de compuestos fenólicos absorbentes de UV-B (Faro Roja y Kancolla) y/o precursores para la síntesis de lignina y suberina (CICA) a través de su derivado fosforilado eritrosa 4-P (Dennis & Blakeley, 2000) por la vía del ácido shikímico/fenilpropanoides. En consonancia con esta suposición en las plantas expuestas a la UV-B, los mayores incrementos en la acumulación de compuestos absorbentes de UV-B (104% y 45%) se observaron en Faro Roja y Kancolla; mientras que en CICA resultados previos obtenidos por Pérez *et al.* (2015) mostraron la presencia de un parénquima

en empalizada con paredes celulares engrosadas. Asimismo, Hilal *et al.* (2004) en un estudio llevado a cabo con la variedad Sajama demostró la acumulación de lignina en los cotiledones irradiados con radiación UV-B artificial. No obstante, este mecanismo no parece tener lugar en Robura y Ratuquí, ya que en estas variedades la fructosa muestra una significativa disminución en las plantas irradiadas. Sin embargo, en estas variedades el efecto protector contra la radiación UV-B estaría dado por un mayor espesor de la lámina foliar. En efecto, esto es lo que se desprende de los datos de Pérez *et al.* (2015) que muestran que el área foliar específica (AFE) de Ratuquí y Robura se incrementa por exposición a la UV-B. Por lo tanto, podría asumirse que en quinoa operan diferentes mecanismos de tolerancia a la radiación UV-B. En relación a esta última suposición, la sacarosa que constituye el principal fotoasimilado de las plantas y por ende la más importante fuente de carbono para ambos metabolismos, primario y secundario, no mostró un comportamiento similar en las plantas de quinoa expuestas al UV-B. En efecto, el aumento de la concentración de sacarosa en Ratuquí, Faro Roja y CICA y la disminución en Kancolla y Robura, nos estaría indicando el funcionamiento de distintas vías anabólicas y catabólicas en las hojas de dichas plantas inducidas por la radiación UV-B. No obstante, se requieren estudios adicionales sobre el metabolismo de los carbohidratos a fin de alcanzar un conocimiento más completo acerca de los mecanismos de tolerancia que operan en la quinoa, para hacer frente al estrés inducido por la radiación UV-B.

## CONCLUSIONES

Los datos aportados por este estudio demuestran que las diferentes variedades de quinoa, ante el estrés inducido por la radiación UV-B, reaccionan desplegando diferentes estrategias de protección; que pueden ser morfológicas, fisiológicas y/o bioquímicas, dependiendo de la variedad y de su lugar de origen.

## AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Miguel Lillo por su apoyo a

través del proyecto “Ecofisiología del cultivo de variedades seleccionadas de *Chenopodium quinoa* (“quinoa”) y otras especies de valor alimenticio en campo y laboratorio”.

## BIBLIOGRAFÍA

- BARSIG, M., K. SCHNEIDER & C. GEHRKE. 1998. Effects of UV-B radiation on fine structure, carbohydrates, and pigments in *Polytrichum commune*. *Bryologist* 101: 357-365.
- BARSIG, M. & R. MALZ. 2000. Fine structure, carbohydrates and photosynthetic pigments of sugar maize leaves under UV-B radiation. *Environ. Exp. Bot.* 43: 121-130.
- CARDINI, C., L. F. LELOIR & J. CHIRIBOGA. 1955. The biosynthesis of sucrose. *J. Biol. Chem.* 214: 149-155.
- CHAPPELLE, E.W., M. S. KIM & J. E. McMURTREY III. 1992. Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): an algorithm for the remote estimation of the concentrations of chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, and carotenoids in soybean leaves. *Remote Sens. Environ.* 39: 239-247.
- DENNIS, D.T. & S.D. BLAKELEY. 2000. Carbohydrate metabolism. In: Buchanan, B. B., W. Gruissem & R. L. Jones (eds.), *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*, pp. 630-675. American Society of Plant Physiologists, Rockville.
- GONZÁLEZ, J. A., M. GALLARDO, C. BOERO, M. LIBERMAN-CRUZ & F. E. PRADO. 2007. Altitudinal and seasonal variation of protective and photosynthetic pigments in leaves of the world's highest elevation trees *Polyelpis tarapacana* (Rosaceae). *Acta Oecol.* 32: 36-41.
- GONZÁLEZ, J. A., M. ROSA, M. F. PARRADO, M. HILAL & F. E. PRADO. 2009. Morphological and physiological responses of two varieties of a highland species (*Chenopodium quinoa* Willd.) growing under near-ambient and strongly reduced solar UV-B in a lowland location. *J. Photochem. Photobiol. B*: 96: 144-151.
- GONZÁLEZ, J. A., G. I. PONESSA, S. E. BUEDO, M. I. MECADO & F. E. PRADO. 2014. Asimilación fotosintética máxima en variedades de quinoa (*Chenopodium quinoa*) de diferentes orígenes geográficos y su relación con la morfología foliar. *Lilloa* 51: 177-193.
- GREENBERG, B. M., M. I. WILSON, X. D. HUANG, C. L. DUXBURY, K. E. GARHARDT & R.W. GENSEMER. 1997. The effects of ultraviolet-B radiation on higher plants. In: Wang, W., Gorsuch, J.W., Hughes, J. S. (eds.), *Plants for Environmental Studies*, pp. 1-36. CRC Press, New York.
- HE, J., L. K. HUANG & M. I. WHITECROSS. 1994. Chloroplast ultrastructure changes in *Pisum sativum* associated with supplementary ultraviolet (UV-B) radiation. *Plant Cell Environ.* 17: 771-775.
- HILAL, M., M. F. PARRADO, M. ROSA, M. GALLARDO, E. M. MASSA, J. A. GONZÁLEZ & F. E. PRADO. 2004. Epidermal lignin deposition in quinoa cotyledons in response to UV-B radiation. *Photochem. Photobiol.* 79: 205-210.
- JORGENSEN, O. S. & B. ANDERSEN. 1973. An improved glucose-oxidase-peroxidase-coupled assay for B-fructofuranosidase activity. *Anal. Biochem.* 53: 141-145.
- KAKANI, V. G., K. R. REDDY, D. ZHAO & K. SAILAJA. 2003. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review. *Agr. Forest Meteorol.* 120: 191-218.
- LI, Q., X. LIU, M. YUE, W.T. TANG & Q. C. MENG. 2011. Response of physiological integration in *Trifolium repens* to heterogeneity of UV-B radiation. *Flora* 206: 712-719.
- LIU, L. X., S. M. XU & K. C. Woo. 2005. Solar UV-B radiation on growth, photosynthesis and the xanthophyll cycle in tropical acacias and eucalyptus. *Environ. Exp. Bot.* 54: 121-130.
- MIDDLETON, E. M. & A. H. TERAMURA. 1993. The role of flavonol glycosides and carotenoids in protecting soybean from ultraviolet-B damage. *Plant Physiol.* 103: 741-752.
- MIREKI, R. & A. H. TERAMURA. 1984. Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean. V. The dependence of plants sensitivity on the photosynthetic photon flux density during and after leaf expansion. *Plant Physiol.* 74: 475-480.
- NISAR, N., L. LI, S. LU, N. C. KHIN & B. J. POGSON. 2015. Carotenoid metabolism in plants. *Mol. Plant* 8: 68-82.
- PALENQUE, E. R., M. ANDRADE, J. A. GONZÁLEZ, R. FORNO, V. LAIRANA, F. E. PRADO, J. C. SALCEDO & S. URCULLO. 1997. Efectos de la radiación ultravioleta sobre la quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Revista Boliv. Fis.* 3:120-128.
- PEREZ, M. L., J. A. GONZALEZ & F. E. PRADO. 2015. Efectos de la radiación ultravioleta B (UVB) sobre diferentes variedades de quinoa. I. Efectos sobre la morfología en condiciones controladas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 50: 337-347.
- PINTO, M., C. LIZANA, C. PASTENES, A. RIQUELME & M. BERTI. 2000. Efecto de la radiación ultravioleta – B sobre el crecimiento y la fotosíntesis de siete variedades de trigo (*Triticum aestivum* L.). *Revista Chil. Hist. Nat.* 73: 55-66.
- PRADO, F. E., J. A. GONZÁLEZ, C. BOERO & A. R. SAMPIETRO. 1998. A simple and sensitive method for determining reducing sugars in plant tissues. Application to quantify the sugar content



## F. E. Prado *et al.* - Efectos de la UV-B sobre pigmentos y azúcares en quinoa

- in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) seedlings. *Phytochem. Anal.* 9: 58-62.
- PRADO, F. E., M. ROSA, C. PRADO, G. PODAZZA, R. INTERDONATO, J. A. GONZÁLEZ & M. HILAL. 2011. UV-B Radiation, its effects and defense mechanisms in terrestrial Plants. In: Parvaiz, A. Prasad, M. N. V. (eds.), *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change*, pp. 57-83. Springer Science+Business Media, New York.
- ROE, J. H. & N. M. PAPADAPPOULUS. 1954. The determination of fructose-6-phosphate and fructose-1,6-diphosphate. *J. Biol. Chem.* 210: 703-707.
- ROZEMA, J., J. W. M. VAN DE STAAIJ & M. TOSSERAMS. 1997. Effects of UV-B radiation on plants from agro- and natural ecosystems. In: Lumsden, P. (ed.), *Plant and UV-B. Responses to Environmental Change*, pp. 213-232. Cambridge University Press, Cambridge.
- SALAMA, H. M. H., A. A. AL WATBAN & A. T. AL-FUGHOM. 2011. Effect of ultraviolet radiation on chlorophyll, carotenoid, protein and proline contents of some annual desert plants. *Saudi J. Biol. Sci.* 18: 79-86.
- SMITH, J. L., D. J. BURRITT & P. BANNISTER. 2000. Shoot dry weight, chlorophyll and UV-B absorbing compounds as indicators of a plant's sensitivity to UV-B radiation. *Ann. Bot.* 86: 1057-1066.
- WELLBURN, A. R. 1994. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.* 144: 307-313.
- ZUK-GOLASZEWSKA, K., M. K. UPADHYAYA & J. GOLASZEWSKI. 2003. The effect of UV-B radiation on plant growth and development. *Plant Soil Environ.* 49: 135-140.

Recibido el 18 de febrero de 2016, aceptado el 30 de mayo de 2016.

