

Contenido de kaempferol en tejidos de huauzontle cultivado bajo condiciones de salinidad por NaCl

Kaempferol Content in Huauzontle Tissues Cultivated Under NaCl-Induced Salinity Conditions

Jeanette Guadalupe Cárdenas-Valdovinos¹, Eréndira Esmeralda Hernández-Andrade^{2*}, César Omar Montoya-García³

¹ Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional. Unidad Michoacán, Instituto Politécnico Nacional. Justo Sierra Ote. #28, Centro, Jiquilpan de Juárez, Michoacán, México, 59510.

² Laboratorio de Nutrición Vegetal. Departamento de Edafología, Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas, Campus Montecillo, Texcoco 56264, Estado de México.

³ Departamento de Agricultura y Ganadería, Universidad de Sonora. Academia de Horticultura, y Estadística. Km. 21 Carretera Hermosillo-Bahía Kino, 83000 Hermosillo, Sonora, México

*Autor de correspondencia: hernandez.erendira@gmail.com

Palabras clave:

quelite, flavonoides, actividad antioxidante, Amaranthaceae, estrés abiótico.

Keywords:

quelite, flavonoids, antioxidant activity, Amaranthaceae, abiotic stress.

Resumen

El objetivo fue evaluar kaempferol en hojas e inflorescencias de huauzontle (*Chenopodium berlandieri* subsp. *nuttalliae*) cultivado bajo condiciones de salinidad, así como la concentración de Na⁺ y K⁺. El experimento se realizó en invernadero con tratamientos de 0, 100, 200 y 300 mM NaCl, bajo un diseño de bloques completamente al azar con 12 repeticiones, utilizando semillas originarias de Puebla. Los extractos metanólicos se analizaron mediante cromatografía en capa fina de alta resolución (HPTLC). Los resultados confirmaron mayores concentraciones de kaempferol en hojas (0.407–0.456 mg g⁻¹ PS) que en inflorescencias (0.180–0.241 mg g⁻¹ PS). En hojas, el contenido se mantuvo estable, pese al incremento de Na⁺. En inflorescencias, el aumento de NaCl se asoció con menor contenido de kaempferol. Se detectaron bandas adicionales con actividad antioxidante. Estos hallazgos representan el primer reporte en este quelite y evidencian diferencias tisulares en la respuesta al estrés salino.

Abstract

The objective was to evaluate the kaempferol content in leaves and inflorescences of huauzontle (*Chenopodium berlandieri* subsp. *nuttalliae*) cultivated under salinity conditions, as well as the concentration of Na⁺ and K⁺. The experiment was conducted in a greenhouse with treatments of 0, 100, 200, and 300 mM NaCl, using a completely randomized block design with 12 replications and seeds from Puebla, Mexico. Methanolic extracts were analyzed by high-performance thin-layer chromatography (HPTLC). Results confirmed higher kaempferol concentrations in leaves (0.407–0.456 mg g⁻¹ DW) compared to inflorescences (0.18–0.241 mg g⁻¹ DW). In leaves, the content remained stable despite increasing Na⁺ levels. In inflorescences, higher NaCl concentrations were associated with reduced kaempferol content. Additional bands with antioxidant activity were detected. These findings represent the first report in this quelite and reveal tissue-specific differences in response to salt stress.

Recibido: 15 de septiembre 2025

Revisado: 21 de noviembre 2025

Aceptado: 30 de diciembre 2025

Publicado: 23 de febrero 2026



Este artículo es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos y condiciones de la licencia CC BY-NC-SA 4.0. Para ver una copia de esta licencia visite <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>



Introducción

Las plantas enfrentan distintos tipos de estrés ambiental durante su crecimiento y desarrollo, tanto en condiciones naturales como agrícolas (Seleiman et al., 2021; Mareri et al., 2022). Estos factores representan un desafío fundamental y constituyen un aspecto crítico para la agricultura y la seguridad alimentaria (Zhang et al., 2020). Entre ellos, el estrés salino es de los más frecuentes y limita de manera significativa la productividad de los cultivos, ya que induce estrés osmótico, toxicidad iónica y daño oxidativo en las células vegetales. Estas alteraciones afectan la fotosíntesis y el metabolismo celular (Zhu, 2016; Bose et al., 2017; Bryla et al., 2021). Para enfrentar estas condiciones, las plantas han desarrollado mecanismos adaptativos complejos que les permiten detectar, responder y mitigar los efectos de la salinidad. Entre ellos destacan la activación de sistemas antioxidantes, el ajuste en el transporte iónico, la modulación de redes de señalización hormonal y la reprogramación de la expresión génica. Estos procesos en conjunto sustentan una mayor tolerancia al estrés salino (Tavakkoli et al., 2010; Chandna et al., 2014; Zhu, 2016; Isah, 2019; Kumar et al., 2023). En este contexto, los metabolitos especializados sintetizados a través de las vías del ácido shikímico y fenilpropanoide desempeñan un papel relevante. Los flavonoides, en particular el kaempferol, cumplen funciones clave en la defensa y señalización frente al estrés, en el mantenimiento del equilibrio redox celular, en la protección de la integridad de las membranas y en la regulación de procesos fisiológicos relacionados con la tolerancia al estrés (Velikova & Aktas, 2007; Zhao, 2015; Wang et al., 2018). La concentración de flavonoides depende de diversos factores, entre ellos las condiciones de cultivo, el entorno de crecimiento, la etapa de desarrollo y el tejido vegetal analizado (Jan et al., 2022).

Las principales fuentes de kaempferol (mg/100 g de peso fresco) son verduras de hoja verde como espinaca y col rizada, así como hierbas aromáticas como eneldo, cebollín y estragón (Dabeek & Marra, 2019). El kaempferol presenta propiedades benéficas para la salud humana, entre ellas efectos antiinflamatorios, cardioprotectores, neuroprotectores, anticancerígenos y antialérgicos (de Moraes et al., 2024; Hussain et al., 2024). La identificación de compuestos bioactivos en plantas comestibles permite integrarlos en la dieta y establecer las condiciones que favorecen su mayor concentración. El huauzontle (*Chenopodium berlandieri* subsp. *nuttalliae*) forma parte del grupo de los quelites utilizados en Mesoamérica desde la época prehispánica (Smisor, 2020). Actualmente se consume en distintas regiones de México y se emplea en diversos platillos tradicionales (Figueredo-Urbina et al., 2021). Sus hojas e inflorescencias se consumen crudas, en decocciones o capeadas. Asimismo, estos tejidos exhiben propiedades antioxidantes, antiinflamatorias y quimiopreventivas (López-Monterrubio et al., 2020; Santiago-López et al., 2023).



Diversos estudios han evaluado la concentración de fenoles en quelites, Román-Cortés et al. (2018) reportaron que, en peso fresco, el huauzontle presenta el mayor contenido de fenoles ($432.9 \text{ mg } 100 \text{ g}^{-1}$) seguido de los quintoniles ($381.7 \text{ mg } 100 \text{ g}^{-1}$), los romeritos ($173.9 \text{ mg } 100 \text{ g}^{-1}$) y las verdolagas ($137.9 \text{ mg } 100 \text{ g}^{-1}$). Por su parte, Martínez et al. (2013) analizaron semillas germinadas, cocidas y crudas, y observaron un incremento en el contenido de flavonoides en semillas cocidas respecto a las germinadas, con valores entre 70 y $620 \text{ } \mu\text{g GAE/g}$. Sin embargo, no se ha documentado la presencia y la concentración de estos compuestos en las inflorescencias de huauzontle bajo condiciones de salinidad. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue evaluar la concentración de kaempferol en hojas e inflorescencias de huauzontle (*Chenopodium berlandieri* subsp. *nuttalliae*) cultivado bajo condiciones de salinidad por NaCl, así como la concentración de Na^+ y K^+ .

Materiales y Métodos

Condiciones del experimento

El experimento se realizó en condiciones de invernadero ($19^\circ 46'56.71 \text{ N}$ y -98.913715 O , 2232.68 m de altitud). Durante el ciclo de cultivo de junio a noviembre de 2022, las temperaturas mínimas y máximas registradas durante el desarrollo del cultivo fueron de 5 y 47°C en los meses de junio a noviembre de 2022.

Material vegetal

Se utilizaron semillas de huauzontle provenientes del estado de Puebla, las cuales se sembraron en charolas de germinación con una mezcla de perlita y peat moss como sustrato. Durante los primeros 10 días, el riego se realizó con agua potable. Posteriormente, las plántulas se irrigaron con la solución nutritiva de Steiner con una conductividad de 1 dS m^{-1} (Steiner, 1984), hasta el momento del trasplante.

Diseño de tratamientos y diseño experimental

Se usó un diseño experimental de bloques completamente al azar; las dosis evaluadas de cloruro de sodio (NaCl) : 0, 100, 200, 300 mM. Las dosis de NaCl fueron incluidas en la solución universal de Steiner (Steiner, 1984). La unidad experimental consistió en una maceta con capacidad de 12 L; se empleó como sustrato una mezcla de perlita, tezontle y espuma agrícola (1:1:1, v: v: v). Cada tratamiento tuvo 12 repeticiones.

Manejo y conducción del experimento

Las plántulas se trasplantaron cuando tuvieron hojas verdaderas y 10 cm de altura. El riego fue con la solución nutritiva de Steiner con una conductividad eléctrica (CE)



de 1 dS m^{-1} (Steiner, 1984). Después de 17 días del trasplante (ddt) se aumentó la CE a 2 dS m^{-1} , y se añadieron las dosis correspondientes 0, 100, 200, 300 mM NaCl esto originó valores de CE de 2.00, 7.81, 17.59 y 20.30 dS m^{-1} respectivamente. El pH de la solución nutritiva se mantuvo en 5.5 durante todo el ciclo del cultivo. El sistema de riego fue automatizado con goteros con adaptadores de cuatro salidas, cada una con un tubín y estaca que fueron colocados en cada bolsa. Los riegos fueron programados en función del requerimiento hídrico del cultivo.

Variables evaluadas

La cosecha de la inflorescencia se realizó cuando las panojas habían completado su formación y presentaban una estructura piramidal definida a los 86 ddt (después de 69 días del inicio de los tratamientos). En las dosis de 200 y 300 mM NaCl, la cosecha se efectuó a los 104 ddt (después de 87 días del inicio de los tratamientos). En este punto, las flores mostraban una coloración verde, por lo que se procedió al corte antes del inicio de la floración. Durante esta etapa también se recolectaron hojas tiernas de las plantas de huauzontle. Las muestras se liofilizaron para su análisis mediante HPTLC y la determinación de la concentración de Na^+ y K^+ con un equipo de espectrometría de emisión óptica de inducción por plasma acoplado (Agilent, ICP-Optical Emission Spectrometer, 725-ES; Santa Bárbara, CA, EE. UU.).

Preparación de extractos

Los extractos metanólicos se obtuvieron colocando 1 g de muestra en 10 mL de metanol, se sonicaron (60 Hz/30 min; Ultrasonic Bath PNKKODW, Rohs®) a temperatura ambiente ($25 \pm 2 \text{ }^{\circ}\text{C}$) y en oscuridad. Los extractos fueron filtrados (Millipore®, $0.22 \text{ }\mu\text{m}$) y se almacenaron a $-20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ en viales ámbar hasta su análisis (Gujrati et al., 2021).

Identificación y cuantificación de kaempferol por cromatografía en capa fina de alta resolución (HPTLC)

Se siguió el método descrito por Kaur & Gupta (2018) con algunas modificaciones. Las muestras (100 mg/mL) y kaempferol (100 $\mu\text{g/mL}$) se aplicaron en forma de bandas de 5 mm con el Automatic TLC Sampler 4 (ATS4, CAMAG®, Suiza) y una jeringa de aplicación de 25 μL . En una placa para HPTLC de $20 \times 10 \text{ cm}$, con una distancia entre bandas de 6 mm, distancia desde el borde inferior de 8 mm, distancia del lado izquierdo de 10.4 mm, se aplicaron 29 bandas. Los extractos etanólicos e infusiones de hojas verdes e inflorescencias de *C. berlandieri* sups. *nuttalliae* fueron aplicados por triplicado, con un volumen de aplicación de 3 μL . El volumen cons-



tante de aplicación fue de 150 nl/s. La placa se desarrolló en el Automated Developing Chamber 2 (CAMAG) con una humedad relativa de $47 \pm 2 \%$ (controlador de humedad con solución saturada de tiocianato de potasio), con una mezcla de tolueno, acetato de etilo y ácido fórmico (7:3:0.5 v:v:v). La distancia de migración fue 50 mm, y el tiempo de desarrollo fue de 20 min. Después del desarrollo, la placa fue secada con aire frío por 5 min. Después de la separación cromatográfica, la placa fue calentada en el TLC Plate Heater III (CAMAG®) a 100 °C por 5 min. Se llevó a cabo la derivatización con una solución de Productos Naturales (PN) al 1% para revelar compuestos fenólicos y flavonoides (1 g de difenilboriloxietanolamina diluido en 100 ml de metanol) en el TLC Immersion Device III (CAMAG) a una velocidad vertical de 3 cm/s. El tiempo de inmersión fue de 3 s. Asimismo, placas sometidas a las mismas condiciones fueron derivatizadas con solución metanólica de DPPH (1,1 diphenyl 2-picrylhydrazyl) para determinar actividad antioxidante en las bandas separadas (Jasprica et al., 2007). Después de la derivatización, la placa se calentó durante 3 min para retirar el exceso de solvente. Las placas fueron evaluadas mediante el TLC Visualizer Documentation System (CAMAG). Todas las imágenes fueron capturadas bajo luz blanca y luz UV a 254 nm. Los datos obtenidos fueron procesados mediante el software VisionCats (CAMAG®) versión 2.4.

Después de la derivatización y la evaluación del cromatograma bajo luz UV (254 nm), se realizó la cuantificación de kaempferol mediante la curva de calibración ($\text{kaempferol} = -6.755 \times 10^{-12}x^2 + 1.95 \times 10^{-6}x - 9.079 \times 10^{-3}$); se aplicaron cinco concentraciones de 0.1, 0.3, 0.5, 1 y 3 μl , equivalentes a 10, 30, 50, 100 y 300 μg , de kaempferol sobre la placa, los extractos metanólicos de cada tejido por triplicado.

Análisis estadístico de la información

Se analizaron las concentraciones de kaempferol en hoja e inflorescencia para determinar su varianza, y las medias se compararon con la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$), utilizando el programa estadístico Statistical Analysis Systems (SAS) 9.1®.

Resultados y Discusión

Detección de kaempferol por HPTLC y actividad antioxidante

El análisis mediante HPTLC confirmó la presencia de kaempferol ($R_f = 0.32 \pm 0.025$) en hojas e inflorescencias de huauzontle cultivado bajo diferentes concentraciones de NaCl. Los cromatogramas obtenidos (Figura 1). validaron la técnica en términos de precisión, especificidad y linealidad. Además, la evaluación con HPTLC-DPPH permitió identificar bandas con actividad antioxidante de forma cualitativa, corres-



pondientes al kaempferol. En inflorescencias se detectó una banda adicional en $R_f=0.25$, mientras que en hojas aparecieron dos en $R_f = 0.8$ y 0.95 , lo cual sugiere la presencia de compuestos adicionales con capacidad antioxidante. La especificidad de la identificación de kaempferol se aseguró mediante la co-migración con un estándar comercial y la correspondencia de los valores de R_f .

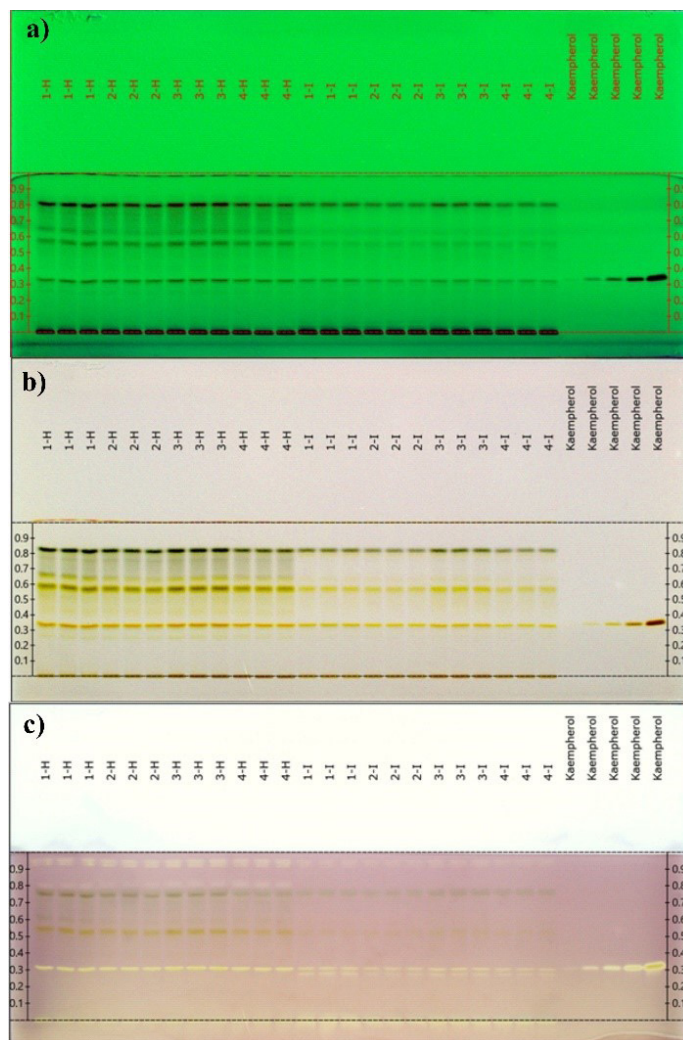


Figura 1. Cromatograma HPTLC realizado para la detección y cuantificación de kaempferol a partir de extractos metanólicos de hojas e inflorescencias de huazontle, tomados bajo luz UV (254 nm) (a) y luz blanca (b) después de la derivatización con el reactivo NP; y DPPH· (c) para la visualización de la actividad antioxidante bajo luz blanca.

En la Tabla 1 se reporta el contenido de kaempferol y la concentración de Na^+ y K^+ en hojas e inflorescencias de huazontle bajo diferentes concentraciones de NaCl . En las hojas se observó un incremento en la concentración de Na^+ , y una reducción gradual en la concentración de K^+ conforme aumenta la salinidad. En particular, la



concentración de K^+ disminuyó de 55.60 g kg^{-1} en el control a 40.59 g kg^{-1} en el tratamiento con 300 mM de NaCl . La acumulación de Na^+ en hojas, que eventualmente entran en senescencia, sugiere un mecanismo de protección frente al estrés salino, mediante el confinamiento de este ion en tejidos menos sensibles (Zhu, 2023).

La regulación de la absorción y el transporte de Na^+ bajo condiciones de salinidad se ha interpretado ampliamente como un proceso orientado a mantener una alta relación K^+/Na^+ en los tejidos, en particular a nivel citosólico. Esta relación se reconoce como un rasgo clave de tolerancia a la salinidad, debido a que el citosol concentra la mayor parte de los procesos metabólicos esenciales y requiere protección frente a los efectos tóxicos del Na^+ (Shabala y Pottosin, 2014; Assaha et al., 2017).

El contenido de kaempferol en hojas permaneció relativamente estable entre tratamientos, con valores que oscilaron entre 0.407 y 0.456 mg g^{-1} PS, sin observarse una tendencia clara asociada al incremento de la salinidad. El tratamiento con 200 mM mostró el valor más alto (0.456 mg g^{-1} PS), mientras que el de 300 mM presentó un ligero descenso (0.407 mg g^{-1} PS) respecto al control. Esta estabilidad sugiere que, ante el estrés abiótico inducido por la salinidad, las plantas activan sus sistema antioxidante, dentro del cual se incluyen los flavonoides, lo que contribuye a la tolerancia al estrés salino a través de la neutralización de radicales libres (Chandran et al., 2019).

En contraste, las inflorescencias presentaron concentraciones de Na^+ considerablemente menores que las hojas y valores de K^+ más variables entre tratamientos. La concentración de K^+ alcanzó su valor más alto en el tratamiento de 300 mM de NaCl (35.50 g kg^{-1}). En este tejido, el contenido de kaempferol fue menor, con valores que fluctuaron entre 0.180 y 0.241 mg g^{-1} PS. El control presentó el valor más elevado (0.241 mg g^{-1} PS), mientras que el tratamiento de 300 mM mostro la concentración más baja (0.180 mg g^{-1} PS), lo que indica una reducción asociada al aumento de la salinidad.

En términos generales, la salinidad no modifico de manera significativa el contenido de kaempferol en hojas; sin embargo, en las inflorescencias se observó una disminución progresiva conforme aumento la concentración de NaCl . Estos resultados indican que la acumulación de kaempferol fue mayor en hojas que en inflorescencias y que la respuesta al estrés salino depende del tipo de tejido. La estabilidad observada en hojas podría estar relacionada con la activación de mecanismos fisiológicos de tolerancia a la salinidad, entre los cuales se incluyen la limitación en la absorción de Na^+ , la restricción de su transporte hacia los tejidos aéreos, el almacenamiento en compartimentos específicos y la recirculación de ion desde los brotes hacia las raíces, mecanismos que han sido descritos previamente en *Arabidopsis* (Tian et al., 2010).



Tabla 1. Contenido de kaempferol en hojas e inflorescencias de huazontle determinado por HPTLC, y concentración de Na⁺ y K⁺ analizada por ICP

Tejido	Tratamiento	mg Kaempferol/ g PS	Na (g/kg)	K (g/kg)
Hoja	0	0.423 ± 0.014 a	0.853 ± 0.034 a	55.60 ± 0.258 a
	100	0.412 ± 0.009 a	9.142 ± 0.918 b	42.00 ± 2.529 b
	200	0.456 ± 0.157 a	14.124 ± 0.180 c	46.55 ± 2.757 b
	300	0.407 ± 0.088 a	22.93 ± 0.632 d	40.59 ± 0.286 b
Inflorescencia	0	0.241 ± 0.005 a	0.842 ± 0.009 a	21.27 ± 4.440 b
	100	0.205 ± 0.004 a	0.933 ± 0.024 a	28.68 ± 1.194 ab
	200	0.239 ± 0.083 b	0.962 ± 0.006 a	23.60 ± 2.298 b
	300	0.18 ± 0.034 b	0.694 ± 0.067 a	35.50 ± 2.184 a

Se muestran los promedios ± desviación estándar (n=9). Letras diferentes dentro de una misma columna (por tejido) indican diferencias significativas entre tratamientos (prueba de Tukey, $p \leq 0.05$).

Conclusiones

Este estudio constituye el primer reporte de la cuantificación de kaempferol en hojas e inflorescencias de huazontle bajo condiciones de salinidad. Los resultados evidencian que las hojas acumulan mayores concentraciones de este flavonoide en comparación con las inflorescencias, lo que sugiere un papel diferenciado de los tejidos en la respuesta al estrés. La reducción observada en inflorescencias bajo altas concentraciones de NaCl indica que este tejido es más sensible a la salinidad en términos de acumulación de kaempferol.

Si bien los datos no permiten establecer un patrón claro de acumulación en relación con la salinidad, la identificación de kaempferol en ambos tejidos confirma la relevancia de este metabolito en huazontle. Estos resultados sientan bases para estudios posteriores orientados a comprender la regulación del metabolismo fenólico en condiciones de estrés y explorar el valor nutracéutico de este quelite en la dieta humana.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que la investigación se realizó en ausencia de cualquier relación comercial o financiera que pudiera interpretarse como un potencial conflicto de interés.

Referencias

- Assaha DVM, Ueda A, Saneoka H, Al-Yahyai R, Yaish MW. (2017). The Role of Na⁺ and K⁺ Transporters in Salt Stress Adaptation in Glycophytes. *Front Physiol.* 18(8),509. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00509>.
- Bose, J., Munns, R., Shabala, S., Gilliam, M., Pogson, B., & Tyerman, S. D. (2017). Chloroplast function and ion regulation in plants growing on saline soils:



- Lessons from halophytes. *Journal of Experimental Botany*, 68(12), 3129–3143. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx142>
- Bryla, D. R., Scagel, C. F., Lukas, S. B., & Sullivan, D. M. (2021). Ion-specific limitations of sodium chloride and calcium chloride on growth, nutrient uptake, and mycorrhizal colonization in northern and southern highbush blueberry. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 146(6). <https://doi.org/10.21273/JASHS05084-21>
- Chandran, A. K. N., Kim, J.-W., Yoo, Y.-H., Park, H. L., Kim, Y.-J., Cho, M.-H., Hong, K.J. (2019). Transcriptome analysis of rice-seedling roots under soil-salt stress using RNA-Seq method. *Plant Biotechnology Reports*, 13, 567–578. <https://doi.org/10.1007/s11816-019-00550-3>
- Dabeek, W. M., & Marra, M. V. (2019). Dietary quercetin and kaempferol: Bioavailability and potential cardiovascular-related bioactivity in humans. *Nutrients*, 11(10), 2288. <https://doi.org/10.3390/nu11102288>
- de Moraes, E. F., de Oliveira, L. Q. R., Farias Moraes, H. G. de, Souto Medeiros, M. R. de, Freitas, R. de A., Rodini, C. O., & Coletta, R. D. (2024). The Anticancer Potential of Kaempferol: A Systematic Review Based on In Vitro Studies. *Cancers*, 16(3), 585. <https://doi.org/10.3390/cancers16030585>
- Figueredo-Urbina, C. J., Álvarez-Ríos, G. D., Cortés Zárraga, L., Figueredo-Urbina, C. J., Álvarez-Ríos, G. D., & Cortés Zárraga, L. (2021). Edible flowers commercialized in local markets of Pachuca de Soto, Hidalgo, Mexico. *Botanical Sciences*, 100(1), 120–138. <https://doi.org/10.17129/botsci.2831>
- Gujrati, A., Jain, S., Joshi, V., Shukla, S.S., Vyas, A., Jain, V. (2021). Importance of Chromatography Techniques in Phytomedicine Research. En S.C. Mandal, R. Chakraborty, S. Sen (eds), *Evidence Based Validation of Traditional Medicines* (pp 279–297). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-15-8127-4_14
- Hussain, M. S., Altamimi, A. S. A., Afzal, M., Almalki, W. H., Kazmi, I., Alzarea, S. I., Gupta, G., Shahwan, M., Kukreti, N., Wong, L. S., Kumarasamy, V., & Subramaniam, V. (2024). Kaempferol: Paving the path for advanced treatments in aging-related diseases. *Experimental Gerontology*, 188, 112389. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2024.112389>
- Jan, R., Asaf, S., Numan, M., Lubna, & Kim, K. M. (2021). Plant secondary metabolite biosynthesis and transcriptional regulation in response to biotic and abiotic stress conditions. *Agronomy*, 11(5), 968. <https://doi.org/10.3390/agronomy11050968>



- Jan, R., Khan, M., Asaf, S., Lubna, Asif, S., & Kim, K. M. (2022). Bioactivity and Therapeutic Potential of Kaempferol and Quercetin: New Insights for Plant and Human Health. *Plants*, 11(19),2623. <https://doi.org/10.3390/plants11192623>
- Jan, R., Kim, N., Lee, S. H., Khan, M. A., Asaf, S., Lubna, Park, J. R., Asif, S., Lee, I. J., & Kim, K. M. (2021). Enhanced Flavonoid Accumulation Reduces Combined Salt and Heat Stress Through Regulation of Transcriptional and Hormonal Mechanisms. *Frontiers in Plant Science*, 12, 796956 <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.796956>
- Jasprica, I., Bojic, M., Mornar, A., Besic, E., Bucan, K., & Medic-Saric, M. (2007). Evaluation of antioxidative activity of croatian propolis samples using DPPH and ABTS+ stable free radical assays. *Molecules*, 12, 1006–1021. <http://www.mdpi.org>
- Kaur, N., & Gupta, R. C. (2018). Simultaneous determination of kaempferol and quercetin in *Heteropogon Contortus* (L.) Beauv. by validated high-performance thin layer chromatography. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 49(18), 2247–2255. <https://doi.org/10.1080/00103624.2018.1499760>
- López-Monterrubio, D. I., Lobato-Calleros, C., Álvarez-Ramírez, J., & Vernon-Carter, E. J. (2020). Huauzontle (*Chenopodium nuttalliae* Saff.) protein: Composition, structure, physicochemical and functional properties. *Food Hydrocolloids*, 108,106043. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2020.106043>
- Mareri, L., Parrotta, L., & Cai, G. (2022). Environmental Stress and Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(10), 5416. MDPI. <https://doi.org/10.3390/ijms23105416>
- Martínez, L. C., Vargas, M. A. P., Del Angel, A. I. C., Bermúdez, F. C., & Avalos, H. A. J. (2013). Total phenolic content and antioxidant capacity of germinated, popped, and cooked huauzontle (*Chenopodium berlandieri* spp. *nuttalliae*) seeds. *Cereal Chemistry*, 90(3). <https://doi.org/10.1094/CCHEM-03-12-0022-R>
- Román-Cortés, N.R., García-Mateos, M.R., Castillo-González, A.M., Sahagún-Castellanos, J. & Jiménez-Arellanes, M.A. (2018). Características nutricionales y nutraceuticas de hortalizas de uso ancestral en México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 41(3), 245-253. <https://doi.org/10.35196/rfm.2018.3.245-253>
- Santiago-López, L., Almada-Corral, A., García, H. S., Mata-Haro, V., González-Córdova, A. F., Vallejo-Cordoba, B., & Hernández-Mendoza, A. (2023). Antidepressant and Anxiolytic Effects of Fermented Huauzontle, a Prehispanic Mexican Pseudocereal. *Foods*, 12(1),53. <https://doi.org/10.3390/foods12010053>
- Seleiman, M. F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdul-Wajid, H. H., & Battaglia, M. L. (2021). Drought Stress



- Impacts on Plants and Different Approaches to Alleviate Its Adverse Effects. *Plants*, 10(2), 1–25. <https://doi.org/10.3390/PLANTS10020259>
- Shabala S. & Mackay A. (2011). Ion transport in halophytes. *Advances in Botanical Research*, 57, 151–187. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387692-8.00005-9>
- Smisor, G. T. (2020). Hernández, Francisco. Historia de las plantas de Nueva España. *Tlalocan*, 1(2). <https://doi.org/10.19130/iifl.tlalocan.1943.536>
- Steiner, A.A. (1984) The Universal Nutrient Solution. *Sixth International Congress on Soilless Culture*, Wageningen, 633-650.
- Tavakkoli, E., Rengasamy, P., & McDonald, G. K. (2010). High concentrations of Na⁺ and Cl⁻ ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of faba bean under salinity stress. *Journal of Experimental Botany*, 61(15), 4449–4459. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq251>
- Velikova, V., & Yildiz Aktas, L. (2007). *Stress-protective role of secondary metabolites: Diversity of functions and mechanisms*. <https://www.researchgate.net/publication/251847574>
- Wang, Y., Jiang, W., Li, C., Wang, Z., Lu, C., Cheng, J., Wei, S., Yang, J., & Yang, Q. (2024). Integrated transcriptomic and metabolomic analyses elucidate the mechanism of flavonoid biosynthesis in the regulation of mulberry seed germination under salt stress. *BMC Plant Biology*, 24(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-024-04804-3>
- Xu, N., Liu, S., Lu, Z., Pang, S., Wang, L., Wang, L., & Li, W. (2020). Gene expression profiles and flavonoid accumulation during salt stress in ginkgo biloba seedlings. *Plants*, 9(9). <https://doi.org/10.3390/plants9091162>
- Zhang, H., Zhao, Y., & Zhu, J. K. (2020). Thriving under Stress: How Plants Balance Growth and the Stress Response. *Developmental Cell*, 55(5). <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2020.10.012>
- Zhu, J. K. (2003). Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(5), 441–445. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00085-2](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00085-2)
- Zhu, J. K. (2016). Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. *Cell*, 167(2), 313–324. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>