

CONTROL AMBIENTAL Y GENÉTICO DE LA FENOLOGÍA DEL CULTIVO DE SOJA: IMPACTOS SOBRE EL RENDIMIENTO Y LA ADAPTACIÓN DE GENOTIPOS

ADRIANA G. KANTOLIC¹

Recibido: 02/03/08

Aceptado: 23/04/08

RESUMEN

El ajuste entre la fenología del cultivo de soja y el ambiente es uno de los principales aspectos que determinan la adaptación de los cultivares en las diferentes zonas de producción y condicionan el rendimiento alcanzado. El ritmo con el que progresa el desarrollo y, por lo tanto, el momento en el que ocurren los estados más críticos del cultivo, se encuentran fuertemente condicionados por el fotoperíodo y la temperatura. Actualmente, las respuestas del cultivo de soja a estos factores están bastante bien comprendidas; asimismo, se ha avanzado en el conocimiento de las bases genéticas que condicionan las respuestas fenológicas de los cultivares. Frente a la complejidad de las relaciones entre el ciclo y el rendimiento del cultivo, estos conocimientos permiten identificar nuevas vías para mejorar la adaptación de los cultivares e incrementar el rendimiento del cultivo. En este artículo se presenta una revisión de los avances logrados en estos temas, a través de una perspectiva ecofisiológica.

Palabras clave. Soja, ciclo ontogénico, fotoperíodo, rendimiento, genética.

ENVIRONMENTAL AND GENETIC CONTROL OF SOYBEAN PHENOLOGY: ITS IMPACTS ON YIELD AND GENOTYPIC ADAPTATION

SUMMARY

In a soybean crop, the adjustment between phenology and the environment is a key aspect determining the adaptation of the cultivars in different producing zones and their yield. The rate of progress of development and the timing of occurrence of the most critical stages, are strongly conditioned by photoperiod and temperature. Soybean responses to these factors are well documented and some progress has been made in the understanding of the genetic control of these responses. Unravelling the complex relationships between the ontogenic cycle and crop yield may lead to the identification of new ways to increase yield and improve genotypic adaptation. This article proposes a revision of the advances in these aspects, from an ecophysiological perspective.

Key words. Soybean, ontogenic cycle, photoperiod, yield, genetics.

INTRODUCCIÓN

El ajuste entre la fenología de un cultivo y el ambiente es uno de los principales aspectos que determinan la adaptación de los cultivos a las diferentes zonas de producción, condicionando su rendimiento logrado en cada una de ellas (Richards, 1996; Passioura, 2002; Slafer, 2003; Pascale y Damario, 2004). Así, en el cultivo de soja, gran parte del éxito de su difusión inicial en la Argentina y en el mundo, estuvo sustentado en una correcta valoración de los requerimientos del cultivo para cumplir su ciclo, en conjunto con la caracterización agro-

¹Cátedra de Cultivos Industriales, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453, C1417DSE Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

climatológica de las diferentes regiones (Pascale, 1969; Remussi y Pascale, 1977; Pascale y Ravelo, 1989). A mediados de la década del 40, para mejorar la adaptación de la soja en Estados Unidos de América, se propuso una clasificación de cultivares en grupos de madurez, que planteaba una distribución latitudinal de éstos de acuerdo a la duración del ciclo en cada región (Morse *et al.*, 1949); esta clasificación, que actualmente incluye 13 grupos de madurez (entre el 000 y el X), fue posteriormente adaptada y adoptada en diferentes países del mundo (Remussi y Pascale, 1977; Wang *et al.*, 2006). Aun hoy, los cultivares continúan eligiéndose en base a su grupo de madurez (Singh y Hymowitz, 1999; Baigorri y Martini, 2007); esto es así porque si la floración ocurre de manera muy temprana, el crecimiento de la planta puede resultar insuficiente para lograr un rendimiento adecuado (Mayers *et al.*, 1991); en el otro extremo, una floración demasiado tardía puede resultar en que el ambiente explorado hacia el final del ciclo sea poco favorable para el crecimiento y la maduración de las semillas (Lawn *et al.*, 1995). Estos dos extremos definen la estación de crecimiento y la duración máxima del ciclo.

Si bien las respuestas del cultivo de soja a los factores ambientales que regulan su desarrollo se conocen desde hace varias décadas, en los últimos años se ha avanzado en la comprensión de las relaciones entre la fenología y el rendimiento del cultivo, así como en el conocimiento de las bases genéticas controlan algunas de estas respuestas. En este artículo se presenta una revisión de los avances logrados en estos temas, a través de una perspectiva ecofisiológica.

EL CICLO ONTOGÉNICO DEL CULTIVO DE SOJA

Una semilla de soja contiene en su plúmula tan sólo dos hojas unifoliadas y una hoja trifoliada preformadas (Lersten y Carlson, 2004). El resto de las hojas y, particularmente, los órganos reproductivos se diferencian a medida que avanza el ciclo del cultivo. Sin embargo, no todas las hojas que se diferencian contribuyen, posteriormente, a la fijación del carbono del cultivo ni todas los primordios florales que se forman progresan en vainas normales que contienen semillas. Por lo tanto, para identificar los procesos más importantes en la definición del rendimiento, el primer paso es reconocer en qué momentos se fija la potencialidad de órganos del cultivo y en qué momentos se define su número y tamaño final.

Los cambios internos: diferenciación de órganos

Luego de la germinación, las hojas preformadas reanudan su crecimiento y, a partir del meristema apical, se diferencian nuevas hojas con sus respectivas yemas (Sun, 1957; Thomas y Kanchanapoom, 1991); cada meristema axilar diferencia, a su vez, nuevas hojas, de manera que en muy poco tiempo luego de la siembra se produce un alto número potencial de hojas (Borthwick y Parker, 1938). Bajo condiciones de temperatura controlada (22/26 °C) se ha estimado un ritmo de diferenciación de hojas trifoliadas de 2 días por primordio durante el período vegetativo, mientras que el plastocrono pasa a ser de 1 día por primordio cerca del período de transición del ápice al estado reproductivo (Thomas y Kanchanapoom, 1991)

A nivel meristemático, la transición del estado vegetativo al reproductivo incluye varios eventos importantes: primero, la iniciación floral, que se produce en un meristema axilar en una posición intermedia del tallo; luego, la diferenciación de flores en el resto de los meristemas axilares y, finalmente, la transformación del meristema apical al estado reproductivo. El primer signo de la iniciación floral en soja es la aparición de un pequeño primordio floral en la axila de una bráctea, que precede la diferenciación de los órganos que componen los ciclos florales de las diferentes flores del racimo (Guard, 1931; Carlson y Lersten, 2004). Mientras progresa la diferenciación floral en otros meristemas axilares, en el ápice continúan diferenciándose primordios de hojas por algún tiempo (Borthwick y Parker, 1938).

El tiempo que transcurre entre la iniciación floral y el cambio del ápice al estado reproductivo depende de la condición ambiental (principalmente, el fotoperíodo) y del hábito de crecimiento (Bernard, 1972). En las variedades que poseen hábito de crecimiento determinado, casi simultáneamente con la iniciación floral el meristema apical deja de diferenciar primordios vegetativos y comienza a formar primordios de flores (Thomas y Kanchanapoom, 1991). En los genotipos indeterminados, por el contrario, el meristema apical permanece vegetativo y prosigue diferenciando nudos y hojas aún cuando en el resto de la planta se estén diferenciando flores (Caffaro *et al.*, 1988; Saitoh *et al.*, 1999). En un tipo intermedio, el hábito semideterminado, el meristema apical demora su transición al estado reproductivo con relación al tipo determinado, pero, finalmente, comienza a diferenciar primordios florales. En todos los hábitos de crecimiento se diferencian racimos de segundo y tercer orden en varios nudos del tallo principal; en las ramas, la diferenciación floral progresa desde la base hacia el ápice.

Luego del pasaje de cada meristema (axilar o terminal) al estado reproductivo, cada primordio progresa hasta convertirse una flor completa. El día de la apertura de la flor se produce su auto-polinización (Fehr, 1980); luego, las paredes del ovario se alargan dando origen a las vainas, mientras que, en su interior, avanza el desarrollo del embrión (Peterson *et al.*, 1992; Carlson y Lersten, 2004). Una vez que las semillas logran establecerse, presentan una primera etapa (comúnmente llamada fase "lag") durante la cual se produce la diferenciación de células embrionales sin una acumulación importante de reservas. Existen relaciones positivas entre el tamaño del ovario durante los estados tempranos del desarrollo de la vaina y el tamaño de células del embrión (Peterson *et al.*, 1992), lo que sugiere que los cambios en las características de las flores y vainas jóvenes condicionan, de alguna manera, el desarrollo y crecimiento posterior de las semillas. La tasa con la que se acumulan reservas en la semilla, a su vez, está alta y positivamente relacionada con el número de células que se diferencian en los cotiledones (Egli *et al.*, 1981; Egli *et al.*, 1989; Munier-Jolain y Ney, 1998). A medida que se acumulan las reservas en las semillas va disminuyendo su porcentaje de humedad; cuando éste se encuentra entre 55 y 60% se alcanza la madurez fisiológica, cesando el crecimiento de la semilla (Swank *et al.*, 1987; Egli, 1998). De allí en adelante, lo único que resta es que las semillas alcancen un contenido de humedad suficientemente bajo como para que puedan ser cosechadas en forma adecuada.

Los cambios externos: aparición de órganos

De acuerdo a Fehr y Caviness (1977), el ciclo del cultivo de soja (Fig. 1) se describe de acuerdo al número de nudos del tallo principal (estados V) o la presencia o tamaño de órganos reproductivos en los nudos superiores del tallo (estados R). Luego de la emergencia (VE), los cotiledones se abren y se despliegan las hojas unifoliadas (VC) y, posteriormente, las hojas trifoliadas aparecen a un ritmo que depende, principalmente, de la temperatura (Hesketh *et al.*, 1973; Thomas y Raper, 1976; Sinclair, 1984a), definiendo los sucesivos estados V (V1, V2, Vn). Se ha estimado un filocrono de 55,5 °Cd (con una temperatura base de 6 °C), para describir el ritmo de aparición de hojas trifoliadas (Hesketh *et al.*, 1973), aunque existen diferencias entre cultivares en la velocidad con la que aparecen las hojas (Sinclair *et al.*, 2005). Bajo muchas condiciones de campo, este filocrono implica que aproximadamente una hoja se expanda cada 3 o 4 días (Fehr y Caviness, 1977; Bastidas *et al.*, 2008). El momento en el que empiezan a crecer las ramas y el número de ramas que se producen es bastante variable entre genotipos y depende fuertemente de las condiciones ambientales que regulan el desarrollo y el crecimiento del cultivo (Carlson, 1973; Thomas y Raper, 1977; Herbert y Litchfield, 1982; Board y Settini, 1986; Caffaro y Nakayama, 1988; Wallace, 1986; Weaver *et al.*, 1991; Foroutan-pour *et al.*, 1999).

La primera manifestación externa del estado reproductivo es la apertura de la primera flor (R1) en la posición basal de un racimo axilar, ubicado en una posición intermedia del tallo principal. La floración de los racimos primarios del tallo progresa acrópetamente, a un ritmo aproximado de 1 a 3 días entre la floración de nudos adyacentes y, posteriormente, comienza la apertura de racimos secundarios o terciarios (Gai *et al.*, 1984; Munier Jolain *et al.*, 1994;

Sorlino *et al.*, 1995; Saitoh *et al.*, 1999). Cuando las flores se abren en alguno de los dos nudos superiores del tallo, se define el estado de plena floración (R2). La floración en las ramas comienza en R1 o poco después y progresa desde la base hacia el ápice de cada rama.

Los estados posteriores a R2 consideran la presencia y tamaño de vainas y granos en alguno de los cuatro nudos superiores: una vaina de 5 mm (R3) o de 2 cm (R4), una semilla de 3 mm (R5) o llenando toda la capacidad de la vaina (R6). Durante estas fases, en diferentes posiciones del racimo o en diferentes nudos, pueden coexistir órganos con diferente estado de desarrollo (flores, vainas y semillas) de forma tal que la fase de floración (definida como el tiempo entre R1 y la apertura de la última flor) se superpone con la fase de fructificación (cuando se forman nuevas vainas) (Fig. 1). El período de llenado de granos a nivel de cultivo comienza algunos días antes de R5 y, dependiendo de las condiciones ambientales y del genotipo, todavía puede haber flores presentes. Aún en condiciones de buena disponibilidad de recursos, una alta proporción de las flores y vainas formadas no prosperan, existiendo una elevada mortandad de órganos reproductivos entre floración y mediados del llenado de granos (Egli, 2005). Las semillas continúan creciendo hasta que, al alcanzar la madurez fisiológica, pierden su color verde y las plantas comienzan a madurar. En el estado R7 o comienzo de madurez (una vaina con color típico de madurez) casi todas las semillas han alcanzado la madurez fisiológica; la madurez plena (R8) se considera cuando el 95% de las vainas alcanzan su color típico de madurez.

FIGURA 1. Representación esquemática del ciclo del cultivo de soja y sus fases de desarrollo externo. Se mencionan los estados de acuerdo a la escala de Fehr y Caviness (1977) y se presenta un detalle del estado de los órganos durante los estados R. Adaptado de Kantolic *et al.* (2004).

Hábitos de crecimiento

Un aspecto importante del ciclo de soja es que el período de aparición de hojas está parcialmente superpuesto con las fases de floración y fructificación (Fig. 1). El grado de superposición entre fases vegetativas y reproductivas está, parcialmente, asociado con el hábito de crecimiento o tipo de terminación del tallo (Bernard, 1972). En los tipos o hábitos determinados, muy pocos nudos aparecen luego de R1 en el tallo principal, en cuyo ápice se forma un importante racimo floral terminal. El hábito indeterminado se caracteriza por el crecimiento continuo del tallo principal durante gran parte del período reproductivo y por no presentar un racimo apical importante; en estos genotipos pueden aparecer hasta más de dos tercios de los nudos del tallo principal luego de R1 (Heatherly y Smith, 2004), cesando la aparición de hojas alrededor del estado R5 (Sinclair, 1984b; Bastidas *et al.*, 2008). En el hábito semideterminado, la producción de nudos en el tallo principal se prolonga en una proporción intermedia entre los hábitos extremos y puede formarse un racimo terminal más o menos importante (Bernard, 1972). A pesar de las diferencias en el momento en que cesa la aparición de hojas en el tallo principal, en todos los genotipos existe una considerable superposición entre estados reproductivos y la aparición de hojas, ya que la producción de nudos y hojas en las ramas es máxima entre R1 y R5 en todos los hábitos de crecimiento (Board y Settini, 1986; Egli *et al.*, 1985). La magnitud de la superposición entre fases y las diferencias entre hábitos de crecimiento dependen, además, de las condiciones ambientales. Los fotoperíodos cortos y la ocurrencia de condiciones ambientales adversas reducen tanto el número de nudos que aparecen en el tallo principal en cultivares indeterminados (Bernard, 1972; Caffaro y Nakayama, 1988) como el crecimiento y el número de nudos de las ramas (Settini y Board, 1988; Kantolic *et al.*, 1995; Frederick *et al.*, 2001).

Otra característica saliente del ciclo del cultivo de soja es que existe una marcada asincronía en el desarrollo, tanto dentro como entre diferentes nudos. La aparición continua de nudos en el tallo principal en sojas indeterminadas retrasa el momento en el que se alcanza la floración en los nudos superiores (Saitoh, *et al.*, 1999), generándose una gran diferencia en el estado de desarrollo que presentan los diferentes nudos de la planta en un momento determinado del ciclo (Munier-Jolain *et al.*, 1993; Munier-Jolain *et al.*, 1994; Kantolic, 2006). En las plantas determinadas, la mayoría de los nudos del tallo principal y las posiciones basales de las ramas, comienzan a florecer casi simultáneamente (Bernard, 1972; Gai *et al.*, 1984) pero la floración dentro de un nudo es más prolongada que en las plantas indeterminadas; esto es una consecuencia del mayor número de flores que se forman en los racimos de las plantas determinadas y de la mayor contribución de flores provenientes de ramas y de racimos de segundo y tercer orden (Gai *et al.*, 1984). De la misma manera, en las plantas indeterminadas, el período que media entre la iniciación de la primera y la última vaina en un mismo nudo es, generalmente, más corto, pero la formación de vainas en los nudos apicales del tallo ocurre más distanciado de R1 que en las plantas determinadas (Egli y Bruening, 2006a). En general, a nivel de planta entera, las fases de floración y fructificación son, por lo general, más prolongadas en las plantas con hábito indeterminado (Egli y Legget, 1973; Foley *et al.*, 1986; Egli y Bruening, 2006a). Bajo condiciones normales de campo, la asincronía tiende a disminuir a medida que la planta se acerca a la madurez (Munier Jolain *et al.*, 1993; Kantolic, 2006). Las semillas que se desarrollan de las flores que se abren más tardíamente tienden a tener un período de crecimiento más breve (Egli *et al.*, 1987) y alcanzan la madurez sólo unos pocos días después de que las primeras vainas perdieron su color verde (Spaeth y Sinclair, 1984).

FACTORES AMBIENTALES QUE REGULAN EL DESARROLLO

El momento en el que ocurren los diferentes estados del cultivo y la duración de las fases de desarrollo dependen fundamentalmente de dos factores ambientales: la temperatura y el fotoperíodo. El resto de los factores ambientales (radiación, agua, nutrientes, propiedades edáficas) no modifica sustancialmente la

duración del ciclo y de las fases que lo componen. Una excepción a esto es el agua, que puede aumentar la duración de la fase siembra-emergencia cuando su disponibilidad es insuficiente. También es frecuente un acortamiento de las fases finales del ciclo (fructificación y llenado de granos) bajo condiciones de estrés hídrico pero, al menos parte de estos efectos no son directos sobre el desarrollo, sino que están mediados por respuestas del cultivo a las deficiencias hídricas (incremento de la temperatura del canopeo, aumento de la senescencia, etc.).

Para describir el efecto de los factores ambientales sobre el desarrollo, además de analizar los cambios en la duración de las fases, suele utilizarse como variable de análisis la tasa de desarrollo, que representa la velocidad o ritmo con el que progresa el desarrollo a lo largo de la ontogenia. La tasa de desarrollo puede estimarse como la recíproca de la duración (duración^{-1}), por lo que cada vez que se produce un aumento en la tasa de desarrollo, significa que el tiempo entre dos estados de desarrollo disminuye, y viceversa. Estimar el desarrollo mediante la tasa de desarrollo resulta útil para linearizar algunas respuestas y estimar parámetros para cuantificar el comportamiento del cultivo con fines predictivos. En este artículo, los efectos de los factores ambientales se describirán, indistintamente, en base de sus acciones sobre la tasa de desarrollo o sobre la duración de las fases.

Fotoperíodo

Procesos afectados por el fotoperíodo. Los efectos del fotoperíodo en determinar el momento de floración en soja han estado bien documentados desde los pioneros estudios de Garner y Allard (1920) y Borthwick y Parker (1938). La soja es una especie de días cortos y el fotoperíodo regula la mayor parte de sus eventos reproductivos. Los días largos retrasan la iniciación floral y disminuyen la tasa de desarrollo de primordios florales (Thomas y Raper, 1977; Thomas y Raper, 1983; Caffaro y Nakayama, 1988; Thomas y Kanchanapoom, 1991; Fleming *et al.*, 1997) demorando, consecuentemente, el momento de floración (Borthwick y Parker, 1938; Hadley *et al.*, 1984; Roberts y Summerfield, 1987; Sinclair *et al.*, 1991; Upadhyay *et al.*, 1994a; Zhang *et al.*, 2001). Debido a sus efectos sobre la actividad y diferenciación de meristemas, los fotoperíodos largos aumentan el número de nudos que se diferencian en el tallo principal (Raper y Kramer, 1987; Caffaro *et al.*, 1988; Kantolic y Slafer, 2001; Kantolic y Slafer, 2005). El fotoperíodo también modifica el número de ramas y el número de nudos que tienen éstas, tanto en sojas determinadas (Thomas y Raper 1983; Board y Settini, 1986; Settini y Board, 1988) como indeterminadas (Caffaro y Nakayama, 1988).

El fotoperíodo también afecta el desarrollo post- floración. La duración de las fases de floración y fructificación, y el tiempo que transcurre entre R1 y madurez, aumentan por la exposición directa a fotoperíodos largos (eg. Johnson *et al.*, 1960; Major *et al.*, 1975; Thomas y Raper, 1976; Lawn y Byth, 1973; Raper y Thomas, 1978; Guiamet y Nakayama, 1984a; Summerfield *et al.*, 1998; Morandi *et al.*, 1988; Kantolic y Slafer, 2001; Han *et al.*, 2006; Kantolic y Slafer, 2007; Kumudini *et al.*, 2007). Durante el período de llenado de granos, la exposición a fotoperíodos largos incrementa la duración de la fase "lag", previa al crecimiento activo de la semilla (Zheng *et al.*, 2003; Kantolic, 2006), reduce la tasa de crecimiento de la semilla (Thomas y Raper, 1976; Morandi *et al.*, 1990; Giménez *et al.*, 1997; Zheng *et al.*, 2003), disminuye la tasa de traslocación de nitrógeno desde las hojas hacia las semilla (Raper y Kramer, 1987) y disminuye la senescencia foliar (Han *et al.* 2006).

Se ha propuesto que la sincronización de la madurez de las semillas, que contrasta con el alto grado de asincronía que prevalece durante las fases de floración y fructificación, son atribuibles a respuestas fotoperiódicas (Gbikpi y Crookston, 1981; Raper y Kramer, 1987): las semillas que desarrollan y crecen más tarde, en condiciones de campo, están generalmente expuestas a fotoperíodos cortos que aumentan su tasa de desarrollo y acortan la duración del llenado. De hecho, se ha descrito que plantas de soja expuestas a días

largos alcanzaron una madurez no-sincrónica en soja, bajo condiciones controladas (Guiamet y Nakayama, 1984b) y bajo condiciones de campo (Mayers *et al.*, 1991). En experimentos en parcelas a campo, que incluyeron manipulaciones fotoperiódicas durante el período reproductivo, se encontró que la asincronía en el desarrollo es afectada cuantitativamente por el fotoperíodo y puede ser parcialmente revertida por la exposición a días cortos (Kantolic, 2006).

Además de modificar el momento en el que crecen y desarrollan los órganos reproductivos, el fotoperíodo tiene algunos efectos sobre el número y tamaño de los órganos reproductivos que se forman. En experimentos realizados bajo condiciones controladas, se encontró que la tasa de alargamiento de las vainas era mayor bajo días cortos (9 h de fotoperíodo) que bajo días largos (con interrupción de la noche; Guiamet y Nakayama, 1984a) y que el número de vainas y de semillas aumentaba cuando la fase de fructificación era expuesta a días largos (Guiamet y Nakayama, 1984a; Guiamet y Nakayama, 1984b; Morandi *et al.*, 1988). Asimismo, en parcelas sometidas a manipulaciones artificiales al fotoperíodo, se encontró un incremento en el número de vainas y granos bajo condiciones de día largo (Kantolic y Slafer, 2001; Kantolic y Slafer, 2005; Kantolic y Slafer, 2007). El aumento en el número de semillas en respuesta a fotoperíodos largos estuvo, en estos casos, relacionado con un aumento en el número de nudos y en el número de vainas por nudo (Fig. 2). Sin embargo, fotoperíodos muy largos en genotipos altamente sensibles, pueden reducir el número de semillas al promover un mayor aborto de vainas y semillas (Thomas y Raper, 1976; Raper y Thomas, 1978).

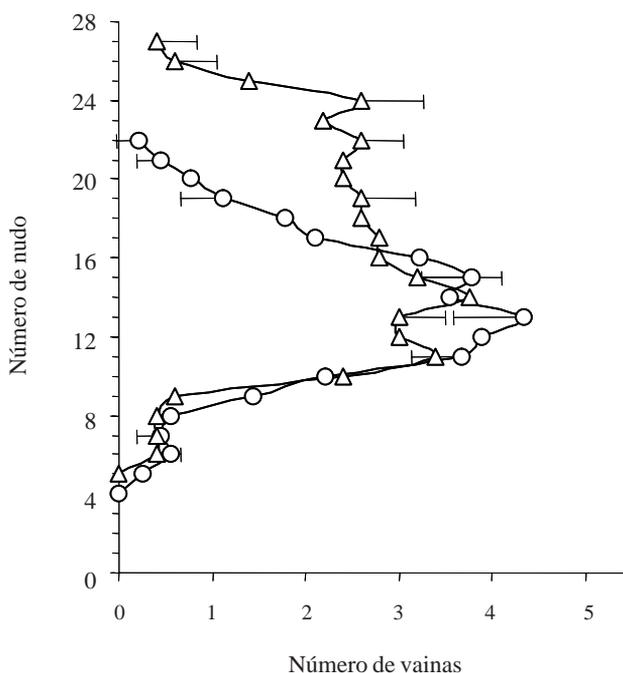


FIGURA 2. Número de vainas establecidas en distintas posiciones del tallo principal de plantas cultivadas bajo condiciones de fotoperíodo natural (círculos) o extendido artificialmente en 2 horas (triángulos). El número de nudo indica su posición en la planta, correspondiendo el número 1 al nudo cotiledonar. Las líneas horizontales representan el error estándar. Adaptado de Kantolic (2006).

Períodos de sensibilidad al fotoperíodo. La soja es sensible al fotoperíodo durante la mayor parte de su ciclo. Sin embargo, la mayoría de los genotipos presentan una fase inicial de insensibilidad, denominada fase juvenil. La duración de la fase juvenil varía, según el genotipo, entre 8 y 33 días bajo temperaturas óptimas (Shanmugasundaram y Tsou, 1978; Board y Settimi, 1988; Ellis *et al.*, 1992; Collison *et al.*, 1993). Además, algunas evidencias sugieren que existen genotipos que no presentan fase juvenil (Wilkerson *et al.*, 1989; Wang *et al.*, 1998). Una vez superada la fase juvenil, las plantas son sensibles por el resto de su ciclo; sin embargo, los diferentes procesos que son afectados por el fotoperíodo presentan diferentes ventanas de sensibilidad. El desarrollo de la floración (que incluye la iniciación floral y el desarrollo de primordios hasta que se abre la primera flor, en R1) es sensible al fotoperíodo desde el final del período juvenil hasta 12-20 días antes de R1 (Roberts y Summerfield, 1987; Ellis *et al.*, 1992; Collison *et al.*, 1993; Upadhyay *et al.*, 1994b) mientras que la sensibilidad para definir la longitud de la fase de floración finaliza algunos días antes de la apertura de la última flor (Asumadu *et al.*, 1998). El número de nudos en el tallo principal de una variedad indeterminada del grupo de madurez V puede variar frente a cambios en el fotoperíodo ocurridos 30 d luego de R1, mientras que la sensibilidad para que se produzcan cambios en la duración de R3-R6 y en el número de vainas, finaliza alrededor de R5 (Kantolic y Slafer, 2007). La aplicación de días largos a partir de R5 retrasó la maduración de las semillas; luego de R6, los días largos no afectaron la madurez pero prolongaron la longevidad de las hojas (Han *et al.*, 2006).

Tipo de respuesta al fotoperíodo. La mayor parte de los genotipos de soja tienen una respuesta cuantitativa al fotoperíodo (Major *et al.*, 1975; Hadley *et al.*, 1984; Hodges y French, 1985; Sinclair *et al.*, 1991; Jones *et al.*, 1991; Summerfield *et al.*, 1993; Grimm *et al.*, 1993; Cober *et al.*, 2001; Stewart *et al.*, 2003). La tasa de desarrollo es máxima cuando el fotoperíodo es más corto que un determinado umbral; si el fotoperíodo es más largo que el umbral, la tasa de desarrollo disminuye y la floración es retrasada (Fig. 3). En algunos genotipos se ha estimado un valor máximo de fotoperíodo, por encima del cual la tasa de desarrollo es cero, es decir, se inhibe totalmente la floración del cultivo (Grimm *et al.*, 1993; Sinclair *et al.*, 1991; Sinclair *et al.*, 2005), mientras que, en algunos casos, se ha encontrado la existencia de un valor de fotoperíodo que produce el máximo retraso a floración, sin que la tasa de desarrollo sea cero (Summerfield *et al.*, 1993).

La sensibilidad fotoperiódica (estimada como el incremento de la duración de la fase pre-floración por hora de incremento del fotoperíodo) y el umbral por encima del cual el fotoperíodo retrasa el desarrollo, varía entre genotipos (Fig. 3 a). Los cultivares de los grupos de madurez bajo presentan una menor sensibilidad y un mayor umbral que los de grupo de madurez mayor. Los cultivares que presentan una alta sensibilidad durante los estados pre-floración también presentan, generalmente, una alta sensibilidad durante post-floración (Guiamet y Nakayama, 1984b; Grimm *et al.*, 1994; Summerfield *et al.*, 1998; Kantolic y Slafer, 2005); sin embargo, se han encontrado diferencias en la sensibilidad post-floración en genotipos que presentan una respuesta similar hasta floración (Kantolic y Slafer, 2001; Kantolic, 2005).

Existen genotipos de soja que manifiestan un retraso de la floración bajo días cortos (Hartwig y Kiihl, 1979). El carácter que gobierna esta respuesta se ha denominado juvenil largo, del inglés "long-juvenile" (Hinson, 1989; Parvez y Gardner, 1987; Wilkerson *et al.*, 1989), aunque no hay evidencias de que realmente confiera una mayor longitud del período juvenil. De hecho, Cairo *et al.* (1995), observando en detalle los cambios de meristemas axilares frente a cambios en las condiciones fotoperiódicas, concluyeron que la iniciación floral no era retrasada en aislneas con el carácter juvenil largo comparado con aislneas normales, sino que el tiempo entre iniciación floral y R1 era mayor. La mayor parte de los estudios que compararon genotipos con el carácter juvenil largo y normales han concluido que el principal efecto del carácter consiste en retrasar el desarrollo a floración. La tasa de desarrollo máxima es menor en estos genotipos (Fig. 3 a), de forma tal que bajo condiciones de día corto la duración de la fase emergencia- floración es más larga que en los genotipos normales (Sinclair *et al.*, 1991; Sinclair y Hinson, 1992; Sinclair *et al.*, 2005; Cairo y Morandi, 2006); las diferencias entre genotipos normales y con carácter juvenil largo son menores bajo condiciones de días largos (Cregan y Hartwig, 1984; Parvez y Gardner, 1987; Sinclair y Hinson, 1992; Cairo y Morandi, 2006).

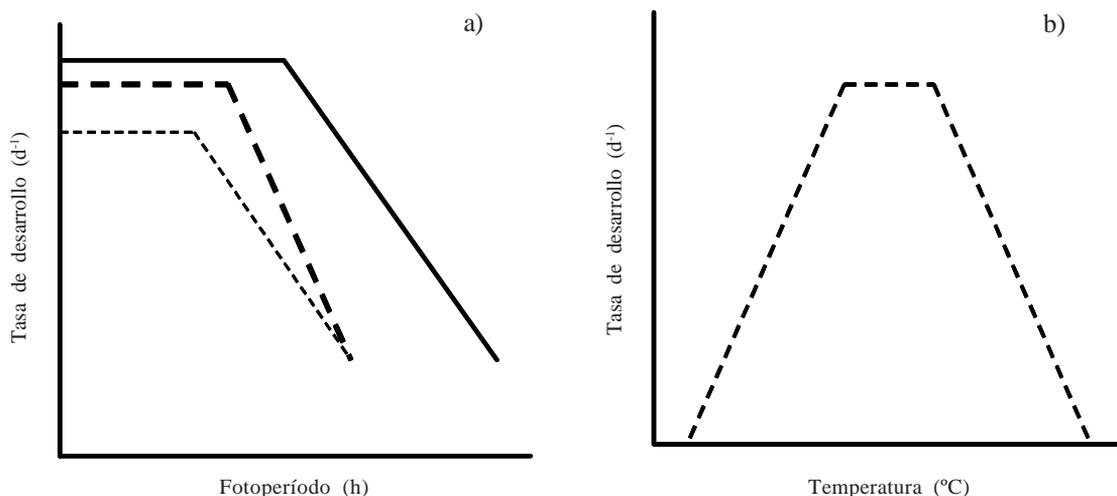


FIGURA 3. Cambios en la tasa de desarrollo de soja en respuesta al fotoperíodo (a) y a la temperatura (b). En (a) se representa el comportamiento de un cultivar de grupo de madurez bajo (línea llena) o alto (línea partida) con respuesta normal al fotoperíodo (líneas gruesas) o con carácter juvenil largo (línea fina). Elaborado a partir de datos de Sinclair *et al.* (1991), Boote *et al.* (1998); Sinclair *et al.* (2005) y Setiyono *et al.* (2007).

Temperatura

La temperatura controla la duración de las fases en soja, acelerando o retrasando el desarrollo según el rango térmico (Hesketh *et al.*, 1973; Jones *et al.*, 1991; Cober *et al.*, 2001; Setiyono *et al.*, 2007). Para la mayor parte de las fases de desarrollo se ha estimado una temperatura base por debajo de la cual la tasa de desarrollo es nula; a medida que la temperatura aumenta por encima de la base, la tasa de desarrollo aumenta hasta que se alcanza una temperatura o un rango de temperaturas óptimas, en las cuales la tasa de desarrollo es máxima (Fig. 3 b). Por encima del rango óptimo, temperaturas mayores disminuyen la tasa de desarrollo hasta que, a una temperatura máxima, el desarrollo es nulo (Fig. 3 b). En general, las temperaturas cardinales (base, óptimas, máxima) tienden a disminuir a medida de que avanza el ciclo (Boote *et al.*, 1998; Setiyono *et al.*, 2007). Por ejemplo, la temperatura base estimada para la fase emergencia-floración está entre $2,5^{\circ}C$ y $7^{\circ}C$ (Grimm *et al.*, 1993; Boote *et al.*, 1998; Cober *et al.*, 2001; Stewart *et al.*, 2003; Setiyono *et al.*, 2007) mientras que la temperatura base estimada para los estados posteriores a R5 fue de $0^{\circ}C$ (Setiyono *et al.*, 2007) o incluso inferior a $0^{\circ}C$ (Grimm *et al.*, 1994; Boote *et al.*, 1998). Naturalmente, la soja no sobrevive a temperaturas tan bajas: este valor de temperatura base significa que la tasa de desarrollo entre R5 y madurez es muy poco reducida por las temperaturas bajas (Boote *et al.*, 1998).

La temperatura también afecta el desarrollo, el establecimiento y el crecimiento de los órganos reproductivos. Temperaturas bajas promueven el desarrollo de malformaciones en las flores y favorecen el aborto y abscisión de vainas (Thomas y Raper, 1981; Hume y Jackson, 1981; Crozier y Thomas, 1993). Se han estimado óptimos térmicos para el establecimiento de vainas (Hesketh *et al.*, 1993; Boote *et al.*, 1998), la partición (Jones *et al.*, 1991), la tasa de crecimiento de las semillas y la duración del llenado (Egli y Wardlow, 1980; Gibson y Mullen, 1996; Egli, 1998; Jones *et al.*, 1991). Aunque algunos de los efectos de la temperatura sobre los órganos reproductivos pueden ser efectos directos sobre su desarrollo, muchas de las respuestas observadas pueden

resultar de un efecto combinado de la temperatura sobre el desarrollo y sobre el crecimiento. La temperatura controla la tasa de crecimiento de las plantas a través de efectos directos sobre la asimilación de carbono (Harley *et al.*, 1985; Farquhar y Sharkey, 1994; Thomas, 1994) y de efectos indirectos sobre la disponibilidad de agua y nutrientes (eg. Kramer y Boyer, 1995; Fillery, 2001; Sadras y Baldock, 2003).

Respuesta conjunta a la temperatura y al fotoperíodo

En cultivos de soja que crecen en el campo, la duración de las diferentes fases de desarrollo está regulada simultáneamente por la temperatura y por el fotoperíodo; por lo tanto, la fenología del cultivo depende, finalmente, de la respuesta genotípica a ambos factores. Así, por ejemplo, el desarrollo de los cultivares de grupo de madurez bajo resulta más dependiente de la temperatura que del fotoperíodo, debido a su baja sensibilidad a este factor (Sinclair *et al.*, 2007) y, en contraposición, la tasa de desarrollo luego de R5 resulta más afectada por el fotoperíodo que por los cambios en la temperatura (Grimm *et al.*, 1994).

Tanto la temperatura como el fotoperíodo tienen una dinámica estacional, y el hecho de que el cultivo presente una respuesta cuantitativa y continua a ambos factores define fuertes cambios en el desarrollo según la época de siembra y la localidad. Así por ejemplo, siembras de principios o mediados de primavera en latitudes medias tienden a acelerar la iniciación floral, con respecto con siembras posteriores, ya que el cultivo experimenta fotoperíodos cortos durante sus etapas iniciales. Bajo estas condiciones, el cambio de ápice tiende a adelantarse también reduciendo el número de nudos que se forman en el tallo principal pero, en variedades indeterminadas con suficiente sensibilidad fotoperiódica, la exposición a días progresivamente más largos tiende a demorar el cambio de ápice, reduciendo los impactos fotoperiódicos sobre el número de nudos (Fig. 4a). Aun cuando la iniciación floral ocurre relativamente temprano en las fechas más tempranas, la duración de la fase pre-floración es más larga debido a las bajas temperaturas (Fig. 4b). Finalmente, como en fechas muy tempranas la floración ocurre bajo condiciones de fotoperíodo relativamente largo, la duración de las fases posteriores a la floración son más largas con relación a fechas más tardías (Fig. 4b).

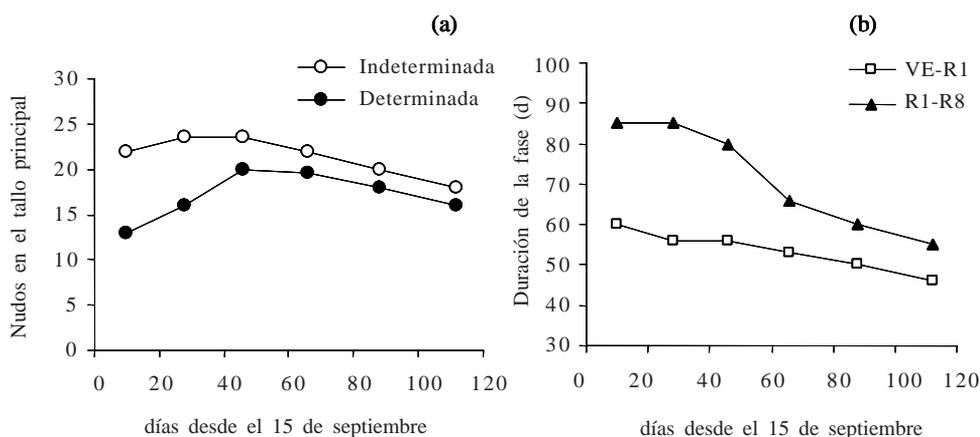


FIGURA 4. Cambios en el número de nudos en el tallo principal (a) y en la duración de las fases previas y posteriores a la floración (b) en respuesta a variaciones en la fecha de siembra, para cultivares de soja del grupo de madurez V cultivados en el norte de la provincia de Buenos Aires.

Además de la acción conjunta de la temperatura y del fotoperíodo sobre el desarrollo, hay algunas evidencias que muestran que los efectos de ambos factores no son estrictamente aditivos. La existencia de interacciones entre temperatura y fotoperíodo ha sido reconocida desde los estudios pioneros de respuesta al fotoperíodo en soja, cuando Parker y Borthwick (1943) encontraron que las bajas temperaturas nocturnas reducían las respuestas de soja Biloxi al fotoperíodo; también se reportaron interacciones entre temperatura y fotoperíodo sobre la producción de primordios florales, la partición y el crecimiento de las semillas (Raper y Thomas, 1978; Raper y Kramer, 1987). Más recientemente, Cober *et al.* (2001) estimaron que el grado de disminución en la sensibilidad fotoperiódica frente a temperaturas bajas, depende del rango térmico explorado y de la constitución genética. Un resultado interesante de esta interacción es que bajo condiciones de día largo, variedades muy sensibles al fotoperíodo pueden llegar a florecer más temprano bajo temperaturas frescas que bajo temperaturas cálidas (Cober *et al.*, 2001).

RELACIONES ENTRE EL CICLO DEL CULTIVO Y EL RENDIMIENTO

Dentro de los límites que definen la estación de crecimiento, la ontogenia de un cultivo de soja debe estar sincronizada con la disponibilidad de recursos, evitando la coincidencia de condiciones desfavorables con las etapas más críticas del ciclo (Lawn y Imrie, 1994). La identificación de los estados de desarrollo que definen el rendimiento resultan, por lo tanto, indispensables para definir tanto la adaptación del cultivo al ambiente como para establecer su rendimiento potencial, es decir, el que podría lograrse en ausencia de limitantes.

Superada la fase de establecimiento del cultivo (entre siembra y aproximadamente V1) el período más crítico para la definición del rendimiento de un cultivo de soja abarca los períodos de floración, fructificación y comienzos del llenado de granos incluyendo, aproximadamente, la fase R4-R6 (Kantolic *et al.*, 2004). Este período está, principalmente, relacionado con el momento en que se define el número de granos por unidad de superficie (Board y Tan, 1995; Board *et al.*, 1995; Egli y Zhenwen, 1991; Jiang y Egli, 1993; Jiang y Egli, 1995, Egli, 1997). Debido a que tanto el número como el peso de las semillas en soja están usualmente limitados por fuente (Egli, 1999; Egli, 1998; Borrás *et al.*, 2004; Egli, 2004; Egli y Bruening, 2006b), cuando ocurren reducciones en el crecimiento del cultivo durante el período crítico, se reduce el rendimiento. Por lo tanto, la fenología del cultivo debe ser ajustada para que el nivel de recursos (radiación, agua y nutrientes) y la sanidad del cultivo sean óptimas durante el período crítico.

Puesto que el rendimiento está relacionado con el crecimiento del cultivo en la etapa crítica, si no existen limitaciones de nutrientes o de agua, el rendimiento de soja tenderá a ser máximo en la medida que (i) el período crítico coincida con condiciones óptimas de radiación y temperatura, y (ii) la fase pre-floración sea suficientemente larga como para garantizar la producción de un índice de área foliar que permita una captura plena de la radiación incidente durante el período crítico. Como el manejo agronómico de soja permite realizar grandes modificaciones de la densidad de plantas y su distribución espacial, el requisito de lograr plena intercepción durante el período crítico puede ser satisfecho mediante la utilización de cultivares de fenología muy diferente y, por lo tanto, no existe una relación directa y positiva entre la longitud del ciclo y el rendimiento potencial (Egli 1993; Egli y Bruening, 2000; Edwards y Purcell; 2005).

En áreas templadas, que presentan un patrón estacional bien definido de radiación y temperatura y poseen una longitud de la estación de crecimiento suficientemente larga como para que cumplan su ciclo cultivares de varios grupos de madurez, se ha encontrado que, en general, los cultivares de ciclo más largo presentan un menor índice de cosecha que los de ciclo más corto (Schapaugh y Wilcox, 1980; Egli, 1997; Edwards y Purcell, 2005) e, incluso, menor rendimiento potencial (Heatherly y Elmore, 2004). En el otro extremo, Cooper (2003)

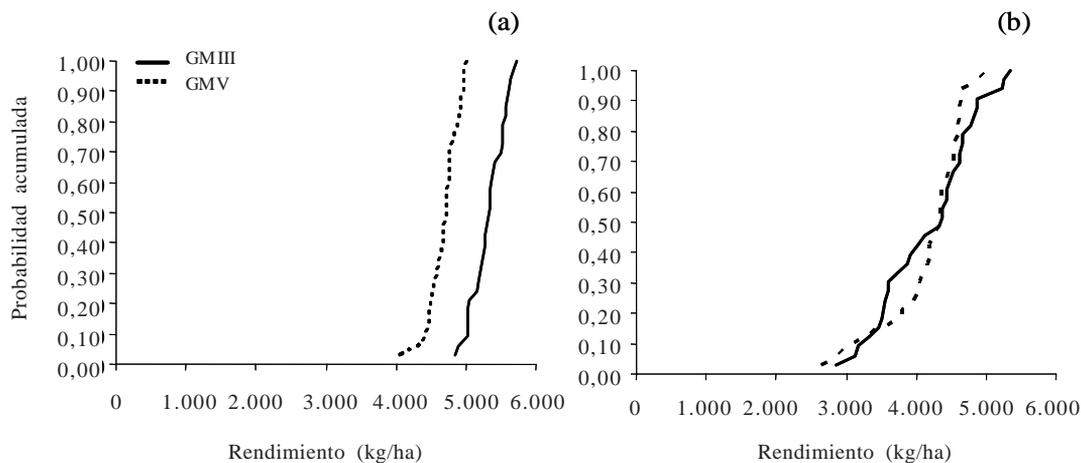


FIGURA 5. Distribución de frecuencia de rendimientos simulados para las condiciones de Pergamino, utilizando una variedad del grupo de madurez V intermedia (líneas punteadas) y III (líneas llenas) sin limitantes hídricas ni nutricionales (a) y bajo condiciones de sequo (b). Simulaciones realizadas con el modelo CROPGRO-Soybean (Boote *et al.*, 1998) para una serie histórica de datos meteorológicos (1971-1999).

encontró que los máximos rendimientos en el área productiva de Ohio (40°N, 82 °O), bajo riego, se producían cuando la floración se adelantaba como producto de temperaturas más altas que las normales durante la primavera. Estas evidencias sugieren que cuanto mejores sean las condiciones de radiación y temperatura durante el período crítico, mayores serán los rendimientos y, por lo tanto, en la medida que la precocidad de un cultivar sea mayor y su floración se adelante hacia principios del verano el rendimiento potencial tenderá a incrementarse (Fig. 5a). Sin embargo, varios estudios han mostrado que los rendimientos de cultivares de ciclo corto son similares, y no mayores, que los de ciclo mayor (Egli, 1993; Egli y Bruening, 2000; Edwards *et al.*, 2003). Esto puede deberse a dos causas: por un lado, que los cultivares, además de diferir en su grupo de madurez difieran en muchas otras características asociadas al rendimiento potencial; en segundo lugar, se ha observado que la duración de las fases reproductivas tiende a ser menor en los cultivares de ciclo más corto (George *et al.*, 1990; Egli, 1993; Egli y Bruening, 2000; Edwards *et al.*, 2003; Kyei-Boahen y Zhang, 2006; Setiyono *et al.*, 2007). Por lo tanto, un aumento en la tasa de crecimiento durante el período crítico puede ser contrabalanceado con una disminución en la duración de la fase reproductiva, de forma tal que el crecimiento total durante el período crítico no se modifique.

La duración de las fases posteriores a floración resulta directamente relacionada con los componentes numéricos que definen el rendimiento potencial. Se ha encontrado que el número de granos aumentó al incrementarse la duración de la fase de fructificación (Kantolic y Slafer, 2001; Kantolic y Slafer, 2005; Kantolic y Slafer, 2007) mientras que el peso final de las semillas tiende a incrementarse cuando aumenta la duración del período de llenado (Calviño *et al.*, 2003; Egli, 2004). Mediante estudios de simulación, se ha determinado que un acortamiento del período pre-floración manteniendo la duración total del ciclo (es decir, un alargamiento de las fases post-floración a expensas de un menor tiempo a floración) incrementaría el rendimiento de soja en un amplio rango de latitudes y condiciones ambientales (Kantolic *et al.*, 2007). Las bases funcionales de esta respuesta parecen subyacer en la ocurrencia de las fases de floración y fructificación bajo condiciones de alta radiación, alta temperatura y fotoperíodos largos que permiten lograr una alta tasa de crecimiento del cultivo

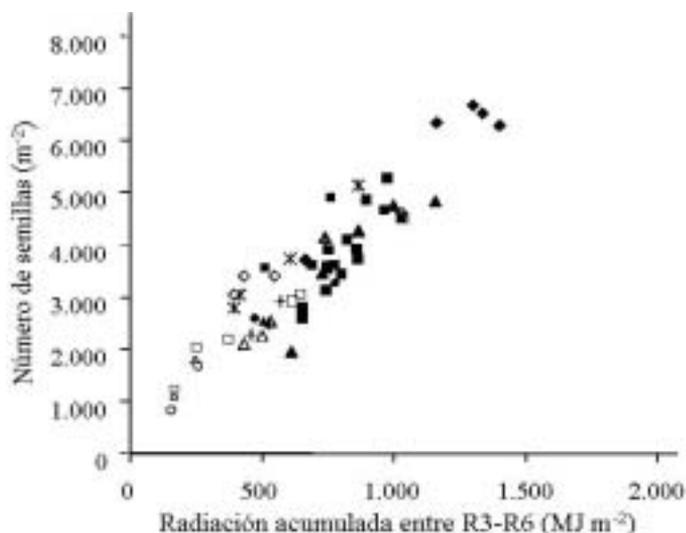


FIGURA 6. Relación entre el número de semillas establecidas por unidad de superficie y la radiación incidente acumulada durante el período crítico en soja. Los datos incluyen cinco experimentos que incluyeron cultivares comerciales de soja, de los grupos de madurez IV y V, sembrados en Buenos Aires entre mediados de noviembre y principios de enero durante cuatro años. Los símbolos vacíos corresponden a cultivos creciendo bajo condiciones de fotoperíodo natural y los símbolos llenos corresponden a tratamientos de extensión del fotoperíodo a partir de R3. En dos experimentos se aplicó, además, sombreado a partir de R3. Los datos corresponden a los experimentos descritos en Kantolic y Slafer (2001; 2005; 2007) y a resultados inéditos.

durante un largo período crítico, lo que conduce a un mayor crecimiento durante esta fase y, consecuentemente, un mayor logro de granos. Esta hipótesis está avalada por la existencia de una relación positiva entre el número de semillas y la radiación acumulada entre R3 y R6, que se mantiene en un amplio rango de fechas de siembra, genotipos y tratamientos que manipulan tanto la tasa de desarrollo como la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico (Fig. 6).

Cuando las condiciones nutricionales o hídricas no son óptimas, el área foliar y la producción de nudos por planta pueden volverse limitantes. Por lo tanto, aumentar la duración de la fase de producción de nudos puede incrementar los rendimientos. En ambientes que presentan restricciones a la expansión de hojas o al crecimiento de las ramas, los cultivares que presenten un período pre-floración corto por lo general no logran altos rendimientos, ya que no logran alcanzar plena captura de recursos durante el período crítico. Por el contrario, en estos ambientes los cultivares con ciclo más largo suelen poseer rendimientos más estables (Fig. 5b).

El hábito de crecimiento, que modifica la longitud de la fase de producción de nudos independientemente de la duración de la fase pre-floración, no está directamente asociado con el rendimiento potencial, pero confiere algunas características que pueden modificar la adaptación de los genotipos al ambiente. El hábito de crecimiento determinado es útil al reducir la altura y el vuelco, pero puede resultar en un enanismo excesivo en variedades de floración temprana (Cober y Tanner, 1995). En ambientes restrictivos al crecimiento, ya sea porque presentan una menor disponibilidad de recursos o una menor estación de crecimiento, los cultivares

indeterminados tienden a rendir más que los determinados (Beaver y Johnson, 1981; Robinson y Wilcox, 1998; Kilgore-Norquest y Sneller, 2000). Sin embargo, el valor relativo del hábito de crecimiento en conferir adaptación a ambientes diversos depende fuertemente del fondo genético (Heatherly y Elmore, 2004).

El carácter juvenil largo también permite modificar la duración del período de producción de hojas y confiere a los genotipos un rango más amplio de adaptación (Hartwig y Kiihl, 1979; Hinson, 1989; Parvez y Gardner, 1987; Sinclair y Hinson, 1992). Su utilización ha sido exitosa en áreas tropicales y sub-tropicales (Kiihl y Garcia, 1989; Villarroel y Kilen, 1996, Lima *et al.*, 2000; Destro *et al.*, 2001). En estos ambientes, las condiciones de alta temperatura y días cortos promueven una floración temprana; la incorporación del carácter juvenil largo evita la floración temprana, permitiendo el logro de plantas altas con un adecuado número de nudos y área foliar.

La longitud del período pre-floración también está relacionada con la habilidad de las plantas para capturar los recursos hídricos. Las raíces profundizan hasta aproximadamente el estado R5 (Hoogenboom *et al.*, 1988; Andriani *et al.*, 2000); en ausencia de limitantes a la penetración, la velocidad de profundización varía entre 2,6 y 3,6 cm por día, dependiendo de la temperatura del suelo (Dardanelli *et al.*, 2004a). Por lo tanto, la profundidad que logran las raíces está directamente relacionada con el tiempo entre siembra y R5. Por consiguiente, los cultivares que poseen un ciclo más largo son capaces de extraer agua de capas más profundas que los precoces (Dardanelli *et al.*, 2004 b). En contraposición, los cultivares de ciclo largo consumen más agua antes del período crítico (Edwards y Purcell, 2005); bajo condiciones en las que se desarrolle una sequía tardíamente en el ciclo, los cultivares de ciclo corto tienden a producir mayores rendimientos (Kane y Grabau, 1992).

Algunos ejemplos del ajuste entre fenología y disponibilidad hídrica están ilustrados en la Figura 7, que representa el rendimiento logrado por cultivares de varios grupos de madurez sembrados en tres ambientes diferentes. En los ambientes A (oeste de la provincia de Buenos Aires, 35° S 63°W) y B (este de La Pampa, 36° S 64°W), los cultivos tuvieron una adecuada provisión hídrica desde su siembra (fines de octubre) hasta diciembre; luego se produjo un período sin lluvias, que se revirtió durante el mes de marzo. En el ambiente A

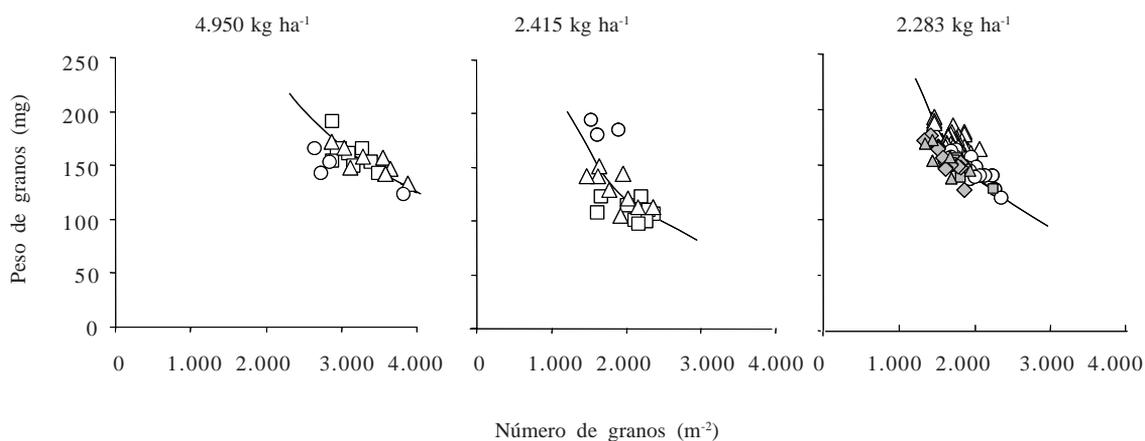


FIGURA 7. Relación entre el peso promedio de semillas y el número de semillas por unidad de superficie, en cultivos de soja de los grupos de madurez III (cuadrados blancos), IV (triángulos blancos), V (círculos blancos), VI (cuadrados negros), VII (rombos negros), VIII (triángulos negros), sembrados en tres ambientes (A, B y C; ver explicación en el texto). Las líneas punteadas corresponden a isolíneas de rendimiento: combinaciones de peso y número de semillas para obtener el rendimiento promedio logrado en cada caso. Los datos de A y B fueron tomados de Mercau (2007) mientras que los datos del ambiente C corresponden a Arias *et al.* (2004).

se registró aporte de agua desde la napa y los rendimientos fueron relativamente altos; en este ambiente, se favoreció el crecimiento de los cultivares de ciclo más corto durante su período crítico, ya que, por ocurrir más temprano en la estación de crecimiento, este resultó expuesto a mayor radiación incidente y a temperatura más alta. Por consiguiente, en este ambiente de alta productividad, los cultivares de ciclo más corto (grupos de madurez III y IV) lograron producir, en general, un número y peso de semillas mayores que los de cultivares de ciclo más largo (grupo de madurez V). En el ambiente B, no se registró aporte de agua desde la napa y la sequía afectó el período crítico de todos los cultivares, lo que se evidenció por el menor rango de número de semillas logrado y, consecuentemente, un rendimiento mucho más bajo comparado con el ambiente A. La ocurrencia de lluvias tardías permitió una recuperación en el peso de las semillas en los cultivares de ciclo más largo (grupo de madurez V), siendo éstos, en promedio, los que lograron mayores rendimientos. En el ambiente C (Entre Ríos, 32°25' S 58°45' W) se produjo una sequía terminal, que comenzó en enero y se extendió hasta el final de la estación de crecimiento. Los cultivares más cortos (en este caso, grupos de madurez IV y V) rindieron por encima del promedio, mientras que los de ciclo más largo (grupos VII y VIII) tuvieron el menor número de semillas y el rendimiento más bajo, como consecuencia de las peores condiciones hídricas que enfrentaron durante el período crítico.

Además de mostrar el patrón general de ajuste entre la fenología y la disponibilidad de recursos, la Figura 7 también ilustra el alto grado de variabilidad que existe dentro de cada grupo de madurez, que se manifestó en todos los ambientes, tanto con altos como con bajos rendimientos. Esta variabilidad parecería indicar que, aun teniendo un ciclo muy parecido, los cultivares modernos de soja difieren entre sí tanto en su rendimiento potencial como en su adaptación a los diferentes ambientes.

CONTROL GENÉTICO DEL DESARROLLO EN SOJA

En soja, la variabilidad existente en el control genético de la floración, ha sido aprovechada por varios años en los programas de mejoramiento, con el objetivo de mejorar la adaptación de los cultivares a diferentes latitudes y regiones climáticas (Curtis *et al.*, 2000). De hecho, la clasificación de los cultivares de soja en Grupos de Madurez está basada en las respuestas del cultivo al fotoperíodo (Summerfield y Roberts, 1985; Boote *et al.*, 1998; Heatherly y Elmore, 2004). Como se vio anteriormente, las respuestas fotoperiódicas durante las fases previas a floración definen, en gran parte, la longitud del ciclo del cultivo y el tamaño potencial de las plantas y, por lo tanto, poseen un impacto grande en definir la adaptación genotípica y el potencial de rendimiento (Roberts *et al.*, 1993). El hábito de crecimiento y el carácter largo juvenil regulan, además, el tamaño final de las plantas y poseen una regulación genética independiente.

Control genético de las respuestas fotoperiódicas

Los estudios genéticos clásicos han demostrado que el control del tiempo a floración involucra al menos siete loci, cada uno con dos alelos: E1/e1, E2/e2 (Bernard, 1971), E3/e3 (Buzzell, 1971), E4/e4 (Buzzell y Voldeng, 1980), E5/e5 (McBlain y Bernard, 1987), E6/e6 (Bonato y Vello, 1999), y E7/e7, que se encuentra ligado estrechamente a E1/e1 (Cober y Voldeng, 2001). En la mayoría de los casos, los alelos dominantes o parcialmente dominantes prolongan el tiempo a floración en respuesta a fotoperíodos largos (Saindon *et al.*, 1989; McBlain *et al.*, 1987; Cober *et al.*, 1996; Cober y Voldeng, 2001); en contraposición, el alelo E6 en forma dominante condiciona una floración temprana (Bonato y Vello, 1999). Por sus efectos sobre la longitud total del ciclo, los genes de la serie E son conocidos también como genes de madurez.

Para el estudio de los efectos génicos individuales y de las diferentes combinaciones de alelos de los genes de madurez, se han desarrollado líneas casi isogénicas mediante retrocruzadas con diferentes cultivares comerciales (Bernard, 1971; Saindon *et al.*, 1989; Voldeng y Saindon, 1991; Voldeng *et al.*, 1996). A partir de su utilización, se encontró que los genes que controlan el desarrollo antes y después de floración son, aparentemente, los mismos; sin embargo, sus efectos individuales pueden diferir según la fase de desarrollo que controlen. Por ejemplo, el alelo E1 tiene un considerable efecto en retrasar la floración bajo días largos, pero no ejerce prácticamente ningún efecto en retrasar la madurez. En cambio, los efectos de E2, E3, E4, E5 y E7 en retrasar la floración son menos marcados que los de E1 pero son mucho más efectivos en retrasar la madurez bajo fotoperíodos largos (Bernard, 1971; Mc Blain y Bernard, 1987; Saindon *et al.*, 1989; Upadhyay *et al.* 1994a., Summerfield *et al.*, 1998; Cober *et al.*, 1996; Cober y Voldeng, 2001). Los efectos de los genes E no son simplemente aditivos; más aun, las interacciones entre ellos difieren dependiendo del estado de desarrollo del cultivo (Bernard, 1971; Buzzell y Bernard, 1975; Buzzell y Voldeng, 1980; Upadhyay *et al.*, 1994a).

La sensibilidad al fotoperíodo depende de la composición alélica para los genes E. La sensibilidad tiende a aumentar a medida que aumenta el número de alelos dominantes (Upadhyay *et al.* 1994a; Summerfield *et al.*, 1998; Cober *et al.*, 2001; Stewart *et al.*, 2003; Messina *et al.*, 2006; Kumudini *et al.*, 2007) mientras que el umbral fotoperiódico también depende del número y tipo de alelos dominantes que se encuentre presente (Messina *et al.*, 2006). Los genes de madurez también poseen, aparentemente, un efecto en la duración de la fase juvenil. Líneas casi isogénicas que presentaban el alelo dominante E1 tendieron a tener un período juvenil más prolongado bajo condiciones de cámara de cultivo (Upadhyay *et al.*, 1994b); la hipótesis de que E1 ejerce algún rol en extender el período juvenil fue respaldada mediante por los resultados de simulación obtenidos por Messina *et al.* (2006). Como los efectos de algunos de los genes difieren según la etapa del ciclo, algunos estudios recientes sugieren que pueden existir combinaciones génicas que otorguen similar sensibilidad fotoperiódica en pre-floración pero que difieran en post-floración. Por ejemplo, líneas casi isogénicas con el genotipo E1E1 e2e2 e3e3 florecieron al mismo tiempo que líneas con el genotipo e1e1 E2E2 E3E3; sin embargo, estas últimas manifestaron una mayor duración de las fases posteriores a la floración asociada a una mayor sensibilidad fotoperiódica luego de R3 (Kantolic, 2005; Peralta, 2008).

Aparentemente, los genes de la serie E no tienen efectos directos en la respuesta de la tasa de desarrollo a la temperatura (Upadhyay *et al.*, 1994a). Sin embargo, algunas combinaciones alélicas parecen conferir algunas ventajas en la respuesta a temperaturas bajas. Por ejemplo, la combinación E1e3e4 parece, por sí misma, conferir alguna característica que mejora la calidad y el rendimiento bajo condiciones de temperatura baja, con respecto a líneas que presentan igual duración del ciclo (Takhashi *et al.*, 2005).

Se ha avanzado en la identificación y mapeo de varios QTL (“quantitative trait loci”) asociados con el tiempo a floración en soja, habiéndose desarrollado marcadores moleculares para la localización de algunos de los genes de la serie E (Keim *et al.*, 1990; Mansur *et al.*, 1996; Lee *et al.*, 1996; Tasma *et al.*, 2001; Abe *et al.*, 2003; Matsumara *et al.*, 2008). Asimismo, se ha intentado avanzar en la comprensión de su genómica funcional, a partir de algunas asociaciones entre algunos loci E con genes de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh que controlan el tiempo a floración (Tasma y Shoemaker, 2003); sin embargo, las bases moleculares y funcionales del control fotoperiódico en soja y los genes E aun no están completamente esclarecidas.

Control genético del carácter juvenil largo

El carácter largo juvenil fue inicialmente identificado en la línea PI 159925. Esta línea había sido clasificada como perteneciente al grupo de madurez VIII pero se encontró que, cuando se cultivaba bajo condiciones de día cortos, florecía mucho más tarde que otras variedades de su grupo de madurez (Hartwig y Kiihl, 1979; Hinson, 1989). La línea PI 159925 fue, posteriormente, ampliamente utilizada como fuente del carácter juvenil largo mediante cruzamientos con variedades agrónomicamente mejoradas.

A partir del estudio del patrón de segregación del carácter juvenil largo en seis poblaciones F2 obtenidas a partir del cruzamiento entre líneas convencionales y P1 159925, Ray *et al.* (1995) concluyeron que el carácter está controlado por un solo gen recesivo (J/j): el genotipo convencional (JJ) manifiesta una respuesta normal al fotoperíodo mientras que el genotipo juvenil largo (jj) retrasa la floración bajo días cortos. Más recientemente, a partir del estudio de la herencia del carácter en dos variedades de soja portadoras del carácter largo juvenil (BR80-6778 y MG/BR 22), se propuso que éste estaría controlado por tres genes recesivos; un genotipo con un solo par de alelos recesivos no mostraría el fenotipo largo juvenil, siendo al menos necesarios dos pares de alelos para que el carácter se exprese; la presencia combinada de los tres loci en estado recesivo causaría un período pre-floración más largo que cuando se presenta sólo la recombinación en dos loci (Carpentieri-Pipolo *et al.*, 2000; Carpentieri-Pipolo *et al.*, 2002).

La segregación de las características de floración entre líneas con y sin el carácter juvenil largo es claramente distinguible bajo condiciones de día corto (Cregan y Hartwig, 1984), y las respuestas bajo días largos no pueden ser utilizadas para predecir su comportamiento bajo días cortos (Hartwig y Kiihl, 1979; Parvez y Gardner, 1987). Además, la expresión cuantitativa del carácter juvenil largo es dependiente del fondo genético en el que se introduce (Sinclair y Hinson, 1992; Ray *et al.* 1995; Sinclair *et al.*, 2005). Por lo tanto, para una identificación precisa de los genotipos portadores del carácter juvenil largo, resulta necesario desarrollar métodos que permitan independizarse de los efectos ambientales y genéticos sobre su expresión. En este sentido, recientemente se han desarrollado marcadores moleculares que pueden resultar útiles para la discriminación de plantas portadoras del carácter largo-juvenil en poblaciones segregantes (Cairo *et al.*, 2002).

Control genético del hábito de crecimiento

El hábito de crecimiento o tipo de terminación del tallo está afectado por dos loci (Dt1 y Dt2) (Bernard, 1972). El hábito determinado se encuentra condicionado por el alelo recesivo (dt1 dt1) mientras que el par dominante Dt1 Dt1 produce el fenotipo indeterminado. Un segundo gen dominante (Dt2), es responsable del fenotipo semideterminado; sin embargo, Bernard (1972) observó que, en algunos fondos genéticos, Dt2 y dt1 dt1 pueden resultar indistinguibles. Un tercer alelo (dt1-t) produce un fenotipo determinado con mayor altura que los que poseen los alelos dt1 (Thompson *et al.*, 1997). Los fenotipos resultantes de dt1-t dt1-t y Dt2 Dt2 pueden ser similares en altura, pero dt1-t dt1-t es más parecido a dt1 dt1 en cuanto a la morfología de tallos y hojas y la forma de terminación del tallo. La combinación del alelo de madurez E1 con el alelo del hábito determinado dt1 también produce plantas determinadas altas; el genotipo E1E1e3e3e4e4 combinado con dt1dt1, resulta en una planta de madurez temprana, determinada y relativamente alta, lo que le otorga tolerancia al vuelco sin enanismo en ambientes de altas latitudes (Cober y Tanner, 1995; Curtis *et al.*, 2000).

CONSIDERACIONES FINALES

Uno de los principales ecofisiólogos que estudian el cultivo de soja, el Dr. Denis Egli, investigó las relaciones entre la fenología y el rendimiento potencial de soja, y resumió sus conclusiones a través de un trabajo previo que argumentaba "Is your vegetative phase really necessary? It is necessary but not as necessary as you might think" (Bunting, 1971, citado en Egli, 1993). En este mismo sentido, el conocimiento de que el rendimiento de soja está más asociado al crecimiento durante las fases posteriores a la floración que durante las fases previas, la conexión entre la fenología y el rendimiento de soja puede resumirse en dos aspectos: i) la capacidad del cultivo para generar una estructura de canopeo que le permita acceder a todos los recursos, sin agotarlos antes del

período crítico, y ii) el momento en el que ocurre el período crítico, en relación con la disponibilidad de los recursos.

La independencia genética de las respuestas al fotoperíodo de aquellas que regulan el hábito de crecimiento o el mínimo tiempo a floración en días cortos (a través del carácter juvenil largo o del control de la etapa juvenil en sí misma), sumada a flexibilidad en el manejo de la estructura del cultivo que otorgan las prácticas agronómicas modernas, hacen que el objetivo de lograr un desarrollo vegetativo de las plantas que no limite el rendimiento, pueda alcanzarse mediante varias estrategias diferentes. Cultivares de ciclo corto, indeterminados, sembrados oportunamente y manejados correctamente, pueden generar un canopeo similar al que generen cultivares de ciclo más largo pero difieren en el momento en que ocurre el período crítico, en la cantidad total de recursos que requieren y en el tiempo de ocupación del lote. En un escenario de intensificación progresiva de la agricultura, estas características surgen como altamente promisorias y, de hecho, la incorporación del hábito de crecimiento indeterminado en grupos de madurez que usualmente son determinados, es un objetivo presente en los planes de mejoramiento de soja en la Argentina.

Sin embargo, aun bajo buenas condiciones ambientales, la utilización de cultivares de ciclo corto tienen un flanco débil: debido a que su floración precoz está relacionada con una baja sensibilidad fotoperiódica pre-floración, la mayoría de estos cultivares tienen una baja sensibilidad fotoperiódica en post-floración. Por consiguiente, tienden a responder a las altas temperaturas reduciendo la duración de las fases críticas, y no logran capturar las ventajas de la diferente ubicación del período crítico. Un nuevo desafío será el de encontrar genotipos de floración precoz y duración extendida de las fases reproductivas. Existen escasas evidencias, y muy recientes, que sugieren cierto grado de independencia en las respuestas fotoperiódicas pre- y post-floración, asociadas a la composición alélica de los genes de madurez. No están documentados los efectos de los genes que gobiernan el carácter juvenil largo sobre las fases posteriores a la floración y las interacciones entre la temperatura y el fotoperíodo están apenas comprendidas. No puede descartarse que, a partir de estudios que clarifiquen estos aspectos, puedan identificarse nuevos genotipos que permitan realizar un ajuste más fino entre la fenología y la oferta ambiental, abriendo nuevas rutas para incrementar el rendimiento del cultivo de soja.

BIBLIOGRAFÍA

- ABE, J.; D. XU; A. MIYANO; K. KOMATSU; A. KANAZAWA and Y. SHIMAMOTO. 2003. Photoperiod-Insensitive Japanese Soybean Landraces Differ at Two Maturity Loci. *Crop Sci.* 43: 1300-1304.
- ARIAS, N.; J.J. DE BATTISTA; J. ESTEVE y D. GERBER. 2004. Evaluación de cultivares de soja. Resultados 2003/04. INTA EEA Concepción del Uruguay. Disponible en: <http://www.inta.gov.ar/concepcion/info/documentos/oleaginosa/soja.pdf>
- ANDRIANI, J.M. 2000. Crecimiento de las raíces en los principales cultivos extensivos en suelos hapludoles de la provincia de Santa Fe: *En: El agua en los sistemas productivos. Para mejorar la producción.* INTA EEA Oliveros, Santa Fe. Pub. N° 13, pp. 40-44.
- ASUMADU, H.; R.J. SUMMERFIELD; R.H. ELLIS and A.QI. 1998. Variation in the durations of the photoperiod-sensitive phases of post-first flowering development in maturity isolines of soyabean [*Glycine max* (L.) Merrill] 'Clark'. *Ann. Bot.* 82: 773-778.
- BAIGORRI, H. y E. MARTINI. 2007. El cultivo de la soja y la intensificación de la producción agropecuaria. XV Congreso de AAPRESID, Rosario, Santa Fe. Disponible en <http://www.planetasoja.com>
- BASTIDAS, A.M.; T.D. SETIYONO; A. DOBERMANN; K.G. CASSMAN; R.W. ELMORE; G.L. GRAE. and J.E. SPECHT. 2008. Soybean sowing date: the vegetative, reproductive, and agronomic impacts. *Crop Sci.* 48: 727-740.
- BEAVER, J.S. and R.R. JOHNSON. 1981. Yield stability of determinate and indeterminate soybeans adapted to the northern United States. *Crop Sci.* 21: 449-454.

- BERNARD, R.L. 1971. Two major genes for time of flowering and maturity in soybeans. *Crop Sci.* 11: 242-244.
- BERNARD, R.L. 1972. Two genes affecting stem termination in soybeans. *Crop Sci.* 12: 235-239.
- BOARD, J.E. and J.R. SETTIMI. 1986. Photoperiod effect before and after flowering on branch development in determinate soybean. *Agron. J.* 78: 995-1002.
- BOARD, J.E. and J.R. SETTIMI. 1988. Photoperiod Requirements for Flowering and Flower Production in Soybean. *Agron. J.* 80: 518-525.
- BOARD, J.E. and Q. TAN. 1995. Assimilatory capacity effects on soybean yield components and pod number. *Crop Sci.* 35: 846-851.
- BOARD, J.E.; A.T. WIER and D.J. BOETHEL. 1995. Source strength influence on soybean yield formation during early and late reproductive development. *Crop Sci.* 35: 1104-1110.
- BONATO, E.R. and N.A. VELLO. 1999. E6, a dominant gene conditioning early flowering and maturity in soybeans. *Genet. Mol. Biol.* 22: 229-232.
- BOOTE, K.J.; J.W. JONES and G. HOOGENBOOM. 1998. Simulation of crop growth: CROPGRO model. In: R.M. Peart; R.B. Curtis (ed.) Agricultural systems modeling and simulation. Marcel Dekker Inc., New York, USA, pp. 651-692.
- BORRÁS, L.; G.A. SLAFER and M. OTEGUI. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86: 161-146.
- BORTHWICK, H.A. and M.W. PARKER. 1938. Influence of photoperiods upon the differentiation of meristems and the blossoming of Biloxi soy beans. *Bot. Gaz.* 99: 825-839.
- BUZZELL, R.I. 1971. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent-daylength conditions. *Canadian J. Gen. Cytol.* 13: 703-707.
- BUZZELL, R.I. and R.L. BERNARD. 1975. E2 and E3 maturity gene tests. *Soybean Genet. Newsl.* 2: 47-49.
- BUZZELL, R.I. and H.D. VOLDENG. 1980. Inheritance of insensitivity to long daylength. *Soybean Genetics Newsletter* 7: 26-9.
- CAFFARO, S.V. and F. NAKAYAMA. 1988. Vegetative activity of the main stem terminal bud under photoperiod and flower removal treatments in soybean. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 475-480.
- CAFFARO, S.V.; R.A. MARTIGNONE; R. TORRES and F. NAKAYAMA. 1988. Photoperiod regulation of vegetative growth and meristem behavior toward flower initiation of an indeterminate soybean. *Bot. Gaz.* 149: 311-316.
- CAIRO, C.A. y E.N. MORANDI. 2006. Modificación de la respuesta fotoperiódica para la floración en la soja inducida por el gen juvenil. Actas del Tercer Congreso de Soja del MERCOSUR, Rosario, Santa Fe, p. 95-98.
- CAIRO, C.A.; R. BENAVIDEZ; C.O. GOSPARINI; C. ALEGRO; A.E. BIGLIONE y E.N. MORANDO. 1995. Comportamiento a campo de genotipos de soja con y sin el carácter "juvenil". Actas del Primer Congreso Nacional de Soja, Pergamino, Buenos Aires, Genética y Mejoramiento, p. 83-88.
- CAIRO, C.A.; J. STEIN; L. DELGADO; S. BORTOLOTTI; S.A. GUELMAN; J.P.A. ORTIZ and E.N. MORANDI. 2002. Tagging the juvenile locus in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] with molecular markers. *Euphytica* 124: 387-395.
- CALVIÑO, P.A.; V.O. SADRAS and F.H. ANDRADE. 2003. Development, growth and yield of late-sown soybeans in the southern Pampas. *Europ. J. Agron.* 19: 265-275.
- CARLSON, J.B. 1973. Morphology. In: B.E. Caldwell (ed). Soybeans: improvement, production and uses, 1st. Edition, Agronomy Monograph 16. Pp: 17-95. ASA CSSA SSA, Madison, WI.
- CARLSON, J.B. and N.R. LERSTEN. 2004. Reproductive morphology. In: H.R. Boerma; J.E. Specht (co-eds.). Soybeans: Improvement, Production and uses. 3rd. Edition. Agronomy Series Number 16. ASA CSSA SSSA, Madison, Wisconsin, pp. 59-95.
- CARPENTIERI-PIPOLO, V.; L.A. ALMEIDA; R.A.S. KIIHL and C.A. ROSELEM. 2000. Inheritance of long juvenile period under short day conditions for the BR80-6778 soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) line. *Euphytica* 112: 203-209.
- CARPENTIERI-PÍPOLO, V.; L.A. ALMEIDA and R.A.S. KIIHL. 2002. Inheritance of a long juvenile period under short-day conditions in soybean. *Genetics and Molecular Biology* 25: 463-469.
- COBER, E.R. and J.W. TANNER. 1995. Performance of Related Indeterminate and Tall Determinate Soybean Lines in Short-Season Areas. *Crop Sci.* 35: 361-364.
- COBER, E.R. and H.D. VOLDENG. 2001. A new soybean maturity and photoperiod-sensitivity locus linked to E1 and T. *Crop Sci.* 41: 698-701.

- COBER, E.R.; J.W. TANNER and H.D. VOLDENG. 1996. Genetic control of photoperiod response in early-maturing, near isogenic soybean lines. *Crop Sci.* 36: 601-605.
- COBER, E.R.; D.W. STEWART and H.D. VOLDENG. 2001. Photoperiod and temperature responses in early-maturing, near-isogenic soybean lines. *Crop Sci.* 41: 721-727.
- COLLINSON, S.T.; R.J. SUMMERFIELD; R.H. ELLIS and E.H. ROBERTS. 1993. Durations of the photoperiod-sensitive and photoperiod-insensitive phases of development to flowering in four cultivars of soybean [*Glycine max* (L) Merrill]. *Ann. Bot.* 71: 389-394.
- COOPER, R.L. 2003. A delayed flowering barrier to higher soybean yields. *Field Crops Research* 82: 27-35.
- CREGAN, P.B. and E.E. HARTWIG. 1984. Characterization of flowering response to photoperiod in diverse soybean genotypes. *Crop Sci.* 24: 659-662.
- CROZIER, T.S. and J.F. THOMAS. 1993. Normal floral ontogeny and cool temperature-induced aberrant floral development in *Glycine max* (Fabaceae). *Am. J. Bot.* 80: 429-448.
- CURTIS, D.F.; J.W. TANNER; B.M. LUZZI and D.J. HUME. 2000. Agronomic and Phenological Differences of Soybean Isolines Differing in Maturity and Growth Habit. *Crop Sci.* 40: 1624-1629.
- DARDANELLI, J.; D. COLLINO; M.E. OTEGUI y V.O. SADRAS. 2004a. Bases funcionales para el manejo del agua en los sistemas de producción de los cultivos de granos. *En: E.H. Satorre; R.L. Benech A.; G.A. Slafer; E. B. de la Fuente, D.J. Miralles; M.E. Otegui y R. Savin (eds.). Producción de Cultivos de Granos: Bases Funcionales para su Manejo.* Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires. pp. 375-440.
- DARDANELLI, J.L.; J.T. RITCHIE; M. CALMON; J.M. ANDRIANI and D.J. COLLINO. 2004 b. An empirical model for root water uptake. *Field Crops Res.* 87: 59-71.
- DESTRO, D.; V. CARPENTIERI-PIPOLO; R.A.S. KIIHL and L.A. ALMEIDA. 2001. Photoperiodism and genetic control of the long-juvenile period in soybean: a review. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 1: 72-92.
- EDWARDS, J.T. and L. C. PURCELL. 2005. Soybean Yield and Biomass Responses to Increasing Plant Population Among Diverse Maturity Groups: I. Agronomic Characteristics. *Crop Sci.* 45: 1770-1777.
- EDWARDS, J.T.; L.C. PURCELL; E.D. VORIES; J. G. SHANNON and L.O. ASHLOCK. 2003. Short-season soybean cultivars have similar yields with less irrigation than longer-season cultivars. Plant Management Network. Disponible en <http://www.plantmanagementnetwork.org/cm/doi:10.1094/CM-2003-0922-01-RS>.
- EGLI, D.B. 1993. Cultivar maturity and potential yield of soybean. *Field Crops Res.* 32: 147-158.
- EGLI, D.B. 1997. Cultivar maturity and response of soybean to shade stress during seed filling. *Field Crops Res.* 52: 1-8.
- EGLI, D.B. 1998. Seed biology and the yield of grain crops. CAB International, UK. 178 pp.
- EGLI, D.B. 1999. Variation in leaf starch and sink limitations during seed filling in soybean. *Crop Sci.* 36: 1361-1368.
- EGLI, D.B. 2004. Seed-fill duration and yield of grain crops. *Adv. Agron.* 83: 243-279.
- EGLI, D.B. 2005. Flowering, Pod Set and Reproductive Success in Soya Bean. *J. Agron. Crop Sci.* 191: 283-291.
- EGLI, D.B. and J.L. LEGGETT. 1973. Dry matter accumulation patterns in determinate and indeterminate soybeans. *Crop Science* 13: 220-222.
- EGLI, D.B. and I.F. WARDLAW. 1980. Temperature response of seed growth characteristics of soybean. *Agron. J.* 72: 560-564.
- EGLI, D.B. and YU ZHEN-WEN. 1991. Crop growth rate and seeds per unit area in soybeans. *Crop Sci.* 31: 439-442.
- EGLI, D.B. and W.P. BRUENING. 2000. Potential of early-maturing soybean cultivars in late plantings. *Agron. J.* 92: 532-537.
- EGLI, D.B. and W.P. BRUENING. 2006 a. Temporal profiles of pod production and pod set in soybean. *Europ. J. Agron.* 24: 11-18.
- EGLI, D.B. and W.P. BRUENING. 2006 b. Fruit development and reproductive survival in soybean: Position and age effects. *Field Crops Res.* 98: 195-202.
- EGLI, D.B.; J. FRASER; J.E. LEGGETT and C.G. PONELEIT. 1981. Control of seed growth in soybean [*Glycine max* (L.) Merrill]. *Ann. Bot.* 48: 171-176.
- EGLI, D.B.; R.D. GUFFY and J.L. LEGGETT. 1985. Partitioning of assimilates between vegetative and reproductive growth in soybean. *Agron. J.* 77: 917-922.

- EGLI, D.B.; R.A. WIRALAGA; T. BUSTAMAM; YU ZHEN-WEN and D.M. TEKRONY. 1987. Time of flower opening and seed mass in soybean. *Agron. J.* 79: 697-700.
- EGLI, D.B.; E.L. RAMSEUR; Y. ZHEN-WEN and C.H. SULLIVAN. 1989. Source-sink alterations affect the number of cells in soybean cotyledons. *Crop Sci.* 29: 732-735.
- ELLIS, R.H.; S.T. COLLINSON; D. HUDSON and W.M. PATEFIELD. 1992. The analysis of reciprocal transfer experiments to estimate the durations of the photoperiodsensitive and photoperiod-insensitive phases of plant development: an example in soya bean. *Ann. Bot.* 70: 87-92.
- FARQUHAR, G.D. and T.D. SHARKEY. 1994. Photosynthesis and carbon assimilation. In: K.J. Boote; J.M. Bennet; T.R. Sinclair and G.M. Paulsen. (eds.), Physiology and determination of crop yield. ASA CSSA SSSA, Madison, Wi, pp. 187-210.
- FEHR, W.R. 1980. Soybean. In: W.R. Fehr; H.H. Handley (eds.) Hybridization of crop plants. ASA CSSA 589-599.
- FEHR, W.R. and C.E. CAVINESS. 1977. Stages of soybean development. Special Report 80. Iowa State University, Ames, Iowa. 11 p.
- FILLERY, I.R.P. 2001. The fate of biologically fixed nitrogen in legume-based dryland farming systems: a review. *Aust. J. Expl. Agric.* 41(3): 361-381.
- FLEMING, J.E.; R.H. ELLIS; P. JOHN; R.J. SUMMERFIELD and E.H. ROBERTS. 1997. Developmental implications of photoperiod sensitivity in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) *International Journal of Plant Science* 158: 142-151.
- FOLEY, T.C.; J. H. ORF and J.W. LAMBERT. 1986. Performance of related determinate and indeterminate soybean lines. *Crop Sci.* 26: 5-8.
- FOROUTAN-POUR, K.; P. DUTILLEU and D.L. SMITH. 1999. Soybean Canopy Development as Affected by Population Density and Intercropping with Corn: Fractal Analysis in Comparison with Other Quantitative Approaches. *Crop Sci.* 39: 1784-1791.
- FREDERICK, J.R.; C.R. CAMP and P.J. BAUER. 2001. Drought-Stress Effects on Branch and Mainstem Seed Yield and Yield Components of Determinate Soybean. *Crop Sci.* 41: 759-763.
- GAI, J.; R.G. PALMER and W.R. FEHR. 1984. Bloom and pod set in determinate and indeterminate soybeans grown in China. *Agron. J.* 76: 979-984.
- GARNER, W.W. and H.A. ALLARD. 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.* 15: 553-606.
- GBIKPI, P.J. and R.K. CROOKSTON. 1981. Effect of Flowering Date on Accumulation of Dry Matter and Protein in Soybean Seeds. *Crop Sci.* 21: 652-655.
- GEORGE, T.; D.P. BARTHOLOMEW and P.W. SINGLETON. 1990. Effect of temperature and maturity group on phenology of field grown nodulating and nonnodulating soybean isolines. *Biotronics* 19: 49-59.
- GIBSON, L.R. and R.E. MULLEN. 1996. Soybean seed composition under high day and night growth temperatures. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 73: 733-737.
- GIMÉNEZ, P.; A. KANTOLIC y E. PAGANO. 1997. Regulación térmica y fotoperiódica del desarrollo de genotipos de soja verde y del crecimiento de sus granos. *Revista de la Facultad de Agronomía.* 17: 95-99.
- GRIMM, S.S.; J.W. JONES; K.J. BOOTE and J.D. HESKETH. 1993. Parameter estimation for predicting flowering date of soybean cultivars. *Crop Sci.* 33: 137-144.
- GRIMM, S.S.; J.W. JONES; K.J. BOOTE and D.C. HERZOG. 1994. Modeling the occurrence of reproductive stages after flowering for four soybean cultivars. *Agron. J.* 86: 31-38.
- GUARD, A.T. 1931. Development of floral organs of the soy bean. *Bot. Gaz* 91: 97-102.
- GUIAMET, J.J. and F. NAKAYAMA. 1984a. The effects of long days upon reproductive growth in soybeans (*Glycine max* (L.) Merr.) cv. Williams. *Japanese J. Crop Sci.* 53(1): 35-40.
- GUIAMET, J.J. and F. NAKAYAMA. 1984b. Varietal responses of soybeans (*Glycine max* (L.) Merr.) to long days during reproductive growth. *Japanese J. Crop Sci.* 53(3): 299-306.
- HADLEY, P.; E.H. ROBERTS; R.J. SUMMERFIELD and F.R. MINCHIN. 1984. Effects of temperature and photoperiod on flowering in Soya bean [*Glycine max* (L.) Merrill]: a quantitative model. *Ann. Bot.* 53: 669-681.

- HAN, T.; C. WU; Z. TONG; R.S. MENTREDDY; K. TAN and J. GAI. 2006. Postflowering photoperiod regulates vegetative growth and reproductive development of soybean. *Environmental and Experimental Botany* 55: 120-129.
- HARLEY, P.C.; J.A. WEBER and D.M. GATES, 1985. Interactive effects of light, leaf temperature, [CO₂] and [O₂] on photosynthesis in soybean. *Planta* 165: 249-263.
- HARTWIG, E.E. and R.A.S. KIIHL. 1979. Identification and utilization of a delayed flowering character in soybean for short-day conditions. *Field Crops Res.* 2: 145-151.
- HEATHERLY L.G. and J.R. SMITH. 2004. Effect of soybean stem growth habit on height and node number after beginning bloom in the midsouthern USA. *Crop Sci.* 44: 1855-1858.
- HEATHERLY, L.G. and R.W. ELMORE. 2004. Managing inputs for peak production. p. 451-536. In: H.R. Boerma and J.E. Specht (ed.) Soybeans: Improvement, production and uses. Agronomy. Monograph 16, 3a. edición. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI.
- HERBERT, S.J. and G.V. LITCHFIELD. 1982. Partitioning soybean seed yield components. *Crop Science* 22: 1074-1079.
- HESKETH, J.D.; D.L. MYHRE and C.R. WILLEY. 1973. Temperature control of time intervals between vegetative and reproductive events in soybeans. *Crop Sci.* 13: 250-254.
- HINSON, K. 1989. Use of a long juvenile trait in cultivar development. P. 983-987. In: A.J. Pascale (ed.) Proc. World Soybean Research Conference, Buenos Aires, Argentina.
- HODGES, T. and V. FRENCH. 1985. Soyphen: soybean growth stages modeled from temperature, daylength, and water availability. *Agron. J.* 77: 500-505.
- HOOGENBOOM, G.; M. HUCK and C.M. PETERSON. 1988. Predicting root growth and water uptake under different soil water regimes. *Agric. Syst.* 26: 263-290.
- HUME, D.J. and A.K.H. JACKSON. 1981. Pod formation in soybeans at low temperature. *Crop Science* 21: 933-937.
- JIANG, H. and D.B. EGLI. 1993. Shade induced changes in flower and pod number and flower and fruit abscission in soybean. *Agron. J.* 85: 221-225.
- JIANG, H. and D.B. EGLI. 1995. Soybean seed number and crop growth rate during flowering. *Agron. J.* 87: 264-267.
- JOHNSON, H.A.; H.W. BORTHWICK and R.C. LEFFEL. 1960. Effect of photoperiod and time of planting on rates of development on the soybean in various stages of life cycle. *Bot. Gaz.* 122: 77-95.
- JONES, J.W.; K.J. BOOTE; S.S. JAGTAP and J.W. MISHOE. 1991. Soybean development. In: R.J. Hanks and J.T. Ritchie (ed.) Modelling plant and soil systems. ASA, Madison, WI. Pp. 71-90.
- KANE, M.V. and L.J. GRABAU. 1992. Early planted, early maturing soybean cropping system: Growth, development and yield. *Agron. J.* 84: 769-773.
- KANTOLIC, A.G. 2005. Duration of the critical period in soybean isolines for the genes of series E. *Brazilian J Plant Physiol.* 17, suplement, p. 112.
- KANTOLIC, A.G. 2006. Duración del período crítico y definición del número de granos en soja: cambios asociados a la respuesta fotoperiódica en postfloración de genotipos indeterminados de los grupos cuatro y cinco. Tesis Doctoral. Escuela para graduados Alberto Soriano, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- KANTOLIC, A.G. and G.A. SLAFER. 2001. Photoperiod sensitivity after flowering and seed number determination in indeterminate soybean cultivars. *Field Crops Res* 72: 109-118.
- KANTOLIC, A.G. and G.A. SLAFER. 2005. Reproductive development and yield components in indeterminate soybean as affected by post-flowering photoperiod. *Field Crops Res.* 93(2-3): 212-222.
- KANTOLIC, A.G. and G.A. SLAFER. 2007. Development and seed number in indeterminate soybean as affected by timing and duration of exposure to long photoperiod after flowering. *Ann. Bot.* 99: 925-933.
- KANTOLIC, A.G.; P.I. GIMÉNEZ; C. GUTIÉRREZ HACHARD y J. SARÁCHAGA. 1995. Tolerancia a la sequía durante el período reproductivo: comparación del comportamiento de dos aislíneas de soja con diferente tipo de crecimiento. Actas II Reunión Nacional de Oleaginosas - Congreso Nacional de soja. Pergamino, 24 al 27 de octubre de 1995, pp. 143-150.
- KANTOLIC, A.G.; GIMÉNEZ y E.B. DE LA FUENTE. 2004. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en soja. En: E.H. Satorre; R.L. Benech A.; G.A. Slafer; E.B. de la Fuente, D.J. Miralles; M.E. Otegui y R. Savin (eds.), Producción de Cultivos de Granos: Bases Funcionales para su Manejo. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires, pp. 165-201.
- KANTOLIC, A.G.; J.L. MERCAU; G.A. SLAFER and V.O. SADRAS. 2007. Simulated yield advantages of extending post-flowering development at the expense of a shorter pre-flowering development in soybean. *Field Crops Res.* 101: 321-330.

- KEIM, P.; B.W. DIERS; T.C. OLSON and R.G. SHOEMAKER. 1990. RFLP mapping in the soybean: Association between marker loci and variation in quantitative traits. *Genetics* 126: 735-742.
- KIHL, R.A.S. and A. GARCIA. 1989. The use of the long-juvenile trait in breeding soybean cultivars. In: A.J. Pascale (ed.), Proceedings, World Soybean Research Conference IV. Buenos Aires. Asociación Argentina de la Soja., Argentina, pp. 994-1000.
- KILGORE-NORQUEST, L. and C.H. SNELLER. 2002. Effect of Stem Termination on Soybean Traits in Southern U.S. Production Systems. *Crop Sci.* 40: 83-90.
- KRAMER, P.J. and J.S. BOYER. 1995. Water relations of plants and soils. San Diego, Academic Press.
- KUMUDINI, S.V.; P.K. PALLIKONDA and C. STEELE. 2007. Photoperiod and E-genes Influence the Duration of the Reproductive Phase in Soybean. *Crop Sci.* 47: 1510-1517.
- KYEI-BOAHEN, S. and L. ZHANG. 2006. Early-Maturing Soybean in a Wheat-Soybean Double-Crop System: Yield and Net Returns. *Agron. J.* 98: 295-301.
- LAWN, R.J. and B.C. IMRIE. 1994. Exploiting phenology in crop improvement: matching genotypes to the environment. *Crop Physiology Abstracts* 20: 467-476.
- LAWN, R.J. and D.E. BYTH. 1973. Response of soybeans to planting date in South-Eastern Queensland. *Australian J. Agric. Res.* 24: 67-80.
- LAWN, R.J.; R.J. SUMMERFIELD; R.H. ELLIS; A. QI; E.H. ROBERTS; P.M. CHAY; J.B. BROWER; J.L. ROSE and S.J. YEATES. 1995. Towards the reliable prediction of time to flowering in six annual crops. VI. Applications in crop improvement. *Expl. Agric.* 31: 89-108.
- LEE, S.H.; M.A. BAILEY; M.A.R. MIAN; T.E. CARTER, Jr.; D.A. ASHLEY; R.S. HUSSEY; W.A. PARROTT and H.R. BOERMA. 1996. Molecular Markers Associated with Soybean Plant Height, Lodging, and Maturity across Locations. *Crop Sci.* 36: 728-735.
- LERSTEN, N.R. and J.B. CARLSON. 2004. Vegetative Morphology. In: H.R. Boerma, J.E. Specht (co-eds.). Soybeans: Improvement, Production and uses. 3rd. Edition. Agronomy Series Number 16. ASA CSSA SSSA, Madison, Wisconsin, pp. 15-57.
- LIMA, W.F.; J.F.F. TOLEDO; C.A.A. ARIAS and M.F. OLIVERA. 2000. Stability of soybean yield through different sowing. *Pesq. Agropec. Bras.*, Brasília, v. 35, n.11, p. 2181-2189.
- MAJOR, D.; D. JOHNSON; J. TANNER and I. ANDERSON. 1975. Effects of daylength and temperature on soybean development. *Crop Sci.* 15: 174-179.
- MANSUR, L.M.; J.H. ORF; K. CHASE; T. JARVIK; P.B. CREGAN and K.G. LARK. 1996. Genetic Mapping of Agronomic Traits Using Recombinant Inbred Lines of Soybean. *Crop Sci.* 36: 1327-1336.
- MATSUMURA, H.; B. LIU; J. ABE and R. TAKAHASHI. 2008. AFLP Mapping of Soybean Maturity Gene E4. *J. Heredity* 99: 193-197.
- MAYERS, J.D.; R.J. LAWN and D.E. BYTH. 1991. Agronomic studies on soybean (*Glycine max* L.) Merrill) in the dry season of the tropics. I. Limits to yield imposed by phenology. *Aust. J. Agric Res* 42: 1075-1092.
- McBLAIN, B.A. and R.L. BERNARD. 1987. A new gene affecting the time of flowering and maturity in soybeans. *J. Heredity* 78: 160-162.
- McBLAIN, B.A.; J.D. HESKETH and R.L. BERNARD. 1987. Genetic effects on reproductive phenology in soybean isolines differing in maturity genes. *Can. J. Plant Sci.* 67: 105-116.
- MERCAU, J.L. 2007. Informe de campaña 2006-2007. Centros de Alta Tecnología de Oeste Arenoso. AACREA .
- MESSINA, C.D.; J.W. JONES; K.J. BOOTE and C.E. VALLEJOS. 2006. A gene-based model to simulate soybean development and yield responses to environment. *Crop Sci.* 46: 456-466.
- MORANDI, E.N.; L.M. CASANO and L.M. REGGIARDO. 1988. Post-flowering photoperiodic effect on reproductive efficiency and seed growth in soybean. *Field Crops Res.* 18: 227-241.
- MORANDI, E.N.; J.R. SCHUSSLER and M.L. BRENNER. 1990. Photoperiodically induced changes in seed growth rate of soybean as related to endogenous concentrations of ABA and sucrose in seed tissues. *Ann. Bot.* 66: 605-611.
- MORSE, W.J.; J.L. CARTTER and L.F. WILLIAMS. 1949. Soybeans: culture and varieties. U.S. Dep. Agric. *Farmers' Bull* 1520: 1-38.
- MUNIER-JOLAIN and N.G. ANDB. NEY. 1998. Seed growth rate in grain legumes. II. Seed growth rate depends on cotyledon cell number. *J. Exp. Bot.* 49: 1974-1976.

- MUNIER-JOLAIN, N.G.; B. NEY and C. DUTHION. 1993. Sequential development of flowers and seeds on the mainstem of an indeterminate soybean. *Crop Sci.* 33: 768-771.
- MUNIER-JOLAIN, N.G.; B. NEY and C. DUTHION. 1994. Reproductive development of an indeterminate soybean as affected by morphological position. *Crop Sci.* 34: 1009-1013.
- PARKER, M.W. and H.A. BORTHWICK. 1943. Influence of temperature on photoperiodic reactions in leaf blades of Biloxi soybean. *Bot. Gaz* 104: 612-619.
- PARVEZ, A.Q. and F.P. GARDNER. 1987. Daylength and Sowing Date Responses of Soybean Lines with "Juvenile" Trait. *Crop Sci.* 27: 305-310.
- PASCALE, A.J. 1969. Tipos agroclimáticos para el cultivo de soja en la Argentina. *Rev. Fac. Agronomía y Veterinaria* 14: 31-48.
- PASCALE, A.J. and A.C. RAVELO. 1989. A world agroclimatic classification for soybean. Proc. World Soybean research Conference IV, Buenos Aires, 1: 142-150.
- PASCALE, A.J. y E.A. DAMARIO. 2004. Bioclimatología agrícola y agroclimatología. 550 p. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires.
- PASSIOURA, J.B. 2002. Environmental biology and crop improvement. *Functional Plant Biology* 29: 537-546.
- PERALTA, G. 2008. Crecimiento y partición en aislóneas de soja para los genes de regulación de respuesta fotoperiódica. Trabajo de intensificación para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- PETERSON, C.M.; C.O'H. MOSJIDIS; R.R. DUTE and M.E. WESTGATE. 1992. A flower and pod staging system for soybean. *Ann. Bot.* 69: 59-67.
- RAPER, C.D. and J.F. THOMAS. 1978. Photoperiodic alteration of dry matter partitioning and seed yield in soybeans. *Crop Sci.* 18: 654-656.
- RAPER, C.D. Jr. and P.J. KRAMER. 1987. Stress physiology. In: Wilcox (ed.). Soybeans: improvement, production and uses, 2nd. Edition, pp: 589-641 Agronomy Monograph N° 16. ASA CSSA SSA, Madison, WI.
- RAY, J.D.; K. HINSON; E.B. MANKONO and F.M. MALO. 1995. Genetic Control of a long-juvenile trait in soybean. *Crop Sci.* 35: 1001-1006.
- REMUSSI, C. y A.J. PASCALE. 1977. La soja. Cultivo, mejoramiento, comercialización y usos. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, 2da. Edición, Tomo 2, Fasc. 12-4. 104 p, Ed. Acme SACI, Buenos Aires.
- RICHARDS, R.A. 1996. Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulation* 20: 157-166.
- ROBERTS, E.H. and R.J. SUMMERFIELD. 1987. Measurement and prediction of flowering in annual crops. In: Atherton (ed.). Manipulation of flowering. Proc. 45th. Easter School, Fac. Agric. Sci., Univ. Nottingham, pp. 17-50.
- ROBERTS, E.; R. SUMMERFIELD; R. ELLIS and A. QI. 1993. Adaptation of flowering in crops to climate. *Outlook in Agriculture* 22: 105-110.
- ROBINSON, S.L. and J.R. WILCOX. 1998. Comparison of determinate and indeterminate soybean near-isolines and their response to row-spacing and planting date. *Crop Sci.* 38: 1554-1557.
- SADRAS, V.O. and J.A. BALDOCK. 2003. Influence of size of rainfall events on water-driven processes. II. Soil nitrogen mineralization in a semi-arid environment. *Aust. J. Agric. Res.* 54: 353-361.
- SAINDON, G.; H.D. VOLDENG; W.D. BEVERSDORF and R.I. BUZZELL. 1989. Genetic control of long daylength response in soybean. *Crop Sci.* 29: 1436-1439.
- SAITOH, K.; N. WAKUI; T. MAHMOOD and T. KURODA. 1999. Differentiation and development of floral organs at each node and raceme order in an indeterminate type soybean. *Plant Prod. Sci.* 2: 47-50.
- SCHAPPAUGH, W.T. and J.R. WILCOX. 1980. Relationships between harvest indices and other plant characteristics in soybeans. *Crop Sci.* 20: 529-533.
- SETIYONO, T.D.; A. WEISS; J. SPECHT; A.M. BASTIDAS; K.G. CASSMAN and A. DOBERMANN. 2007. Understanding and modeling the effect of temperature and daylength on soybean phenology under high-yield conditions. *Field Crops Res.* 100: 257-271.
- SETTIMI, J.R. and J.E. BOARD. 1988. Photoperiod and planting date effects on the spatial distribution of branch development in soybean. *Crop Sci.* 28: 259-263.
- SHANMUGASUNDARAM, S. and S.C.S. TSOU. 1978. Photoperiod and critical duration for flower induction in soybean. *Crop Sci.* 18: 598-601.

- SINCLAIR, T.R. 1984a. Leaf area development in field-grown soybeans. *Agron. J.* 76: 141-146.
- SINCLAIR, T.R. 1984b. Cessation of leaf emergence in indeterminate soybeans. *Crop Sci.* 24: 483-486.
- SINCLAIR, T.R. and K. HINSON. 1992. Soybean flowering in response to the long-juvenile trait. *Crop Sci.* 32: 1242-1248.
- SINCLAIR, T.R.; S.KITANI; K.HINSON; J.BRUNIARD and T. HORIE. 1991. Soybean flowering date: linear and logistic models based on temperature and photoperiod. *Crop Sci.* 31: 786-790.
- SINCLAIR, T.R.; N. NEUMAIER; J.R.B. FARIAS and A.L. NEPOMUCENO. 2005. Comparison of vegetative development in soybean cultivars. for low-latitude environments. *Field Crops Res.* 92: 53-59.
- SINCLAIR, T.R.; L.R. SALADO-NAVARRO; G. SALAS and L.C. PURCELL. 2007. Soybean yields and soil water status in Argentina: Simulation analysis. *Agric. Syst.* 94: 471-477.
- SINGH, R.J. and T. HYMOWITZ. 1999. Soybean genetic resources and crop improvement. *Genome* 42: 605-616.
- SLAFER, G.A. 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Ann. Appl. Biol.* 142:117-128.
- SORLINO, D.M.; A.G. KANTOLIC y P.I. GIMÉNEZ. 1995. Patrones de floración de soja con distinto hábito de crecimiento sometidas a dos disponibilidades hídricas diferentes. Actas II Reunión Nacional de Oleaginosas - Congreso Nacional de soja. Pergamino, 24 al 27 de octubre de 1995, pp.151-158.
- SPAETH, S.C. and T.R. SINCLAIR. 1984. Soybean seed growth I. Timing of growth of individual seeds. *Agron. J.* 76: 123-127.
- STEWART, D.W.; E.R. COBER and R.L. BERNARD. 2003. Modeling genetic effects on the photothermal response of soybean phenological development. *Agron. J.* 95: 65-70.
- SUMMERFIELD, R. J. and E.H.ROBERTS. 1985. *Glycine max*. In: A.H. Halevy (ed.). Handbook of flowering Vol.1. Pp: 100-117. CRC Press, Boca Raton, Fla.
- SUMMERFIELD, R.J.; R.J. LAWN; A. QI; R.H. ELLIS; E.H. ROBERTS; P.M. CHAY; J.B. BROWER; J.L. ROSE and S. SHANMUGASUNDARAM; S.J. YEATES and S. SANDOVER. 1993. Towards a reliable prediction of time to flowering in six annual crops. II. Soybean (*Glycine max*). *Exp. Agric.* 29: 253-289.
- SUMMERFIELD, R.J.; H. ASUMADU; R.H. ELLIS and A. QI. 1998. Characterization of the photoperiodic response of post-flowering development in maturity isolines of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] 'Clark'. *Ann. Bot.* 82: 765-771.
- SUN, C.N. 1957. Histogenesis of the leaf and structure of the shoot apex in *Glycine max* (L.) Merrill. *Bull. Torrey Bot. Club* 94: 163-174.
- SWANK, J.C.; D.B. EGLI and T.W. PFEIFFER. 1987. Seed growth characteristics of soybean genotypes differing in duration of seed fill. *Crop Sci.* 27: 85-89.
- TAKAHASHI, R.; E.R. BENITEZ; H. FUNATSUKI and S. OHNISHI. 2005. Soybean Maturity and Pubescence Color Genes Improve Chilling Tolerance. *Crop Sci.* 45: 1387-1393.
- TASMA, I.M. and R.C. SHOEMAKER. 2003. Mapping flowering time gene homologous in soybean and their association with maturity (E) loci. *Crop Sci.* 43: 319-328.
- TASMA, I.M.; L.L.LORENZEN; D.E. GREEN and R.C. SHOEMAKER. 2001. Mapping genetic loci for flowering time, maturity, and photoperiod insensitivity in soybean. *Mol. Breed.* 8: 25-35.
- THOMAS, J.F. 1994. Morphological and developmental plasticity in legumes. In: I.K. Ferguson and S. Tucker (eds.). Advances in legume systematics 6: Structural Botany Royal Botanic Gardens, Kewer, pp. 1-10.
- THOMAS, J.F. and C.D. RAPER, Jr. 1976. Photoperiodic control of seed filling for soybeans. *Crop Science* 16: 667-672.
- THOMAS, J.F. and C.D. RAPER, Jr. 1977. Morphological response of soybeans as governed by photoperiod, temperature and age at treatment. *Bot. Gaz* 138:321-328.
- THOMAS, J.F. and C.D. RAPER, Jr. 1981 Day and night temperature influence on carpel initiation and growth in soybeans. *Bot. Gaz* 142: 183-187.
- THOMAS, J.F. and C.D. RAPER, Jr. 1983. Photoperiod and temperature regulation of floral initiation and anthesis in soybean. *Ann. Bot.* 51: 481-489.
- THOMAS J.F. and M.L. KANCHANAPOOM. 1991. Shoot meristem activity during floral transition in *Glycine max* (L.) Merr. *Bot. Gaz.* 152: 139-147.
- THOMPSON, J.A.; R.L. BERNARD and R.L. NELSON. 1997. A third allele at the soybean dt1 locus. *Crop Sci.* 37: 757-762.

- UPADHYAY, A.P.; R.H. ELLIS; R.J. SUMMERFIELD; E.H. ROBERTS and A. QI. 1994 a. Characterization of photothermal flowering responses in maturity isolines of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) cv. Clark. *Ann. Bot.* 74: 87-96.
- UPADHYAY, A.P.; R.J. SUMMERFIELD; R.H. ELLIS; E.H. ROBERTS and A. QI. 1994b. Variation in the duration of the photoperiod-sensitive and photoperiod insensitive phases of development to flowering among eight maturity isolines of soya bean (*Glycine max* (L.) Merrill). *Ann. Bot.* 74: 97-101.
- VILLARROEL, D.A. and T.C. KILEN. 1996. Effect of a Long-Juvenile Trait upon Flowering in Soybeans Grown in Short and Long Photoperiods. Technical Bulletin 210. Office of Agricultural Communications, Division of Agriculture, Forestry, and Veterinary Medicine, Mississippi State University. Disponible en <http://msucare.com/pubs/techbulletins/tb210.htm>
- VOLDENG, H.D. and G. SAINDON. 1991. Registration of seven long daylength insensitive soybean genetic stocks. *Crop Sci.* 31: 1399.
- VOLDENG, H.D.; E.R. COBER; G. SAINDON and M.J. MORRISON. 1996. Registration of seven early-maturing Harosoy near-isogenic soy bean lines. *Crop Sci.* 36: 478.
- WALLACE, S.U. 1986. Yield and seed growth at various canopy locations in a determinate soybean cultivar. *Agron. J.* 78: 173-178.
- WANG, Y.; J. QIN; J. GAI and G. HE. 2006. Classification and characteristic of maturity groups of Chinese landraces of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] *Genetic Resources and Crop Evolution* 53: 803-809.
- WANG, Z.; V.R. REDDY and M.C. ACOCK. 1998. Testing for Early Photoperiod Insensitivity in Soybean. *Agron. J.* 90: 389-392.
- WEAVER, D.B.; R.L. AKRIDGE and C.A. THOMAS. 1991. Growth habit, planting date, and row spacing effects on late-planted soybean. *Crop Sci.* 31: 805-810.
- WILKERSON, G.G.; J.W. JONES; K.J. BOOTE and G.S. BUOL. 1989. Photoperiodically Sensitive Interval in Time to Flower of Soybean. *Crop Sci.* 29: 721-726.
- ZHANG, L.; R. WANG and J.D. HESKETH. 2001. Effects of photoperiod on growth and development of soybean floral bud in different maturity. *Agron. J.* 93: 944-948.
- ZHENG, S.H.; A. MAEDA and M. FUKUYAMA. 2003. Genotypic and environmental variation of lag period of pod growth in soybean. *Plant Prod. Sci.* 6: 243-246.