



# CARACTERIZACIÓN FOTOSINTÉTICA Y ANATOMÍA FOLIAR DE *CHENOPODIUM ALBUM* Y *CH. HIRCINUM* (CHENOPODIACEAE) EN UN VALLE DE ALTURA DEL NOROESTE ARGENTINO

## PHOTOSYNTHETIC CHARACTERIZATION AND LEAF ANATOMY OF *CHENOPODIUM ALBUM* AND *CH. HIRCINUM* (CHENOPODIACEAE) IN A HIGH-ALTITUDE VALLEY IN NORTHWESTERN ARGENTINA

Sebastián E. Buedo<sup>1\*</sup>, María I. Mercado<sup>2</sup> & Juan A. González<sup>1</sup>

1. Instituto de Ecología, Comportamiento y Conservación, Área de Biología Integrativa, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina

2. Instituto de Morfología Vegetal, Área Botánica, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina

\*sebuedo@lillo.org.ar

### Citar este artículo

BUEDO, S. E., M. I. MERCADO & J. A. GONZÁLEZ. 2024. Caracterización fotosintética y anatomía foliar de *Chenopodium album* y *Ch. hircinum* (Chenopodiaceae) en un valle de altura del Noroeste Argentino. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 59: 13-25.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v59.n1.42881>

### SUMMARY

**Background and aims:** *Chenopodium album* (exotic) and *Ch. hircinum* (native) are weeds in different environments in Argentina. They tolerate various stress conditions so may have interesting traits for *Ch. quinoa* selection. This study aims to investigate the leaf anatomy and physiological photosynthetic behavior of former species to identify desirable traits for the improvement of quinoa.

**M&M:** Leaf morphological and physiological characteristics were evaluated in the targeted species growing spontaneously in a high mountain valley (1,995 m a.s.l., Tucumán, Argentina).

**Results:** *Ch. hircinum* exhibited higher net photosynthetic assimilation, stomatal conductance, internal CO<sub>2</sub> concentration, nocturnal respiration, and light compensation point. *Ch. album* showed higher concentrations of protective pigments and carotenoids, along with superior carboxylation capacity and intrinsic water use efficiency as well as a leaf blade with smaller isodiametric palisade mesophyll cells, higher percentage of intercellular air spaces and a greater density of bladder cells. These attributes allow *Ch. album* the capacity to survive in high mountain environments.

**Conclusions:** The attributes observed in both species provide valuable insights for targeted improvements in *Ch. quinoa* cultivation.

### KEY WORDS

*Chenopodium*, leaf anatomy, respiration, water use efficiency.

### RESUMEN

**Introducción y Objetivo:** *Chenopodium album* (exótica) y *Ch. hircinum* (nativa) son malezas de distintos ambientes de Argentina tolerando diversos factores de stress y ofreciendo potencial para el mejoramiento de *Ch. quinoa* a ambientes tropicales. El objetivo de este trabajo es explorar la anatomía foliar y el comportamiento fisiológico fotosintético de ambas especies a fin de identificar características deseables para el mejoramiento de quinoa.

**M&M:** Se evaluaron los rasgos morfológicas y fisiológicas foliares en ambas especies, las cuales crecen espontáneamente en un valle de alta montaña (1.995 m s.n.m., Tucumán, Argentina).

**Resultados:** *Ch. hircinum* exhibió mayor asimilación fotosintética neta, conductancia estomática, concentración interna de CO<sub>2</sub>, respiración nocturna y punto de compensación lumínica. *Ch. album* presentó una mayor capacidad de carboxilación, eficiencia intrínseca en el uso del agua, una mayor cantidad de pigmentos protectores y carotenoides y láminas foliares con células del mesófilo en empalizada isodiamétricas más pequeñas, con mayor porcentaje de espacios aéreos intercelulares y mayor densidad de glándulas de sal. Estas características otorgarían a *Ch. album* la capacidad de sobrevivir en ambientes de alta montaña.

**Conclusión:** Los atributos observados en ambas especies resultan interesantes para el mejoramiento dirigido de la quinoa.

### PALABRAS CLAVE


Anatomía foliar, *Chenopodium*, eficiencia del uso del agua, respiración.

Recibido: 25 Oct 2023

Aceptado: 22 Feb 2024

Publicado en línea: 8 Mar 2024

Publicado impreso: 31 Mar 2024

Editor: Federico G. O. Mollard

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

## INTRODUCCIÓN

Las especies *Chenopodium hircinum* Schrad. y *Ch. album* L. (Chenopodiaceae) son hierbas anuales erectas, de 1,8 a 2 m de altura, que crecen desde los 0 hasta los 3.000 m s.n.m. Ambas se desarrollan en diferentes ambientes en Argentina como malezas, colonizadoras exitosas, mostrando un ciclo de vida corto. Germinan a inicios de la primavera alcanzando rápidamente el período de floración y fructificación a fines del verano o inicio del otoño. Se caracterizan por sus altas tasas reproductivas, dormición fisiológica de las semillas, alta persistencia en el banco de semillas del suelo, capacidad y tolerancia para germinar y crecer en condiciones de estrés abiótico (salino e hídrico), que les permiten desarrollarse en ambientes poco favorables y subóptimos (Bajwa *et al.*, 2019; Curti *et al.*, 2023).

*Chenopodium hircinum*, conocida como “quinoa criolla”, “quinoa blanca”, “quinoa de la tierra”, “yuyo blanco”, “yuyo cenizo” o “ajara”, es una especie sudamericana, difundida como maleza en toda América, Europa y África. Como maleza puede afectar las pasturas, los cultivos extensivos de verano y los de invierno en el final del ciclo (Steibel, 1986). A pesar de su estrecha relación con la “quinoa”, *Ch. quinoa* Willd., hasta la fecha no se han llevado a cabo evaluaciones específicas para determinar el potencial de sus semillas como alimento para seres humanos.

Por otro lado, *Ch. album* es una especie cosmopolita, originaria de Asia Occidental y Europa (Bajwa *et al.*, 2019). En Argentina es considerada una planta exótica invasora, declarada como una maleza agrícola por Decreto-Ley 6704/63 (SENASA), que compite con importantes cultivos como la soja (*Glycine max* (L.) Merr.), el maíz (*Zea mays* L.), el trigo (*Triticum aestivum* L.), el sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench, *S. drummondii* (Nees ex Steud.) Millsp. & Chase), el girasol (*Helianthus annuus* L.), la cebada (*Hordeum vulgare* L.), la alfalfa (*Medicago sativa* L.) y el algodón (*Gossypium hirsutum* L.), entre otras (Sistema Nacional de Vigilancia y Monitoreo de Plagas, continuamente actualizado). También fue detectada en 12 Parques Nacionales Argentinos (APN, continuamente actualizado), donde se la señala como un problema por sus características de invasora. Aunque es comestible y exhibe interesantes propiedades benéficas (Singh

*et al.*, 2023), bajo determinadas condiciones puede acumular nitratos tóxicos para el ganado (Ozmen *et al.*, 2003; Gupta, 2018) cuyo efecto no ha sido estudiado sobre personas.

Dado que *Ch. album* fue utilizada como modelo para el estudio de la fisiología de la fotosíntesis en plantas C<sub>3</sub> y de transición C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> con anatomía proto-Kranz y Kranz (Yorimitsu *et al.*, 2019), existen numerosos estudios ecofisiológicos y evaluaciones de sus propiedades benéficas (Singh *et al.*, 2023) en Europa y en América del Norte (Haraguchi *et al.*, 2009). Aunque estudios equivalentes en *Ch. hircinum* son más bien escasos, numerosos análisis arqueológicos, morfológicos y genéticos convergen en señalar a esta especie como uno de los ancestros putativos de la quinoa (Mujica & Jacobsen, 2006; Bertero & Alercia, 2016; Bruno & Smith, 2006; Curti *et al.*, 2023)

Teniendo en cuenta el calentamiento global al que asiste el planeta y sus efectos sobre los cultivos de valor alimenticio (Chaves-Barrantes & Gutiérrez-Soto, 2017), la búsqueda de especies tolerantes a altas temperaturas, a estrés hídrico y salino, se ha convertido en una prioridad para el mejoramiento vegetal y la agricultura global (Kapazoglou *et al.*, 2023; Kumar *et al.*, 2023). Así, el mayor atractivo de *Ch. album* y *Ch. hircinum* radica en su capacidad para desarrollarse en ambientes adversos bajo condiciones de sequía, alta radiación, salinidad y elevadas temperaturas; posicionando a estas especies como potenciales fuentes de genes de tolerancia/resistencia valiosos en programas de mejoramiento de plantas cultivadas y para el desarrollo de nuevas variedades de *Ch. quinoa* adaptadas a los crecientes desafíos ambientales (Hinojosa *et al.*, 2018; Murphy *et al.*, 2018; Curti *et al.*, 2023).

Estudios ecofisiológicos de *Ch. album* y *Ch. hircinum* podrían contribuir al conocimiento de las estrategias fotosintéticas desplegadas por estas especies para prosperar en condiciones adversas, proporcionar datos útiles para su manejo como invasoras de cultivos y brindar información para comprender la relación *Ch. hircinum* con el proceso de domesticación de la quinoa. En este aspecto, es importante mencionar que, hasta la fecha, solo Moris *et al.* (1996) realizaron un estudio anatómico foliar y del contenido de pigmentos fotosintéticos de *Ch. album* y *Ch. hircinum* en un ambiente de pedemonte del Noroeste Argentino.

Por ello, este trabajo tiene como objetivo realizar una caracterización fotosintética y anatómica foliar de plantas de *Ch. hircinum* y *Ch. album*, que crecen espontáneamente en un ambiente de alta montaña (1.955 m s.n.m.) del Noroeste Argentino, a fin de contribuir al conocimiento de los mecanismos fisiológicos y morfológicos desarrollados por ambas especies para poder prosperar bajo condiciones climáticas desfavorables.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Material vegetal utilizado*

La población elegida para el estudio se encontraba de manera espontánea en un campo de cultivo donde ambas especies (*Ch. hircinum* y *Ch. album*) compartían el espacio y durante todo su desarrollo estuvieron sometidas al mismo régimen lumínico (sin sombra de otras especies). Para la selección de las plantas (10 por cada especie) se tomó el criterio de estadio fenológico similar (floración al estadio de flor abierta). Las 20 plantas seleccionadas se ubicaban en un área aproximada de 20 x 20 m.

### *Sitio de estudio y condiciones climáticas*

El estudio se llevó a cabo en el Campo Experimental de Encalilla (22° 31' S y 65° 59' O, Amaicha del Valle, Tucumán, Argentina). Este lugar se ubica a 1.995 m s.n.m. y según la clasificación climática de Köppen corresponde al tipo desértico (BWkw). El régimen anual de precipitaciones promedio es 220 mm. Las temperaturas máximas y mínimas (promedios diarios) durante la estación de crecimiento fueron de 30,4 y 11,2 °C respectivamente, mientras que la humedad relativa (HR) fue del 44,2% y 54,2%. La radiación fotosintéticamente activa (RFA), a mediodía, en condiciones de días soleados, oscila entre 1.403 y 1.993  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Para estimar los parámetros morfológicos y de intercambio de gases se utilizaron las plantas seleccionadas y las mediciones se realizaron durante el mes de enero.

### *Área foliar específica (AFE) y densidad de hojas (DH)*

Para obtener el AFE, se tomaron hojas de las cinco plantas muestreadas para las mediciones de las variables fotosintéticas, de ellas se extrajeron 10 discos foliares de superficie conocida. Estos

discos se secaron en una termobalanza (Ohaus MB35) la cual permite evaporar el agua de los tejidos de manera continua, registrando, a su vez, la pérdida de peso, hasta que la muestra alcanza un peso constante, el cual fue tomado como peso seco (PS). El AFE resulta de dividir el valor del área foliar por el correspondiente valor de PS (AF/PS), expresándose en  $\text{cm}^2\text{g}^{-1}$ . En tanto, la masa foliar específica (MFE), indicador de la inversión en carbono que la planta hace para obtener una superficie determinada de área foliar, resulta de la relación 1/AFE y se expresa en  $\text{mg PS cm}^{-2}$ . La densidad de las hojas (DH, expresada en  $\text{g cm}^{-3}$ ) se calculó como el producto de la MFE ( $\text{g cm}^{-2}$ ) x el espesor promedio de la lámina foliar expresado en centímetros (Wright & Westoby, 2002).

### *Anatomía foliar*

Para los estudios anatómicos, se utilizaron las hojas en las que se midió también las variables fotosintéticas. Se tomaron muestras de cinco plantas diferentes de cada especie. Cada muestra correspondió al tercio medio de la semilámina y se fijó en glutaraldehído y FAA (formaldehído, alcohol etílico, ácido acético, agua; 10:50:5:35). El material fijado en glutaraldehído fue incluido en resina tipo Spurr y se realizaron cortes finos (5 a 7  $\mu\text{m}$ ) con un ultramicrotomo equipado con cuchilla de diamante. Las secciones obtenidas fueron posteriormente coloreadas con azul de toluidina (Zarlavsky, 2014). Para la cuantificación de parámetros de la lámina foliar se calcularon, espesores de tejidos, superficie y relación largo/ancho de las células en empalizada; porcentaje de superficie del transcorte ocupada por espacios aéreos (% Sup. aire) y porcentaje de superficie del transcorte ocupado por tejidos (Sup. Tej.), según González *et al.* (2022).

El material fijado en FAA se utilizó para la observación de superficies epidérmicas siguiendo la técnica de diafanizados de Dizeo de Strittmater (1973). En estos preparados se realizó la determinación de la densidad de estomas (DE), densidad de glándulas de sal (DGS) y se calculó el tamaño de las estomas considerando largo (LE), ancho (AE) y área ocupada por las células oclusivas (ArE), esta última calculada asumiendo que corresponde a una elipse.

Las observaciones y mediciones se realizaron en un microscopio óptico binocular Zeiss (Axio

Lab.A1) provisto de una cámara digital Zeiss (AxioCam ERc 5s). Y el software de análisis de imágenes AxioStarPlus 4.8.2 (Carl Zeiss Ltd), considerando n= 30 por individuo para cada parámetro cuantificado.

*Parámetros relacionados con el intercambio de gases*

Se midió la asimilación fotosintética neta ( $A_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), transpiración foliar ( $E$ ,  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y concentración interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ) con un analizador infrarrojo de  $\text{CO}_2$  portátil (LI-6400 XT, LiCor Inc.), equipado con una cámara fluorométrica y una fuente de luz interna (10% azul y 90% rojo). Todas las mediciones se realizaron en el mes de enero en diferentes días y entre las 9:00 y 13:00 h. La asimilación fotosintética máxima ( $A_{\text{max sat}}$ ) se midió bajo condiciones saturantes de luz y  $\text{CO}_2$  ( $1.500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,  $400 \mu\text{mol CO}_2$ ) de acuerdo a Geissler *et al.* (2015) a una temperatura foliar constante ( $25 \pm 0,5 \text{ }^\circ\text{C}$ ). La humedad relativa de la cámara se mantuvo dentro de 50 a 60%. Con los datos obtenidos se calcularon la eficiencia de carboxilación máxima ( $EC$ ,  $A_{\text{max sat}}/C_i$ ) y eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $EUA_i$ ) considerada como  $A_{\text{max sat}}/g_s$  en vez de  $A_{\text{max sat}}/E$  para eliminar los efectos de la temperatura y el gradiente de humedad sobre la transpiración (Rawson *et al.*, 1977).

Se calculó la eficiencia fotosintética del uso del nitrógeno (EFUNf) como la relación entre  $A_{\text{max sat}}/N_f$ , donde  $N_f$  corresponde al contenido de nitrógeno foliar calculado por el método de micro Kjeldahl y expresado como  $\text{mmol N}_2 \text{ m}^{-2}$  de superficie foliar.

Para conocer el efecto del aumento de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) sobre la asimilación fotosintética neta ( $A_n$ ) se expusieron las hojas a diferentes intensidades de radiación (2.500, 2.000, 1.000, 750, 500, 400, 300, 200, 100, 50 y 0  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) mediante el uso de un programa incorporado al analizador de gases, que genera automáticamente niveles de RFA entre 0-2.500  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Las curvas de respuesta  $A_n$ -RFA generadas se ajustaron de acuerdo a una función exponencial mediante la ecuación (Schulte *et al.*, 2003):

$$y = a - (\exp(-b \cdot x))^c$$

Donde  $y = A_n$ ;  $x = \text{RFA}$ ;  $a$ ,  $b$  y  $c$  son los parámetros derivados de la curva, los cuales permiten posteriormente el cálculo de la fotosíntesis

máxima teórica ( $A_{\text{max}}$ ), el punto de saturación lumínica (PSL), definida como la RFA a la cual  $A_n$  es igual al 90% de la  $A_{\text{max}}$ , el punto de compensación lumínica (PCL) que corresponde al valor de la RFA en el cual la  $A_n$  es igual a cero y la eficiencia cuántica de la fotosíntesis ( $\Phi\text{CO}_2$ , definida como el número de moles de fotones necesarios para fijar un mol de  $\text{CO}_2$  (Schulte *et al.*, 2003). La respiración nocturna ( $R_n$ ) fue deducida de la parte lineal de la curva  $A_n/\text{RFA}$ .

*Pigmentos fotosintéticos y protectores*

Las mismas hojas seleccionadas para las mediciones de intercambio gaseoso se utilizaron para la extracción y determinación de los pigmentos fotosintéticos (clorofila y carotenoides) y otros pigmentos protectores entre los que se encuentran flavonoides que absorben en la región del UVB a 305 nm.

Los pigmentos fotosintéticos se extrajeron a partir de discos de 3 mm de diámetro, obtenidos de la parte media de la semilamina foliar con un sacabocados metálico. Los mismos se transfirieron a tubos Eppendorf conteniendo 2 ml de dimetil sulfóxido (DMSO) y se mantuvieron a  $45 \text{ }^\circ\text{C}$  en oscuridad (Chappelle *et al.*, 1992). El contenido de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total y carotenoides se determinó a partir de las lecturas de absorbancia a 649, 665 y 480 nm contra un blanco de reactivos en un espectrofotómetro UV-visible (Hitachi U-2800) usando las ecuaciones de (Wellburn, 1994):

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

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

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

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

El contenido de pigmentos fotosintéticos se expresó en  $\text{mg g}^{-1} \text{ PS}$  (peso seco).

Para la extracción de los pigmentos protectores, de las mismas hojas utilizadas para cuantificar pigmentos fotosintéticos, se extrajeron discos foliares de 3 mm de diámetro, los cuales fueron colocados en tubos con 2 ml de metanol: ácido clorhídrico: agua (79:1:20) e incubados en estufa a  $45 \text{ }^\circ\text{C}$  durante 12 h (Mirecki & Teramura, 1984). Luego se removieron los discos y se leyó la absorbancia a 305 nm contra un blanco de reactivos en un espectrofotómetro UV-visible

(Hitachi U-2800). Los resultados se expresaron como  $Abs_{305} \text{ g}^{-1} \text{ PS}$ .

Todos los muestreos se realizaron por triplicado correspondiendo cada muestra a una planta diferente.

#### Estadística

Los resultados obtenidos fueron sometidos primero a un test de Shapiro para estudiar su distribución y una prueba F test para conocer la homogeneidad de las varianzas. El análisis de la varianza (ANOVA) se realizó utilizando el paquete estadístico Infostat (versión 1.1). La relación entre las variables fotosintéticas se ajustó a regresiones lineales (programa Sigma Plot 11.0), mientras que la respuesta de  $A_n$  en función de la RFA se ajustó a una curva utilizando el procedimiento de Schulte *et al.* (2003).

## RESULTADOS

#### Rasgos estructurales y anatómicos de las hojas

El AFE, la MFE y la DH no mostraron diferencias significativas entre *Ch. hircinum* y *Ch. album* (Tabla 1). De manera que la inversión de carbono

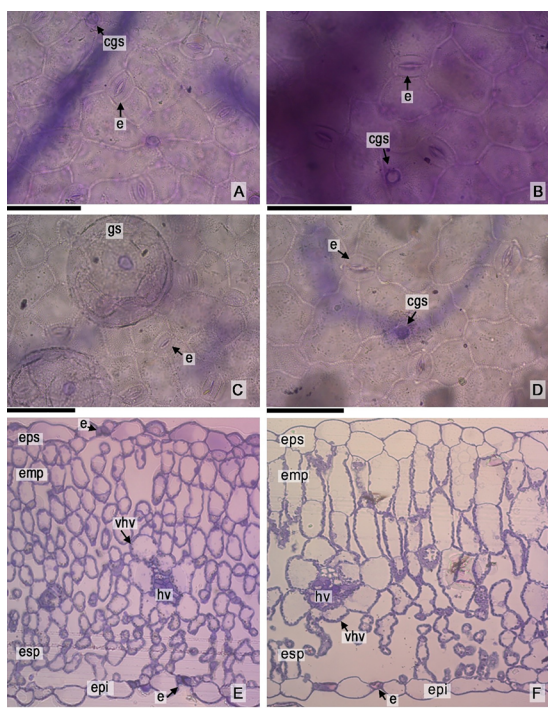
realizada para lograr una superficie de  $1 \text{ cm}^2$  de hoja fue similar en ambas especies.

El estudio anatómico foliar reveló que ambas especies presentan cutículas lisas, células epidérmicas de paredes anticlinales rectas a levemente curvadas con estomas anomocíticos y glándulas de sal (GS) epidérmicas (Fig. 1A-D). La densidad de glándulas de sal (DGS) y la densidad estomática (DE) fueron mayores en *Ch. album* respecto de *Ch. hircinum* (Tabla 2). Mientras que las dimensiones estomáticas fueron similares en términos de ancho, aunque se registró una mayor longitud y en consecuencia una mayor área estomática en *Ch. hircinum* (Tabla 2).

En transcorte, ambas especies presentaron hojas dorsiventrales con epidermis biestradas, siendo el segundo estrato epidérmico discontinuo. Aunque los espesores de tejidos y de lámina foliar resultaron similares en ambas especies (Fig. 1E-F y Tabla 1), las dimensiones de las células del mesófilo en empalizada fueron 67,8% mayores en *Ch. hircinum* respecto a *Ch. album*. Esta última especie presentó entre 4 y 5 estratos de empalizada de células angostas isodiamétricas con una superficie promedio de  $684,7 \pm 183,1 \mu\text{m}^2$  por célula y una relación longitud/ancho de  $0,55 \pm 0,13$ ; con tejido

**Tabla 1.** Espesor de tejidos y parámetros foliares de *Ch. album* y *Ch. hircinum*. Abreviaturas= AFE: área foliar específica, MFE: masa foliar específica, DH: densidad de hoja, Ep. Sup.: epidermis superior; Emp.: empalizada; Esp.: esponjoso; Ep. Inf.: epidermis inferior; Tej.: superficie cubierta por tejidos; Aire: superficie cubierta por espacios aéreos. Los datos de AFE representan la media  $\pm$  el desvío estándar de cinco plantas diferentes. En el caso de los espesores se consigna el promedio  $\pm$  el desvío estándar de cinco plantas, pero con 10 lecturas por cada una de ellas. Letras diferentes corresponden a diferencias estadísticas significativas ( $p \leq 0,05$ ).

	<i>Ch. album</i>	<i>Ch. hircinum</i>
AFE ( $\text{cm}^2/\text{gPS}$ )	$183,2 \pm 10,9 \text{ a}$	$170,8 \pm 16,7 \text{ a}$
MFE ( $\text{mgPS}/\text{cm}^2$ )	$5,5 \pm 0,7 \text{ a}$	$5,9 \pm 0,7 \text{ a}$
DH ( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	$0,184 \pm 0,03 \text{ a}$	$0,182 \pm 0,02 \text{ a}$
Ep. Sup. ( $\mu$ )	$24,7 \pm 3,2 \text{ a}$	$28,7 \pm 7,4 \text{ a}$
Emp. ( $\mu$ )	$168,3 \pm 23,8 \text{ a}$	$155,4 \pm 21,2 \text{ a}$
Esp. ( $\mu$ )	$137,2 \pm 23,8 \text{ a}$	$149,1 \pm 17,6 \text{ a}$
Ep. Inf. ( $\mu$ )	$23,9 \pm 3,7 \text{ a}$	$25,5 \pm 5,9 \text{ a}$
Espesor de lámina foliar ( $\mu$ )	$353,9 \pm 17,6 \text{ a}$	$358,6 \pm 9,4 \text{ a}$
Tej. (%)	$70,2 \pm 2,6 \text{ a}$	$80,3 \pm 5,3 \text{ b}$
Aire (%)	$29,8 \pm 2,6 \text{ b}$	$19,7 \pm 5,3 \text{ a}$



**Fig. 1.** Anatomía foliar de *Ch. album* y *Ch. hircinum*. **A:** Epidermis superior en *Ch. album*. **B:** En *Ch. hircinum*. **C:** Epidermis inferior en *Ch. album*. **D:** En *Ch. hircinum*. **E:** Corte transversal de lámina mostrando la disposición de los diferentes tejidos en *Ch. album*. **F:** En *Ch. hircinum*. Abreviaturas= cgs: cicatriz de glándula de sal; e: estoma; emp: empalizada; epi: epidermis inferior; eps: epidermis superior; esp: esponjoso; gs: glándula de sal; hv: haz vascular; hvh: vaina del haz vascular. Escalas= 50  $\mu$ m.

esponjoso poco definido de células más o menos alargadas y un mayor porcentaje de cámaras de aire para el intercambio gaseoso. Por su parte, *Ch. hircinum* mostró 2-3 estratos compactos de células en empalizada de mayores dimensiones con  $2.128,2 \pm 26,2 \mu\text{m}^2$  de superficie promedio y una relación longitud/ancho de  $0,35 \pm 0,10$ ; con un menor porcentaje de espacios del mesófilo ocupado por cámaras de aire y un mayor porcentaje ocupado por tejidos (Tabla 1). Ambas especies presentaron haces colaterales con vainas parenquimáticas con numerosos cloroplastos de disposición parietal en la región centripeta próxima al haz vascular, revelando una estructura proto-Kranz (Fig. 1E-F).

*Asimilación fotosintética máxima bajo condiciones saturantes de luz y CO<sub>2</sub>*

Todas las variables relacionadas al intercambio de gases, así como las calculadas en base a ellas, resultaron con diferencias significativas entre ambas especies ( $p \leq 0,05$ ). *Chenopodium hircinum* presentó una fotosíntesis máxima ( $A_{\text{max sat}}$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), concentración interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) y transpiración (E) superiores en un 24%, 42%, 39% y 51% respectivamente con relación a *Ch. album*. Sin embargo, tanto la eficiencia de carboxilación (EC) como la  $\text{EUA}_i$  fueron mayores en *Ch. album* (33% y 39% respectivamente) (Tabla 3).

*Correlaciones entre variables fisiológicas*

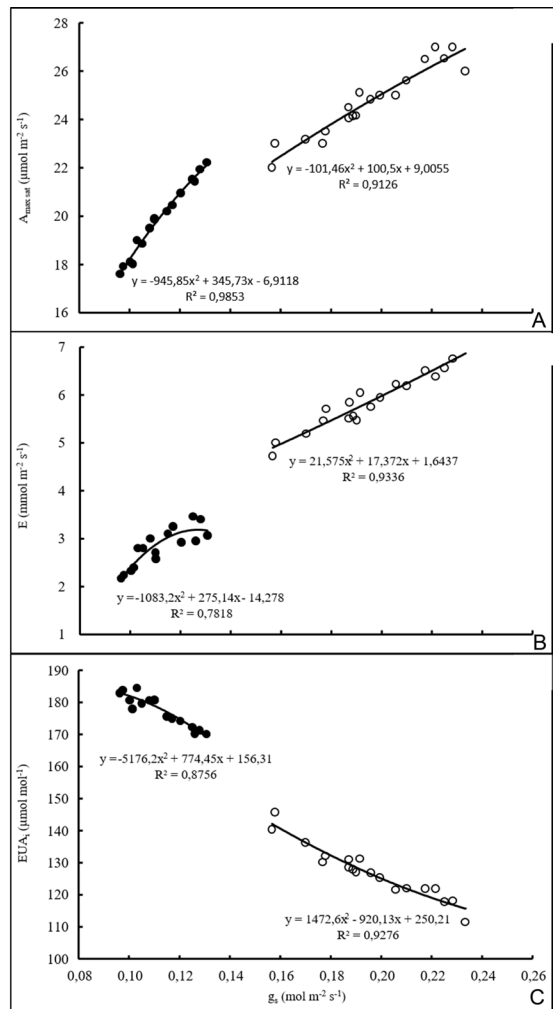
Los valores de  $A_{\text{max sat}}$  y  $g_s$  variaron significativamente entre ambas especies (Tabla 3).

**Tabla 2.** Características epidérmicas de *Ch. album* y *Ch. hircinum*. Abreviaturas= DE: densidad estomática; LE: largo de los estomas o longitud estomática; AE: ancho de los estomas; ArE, área estomática; DGS, densidad de glándulas de sal. Los datos representan la media  $\pm$  el desvío estándar de 5 plantas diferentes con 10 lecturas por planta. Letras diferentes corresponden a diferencias estadísticas significativas ( $p \leq 0,05$ ).

	<i>Ch. album</i>		<i>Ch. hircinum</i>	
	Ep. Sup.	Ep. Inf.	Ep. Sup.	Ep. Inf.
DE (estomas/mm <sup>2</sup> )	130 $\pm$ 36 b	231 $\pm$ 45 b	100 $\pm$ 28 a	154 $\pm$ 31 a
LE ( $\mu$ m)	23,8 $\pm$ 2,4 a	24,1 $\pm$ 3,0 a	26,8 $\pm$ 2,3 b	25,6 $\pm$ 3,1 b
AE ( $\mu$ m)	18,7 $\pm$ 1,7 a	17,4 $\pm$ 2,3 a	19,1 $\pm$ 2,3 a	20,1 $\pm$ 1,7 b
ArE ( $\mu\text{m}^2$ )	351,9 $\pm$ 60,1 a	331,7 $\pm$ 76,9 a	401,9 $\pm$ 63,3 b	404,5 $\pm$ 68,0 b
GS (DGS/mm <sup>2</sup> )	24,3 $\pm$ 14,7 b	57,9 $\pm$ 26,1 b	12,4 $\pm$ 13,1 a	32,4 $\pm$ 16,5 a

**Tabla 3.** Valores de asimilación fotosintética máxima ( $A_{\max \text{ sat}}$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), concentración interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), transpiración foliar ( $E$ ), capacidad de carboxilación ( $EC$ ), eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $\text{EUA}_i$ ), asimilación fotosintética neta máxima ( $A_{\max}$ ), punto de saturación por luz (PSL), punto de compensación lumínica (PCL), eficiencia cuántica de la fotosíntesis ( $\Phi\text{CO}_2$ ) y respiración nocturna ( $R_n$ ). Bajo condiciones saturantes de radiación y  $\text{CO}_2$  para *Ch. hircinum* y *Ch. album*. Parámetros derivados de la curva de asimilación neta vs la radiación fotosintéticamente activa para *Ch. hircinum* y *Ch. album*. Los datos representan la media  $\pm$  el desvío estándar. Letras diferentes corresponden a diferencias estadísticas significativas ( $p \leq 0.05$ ).

	<i>Ch. album</i>	<i>Ch. hircinum</i>
$A_{\max \text{ sat}}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	19,8 $\pm$ 1,5 a	25,9 $\pm$ 2,0 b
$g_s$ ( $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	0,11 $\pm$ 0,01 a	0,19 $\pm$ 0,02 b
$C_i$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ )	95,6 $\pm$ 5,6 a	155,5 $\pm$ 14,5 b
$E$ ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	2,8 $\pm$ 0,4 a	5,7 $\pm$ 0,6 b
$EC$ ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	207,5 $\pm$ 10,3 a	168,1 $\pm$ 12,0 b
$\text{EUA}_i$ ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	177,4 $\pm$ 4,9 a	134,4 $\pm$ 10,6 b
$A_{\max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	19,5 $\pm$ 0,83 b	26,8 $\pm$ 0,52 a
PSL ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	1107 $\pm$ 28,75 a	1016 $\pm$ 25,8 a
PCL ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	23,50 $\pm$ 3,76 b	36,1 $\pm$ 3,63 a
$\Phi\text{CO}_2$ ( $\text{mol mol}^{-1}$ )	0,04 $\pm$ 0,01 b	0,06 $\pm$ 0,001 a
$R_n$ ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	0,56 $\pm$ 0,08 b	2,39 $\pm$ 0,29 a

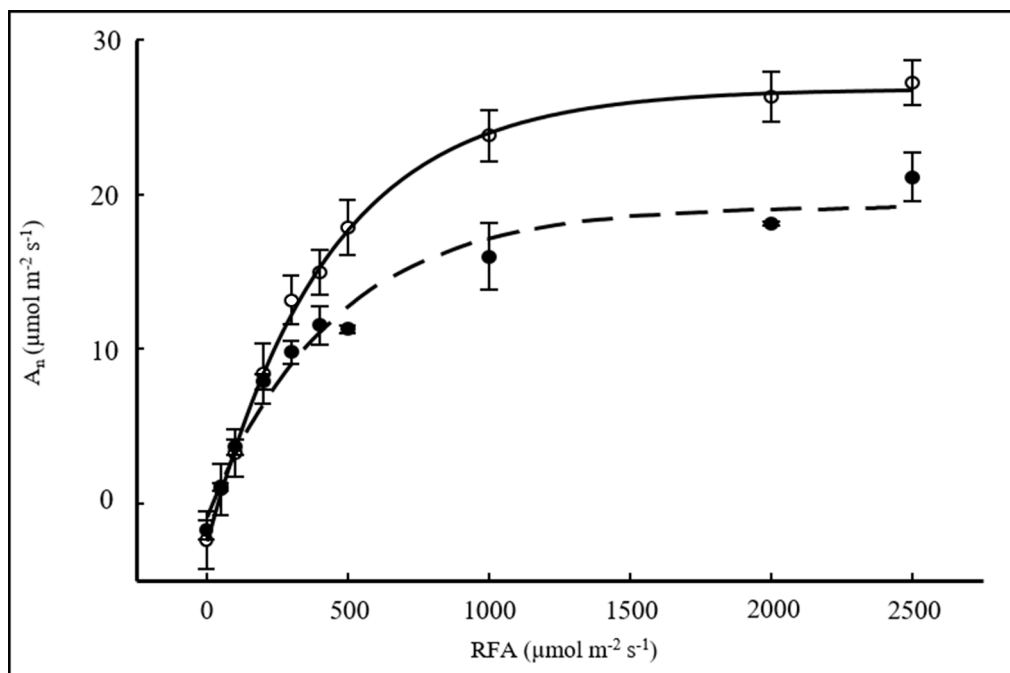


**Fig. 2.** Correlaciones entre características fisiológicas en *Ch. album* (●) y *Ch. hircinum* (○). **A:** Entre  $A_{\max \text{ sat}}$  y  $g_s$ . **B:** Entre  $E$  y  $g_s$ . **C:** Entre  $\text{EUA}_i$  y  $g_s$ . Abreviaturas=  $A_{\max \text{ sat}}$ : asimilación fotosintética máxima;  $E$ : transpiración foliar;  $\text{EUA}_i$ : eficiencia intrínseca en el uso del agua;  $g_s$ : conductancia estomática. Símbolos= ● (círculos negros): *Ch. álbum*; ○ (círculos blancos): *Ch. hircinum*.

*Chenopodium hircinum* incorpora el  $\text{CO}_2$  desde el aire con valores de  $g_s$  que oscilan entre 0,15 y 0,23  $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , en tanto *Ch. album* lo hace a valores más bajos en un rango entre 0,09 y 0,13  $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Por otro lado, entre ambas variables existe una correlación positiva significativa (Fig. 2A), como así también la  $E$  y  $g_s$  presentaron una alta correlación positiva (Fig. 2B), con mayores valores de transpiración y conductancia estomática en *Ch. hircinum* respecto a *Ch. album*.

Con respecto a los valores a  $\text{EUA}_i$  y  $g_s$ , ambas especies muestran una correlación negativa, en la que a medida que aumenta la conductancia estomática disminuye la  $\text{EUA}_i$ , pero con un efecto más pronunciado en *Ch. album* (Fig. 2C).

Al analizar las curvas de respuesta de la asimilación fotosintética neta ( $A_n$ ) al incremento de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), las especies bajo estudio mostraron diferencias (Fig. 3). Hasta los 200  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  el comportamiento de las curvas fue similar en ambas especies. Sin embargo, a partir de los 300  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  los valores de  $A_n$  de *Ch. hircinum* comenzaron a acelerarse



**Fig. 3.** Características fotosintéticas en *Ch. album* y *Ch. hircinum*: asimilación fotosintética neta ( $A_n$ ) en función de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) para *Ch. album* (●) ( $p \leq 0,01$ ) y *Ch. hircinum* (○) ( $p \leq 0,01$ ). Los datos representan la media  $\pm$  el desvío estándar ( $n = 4$ ).

con respecto a los de *Ch. album*, tendencia que se mantuvo hasta que ambas especies logran su asimilación neta máxima ( $A_{max}$ ). Por otro lado, tanto la  $A_{max}$  como el punto de compensación por luz (PCL), el rendimiento cuántico ( $\Phi_{CO_2}$ ) y la respiración nocturna ( $R_n$ ) presentaron diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ) (Fig. 3 y Tabla 3), con mayores valores en *Ch. hircinum* que en *Ch. album*. El punto de saturación por luz (PSL) no presentó diferencias entre ambas especies.

La concentración de nitrógeno foliar mostró diferencias significativas entre las especies bajo estudio. La EFUNf fue un 29% mayor en *Ch. hircinum* con respecto a *Ch. album* (Tabla 4).

#### Pigmentos fotosintéticos y protectores

Los contenidos foliares de Cl a, Cl b y Cl total resultaron 16%, 23% y 18% mayores en *Ch. album* respecto de *Ch. hircinum*. Tanto los contenidos de carotenoides y de pigmentos protectores (con absorbancia a 305 nm) difirieron significativamente entre ambas especies (Tabla 4).

**Tabla 4.** Nitrógeno foliar, eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno foliar (EFUNf) y contenido de clorofilas y pigmentos protectores en *Ch. album* y *Ch. hircinum*. Cl a: clorofila a, Cl b: clorofila b, Abs 305/mg PS: absorbancia de pigmentos protectores a 305 nm. Los datos representan la media  $\pm$  el desvío estándar. Letras diferentes corresponden a diferencias estadísticas significativas ( $p \leq 0,05$ ).

	<i>Ch. album</i>	<i>Ch. hircinum</i>
N <sub>2</sub> foliar (mmolN/m <sup>2</sup> )	98,4 a	93,0 b
EFUNf (μmol mol s <sup>-1</sup> )	201,2 a	278,5 b
Cl a (ug/gPS)	4197 $\pm$ 312 a	3518 $\pm$ 98 b
Cl b (ug/gPS)	1067 $\pm$ 82 a	819 $\pm$ 32 b
Cl a+b (ug/gPS)	5264 $\pm$ 382 a	4337,3 $\pm$ 130 b
a/b	4 $\pm$ 0,2 a	5 $\pm$ 0,6 b
Carotenoides (ug/gPS)	998 $\pm$ 55 a	823 $\pm$ 21 a
Abs 305/mg PS	0,62 $\pm$ 0,04 a	0,55 $\pm$ 0,03 b



## DISCUSIÓN

*Chenopodium album* y *Ch. hircinum*, creciendo bajo condiciones edáficas y microclimáticas similares, presentaron diferencias morfológicas y fisiológicas significativas. La asimilación fotosintética máxima ( $A_{\max \text{ sat}}$ ), expresada por las plantas bajo condiciones saturantes de luz,  $\text{CO}_2$  y temperatura constante, fue un 24% mayor en *Ch. hircinum*. Por otro lado, la alta correlación entre la  $A_{\max \text{ sat}}$  con  $g_s$ , así como la E con  $g_s$  demostraron que en ambas especies existe un fuerte control estomático tanto para la incorporación de  $\text{CO}_2$  como para la pérdida de agua por transpiración. En estos procesos aparecen diferencias importantes ya que *Ch. album* opera en un rango de  $g_s$  entre 0,09 y 0,13  $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , muy por debajo de *Ch. hircinum* que lo hace entre 0,16 y 0,23  $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Los valores medidos de E demuestran que *Ch. album* pierde la mitad del agua por unidad de superficie foliar si se la compara con *Ch. hircinum*; hecho que resulta favorable para *Ch. album* en un ambiente desértico donde las precipitaciones son del orden de los 220 mm anuales.

Otros datos interesantes sobre la estrategia de *Ch. album* para prosperar en este ambiente desértico de alta montaña, surge del análisis de variables como la eficiencia de carboxilación (EC), la eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $\text{EUA}_i$ ) y la eficiencia en el uso del nitrógeno foliar (EUNf). Siendo las dos primeras variables más altas en *Ch. album* mientras que la última fue mayor en *Ch. hircinum*. Los valores de  $\text{EUA}_i$  indican que *Ch. album* puede capturar más moléculas de  $\text{CO}_2$  por cada molécula de agua pérdida por transpiración, es decir, resulta más eficiente que *Ch. hircinum*. La mayor EC en *Ch. album* se explica, al menos en parte, por la presencia de células en empalizada isodiamétricas más pequeñas, que aumentan la superficie de contacto con el  $\text{CO}_2$ , facilitando así su asimilación como se discute más adelante. Esta mayor captación de  $\text{CO}_2$  se vería reflejada en el menor  $C_i$  medido.

Por otro lado, los valores más altos de asimilación fotosintética en *Ch. hircinum*, ya mencionado, se correlacionarían directamente con la EUNf y con aspectos estructurales y anatómicos foliares.

Los datos derivados de las curvas  $A_n$ -RFA mostraron que *Ch. hircinum* posee tanto una mayor asimilación neta máxima como así también una

mayor eficiencia cuántica ( $\Theta\text{CO}_2$ ) que la registrada para *Ch. album*. Los valores de  $\Theta\text{CO}_2$  se encuentran dentro de los valores informados para una planta C3 (Singsaas *et al.*, 2001).

El punto de saturación lumínica (PSL), no difirió significativamente ( $p \leq 0,05$ ) entre ambas especies, aunque si se observaron diferencias en el PCL y la respiración nocturna ( $R_n$ ). En relación al PCL se ha demostrado que el mismo es más elevado en hojas que crecen al sol directo que en hojas con menos iluminación (Marengo *et al.*, 2001). De manera que el PCL bajo registrado en *Ch. album* le permitiría aprovechar la radiación solar en horas de la mañana donde la temperatura es más baja con respecto al mediodía, evitando así la apertura estomática y pérdida de agua por transpiración en horas cercanas al mediodía.

Sin duda, este hallazgo amerita nuevas investigaciones y mediciones, como, por ejemplo, cursos de asimilación neta, en ambas especies, en horas de la mañana. La  $R_n$  registrada en *Ch. album* fue 4,3 veces inferior a la de *Ch. hircinum*, y constituye un rasgo desconocido hasta el momento. El espesor de las láminas foliares no presentó diferencias significativas entre las especies, demostrando que la alta asimilación fotosintética no siempre se relaciona de forma directa con el espesor de las hojas. Esta ausencia de diferencias, podría estar relacionada a que ambas especies crecieron bajo las mismas condiciones de suelo, régimen hídrico, luz y temperatura, que de alguna forma modularían hasta cierto punto la morfología foliar (Fritz *et al.*, 2018).

Milthorpe & Newton (1963) y Sims & Percy (1992) subrayan la importancia de examinar la disposición y geometría de los diferentes tejidos foliares. En este aspecto las especies bajo análisis presentaron diferencias en el tamaño y distribución de las células de la empalizada, mientras las células del mesófilo de *Ch. hircinum* son alargadas y de mayores dimensiones, las de *Ch. album* resultaron ser cortas e isodiamétricas. Esto implica que existe diferencia en la superficie de contacto para la toma de  $\text{CO}_2$ , claramente favorable a la especie exótica. Por otro lado, en ambas especies la disposición de los cloroplastos es parietal. Esto en términos físicos implica una menor distancia entre el sitio de carboxilación, ubicado en los cloroplastos, y los espacios aéreos del mesófilo. Además, el volumen ocupado por los espacios aéreos también

es diferente en ambas especies, *Ch. album* posee un 10% más de espacios intercelulares que *Ch. hircinum*. La variación en el tamaño de las células del mesófilo y en el volumen de los espacios aéreos podría influir en la superficie efectiva de intercambio gaseoso. Se sabe que, en los espacios aéreos el coeficiente de difusión del  $\text{CO}_2$  es 10.000 veces mayor que en medio líquido y como consecuencia la carboxilación se vería facilitada en *Ch. album* (Nobel *et al.*, 1975; Caemmerer & Evans, 1991; Flexas *et al.*, 2012; Lundgren & Fleming, 2020; Théroux-Rancourt *et al.*, 2021).

Al igual que en el presente trabajo, en un estudio comparativo realizado en *Ch. album* y *Ch. hircinum* en un ambiente a baja altitud (470 m s.n.m.) *Ch. album* presentó una mayor densidad estomática, mayor concentración de nitrógeno foliar, mayor concentración de clorofilas (total, *a* y *b*) y mayor AFE, sin embargo, a diferencia de los hallazgos realizados en el presente trabajo, a baja altitud ambas especies mostraron células en empalizada alargadas (Moris *et al.*, 1996). Estas diferencias sin duda hablan de una gran plasticidad de *Ch. album* según el ambiente donde se desarrolla.

Si bien *Ch. album* mostró mayor densidad estomática que *Ch. hircinum*, su asimilación fotosintética fue menor, esto podría explicarse, al menos en parte, a la mayor densidad de glándulas de sal (DGS) presentes en las hojas de *Ch. album* respecto de las de *Ch. hircinum*. Las glándulas de sal (GS) podrían actuar como una barrera física a la difusión del  $\text{CO}_2$  hacia el interior de la hoja, como así también a la transpiración foliar. Sin duda, es una hipótesis que habría que comprobar mediante el diseño de experimentos de manipulación de las GS, creando individuos que carezcan de este carácter. Además, las GS podrían actuar como una pantalla solar frente a la condición de elevada radiación solar propia de las altas montañas, contribuyendo a proteger el aparato fotosintético, más aún en *Ch. album* que proviene de lugares donde la radiación solar es menos intensa que en el sitio de estudio donde se realizaron las mediciones. Estudios del contenido de las GS en *Ch. quinoa* confirman que estas estructuras contienen polifenoles que justamente absorben longitudes de onda en la zona del ultravioleta (Otterbach *et al.*, 2021; Palacios *et al.*, 2024).

De forma similar, nuestras mediciones de compuestos protectores (que absorben alrededor

de los 305 nm) y carotenoides mostraron que precisamente el contenido de los mismos es mayor en *Ch. album*. Se conoce que estos pigmentos protectores y carotenoides están relacionados con la protección del aparato fotosintético y como tal pueden incrementarse frente a posibles fotooxidaciones causada por una mayor cantidad de radiación solar (Lichtenthaler, 2007; Nisar *et al.*, 2015).

Nuestros resultados indican que *Ch. album* ante la radiación solar recibida a 1.995 m s.n.m., protege su aparato fotosintético con una mayor DGS, así como también por una mayor síntesis de compuestos que absorben a 305 nm y carotenoides. Es decir, que desplegó tanto una protección física como una química. Sin embargo, en el futuro la medición de la fluorescencia de la clorofila (ej.: del parámetro Fv/Fm) podría contribuir probar la idea de la existencia de fotooxidaciones diferenciales en ambas especies.

En resumen, *Ch. album* muestra una alta plasticidad para adecuarse a diferentes hábitats. En este estudio se demuestra que esta especie logró su presencia y reproducción a un ambiente desértico de altura mediante una mayor EC asociada de células en empalizada isodiamétricas, más pequeñas, que aumentan la superficie de contacto con el  $\text{CO}_2$ , al aumento de espacios aéreos, al mayor contenido de pigmentos fotosintéticos y una mejor  $\text{EUA}_i$  alcanzada mediante la menor  $g_s$ , y en un mayor número de estomas, estrategias que son desplegadas por numerosas especies y plantas xerófitas (Fahn & Cutler, 1992; Bertolino *et al.*, 2019; Harrison *et al.*, 2020). Esto le permitiría abrir las estomas por tiempos cortos, ahorrando pérdida de agua por transpiración, pero al mismo tiempo sufriendo la penalidad de tener una menor  $C_i$  y por lo tanto alcanzando una menor asimilación fotosintética.

Una comparación de datos fisiológicos entre las especies aquí estudiadas con los que se dispone de variedades de quinoa cultivadas en el mismo lugar demuestra que los valores de asimilación fotosintética neta máxima, por ejemplo fueron menores en *Ch. album* y *Ch. hircinum* que los medidos en nueve de 10 variedades de quinoa (González *et al.*, 2010). Los mismos resultados se obtienen si se compara la conductancia estomática ( $g_s$ ). Sin embargo, la eficiencia en el uso del agua ( $\text{EUA}_i$ ) resultó mayor tanto en *Ch. album* como en *Ch. hircinum*.

## CONCLUSIONES

*Chenopodium hircinum* posee una asimilación fotosintética neta mayor que *Ch. album*. Sin embargo, en un ambiente xérico de alta montaña, esta última especie ha logrado ajustar su estrategia fotosintética y anatomía foliar para lograr un menor punto de compensación de la luz (PCL), una mayor eficiencia de carboxilación (EC) y una mayor eficiencia en el uso intrínseco del agua (EUA<sub>i</sub>). A su vez la mayor densidad de glándulas salinas en *Ch. album* unido a una mayor síntesis de carotenoides y compuestos protectores que absorben en zonas cercanas al UV (abs<sub>305</sub> nm) actuarían como una barrera física y química para proteger su aparato fotosintético. Tanto *Ch. hircinum* como *Ch. album* presentaron una mejor EUA<sub>i</sub> que los registrados para *Ch. quinoa*. Estos resultados señalan a ambas especies como interesantes prospectos para potenciales mejoras de *Ch. quinoa*.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Los autores contribuyeron de igual manera en la elaboración del trabajo.

## AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Miguel Lillo (FML) por el apoyo a este tipo de investigaciones bajo el proyecto “Ecofisiología de variedades seleccionadas de *Chenopodium quinoa* y otras especies de valor nutricional en campo y laboratorio” (B-0004-1).

## BIBLIOGRAFÍA

APN. Sistema de Información de Biodiversidad de la Administración de Parques Nacionales, Argentina. Disponible en: <https://sib.gob.ar/especies/chenopodium-album> [Acceso: 28 septiembre 2023]

BAJWA, A. A., U. ZULFIQAR, S. SADIA, P. BHOWMIK & B. S. CHAUHAN. 2019. A global perspective on the biology, impact and management of *Chenopodium album* and *Chenopodium murale*: two troublesome agricultural and environmental weeds. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 26: 5357-5371. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-04104-y>

BERTERO, H. D. & A. ALERCIA. 2016. Unravelling quinoa domestication with wild ancestors. En: MAXTED, N., M. E. DULLOO & B. V. FORD-LLOYD (eds.), *Enhancing crop genepool use: capturing wild relative and landrace diversity for crop improvement*, pp. 20-26. CABI Digital Library. <https://doi.org/10.1079/9781780646138.0020>

BERTOLINO, L. T., R. S. CAINE & J. E. GRAY. 2019. Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. *Front. Plant Sci.* 10: 225. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00225>

BRUNO, M. C. & B. D. SMITH. 2006. A Morphological approach to documenting the domestication of *Chenopodium* in the Andes. En: ZEDER, M. A., D. BRADLEY, E. EMSHWILLER & B. D. SMITH (eds.), *Documenting domestication: New genetic and archaeological paradigms*, chapter 4, pp. 32-45. University of California Press, Berkeley. <https://doi.org/10.1525/9780520932425-007>

CAEMMERER, S. & J. EVANS. 1991. Determination of the average partial pressure of CO<sub>2</sub> in chloroplasts from leaves of several C3 plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 18: 287-305. <https://doi.org/10.1071/PP9910287>

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. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(92\)90089-3](https://doi.org/10.1016/0034-4257(92)90089-3)

CHAVES-BARRANTES, N. F. & M. V. GUTIÉRREZ-SOTO. 2017. Respuestas al estrés por calor en los cultivos. II. Tolerancia y tratamiento agronómico. *Agron. Mesoam.* 28: 255-271. <http://dx.doi.org/10.15517/am.v28i1.21904>

CURTI, R. N., P. ORTEGA-BAES, J. SAJAMA, D. JARVIS, ... & D. BERTERO. 2023. Exploration and collection of quinoa's wild ancestor in Argentina. En: CHOUKR-ALLAH R. & R. RAGAB (eds.), *Biosaline agriculture as a climate change adaptation for food security*, pp. 167-178. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-24279-3\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-031-24279-3_8)

DIZEO DE STRITTMATTER, C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15: 126-129.

FAHN, A. & D. F. CUTLER. 1992. *Xerophytes*. Gebruder Borntraeger, Berlin.

FLEXAS, J., M. M. BARBOUR, O. BRENDEL, H. M. CABRERA, ... & C. R. WARREN. 2012. Mesophyll

- diffusion conductance to CO<sub>2</sub>: An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Sci.* 193-194: 70-84. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.05.009>
- FRITZ, M. A., S. ROSA & A. SICARD. 2018. Mechanisms underlying the environmentally induced plasticity of leaf morphology. *Front. Genet.* 9: 478. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00478>
- GEISSLER, N., S. HUSSIN, M. M. M. EL-FAR & H.-W. KOYRO. 2015. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration leads to different salt resistance mechanisms in a C<sub>3</sub> (*Chenopodium quinoa*) and a C<sub>4</sub> (*Atriplex nummularia*) halophyte. *Environ. Exp. Bot.* 118: 67-77. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.06.003>
- GONZÁLEZ, J. A., M. BRUNO, M. VALOY & F. E. PRADO. 2010. Genotypic variation of gas exchange parameters and leaf stable carbon and nitrogen isotopes in ten quinoa cultivars grown under drought. *J. Agron. Crop. Sci.* 197, 81-93. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2010.00446.x>
- GONZÁLEZ, J. A., M. I. MERCADO, L. MARTINEZ-CALSINA, L. E. ERAZZÚ, ... & G. I. PONESSA. 2022. Plant density effects on quinoa yield, leaf anatomy, ultrastructure and gas exchange. *J. Agric. Sci.* 160: 349-359. <https://doi.org/10.1017/S0021859622000533>
- GUPTA, P. K. 2018. Veterinary toxicology. En: GUPTA, P. K. (ed.), *Illustrated Toxicology*, pp. 427-517. Academic Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813213-5.00015-8>
- HARAGUCHI, A., B. LI, S. MATSUKI, O. NAGATA & T. HARA. 2009. Variation and plasticity of photosynthesis and respiration in local populations of fat-hen *Chenopodium album* in northern Japan. *Plant Species Biol.* 24: 189-201. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2009.00254.x>
- HARRISON, E. L., L. ARCE CUBAS, J. E. GRAY & C. HEPWORTH. 2020. The influence of stomatal morphology and distribution on photosynthetic gas exchange. *Plant J.* 101: 768-779. <https://doi.org/10.1111/tbj.14560>
- HINOJOSA, L., J. GONZÁLEZ, F. BARRIOS-MASIAS, F. FUENTES & K. MURPHY. 2018. Quinoa abiotic stress responses: A review. *Plants* 7: 106. <https://doi.org/10.3390/plants7040106>
- KAPAZOGLU, A., M. GERAKARI, E. LAZARIDI, K. KLEFTOGIANNI, E. SARRI, E. TANI, & P. J. BEBELI. 2023. Crop wild relatives: A valuable source of tolerance to various abiotic stresses. *Plants* 12: 328. <https://doi.org/10.3390/plants12020328>
- KUMAR, B., A. K. SINGH, R. N. BAHUGUNA, A. PAREEK & S. L. SINGLA-PAREEK. 2023. Orphan crops: A genetic treasure trove for hunting stress tolerance genes. *Food Energy Secur.* 12: e436. <https://doi.org/10.1002/fes3.436>
- LICHTENTHALER, H. K. 2007. Biosynthesis, accumulation and emission of carotenoids,  $\alpha$ -tocopherol, plastoquinone, and isoprene in leaves under high photosynthetic irradiance. *Photosynth. Res.* 92: 163-179. <https://doi.org/10.1007/s11120-007-9204-y>
- LUNDGREN, M. R., & A. J. FLEMING. 2020. Cellular perspectives for improving mesophyll conductance. *The Plant J.* 101: 845-857. <https://doi.org/10.1111/tbj.14656>
- MARENCO, R. A., J. F. DE C. GONCALVES & G. VIEIRA. 2001. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiol.* 21: 1311-1318. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.18.1311>
- MILTHORPE, F. L. & P. NEWTON. 1963. Studies on the expansion of the leaf surface: III. The influence of radiation on cell division and leaf expansion. *J. Exp. Bot.* 14: 483-495. <https://doi.org/10.1093/jxb/14.3.483>
- MIRECKI, R. M. & A. H. TERAMURA. 1984. Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean. *Plant Physiol.* 74: 475-480. <https://doi.org/10.1104/pp.74.3.475>
- MORIS, M., J. A. GONZÁLEZ, M. GALLARDO & F. E. PRADO. 1996. Anatomical and functional differences and nyctinastic leaf movements in *Chenopodium album* L. and *Chenopodium hircinum* Schrad. (Chenopodiaceae). *Bot J Linn Soc.* 121: 133-141. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1996.tb00748.x>
- MUJICA, A. & S.-E. JACOBSEN. 2006. La quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) y sus parientes silvestres. En: MORALES, M. R., B. ØLLGAARD, L. P. KVIST, F. BORCHSENIUS & H. BALSLEV (eds.), *Botánica económica de los Andes Centrales*, pp. 449-457. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- MURPHY, K. M., J. B. MATANGUIHAN, F. F. FUENTES, L. R. GÓMEZ-PANDO, ... & D. E. JARVIS. 2018. Quinoa breeding and genomics. En: GOLDMAN, I. (ed.), *Plant breeding reviews*, pp. 257-320. Wiley, Oxford. <https://doi.org/10.1002/9781119521358.ch7>
- NISAR, N., L. LI, S. LU, N. C. KHIN & B. J. POGSON. 2015. Carotenoid metabolism in plants. *Mol. Plant.* 8: 68-82. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2014.12.007>

- NOBEL, P. S., L. J. ZARAGOZA & W. K. SMITH. 1975. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. *Plant Physiol.* 55: 1067-1070. <https://doi.org/10.1104/pp.55.6.1067>
- OTTERBACH, S. L., H. KHOURY, T. RUPASINGHE, H. MENDIS, ... & S. M. SCHMÖCKEL. 2021. Characterization of epidermal bladder cells in "*Chenopodium quinoa*". *Plant Cell Environ.* 44: 3836-3852. <https://doi.org/10.1111/pce.14181>
- OZMEN, O., F. MOR & A. UNSAL. 2003. Nitrate poisoning in cattle fed *Chenopodium album* hay. *Vet. Hum. Toxicol.* 45: 83-84.
- PALACIOS, M. B., A. J. RIZZO, T. B. HEREDIA, G. ROQUEIRO, ..., & H. P. BURRIEZA. 2024. Structure, ultrastructure and cation accumulation in quinoa epidermal bladder cell complex under high saline stress. *Protoplasma* 2024. <https://doi.org/10.1007/s00709-023-01922-x>
- RAWSON, H. M., J. E. BEGG & R. G. WOODWARD. 1977. The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta* 134: 5-10. <https://doi.org/10.1007/BF00390086>
- SCHULTE, M., C. OFFER & U. HANSEN. 2003. Induction of CO<sub>2</sub>-gas exchange and electron transport: comparison of dynamic and steady-state responses in *Fagus sylvatica* leaves. *Trees* 17: 153-163. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0219-x>
- SENASA. Ministerio de Agricultura Ganadería, Pesca y Alimentos. Disponible en: <http://www.senasa.gob.ar/normativas/disposicion-116-1964-ministerio-de-agricultura-ganaderia-pesca-y-alimentos> [Acceso: 28 septiembre 2023]
- SIMS, D. A. & R. W. PEARCY. 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *Am. J. Bot.* 79: 449-455. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb14573.x>
- SINGH, S., A. SINGH, S. S. HALLAN, A. BRANGULE, ... & R. BHATIA. 2023. A compiled update on nutrition, phytochemicals, processing effects, analytical testing and health effects of *Chenopodium album*: a Non-Conventional Edible Plant (NCEP). *Molecules* 28: 4902. <https://doi.org/10.3390/molecules28134902>
- SINGSAAS, E. L., D. R. ORT & E. H. DELUCIA. 2001. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. *Oecologia* 128: 15-23. <https://doi.org/10.1007/s004420000624>
- SISTEMA NACIONAL DE VIGILANCIA Y MONITOREO DE PLAGAS. *Chenopodium album*. Disponible en: <https://www.sinavimo.gob.ar/plaga/chenopodium-album> [Acceso: 29 septiembre 2023]
- STEIBEL, P. E. 1986. Las Quenopodiaceas de la provincia de La Pampa. *Rev. Fac. Agronomía (Univ. Nac. La Pampa)* 2: 13-37.
- THÉROUX-RANCOURT, G., A. B. RODDY, J. M. EARLES, M. E. GILBERT, ... & C. R. BRODERSEN. 2021. Maximum CO<sub>2</sub> diffusion inside leaves is limited by the scaling of cell size and genome size. *Proc. R. Soc. B.* 288: 20203145. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3145>
- 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. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
- WRIGHT, I. J. & M. WESTOBY. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytol.* 155: 403-416. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00479.x>
- YORIMITSU, Y., A. KADOSONO, Y. HATAKEYAMA, T. YABIKU & O. UENO. 2019. Transition from C<sub>3</sub> to proto-Kranz to C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> intermediate type in the genus *Chenopodium* (Chenopodiaceae). *J. Plant Res.* 132: 839-855. <https://doi.org/10.1007/s10265-019-01135-5>
- ZARLAVSKY, G. E. 2014. *Histología vegetal: técnicas simples y complejas*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.

