



Universidad de Concepción
Facultad de Cs. Naturales y Oceanográficas

**EFECTO DEL pH EN LA MORFO-
FISIOLOGIA EN *CHENOPODIUM QUINOA*
WILLD (AMARANTHACEAE)**

POR JAVIERA PAZ MELGAREJO GONZALEZ

Tesis presentada a la Facultad de Cs Naturales y Oceanográficas de la Universidad de
Concepción para optar al título profesional de Biólogo

Profesor guía y patrocinante: Dra. Luisa Bascuñán Godoy Departamento
de Botánica
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas Universidad de
Concepción

Abril, 2023 Concepción, Chile

*Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier
medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.*

Concepción, Chile 2023

Este seminario ha sido desarrollado en el Laboratorio de Fisiología Vegetal, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

AGRADECIMIENTOS

El agradecer se vuelve infinito cuando va dirigido aquellas personas que han estado siempre, no tenían otro lugar más que este y decidieron quedarse conmigo en esta senda llamada 'vida'. Sentimientos de frustraciones compartidas y momentos de emoción a flor de piel, se vuelven eternos y los traigo conmigo siempre, hasta que me castigue la memoria. Me queda ínfima la razón de juzgar, el rechazo, la vergüenza y la apatía, cuando es con las personas correctas solo abunda el contenerse incondicionalmente en este proceso que a veces se vuelve tan agobiante. El simple hecho de querer ser parte de un entorno natural, comprenderlo y a veces simplemente ahondar en su magnitud, y al mismo tiempo saber que me rodeo de personas que comparten este sentimiento, me llena el corazón de gratitud. Aquellos que no estuvieron directamente, gracias por aceptar mi perspectiva y esa sensación de sentirse insignificante como ser humano, y parte de todo cuando se es un ser vivo. Para aquellas personas que me recibieron de una u otra forma, me enseñaron todo lo que en sus mentes abunda, y aceptaron cada pregunta curiosa sin temer al tiempo. Al apoyo incondicional de mi familia, que bien, sin saber realmente cual era mi camino, lo saben cuándo se preguntan cosas que nuestro espacio natural nos entrega, y podemos maravillarnos con sus respuestas. El absoluto cariño de mis amigas y amigos, especialmente de un par que me han hecho sentir luz en los peores momentos de mi vida, el resto queda guardado para ellas. No sé qué pasará en el futuro, pero el hecho de tener un compañero que, con todas sus actitudes y noble amor, me hizo pensar con raciocinio situaciones que se salieron de mis manos en toda esta etapa de crecimiento, y fue capaz de entregarme herramientas para hacerle frente a las peores versiones de mí.

Gracias a todas y todos.

INDICE

Contenido

AGRADECIMIENTOS	3
RESUMEN	7
ABSTRACT	8
1 INTRODUCCIÓN.....	9
1.1 El pH	9
1.1.1 Efecto del pH en la biodisponibilidad de nutrientes en el suelo	10
1.1.2 Intercambio iónico (catiónico-aniónico) en el suelo	11
1.1.3 Suelos alcalinos y ácidos y el efecto sobre la nutrición	12
1.1.4 Efecto del pH en las plantas	13
1.1.5 Rangos de pH en los suelos de Chile	16
1.1.6 La Fluorescencia de la Chl a como indicador de estrés	17
1.2 <i>Chenopodium quinoa</i> como modelo de estudio	19
HIPÓTESIS	21
OBJETIVO GENERAL.....	21
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	21
2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
2.1 Material Vegetal.....	22
2.2 Diseño experimental.....	22
2.2.1 Germinación de semillas.....	22
2.2.2 Condiciones de crecimiento.....	22
RESUMEN GRAFICO DEL EXPERIMENTO	23
2.2.3 Mediciones biométricas	24
2.3 Recolección de material para estimaciones bioquímicas	25
2.3.1 Mediciones de la fluorescencia de la clorofila.....	25
2.3.2 Extracción y cuantificación de pigmentos	25

2.4	Análisis Estadísticos.....	26
3	RESULTADOS	27
3.1	Parámetros biométricos	27
3.1.2	Longitud y N° de Hojas	Error! Bookmark not defined.
3.1.2	Biomasa, foliar y radicular.....	Error! Bookmark not defined.
3.1.3	Area, longitud y raíces secundarias.....	34
3.1.4	Fluorescencia de la Chl a como indicador de estrés	35
3.1.5	Área, longitud y raíces secundarias	Error! Bookmark not defined.
4	DISCUSIÓN.....	Error! Bookmark not defined.
4.1	Efecto de las variaciones de pH sobre el crecimiento.	Error! Bookmark not defined.
4.2	Efecto del pH sobre el sistema radicular.	39
4.3	Rendimiento fotosintético y su relacion con el contenido de pigmentos bajo el efecto del pH.	39
5	CONCLUSIÓN.....	42
6	BIBLIOGRAFÍA.....	43
7	ANEXOS.....	Error! Bookmark not defined.

INDICE DE ILUSTRACIONES

Figura 1.	Digrama explicativo de la disponibilidad de nutrientes según el pH del suelo	Error! Bookmark not defined.
Figura 2.	Diagrama explicativo de los efectos del pH del suelo sobre el crecimiento de las plantas	Error! Bookmark not defined.
Figura 3.	Rango de pH en América del Sur.....	Error! Bookmark not defined.
Figura 4.	Imagen de individuos del ecotipo Socaire creciendo a diferentes tratamientos de pH.....	Error! Bookmark not defined.
Figura 5.	Biomasa seca total, foliar, y radicular y el efecto de los diferentes tratamientos de pH	Error! Bookmark not defined.

Figura 6. Escáner de raíces de *C. quinoa* crecidas a distintos pHs **Error! Bookmark not defined.**

Figura 7. Efecto del pH en el número de puntas de raíces **Error! Bookmark not defined.**

Figura 8. Efectos de los distintos tratamientos de pH en el contenido de clorofila total y carotenoides **Error! Bookmark not defined.**

Figura 9. Efecto de los distintos tratamientos de pH en los parámetros de fluorescencia 36

Figura 10. Porcentaje de germinación y supervivencia **Error! Bookmark not defined.**

Figura 11. Los diferentes tratamientos de pH sobre el peso fresco total, foliar y radicular **Error! Bookmark not defined.**

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. (A) Solución de Hoagland (B) Análisis del sustrato utilizado **Error! Bookmark not defined.**

Tabla 2. Efecto de los diferentes tratamientos de pH sobre la longitud y el número de hojas para todas las plantas **Error! Bookmark not defined.**

Tabla 3. Efecto de los diferentes tratamientos de pH sobre el peso fresco total, foliar y radicular **Error! Bookmark not defined.**

Tabla 4. Valores de la cantidad de carotenoides, clorofila b y clorofila a para todos los tratamientos **Error! Bookmark not defined.**

Tabla 5. Parámetros de fluorescencia de la clorofila a **Error! Bookmark not defined.**

RESUMEN

Los cambios de pH en el suelo pueden alterar sus propiedades químicas, cambiando la capacidad de las especies vegetales de absorber nutrientes. Chile posee un gradiente latitudinal de pH, sin embargo, el efecto del pH sobre las respuestas fisiológicas de plantas y cultivos ha sido poco estudiado. *Chenopodium quinoa* posee una gran distribución de Norte a Sur en Chile, encontrándose ecotipos adaptados a zonas de suelos con pH alcalinos y ácidos. En esta tesis estudiamos del efecto de un rango de pH (2.5, 5.5 y 8.5) sobre el crecimiento de *C. quinoa*, del ecotipo Socaire, cultivado en los suelos de la zona norte/Andina del país. Evaluamos parámetros biométricos como la altura, número de hojas, biomasa foliar y radicular, longitud y extensión de las raíces y parámetros fisiológicos como el nivel de pigmentos y la fluorescencia de la clorofila *a*. Nuestros resultados muestran que la biomasa total, foliar y radicular, longitud y extensión de raíces y parámetros fotoquímicos que tienden a disminuir con un incremento de la acidez. Probablemente esta respuesta se deba a un efecto restrictivo en la adquisición de nutrientes o la intoxicación por elementos minerales tóxicos que en condiciones de acidez se vuelven más biodisponibles para las plantas. Consistentemente con el lugar de origen del ecotipo Socaire el pH 8.5 fue el más beneficioso para las plantas de quinoa. Probablemente este ecotipo al tener su origen en suelos básicos, ha generado estrategias para poder adquirir los nutrientes necesarios para su óptimo desarrollo. Nuestros hallazgos abren nuevas interrogantes acerca de los mecanismos que subyacen la exitosa respuesta de este ecotipo a condiciones alcalinas de suelo.

ABSTRACT

Changes in soil pH can alter its chemical properties, compromising the ability of plant to absorb nutrients. Chile has a latitudinal pH gradient, however, the effect of pH on plant physiological responses has been little studied. *Chenopodium quinoa* which has a wide distribution from north to south in Chile, with ecotypes adapted to alkaline and acidic pH soils. In this thesis we studied the effect of a pH range (2.5, 5.5 and 8.5) on the growth of *C. quinoa*, ecotype Socaire, that is able to grow in soils of the northern/Andean zone of the country. We evaluated parameters such as % germination and % survival, biometric parameters such as height, number of leaves, leaf and root biomass, root length and extension, and physiological parameters such as pigment level and chlorophyll a fluorescence. Our results show that % germination and survival, total, leaf and root biomass, root length and spread, and photochemical parameters tend to decrease with increasing acidity. This response is probably due to a restrictive effect on the acquisition of nutrients or intoxication by toxic mineral elements that become more bioavailable to the plants in the presence of acidity. Consistent with the place of origin of the Socaire ecotype, pH 8.5 was the most beneficial for quinoa plants. Probably Socaire with its origin in basic soils, has generated strategies to be able to acquire the necessary nutrients for its optimal development. Our findings open new questions about the mechanisms underlying the successful response of this ecotype to alkaline soil conditions.

INTRODUCCIÓN

1.1 El pH.

El pH mide la concentración de iones de hidrógeno en una solución, la que determina el grado de alcalinidad o de acidez. Sin embargo, los sustratos también poseen esta característica dependiendo de la proporción en que se encuentren las concentraciones de iones hidrógeno y/o hidroxilos. En el suelo, el pH es una de las propiedades más importantes para el establecimiento y desarrollo de los cultivos, debido a que determina la asimilación de los macronutrientes y micronutrientes indispensables para el desarrollo de las plantas (Rivera *et al.* 2018). La acidez del suelo se puede expresar usando la escala de pH, la cual toma valores desde el 0 hasta el 14. Aquellos suelos con pH sobre 7 son básicos, alcalinos o mal llamados suelos dulces, y aquellos suelos que tienen un pH bajo 7 son ácidos o también denominados suelos amargos (Rivera *et al.* 2018). El pH del suelo, o mejor conocido como acidez del suelo tiene distintas fuentes, incluyendo el tipo de arcilla, los hidróxidos de hierro y aluminio, las sales solubles del suelo y el dióxido de carbono que puede originarse por exudación de materia orgánica, o por la presión del anhídrido carbónico de la atmósfera sobre el suelo (Sierra *et al.* 1982). En suelos ácidos, la mayoría de los micronutrientes como el Fe, Mn, Zn, Cu tienen mayor disponibilidad para las plantas que en suelos alcalinos, lo que favorece el crecimiento de las plantas (Loncaric *et al.* 2008). Sin embargo, algunos de estos micronutrientes y otros elementos no esenciales, pueden volverse tóxicos a altas concentraciones generando consecuencias negativas en los procesos fotosintéticos, síntesis de proteínas y el mantenimiento de la integridad de las membranas de la raíz (Casierra & Poveda. 2005). Por el contrario, en suelos alcalinos, si bien la disponibilidad de la mayoría de los macronutrientes aumenta, la disponibilidad de fósforo y micronutrientes generalmente se reduce y sus niveles

más bajos pueden afectar negativamente el crecimiento de las plantas (Osorio. 2012).

1.1.1 Efecto del pH en la biodisponibilidad de nutrientes en el suelo.

El pH controla varios aspectos en la fertilidad del suelo (George *et al.* 2012). Para construir una comprensión mecánica del pH del suelo a escala global se utilizan conceptos geoquímicos e hidrológicos. Los experimentos indican que el pH del suelo suele estar fuertemente amortiguado por el equilibrio de dos minerales secundarios: calcita (CaCO_3) y gibsita [$\text{Al}(\text{OH})_3$] (Chadwick *et al.* 2001). El CaCO_3 precipita los iones de calcio (Ca^{2+}) y los iones de carbonato (CO_3^{2-}) derivados del dióxido de carbono disuelto (CO_2). El exceso de calcio disminuye la solubilidad del fósforo por la formación de precipitados insolubles de fósforo de calcio (Demeyer *et al.* 2001). Por otro lado, el [$\text{Al}(\text{OH})_3$] precipita los iones de aluminio (Al^{+3}) que son liberados en sitios de intercambio en la matriz de suelo. (Posito *et al.* 2008). La presencia de los iones de aluminio (Al^{+3} , [$\text{Al}(\text{OH})_2^+$], H^+ y OH^-) son determinantes de la solubilidad de los nutrientes en el suelo (fosfato PO_4^{3-} , sulfato SO_4^{2-} , molibdato MoO_4^{2-} , hierro Fe^{2+} manganeso Mn^{2+} , cobre Cu^+ , zinc Zn^{2+}) y también son indicadores de la escasez de las formas disponibles de algunos de ellos en el suelo (calcio Ca^{2+} , magnesio Mg^{2+} , potasio K^+ , sodio Na^+). Se ha visto que cuando el suelo tiene un pH cercano a la neutralidad o alcalino ($\text{pH} \geq 6.5$), la abundancia de iones de OH^- produce la precipitación de compuestos insolubles de hierro, manganeso, cobre y zinc; de esta manera estos micronutrientes se vuelven no-disponibles para su absorción por las raíces de las plantas (Kochian *et al.* 2004). En suelos de pH ácido (<5.5), principalmente suelos de regiones lluviosas, la presencia de iones de Al restringe la solubilidad-disponibilidad de fósforo, sulfato, y molibdato. Debido a que este metal es capaz de atrofiar los ápices radiculares y se dificulta la adquisición de estos nutrientes (Aguirre. 2001). En estos suelos también hay una tendencia a tener una baja disponibilidad de calcio, magnesio y potasio, además de que se restringe la nitrificación y la descomposición de la materia orgánica del suelo, efecto que será más severo al disminuir el pH. (Osorio. 2012)

(Fox *et al.* 1991)(Peterson & Newman 1976).

1.1.2 Intercambio iónico (catiónico-aniónico) en el suelo.

Muchas sustancias en el suelo existen como iones. En los suelos agrícolas la mayoría de los aniones (iones cargados negativamente) se presentan en formas insolubles, por lo tanto, la matriz edáfica tiene una carga negativa. (Bache. 2017). La capacidad de intercambio catiónico (CIC) se refiere a la suma de sitios negativos en la fase sólida del suelo que puede fijar cationes. La disociación de los grupos OH^- y COOH^- en materia orgánica aumentará bajo un pH alcalino, produciendo un incremento en la CIC. (Tan 1998; Rengel 2002). Las CIC de los suelos alcalinos suelen ser superiores que las de los otros suelos, ya que es menos propenso a la lixiviación de los iones y genera que en la matriz de suelo posean altas cantidad de carga permanente positiva. Por el contrario, el aumento de la acidez provoca una disminución del CIC debido a la disminución de las partículas sólidas para absorber cationes (Blake *et al.* 1999). Como consecuencia, grandes cantidades de cationes (especialmente cationes básicos como el Ca^{2+} y el Mg^{2+}) están presentes en la solución del suelo y, por tanto, son propensos a la lixiviación. El encalado (agregado de cal) de los suelos ácidos da lugar a un aumento de CIC, con sitios cargados negativamente neutralizados por la unión de Ca^{2+} (Hochman *et al.* 1992) (Rengel 2002^a). El pH del suelo tiene un efecto dominante en la solubilidad y, por tanto, en la disponibilidad y fitotoxicidad potencial de los iones (tanto de los nutrientes como de los elementos tóxicos). Mientras que un pH ácido desplaza el equilibrio hacia los cationes metálicos libres y los aniones protonados, un pH más básico favorece los complejos de carbonato o hidroxilo. Por lo tanto, la disponibilidad de los micronutrientes y los iones tóxicos presentes en la solución del suelo como cationes (por ejemplo, Al^{3+} y Fe^{2+}) aumentan a medida que el pH del suelo se vuelve más ácido (Khabaz-Saberi. *et al.*, 2010).

1.1.3 Suelos alcalinos y ácidos y el efecto sobre la nutrición.

El pH del suelo es una variable química que influye enormemente en la probabilidad de que las raíces absorban tanto nutrientes como elementos tóxicos, por lo que las especies vegetales que dominan un paisaje en condiciones naturales suelen reflejar el estado del pH en la matriz del suelo (Weil & Brady. 2017). En el planeta más de 900 millones de hectáreas están afectadas por la alcalinización y no existen prácticas efectivas para controlarlo (Fang *et al.* 2021). En las regiones áridas y semiáridas la mayoría de los suelos son alcalinos (pH superior a 7) porque no hay suficiente lluvia para lixiviarlos completamente. Por ello, la erosión que existe en las regiones áridas permite que muchos de los minerales que existen en la matriz edáfica, aporten altos niveles de elementos tóxicos (Yan *et al.* 2016). Los micronutrientes como zinc (Zn), cobre (Cu), hierro (Fe) y manganeso (Mn) son menos solubles a niveles de pH superiores a 7, lo que induce que el crecimiento de las plantas suela verse limitado por las deficiencias de estos elementos (DeLaune & Conover. 2011). Las deficiencias de Fe y Zn son especialmente comunes en cultivos como el trigo (*Triticum aestivum*) y sorgo de secano (*Sorghum* sp), es más, en suelos de zonas muy áridas reducen aún más la disponibilidad de estos nutrientes (FAO. 2013). Por otra parte, la acidificación del suelo puede verse acelerada por las prácticas agrícolas cuyas causas se le han atribuido al desequilibrio en el ciclo del carbono, el nitrógeno y el azufre. Además, en suelos ácidos un porcentaje importante de Al se encuentra en formas solubles y biodisponibles pudiendo ejercer un estrés y efectos tóxicos en las plantas. El aluminio es muy abundante en la corteza terrestre donde se encuentra combinado con otros elementos unido por ligandos, o estar presente en otras formas no fitotóxicas (Bohn *et al.* 1993, citado por Aguirre 2001). Los suelos ácidos son capaces de permear de cierta manera los iones de metales pesados a través de las raíces de las plantas y puedan penetrar las células radiculares, inhibiendo el

crecimiento de las raíces y dificultando la absorción de agua y nutrientes esenciales como fósforo y calcio (Kochian *et al.* 2005 & Gupta *et al.* 2019).

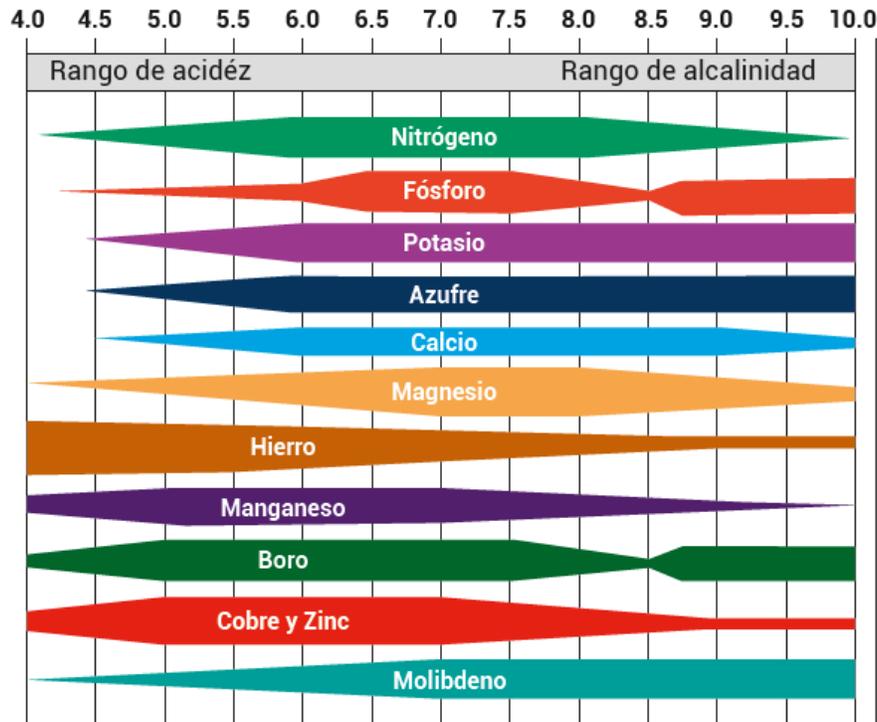


Figura 1: Diagrama explicativo de la disponibilidad de nutrientes según el pH del suelo. (Castellanos *et al.* 2000). El N está ampliamente disponible bajo un rango de pH, en cambio elementos como el Fe o el Cu y el Zn están más acotados a pHs ácidos.

1.1.4 Efecto del pH en las plantas.

Considerando la productividad de los cultivos, sería importante determinar los grados de alcalinización de los suelos del país para conocer y cuantificar las superficies afectadas (Brejda *et al.* 2000). Además, se debe tener en cuenta que los efectos del pH sobre la rizosfera dependen también de la especie vegetal y el

genotipo en cuestión (Marschner 2005). La mayoría de las plantas, incluyendo a aquellas de interés agroalimentario, presentan una notable adaptabilidad a un amplio rango de pH, aun cuando este factor se vuelve crítico al momento que ejerce una influencia negativa sobre la dinámica en la captación de nutrientes. Los nutrientes de las plantas están óptimamente disponibles en rangos de pH intermedios/subácidos (5.5 – 7.0) y son compatibles con el crecimiento de las raíces en las especies vegetales (Jensen 2010). Aquellas plantas que crecen en suelos demasiados ácidos cambian en gran medida su capacidad de absorción y están constantemente expuestas a deficiencias de minerales o son vulnerables a la toxicidad de metales (Ramírez-Rodríguez *et al.* 2005). El pH apoplástico de la planta es aproximadamente de 5.5, mientras que el pH del citoplasma es de aproximadamente 7.2 a 7.4 (Epstein *et al.* 2005). Los valores extremos del pH del suelo (≤ 4.0 y/o ≥ 7.0) generan un efecto en el pH apoplástico de la raíz, afectando el gradiente de pH a través de la membrana plasmática la cual es esencial para la absorción de nutrientes (Felle *et al.* 2002). Las raíces de las plantas pueden cambiar el pH de la rizósfera mediante el bombeo de protones como uno de los principales mecanismos de tolerancia a pH elevado del suelo (Rengel 2002; Hinsinger *et al.* 2003). Las H⁺-ATPasas juegan un papel importante en la modificación del pH rizosférico, el cual está mediado por hormonas que activan o inhiben los flujos de H⁺ a través de un mecanismo indirecto que involucra una señal de Ca²⁺ (Morth *et al.* 2011). Además, esta acidificación del suelo cumple un rol en la captación de nutrientes. Los valores extremos de pH afectan el crecimiento, el intercambio de gases y las concentraciones de clorofila foliar a través de procesos de síntesis y degradación de estos pigmentos (Casierra. 2005). Los cambios inducidos por las raíces en el pH de la rizósfera son el resultado del equilibrio entre la excreción de H⁺ y HCO₃⁻ (OH), la liberación de CO₂ por la respiración, la excreción, y descomposición de varios compuestos orgánicos conocidos colectivamente como exudados de las raíces (Crowley & Rengel 1999) (Hinsinger *et al.* 2003). Varios rasgos morfológicos como la altura, extensión lateral, biomasa, tamaño y número de flores en las plantas están influenciadas por el pH (Jiang, *et al.* 2017). Un proceso importante que contribuye a los cambios de pH inducidos por las raíces en la

rizósfera es la liberación de cargas transportadas por H^+ u OH^- para compensar una absorción desequilibrada de cationes y aniones en la interfaz suelo-raíz (Hinsinger,

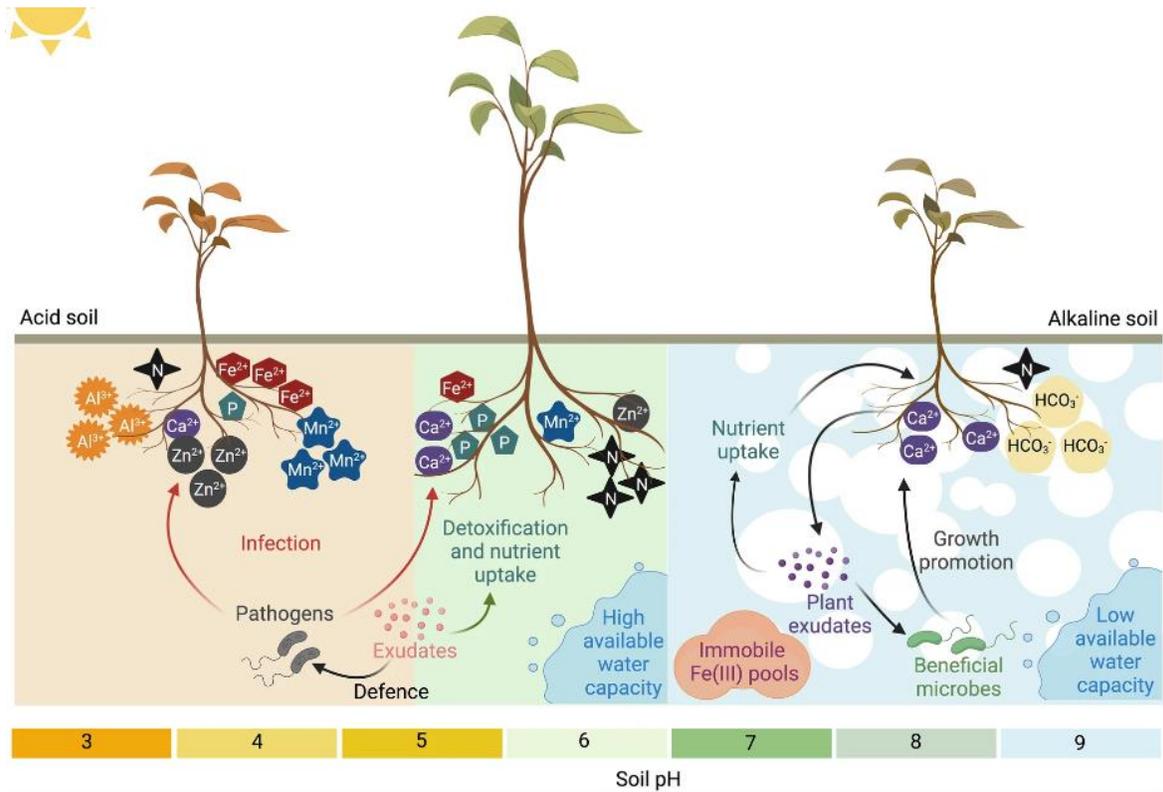


Figura 2: Diagrama explicativo de los efectos del pH del suelo sobre el crecimiento de las plantas. (Imagen basada en Vélez *et al.* 2023). El pH interfiere en la captación de nutrientes esenciales para las plantas, en donde se define que la deficiencia de ciertos elementos afecta directamente en la morfología de las plantas. Incluso el pH rige la toxicidad de ciertos elementos cuando están asociados a suelos ácidos.

Un suelo alcalino altera el pH apoplástico, afectando al entorno del pH intracelular, regulando múltiples procesos fisiológicos que influyen sobre la fotosíntesis (Tsai & Schimifd, 2021). Morfológicamente el pH alcalino inhibe el alargamiento de la raíz primaria a través de señales de etileno y auxinas (Xu *et al.* 2012). Los nutrientes como Fe y Zn tienen una baja solubilidad a pH altos (básicos) por las raíces del suelo (Donnini *et al.* 2012) (Rengel. 2015). Hay una alta concentración de bicarbonatos de sodio en un suelo alcalino produciendo una dificultad de

translocación de hierro de los cotiledones a las raíces de las plántulas (Martínez-Cuenca *et al.* 2013). Se ha informado en otros estudios que existe varios tipos de factores de transcripción y transportadores que desempeñan un papel positivo en la resistencia de las plantas al estrés por pHs básicos, los cuales han sido encontrados en cultivares de arroz (*Oryza sativa*) y en la soya (*Glycine soja*). Estos transportadores incluyen una familia de genes que son capaces de absorber los nutrientes esenciales, pese a la dificultad de ser absorbidos por las altas concentraciones de bicarbonato en suelos alcalinos (Duan *et al.* 2018). El proceso de fotosíntesis en las hojas es fundamental para la producción de biomasa y el rendimiento de los cultivos (Johnson. 2016). Como la mayoría de los estreses, el estrés por pH básico es tóxico para el fotosistema, inhibiendo la síntesis de clorofila, destruyendo la membrana de los tilacoides y la estructura de los cloroplastos y dificulta las cadenas de transporte de electrones lo que a su vez provoca un exceso de producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Guo *et al.* 2015). Por lo tanto, las plantas en suelos alcalinos deben hacer lidiar con el estrés fisiológico y la toxicidad iónica, regulando el pH fuera de las raíces. Las respuestas de las plantas al estrés alcalino pueden involucrar vías metabólicas, como el transporte de iones, la fotosíntesis, la acumulación osmótica de solutos y la síntesis de hormonas; sin embargo, los componentes metabólicos relacionados con la tolerancia a la alcalinidad son limitados (Guo *et al.* 2015). El rol de las paredes celulares contrarresta el efecto de los cambios de pH, actuando como un amortiguador contra estos drásticos cambios de pH en la rizósfera y contribuyen a un pH continuo dentro del apoplasto mediado por hormonas peptídicas antagonistas y sus receptores que contienen tirosina sulfatada 1 (PSY1) y el factor de alcalinización rápida (RALF) que activan o inhiben los flujos de H⁺ impulsados por las H⁺ ATPasas, encontradas en especies como *Arabidopsis* sp y en *Catharanthus roseus* (Siwinska, 2018).

1.1.5 Rangos de pH en los suelos de Chile.

En los suelos de la zona norte de Chile, desde la región de Atacama hasta la región de Coquimbo, existe una cantidad importante de suelos alcalinos con carbonatos

(CaCO₃), que también afectarían directamente a la disponibilidad de los elementos minerales esenciales para el desarrollo de los cultivos, presentando una acumulación de sales solubles y un alto contenido de sodio intercambiable, y la deficiencia de otros nutrientes como hierro (Fe), zinc (Zn) y cobre (Cu) que frecuentan en los suelos alcalinos (Sierra *et al.* 2006). Por otra parte, los suelos ácidos representan hasta un 60% de la superficie arable, por lo que este tipo de suelos es un problema que afecta a amplias zonas de Chile. Una mayor precipitación, y actividad volcánica en las regiones del centro sur del país induce mayor lixiviación de los iones que se encuentran en la matriz de suelo, que son reemplazados por cationes ácidos, siendo esta la principal causa del aumento de la acidez desde la V región por la cordillera de la costa, y desde la VII región por el valle central y la precordillera andina hacia el sur de Chile, por ende, un factor limitante de los cultivos (Suarez, 1992b).

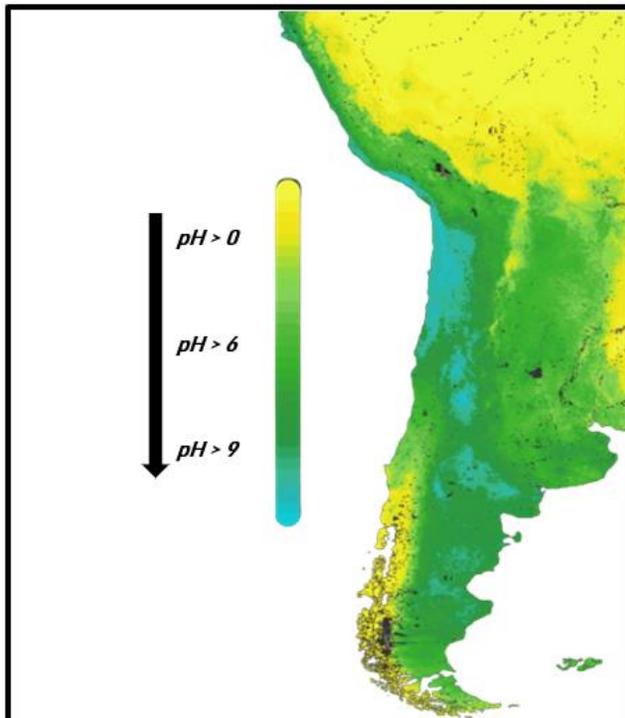


Figura 3: Rango de pH en América del Sur (Imagen basada en 'Soil Grids'). En Chile, se puede ver que, en la zona norte, predominan los suelos más básicos, mientras que, en el sur de Chile, los suelos son más ácidos. La zona centro representa valores de pH más bien neutros.

1.1.6 La Fluorescencia de la Chl a como indicador de estrés.

La fluorescencia de la clorofila en los sistemas fotosintéticos está en constante cambio, la cual se ve influenciada directamente por el ambiente. Estrés ambientales como temperaturas extremas, sequía, cambios en la intensidad lumínica, salinidad, y otros factores afectan de manera directa o indirecta, la emisión de fluorescencia (Salazar *et al.* 2016). La medición de la clorofila *a*, corresponde a un método no intrusivo que se utiliza ampliamente para evaluar la resistencia al estrés ambiental (Oukarroum *et al.* 2009). El principio en el que se basa el análisis de la fluorescencia de clorofila es relativamente sencillo; la energía luminosa absorbida por los pigmentos en una hoja puede ser: (i) utilizada para impulsar la fotosíntesis (fotoquímica), (ii) el exceso de energía puede disiparse en forma de calor o (iii) remitir en forma de fluorescencia (Maxwell & Johnson. 2000). Para este estudio, nos enfocamos en tres parámetros importantes para ver el rendimiento de la fotosíntesis y del PSII como tal: F_v/F_m , indicador robusto del rendimiento cuántico máximo de la química del PSII que indica un estado de normalidad (que la planta está saludable en términos de su aparato fotosintéticos el cual toma valores entre 0.7 y 0.8) y que cuanto más disminuye, más estrés está sufriendo el aparato fotosintético (Murchie & Lawson, 2013). El NPQ (Non Photochemical Quenching, por sus siglas en inglés), es un indicador de los mecanismos de fotoprotección, y su aumento está relacionado con la disipación térmica del exceso de energía absorbida. Las plantas tienen mecanismos para superar el problema de la fotoxidación, reduciendo la tasa de transporte de electrones convirtiendo la luz excesivamente absorbida en energía térmica. La disipación del exceso de energía de excitación en forma de calor se conoce como extinción no fotoquímica (NPQ) de la fluorescencia de la clorofila (Rochaix. 2011)(Baker. 2008). NPQ es una importante respuesta fotoprotectora, ya que reduce la concentración de estados excitados de clorofila en el PSII mediante la activación de un canal de disipación de calor (Baker. 2008). q_L es un indicador de la fracción de centros del PSII 'abiertos' con Q_A oxidadas (estado redox del PSII). Estudiar la cinética del apagamiento de la fluorescencia de la clorofila nos permite estimar de una manera sencilla los cambios de la fotosíntesis de la planta producto del efecto del estrés ambiental.

1.2 *Chenopodium quinoa* como modelo de estudio.

La quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) es un cultivo desde hace más de 7.000 años presente en amplias zonas de América del Sur. Posee un alto valor nutricional atribuyéndole muchas bondades peculiares como ser una excelente fuente de minerales, vitaminas, antioxidantes, entre otros. En las últimas décadas, la producción y el consumo de quinua ha comenzado a aumentar de manera sostenida e incluso exponencial, debido a la capacidad de crecer en condiciones adversas y factores estresantes como salinidad, sequía e incluso bajas temperaturas (Angeli *et al.* 2020). En Chile, se presentan dos modelos de producción de la quinua, uno impulsado por las producciones familiares limitados para los mercados locales y otro modelo de explotación dominado por la industrialización y la exportación (FAO. 2013). En suelos del centro y sur de Chile, los cultivos de quinua deben lidiar con suelos ácidos y empobrecidos en nutrientes, temperaturas elevadas durante el periodo de crecimiento y rangos de precipitación de 500-1.500 mm/año. Por otro lado, el Altiplano y el Llano son zonas geográficas representativas de Chile, donde las plantas de quinua están sometidas a condiciones climáticas extremas y estresantes; en las que se incluyen una alta radiación solar, cambios drásticos de temperatura, un volumen limitado de precipitaciones anuales (150-300 mm/año) y suelos salinos, donde estas plantas han logrado tolerar la sal durante toda la etapa de crecimiento y su biomasa aumenta en cierto niveles de sal, por lo que es ampliamente utilizada en diferentes condiciones climáticas agrícolas como cultivo candidato para la biorremediación de suelos salinos-alcálinos (Reguera *et al.* 2018). Ambos sitios y sus condiciones edafoclimáticas son representativas de condiciones estresantes que reducen la probabilidad de absorción y asimilación de nutrientes que debe enfrentar la quinua en nuestro país (Bascuñán-Godoy *et al.* 2018). Existen diferentes variedades de quinua que presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas específicas para hacer frente a diversos estreses ambientales (Hinojosa.

2018). Se necesita urgentemente una mejor comprensión de los efectos del cambio climático, en específico como afectan las variaciones de pH en el suelo. Socaire, es un ecotipo que crece en suelos alcalinos, y ha demostrado ser extremadamente resistente a la salinidad, y altas temperaturas. Además, este ecotipo ha demostrado tener una rápida germinación y una rápida recuperación en su desempeño fotosintético cuando se enfrenta a estrés abiótico y es capaz de tener un crecimiento óptimo bajo NO_3^- (Cifuentes *et al.* 2023). Como se mencionó anteriormente, el efecto del pH sobre la adquisición de los nutrientes es uno de los factores más importantes en el ámbito agrícola en lo que podría estar afectando en gran porcentaje la producción de los cultivos de este cotizado pseudo-cereal, y a su vez el desempeño de la planta en sus diferentes estados de desarrollo. En esta tesis nos preguntamos si el ecotipo Socaire, que se desarrolla naturalmente en zonas áridas del país, presenta adaptaciones y mecanismos para lograr un óptimo rendimiento en suelos básicos respecto a suelos ácidos. Para poner a prueba esta hipótesis se evaluaron diferencias morfológicas de quinoa Socaire creciendo a pHs ácidos y básico en parámetros de crecimiento (tamaño, número de hojas, longitud de raíces, número de puntas de raíces, área de red radicular), así como el índice en contenido de pigmentos y parámetros fisiológicos como la fluorescencia de la clorofila *a* y la eficiencia fotoquímica máxima del PSII.

HIPÓTESIS

El ecotipo Socaire, debido a su origen Altiplánico, presenta rasgos adaptativos morfo-fisiológicos en suelos alcalinos influenciado por un mejor desempeño fotoquímico.

OBJETIVO GENERAL

Determinar el desempeño morfofisiológico del ecotipo Socaire a diferentes tratamientos de pH.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Estudiar los cambios morfológicos y de crecimiento en plantas de quinoa ecotipo Socaire tratadas a los diferentes pHs.
2. Estudiar el efecto del pH en los pigmentos y parámetros de fluorescencia de la clorofila *a*.

MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Material Vegetal.

Se utilizó un ecotipo de *Chenopodium quinoa* (Willd): Socaire, originario del Altiplano Chileno, San Pedro de Atacama, desierto de Atacama. (Socaire, 23°35'31.58" S, 67°53' 69"W. Las semillas se obtuvieron del Banco Nacional de Semillas de Chile, gestionado por INIA-Intihuasi (Vicuña, Chile).

2.2 Diseño experimental.

2.2.1 Germinación de semillas.

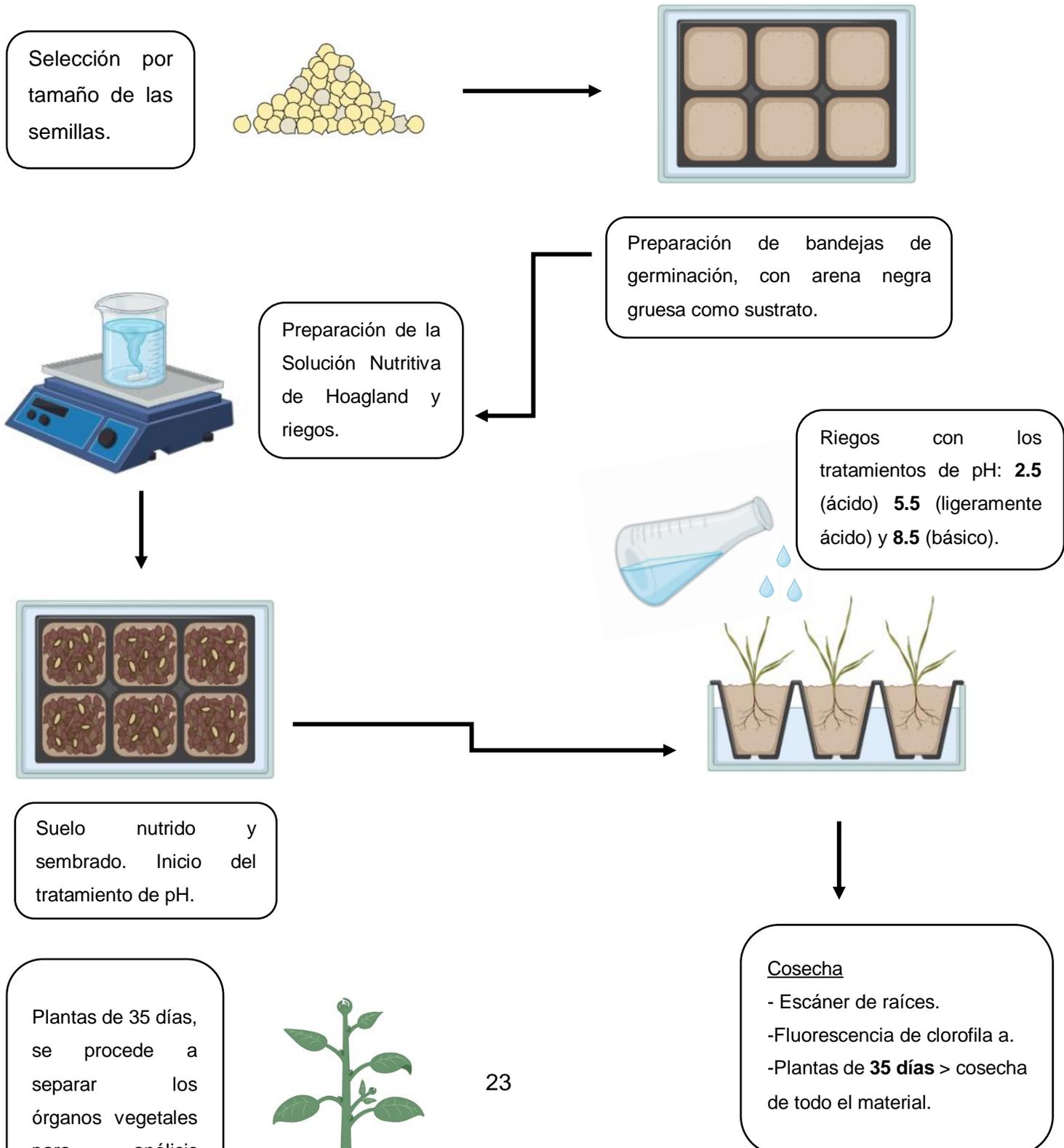
En primer lugar, se estableció un sistema de siembra en bandejas de germinación con capacidad para 50 cavidades con 5cm x 11cm (ancho x profundidad), las cuales fueron rellenas con arena negra gruesa como sustrato. Se utilizaron 100 semillas por tratamiento (pH 2.5; 5.5 y 8.5) de *C. quinoa* ecotipo Socaire las cuales fueron seleccionadas discriminando por tamaño mediano y esterilizadas con hipoclorito de sodio al 1% durante 5 minutos. Posteriormente las cavidades de las bandejas fueron regadas con 40 ml de Solución de Hoagland sólo una vez, y luego se procede a sembrar 1 semilla en cada cavidad (Anexo 1).

2.2.2 Condiciones de crecimiento.

Para determinar concentraciones inhibitorias de crecimiento a diferentes pH (2.5, 5.5, 8.5), se utilizó un total de 6 bandejas (2 por cada tratamiento); las plantas se dejaron crecer durante 35 días en cámara de crecimiento a 21°C ± 2°C, con un fotoperiodo de 16h de luz/ 8 horas de oscuridad y 70% de humedad relativa. El riego será realizado día por medio durante los 35 días. Durante su etapa vegetativa se

realizaron distintas mediciones: escanear de raíces, medición de la fluorescencia de clorofila *a* y a los 35 días de crecimiento se cosecharon las plantas para posteriores análisis biométricos y fisiológicos.

RESUMEN GRAFICO DEL EXPERIMENTO





2.2.3 Mediciones biométricas.

Para el escáner de raíces se procedió a separar la parte aérea de la raíz. Las imágenes de las plántulas tratadas se tomaron con el escáner Epson Perfection V850 Pro Photo (Epson Corporation, San José CA) obteniendo un total de 6 imágenes por tratamiento, El parámetro de adquisición de imágenes se ajustó a "alta resolución" (600 ppp), tipo de imagen "Grisés 16-bit), con un brillo de 40 y contraste de -15 para mejor visualización en el programa RhizoVision Explorer v2.0.2. En aquel proceso de la imagen se seleccionó el modo de análisis 'Broken roots', opción 'Convert pixels to physical unit > 600 Píxeles por mm. Para estandarizar la información que el programa nos arroja sobre la longitud de las raíces lo hacemos mediante un rango expresado en milímetros y las diferencias en el grosor de las raíces tienen sus diferencias en rangos de color. Se ingresó a la aplicación Rhizo Vision Explorer v2.0.2., se seleccionó la opción "File", "Open", "Image" para subir la imagen escaneada. Así también, en el procesamiento previo de la imagen, se seleccionó el modo de análisis "Broken roots", de este modo el análisis considero la raíz rota (Broken roots) y permitió resultados más representativos. Para medir la raíz principal en cm, se utilizó el programa Image J (NIMH, Bethesda, Maryland, USA). Una vez tomadas las imágenes y obtenidos los datos hemos seleccionado solo 3 imágenes más representativas. Para el análisis de la producción de biomasa en las plantas previamente expuestas a los diferentes tratamientos de pH; se procedió a medir la altura De todas las plantas tratadas, el parámetro 'longitud' expresada en cm, se midió desde la base del sustrato hasta el ápice foliar (altura) y se consideró número de hojas. Los individuos (10 por tratamiento) se pesaron sin separar los órganos vegetales para obtener el peso fresco de biomasa total. Luego se dejaron secar en un horno durante 72 horas a 60°C y se evaluó el peso seco de los individuos. Se apartaron hojas y raíces, para obtener los valores (en g) correspondientes para peso fresco y peso seco. Los datos obtenidos fueron utilizados para estimar la

biomasa total del ecotipo Socaire bajo diferentes tratamientos de pH.

2.3 Recolección de material para estimaciones bioquímicas.

En este proceso, se cosechan todas las plantas de todos los tratamientos. Se separan los órganos vegetales (aéreo y radicular) los cuales son macerados, congelados y guardados en tubos Eppendorf a -80°C para utilizarlas en otras determinaciones.

2.3.1 Mediciones de la fluorescencia de la clorofila *a*.

Se realizaron mediciones de la fluorescencia de la clorofila (Chl) en 6 plantas por tratamiento escogidas al azar, utilizando un fluorómetro portátil (FMS 2, Hansatech Instruments Ltd Norfolk, UK). Se oscureció una hoja por planta de ramas secundarias de los 6 individuos, durante al menos 3 horas antes de las mediciones. Las mediciones se realizaron a temperatura de cámara de germinación. La luz actínica utilizada fue de $300 \text{ mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$, como se describe en (Bascañán-Godoy *et al.* 2013). Los parámetros considerados de fluorescencia fueron: Rendimiento fotoquímico máximo del PSII (F_v/F_m), apagamiento fotoquímico que mide la fracción de centros PSII abiertos (q_L) y el apagamiento no fotoquímico a nivel de la antena relacionado a disipación térmica (NPQ).

2.3.2 Extracción y cuantificación de pigmentos.

Los contenidos de clorofila *a*, *b* y carotenoides se determinaron en espectrofotometría siguiendo el método descrito por Lichtenthaler and Buschmann (año 2001). Para la extracción de pigmentos se procesó un pull de 10 plántulas por tratamiento hasta obtener los 50 mg para cada tubo Eppendorf. A partir de material foliar, se maceró con nitrógeno líquido y mortero 50 mg de peso fresco en 2 ml de acetona al 80%. Se centrifugó por 5 minutos a 5000 rpm. Se tomó el sobrenadante

y se traspasó el contenido a un nuevo tubo eppendorf. Se mantuvieron los tubos en oscuridad con papel aluminio. Se midió la absorbancia a 664, 647 y 470 nm; para el blanco se utilizó acetona al 80%. En el cálculo final se utilizaron las siguientes fórmulas: (Clorofila *a* (mg/ml) = 1.178 x Abs 664-0,229 x Abs 647); (Clorofila *b* (mg/ml) = 2,005 x Abs 647-0,477 x Abs 664); (Carot (xantofilas + carotenos) = (1000 x Abs 470 - 3,27 x Cl *a* - 104 x Cl *b* / 229); Clorofila Total = Clorofila *a* + Clorofila *b*; estas ecuaciones nos permiten estimar el valor de clorofilas y carotenoides totales (xantofilas, carotenos) en ml que se encuentran en 1 mg de extracto de hoja.

2.4 Análisis Estadísticos.

De los datos obtenidos se utilizó el programa SigmaPlot para la obtención de los gráficos. Los análisis estadísticos de los datos se realizaron con el programa SigmaStat e InfoStat. Se realizaron análisis de varianza de una vía (ANOVA) en los datos obtenidos en la cual, se toma el pH como variable dependiente. En caso de que no se cumpliera el supuesto de homogeneidad de varianzas, se realizó una prueba no paramétrica (Kruskal Wallis). Las diferencias entre medias se evaluaron mediante el test de Tukey para identificar las medias con diferencias significativas ($P < 0,05$). En todos los datos obtenidos se comprobó que cumplieran con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas.

3 RESULTADOS

3.1 Parámetros biométricos.

Al cabo de 35 días de crecimiento, las plantas mostraron diferencias en su desarrollo morfológico (Figura 4). Se puede apreciar que el tratamiento pH 8.5 presenta mayor biomasa foliar y radicular, además de un número de hojas y extensión de la lámina foliar mayor que los tratamientos más ácidos (2.5 y 5.5), los cuales tienen biomasa foliar y radicular más reducida.

Por otra parte, para los resultados de longitud de raíces se obtuvo que:

La longitud de la parte aérea no presentó diferencias significativas. Respecto al número de hojas, los tratamientos de pH más ácidos (2.5 y 5.5) presentaron 6 hojas verdaderas, mientras que a pH 8.5 el número de hojas incrementó a 8 (Anexo 4).

3.1.2 Biomasa foliar y radicular.

La biomasa total fue significativamente mayor ($P \leq 0,001$) en el tratamiento pH 8.5 respecto a los tratamientos 2.5 y 5.5. Si bien, el peso fresco de las plántulas fue un carácter morfométrico que nos arrojó diferencias (Anexo 5), es más consistente considerar para este estudio la biomasa total seca. La biomasa expresada como peso seco total, fue significativamente mayor ($P \leq 0,001$) en el pH 8.5, con un promedio de 0,2g, seguido del pH 2.5 con un valor promedio de 0,07g y finalmente el pH 5.5 con un valor promedio con un total de 0,06g (Figura 5A). Los valores de biomasa seca foliar y radicular son más altos en el pH 8.5 con un promedio de 0,07g y 0,05g; respectivamente. El pH 2.5 tiene un valor promedio 0,03g en la biomasa foliar y radicular, finalmente el pH 5.5 tiene menor biomasa foliar y radicular tomando valores de 0,02g bajo esa condición (Figura 5B y C).

3.1.3 Área, longitud y raíces secundarias.

Los valores promedio para n° de puntas, longitud total de la raíz principal y el área de la raíz para el tratamiento pH 8.5 fueron: 157, 39,8cm y 0,39cm² ; respectivamente. Para el tratamiento pH 5.5 los valores fueron de 101.17 en n° de puntas, 9,01 es el promedio de la longitud de la raíz principal y finalmente 0,287 cm² el área de la raíz. Finalmente, el tratamiento pH 2.5 tiene en promedio 85,33 n° de puntas, 10,13cm largo total de la raíz principal y un valor promedio de 0,250cm² en área de red.

El n° de puntas fue significativamente diferente ($P \leq 0,016$) entre los tratamientos de pH 2.5 y 8.5, siendo mayor el número de puntas a pH más básico (Figura 7A). En cuanto a la longitud de la raíz principal, esta fue significativamente incrementada a pH 8.5 ($P \leq 0,001$) y no hubo diferencias en los tratamientos más ácidos (Figura 7B). Finalmente, para el área de la raíz no se observó ninguna diferencia significativa entre tratamientos, aunque hay una tendencia a incrementar desde el pH más ácido a básico (Figura 7C).



pH 2.5



pH 5.5



pH 8.5

Figura 4: Imágenes de plantas en estado vegetativo de *C.quinoa* del ecotipo Socaire creciendo a diferentes tratamientos de pH (2.5; 5.5 y 8.5) utilizadas en este estudio. Las barras verticales corresponden a la escala (2cm).

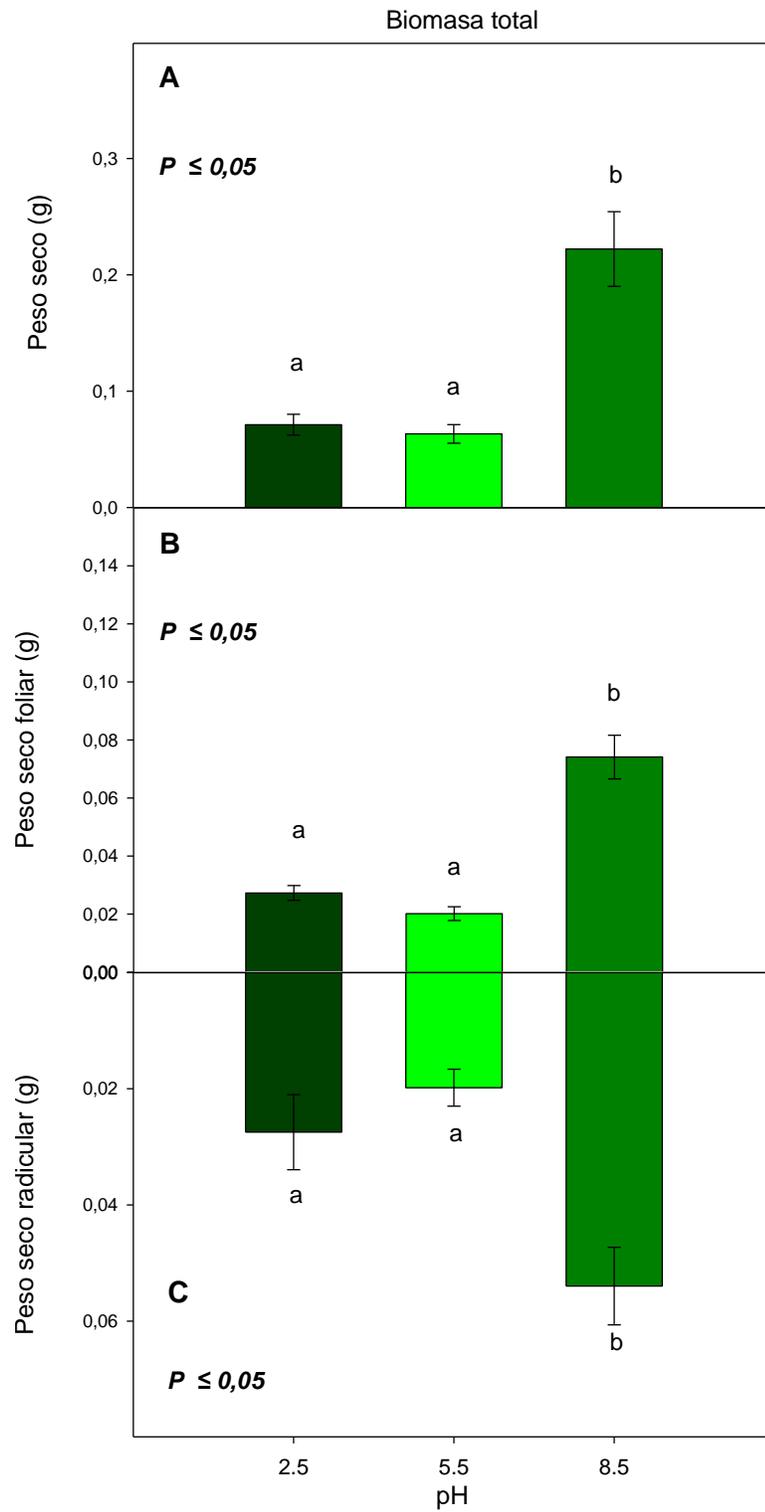
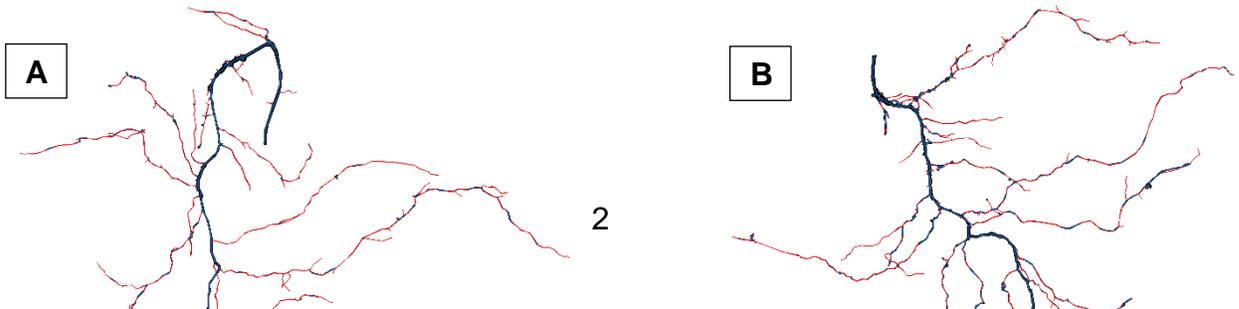


Figura 5: Efectos de los distintos tratamientos de pH (2.5; 5.5 y 8.5) en la biomasa seca total, foliar y radicular . Los valores corresponden a los promedios de 10 plantas (n=10) para cada tratamiento. Las barras corresponden al error estándar. Las diferentes letras corresponden a las diferencias significativas entre los tratamientos, mediante Test de Tukey (< 0,05).



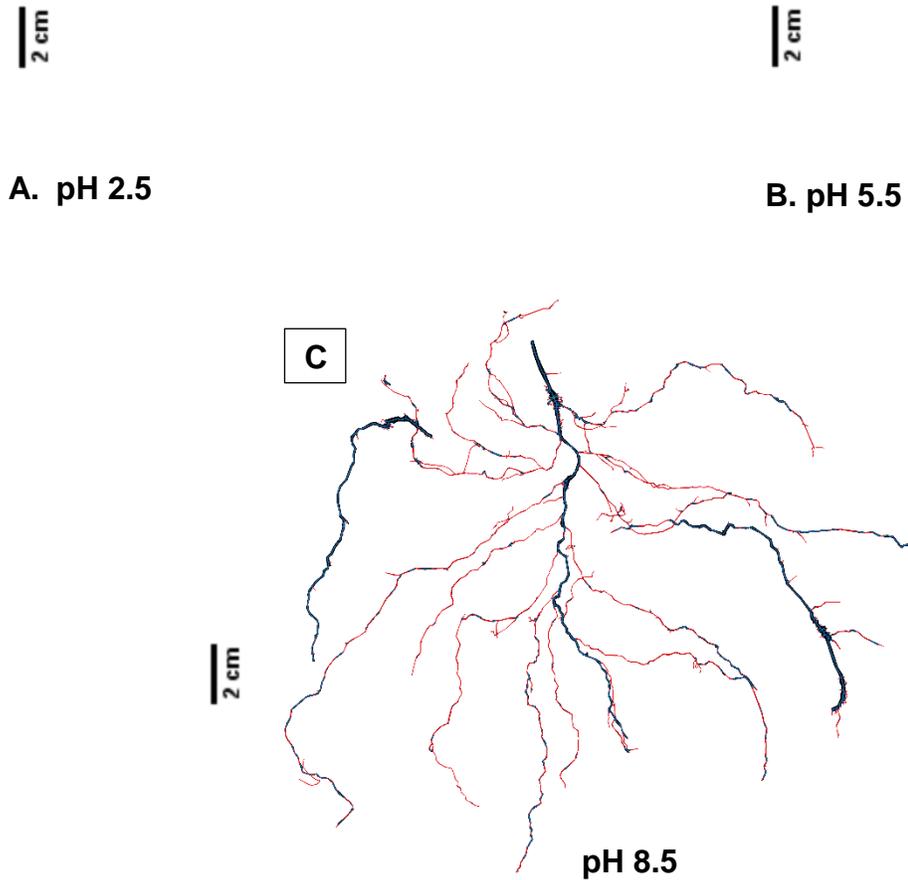


Figura 6: Escáner de raíces de *C. quinoa* crecidas a distintos pHs. **(A)** tratamiento pH 2.5, **(B)** tratamiento pH 5.5, **(C)** tratamiento pH 8.5. Las zonas en color más oscuro (azul) muestran la raíz principal (>0.05 mm), las zonas en rojo muestran las raíces secundarias (<0.01mm). Las fotografías fueron analizadas usando el programa RhizoVision y muestran raíces con datos representativos de cada condición (n=6).

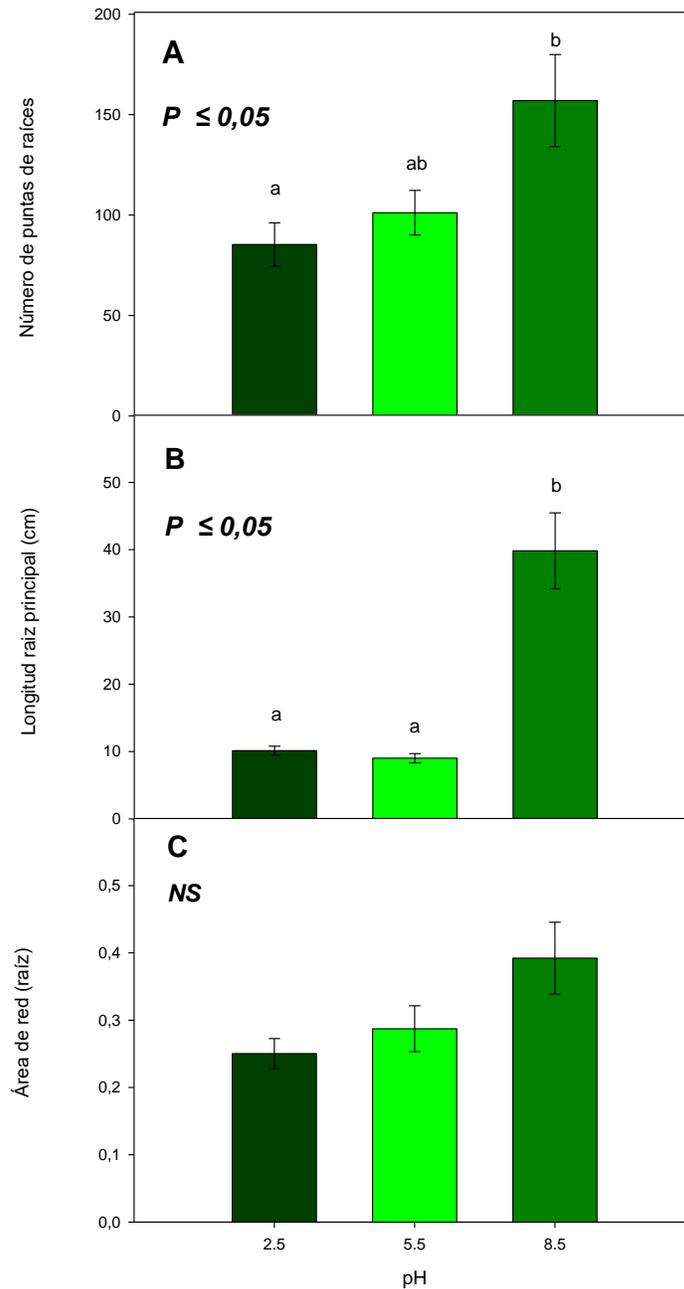


Figura 7: Efecto del pH en el número de puntas de raíces (A). (B) Longitud de la raíz principal. (C) Área de la red en *C. quinoa*. Los valores corresponden a los promedios de 6 plantas (n=6) para cada tratamiento. Las barras corresponden al error estándar. Las diferentes letras corresponden a las diferencias significativas mediante Test de Tukey (< 0,05).

3.2 Cuantificación de Pigmentos, Carotenoides y Clorofila total (a+b).

Los pigmentos (clorofila total y carotenoides) fueron significativamente mayores a pH 8.5 respecto a los pHs más ácidos (Figura 8). El contenido total de clorofila a+b alcanzó un valor de 0,3 mg/ml, en contraste con los tratamientos 2.5 y 5.5, ambos con valores de 0,2 mg/ml (Figura 8A). Los valores para carotenoides fueron de 2,5 (mg/ml) para el tratamiento pH 8.5, mientras que los otros dos tratamientos (pH 2.5 y 5.5) presentaron valores de concentración de 1,5 (mg/ml) (Figura 8B).

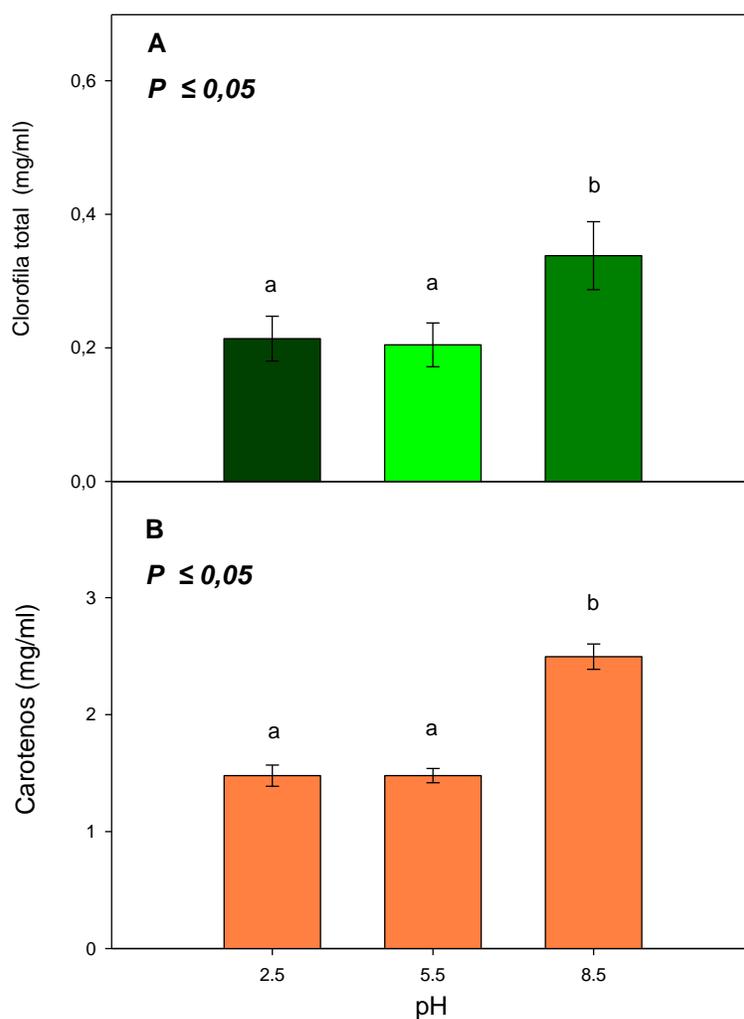


Figura 8: Efectos de la distintos tratamientos de pH en el contenido de clorofila total ($a+b$) y carotenoides en hojas de *C. quinoa*. Los valores corresponden a los promedios de 10 plantas ($n=10$) para cada tratamiento. Las barras corresponden al error estándar. Las diferentes letras corresponden a las diferencias significativas mediante Test de Tukey ($< 0,05$).

3.3 Fluorescencia de la Chl a como indicador de estrés.

Los valores de F_v/F_m no fueron significativamente diferentes entre los tres tratamientos de pH (Figura 9A). Por otro lado, las diferencias significativas fueron observados en los niveles de q_L , siendo mayor a pH 8.5 (valor de 0,55) que a pHs 2.5 y 5.5 (valores de 0,36 y 0,33 respectivamente) (Figura 9B). El NPQ total está formado por las componentes lenta (NPQs) y rápida (NPQf), (Figura 9C). Solo se observaron diferencias significativas en NPQs, con valores de 0,67 para el tratamiento pH 8.5, mientras que para el tratamiento pH 2.5 y 5.5 toma valores de 0,99 y 1,1 respectivamente.

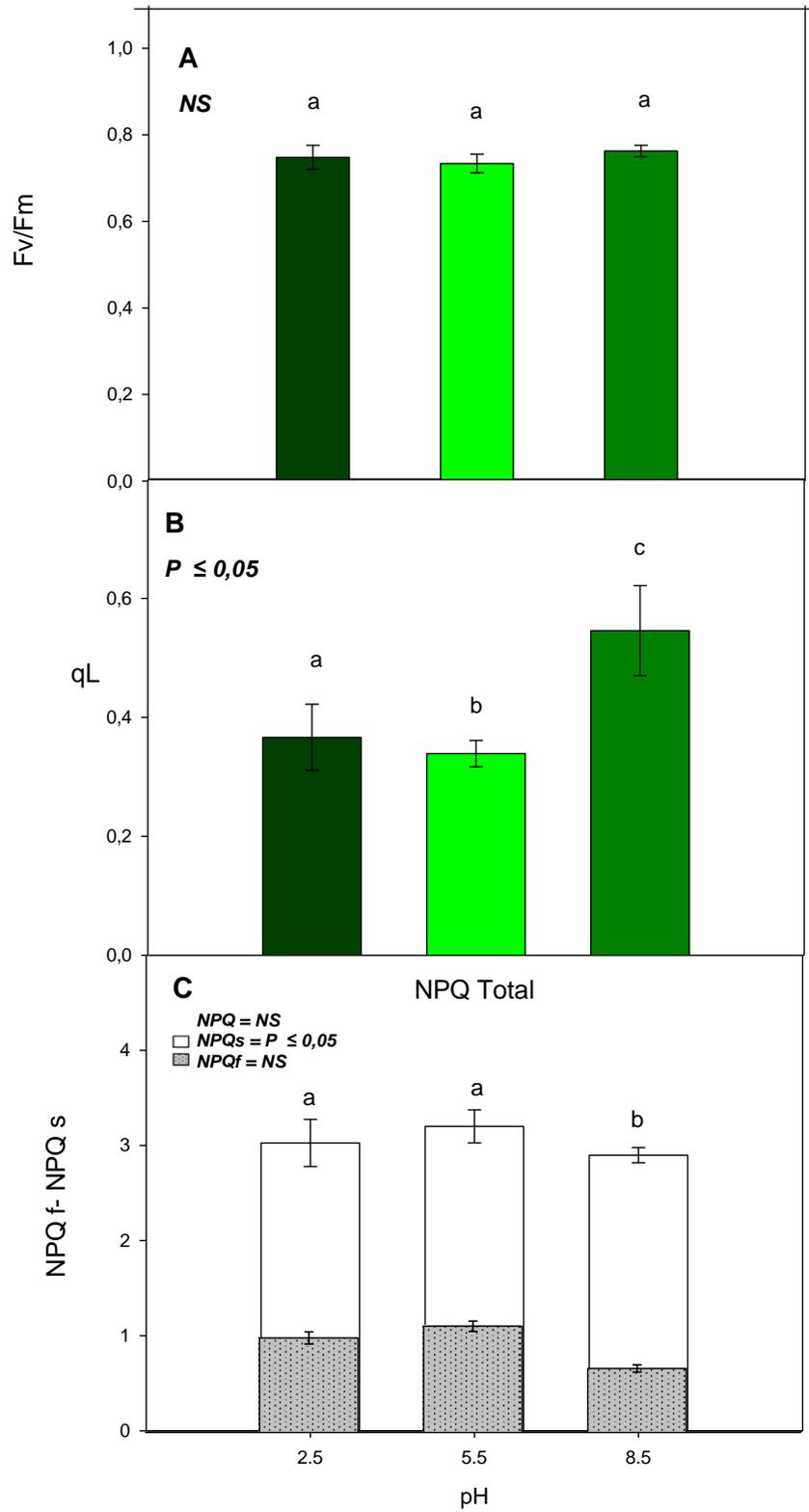


Figura 9: Efectos de los distintos tratamientos de pH en los parámetros de fluorescencia obtenidos en hojas de *C. quinoa*. (A) Valores de F_v/F_m (máxima eficiencia del PSII). (B) q_L estado de oxidación de las quinonas. (C) NPQs y NPQf que corresponden a los mecanismos de disipación térmica rápida (NPQf) y lenta (NPQs). Los valores corresponden a los promedios de 6 plantas ($n=6$) para cada tratamiento. Las barras corresponden al error estándar. Las diferentes letras corresponden a las diferencias significativas entre los tratamientos mediante el Test de Holm Sidak, ($P < 0,001$).

DISCUSIÓN

En este trabajo se intentó dilucidar los efectos del pH en el desempeño de *C. quinoa*, en base a parámetros morfométricos y fisiológicos. A partir de lo obtenido en este trabajo se observó que el rendimiento de las plantas de quinoa fue superior en el tratamiento pH 8.5 que bajo los tratamientos pH 5.5 o 2.5, lo que se evidenció en la mayoría de los atributos funcionales estudiados, lo que cumple la hipótesis propuesta.

4.1 Efectos de las variaciones de pH sobre la biomasa en *C. quinoa*.

Uno de los efectos más evidentes observables en plantas estresadas por pH son los cambios en biomasa (Gao *et al.* 2014). Cabe señalar, que el pH 5.5 ha sido sugerido como un pH idóneo para la adquisición de nutrientes en un amplio rango de especie. En este estudio el pH (2.5; 5.5 y 8.5), generó cambios biométricos, específicamente en la biomasa seca foliar y radicular (Figura 5). En los tratamientos de pH 2.5 y 5.5 (categorizados como pH ácido y ligeramente ácido respectivamente), tuvieron un efecto negativo en el crecimiento de las plantas (Figura 5), reduciendo su biomasa seca total aproximadamente un 30% , respecto al tratamiento pH 8.5. Lo anterior, se ha observado en otros estudios que establecen que los pH ácidos producen una disminución significativa sobre el crecimiento foliar y radicular, fenómeno que pueden resultar del daño nutricional, el desequilibrio iónico y los trastornos metabólicos causados por el estrés ácido (Li *et al.* 2009). Sin embargo, a pH 8.5 el incremento en la producción de biomasa foliar y radicular fue significativamente diferente respecto a los tratamientos de pH ácidos, lo que indicaría que *C. quinoa* posee un mejor rendimiento en base a la biomasa en este tipo de pH.

4.2 Efecto del pH sobre el sistema radicular.

Las raíces laterales proliferan preferencialmente en zonas ricas en nutrientes, y en las puntas radiculares las plantas absorben agua y nutrientes (Sun *et al.* 2017). El desarrollo de la raíz principal en los tratamientos pH 2.5 y pH 5.5, fue un 25% menor, mientras que el número de puntas se vio reducido un 50% en comparación al tratamiento de pH 8.5. De esta manera, el tratamiento de pH básico parece ser idóneo para el crecimiento, lo cual se evidencia en comparación a los tratamientos más ácidos (tratamientos pH 2.5 y 5.5) (Figura 8). La acidez suprime significativamente el crecimiento de las raíces, reduce su diámetro y disminuye la biomasa de las plántulas, debido principalmente a que la acidez del suelo limita la absorción de nutrientes, afectando la actividad enzimática relacionada a los procesos de desarrollo radicular (Marschner. 2012;Ma *et al.* 2020). Por otra parte, los individuos, *C.quinoa*, ecotipo Socaire parecen no sufrir disminución radicular frente a pH 8.5, que puede estar relacionado con el pH del suelo de origen, donde puede exhibir mecanismos que promueven el crecimiento radicular en respuesta a las condiciones ambientales. Similar a lo observado en los resultados, el maíz muestra una mayor proliferación y capacidad de absorción de nutrientes en suelos básicos en comparación con suelos ácidos (Zhang & Lynch. 2007). Bajo estas condiciones se ha observado que nutrientes como el fósforo y calcio se absorben en grandes cantidades, estimulando el crecimiento y desarrollo de las raíces (Xie *et al.* 2021). Por otro lado, en suelos alcalinos la solubilidad y toxicidad de elementos metálicos que inhiben el crecimiento radicular disminuye, promoviendo un crecimiento radicular y aumento de su biomasa (Wang *et al.* 2018). De hecho, la inversión reproductiva o elongación de las raíces en respuesta a diferentes rangos de pH es específica de la especie (y sus ecotipos) como resultado de la historia evolutiva y capacidad de adaptación al entorno (Offord *et al.* 2014).

4.3 Rendimiento fotosintético y su relación con el contenido de pigmentos bajo el efecto del pH.

El PSII es uno de los componentes más susceptibles de la maquinaria fotosintética (Jhonson. 2016). Se ha demostrado que el estrés por acidez y/o alcalinidad impactan negativamente en la estructura del cloroplasto, lo que afecta la eficiencia fotosintética (Ye *et al.* 2019). Además, el estrés por pH es tóxico para el fotosistema porque inhibe la síntesis de clorofila, destruye la membrana de los tilacoides y dificulta la cadena de transporte de electrones (Nishima & Murata. 2007). La síntesis del contenido total de clorofila en hojas ($a+b$) así como de carotenoides no mostró diferencias significativas entre tratamientos de pH 2.5 y 5.5. Sin embargo, para el tratamiento 8.5 mostró valores significativamente mayores (Figura 6). Estas tendencias se mantienen para los valores de clorofila total, lo cual puede estar involucrada la carencia de algunos nutrientes como el Zn y el Mg pues se ha observado que cuando están a pHs muy ácidos inhiben la biosíntesis de clorofila *a* y *b* (Guruani *et al.* 2015). Además, el Mg forma parte de la estructura de la clorofila, y su baja o nula adquisición puede generar una drástica disminución del contenido de clorofila, desencadenando otras repercusiones, como, por ejemplo, el deterioro de la capacidad de la captación de luz suprimiendo la actividad fotosintética y finalmente la nula tolerancia a pHs extremos (Roosta. 2011). Por lo tanto, la acidez del pH estaría influyendo a los resultados obtenidos, pues se ha observado que contribuye a la senescencia (Garty *et al.* 2001; Yang *et al.* 2007).

En este caso las plantas expuestas a los tratamientos, el parámetro F_v/F_m no fue tan consistente como un indicador de estrés a nivel de pH, puesto que no se mostró un descenso drástico desde 0.8 (Figura 7). Nuestros valores de q_L tiene diferencias significativas para todos los tratamientos, pH 8.5 mostró los valores más altos en comparación a los tratamientos pH 2.5 y 5.5 indicando una mayor tasa de transporte hacia el proceso fotosintético. Respecto a la disipación térmica, el NPQf fue menor en el tratamiento pH 8.5, indicando una menor disipación térmica bajo estas condiciones, lo que se relaciona con una mayor capacidad de disipar la energía

hacia procesos fotosintéticos. Lo contrario sucede en los tratamientos de pH más ácidos, los valores de NPQs sugieren con una hay una recuperación más lenta frente a la irradiancia de luz. Este parámetro nos indicó diferencias significativas entre los tratamientos de pH ácidos (2.5 y 5.5) respecto al tratamiento básico (8.5), en donde en este último los valores son más bajos respecto a los otros tratamientos. Los pHs más ácidos interfieren sobre la biosíntesis y degradación de clorofila y sobre la integridad de las membranas, lo que afecta a los centros de reacción para la captación de luz (Hirotsu & Makino. 2017). Las disminuciones observadas en los niveles de clorofilas podrían ser el resultado de ajustes del aparato fotosintético para reducir la energía capturada por las plantas para evitar el fotodaño (Pinto Irish. 2020). El contenido de carotenoides es importante en las respuestas que tienen las plantas para poder lidiar con el daño fotooxidativo a un largo plazo, ya que estos funcionan como una 'segunda barrera' frente a este daño, quizá este puede ser un rasgo adaptativo en forma de prevención frente a este tipo de estrés (cita). Nuestros datos muestran una baja concentración de carotenoides para los tratamientos de pH más ácidos, no así en el tratamiento 8.5. En otros estudios el aumento de carotenoides puede estar involucrado como secuestradores efectivos de radicales libres, disminuyendo el daño causado por ROS frente a los daños estructurales producto de los bajos o altos niveles de pH (Guruani *et al.* 2015). Considerando los parámetros de qL y NPQ podemos inferir que a pH 8.5 existe una buena relación con los pigmentos (clorofilas y carotenoides) en el sentido de favorecer la ruta de la fotoquímica, relacionada con la fotosíntesis. Se acepta que el estrés por pH alcalino no reduce la biomasa en las plantas tratadas con un pH de 8.5 y, en consecuencia, no se ven afectados los rasgos fotosintéticos, puesto que el aumento en la biomasa foliar permite una mejor captación y distribución de la luz y se reduce el daño en el PSII promoviendo una mayor eficiencia fotosintética, mayor producción de energía y desarrollo saludable en las plantas frente a esta condición de pH.

CONCLUSIÓN

El ecotipo Socaire puede considerarse como tolerante y capaz de adaptarse al entorno alcalino. Este puede ser el resultado de diversas y estrategias para enfrentar las condiciones de la alcalinidad y aprovechar los nutrientes en este tipo de suelos. Entender como el pH del suelo afecta o beneficia el crecimiento de las plantas de quinoa es importante para mejorar su cultivo en diferentes condiciones edafoclimáticas. Sin embargo, se observó que a pH 2.5 la planta es capaz de mantener una igualdad en los parámetros morfofisiológico que cuando crece a pH 5.5 , lo que indica una mayor tolerancia a este tipo de estrés que debe ser estudiada en más detalle. Posteriores investigaciones son necesarias para una mayor comprensión de estos mecanismos y poder definir una mayor caracterización del rendimiento de este ecotipo e identificar mecanismos de resistencia a distintos pH en diversas especies.

BIBLIOGRAFÍA.

AGUIRRE, J. (2001). Study of the addition of aluminium to soils of the Southern of Chile to modify their content of exchangeable aluminium and aluminium in solution. Thesis of Lic.Agr. Valdivia. Austral University, School of Agronomy 92 p.p

ANGELI, V. , MIGUEL SILVA, P. , CRISPIM MASSUELA, D. , KHAN, MW , HAMAR, A. , KHAJEHEI, F. , GRAEFF-HÖNNINGER, S. Y PIATTI, C. (2020) Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): An overview of the potentials of the "Golden Grain" and the socioeconomic and environmental aspects of its cultivation and commercialization Food , 9 , 216.

ARTIOLA, J.; RASMUSSEN, C.; FREITAS, R. 2012 Effects of an alkaline soil amended with biochar on the growth of romaine lettuce and bermudagrass. Soil science , 177 , 561–570.

BACHE, B.W. (2017) Encyclopedia of Soil Science. Ion Exchange. Cambridge University, Cambridge, U.K. 1241-1244.

BASCUÑÁN-GODOY L, ALCAÍNO C, CARVAJAL D (2013) Different photoprotective responses under drought conditions of two predominant chilean swamp forest species. Gayana Bot. 2013;70:279–86

BERNIER V, RENE Y ALFARO (2006) Soil acidity and effects of liming. Osorno INIA Agricultural Research Institute. No. 151.

BERTRAND, S., FAGEL, N. (2008) Climate variability of Southern Chile since the Last Glacial Maximun: A continuous sedimentological record from Lago Puyehue. Journal Article. Vol 39; 179-195

BITÁ, CE; GERATS, T. (2013). Plant tolerance to high temperatures in a changing environment: scientific rationale and production of heat stress tolerant crops. Front. plant science Front Res. 2010,10, 2691–2708.

BLAKE, L., MERCIK, S., KOERSCHENS, M. *et al* (1999). Potassium content in soil, uptake in plants and the potassium balance in three European long-term field experiments. *Plant and Soil* 216, 1–14

BREJDA, J., MOORMAN, J., SMITH, J., KARLEN, D., DAO, T. (2000) Distribution and variability of Surface soil properties at a regional scale. *Soil Sci. Soc. Am, J.* 64: 974-982.

BUCHANAN, B. B., GRUISSEM, W., & JONES, R. L. (EDS.). (2015). *Biochemistry and molecular biology of plants*. John Wiley & Sons.

CASIERRA-POSADA¹ F. Y JEIMY POVEDA² J. (2005). Excess Mn and Zn toxicity decreases dry matter yield, foliar pigments and fruit quality in strawberry (*Fragaria* sp. cv. Camarosa). Colombian Institute for the development of science and technology Francisco José de Caldas, Colombia. *Colombian Agronomy* 23(2): 283-289

CASTELLANOS, R. J. Z. (2000). (*Soil and Water Analysis Interpretation Manual*). Mexico: Intagri Gto.

CHADWICK, O., CHOROVER, J. (2001) *The Chemistry of Pedogenic Thresholds*. *Geoderma* 100, 321-353

CHITO TRUJILLO, DIANA MARÍA, ORTEGA BONILLA, RUBÉN ANDRÉS, AHUMADA MAMIÁN, ANDRÉS FELIPE, & ROSERO LÓPEZ, BRANDÓN. (2017). Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) versus soybean (*Glycine max*) in human nutrition: review on agroecological, compositional and technological characteristics. *Spanish Journal of Human Nutrition and Dietetics.*, 21 (2), 184-198.

CIFUENTES, L., GONZALEZ, M., PINTO-IRISH, P., ALVAREZ, R., COBA DE LA PEÑA, J., OSTRIA, E., FRANCK, N., FISCHER, S., BARROS, G., CASTRO, C., ORTIZ, J., SANHUEZA, C., FERNANDEZ DE SAZ, N., BASCUÑAN-GODOY, L., CASTRO, P. (2023). Seed halo-priming-induced metabolic fingerprinting promotes differential physiological

performance in two contrasting quinoa ecotypes. *Front. Plant Sci.*, Feb. 14, Sec. Plant abiotic stress. Volumen 13.

COLMILLO, XZ; TIAN, WH; LIU, XX; LIN, XY; JIN, CW; ZHENG, SJ (2016) Relief of proton toxicity by nitrate uptake is specifically dependent on nitrate transporter 1.1 in *Arabidopsis*. *New phytol.* , 211 , 149–158.

CROWLEY, D.E., RENGEL, Z. (1999) Biology and Chemistry of Nutrient Availability in the Rhizosphere. In: Rengel Z (ed). *Mineral Nutrition of crops: Fundamental Mechanism and Implications*. Food Products Press, New York, pp 1-40.

DELAUNE, AND D. M. CONOVER. (2011). 'Grazing management impacts og vegetation, soil biota and soil chemical, physical and hydrological properties in tall grass prairie" *Agriculture, Ecosystems & Environment* 141:310-322.

DEMEYER A. , VOUNDI JC NKANA Y MG (2001). "Wood ash characteristics and influence on soil properties and nutrient uptake: an overview.", *Bioresource Technology* , vol. 77, núm. 3, págs. 287–295.

DONNINI. S , P. DE NISI, D. GABOOTTI, L. TATO, G. ZOCCHI (2012) Adaptative strategies of *Parietaria diffusa* (M.&K) to calcareous habitat whith limited iron availability' *Plant Cell Environ.*, 35 (6),pp 1171-1184.

DUAN, X. YU, Y. DUANMU, H., CHEN, C., SUN, X., CAO, L., LI, Q., DING, X., LIU, B., ZHU. X. (2018) "GsSLH3, a Glycine soja slow type anion channel homolog, positively modulates plant bicarbonate stress tolerance'. *Physiol Plant*, 164 (2), pp 145-162.

EPSTEIN E, BLOOM AJ. (2005). *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

FANG, S., HOU, X., & LIANG, X. (2021). Response mechanisms of plants under saline-alkali stress. *Frontier in Plant Science*, 12, 667458.

FAO. (2013). FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Available at <http://faostat.fao.org>.

FELLE, H., HANSTEIN, S. (2002) The apoplastic pH of the substomatal cavity of *Vicia faba* leaves and its regulation responding to different stress factors. *J. Exp. Bot* 53: 73-82.

FOX, R.L., HUE, N.V., JONES, R.C., YOST, R.S. (1991) Plant-soil Interactions associates with acid, weathered soils. In: Wright RJ (ed). *Plant-soil interactions at low pH*. Kluwer Academic Publishers, 197-204 pp

GAO, Z., HAN, J., MU, C. Y LIN, J. (2014). Effects of salt and alkaline stress on growth and physiological changes in oat seedlings. (*Avena sativa* L.). *No. Bot. Horti Agrobot.* 42, 357–362

GARTY, J.; TAMIR, O.; HASID, I.; ESHEL, A.; COHEN, Y.; KARNIELI, A.; ORLOVSKY, L. (2001) Photosynthesis, chlorophyll integrity and spectral reflectance in lichens exposed to air pollution. *J. Environment. Cal.* , 30 , 884–893.

GEORGE, E., HORTS & NEUNAB, E. (2012) *Mineral Nutrition of Higher Plants* (ed. Marchner, P) 409-455 (Elsevier)

GUO, R.; YANG, Z.; LI, F.; YAN, C.; ZHONG, X.; LIU, Q.; XIA, X.; LI, H.; ZHAO, L. (2015) Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress. *BMC Plant Biol.*, 15, 170.

GUPTA, N., YADAV, K., KUMAR, V., CHADD, S. (2019). Trace elements in soil-vegetables interface: Translocation, bioaccumulation, toxicity and amelioration - A review. *Sci. Total, Environ.*, 651, 2927–2942

GURURANI M.A, UPADHYAYA C.P, STRASSER R.J, WOONG Y.J, PARK S.W. (2012). Physiological and biochemical responses of transgenic potato plants with altered expression of manganese stabilizing protein PSII.

GURURANI, MA, VENKATESH, J. Y TRAN, LS (2015). Regulación de la fotosíntesis durante la fotoinhibición inducida por estrés abiótico. *mol. Planta* 8, 1304–1320. doi: 10.1016/j.molp.2015.05.005

HERBSTOVA M., TIETZ S., KINZEL C., TURKINA MV, KIRCHHOFF H. (2012) Architectural change in plant photosynthetic membranes induced by light stress national proc. academy science USA, 109, págs. 20130 - 20135

HINOJOSA, L.; MATANGUIHAN, JB; MURPHY, KM (2019) Effect of high temperatures on pollen morphology, plant growth and seed yield in quinoa. (*Chenopodium quinoa* Willd.). *J. Agron. Ciencia de cultivos*, 205 , 33–45.

HINSINGER, P., PLASSARD, C., TANG, C., JAILLARD, B. (2003) *Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints*. Kluwer Academic Publishers. Plant and Soil 248: 43-59

HIROTSU, N., & MAKINO, A. (2017). Acidic pH inhibits the biosynthesis of chlorophyll via the down-regulation of chlorophyll biosynthetic genes in rice leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, 119, 246-252

HOCHMAN, Z., EDMEADES, D., WHITE, E. (1992) *Changes in effective cation Exchange capacity and exchangeable aluminium with soil pH in lime-amended field soils*. Aust J Soil Res 30:117-187

JENSEN, TL. (2010). Soil pH and availability of plants nutrients, International Institute of Plant Nutrition.(IPNI). Plant Nutrition

JIAN, Y., LI, Y., ZENG, Q., WEY, J & YU, H. (2017). *The effect of soil pH on plant growth, leaf chlorophyll fluorescence and mineral element content of two blueberries*. Acta Hort. 1180, 296-276

JOHNSON, M.P. (2016) Photosynthesis. *Essays Biochem.*, 60, 255–273.

KARIOLA, T., BRADER, G., LI, J. Y PALVA, T.E (2005). Chlorophyll 1, a damage control enzyme, affects the balance between defense pathways in plants. *Vegetative cell* 17, 282–294

KHABAZ-SABERI, H., RENGEL, Z., WILSON, R., SETTER, T.L (2010) *Variation for tolerance to high concentration of ferrous iron (Fe²⁺) in Australian hexaploid wheath*. *Euphytica* 172:275-283

KOCHIAN L, PIÑEROS M, HOEKENGA O (2005) *The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity*. *Plant and Soil* 247: 175-195

KOCHIAN, LV; HOEKENGA, OA; PINEROS, MA (2004) How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorus efficiency. *Rev. Plant Biol*, 55 , 459–493.

LI, CY , B. FANG , CW YANG , DC SHI Y DL WANG . (2009) . Effects of various mixed salt-alkali stresses on mineral element status in nutrient solutions and growth of alkali-resistant halophytes *Chloris virgata* . *Journal of Plant Nutrition* 32: 1137 – 1147 .

LONCARIC, Z., KARALIC, K., POPOVIC, B., RASTIJA, D. & VUKOBRATOVIC, M. (2008). *Total and plant available micronutrients in acid and calcareous soil in Croatia*. *Cereals Res. Commun.* 36,331-334.

MA, Z. ET AL. (2020). Mechanisms of acid soil tolerance in plants: insights from transcriptomics studies. *Journal of Experimental Botany*, 71(1), 20-37.

MARSCHNER, P. (2012). *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Press., 89: 12-21.

MARSCHNER, P. (2005) *Nutrient availability and Management in the Rhizosphere: Exploiting Genotypic Differences*. *New Phytol* 168:305-312.

MARTÍNEZ-CUENCA 1, FRANCISCO LEGAZ , M ÁNGELES FORNER-GINER , EDUARDO PRIMO MILLO , DOMINGO J IGLESIAS (2013) Bicarbonate blocks iron translocation from cotyledons inducing iron stress responses in Citrus roots *J. Plant Physiol.*, 170 (10), pp. 899-905

MAXWELL, K., JOHNSON, G.N., (2000). Chlorophyll fluorescence – a practical guide. J. Exp. Bot. 51 (345), 659–668

MORA, M.; ALFARO, M.; JARVIS, S.C; DEMANET, R & CARTES, P (2006). *Soil aluminium availability in Andisols of Southern Chile and its effect on forage production and animal metabolism*. Soil Use and Management 22: 05-101.

MORTH, T. MUNNS, R., TESTER, M (2011) Mechanisms of Salinity Tolerance. – Annu. Rev. Plant Biol. 59: 651-681

MURATA N. , TAKAHASHI S., NISHIYAMA Y. , ALLAKHVERDIEV SI (2007) Photoinhibition of photosystem II under environmental stress biochemistry Biography. Acta, 1767, págs. 414 - 421

MURCHIE EH, & LAWSON T (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications Journal of Experimental Botany, 64(13), 3983–3998

NISHIYAMA Y., MURATA N. (2014) Revised scheme of photoinhibition mechanism and its application to improve abiotic stress tolerance of photosynthetic machinery application Microbiol. Biotechnology. , 98, págs. 8777 – 8796

OFFORD, CA, MEAGHER, PF Y ZIMMER, HC (2014). Growing or maturing? How soil pH and light affect the growth of relict rainforest tree seedlings. Plants AoB 6:plu011. doi: 10.1093/aobpla/plu011

OSORIO, N.W. (2012). *Soil pH and Nutriente Availability*. Soil laboratory. Faculty of Sciences. National University of Colombia-Medellín. Integrated Soil Management and Plant Nutrition. Vol.1 N° 4

OUKARROUM, A., SCHANSKER, G., STRASSER, R.J., (2009). Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl a fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. Physiol. Plant. 137, 188–199

PETERSON, L.A., NEWMAN, R.C (1976). *Influence of Soil pH on the Availability of Added Boron*. Soil Sci. Environmental Society. Vol. 40, 1976.

PINTO IRISH., COBA., T., OSTRIA-GALLARDO., IBÁÑEZ., C., BRIONES-LABARCA., VILBETT, V., A., ALVAREZ.,R., CASTRO, C., SANHUEZA., C CASTRO, P & BASCUÑÁN-GODOY, L. (2020). Seed characterization and early Nitrogen metabolism performance of seedlings from Altiplano and Coastal ecotypes of Quinoa. 10.21203/rs.2.24363/v3.

PINTO-IRISH, K., COBA DE LA PEÑA, T., OSTRIA-GALLARDO, E. ET AL. (2020) Seed characterization and early nitrogen metabolism behavior of seedlings of altiplanic and coastal quinoa ecotypes. BMC Plant Biol 20, 343.

POSITO,G. (2008) *The Chemistry of Soils* 2ND EDN, 215-295 Oxford

RAMÍREZ-RODRÍGUEZ, V., LÓPEZ-BUCIO, J. & HERRERA-ESTRELLA, L. (2005). *Adaptative response in plants optimal soil pH* . Plant Abiotic Stress, eds Ma

REGUERA M, CONESA CM, GIL-GÓMEZ A, HAROS CM, PÉREZ-CASAS MÁ, BRIONES-LABARCA V, BOLAÑOS L, BONILLA I, ÁLVAREZ R, PINTO K, MUJICA Á, BASCUÑÁN-GODOY L. (2018). The impact of different agroecological conditions on the nutritional composition of quinoa seeds. PeerJ 6:e4442

RENGEL, Z (2002a) *Calcium*. In: Lal R (ed) Encyclopedia of Soil Science. Marcel Dekker, New York, pp 135-138

RENGEL, ZDENKO (2002c) *Role of pH in availability of ions in Soil*. In: Rengel Z (ed) Handbook of Plant Growth. pH as a master variable in plant growth. Marcel Dekker, New York, pp 323-350

RENGEL. Z (2015) 'Availability of Mn, Zn and Fe in the rhizosphere' J. Soil Sci. Plant Nutr., 15(2),pp 397-409

RIVERA, E., SÁNCHEZ, M., DOMÍNGUEZ, H. (2018) *pH As a Growth Factor in Plants*. Degree in Environmental Sanitation. Colon Regional Center. Technological University of Panamá. Vol. 4 N° Especial pp 100- 105.

ROCHAIX J. D. (2011) Regulation of photosynthetic electron transport. *biochemistry Biochemistry Biography. Acta*, 1807, págs. 375 – 383

ROOSTA, HR (2011) Interaction between water alkalinity and nutrient solution pH on vegetative growth, chlorophyll fluorescence and foliar concentrations of magnesium, iron, manganese and zinc in lettuce.. *J. Plant Nutr* , 34 , 717–731.

ROSSINI OLIVA, S.; MINGORANCIA, MD; SANHUEZA, D.; FREÍR, CAROLINA DEL SUR; LEIDI, EO. (2018) Active proton flux, nutrient retention and boron bridging of pectin are related to enhanced tolerance to proton toxicity in roots of two *Erica* species. *Plant Physiol. Biochemistry*, 126 , 142–151.

SALAZAR, C. PINO, M. VILLAGRA, P. (2016) 'Chlorophyll a fluorescence emission: a tool for the detection of the effect of water stress on the photosynthetic apparatus of potato'. Institute of Agricultural Research. La Platina Regional Research Center. Boletín INIA- Institute of Agricultural Research. N°331-15pp

SHABALA, S., MACKAY, A. (2011) . Ion transport in halophytes. *Advances in botanical research*. 57:151–199.

SIERRA CARLOS , LANCELLOTI ANGELUS M.², VIDAL IVÁN P (2006) Elemental Sulfur as a pH and Fertility Corrector for Alfunos Suelos de la III y IV Región de Chile Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación Intihuasi, Colina San Joaquín s/n, Apartado postal 36/B, La Serena.

SIERRA, C., GOIC, L., BERNIER, R., GONZALEZ, M., SANTOS ROJAS, J., SABELLE. (1982) *Soil acidity and alkalinity (pH)*. Institute of Agricultural Research (INIA). Remehue Experimental Station.. Osorno-Chile. Technical Bulletin N°49 (50Re)

SIWINSKA, J. ET AL. (2018) Scopoletin 8-hydroxylase: a novel enzyme involved in coumarin biosynthesis and iron deficiency responses in Arabidopsis .*Exp. J. Bot.* 69 , 1735–1748.

SUÁREZ, D. (1992). *Technical and economic background for the management of the country's acid soils, choice of fertilizers and amendments*. Economic Panorama of Agriculture 81: 19-23.

SUN CH, YU JQ, HU DG. (2017) Nitrate: a crucial signal during lateral roots. *Frontiers. Plant Physiology*. Vol 8 23-32pp

TAKAHASHI S., MURATA N. (2008) How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends Plant Sci.*, 13, págs. 178 - 182

TAN, K.H (1998) *Principles of Soil Chemistry*. Marcel Dekker, New York.

TIKKANEN, M. ARO, E.M. (2014) Integrative regulatory network of plant thylakoid energy transduction *Trends Plant Sci.* , 19, págs. 10 - 17

TSAI, HH., SCHMIDT, W. (2021)The enigma of environmental pH sensing in plants. *Nat. Plants* 7, 106–115

VÉLEZ-BERMÚDEZ, IC, SCHMIDT, W. (2023) Plant strategies to extract iron from alkaline substrates. *Vegetable soil* 483 , 1–25.

WANG, L.; SEKI, K.; MIYAZAKI, T.; ISHIHAMA, (2009). The causes of soil alkalization in the Songnen Plain of northeast China. *Rice water environment*. vol. 7 , 259–270.

WANG, X. (2018). Growth, physiological and biochemical responses of two contrasting *Malus* species to alkaline stress. *Scientific Reports*, 8(1), 1-11.

WEIL , R & BRADY , N (2017) *The Nature and Properties of Soil*. Pearson Editions England. 1105 pp

XIE, Y (2021). Effects of alkaline stress on morphological traits, nutrient uptake, and photosynthetic characteristics of maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 11, 610621.

XU, W.F., JIA L.G., BALUSKA, F. DING, G.C., SHI, W.M. , YE, N.H ZHANG, N.J. (2012) PIN2 is required for the adaptation of *Arabidopsis* roots to alkaline stress by modulating proton secretion *J. Exp. Bot.*, 63 (17), pp. 6105-6114

YAN, N., P. MARSCHNER, W. CAO, C. ZUO, AND W, QIN. (2016). 'influence of salinity and water content on soil micro-organism'. *International Soil and Water Conservation Researh* 4.

YANG CW, CHONG J, KIM C, LI CY, SHI DC, WANG DL (2007). Osmotic Adjustment and ion balance traits of an alk.

YE, L. ZHAO, X. BAO, J. CAO, K (2019) The impact of different agroecological conditions on the nutritional. *Plant Physiology*. 394-402

ZHANG, C.; YI, X.; ZHOU, F.; GAO, X.; WANG, M.; CHEN, J.; HUANG, J.; SHEN, C. (2020) Complete transcriptome profiling of tea (*Camellia sinensis*) leaves in response to simulated acid rain. *science Hortico.* , 272 , 109491.

ZHANG, J.; WANG, S.; CANCIÓN, S.; XU, F.; PAN, Y.; WANG, H. (2019) *J. Proteoma.* , Transcriptomic and proteomic analyses reveal new insights into chlorophyll synthesis and chloroplast structure of maize leaves under zinc deficiency stress. 199 123–134.

ZHANG, YK; LYNCH, JP (2007). The effect if increased soil strenght on nutrient and wáter uptake and yield of maize (*Zea mays*). *Plant and Soil*, 301 (1-2), 83-95.

ZHANG, YK; ZHU, DF; ZHANG, YP; CHEN, HZ; XIANG, J.; LIN, XQ (2015) Low pH-induced changes of antioxidant and ATPase enzyme activities in rice seedling roots. (*Oryza sativa* L.). *PLoS ONE*, 10 , e0116971.

ANEXOS

Anexo 1

A

M1	Nitrato de Calcio	Ca (NO ₃) ₂ .H ₂ O	950,00 mg L ⁻¹	95000	95
M2	Dihidrogenado fosfato	(NH ₄).H ₂ PO ₄	60,00 mg L ⁻¹	6000	6
	Nitrato de potasio	KNO ₃	610,00 mg L ⁻¹	61000	61
	Sulfato de magnesio	MgSO ₄ .7H ₂ O	490,00 mg L ⁻¹	490	49
M3	Ácido bórico	H ₃ BO ₃	0,60 mg L ⁻¹	60	0,06
	Clorhidro de Manganeseo	MnCl ₂ .4H ₂ O	0,40 mg L ⁻¹	40	0,04
	Zinc sulfato	ZnSO ₄ .7H ₂ O	0,09 mg L ⁻¹	9	0,009
	Sulfato de Cobre	CuSO ₄ .5H ₂ O	0,05 mg L ⁻¹	5	0,005
	Molibdato de Sodio	Na ₂ MoO ₄ .4H ₂ O	0,02 mg L ⁻¹	2	0,002
	Nitrato de Cobre	Co(NO ₃) ₂ .6H ₂ O	0,025 mg L ⁻¹	2,5	0,0025
	Sulfato de Hierro	FeSO ₄ .7H ₂ O	24,90 mg L ⁻¹	2490	2,49
	Ácido etilendiaminotetracético	EDTA	26,00 mg L ⁻¹	2600	2,6
M4	Hidróxido de Sodio	NaOH	5,00 mg L ⁻¹	500	0,5

B

pH en agua		6,55	MEDIO
Materia Orgánica	%	0,01	BAJO
Nitratos (N-NO₃)	mg/Kg	30,1	MEDIO
Amonio (N-NH₄)	mg/Kg	32,7	MEDIO
Nitrogeno Disponible	mg/Kg	62,8	ALTO
Fósforo (P)	mg/Kg	0,8	BAJO
Potasio disponible (K)	mg/Kg	33,9	BAJO
Potasio intercambiable (K)	mg/Kg	0,09	BAJO
Calcio intercambiable (Ca)	cmol/Kg	1,23	BAJO
Magnesio intercambiable (Mg)	cmol/Kg	0,55	BAJO
Sodio intercambiable (Na)	cmol/Kg	0,09	BAJO
Suma de bases	cmol/Kg	1,95	BAJO
Aluminio de intercambio (Al)	cmol/Kg	0,01	BAJO
CIC	cmol/Kg	1,96	BAJO
Saturación de Al	%	0,62	MEDIO
Saturación de K	%	4,44	BAJO
Saturación de Ca	%	62,44	BAJO
Saturación de Mg	%	28,07	ALTO
Azufre disponible (S)	mg/Kg	1,1	BAJO
Fe	mg/Kg	6,6	ALTO
Mn	mg/Kg	1,8	MEDIO
Zn	mg/Kg	0,1	BAJO
Cu	mg/Kg	0,1	BAJO
B	mg/Kg	0,1	BAJO

Tabla 1. (A) Solución de Hoagland. Se especifica cada preparación de solución madre (M1 ...M4), el elemento que contiene, y las concentraciones para preparar un litro de solución. Hay una transformación de datos donde la última columna representa los g de cada elemento que deben contener. La concentración final de cada solución es de 100x. **(B) Análisis del sustrato utilizado.** Se muestra la cantidad de cada elemento que contiene el sustrato (arena negra), el valor y el nivel para cada elemento. Este análisis corresponde para un kilo de muestra.

Anexo 2

Preparación de Solución Nutritiva de Hoagland.

Con el fin de nutrir las plántulas en la etapa de crecimiento se prepara un stock de Solución de Hoagland en concentración 100x en un litro de capacidad, pesando en una balanza analítica los macro y micronutrientes necesarios. Se emplearon 4 frascos con un litro de capacidad, en los cuales se prepararon 4 soluciones madre, dos frascos con macronutrientes y dos frascos con los micronutrientes. Cada solución contiene los elementos descritos en la tabla anterior.

Anexo 3

Parámetros biométricos

El porcentaje de germinación se calculó a partir del total de semillas sembradas por tratamiento (100 semillas sembradas por tratamiento = 100%), donde se consideró como germinadas aquellas plantas que emergieron del sustrato.

De las semillas que germinaron (desde la emergencia de la planta, hasta finalizar los 35 días de crecimiento). Se calculó el porcentaje de supervivencia (plantas establecidas y sanas). Se consideraron plantas sanas, aquellas que presentaron al menos 4 hojas verdaderas con la lámina foliar completamente extendidas y aquellas que no tuvieron este desarrollo se consideraron como "no sobrevivientes".

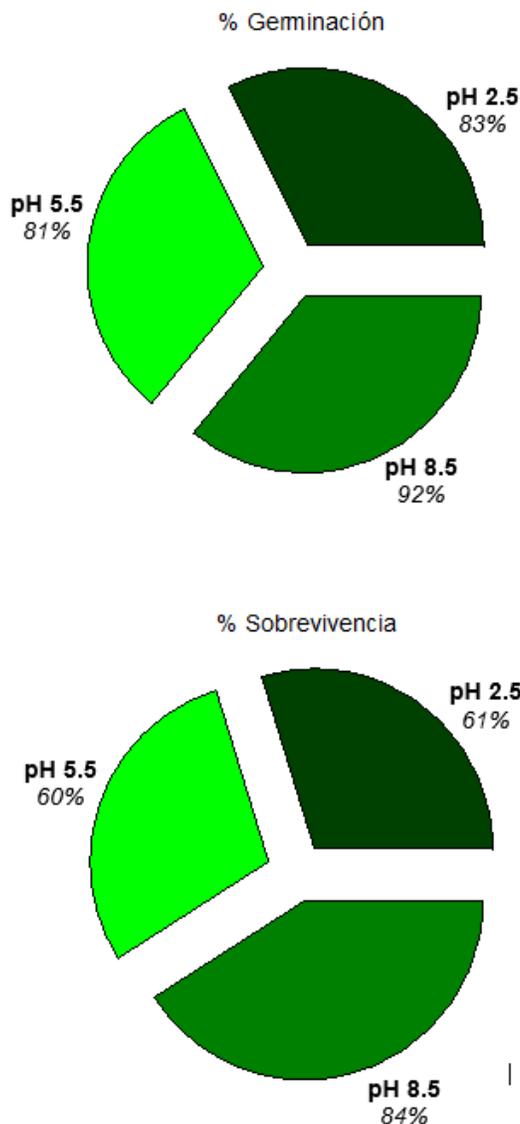


Figura 10: Porcentaje de germinación y supervivencia de plantas de *C. quinoa* a un rango de pH 2.5, 5.5 y 8.5. Los porcentajes están expresados en el gráfico $n = 100 \times$ tratamiento.

De todas las plantas tratadas se estimó el (%) de germinación y (%) de supervivencia. El tratamiento pH 8.5 presentó el mayor porcentaje de germinación y supervivencia con un total de 92% y 84% respectivamente. Los tratamientos de pH más ácidos (2.5 y 5.5), fueron 83% y 81% en germinación y 61% y 60%, respectivamente (Figura 10).

Anexo 4

Tratamiento pH	Longitud	N° de Hojas
2.5	5,992 ± 1,040 (a)	6,235 ± 1,176 (a)
5.5	5,924 ± 0,989 (a)	6,244 ± 1,128 (a)
8.5	6,395 ± 1,403 (a)	7,841 ± 1,240 (b)

Tabla 3 . Efecto de los diferentes tratamientos de pH sobre la longitud y el número de hojas para todas las plantas. Los valores indican la media (promedio) ± DS (desviación estándar) en plantas de *C. quinoa* ecotipo Socaire de 35 días.

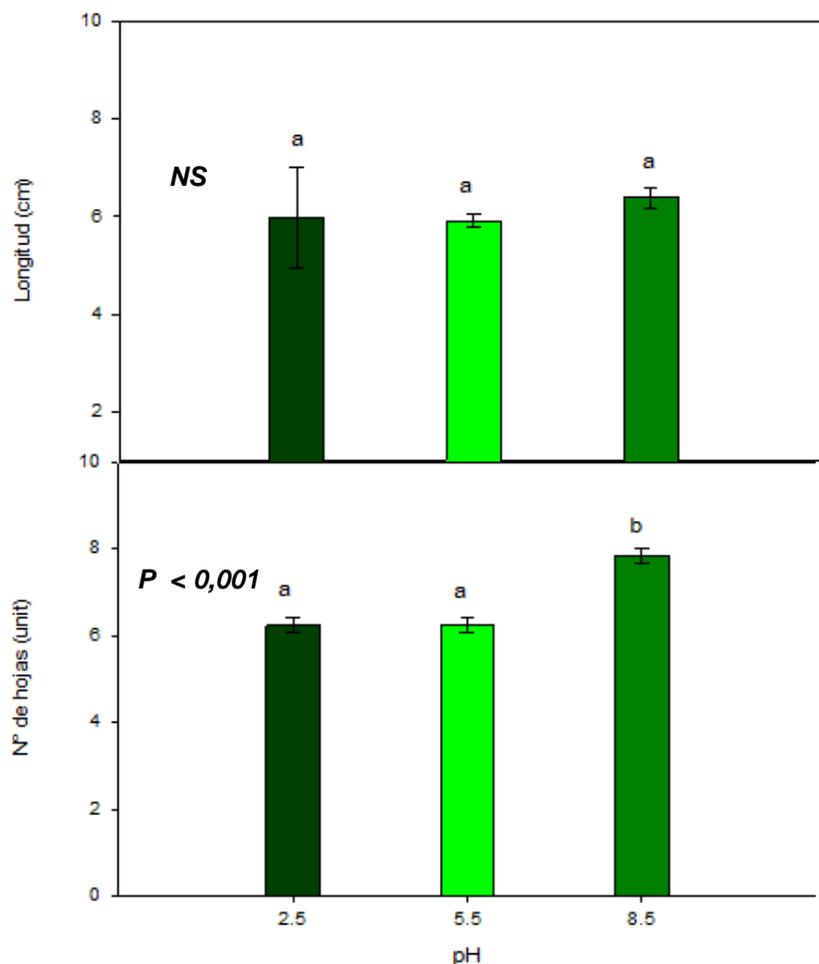


Figura 11: Longitud y número de hojas para todas las plantas tratadas. A los datos (longitud y nº de hojas) se realizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA). Para el parámetro ‘longitud’ (cm), la diferencia entre los valores no muestra una diferencia estadísticamente significativa ($P \geq 0,05$). Por otro lado, el parámetro ‘nº de hojas’ se realiza una prueba no paramétrica. Se realiza un análisis de varianza de una vía de Kruskal-Wallis sobre rangos, el cual demuestra una diferencia estadísticamente significativa ($P < 0,001$). Los tratamientos de pH no generaron un efecto significativo en la longitud (altura) de las plantas, pero hay una leve tendencia a aumentar cuando las plantas son tratadas con el pH 8.5. Por otro lado, el parámetro ‘nº de hojas’ el único tratamiento que ha demostrado diferencias significativas es el pH 8.5 respecto a los tratamientos 2.5 y 5.5 que no tuvieron diferencias en este parámetro.

Anexo 5

Tratamiento pH	Peso Fresco (g)	Peso Fresco (g)	Peso Fresco (g)
	Biomasa Total	Foliar	Radicular
2.5	0,416 ± 0,232 (a)	0,216 ± 0,065 (a)	0,157 ± 0,084 (a)
5.5	0,283 ± 0,080 (a)	0,092 ± 0,057 (b)	0,071 ± 0,040 (b)
8.5	1,052 ± 0,412 (b)	0,516 ± 0,141 (c)	0,373 ± 0,134 (c)

Tabla 4 : Efecto de los diferentes tratamientos de pH sobre el peso fresco total, foliar y radicular. Se considera el promedio para cada tratamiento y la desviación estándar (DS) de los datos.

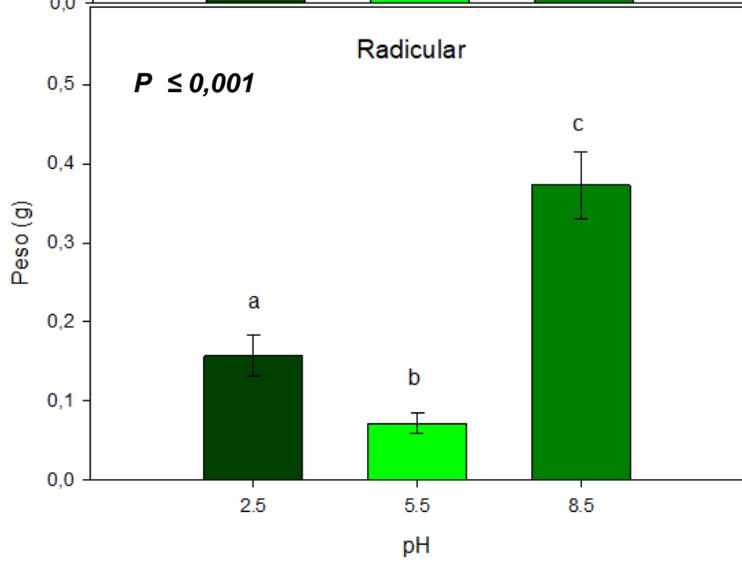
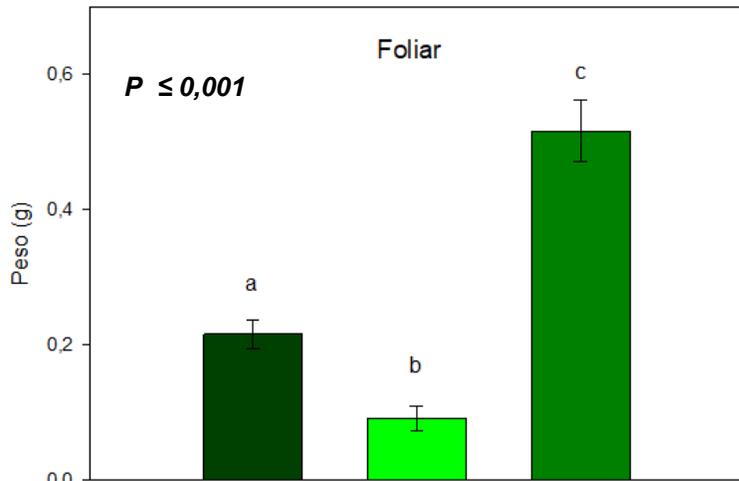
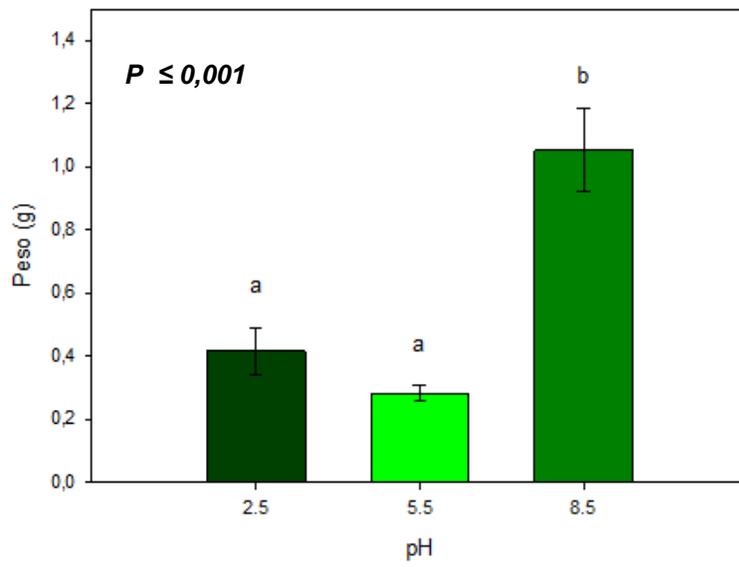


Figura 12: Diferentes tratamientos de pH sobre el peso fresco total, foliar y radicular. Para normalizar los datos de peso fresco (biomasa total), se realizó una transformación de estos a ln (logaritmo natural), al cual luego se le hace una prueba de ANOVA que denota que hay diferencias entre los valores de las medias de los tratamientos ($P \leq 0,001$). Así también se encuentra que a una prueba a posteriori (Tukey Test $P < 0,05$).

Con un promedio de 1,05 g, 0,52 g para la biomasa foliar y 0,37 g para la biomasa radicular, en contraparte el tratamiento pH 5.5 se mantuvo muy por debajo de estos valores, con un promedio de 0,28 g para la biomasa fresca total, 0,092 g biomasa foliar y 0,07 g en la biomasa radicular, sin embargo, el tratamiento 2.5 mantiene valores intermedios con un peso de biomasa total promedio de 0,42 g , una biomasa foliar de 0,22 g y biomasa radicular de 0,16 g. En cuanto al peso fresco foliar y radicular el análisis de varianza nos entrega un valor de $P \leq 0,001$, la prueba a posteriori (Tukey Test $P < 0,05$) nos indica que todos los tratamientos difieren entre sí.

Anexo 6

Tratamiento pH	Carotenoides	Chl*b	Chl*a
2.5	1,478 ± 0,223 (a)	0,108 ± 0,015 (a)	0,319 ± 0,050 (a)
5.5	1,478 ± 0,149 (a)	0,098 ± 0,009 (a)	0,312 ± 0,028 (a)
8.5	2,495 ± 0,265 (b)	0,174 ± 0,020 (b)	0,503 ± 0,055 (b)

Tabla 6: Valores de la cantidad de Carotenoides, Clorofila *b* y Clorofila *a* para todos los tratamientos. Los valores muestran los promedios y la desviación estándar (DS). Para estos parámetros, hay diferencias significativas en el tratamiento pH 8.5 respecto a los otros dos tratamientos.

Se midió la concentración total de clorofila *b* y *a* para cada tratamiento, se realizó una ANOVA de una vía para todos tratamientos, obteniendo un valor $P \leq 0,001$ tanto para el contenido de clorofila *b* y para la clorofila *a*, a su vez, se realiza una prueba de Holm Sidak para que nos entregue información sobre en cual tratamiento hubo diferencias, nuevamente, el tratamiento 8.5 es quien muestra diferencias estadísticas respecto al resto de los tratamientos de pH (A). Si bien se midió el contenido de clorofila *a* y *b* por separado para todos los tratamientos, las cantidades de estos pigmentos expresadas en mg/ml se mantuvo entre los valores máximos y mínimos; 0,503 – 0,312 mg/ml (clorofila *a*), y entre 0,174 – 0,098 mg/ml (clorofila *b*), se procede a sumar los valores de ambos pigmentos y obtener el histograma de clorofila total (*a+b*).

Anexo 7

Tratamiento pH	Fv/Fm	qL
2.5	0,748 ± 0,067 (a)	0,366 ± 0,136 (a)
5.5	0,733 ± 0,053 (a)	0,339 ± 0,054 (b)
8.5	0,762 ± 0,032 (a)	0,545 ± 0,185 (c)

Tratamiento pH	NPQ	NPQs	NPQf
2.5	3,0264 ± 0,606 (a)	0,993 ± 0,158 (a) 33%	2,033 ± 0,595 (a) 67%
5.5	3,2004 ± 0,425 (a)	1,116 ± 0,133 (a) 35%	2,084 ± 0,367 (a) 65%
8.5	2,897 ± 0,196 (a)	0,672 ± 0,095 (b) 26%	2,225 ± 1,194 (a) 77%

Tabla 7: Parámetros de Fluorescencia de la Chl a. Se estiman los parámetros que indican estrés en las plantas tratadas. De derecha a izquierda: Rendimiento fotoquímico máximo del PSII (Fv/Fm), fracción de centros de PSII abiertos (qL) y el 'Enfriamiento no fotoquímico (NPQ). En la tabla se expresan los valores promedios y la desviación estándar (DS). n = 6.