

Regulación fotomorfogénica del número de estructuras reproductivas en canopeos de soja

*Tesis presentada para optar al título de
Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias*

Alvaro Quijano
Ingeniero Agrónomo - UNR - 1991

Cátedra de Fisiología Vegetal - Facultad de Ciencias Agrarias
Universidad Nacional de Rosario



FAUBA Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis
Eligio Natalio Morandi
Ingeniero Agrónomo (Univ. Nac. de La Plata)

Consejero de Estudios
Antonio Juan Hall
Ingeniero Agrónomo (Univ. de Buenos Aires)
Ph.D. (Macquarie University, Australia)

Consejero de Estudios
Jorge José Casal
Ingeniero Agrónomo (Univ. de Buenos Aires)
Ph D. (University of Leicester, Inglaterra)

JURADO DE TESIS

Director de tesis
Eligio N. Morandi
Ingeniero Agrónomo (Univ. Nac. de La Plata)

JURADO

Claudia R. C. Vega
Ingeniero Agrónomo (Univ. Nac. de Tucumán)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Univ. Nac. de Mar del Plata)

JURADO

Luis A. N. Aguerriabal
Ingeniero Agrónomo (Univ. Nac. de Mar del Plata)
Doctor (Université Blaise Pascal)

JURADO

Juan J. Guiamet
Ingeniero Agrónomo (Univ. Nac de Rosario)
Ph.D. (University of Michigan, EEUU)

Fecha de defensa de la tesis: 01 de junio de 2015

DEDICATORIA

a mi esposa Alejandra e hijos Constanza y Gregorio

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue posible gracias a la colaboración de muchas personas, sin la cual no hubiera podido ejecutar cada una de las instancias de la misma.

A Eligio Morandi por su apoyo, por motivarme a encarar nuevos desafíos, por las discusiones que tuvimos sobre la naturaleza de los resultados que fuimos obteniendo y por su aporte a mi formación como docente e investigador.

A Antonio Hall por compartir conmigo su visión crítica y constructiva.

A Jorge Casal por sus comentarios, vertidos desde su visión como fotobiólogo.

A Carlos Gosparini y Carlos Cairo, que me brindaron su ayuda y apoyo incondicional para la instalación y conducción de los experimentos.

A Jorge Ledesma por su ayuda en la construcción de las estructuras utilizadas en los experimentos y tareas de campo.

A los ayudantes alumnos Enrique Scrimaglio, Marcelo Verdinelli, Carina Gallo, Julia Cartelle, Esteban Barrili, Germán Baroli, Marcos Cavalieri, Agustina Amelong, Analía Curti, Rufino de la Torre, Lisandro Docola y Javier Beltramino que colaboraron en la ejecución de los tratamientos, muestreos, mediciones y procesamiento de la información de los experimentos.

A mis compañeros de laboratorio Mariana Cambursano, Amalia Chiesa, Nidia Montechiarini y Julieta Bianchi por el tiempo compartido en el trabajo diario.

A mis compañeros de cátedra Cecilia Severin, Ricardo Martignone y Adriana Salinas.

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Alvaro Quijano

PUBLICACIONES DERIVADAS DE ESTA TESIS

Quijano, A.; Morandi, E.N., 2011. Post-flowering leaflet removals increase pod initiation in soybean canopies. *Field Crops Res.* 120, 151–160

ÍNDICE GENERAL

INDICE DE CUADROS	x
INDICE DE FIGURAS	xiv
CAPITULO 1	1
1.1. Exposición del problema y revisión de antecedentes	2
1.1.1. <i>Introducción</i>	2
1.1.2. <i>Los componentes numéricos del rendimiento en el cultivo de la soja</i>	2
1.1.3. <i>La tasa de crecimiento de cultivo y el número de estructuras reproductivas</i>	3
1.1.4. <i>La distribución espectral de la luz y el número de estructuras reproductivas</i>	5
1.1.5. <i>Nuevo marco conceptual de la regulación del número de estructuras reproductivas en canopeos de soja</i>	8
CAPITULO 2	14
2.1. Introducción	15
2.2. Materiales y Métodos	15
2.2.1. <i>Diseño experimental y tratamientos</i>	15
2.3. Resultados	18
2.3.1. <i>Efectos de la eliminación de folíolos sobre el índice de área foliar, la tasa de crecimiento relativa de las hojas, la radiación interceptada, la tasa de crecimiento de cultivo y la eficiencia en el uso de la radiación.</i>	18
2.3.3. <i>Efectos de la eliminación de folíolos sobre la iniciación de vainas</i>	23
2.3.4. <i>Efectos de la eliminación de folíolos sobre la abscisión de vainas</i>	26
2.3.5. <i>Efectos de la eliminación de folíolos sobre el número de vainas a madurez</i>	27
2.3.6. <i>Efectos de la eliminación de folíolos sobre la distribución de nudos y vainas entre el tallo principal y las ramificaciones a madurez</i>	27
2.3.7. <i>Efectos de la eliminación de folíolos sobre el número potencial de semillas por vaina, el número de semilla por vaina y el aborto de semillas</i>	29
2.3.8. <i>Efecto de la eliminación de folíolos sobre el peso unitario de las semillas</i>	30
2.3.9. <i>Efecto de la eliminación de folíolos sobre el rendimiento</i>	31
2.4. Discusión	31
2.4.1. <i>La eliminación de folíolos y los parámetros de crecimiento de cultivo</i>	31
2.4.2. <i>La eliminación de folíolos y la iniciación de vainas</i>	32
2.4.3. <i>La eliminación de folíolos y la abscisión de vainas</i>	33
2.4.4. <i>La eliminación de folíolos y el número de vainas a madurez</i>	34
2.4.5. <i>La eliminación de folíolos y el patrón de distribución de nudos y vainas entre el tallo principal y las ramificaciones a madurez</i>	35
2.4.6. <i>La eliminación de folíolos y el aborto de semillas</i>	35

2.4.7. <i>La eliminación de folíolos y el peso unitario de las semillas</i>	36
2.4.8. <i>La eliminación de folíolos y el rendimiento</i>	36
2.5. Conclusiones	37
CAPITULO 3	38
3.1. Introducción	39
3.2. Materiales y Métodos	40
3.2.1. <i>Diseño experimental y tratamientos</i>	40
3.3. Resultados	43
3.3.1. <i>Efectos de los tratamientos sobre el IAF, la RI y el coeficiente de extinción durante el período de crecimiento de las vainas</i>	43
3.3.2. <i>Efectos de los tratamientos sobre la TCC durante el período de crecimiento de las vainas</i>	46
3.3.3. <i>Efectos de los tratamientos sobre la tasa de fotosíntesis medida después de la eliminación de los folíolos</i>	47
3.3.5. <i>Efectos de los tratamientos sobre la relación rojo/rojo lejano de los canopeos</i>	51
3.3.6. <i>Efectos de los tratamientos sobre el número de vainas iniciadas, vainas abscionadas y vainas a madurez de cosecha</i>	53
3.3.7. <i>Efectos de los tratamientos sobre el número de nudos a madurez de cosecha</i>	59
3.3.8. <i>Efectos de la eliminación de folíolos sobre el número potencial de semillas por vainas, el número de semillas por vainas, el número de semillas, el peso unitario de las semillas y el rendimiento</i>	62
3.3.9. <i>Relación entre el rendimiento, los componentes del rendimiento, la tasa de crecimiento del cultivo y la relación R/RL de los canopeos</i>	63
3.4. Discusión	65
3.4.1. <i>Efectos de los tratamientos sobre los parámetros de crecimiento del cultivo y el desarrollo de las ramificaciones y estructuras reproductivas</i>	65
3.4.2. <i>Efectos de los tratamientos sobre la calidad de radiación solar transmitida a través de los canopeos y el desarrollo de las ramificaciones y estructuras reproductivas.</i>	66
3.4.3. <i>Efectos de los tratamientos sobre el número de semillas, el peso unitario de las semillas y el rendimiento</i>	69
3.5. Conclusiones	70
CAPITULO 4	71
4.1. Introducción	72
4.2.1. <i>Diseño experimental y tratamientos</i>	73
4.3. Resultados	75
4.3.1. <i>Efectos de los tratamientos sobre el IAF, la RI, la TAN, la TCC y la EUR durante el período de crecimiento de vainas para el Exp 4 y el Exp 5</i>	75
4.3.3. <i>Cambios en la relación rojo/rojo lejano y en la radiación azul de los canopeos</i>	82

4.3.4. Efecto de los tratamientos sobre el desarrollo de los nudos	82
4.3.5. Efectos de los tratamientos sobre el número de vainas iniciadas, abscionadas y a madurez de cosecha	87
4.3.6. Efecto de los tratamientos sobre el número potencial de semillas por vaina, el número de semillas (desarrolladas) por vaina, el número de semillas, el peso unitario de las semillas y el rendimiento	90
4.3.7. Relación entre el rendimiento, sus componentes, y el IAF, la RI, la TCC y las radiaciones fotomorfogénicas de los canopeos	92
4.4. Discusión	94
4.4.1. Efectos de los tratamientos sobre los índices de crecimiento del cultivo, el crecimiento de las ramificaciones y el número de vainas	94
4.4.2. Relación entre el número de nudos de las ramificaciones, el número vainas, y las radiaciones fotomorfogénicas	95
4.4.3. Efectos de los tratamientos sobre el número de semillas, el peso unitario de las semillas y el rendimiento	96
4.5. Conclusiones	97
CAPITULO 5	98
5.1. Introducción	99
5.2. Efectos del enriquecimiento lumínico parcial con radiaciones fotomorfo-génicas sobre el número de estructuras reproductivas de canopeos de soja	100
5.2.1. Materiales y Métodos	100
5.2.2. Resultados y discusión	102
5.3. Efecto del filtrado de radiaciones fotomorfogénicas percibido canopeos de soja sobre el número de estructuras reproductivas	107
5.3.1. Materiales y Métodos	107
5.3.2. Resultados y discusión	110
5.4. Efecto del filtrado de radiaciones fotomorfogénicas restringido a los nudos del tallo principal sobre el número de estructuras reproductivas de soja	114
5.4.1. Materiales y Métodos	114
5.4.2. Resultados y discusión	117
5.5. Conclusiones	118
CAPITULO 6	120
6.1. Discusión general	121
6.2 Avances logrados en el conocimiento	126
6.3 Implicancias para investigaciones y aplicaciones futuras	127
ANEXO	137

INDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Fotoperíodo, temperatura y radiación incidente promedio durante el primer (Per1) y segundo (Per2) período, para los genotipos DM48 and A7409.	18
Cuadro 2.2. Índice de área foliar (IAF) y radiación interceptada (RI), medidas inmediatamente después de aplicar la primera (T1) y segunda (T2) remoción de folíolos, y tasa de crecimiento de cultivo (TCC) durante el primer (Per1) y el segundo (Per2) período y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) durante Per1, para los genotipos DM48 y A7409 y tres niveles de remoción de folíolos.	20
Cuadro 2.3. Materia seca acumulada en vainas, hojas y tallos durante el principal período de iniciación de vainas (PII), para los genotipos DM48 y A7409, sujetos a tres niveles de remoción de folíolos.	22
Cuadro 2.4. Coeficientes de partición a vainas, hojas y tallos durante el período de iniciación de vainas, para los genotipos DM48 y A7409, sometidos a tres niveles de remoción de folíolos.	23
Cuadro 2.5. Número de vainas iniciadas (VaIn) y abscisionadas (VaAb) en el primer y segundo ciclo, vainas totales iniciadas, abscisionadas, y a madurez para los genotipos DM48 y A7409 y tres niveles de remoción de folíolos.	24
Cuadro 2.6. Nudos totales, del tallo principal (NTp), ramificaciones (NRam), relación NRam/NTp, vainas del tallo principal (VaTp), de las ramificaciones (VaRam) y relación VaRam/VaTp a madurez para los genotipos DM48 y A7409 y tres niveles de reducción de área foliar.	28
Cuadro 2.7. Número (n°) potencial de semillas por vaina, semillas desarrolladas por vaina, aborto de semillas, n° de semillas y peso unitario de la semilla, para los genotipos DM48 y A7409 y tres niveles de remoción de folíolos.	30
Cuadro 3.1. Índice de área foliar, radiación interceptada y coeficiente de extinción medidos inmediatamente después de aplicar la eliminación de folíolos en los genotipos DM48 y A7409 para baja (BD) y alta (AD) densidad y tres niveles remoción de folíolos (L) durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2).	44
Cuadro 3.2. Índice de área foliar, radiación interceptada y coeficiente de extinción medidos inmediatamente después de aplicar la eliminación de folíolos en los genotipos DM48 y A7409 para baja (BD) y alta (AD) densidad y dos niveles remoción de folíolos (L) durante la estación de crecimiento 2003/04 (Exp 3).	45
Cuadro 3.3. Tasa de crecimiento de cultivo durante el período de crecimiento de vainas para los genotipos DM48 y A7409 en baja (BD) y alta (AD) densidad de siembra y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04.	46
Cuadro 3.4. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y tasa de asimilación neta (TAN) promedio del período de crecimiento de vainas para los genotipos DM48 y A7409 en baja (BD) y alta (AD) densidad de siembra y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04.	47
Cuadro 3.5. Tasa fotosintética de folíolos en los estratos medio (A) y superior (B) de los canopeos para dos densidades de siembra (DS) y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos medida a los 45 y a los 66 DDE para los genotipos DM48 y A7409 en el Exp 2, respectivamente, y a los 52 DDE para el genotipo DM48 en el Exp 3.	48
Cuadro 3.6. Coeficientes de partición a vainas, hojas, ramificaciones y tallo principal para los genotipos (G) DM48 y A7409, en baja (BD) y alta (AD) densidad de siembra y tres niveles de remoción de folíolos (L), durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2).	50
Cuadro 3.7. Coeficientes de partición a vainas, hojas, ramificaciones y tallo principal para el genotipo (G) DM48, en baja (BD) y alta (AD) densidad de siembra y dos niveles de remoción de folíolos (L), durante la estación de crecimiento 2003/04 (Exp 3).	50
Cuadro 3.8. Número de vainas iniciadas en los genotipos de soja DM48 y A7409 para dos densidades de siembra (DS) y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las	

estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04.	54
Cuadro 3.9. Número de vainas abscionadas en los genotipos de soja DM48 y A7409 para dos densidades de siembra (DS) y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos (L) durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04.	55
Cuadro 3.10. Número (n°) de vainas totales, n° de vainas del tallo principal, n° de vainas de las ramificaciones, n° potencial de semillas por vainas, n° de semilla, peso unitario de semilla y rendimiento a madurez de cosecha para los genotipos de soja DM48 y A7409 en dos densidades de siembra y tres niveles de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2).	57
Cuadro 3.11. N° vainas (n°) de vainas totales, n° de vainas del tallo principal, n° de vainas de las ramificaciones, n° potencial de semillas por vainas, n° de semilla, peso unitario de semilla y rendimiento a madurez de cosecha para los genotipos de soja DM48 y A7409 en dos densidades de siembra y dos niveles de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2003/04 (Exp 3).	58
Cuadro 3.12. Número de: nudos en el tallo principal, nudos en las ramificaciones, ramificaciones, nudos totales y nudos reproductivos totales en los genotipos de soja DM48 y A7409 para dos densidades de siembra y tres niveles de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2).	60
Cuadro 3.13. Número de: nudos en el tallo principal, nudos en las ramificaciones, ramificaciones, nudos totales y nudos reproductivos totales en los genotipos de soja DM48 y A7409 para dos densidades de siembra y tres niveles de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2003/04 (Exp 3).	61
Cuadro 4.1. Índice de área foliar (IAF), radiación interceptada (RI) y tasa de crecimiento de cultivo (TCC) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) promedio para el período de crecimiento de las vainas del genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 4).	79
Cuadro 4.2. Índice de área foliar (IAF), radiación interceptada (RI) y tasa de crecimiento de cultivo (TCC) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) promedio para el período de crecimiento de las vainas del genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2008/09 (Exp 5).	79
Cuadro 4.3. Coeficientes de partición a vainas, hojas, ramificaciones y tallo principal para el genotipo DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 4).	81
Cuadro 4.4. Coeficientes de partición a vainas, hojas, ramificaciones y tallo principal para el genotipo DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2008/09 (Exp 5).	81
Cuadro 4.5. Número (n°) de nudos del tallo principal (NTp), n° de ramificaciones (Ram) y n° de nudos de las ramificaciones (NRam), y relación nudos de las ramificaciones/nudos del tallo principal (NRam/NTp), a los 59 días desde emergencia (DDE) y a madurez de cosecha, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 4).	86
Cuadro 4.6. Número (n°) de nudos del tallo principal (NTp), n° de ramificaciones (Ram) y n° de nudos de las ramificaciones (NRam), y relación nudos de las ramificaciones/nudos del tallo principal (NRam/NTp), a los 69 días desde emergencia (DDE) y a madurez de cosecha, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2008/09 (Exp 5).	86
Cuadro 4.7. Número (n°) de vainas iniciadas del tallo principal, de las ramificaciones y totales (tallo principal más ramificaciones) a los 59 días desde emergencia (DDE) y a madurez de cosecha, y vainas abscionadas (VaAb), para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 4).	87
Cuadro 4.8. Número (n°) de vainas iniciadas del tallo principal, de las ramificaciones y totales (tallo principal más ramificaciones) a los 69 días desde emergencia (DDE) y a madurez de cosecha y	

vainas abscionadas (VaAb), para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2008/09 (Exp 5).	88
Cuadro 4.9. Número (n°) potencial de semillas por vaina (Semp/Va), n° de semillas (desarrolladas) por vaina (Sem/Va), aborto de semillas, n° de semillas (Sem), peso unitario de semilla (PUS) y rendimiento (Rend), para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 4).	90
Cuadro 4.10. Número (n°) potencial se semillas por vaina (Semp/Va), n° de semillas (desarrolladas) por vaina (Sem/Va), aborto de semillas, n° de semillas (Sem), peso unitario de semilla (PUS) y rendimiento (Rend), para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2008/09 (Exp 5).	91
Cuadro 4.11. Diferencias en porcentaje del número de semillas (Sem) y del peso unitario de semillas (PUS) y el rendimiento (Rend), entre los tratamientos LR y el respectivo tratamiento control (NLR) para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).	97
Cuadro 5.1. Valores de la radiación fotosintéticamente activa corregida por la eficiencia cuántica (RFAc), radiación azul y la relación R/RL de las lámparas utilizadas en los distintos tratamientos de enriquecimiento lumínico del Exp 6.	102
Cuadro 5.2. Resultados del ANVA para las mediciones de radiación azul y relación R/RL medidos a los 20, 60 y 100 cm de altura a los 36, 45, 50, 53 y 57 DDE, para el genotipo DM4800, sometido a dos niveles de remoción de folíolos (L) y a cuatro niveles de enriquecimiento lumínico (ELum).	103
Cuadro 5.3. Análisis de la varianza para el n° de: nudos del tallo principal (NTp), nudos reproductivos del tallo principal (NTpRep), ramificaciones (RAM), nudos de las ramificaciones (NRam), nudos reproductivos de las ramificaciones (NRamRep), vainas del TP por nudo reproductivo del tallo principal (VaTp/NTpRep), vainas de las ramificaciones por nudo reproductivo de las ramificaciones (VaRam/NRamRep), vainas del TP (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (VaTp + VaRam), para el estrato 0-40.	103
Cuadro 5.4. Análisis de la varianza para el n° de: nudos del tallo principal (NTp), nudos reproductivos del tallo principal (NTpRep), ramificaciones (RAM), nudos de las ramificaciones (NRam), nudos reproductivos de las ramificaciones (NRamRep), vainas del TP por nudo reproductivo del tallo principal (VaTp/NTpRep), vainas de las ramificaciones por nudo reproductivo de las ramificaciones (VaRam/NRamRep), vainas del TP (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (VaTp + VaRam), para el estrato 40-80.	103
Cuadro 5.5. Análisis de la varianza para el n° de: nudos del tallo principal (NTp), nudos reproductivos del tallo principal (NTpRep), ramificaciones (RAM), nudos de las ramificaciones (NRam), nudos reproductivos de las ramificaciones (NRamRep), vainas del TP por nudo reproductivo del tallo principal (VaTp/NTpRep), vainas de las ramificaciones por nudo reproductivo de las ramificaciones (VaRam/NRamRep), vainas del TP (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (VaTp + VaRam), para el estrato +80.	104
Cuadro 5.6. Valores promedio para el n° de: nudos del tallo principal (NTp), nudos reproductivos del tallo principal (NTpRep), ramificaciones (RAM), nudos de las ramificaciones (NRam), nudos reproductivos de las ramificaciones (NRamRep), vainas del TP por nudo reproductivo del tallo principal (VaTp/NTpRep), vainas de las ramificaciones por nudo reproductivo de las ramificaciones (VaRam/NRamRep), vainas del TP (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (VaTp + VaRam) para el genotipo DM4800, sometido a dos niveles de reducción de área foliar y cuatro tratamientos de enriquecimiento lumínico, en estrato 0-40.	104
Cuadro 5.7. Valores promedio para el n° de: nudos del tallo principal (NTp), nudos reproductivos del tallo principal (NTpRep), ramificaciones (RAM), nudos de las ramificaciones (NRam), nudos reproductivos de las ramificaciones (NRamRep), vainas del TP por nudo reproductivo del tallo principal (VaTp/NTpRep), vainas de las ramificaciones por nudo reproductivo de las ramificaciones (VaRam/NRamRep), vainas del TP (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (VaTp + VaRam), para el genotipo DM4800, sometido a dos niveles de reducción de área foliar y	

cuatro tratamientos de enriquecimiento lumínico, en el estrato 40-80.	105
Cuadro 5.8. Radiación transmitida, radiación fotosintéticamente activa corregida por la eficiencia cuántica de la longitud de onda, relación R/RL y radiación azul de los filtros utilizados en el experimento realizado durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 7).	109
Cuadro 5.9. Radiación transmitida, radiación fotosintéticamente activa corregida por la eficiencia cuántica de la longitud de onda, relación R/RL y radiación azul de los filtros utilizados en el experimento realizado durante la estación de crecimiento 2007/08 (Exp 8).	109
Cuadro 5.10. Número (n°) de: nudos del tallo principal (Tp), ramificaciones (Ram), nudos de las ramificaciones (NRam), vainas del tallo principal (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (tallo principal más ramificaciones) a madurez de cosecha para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de filtrado de la radiación durante las estación de crecimiento 2006/07 (Exp 7).	111
Cuadro 5. 11. Número (n°) de: nudos del tallo principal (Tp), de las ramificaciones (Ram), vainas del tallo principal (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (tallo principal más ramificaciones) a madurez de cosecha para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de filtrado de la radiación durante las estación de crecimiento 2008/09 (Exp 8).	111
Cuadro 5.12. Coeficientes de determinación y significancia del análisis de regresión entre el número de nudos de las ramificaciones y la relación R/RL, la radiación azul, y el índice R/RL*Azul para el Exp 7 y el Exp 8.	113
Cuadro 5.13. Análisis de la varianza para el n° de: vainas del TP (VaTp), vainas del TP por nudo del tallo principal (VaTp/NTp), ramificaciones (Ram), nudos de las ramificaciones (NRam), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas de las ramificaciones por nudo de las ramificaciones (VaRam/NRam).	117
Cuadro 5.14. Número (n°) de: vainas del tallo principal (VaTp), vainas por nudo del tallo principal (VaTp/NTp), de ramificaciones (Ram), nudos de las ramificaciones (NRam), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas por nudo de las ramificaciones (VaRam/NRam) para el genotipo de soja DM4800 sometido a cinco niveles de filtrado y dos niveles de remoción de folíolos.	118

INDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1. Evolución del índice de área foliar (IAF) en función de los días desde emergencia (DDE) para los genotipos DM48 (A) y A7409 (B), sometidos a tres niveles de remoción de folíolos laterales: ninguno (L0), uno (L1) o dos (L2). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente. Los puntos representan las medias \pm EE de tres repeticiones. Las flechas indican plena floración (R2), inicio de crecimiento de semilla (R5), inicio de madurez (R7), primera (T1), y segunda (T2) eliminación de folíolos. 19
- Figura 2.2. Relación entre la tasa de crecimiento relativa de las hojas (TCR_{hojas}) y el índice de área foliar (IAF) durante el período 1, para los genotipos DM48 (símbolos vacíos) y A7409 (símbolos llenos). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente, de acuerdo a lo descrito en la Figura 2.1. 20
- Figura 2.3. Radiación interceptada en función del índice de área foliar (IAF) para los genotipos DM48 (símbolos vacíos) y A7409 (símbolos llenos). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente, de acuerdo a lo descrito en la Figura 2.1. Los valores de IAF y de radiación interceptada son promedio de tres repeticiones. 21
- Figura 2.4. Evolución del número de vainas en el genotipo DM48 (A) y A7409 (B) sometidos a tres niveles de remoción de folíolos, según la cantidad de folíolos laterales eliminados: ninguno (L0), uno (L1) o dos (L2). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente. Los puntos representan las medias \pm EE de tres repeticiones. Las flechas indican la fecha para plena floración (R2), inicio de crecimiento de semillas (R5), madurez fisiológica (R7), plena madurez (R8), e inicio del crecimiento lineal de las semillas (ICLS). 25
- Figura 2.5. Número de vainas iniciadas en el primer período de iniciación (PI1) en función del índice de área foliar promedio durante el período, para los genotipos DM48 (símbolos vacíos) y A7409 (símbolos llenos). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente, de acuerdo a lo descrito en la Figura 1. Cada punto es el promedio de tres repeticiones. 26
- Figura 2.6. Relación entre el porcentaje de aborto de semillas y el índice de área foliar (IAF) medido después de la segunda eliminación de folíolos para los genotipos DM48 (símbolos vacíos) y A7409 (símbolos llenos). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente, de acuerdo a lo descrito en la Figura 1. Cada punto es el promedio de tres repeticiones. 29
- Figura 2.7. Relación entre el porcentaje de vainas abscionadas y la tasa de crecimiento de semillas por unidad de área foliar durante el principal periodo de abscisión para los genotipos DM48 (símbolos vacíos) y A7409 (símbolos llenos). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente, de acuerdo a lo descrito en la Figura 1. Los puntos representan las medias \pm ES de tres repeticiones. 34
- Figura 3.1. Relación entre el porcentaje de radiación incidente medida en el estrato medio respecto del estrato superior y el porcentaje de la fotosíntesis medida en el estrato medio respecto del estrato superior, para los genotipos DM48 y A7409 en baja (BD) y alta (AD) densidad, y tres niveles remoción de folíolos, durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2). La radiación incidente por encima de los canopeos se consideró como la radiación incidente del estrato superior. 49
- Figura 3.2. Evolución de la relación rojo/rojo lejano (R/RL, 650-670/720-740) en el estrato medio del canopeo para los genotipos DM48 y A7409 en dos densidades de siembra y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04. 52
- Figura 3.3. Relación entre la radiación interceptada y la relación rojo/rojo lejano (R/RL, 650-670/720-740) medida en el estrato medio del canopeo para los genotipos de soja DM48 y A7409 en tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04. Las mediciones fueron realizadas a los 43 y 42 DDE para DM48, y a los 63 y 62 DDE para A7409 en el Exp 2 y Exp 3, respectivamente. 53
- Figura 3.4. Relación entre el número de vainas a madurez de cosecha y el número de vainas de las ramificaciones para los genotipos DM48 y A7409 en baja densidad de siembra y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y

- 2003/04. Cada punto es el valor de una parcela (repetición). 56
- Figura 3.5. Relación entre el cociente del número de [nudos de las ramificaciones/nudos del tallo principal] y el cociente de la materia seca acumulada en [ramificaciones/tallo principal] en madurez de cosecha para los genotipos de soja DM48 y A7409 en baja densidad y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de reducción de área foliar durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04. Los valores utilizados para calcular el cociente son promedio de cuatro (Exp 2) o tres (Exp 3) repeticiones. 62
- Figura 3.6. Relación entre el rendimiento y el número de vainas a madurez de cosecha para los genotipos de soja DM48 y A7409 en baja (BD) y alta densidad (AD) y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04, respectivamente. Los valores de rendimiento y del nro. de vainas son el promedio de cuatro (Exp 2) o tres (Exp 3) repeticiones. 63
- Figura 3.7. Relación entre el nro. de vainas a madurez de cosecha y la relación rojo/rojo lejano (R/RL, 650-670/720-740) del período de crecimiento de las vainas medida en el estrato medio del canopeo para los genotipos de soja DM48 y A7409 en baja densidad y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04, respectivamente. Los valores del nro. de vainas son el promedio de cuatro (Exp 2) o tres (Exp 3) repeticiones. 64
- Figura 3.8. Relación entre el número de nudos de las ramificaciones y la relación R/RL (650-670/720-740) medida en el estrato medio del canopeo durante el período del crecimiento de las vainas para los genotipos de soja DM48 y A7409 en baja densidad de siembra y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04, respectivamente. 65
- Figura 3.9. Relación entre el porcentaje de abscisión de vainas y la relación R/RL (650-670/720-740), medida en el estrato medio del canopeo alrededor de R5, en baja densidad de siembra, para los genotipos de soja DM48 y A7409 y tres niveles de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2); y el genotipo de soja DM48 y dos niveles de reducción de área foliar durante la estación de crecimiento 2003/04 (Exp 3). 68
- Figura 4.1. Evolución del IAF para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5). Las flechas indican la fecha en que se eliminaron folíolos. Los puntos representan las medias \pm ES de tres repeticiones. 76
- Figura 4.2. Evolución de la radiación interceptada del genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante el período de crecimiento de las vainas, para el Exp 4 (panel superior) y el Exp 5 (panel inferior). Las flechas indican la fecha en que se eliminaron folíolos. Los puntos representan las medias \pm ES de tres repeticiones. 77
- Figura 4.3. Relación entre la radiación interceptada (RI) y la tasa de asimilación neta (TAN) promedio del período de crecimiento de vainas, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5). 80
- Figura 4.4. Evolución de la relación R/RL (650-670/720-740 nm). Cada punto es el promedio de seis mediciones, tomadas en distintas posiciones dentro del canopeo: a los 20, 40 y 60 cm de altura y dos ubicaciones por cada altura: en la mitad del entresurco y entre dos plantas dentro del surco, para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5). Las barras verticales indican el error estandar. 83
- Figura 4.5. Evolución radiación Azul (400-500 nm) expresada como el porcentaje de la máxima radiación medida por encima de los canopeos. Cada punto es el promedio de seis mediciones, tomadas en distintas posiciones dentro del canopeo: a los 20, 40 y 60 cm de altura y dos ubicaciones por cada altura: en la mitad del entresurco y entre dos plantas dentro del surco, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5). Las barras verticales indican el error

estándar.	84
Figura 4.6. Relación entre el número (n°) máximo de vainas iniciadas en las ramificaciones y el n° de vainas en las ramificaciones a madurez de cosecha, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 2006/07) y 2008/09 (Exp 08/09).	89
Figura 4.7. Relación entre el número (n°) de nudos reproductivos de las ramificaciones y el n° de vainas iniciadas de las ramificaciones para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).	89
Figura 4.8. Relación entre las vainas iniciadas en las ramificaciones y la relación R/RL promedio durante el período de crecimiento de vainas para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).	92
Figura 4.9. Relación entre las vainas iniciadas en las ramificaciones y la intensidad de radiación azul (medida como porcentaje del máximo incidente sobre los canopeos) promedio durante el período de crecimiento de vainas, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).	93
Figura 4.10. Relación entre el número (n°) de vainas a madurez de cosecha y la tasa de crecimiento de cultivo (TCC) durante el período de crecimiento de vainas para el genotipo DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).	94
Figura 5.1. Fotografías de los paneles con lámparas de los tratamientos +R (A), +V (B), +A (C) y +RL (D), instaladas en los entresurcos de las parcelas del experimento.	101
Figura 5.2. Imagen de un filtro y estructura de soporte en una parcela del experimento realizado en la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 7).	108
Figura 5.3. Imágenes de los tratamientos -R (filtro radiación rojo, A), -RL (filtro radiación rojo lejano, B), -N (filtro neutro, C) y -A (filtro radiación azul, D), para el experimento realizado durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 7).	110
Figura 5.4. Relación entre el número de nudos de las ramificaciones y el número de vainas de las ramificaciones para los tratamientos realizados en el Exp 7 y el Exp 8.	112
Figura 5.5. Relación entre el índice R/RL*radiación azul y el número de nudos de las ramificaciones para los tratamientos del Exp 7 y el Exp 8. Los valores del índice R/RL* radiación azul son el producto de la relación R/RL y la radiación azul ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) medidos a los 35 DDE para el Exp 7, y el producto valor promedio de la relación R/RL y la radiación azul ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) medidos a los 37, 41, 45, 48, 52 y 55 DDE.	113
Figura 5.6. Espectro de radiación para el sol y los filtros rojo (-R), rojo lejano (-RL), azul (-A), (Trans) y plástico negro (Negro) utilizados en el Exp 9.	115
Figura 5.7. Imagen del tratamiento -RL (filtro radiación rojo lejano, A), -R (filtro radiación rojo, B), Negro (filtro total, C), Trans (filtro transparente, D), y - A (filtro radiación azul, E) que cubrían los nudos de las plantas en el experimento realizado durante la estación de crecimiento 2007/08.	115
Figura 5.8. Imagen de un filtro transparente, colocado sobre un nudo del tallo principal de una planta de soja.	116
Figura 5.9. Imagen de un sector (bloque) del experimento donde puede observarse los conos de los distintos tratamientos instalados sobre los nudos del tallo principal.	117
Figura 6.1. Cambios en la sensibilidad relativa a los estímulos fotomorfogénicos (línea roja) y a los fotoasimilados (línea verde) de las estructuras reproductivas entre floración y madurez fisiológica en un canopeo de soja. En el eje de las abscisas se indica R2 (plena floración), R5 (inicio del crecimiento de semillas), R6 (máximo tamaño de semillas) y R7 (madurez fisiológica) según Fehr y Caviness (1977). Las líneas en azul señalan los períodos donde se desarrollan los procesos de iniciación de vainas (1), abscisión de vainas (2), aborto de semillas (3) y crecimiento lineal de semillas (4).	125
Figura 6.2. Evolución diaria de la radiación fotosintética (PAR), azul, rojo y rojo lejano en el genotipo NA5909 sometidos a dos tratamientos de eliminación de folíolos: ningún folíolo (L0) y tres	

folíolos (L3) durante la campaña 2011/12.

128

Figura 6.3. Imagen de una planta de soja creciendo bajo una lámpara compuesta por leds rojo (660 nm, círculo central), azul (465 nm, círculo medio) y rojo lejano (740 nm, círculo periférico) de alta potencia.

129

ABREVIATURAS UTILIZADAS

Abreviatura	Significado
A	azul
ANVA	análisis de la varianza
DDE	días desde emergencia
est rep	estructuras reproductivas
Exp	experimento
Fl.NRep ⁻¹	flores por nudo reproductivo
FNC	fotosíntesis neta del canopeo
G	genotipo
H	hipótesis
IAF	índice de área foliar
LN	luz natural
N	neutro
NRam	nudos de las ramificaciones
NRamRep	nudos reproductivos de las ramificaciones
NRep	nudos reproductivos
ns	no significativa/o
NTp	nudos del tallo principal
NTpRep	nudos reproductivos del tallo principal
O	objetivo
Ovul.Va ⁻¹	óvulos por vaina
PA	papel aluminio
PN	pintado de negro
PUS	peso unitario de semilla
R	rojo
RA	reducción de área foliar
Ram	ramificaciones
Rend	rendimiento
Rep	reproductivo
RFA	radiación fotosínteticamente activa
RI	radiación interceptada
RL	rojo lejano
Sem	semillas
Sem.Va ⁻¹	semillas (desarrolladas) por vaina
SemP.Va ⁻¹	semilla potencial (ovulos) por vaina
SOM	sombreo
TAN	tasa de asimilación neta
TCC	tasa de crecimiento de cultivo
TCC _{min}	tasa de crecimiento de cultivo mínima
Tp	tallo principal
V	verde
Va	vainas
Va.NRep ⁻¹	vainas desarrolladas por nudo reproductivos
VaAb	vainas abscionadas
VaIn.NRep ⁻¹	vainas iniciadas por nudo reproductivo
VaRam	vainas de las ramificaciones
VaRam.NRam ⁻¹	vainas de las Ram por nudo de las ramificaciones
VaRam.NRamRep ⁻¹	vainas de las Ram por nudo reproductivo de las Ram
VaRam.NRamRep ⁻¹	vainas de las Ram por nudo reproductivo de las Ram
VaTp	vainas del tallo principal
VaTp.NTp ⁻¹	vainas del Tp por nudo del Tp
VaTp.NTpRep ⁻¹	vainas del Tp por nudo reproductivo del Tp

Resumen

Regulación fotomorfogénica del número de estructuras reproductivas en canopeos de soja

El rendimiento del cultivo de la soja está fuertemente asociado al n° de estructuras reproductivas (vainas y semillas) por unidad de superficie. Estos componentes presentan importantes variaciones según las condiciones de cultivo. El modelo predominante propone que el n° de estructuras reproductivas está directamente asociado a la tasa de crecimiento de cultivo (TCC) entre la floración y el inicio del crecimiento de las semillas. Sin embargo, existen evidencias de que dicha asociación se vuelve débil o nula para valores altos de TCC. El n° de estructuras reproductivas es el resultado de múltiples procesos que tienen diferentes requerimientos de asimilados y que además son sensibles a la regulación fotomorfogénica. Las distintas longitudes de onda con efecto fotomorfogénico son señales fuertes que regulan el desarrollo de las plantas. En esta tesis se puso a prueba la hipótesis de que el n° de estructuras reproductivas en un cultivo de soja, en condiciones de crecimiento no limitantes, está regulado fotomorfogénicamente. Para ello se utilizaron dos aproximaciones experimentales. En la primera aproximación se removieron folíolos (todos, dos, uno o ninguno) de todas las hojas expandidas, en diferentes momentos, a partir de floración hasta el inicio del crecimiento de las semillas. La remoción de folíolos en floración redujo el índice de área foliar y la radiación interceptada, sin afectar la tasa de crecimiento de cultivo en algunos casos, ya que las reducciones del índice de área foliar y la radiación interceptada fueron compensadas por el incremento de la actividad fotosintética de las hojas remanentes y de las nuevas hojas desarrolladas. Sin embargo, la remoción de folíolos indujo incrementos significativos en el n° de estructuras reproductivas. Este incremento fue principalmente consecuencia del aumento en el n° de nudos de las ramificaciones. La eliminación de folíolos modificó la composición espectral de la radiación en el interior del canopeo, aumentando la relación rojo/rojo lejano y la intensidad de radiación azul, y ambas variables estuvieron directamente asociadas con los incrementos en el n° de nudos de las ramificaciones y en el n° de vainas de las ramificaciones. En la segunda aproximación experimental se aumentaron o redujeron los niveles de las distintas longitudes de onda con efectos fotomorfogénicos en el interior del canopeo, utilizando lámparas y filtros. En estos experimentos el n° de nudos de las ramificaciones también estuvo directamente asociado a los cambios en la relación rojo/rojo lejano y a los niveles de radiación azul. Esta tesis presenta evidencias experimentales que señalan la existencia de un componente fotomorfogénico capaz de regular el potencial de rendimiento en el cultivo de soja, a través de su efecto sobre los componentes numéricos del mismo. Asimismo, el conjunto de los resultados obtenidos sugieren que es necesario reevaluar el concepto de que el n° de estructuras reproductivas en cultivos de soja está limitado solamente por la disponibilidad de asimilados. Al respecto se propone un nuevo marco conceptual para explicar la regulación del n° de estructuras reproductivas en canopeos de soja que incluye a la radiación fotomorfogénica.

Palabras clave: soja, componentes del rendimiento, tasa de crecimiento de cultivo, radiación fotomorfogénica

Abstract

Photomorphogenic regulation of the reproductive structures number in soybean canopies

Seed yield in soybean crops is highly associated with changes in reproductive structures number (pods and seeds) per unit area. These components vary greatly depending on crop condition. The prevailing model relates variations in the number of reproductive structures to crop growth rate between flowering and beginning seed. However, this association became weak or null at high crop growth rates. The determination of the final number of reproductive structures depends on several processes, each one having its own assimilate requirements. Also these processes may be affected by photomorphogenic light signals. Photomorphogenic radiations are strong environmental cues that regulate plant development and operate all along the crop ontogeny. The hypothesis tested in this thesis was that the number of reproductive structures in a soybean crop, growing in non-limiting conditions, is regulated by photomorphogenic radiation. Two experimental approaches were used to test the hypothesis. First, leaflet was removed from all expanded leaf at different times after flowering until beginning seed. Leaflet removal treatment reduced leaf area index and light interception but did not affect crop growth rate in some cases. However, leaflet removal significantly increased the number of pods due to an increase in the branch reproductive node number. Leaflet removal produced the enrichment in the red/far red ratio and blue radiation inside the canopy, and both variables were related with the increase in branch node number and pod branch number. In the second approach, photomorphogenic radiation in the canopies was modified using lamps or filters to selectively increase or reduce the red/far red ratio and blue light radiation. These experiments also provide evidence that the increase in the branch node number and pod branch number were directly associated to the increase of the R/FR ratio and blue light radiation inside the canopies. The main contribution of this thesis was the experimental proof that yield potential in soybean crops can be affected by photomorphogenic radiation through its effect on numerical components of yield. Additionally, these results indicate that the assumption that grain yield in soybean is only source limited must be revised. A new conceptual frame is proposed to explain the regulation of the number of reproductive structures in soybean canopies that include the participation of the photomorphogenic radiation.

Keywords: soybean, yield components, crop growth rate, photomorphogenic radiation.

CAPITULO 1

Introducción General

1.1. Exposición del problema y revisión de antecedentes

1.1.1. Introducción

La soja es el cultivo más importante de la República Argentina, y da sustento a su principal agroindustria. Durante el período 2000/01 - 2011/12, la producción total de soja en el país superó los 50 millones de toneladas en la campaña 2009/10. El principal componente de este incremento fue el aumento de la superficie sembrada (70 % respecto la campaña 2000/01), siendo el aumento debido a la productividad por unidad de superficie muy inferior (14 % respecto la campaña 2000/01). El mejoramiento genético, la adopción de nuevas prácticas agronómicas y la interacción entre ambos son los responsables del incremento de la productividad por unidad de superficie (Specht y Williams, 1984). En Argentina, el aporte del mejoramiento genético fue estimado en $0,46 \text{ \%}\cdot\text{año}^{-1}$, para el período 1982-2000 (Santos et al., 2006). Dicho incremento fue alcanzado utilizando el rendimiento per se como el principal parámetro de selección.

El componente más asociado con el rendimiento en el cultivo de la soja es el número (n°) de semillas por unidad de superficie (Sem). El n° de semillas está a su vez estrechamente asociado al n° de vainas ($n^\circ \text{ Va}$) ya que el n° de semilla por vaina ($\text{Sem}\cdot\text{Va}^{-1}$) está genéticamente determinado y exhibe escasa variación (Board y Harville, 1998). Debido a su impacto sobre el rendimiento, el control del n° estructuras reproductivas ha sido objeto de muchos estudios (ver punto 1.3, abajo). Sin embargo, muchas de las investigaciones han considerado parcialmente los componentes del n° de estructuras reproductivas o han utilizado modelos sobresimplificados de los factores que participan en su regulación, limitando el conocimiento que se tiene sobre la fisiología de estos componentes.

Establecer un adecuado marco conceptual permitirá mejorar la comprensión de los mecanismos fisiológicos involucrados en la regulación del n° estructuras reproductivas en canopeos de soja. A su vez, una comprensión más profunda de los mecanismos fisiológicos involucrados en la determinación del n° de estructuras reproductivas permitirá su utilización como carácter de selección en programas de mejoramiento, en vez del rendimiento, o en el diseño de prácticas de manejo más productivas.

1.1.2. Los componentes numéricos del rendimiento en el cultivo de la soja

Los componentes numéricos del rendimiento (expresados por unidad de superficie del cultivo) se generan secuencialmente, en un período de tiempo que transcurre desde la emergencia hasta una o dos semanas después del inicio del crecimiento de las semillas o estadio R5¹ (Board y Tan, 1995; Egli, 1998). Durante dicho período ocurren diferentes procesos que dan origen a los siguientes componentes numéricos:

- i) n° de nudos del tallo principal (NTp),
- ii) n° de ramificaciones (Ram),
- iii) n° de nudos por ramificación (NRam),
- iv) n° de nudos reproductivos (NRep),
- v) n° de flores por nudo reproductivo ($\text{Fl}\cdot\text{NRep}^{-1}$),
- vi) n° de vainas iniciadas por nudo reproductivo ($\text{VaIn}\cdot\text{NRep}^{-1}$),
- vii) n° de vainas (desarrolladas) por nudo reproductivo ($\text{Va}\cdot\text{NRep}^{-1}$),

¹ según Fehr & Caviness, 1977: R1 (comienzo de floración), R2 (plena floración), R3 (inicio de fructificación), R4 (plena fructificación), R5 (inicio de crecimiento de semilla), R6 (máximo tamaño de semilla), R7 (inicio de madurez fisiológica) y R8 (inicio de madurez de cosecha).

- viii) n° potencial de semillas por vaina ($SemP.Va^{-1}$) y
- ix) n° de semillas (desarrolladas) por vaina ($Sem.Va^{-1}$)

El período en que se determinan estos componentes abarca tanto la etapa vegetativa como la reproductiva. El estadio R1 (aparición de la primera flor) se toma como el fin de la etapa vegetativa e inicio de la etapa reproductiva. Aunque la visualización de una flor se considera agrónomicamente como el inicio de la etapa reproductiva, el proceso de transformación de los meristemas comienza mucho antes de R1 (Carlson y Lersten, 2004). Los componentes i, ii, iii, iv y v, comienzan a generarse durante la etapa vegetativa y se completan en la etapa reproductiva. En cambio, los componentes vi, vii, viii y ix se desarrollan desde R1 en adelante.

A nivel del cultivo, el uso más frecuente de los componentes descriptos es a través de componentes compuestos (que abarcan dos o más componentes específicos). De esta manera, los componentes numéricos compuestos más utilizados son el n° de nudos de las ramificaciones (producto de los componentes ii y iii), el n° de vainas (Va), producto de los componentes iv y vii), o el n° de semillas (Sem, producto de los componentes iv, vii y ix). Los componentes también se pueden utilizar directamente en el cálculo de índices de eficiencias parciales. Así, el cociente entre el componente iv y el n° de nudos totales indica la proporción de nudos que se transforman en reproductivos. El cociente entre el componente vi y el componente v indica la proporción de flores que se transforman en vainas. El componente v generalmente se considera no limitante para el rendimiento, ya que la planta de soja produce un n° elevado de flores. Sin embargo un porcentaje bajo de las mismas llegan a convertirse en vainas maduras con semillas (20 al 60 %). La causa de esto no está relacionada con la viabilidad del polen o la falta de fertilización, ya que la gran mayoría de las flores que abortan están fecundadas y poseen embriones con 10 a 100 células (Abernethy et al. 1977), por lo que morfológicamente estas estructuras son vainas en etapas tempranas de su desarrollo. De esta manera, los procesos que regulan la transformación del componente vi al vii serían determinantes del n° vainas que llegan a cosecha. El componente viii está condicionado genéticamente, y por lo tanto fuertemente asociado con el genotipo. Para el resto de los componentes, además del genotipo, el ambiente tiene una influencia importante en su determinación.

Según Board y Tan (1995), el n° de estructuras reproductivas se define durante el período comprendido entre R1 y algunos días después de R5, por lo que este período es considerado como “crítico” en la determinación del rendimiento. Además, durante dicho período se desarrollan componentes que involucran vainas y semillas, por lo que los factores ambientales pueden producir efectos directos sobre las estructuras reproductivas. Por otro lado, el n° de estructuras reproductivas es en gran parte consecuencia del balance entre el n° de vainas iniciadas y el n° de vainas abscionadas. Sin embargo, son escasos los trabajos que han abordado el estudio detallado de dichos procesos y su impacto en el rendimiento. Por este motivo, los componentes vi al ix, así como las eficiencias parciales relacionadas con los mismos, serán motivo de un análisis más detallado en esta tesis.

1.1.3. La tasa de crecimiento de cultivo y el número de estructuras reproductivas

Se han informado variaciones en el n° estructuras reproductivas por efecto del fotoperíodo (Guiamet y Nakayama, 1984; Morandi et al., 1988; Kantolic y Slafer, 2001), el estrés hídrico (Andriani et al., 1991), la temperatura (Gibson y Mullins, 1996), la disponibilidad de nitrógeno (Brededan et al., 1978) y la radiación solar (Jiang y Egli, 1995; Board y Tan, 1995). Esta última es particularmente importante por su relación directa con la fotosíntesis neta del canopeo (FNC). Sin embargo, medir la FNC es difícil

por lo que frecuentemente se utiliza la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) como estimador de la misma (Egli y Zen-wen, 1991; Board y Harville, 1994). La TCC es función del índice de área foliar (IAF) y la tasa de asimilación neta (TAN). Shibles y Weber (1965) establecieron que cuando se alcanza un IAF suficiente para interceptar el 95 % de la radiación incidente (RI), la TCC alcanza niveles máximos. En canopeos de soja, esto ocurre generalmente con valores de IAF mayores a 3. En este contexto, disminuciones de IAF por debajo del valor necesario para interceptar el 95 % de la RI producirán disminuciones en la TCC. No obstante, las relaciones entre el IAF, la interceptación de la RI y la TCC pueden variar con la estructura del canopeo, a través de cambios en el coeficiente de extinción (Parvez et al., 1989) y/o en la TAN (Board, 2000; Quijano y Morandi, resultados no publicados).

Muchos de los estudios orientados a comprender la relación entre la FNC y el n° estructuras reproductivas en el cultivo se realizaron aplicando tratamientos de sombreado (Egli y Zhen-wen, 1991; Jiang y Egli, 1993; Jiang y Egli, 1995; Kokubun y Watanabe, 1983) o defoliaciones (Board y Harville, 1993; Board y Tan, 1995; Board y Harville, 1998). Los efectos de los tratamientos mencionados sobre los componentes numéricos del rendimiento se evaluaron en distintos momentos del desarrollo, pero principalmente durante el período crítico. Particularmente, Board y Tan (1995) aplicaron defoliaciones que abarcaban los períodos R1-R3, R1-R4, R1-R5 y R1-R6.5. Las defoliaciones consistieron en mantener un espacio de 12,5 cm en el medio del entresurco libre de hojas durante los períodos mencionados. Todos los tratamientos redujeron la interceptación de la radiación por debajo del 95 %, obteniéndose disminuciones significativas del n° vainas y del n° de semillas, respecto del testigo sin defoliar. En otros experimentos donde se redujo la RI mediante sombreado también se produjeron disminuciones del n° de vainas y del n° de semillas (Egli y Zhen-wen, 1991; Jiang y Egli, 1993; Jiang y Egli, 1995; Board et al., 1995; Kokubun y Watanabe, 1983). Tomados en conjunto, los experimentos de sombreado mostraron que reducciones en la RI del 30 % produjeron efectos cuando se impusieron por períodos prolongados (> 30 d). Por el contrario, porcentajes de sombreado del 60 % produjeron efectos siempre, aún en períodos cortos (10 días). Las disminuciones del n° vainas, referidas anteriormente, estuvieron frecuentemente asociadas a las disminuciones de alguno de los siguientes componentes: a) Ram (componente ii), b) NRam (componente iii), c) NRep (componente iv) y d) Va.NRep⁻¹ (componente vii). Para todos los estudios arriba citados, las disminuciones del n° de semillas estuvieron directamente asociadas a las disminuciones del n° de vainas, principalmente debido a la ausencia de variaciones en el n° de semilla.vaina⁻¹, (componente ix).

Board y Harville (1998) realizaron estudios para comparar la sensibilidad del n° de vainas, n° de semillas, n° de semillas por vaina y del peso unitario de las semillas (PUS) a cambios en la productividad de la fuente (estimada a través de la TCC) en diferentes momentos. Los tratamientos se repitieron durante dos años y consistieron en defoliaciones entre R1-R5 y entre R5-R7. Tomados en conjunto, los resultados de las defoliaciones realizadas durante el período R1-R5 redujeron el n° de semillas sin afectar el PUS mientras que, por el contrario, las defoliaciones efectuadas durante el período R5-R7 (llenado de semillas) redujeron el PUS sin afectar el n° de semillas.

Por otra parte, otros autores encontraron asociaciones lineales entre el n° de semillas y la TCC (R1-R5) (Egli, 1993; Egli y Zhen-wen, 1991; Jiang y Egli, 1995), lo que ha llevado a considerar que el n° de semillas en el cultivo de soja está generalmente limitado por la fuente (Egli, 1998). Como consecuencia de esta hipótesis, se estableció el paradigma de que cualquier incremento en la fotosíntesis del canopeo (estimado como TCC) durante el crecimiento reproductivo resultaría en un incremento del

rendimiento, principalmente a través del incremento del n° de semillas. Al respecto, Board y Harville (1994) hallaron que es necesario alcanzar TCC de $\approx 15 \text{ g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, entre R1 y R5, para lograr niveles máximos de n° vainas. Sin embargo, Quijano et al. (1998) observaron que si bien la relación lineal y directa entre la TCC (R2-R5) y el n° de semillas se manifestaba para un rango de TCC de 7,9 a $13,5 \text{ g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, con TCC de 13,8 a $19,7 \text{ g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ (diferentes entre sí, $P < 0,05$) el n° de semillas se mantuvo constante. Estos resultados demuestran que, con $\text{TCC} > 14 \text{ g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ no es la TCC el factor que limita el incremento en el n° de semillas, y sugieren la posibilidad de que, en esas condiciones, otro/s factor/es controlen el n° de semillas en canopeos de soja.

En otros experimentos, Mathew et al. (2000) obtuvieron un incremento en el n° vainas al separar las hileras adyacentes, mediante el uso de mallas metálicas colocadas en un ángulo de 45° desde la hilera central hacia las adyacentes, permitiendo un mayor ingreso de radiación a la hilera central. Estos autores concluyeron que el efecto observado fue causado por el incremento en la cantidad de luz recibida por las hojas de los estratos inferiores de la hilera central, y que esto aumentó la cantidad de asimilados disponibles para las estructuras reproductivas. Sin embargo, es importante aclarar que los autores no midieron el nivel de asimilados producidos, ni la partición de los mismos hacia las estructuras reproductivas, en los distintos tratamientos.

Los tratamientos aplicados en los trabajos de Mathew et al. (2000) no sólo alteraron la cantidad de radiación incidente sobre la hilera central, sino que también modificaron la calidad de la radiación recibida por la misma. La modificación en la calidad del ambiente lumínico no fue considerada por los autores, quienes atribuyeron los resultados obtenidos exclusivamente a cambios en la cantidad de radiación.

El hecho de que en muchos casos se haya determinado la existencia de una alta correlación entre el n° de semillas a la madurez y la TCC durante el período R2-R5 no significa necesariamente que esa asociación indique una relación causa-efecto para todas las condiciones de crecimiento de un cultivo. El n° de semillas es la resultante de distintos procesos que tienen que ver con la diferenciación, la abscisión y/o el aborto de estructuras vegetativas y reproductivas en distintas etapas de su desarrollo y otros factores, además de la TCC, también podrían estar involucrados en su regulación.

Por otro lado, parece lógico suponer que los procesos relacionados con la determinación del n° estructuras reproductivas, que ocurren durante el período R2-R5, requieran menores niveles de asimilados que aquellos que ocurren en el período posterior de crecimiento lineal de las semillas (R5-R7), período en el cual se produce una transferencia masiva de asimilados y nutrientes hacia las semillas.

En este contexto, es necesario tener presente que gran parte de la inferencia de limitación por fuente del establecimiento de las estructuras reproductivas en soja está basada en tratamientos de defoliación y sombreado donde la FNC se redujo significativamente, y las conclusiones obtenidas no deberían extrapolarse a situaciones donde la FNC no es afectada de manera significativa.

Los resultados presentados, y discutidos, en los párrafos precedentes sugieren que la determinación del n° estructuras reproductivas en un cultivo de soja es la resultante de varios procesos que pueden tener distinta sensibilidad a los factores endógenos y/o exógenos y no pueden ser explicados en su totalidad considerando a la TCC como la única variable que participa de su control.

1.1.4. La distribución espectral de la luz y el número de estructuras reproductivas

La distribución espectral de la luz es un estímulo ambiental que presenta variaciones importantes en el canopeo de un cultivo, y en los vegetales existen

evidencias de muchos procesos regulados por la calidad lumínica (Ballaré y Casal, 2000; Ballaré et al., 1995). Kasperbauer y Kaul (1996) plantearon que las plantas tienen mecanismos para “sensar” el ambiente en que crecen y adaptarse a las variaciones del mismo regulando la relación fuente-destino para favorecer su supervivencia, desde la germinación hasta la producción de la siguiente generación de semillas. Si bien existe una gran variedad de plantas adaptadas a diferentes ambientes, todas dependen de la intercepción de radiación para la producción de fotoasimilados. La calidad de la radiación (distribución espectral) puede funcionar como señal para que las plantas determinen anticipadamente si un ambiente lumínico les será desfavorable y modifiquen el crecimiento de sus destinos (Ballare et al., 1987; Ballare et al., 1990). Estas repuestas son “disparadas” por la reducción de la relación entre las longitudes de onda correspondientes al rojo (R, λ pico = 660 nm) y al rojo lejano (RL, λ pico = 730 nm) de la luz incidente, percibida a través del pigmento fitocromo (Smith, 1982; 1986). El cambio en la distribución espectral es consecuencia de la absorción preferencial del R por la clorofila, mientras que el RL es transmitido y/o reflejado casi totalmente por los tejidos verdes. En gramíneas, la disminución de la relación R/RL puede reducir el macollaje y aumentar el crecimiento de las vainas de las hojas (Casal et al., 1985). La percepción horizontal de la relación R/RL también puede redirigir el crecimiento del tallo (Novoplansky et al., 1990; Ballaré et al., 1992; López Pereira et al., 2006) y de las hojas (Maddonni et al., 2002) hacia espacios abiertos de los canopeos, donde la relación R/RL es más alta.

Además del R y el RL, otras radiaciones también pueden inducir cambios en el crecimiento de las plantas. El gradiente de luz azul (A, $400 \text{ nm} \geq \lambda \leq 500 \text{ nm}$), es percibido específicamente por flavoproteínas. Una de ellas, la fototropina, regula la mayoría de las respuestas fototrópicas, como el crecimiento diferencial de los lados iluminado y sombreado del tallo, que resulta en la curvatura del mismo hacia el espacio abierto del canopeo (Liscum & Briggs, 1995; Christie et al., 1998). Los criptocromos, otras flavoproteínas, están involucradas en la mayoría de las respuestas fotomorfogénicas inducidas por la luz A (Gyula, et al., 2003), como por ejemplo la inhibición de la elongación del tallo (Cosgrove, 1981).

Los cambios en el ambiente lumínico se ven exacerbados cuando plantas dispuestas en un cultivo generan un canopeo. Estos cambios alteran la cantidad y calidad de radiación que reciben las distintas partes de las plantas. Sattin et al. (1994) informaron variaciones importantes en los flujos de radiaciones vertical y horizontal en canopeos de especies cultivadas. Los flujos fueron medidos con un espectroradiómetro y un sensor remoto con corrector de coseno al que se le adaptó un tubo de plástico negro que limitaba el ángulo de incidencia de la luz a 15° . Los espectros relativos (normalizado respecto de la máxima tasa de fluencia para cada longitud de onda incidente) de los flujos vertical y horizontal fueron muy diferentes. En particular para la soja, el flujo vertical para un IAF = 0,81, mostró una importante disminución en las longitudes de onda mayores a 500 nm. Debido a esto, la relación R:A fue completamente alterada, en comparación con un cambio leve observado para la relación R/RL. Generalmente, la relación R/RL del flujo vertical no mostró descensos significativos hasta IAF = 1. Por el contrario, el flujo horizontal mostró una disminución muy temprana de la relación R/RL y una reducción intensa en la región de la RFA. A partir de IAF > 1, se observaron disminuciones en la relación R/RL del flujo vertical, y de RFA en ambos flujos. En un canopeo cerrado, la relación R/RL y la RFA pueden alcanzar valores tan bajos como del 10 % del valor observado arriba del canopeo. Los autores postularon que los dos flujos (i.e. vertical y horizontal) envían señales diferentes que la planta integra para producir cambios morfológicos y fisiológicos.

Heindl y Brun (1983) realizaron dos experimentos de suplementación lumínica en el campo, colocando estructuras con tubos fluorescentes que emitían luz blanca (+W) o roja (+R), a los costados de las hileras del cultivo para evaluar sus efectos sobre el establecimiento de las vainas. Los tratamientos +W, +R y luz natural (LN) se combinaron con tratamientos con (+SOM) o sin (-SOM) sombreado. En una mitad de las plantas se cubrieron con papel de aluminio los nudos 1 al 5 (Exp. 1) o 7 al 10 (Exp. 2), mientras que la otra mitad de los nudos permanecieron descubiertos. En el Exp. 2 se omitió el tratamiento +R. De esta manera, las estructuras reproductivas ubicadas en dichos nudos fueron sometidas a los diferentes regímenes lumínicos. Los tratamientos se mantuvieron durante un período de 3 semanas a partir de la floración. Los autores informaron que en el Exp. 1, +SOM incrementó la abscisión combinada de flores y vainas en los tratamientos +W y +R, pero no en LN; mientras que en el Exp. 2, +SOM incrementó la abscisión en ambos tratamientos (+W y LN). En el Exp. 1, la suplementación lumínica (+W -SOM y +R -SOM) incrementó el nº vainas por nudo respecto del tratamiento LN -SOM; mientras que en el Exp. 2 no hubo diferencias entre los tratamientos (+W -SOM vs. N -SOM). No se observaron variaciones en otros componentes numéricos (flores, Sem.Va^{-1} , y componentes relativos a las ramificaciones). Tampoco varió el PUS para los nudos evaluados. Los autores concluyeron que la respuesta a la luz fue fotomorfogénica, y que el sitio de percepción del estímulo lumínico estaba en las flores y las vainas y no en las hojas. Sin embargo, en función de los resultados obtenidos, los autores no pudieron explicar las diferencias entre los Exp 1 y 2, y tampoco es posible excluir totalmente la participación de las hojas en la percepción del estímulo, ya que las mismas también se vieron expuestas a los tratamientos de suplementación lumínica.

Otros experimentos relativos a los efectos de la radiación fotomorfogénica sobre los componentes numéricos fueron realizados durante la etapa vegetativa. Begonia et al. (1988) realizaron experimentos en parcelas de cinco surcos y 0,25 m de distancia entre surco, en los que evaluaron el efecto de filtros que establecían relaciones R/RL de 1,29 ó 0,41, aplicados a 10 plantas de alguno de los 3 surcos centrales seleccionadas al azar. Los filtros cubrían el meristema apical o los meristemas axilares de las plantas entre 2 y 6 semanas después de la emergencia. Cuando al meristema apical se le aplicó el filtro con relación R/RL = 0,41, el nº ram se redujo un 17 %, mientras que al aplicar el mismo filtro a los meristemas axilares la reducción fue de un 46 %. Al aplicar el filtro con relación R/RL = 1,29, tanto al meristema apical como a los axilares, el nº ram no se modificó. Si bien los autores no explican las diferencias observadas, es probable que, en el caso del filtro con relación R/RL = 0,41, el mayor efecto observado cuando el mismo se aplicó a los meristemas axilares respecto del meristema apical se haya debido a que las hojas absorbieron una cantidad adicional de luz R, reduciendo aún más la relación R/RL a nivel de los meristemas axilares. Por otro lado, para el caso del filtro con relación R/RL=1,29 (que no produjo respuesta), cuando el mismo fue aplicado al nudo apical, que por su ubicación percibe normalmente una alta relación R/RL (aprox. 1,1 - 1,2), la relación R/RL del tratamiento probablemente estuviera por encima del nivel de saturación de la respuesta, mientras que cuando se colocaron estos mismos filtros sobre los nudos axilares de plantas creciendo en un canopeo muy denso (surcos a 0,25 m), y por lo tanto muy empobrecido en R y enriquecido en RL, no se lograra el objetivo de aumentar la relación R/RL sobre los meristemas axilares.

Board (2000) investigó la relación entre la densidad de plantas (pls), los índices de crecimiento (IAF, TAN y TCC), la relación R/RL y el nº vainas. Utilizando tres densidades de siembra (baja: 8 pls.m⁻²; media: 14,5 pls.m⁻² y alta: 39 pls.m⁻²) observó que en densidades bajas, menores IAF se compensaban con aumentos de la TAN, y

viceversa para densidades altas, presentando la densidad media una situación intermedia. A consecuencia de esto, las TCC_{R2-R5} para las distintas densidades fueron equivalentes. Tampoco se observaron diferencias para n° de vainas entre las densidades. Board argumentó que la falta de variación en el n° vainas se debió a que se lograron TCC equivalentes. Esta explicación estaría en concordancia con la hipótesis prevaleciente (ver sección 1.1.3). En sus resultados se observa que las vainas originados en los nudos de las ramificaciones fueron los que compensaron las variaciones debidas a la densidad de plantas (i.e. la menor cantidad de nudos del tallo principal por unidad de superficie fue compensada por una mayor cantidad de nudos de las ramificaciones). Board (2000) atribuyó el mayor crecimiento de las ramificaciones al incremento de la eficiencia fotosintética (TAN) y a cambios en la relación R/RL (medida a nivel del tallo principal), que se produjeron entre la emergencia y R1. El autor sostuvo que las diferencias en la TAN y en la relación R/RL observadas entre las densidades antes de R1 explicaban el crecimiento de las ramificaciones ocurrido después de R1. Para eso Board (2000) asoció los resultados de su experimento a los resultados de otro experimento, realizado por Kasperbauer (1987) en condiciones controladas. En el mismo se evaluaron plantas de soja expuestas a pulsos de 5 min de R, RL o RL+R al final de un período fotosintético de 12 h durante 20 días consecutivos, a partir del estadio V1. En el trabajo se informó que se observó la iniciación de yemas axilares en las plantas que habían recibido un pulso final de R. Si bien los tratamientos “de final de día” estuvieron directamente relacionados con la iniciación de las yemas axilares, no es posible asociarlos con el crecimiento de dichas yemas, ya que el mismo no alcanzó a evaluarse por haber finalizado el experimento. También resulta difícil explicar, a partir de tratamientos “de final de día” realizados en condiciones controladas, las respuestas observadas en un canopeo.

En síntesis, si bien existen resultados experimentales que sugieren la participación de la radiación fotomorfogénica en la regulación del n° estructuras reproductivas en soja, los mismos son insuficientes dado que: i) son escasos los experimentos realizados en condiciones de campo, específicamente diseñados para evaluar los efectos de la radiación fotomorfogénica en canopeos de soja, ii) no está claramente establecido el sitio de percepción del estímulo fotomorfogénico (i.e. hojas, estructuras reproductivas o ambas), iii) en aquellos experimentos donde se evaluó la relación R/RL existen “baches” de conocimientos relacionados con sus efectos durante el período post-floración y/o sus efectos sobre componentes numéricos específicos, y iv) no se conocen los efectos de la radiación azul sobre los componentes numéricos del rendimiento.

Más importante aún, no existe un marco conceptual que permita integrar el rol de los asimilados y de la radiación fotomorfogénica en la regulación del n° estructuras reproductivas en canopeos de soja.

1.1.5. Nuevo marco conceptual de la regulación del número de estructuras reproductivas en canopeos de soja

Cuando se correlaciona la TCC_{R1-R5} con el n° de estructuras reproductivas se considera que las variaciones de la TCC_{R1-R5} se corresponden con variaciones en la disponibilidad de asimilados para las estructuras reproductivas. En ese supuesto, la TCC se utiliza como un estimador indirecto de la FNC (Egli y Zhen-wen, 1991). Sin embargo, es necesario tener presente que aunque las variables FNC, producción de fotoasimilados y TCC están directamente relacionadas entre sí, las mismas no son indicadores directos de los asimilados disponibles para las estructuras reproductivas. Esto es porque los asimilados que las estructuras reproductivas dispondrán para su

crecimiento son consecuencia de dos procesos bien diferenciados: i) la cantidad de asimilados producidos a nivel de la fuente (hojas), y ii) la proporción de esos asimilados que efectivamente podrán disponer los destinos reproductivos. Mientras que el primero está íntimamente relacionado con la TCC, el segundo depende en gran medida de la partición.

La partición hacia los destinos reproductivos en el período en el que se determinan el n° estructuras reproductivas es especialmente relevante en soja, ya que durante el mismo el crecimiento reproductivo se superpone casi completamente con el crecimiento vegetativo. Durante dicho período también se produce un aumento significativo del tamaño de las plantas, y el cultivo puede llegar a triplicar el peso seco total del inicio del período. Además son particularmente notables los cambios que se observan en la partición por efecto de la densidad y el espaciamento de siembra. Estos cambios se manifiestan principalmente en el crecimiento del área foliar y de las ramificaciones. En el caso de variedades indeterminadas (como las que serán utilizadas en este proyecto), y en función del tamaño del canopeo, durante el período R2-R5, el IAF puede incrementarse entre 0 % (canopeos cerrados², altas densidades de siembra, alto IAF) y 46 % (canopeos abiertos, bajas densidades de siembra, bajo IAF). El peso seco de las ramificaciones, por su parte, puede aumentar entre 10 % (canopeos cerrados, altas densidades de siembra, alto IAF) y 70 % (canopeos abiertos, bajas densidades de siembra, bajo IAF).

Los cambios en la partición también podrían estar relacionados con las variaciones en el área foliar, ya que si bien el IAF es el principal factor que determina la cantidad de RI y, consecuentemente, la TCC y la producción de biomasa, al mismo tiempo también determina el balance entre las distintas longitudes de onda con efectos morfogénicos dentro del canopeo. Cuando el canopeo alcanza su IAF crítico intercepta el 95% de la RI. En soja esto se produce con un IAF de alrededor de 3. Según Shibles y Weber (1965) por debajo del IAF crítico la cantidad de RI interceptada y la TCC, aumentan linealmente con el aumento del IAF, manteniéndose luego prácticamente constantes con IAF iguales o mayores al necesario para interceptar el 95 % de la RI. Por otro lado, el balance entre las distintas longitudes de onda con efectos fotomorfogénicos en canopeos de soja es afectado con IAF mucho menores (0,8-1,0) que el IAF necesario para interceptar el 95 % de la RI (Sattin et al., 1994). Además, con $IAF \geq 3$, como los normalmente observados durante el período en el que se define el n° estructuras reproductivas, la relación R/RL continua disminuyendo exponencialmente hasta $IAF \approx 6,5$ (Quijano y Morandi, resultados no publicados).

En consecuencia, los cambios que se producen en el IAF afectan dos aspectos diferentes: i) la producción de biomasa, que es un fenómeno de tipo cuantitativo y que está relacionado con el aumento en la intercepción de la RI y la síntesis de cantidades crecientes de asimilados e incrementos en la TCC, y ii) las proporciones de longitudes de onda con efectos fotomorfogénicos que es un fenómeno de tipo cualitativo que influye sobre el desarrollo. Los cambios en la relación R/RL producidos entre R2 y R5, podrían modificar los componentes que determinan el n° de estructuras reproductivas en canopeos de soja.

Estas observaciones, y los antecedentes presentados en las secciones precedentes, sugieren que, a nivel de cultivo, podrían ocurrir situaciones en donde el crecimiento de

² la expresión "canopeo cerrado", hace referencia a un cultivo en el cual no es posible visualizar el entresurco, ya que el mismo está completamente cubierto por las hojas. La expresión "canopeo abierto" es lo opuesto de lo anterior, variando el grado de apertura en función del grado de cobertura del entresurco.

las estructuras reproductivas estuviera limitado por la FNC (o su estimador la TCC), por la radiación fotomorfogénica o por una combinación de ambos factores.

Luego, para lograr una mejor comprensión de la relación entre la capacidad de crecimiento del cultivo (estimada como TCC), la radiación fotomorfogénica y el n° estructuras reproductivas en canopeos de soja, este proyecto propone la utilización de un nuevo marco conceptual, basado en el establecimiento de distintos escenarios. Cada escenario se define por: i) la TCC y ii) la calidad del ambiente lumínico prevaleciente en el interior del canopeo.

Escenario I. La TCC mínima (TCC_{min}) necesaria no es alcanzada en algún momento durante el período de establecimiento de las estructuras reproductivas, lo que produce la reducción numérica del/los componente/s afectado/s.

Escenario II. La $TCC \geq TCC_{min}$ durante todo el período de establecimiento de las estructuras reproductivas, pero la distribución espectral de la radiación fotomorfogénica dentro del canopeo es limitante para lograr la máxima expresión de los componentes numéricos.

Escenario III. La $TCC \geq TCC_{min}$ durante todo el período de establecimiento de las estructuras reproductivas, y la distribución espectral de la radiación fotomorfogénica dentro del canopeo no es limitante para lograr la máxima expresión de los componentes numéricos.

En el escenario I la TCC es un factor limitante, mientras que en los escenarios II y III la misma no lo es. En el escenario II la TCC no impone restricciones a los componentes numéricos, pero la distribución espectral de la radiación fotomorfogénica sería limitante. En estos escenarios (i.e. I y II) el n° de estructuras reproductivas resultaría disminuido respecto del potencial, aunque por motivos diferentes. Por el contrario en el escenario III ni la TCC ni el ambiente lumínico resultarían limitantes, lo que permitiría la expresión del máximo potencial para el establecimiento de las estructuras reproductivas.

Según este marco conceptual, aquellas condiciones de cultivo que reduzcan el tamaño o la actividad de la fuente lo suficiente como para reducir la TCC por debajo del mínimo requerido para sostener el crecimiento de algún/os componente/s numéricos pertenecerán al escenario I (e.g., tratamientos de defoliación o sombreado intensos o prolongados). Por el contrario, aquellas condiciones de cultivo en las que la TCC sea igual o mayor al mínimo requerido para la fijación de los destinos reproductivos, pertenecerán a los escenarios II o III, dependiendo del ambiente lumínico predominante dentro del canopeo.

Los modelos que explican las variaciones del n° estructuras reproductivas en función de la TCC, como el desarrollado por Egli y Zhen-wen (1991), resultan válidos en un escenario I. En este escenario las variaciones de los componentes numéricos se encuentran directamente relacionadas con la TCC. Por el contrario, en los escenarios II y III esta relación no se sostendría y sería la radiación fotomorfogénica la que regularía la expresión de los distintos componentes numéricos que determinan el n° estructuras reproductivas.

En un canopeo, a medida que aumenta el IAF ocurre una reducción exponencial en la cantidad de radiación de longitudes de onda del R y el A, pero no en la del RL, disminuyendo las proporciones R/RL y A/RL en el interior del canopeo. Las relaciones que se establezcan entre el IAF, la TCC y las proporciones de las radiaciones

fotomorfogénicas (R, RL y A) determinarán los distintos escenarios que se puedan encontrar en un cultivo durante su desarrollo.

Una manera simple de manipular dichas relaciones sería eliminando folíolos. Debido a que las hojas actúan como filtros (y/o reflectores) selectivos para distintas longitudes de onda, y que las hojas de soja poseen 3 folíolos, la eliminación parcial de uno o más folíolos por hoja alterará la estructura del canopeo, y consecuentemente el ambiente lumínico del mismo. La eliminación parcial de folíolos podría afectar la fotosíntesis del canopeo y la disponibilidad de asimilados. Sin embargo, Suwignyo et al. (1995) aplicaron este tipo de defoliación a plantas de soja en macetas en R2-R3 y obtuvieron un incremento de la tasa de intercambio de carbono en las hojas parcialmente defoliadas. Lograr un efecto similar a nivel de cultivo, donde la fotosíntesis del área foliar remanente fuera suficiente para compensar el área foliar eliminada, permitiría manipular el ambiente lumínico del canopeo sin afectar la TCC.

En función del área foliar eliminada y del nivel de modificación del ambiente lumínico se podría pasar de un escenario II a un escenario III. Obviamente, la cantidad y el momento en que se eliminen los folíolos, deberán ajustarse para evitar las condiciones de un escenario tipo I.

Otras alternativas para alterar el ambiente lumínico del canopeo serían la suplementación artificial con longitudes de onda de efecto fotomorfogénico, utilizando filtros y/o espejos que modifiquen las proporciones entre estas longitudes de onda y/o la combinación de alguno de estos tratamientos con la eliminación parcial de folíolos.

Independientemente de la metodología utilizada, enriquecer con R y/o A, o empobrecer en RL el ambiente lumínico en un escenario tipo II debería incrementar el n° estructuras reproductivas diferenciadas y/o retenidas (transformándolo en un escenario tipo III). Por el contrario, reducir la proporción de longitudes de onda del R y/o el A, o aumentar la proporción del RL en un escenario tipo III debería reducir el n° estructuras reproductivas diferenciadas y/o retenidas (transformándolo en un escenario tipo II).

Como se expuso en la sección 1.4, los resultados relacionados con la calidad de la luz y las estructuras reproductivas son insuficientes, y los experimentos realizados en condiciones de cultivo donde se modificó específicamente el balance entre las longitudes de onda con efectos fotomorfogénicos son menos aún. Además, el estudio de los procesos mencionados debe realizarse dentro de un marco conceptual adecuado para distinguir las condiciones limitadas por la TCC o por la radiación fotomorfogénica. Por este motivo, las hipótesis y objetivos del presente proyecto estarán basadas en el marco conceptual anteriormente descrito.

1.2. Hipótesis y objetivos

La hipótesis general del presente proyecto es que el n° estructuras reproductivas en el cultivo de soja, en condiciones de crecimiento no limitantes (escenarios II y III), está regulado fotomorfogénicamente.

A partir de la hipótesis general, y siempre dentro del contexto de los escenarios II y III, se desprenden las siguientes hipótesis (H) específicas:

H1. El n° estructuras reproductivas establecidas no está asociado lineal y directamente con la TCC_{R2-R5} para todo el rango de valores de TCC alcanzables por el cultivo.

H2. El IAF necesario para obtener la máxima producción de biomasa aérea no es igual al IAF necesario para iniciar y/o establecer el máximo n° estructuras reproductivas.

H3. Los efectos de cambios en las proporciones de longitudes de onda con efectos fotomorfogénicos dentro del canopeo, durante el período R2-R5, se manifiestan principalmente a través de cambios en los componentes numéricos relacionados con el n° de nudos reproductivos de las ramificaciones y con el n° estructuras reproductivas iniciadas y/o desarrolladas.

H4. El n° de estructuras reproductivas iniciadas y/o desarrolladas está directamente asociado a la relación R/RL y/o a la cantidad de A en el interior del canopeo.

Para confirmar o negar la validez de las hipótesis anteriores se realizarán experimentos con los siguientes objetivos (O):

O1. Establecer los niveles de TCC que definen los distintos escenarios. Para ello se aplicarán distintos momentos e intensidades de reducción de área foliar y se cuantificarán sus efectos sobre el n° estructuras reproductivas y sus componentes.

O2. Evaluar los efectos de cambios en la estructura del canopeo sobre los índices de crecimiento, el ambiente lumínico y el n° estructuras reproductivas y sus componentes. Para ello se utilizarán distintas densidades de siembra en combinación con distintos niveles de reducción de área foliar, aplicados luego de la floración durante distintos períodos de tiempo.

O3. Evaluar los efectos del enriquecimiento o empobrecimiento en longitudes de onda del A, R y RL sobre la determinación del n° estructuras reproductivas en canopeos de soja. Los cambios en los niveles y/o proporciones de las longitudes de onda mencionadas se establecerán utilizando diferentes elementos que emitan (luces) y/o transmitan (filtros) selectivamente las mismas

1.3. Estructura de la tesis

En los capítulos que se desarrollan a continuación se presentan los experimentos que se realizaron para poner a prueba las hipótesis. En los mismos se utilizaron dos aproximaciones experimentales. En la primera aproximación se realizaron remociones de folíolos de hojas expandidas, con diferentes intensidades y en diferentes momentos a partir de floración. En la segunda aproximación se utilizaron filtros y lámparas para modificar selectivamente las radiaciones con efecto fotomorfogénico de los canopeos. En los capítulos 2, 3 y 4 se presentan experimentos utilizando la primera aproximación experimental, mientras que en el capítulo 5 se presentan experimentos utilizando la segunda aproximación experimental.

En el Capítulo 2 se evaluaron los efectos de tres niveles de remoción de folíolos, en dos momentos durante el período reproductivo, sobre los índices de crecimiento y el n° de estructuras reproductivas y sus componentes en dos genotipos de soja con diferentes tamaños de canopeo

En el Capítulo 3 se evaluaron los efectos de distintos niveles de remoción de folíolos, aplicados por única vez en floración, sobre la estructura del canopeo, la interceptación de la radiación, los índices de crecimiento y los componentes del rendimiento. Además se evaluó la asociación entre los niveles de longitudes de onda de efecto fotomorfogénico, específicamente la relación R/RL, en el interior del canopeo y el número de estructuras reproductivas fijadas entre R2 y R5 y retenidas a la madurez (R8).

En el Capítulo 4 se evaluaron los efectos de distintas intensidades y frecuencias de remoción de folíolos (1, 2, 3 y 4 veces) sobre los índices de crecimiento del cultivo y los cambios en la relación R/RL y en los niveles de radiación azul durante el período de establecimiento de las vainas, y su relación con los componentes numéricos del rendimiento.

En el Capítulo 5 se evaluaron los efectos de cambios específicos en determinadas radiaciones fotomorfogénicas, utilizando lámparas y filtros, sobre plantas de soja en condiciones de cultivo.

En el Capítulo 6 se discutió la aceptación o rechazo de las hipótesis planteadas en función de los resultados obtenidos, la relación de los resultados más relevantes con el cuerpo de conocimientos existentes y su implicancia para futuras investigaciones.

CAPITULO 2

Remoción de folíolos en la floración (R2) y en el inicio del crecimiento de las semillas (R5): su efecto sobre los índices de crecimiento y el número de estructuras reproductivas

El contenido de este capítulo fue publicado en Quijano, A., E.N. Morandi. 2011. Post-flowering leaflet removals increase pod initiation in soybean canopies. *Field Crops Res.* 120, 151–160.

2.1. Introducción

En soja, el modelo n° de estructuras reproductivas = $f(\text{TCC})$ explica las variaciones observadas en el n° de estructuras reproductivas en función de las variaciones de la TCC durante el período crítico (Ramseur et al., 1985; Egli y Zhen-wen, 1991). Luego, las evidencias de ésta asociación fueron consideradas como la validación de que el n° de estructuras reproductivas a madurez está limitado por la fuente (Egli y Zhen-wen, 1991; Board et al., 1995; Board y Harville, 1998).

Sin embargo, la relación entre las variaciones del n° de estructuras reproductivas y la TCC fue alta ($R^2 > 0,80$) cuando la TCC fue reducida abruptamente, pero la relación fue débil ($R^2 = 0,36$) cuando se evaluaron cuatro genotipos de grupo de madurez I, II, III y IV sembrados en fecha tardía (Egli y Bruening, 2000). Por otra parte, existen otras situaciones donde hubo incrementos significativos en la TCC mientras el n° de semillas no fue modificado (Quijano et al., 1998).

El n° de estructuras reproductivas es la resultante de múltiples procesos: diferenciación, crecimiento, abscisión y/o el aborto de estructuras vegetativas y reproductivas. Es lógico suponer entonces que procesos diferentes posean requerimientos de asimilados diferentes y/o estén regulados por otros factores endógenos (de la planta) o exógenos (ambientales). En ese caso, podrían encontrarse situaciones en donde la determinación del n° de estructuras reproductivas (o alguno de sus componentes) podría no estar asociado con las variaciones de la TCC, o con las variables asociadas a la producción de fotoasimilados de los canopeos (i.e. IAF y RI).

El objetivo de este capítulo fue evaluar los efectos de tres niveles de remoción de folíolos, en dos momentos durante el período reproductivo, sobre los índices de crecimiento y el n° de estructuras reproductivas y sus componentes en dos genotipos de soja con diferentes tamaños de canopeo.

2.2. Materiales y Métodos

2.2.1. *Diseño experimental y tratamientos*

El experimento se realizó durante la estación de crecimiento 2001/2002 (Exp 1) en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias (UNR) localizado en Zavalla (33°01' S, 60°52' O). La fecha de emergencia fue el 1.º de diciembre de 2001. Los genotipos utilizados fueron DM48 (GM IV) y A7409 (GM VII), ambos con hábitos de crecimiento indeterminado. Las densidades de siembra fueron 32 y 26 plantas/m² para DM48 y A7409, respectivamente. Las parcelas fueron de 6 m de longitud por 3.2 m de ancho (ocho surcos distanciados a 0,40 m). Las parcelas fueron regadas todas las veces que fue necesario para mantener un elevado nivel hídrico. Los insectos, enfermedades y malezas fueron controlados permanentemente durante el experimento. Los estadios fenológicos fueron definidos de acuerdo a Fehr & Caviness (1977). Plena floración (R2), inicio crecimiento de semilla (R5), inicio madurez (R7) y plena madurez (R8) se determinaron a los 42, 66, 121 y 130 días desde la emergencia (DDE), respectivamente para DM48 y a los 66, 87, 128 y 140 DDE, respectivamente para A7409. Los tratamientos de reducción del área foliar (L) consistieron en la remoción de ninguno (L0), uno (L1) o dos (L2) folíolos laterales, de todas las hojas trifolioladas completamente expandidas presentes en R2 e inmediatamente después de R5. De esta manera, la estructura del canopeo fue modificado homogéneamente. El IAF fue estimado utilizando funciones de regresión que relacionaban datos de peso de las hojas con el IAF obtenidos en otro experimento conducido en el mismo campo, con los

mismos genotipos y tratamientos de eliminación de folíolos. Los coeficientes de determinación (R^2) para estas funciones fueron altas (86% a 99%) y estadísticamente significativas ($P < 0.05$).

Los datos de temperatura de aire, radiación incidente y precipitaciones se registraron utilizando un sensor de temperatura, un piranómetro y un colector de agua conectado a un registrador de datos LI-COR modelo LI-1200 (LI-COR, Lincoln, NE). Las diferencias estadísticas entre las variables climáticas fueron determinadas por el test de t utilizando el error estándar. El diseño experimental fue de parcelas divididas en bloques completos al azar con tres repeticiones. Los genotipos (G) se asignaron a la parcela principal, y los tratamientos de remoción de folíolos se asignaron a las subparcelas.

Los tratamientos de remoción de folíolos fueron aplicados en dos oportunidades (T1 y T2). Esto significa que en las parcelas asignadas a los tratamientos L1 y L2 se eliminaron folíolos en dos oportunidades. Para DM48, los tratamientos fueron realizados en R2 (T1) y en R5 + 7 d (T2), 42 y 73 DDE, respectivamente. Para A7409, los tratamientos fueron aplicados en R2 + 4 d (T1) y R5 + 13 d (T2), 70 y 100 DDE, respectivamente. El período desde T1 hasta T2 será referido como Per1, y el período desde T2 hasta inicio de madurez (R7) será referido como Per2.

La radiación interceptada (radiación fotosintéticamente activa, RFA) fue medida inmediatamente después de T1 y T2 con un sensor de línea LI-COR Line Quantum conectado a un registrador de datos LI-COR modelo LI-1000. El porcentaje de radiación interceptada fue determinada en cada parcela a partir de medidas obtenidas sobre el canopeo y a nivel del suelo. Las mediciones fueron realizadas en días soleados, entre las 11:30 y las 14:00 h. El sensor fue posicionado diagonalmente entre los surcos en el suelo. En cada parcela se realizaron dos mediciones en ubicaciones elegidas al azar. Los valores de RI de las otras fechas fueron estimadas utilizando una función desarrollada a partir de la relación entre la RI y el IAF para DM48 ($R^2 = 0.97$; $P < 0.0001$) y A7409 ($R^2 = 0.95$; $P < 0.0001$).

El coeficiente de extinción (k) fue obtenido según la ley de Lambert-Beer, de manera que $k = -\ln(I_i / I_0) / \text{IAF}$, donde \ln es el logaritmo natural, I_i es la RFA a nivel del suelo y I_0 es la RFA sobre el canopeo (Gardner et al., 1985).

Entre T1 y T2, se realizaron cuatro muestreos destructivos de 0,25 m² para ambos genotipos (a los 46, 54, 62 y 72 DDE para DM48, y a los 74, 81, 87 y 94 DDE para A7409). Entre T2 y R7, se realizaron tres muestreos destructivos para DM48 (a los 83, 97 y 111 DDE) y dos muestreos destructivos para A7409 (a los 103 y 115 DDE). En cada muestreo, las plantas fueron separadas en tallos, hojas (pecíolos más folíolos), vainas y semillas (cuando estuvieron presentes). Las muestras fueron secadas hasta alcanzar un peso constante a 60°C en estufa, y el peso seco obtenido fue expresado por unidad de área (g.m⁻²).

El número de vainas fue contado en los muestreos realizados a los 54, 72, 83, 97 y 111 DDE para DM48 y a los 81, 87, 94, 103 y 115 DDE para A7409. Para realizar el recuento se consideraron todas las vainas cuyo tamaño fuera ≥ 2 mm. El número de vainas iniciadas (VaIn) se definió como la diferencia entre el máximo número de vainas contados en el pico de incremento menos el mínimo número de vainas contados antes del pico de incremento. El número de vainas abscionadas (VaAb) se definió como la diferencia entre el máximo número de vainas (pico de incremento) menos el número de vainas después del máximo observado.

El peso seco total (PST) por unidad de área entre el período R5 y R7 fue incrementado para considerar el requerimiento energético de la semilla de soja [2 g de fotoasimilados por cada 1 g de peso seco de semilla (Sinclair y de Wit, 1975)]. Los

índices TCC ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}_{\text{suelo}}\cdot\text{d}^{-1}$) y tasa de crecimiento relativo de las hojas ($\text{TCR}_{\text{hojas}}$, $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}_{\text{área foliar}}\cdot\text{d}^{-1}$) se estimaron como la pendiente de la regresión entre el peso seco total o el IAF (determinados en todos muestreos destructivos) y el tiempo (DDE) utilizando un programa de regresión (Hunt y Parsons, 1981). Para cada ecuación de regresión se analizó sucesivamente la significancia del ajuste lineal, cuadrático y cúbico, y el mismo fue incluido si reducía significativamente la suma de cuadrados residual ($P < 0.01$). Las diferencias estadísticamente significativas entre los índices se determinaron con el test de t utilizando los errores estándar calculados por el programa de regresión.

Para el Per1 se calculó además la eficiencia en el uso de radiación (EUR, $\text{g}\cdot\text{MJ}^{-1}$) y la partición de materia seca a los distintos órganos. La EUR fue estimada como la pendiente de la regresión lineal entre el peso seco total diario acumulado ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) y la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada ($\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}$) del período. Los datos de peso seco total acumulado y radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada para las fechas entre los muestreos fueron obtenidos por interpolación. Las diferencias entre los valores de EUR fueron analizadas comparando las pendientes de las rectas de regresión obtenidas. El coeficiente de partición de materia seca a los distintos órganos (vainas, tallos y hojas) se determinó como la relación entre el logaritmo natural del peso seco del órgano considerado y el logaritmo natural del peso seco total, determinados en los muestreos destructivos realizados 46, 54, 62 y 72 DDE para DM48, y 74, 81, 87 y 94 DDE para A7409 (Poorter y Sack, 2012). Las diferencias entre los valores de partición fueron analizadas comparando las pendientes de regresión obtenidas.

La tasa de crecimiento de semilla (TCS) fue calculada como la pendiente de la función de regresión lineal entre el peso seco de las semillas (determinado a los 83, 97 y 111 DDE para DM48 y a los 94, 103 y 115 DDE para A7409) y el tiempo durante el período de crecimiento lineal de las semillas ($R^2 > 0.89$). El día de inicio del crecimiento lineal de las semillas fue estimado como el cociente entre la ordenada al origen obtenida en la función de regresión y la TCS.

A la madurez se cosechó 1 m^2 de área cortando las plantas a nivel de suelo. Cada una de las plantas cosechadas fue separada en tallo principal, ramificaciones, semillas y carpelos. El peso unitario de las semillas ($\text{mg}\cdot\text{sem}^{-1}$) fue determinado como el peso seco de 480 semillas elegidas al azar. El número de semillas ($\text{Sem}\cdot\text{m}^{-2}$) fue determinado como el cociente entre el rendimiento en semilla ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) y el peso unitario de las semillas. El número de vainas ($\text{Va}\cdot\text{m}^{-2}$) fue determinado como el cociente entre el $\text{Sem}\cdot\text{m}^{-2}$ y el número de semillas por vaina. Una submuestra de 10 plantas fue utilizada para determinar el número de ramificaciones, el número de nudos del tallo principal y de las ramificaciones, y el número de vainas en el tallo principal y en las ramificaciones. El número potencial de semillas por vaina fue determinado contando el número de vainas con 2 (loc2), 3 (loc3) y 4 (loc4) lóculos y obteniendo el resultado de la siguiente ecuación: $[(\text{loc}2) \times 2] + [(\text{loc}3) \times 3] + [(\text{loc}4) \times 4] / \text{número de vainas}$. Se consideraron todos los lóculos, independientemente del estado de desarrollo de las semillas (i.e. lóculos con semillas completamente desarrolladas y lóculos con semillas abortadas). El número potencial de semillas fue determinado como el producto entre el número potencial de semillas por vaina y el número de vainas. El aborto de semillas fue calculado como el cociente entre el número de semillas y el número potencial de semillas. El número de semillas por vaina fue calculado como el producto entre el número potencial de semillas por vaina por el aborto de semillas.

Los datos fueron sometidos a análisis de la varianza (ANVA) y test de separación de media utilizando LSD. La relación entre las variables se analizó mediante análisis de

regresión y correlación, según el caso en estudio. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS v 8.00.

2.3. Resultados

2.3.1. *Efectos de la eliminación de folíolos sobre el índice de área foliar, la tasa de crecimiento relativa de las hojas, la radiación interceptada, la tasa de crecimiento de cultivo y la eficiencia en el uso de la radiación.*

En la Cuadro 2.1 se muestran las condiciones ambientales a los que fue expuesto cada genotipo durante el período de estudio. Las diferencias en sensibilidad al fotoperíodo y la temperatura entre los genotipos determinaron las diferencias en la fecha de floración, la longitud del período vegetativo y en el tamaño del área foliar a floración. Por este motivo, A7409 tuvo un IAF 40 % mayor que DM48 al momento de realizar la primera eliminación de los folíolos (Figura 2.1 y Cuadro 2.2, tratamiento L0)

Cuadro 2.1. Fotoperíodo, temperatura y radiación incidente promedio durante el primer (Per1) y segundo (Per2) período, para los genotipos DM48 and A7409.

Genotipo	Per1 ⁽¹⁾			Per2		
	Fotoperíodo h.d ⁻¹	Temperatura °C.d ⁻¹	Radiación MJ.m ⁻² .d ⁻¹	Fotoperíodo h.d ⁻¹	Temperatura °C.d ⁻¹	Radiación MJ.m ⁻² .d ⁻¹
DM48	14.7 a	24.6 a ⁽²⁾	24.3 a	13.4 a	23.7 a	18.5 a
A7409	13.9 b	25.0 a	20.4 b	12.8 b	20.6 b	15,3 b

(1) Per1 es el periodo entre la primera (T1) y la segunda (T2) remoción de folíolos y Per2 es el período entre T2 e inicio de madurez (R7).

(2) Letras diferentes indican diferencias significativas entre genotipos según el test de t (P <0.05).

La primera remoción de folíolos redujo el IAF y la RI de ambos genotipos (Cuadro 2.2) e incrementó la TCRhojas durante el Per1. Este incremento en la TCRhojas estuvo inversamente relacionado con el IAF remanente en ambos genotipos (Figura 2.2). No hubo diferencias entre genotipos para las pendientes de la relación entre TCRhojas y el IAF, lo cual indica que DM48 y A7409 tuvieron similares respuestas de recuperación luego de la eliminación de los folíolos. Sin embargo, para un mismo nivel de IAF, la TCRhojas de A7409 fue siempre mayor que la TCRhojas de DM48 (Figura 2.2).

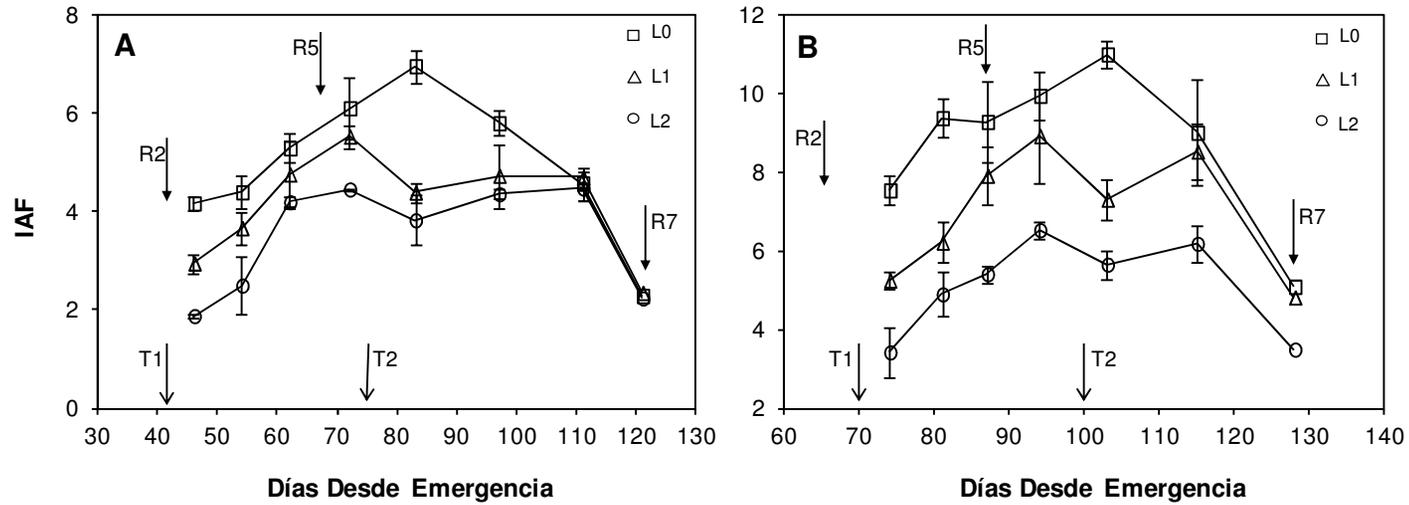


Figura 2.1. Evolución del índice de área foliar (IAF) en función de los días desde emergencia (DDE) para los genotipos DM48 (A) y A7409 (B), sometidos a tres niveles de remoción de folíolos laterales: ninguno (L0), uno (L1) o dos (L2). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente. Los puntos representan las medias \pm EE de tres repeticiones. Las flechas indican plena floración (R2), inicio de crecimiento de semilla (R5), inicio de madurez (R7), primera (T1), y segunda (T2) eliminación de folíolos.

Cuadro 2.2. Índice de área foliar (IAF) y radiación interceptada (RI), medidas inmediatamente después de aplicar la primera (T1) y segunda (T2) remoción de folíolos, y tasa de crecimiento de cultivo (TCC) durante el primer (Per1) y el segundo (Per2) período y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) durante Per1, para los genotipos DM48 y A7409 y tres niveles de remoción de folíolos.

Genotipo	Remoción Folíolos	IAF _{T1}	RI _{T1}	TCC _{Per1} ⁽²⁾	EUR _{Per1}	IAF _{T2}	RI _{T2}	TCC _{Per2}
			(%)	(g.m ⁻² .d ⁻¹)	g.MJ ⁻¹		(%)	(g.m ⁻² .d ⁻¹)
DM48	L0 ⁽¹⁾	4.2 a ⁽³⁾	88 a	16.3 a	0.63 a	7.0 a	95 a	23.4 a
	L1	2.9 b	71 b	14.0 a	0.75 b	4.4 b	94 a	17.3 b
	L2	1.9 c	53 c	15.3 a	0.95 c	3.8 b	81 b	14.9 b
A7409	L0	7.0 a	98 a	33.4 a	1.44 a	11.0 a	99 a	14.8 a
	L1	5.3 b	91 b	34.5 a	1.51 b	7.3 b	98 a	17.6 a
	L2	3.4 c	76 c	31.1 a	1.69 c	5.0 c	93 b	12.8 a

⁽¹⁾ L0, L1 y L2, indican la cantidad de folíolos eliminados: ninguno, uno o dos folíolos, respectivamente.

⁽²⁾ Per1 es el periodo entre T1 y T2, y Per2 es el periodo entre T2 e inicio de madurez (R7).

⁽³⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos dentro de genotipos (P <0.05).

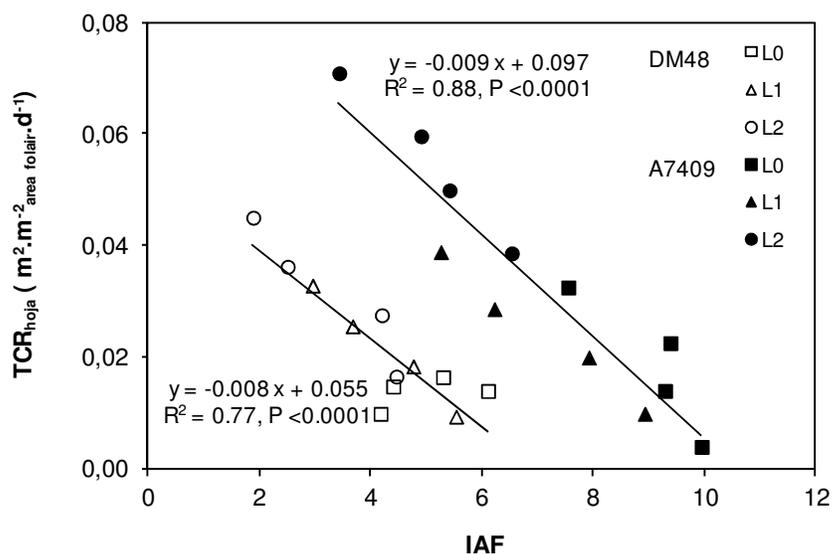


Figura 2.2. Relación entre la tasa de crecimiento relativa de las hojas (TCR_{hojas}) y el índice de área foliar (IAF) durante el período 1, para los genotipos DM48 (símbolos vacíos) y A7409 (símbolos llenos). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente, de acuerdo a lo descrito en la Figura 2.1.

Además, el incremento en TCRhojas, observado en los tratamientos con remoción de folíolos, fue disminuyendo gradualmente las diferencias en el IAF, para ambos genotipos (Figura 2.1)

El IAF crítico fue alrededor de cinco para ambos genotipos (Figura 2.3). El IAF promedio para L0, L1 y L2 durante el Per1 fue de 5.0, 4.2 y 3.3; respectivamente, para DM48 y de 9.0; 7.1 y 5.1; respectivamente, para A7409. El promedio de RI para L0, L1 y L2 fue de 94, 87 y 76%, respectivamente, para DM48; y 99, 97 y 92%, respectivamente, para A7409. A pesar que la metodología utilizada para eliminar folíolos redujo una proporción similar de área foliar en ambos genotipos, la RI fue siempre mayor en A7409 debido a que este genotipo alcanzó un IAF mayor a la floración como consecuencia de un período vegetativo más extenso. No obstante estas diferencias, la eliminación de folíolos no produjo cambios en la TCC para ninguno de los genotipos, debido a que las disminuciones en el IAF fueron compensadas a través de un incremento de la EUR. Durante el Per1, la EUR promedio para L0, L1 y L2 fue de 0.63, 0.75 y 0.95, respectivamente, para DM48 y de 1.44, 1.51 y 1.69, respectivamente, para A7409 (Cuadro 2.2). No se observaron asociaciones entre la TCC y la RI para DM48 ($R^2 = 0.09$, ns) o A7409 ($R^2 = 0.002$, ns). Tampoco se observaron asociaciones entre la TCC y el IAF para DM48 ($R^2 = 0.20$, ns) o A7409 ($R^2 = 0.31$, ns) durante el Per1.

Después de la segunda eliminación de folíolos (T2), el patrón de evolución del IAF fue modificado en L1 y L2 comparado con el control (L0). El IAF de L0 aumentó hasta los 83 y 103 DDE para DM48 y A7409, respectivamente, para luego disminuir en forma continua durante el resto del Per2. Diferencialmente, el IAF de L1 y L2 se mantuvo constante entre los 83 y 111 DDE para DM48 y entre los 103 y 115 DDE para A7409, antes de disminuir en ambos tratamientos (Figura 2.1).

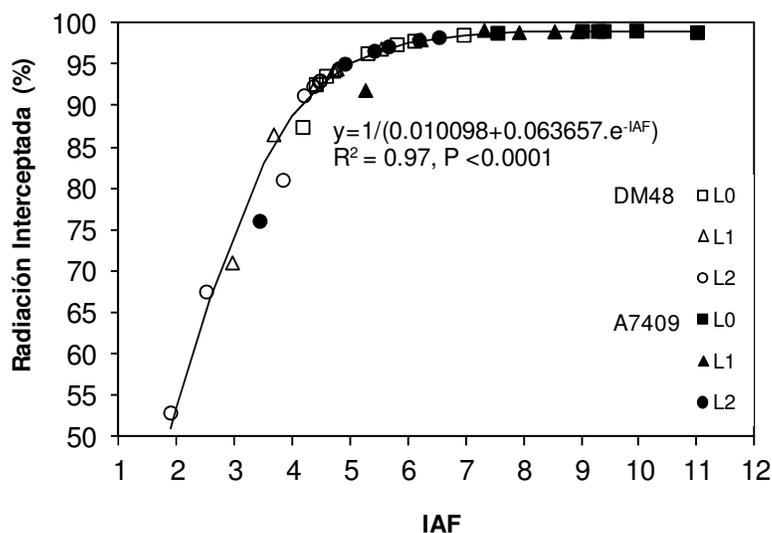


Figura 2.3. Radiación interceptada en función del índice de área foliar (IAF) para los genotipos DM48 (símbolos vacíos) y A7409 (símbolos llenos). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente, de acuerdo a lo descrito en la Figura 2.1. Los valores de IAF y de radiación interceptada son promedio de tres repeticiones.

Durante el Per2, el IAF promedio para L0, L1 y L2 fue 4.8, 4.2 y 3.8, respectivamente para DM48; y 7.7, 6.8 y 5.1; respectivamente, para A7409. La RI promedio para L0, L1 y L2 durante el Per2 fue 88, 86 y 82%, respectivamente, para DM48; y 98, 86 y 82%, respectivamente, para A7409. La TCC fue reducida por la eliminación de los folíolos durante el Per2 en DM48, pero no en A7409 (Cuadro 2.2). La TCC-Per2 estuvo significativamente relacionada con la RI y el IAF para DM48 ($R^2 = 0.67$, $P < 0.01$; y $R^2 = 0.87$, $P < 0.001$; respectivamente), pero estas relaciones fueron no significativas para A7409 ($R^2 = 0.36$ y $R^2 = 0.32$ para RI e IAF, respectivamente).

2.3.2. Efectos de la eliminación de folíolos sobre la acumulación de materia seca y el coeficiente de partición a vainas, hojas y tallos, durante el período de iniciación de las vainas.

En la Cuadro 2.3 se muestra la acumulación de materia seca en vainas, hojas y tallos durante el período principal de iniciación de vainas (PI1). Este período define el número de vainas iniciadas (ver subtítulo siguiente, 2.3.3) y es previo a la iniciación del crecimiento lineal de las semillas. Normalmente durante el mismo se produce un considerable incremento del crecimiento vegetativo (i.e. hojas + tallos) que constituyen, en esa etapa, destinos importantes para los asimilados. La importancia de la demanda vegetativa respecto de la reproductiva durante el período se ve reflejada en la proporción de materia seca acumulada en las vainas, que fue de 25-31 % en DM48 y solamente 11% en A7409 (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3. Materia seca acumulada en vainas, hojas y tallos durante el principal período de iniciación de vainas (PI1), para los genotipos DM48 y A7409, sujetos a tres niveles de remoción de folíolos.

		Materia Seca Acumulada durante el PI1 ⁽¹⁾							
Genotipo	Remoción Folíolos	Vainas		Hojas		Tallos		Total	
		g.m ⁻²	(%)	g.m ⁻²	(%)	g.m ⁻²	(%)	g.m ⁻²	(%)
DM48	L0⁽²⁾	90.3	(25) ³	129.8	(36)	142.6	(39)	362.8	(100)
	L1	90.8	(25)	164.3	(45)	141.3	(39)	396.4	(100)
	L2	113.1	(31)	169.0	(47)	151.9	(42)	434.0	(100)
A7409	L0	46.0	(11)	93.1	(22)	282.7	(67)	421.8	(100)
	L1	49.5	(11)	151.2	(35)	235.3	(54)	435.9	(100)
	L2	32.4	(11)	121.8	(41)	146.3	(49)	300.4	(100)

⁽¹⁾ PI1: período entre la primera remoción de folíolos (T1) y el pico máximo de iniciación de vainas, 42 a 72 DDE, y 66 a 87 DDE, para DM48 y A7409, respectivamente.

⁽²⁾ L0, L1 y L2, indican la cantidad de folíolos laterales eliminados: ninguno, uno o dos folíolos, respectivamente.

⁽³⁾ Los valores entre paréntesis son los porcentajes para cada órgano, respecto del total, dentro de cada genotipo y tratamiento.

Para tener una mejor idea del efecto de la remoción de folíolos sobre la partición de materia seca a los distintos órganos durante el período principal de iniciación de vainas (PI1) se utilizó el coeficiente de partición (CP) propuesto por Poorter y Sack (2012). En general, y respecto del testigo, los CP se redujeron para las vainas y los tallos en ambos genotipos y aumentaron para las hojas en DM48, en los tratamientos con remoción de folíolos (Cuadro 2.4).

Cuadro 2.4. Coeficientes de partición a vainas, hojas y tallos durante el período de iniciación de vainas, para los genotipos DM48 y A7409, sometidos a tres niveles de remoción de folíolos.

Genotipo	Remoción de Folíolos	Coeficiente de Partición ⁽¹⁾		
		Vainas	Hojas	Tallos
DM48	L0 ⁽²⁾	4.09 a ⁽³⁾	0.69 a	1.11 a
	L1	3.31 ac	0.83 ac	0.95 b
	L2	3.04 bc	0.85 bc	0.84 b
A7409	L0	3.36 a	0.53 a	1.67 a
	L1	2.54 b	0.44 a	0.88 b
	L2	2.66 b	0.71 b	0.88 b

⁽¹⁾ Pendiente de la regresión entre el ln del peso seco (ps) del órgano considerado y el ln del ps total, durante el período de iniciación de vainas (entre T1 y 72 DDE para DM48 y entre T1 y 87 DDE para A7409)

⁽²⁾ L0, L1 y L2, indican la cantidad de folíolos laterales eliminados: ninguno, uno o dos folíolos, respectivamente.

⁽³⁾ Diferentes letras indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de genotipos (P<0.05).

2.3.3. Efectos de la eliminación de folíolos sobre la iniciación de vainas

En ambos genotipos, se observaron dos ciclos donde se identificó un período de iniciación y uno de abscisión de vainas. El período de iniciación del primer ciclo (PI1) comenzó en R2 y alcanzó el máximo a los 72 y 87 DDE en DM48 y A7409, respectivamente. El período de iniciación del segundo ciclo (PI2) comenzó después de R5, fue menor que el primero, y el máximo ocurrió a los 111 y 115 DDE en DM48 y A7409, respectivamente (Figura 2.4).

El PI1 representó el 86, 83 y 89 % del total de vainas iniciadas en L0, L1 y L2, respectivamente, para DM48, y el 85, 77 y 88 % en L0, L1 y L2, respectivamente, para A7409. El PI2 representó el 14, 17 y 11 % del total de vainas iniciadas en L0, L1 y L2, respectivamente, para DM48, y el 15, 23 y 12 %, en L0, L1 y L2, respectivamente, para A7409 (Cuadro 2.5). De esta manera, el número total de vainas iniciadas fue

Cuadro 2.5. Número de vainas iniciadas (VaIn) y abscionadas (VaAb) en el primer y segundo ciclo, vainas totales iniciadas, abscionadas, y a madurez para los genotipos DM48 y A7409 y tres niveles de remoción de folíolos.

Genotipo (G)	Remoción Folíolos (L)	Primer Ciclo		Segundo Ciclo		Total	Total	Vainas a Madurez	
		Valn	VaAb	Valn	VaAb	Valn	VaAb		
		----- Número.m ² -----							
DM48	L0 ⁽¹⁾	1883	391	309	152 a ⁽²⁾	2192	543 a	1649 a	
	L1	2208	948	349	255 a	2557	1203 b	1354 b	
	L2	3059	1514	372	603 b	3431	2117 c	1314 b	
A7409	L0	2263	211	453	946 a	2716	1157 a	1559 a	
	L1	2620	770	575	602 b	3195	1372 a	1823 b	
	L2	3092	1497	402	414 b	3494	1910 b	1584 a	
Media para Genotipos									
DM48		2384	951	343	337	2726	1288	1438	
A7409		2658	826	476	653	3134	1480	1655	
Media para Remoción de Folíolos									
	L0	2073 a	301 a	381	549	2454 a	850	1604	
	L1	2414 b	859 b	462	428	2876 b	1288	1588	
	L2	3075 c	1505 c	387	508	3462 c	2014	1449	
ANVA									
G		ns ⁽³⁾	ns	ns	**	ns	*	ns	
L		***	***	ns	ns	***	**	**	
G x L		ns	ns	ns	**	ns	*	***	

⁽¹⁾ L0, L1 y L2, indican la cantidad de folíolos laterales eliminados: ninguno, uno o dos folíolos, respectivamente.

⁽²⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según test de LSD, P < 0.05.

⁽³⁾ ns, para diferencias no significativas, y *, **, *** para diferencias significativas al 0.05, 0.01 y 0.001 de probabilidad, respectivamente.

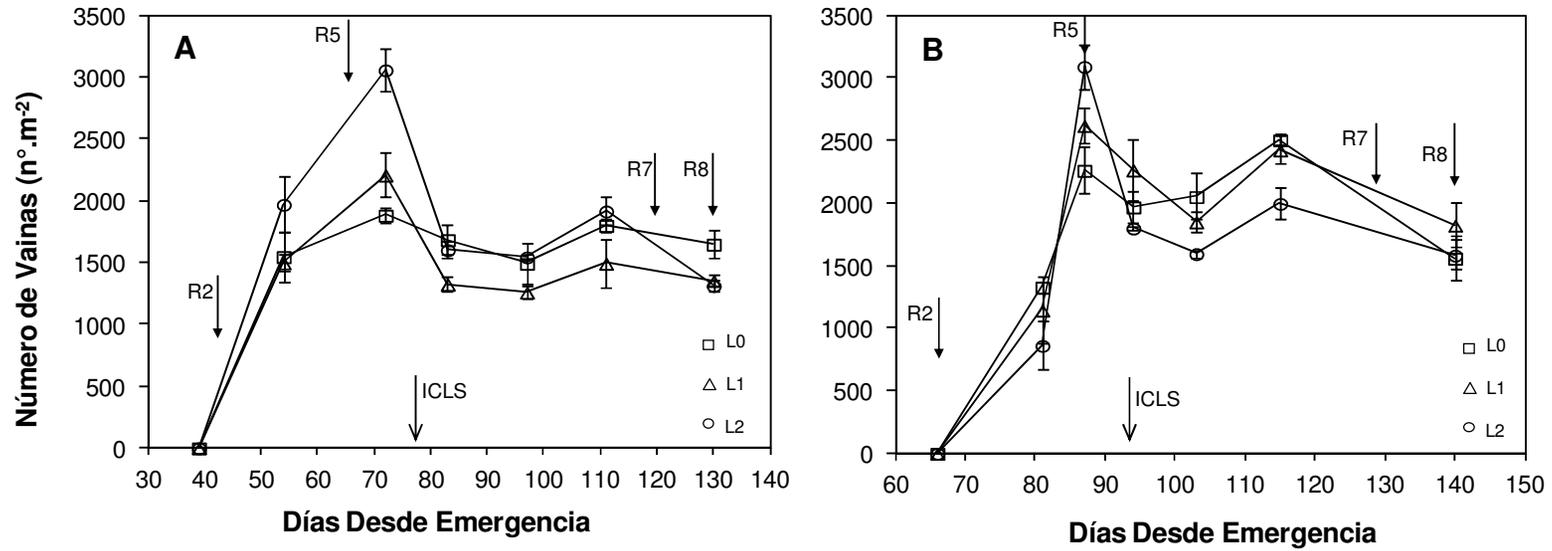


Figura 2.4. Evolución del número de vainas en el genotipo DM48 (A) y A7409 (B) sometidos a tres niveles de remoción de folíolos, según la cantidad de folíolos laterales eliminados: ninguno (L0), uno (L1) o dos (L2). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente. Los puntos representan las medias \pm EE de tres repeticiones. Las flechas indican la fecha para plena floración (R2), inicio de crecimiento de semillas (R5), madurez fisiológica (R7), plena madurez (R8), e inicio del crecimiento lineal de las semillas (ICLS).

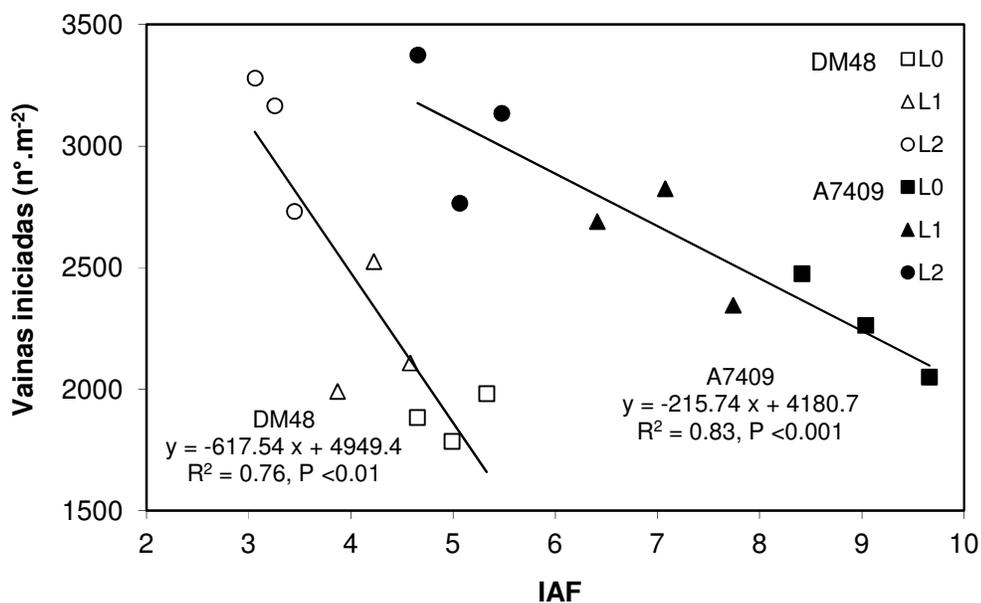


Figura 2.5. Número de vainas iniciadas en el primer período de iniciación (PI1) en función del índice de área foliar promedio durante el período, para los genotipos DM48 (símbolos vacíos) y A7409 (símbolos llenos). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente, de acuerdo a lo descrito en la Figura 1. Cada punto es el promedio de tres repeticiones.

principalmente el resultado de las vainas iniciadas en el primer ciclo. En ambos genotipos, el PI1 ocurrió entre la primera y la segunda eliminación de los folíolos (i.e. después de T1 y antes de T2). Sorprendentemente, el número de vainas iniciadas en el PI1 aumentó con el incremento en la cantidad de folíolos eliminados (i.e. con la disminución del IAF) para ambos genotipos (Figura 2.5). Además, el número de vainas iniciadas en el PI1 estuvo negativamente asociado con la RI del mismo período en ambos genotipos ($R^2 = 0.81$, $P < 0.01$ para DM48 y $R^2 = 0.77$, $P < 0.01$ para A7409). No se encontró asociación entre las vainas iniciadas en el PI1 y la TCC, ni en DM48 ($R^2 = 0.04$, ns) ni en A7409 ($R^2 = 0.35$, ns).

El segundo pico de iniciación de vainas no fue modificado por efecto de la eliminación de folíolos en ambos genotipos. De esta manera, el incremento en el número total de vainas iniciadas fue consecuencia del efecto que tuvo la primera eliminación de folíolos sobre el PI1 (Cuadro 2.5).

2.3.4. Efectos de la eliminación de folíolos sobre la abscisión de vainas

El período de abscisión del primer ciclo (PA1) se produjo inmediatamente después de R5 (Figura 2.4). En ambos genotipos, aumentó el nº de vainas abscionadas en el PA1 a medida que aumentó el nivel de remoción de folíolos (Cuadro 2.5). El PA1 se desarrolló desde los 72 a los 97 DDE para DM48 y desde los 87 a los 103 DDE para A7409. Los valores promedio de IAF para L0, L1 y L2 durante dicho período fueron 5.9, 5.1 y 4.4, respectivamente, para DM48 y 10.1, 7.6 y 5.5, respectivamente, para A7409. Los valores promedio de RI para L0, L1 y L2 durante el mismo período fueron 99, 95 y 89%, respectivamente, para DM48 y 99, 99 y 97%, respectivamente, para

A7409. Para ambos genotipos, las vainas abscionadas durante el PA1 estuvieron inversamente relacionadas con el IAF ($R^2 = 0.52$, $P < 0.05$, para DM48 y $R^2 = 0.80$, $P < 0.01$, para A7409) y con la RI ($R^2 = 0.65$, $P < 0.01$, para DM48 y $R^2 = 0.48$, $P < 0.05$, para A7409).

Las TCC para L0, L1 y L2 durante el período analizado fueron 24.9, 19.7 y 22.3 $\text{g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, respectivamente, para DM48 y 32.9, 37.8 y 34.0 $\text{g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, respectivamente, para A7409. La abscisión del primer ciclo (PA1) no estuvo asociada con la TCC para DM48 ($R^2 = 0.20$, ns) ni para A7409 ($R^2 = 0.01$, ns).

La abscisión del segundo ciclo (PA2) se produjo inmediatamente antes de R7 y mostró interacción entre el genotipo y el nivel de remoción de folíolos. El PA2 aumentó en L2 para DM48 pero disminuyó en L1 y L2 para A7409 (G x L, $P < 0.01$, Cuadro 2.5). Exceptuando los tratamientos L0 y L1 en DM48, el PA2 fue superior al PI2, de manera que la mayoría de las vainas del PI2 se perdieron. Incluso, el número de vainas abscionadas en DM48-L2 y A7409-L0 superaron ampliamente el número de vainas iniciadas en el PI2, lo cual significa que parte de las vainas perdidas en este ciclo correspondieron a vainas iniciadas en el ciclo anterior.

El total de vainas abscionadas (i.e. PA1 + PA2) aumentó con el nivel de remoción de folíolos en DM48, pero esto sólo ocurrió en L2 para A7409 (G x L, $P < 0.05$, Cuadro 2.5). La relación vainas abscionadas/iniciadas (PA/PI) fue acentuada por el nivel de remoción de folíolos en DM48 (25, 47 y 62% en L0, L1 y L2, respectivamente, $P < 0.05$), pero se mantuvo constante para A7409 (43, 43 y 55% en L0, L1 y L2, respectivamente, ns).

2.3.5. Efectos de la eliminación de folíolos sobre el número de vainas a madurez

El número de vainas a madurez mostró una fuerte interacción genotipo por remoción de folíolos (G x L, $P < 0.001$, Cuadro 2.5). Comparado con L0, el número de vainas a madurez fue menor en L1 y L2 para DM48. A pesar del aumento en el número de vainas iniciadas, el número de vainas a madurez en L1 y L2 disminuyó en DM48 debido al incremento de las vainas totales abscionadas. Por otro lado, para A7409 el número de vainas a madurez fue mayor en L1 y similar en L2, respecto de L0 (Cuadro 2.5). Este incremento en A7409-L1, comparado con A7409-L0 fue consecuencia directa del número de vainas iniciadas. En cambio, en A7409-L2 el incremento en el número de vainas iniciadas fue compensado con un mayor número de vainas abscionadas, resultando del balance una cantidad de vainas a madurez similar a la obtenida en A7409-L0.

2.3.6. Efectos de la eliminación de folíolos sobre la distribución de nudos y vainas entre el tallo principal y las ramificaciones a madurez

El número de nudos de las ramificaciones (NRa) aumentó en L2 para ambos genotipos, pero el número de nudos en el tallo principal (NTp) no fue afectado por los tratamientos de remoción de folíolos. Por este motivo, la relación nudos de las

Cuadro 2.6. Nudos totales, del tallo principal (NTp), ramificaciones (NRam), relación NRam/NTp, vainas del tallo principal (VaTp), de las ramificaciones (VaRam) y relación VaRam/VaTp a madurez para los genotipos DM48 y A7409 y tres niveles de reducción de área foliar.

Genotipo (G)	Remoción Folíolos (L)	Nudos Totales	nº.m ⁻²			nº.m ⁻²		
			NTp	NRam	NRam/ NTp	VaTp	VaRam	VaRam/ VaTp
DM48	L0 ⁽¹⁾	1132	571	561	1.0	786	863 a	1.1 a
	L1	1029	444	585	1.3	666	688 a	1.0 a
	L2	1301	587	713	1.2	673	641 a	1.0 a
A7409	L0	1451	639	812	1.3	723	836 a	1.2 a
	L1	1488	572	916	1.6	495	1328 b	2.7 b
	L2	1791	599	1192	2.0	516	1068 c	2.1 b
Promedio Genotipos								
DM48		1154 a ⁽²⁾	534	620 a	1.2 a	708	730	1.1
A7409		1577 b	604	973 b	1.6 b	578	1077	1.9
Promedio Remoción Folíolos								
	L0	1292 a	605	686 a	1.2 a	754 a	850	1.2
	L1	1259 a	508	750 a	1.5 b	580 b	1008	2.2
	L2	1546 b	593	953 b	1.6 b	595 b	854	1.6
ANVA								
G		** ⁽³⁾	ns	**	**	ns	ns	ns
L		*	ns	**	**	*	*	**
G x L		ns	ns	ns	ns	ns	**	**

⁽¹⁾ L0, L1 y L2, indican la cantidad de folíolos laterales eliminados: ninguno, uno o dos folíolos, respectivamente.

⁽²⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según test de LSD, P < 0.05.

⁽³⁾ ns, para diferencias no significativas, y *, **, *** para diferencias significativas al 0.05, 0.01 y 0.001 de probabilidad, respectivamente.

ramificaciones/nudos del tallo principal (NRa/NTp) aumentó en los tratamientos L1 y L2, debido al incremento en el número de nudos de las ramificaciones (Cuadro 2.6). Además, en el caso de L2, el incremento en NRa produjo un incremento en el número de nudos totales por unidad de superficie en ambos genotipos (Cuadro 2.6). Adicionalmente, A7409 tuvo un mayor número de nudos totales respecto de DM48, producto del mayor número de nudos en el tallo principal (Cuadro 2.6).

El número de vainas del tallo principal (VaTp) se redujo por efecto de los tratamientos de reducción del área foliar en ambos genotipos. El número de vainas de las ramificaciones, así como la relación VaRam/VaTp, fueron modificados diferencialmente por efecto del genotipo y del tratamiento de reducción del área foliar (interacción G x L). Para A7409, VaRam y la relación VaRam/VaTp fue mayor en L1 y L2, respecto de L0, mientras que para DM48 no se observaron diferencias entre los tratamientos (Cuadro 2.6).

2.3.7. Efectos de la eliminación de folíolos sobre el número potencial de semillas por vaina, el número de semilla por vaina y el aborto de semillas

El número de semillas por vaina es el resultado del producto del número potencial de semillas por vaina y del aborto de semillas. A pesar que el número potencial de semillas por vaina fue similar entre genotipos y no fue afectado por los tratamientos de remoción de folíolos, en el caso del aborto de semillas si lo fue. Por ello, el número de semillas por vaina fue la consecuencia del efecto de la remoción de folíolos sobre el aborto de semillas en desarrollo. Además, el aborto de semilla fue mayor en DM48 que en A7409 (Cuadro 2.7). El aborto de semilla estuvo inversamente relacionada con el IAF alcanzado después de aplicado la segunda eliminación de folíolos en ambos genotipos (Figura 2.6).

El número de semillas a madurez (Sem.m^{-2}) mostró una interacción genotipo por remoción de folíolos. Para DM48, el número de semillas disminuyó con el nivel de remoción de folíolos ($L0 > L1 > L2$), mientras que para A7409 el número de semillas fue reducido sólo en L2 ($L0 = L1 > L2$) ($G \times L, P < 0,05$; Cuadro 2.7).

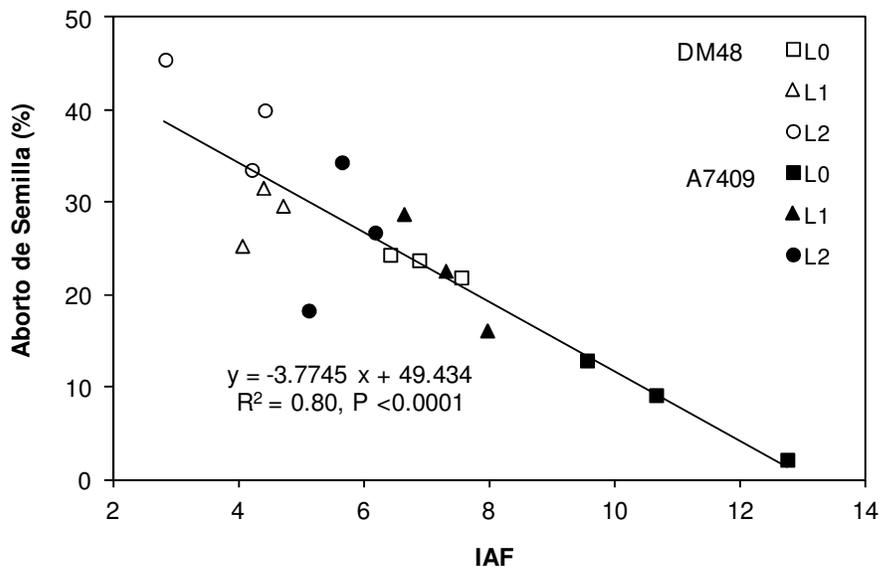


Figura 2.6. Relación entre el porcentaje de aborto de semillas y el índice de área foliar (IAF) medido después de la segunda eliminación de folíolos para los genotipos DM48 (símbolos vacíos) y A7409 (símbolos llenos). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente, de acuerdo a lo descrito en la Figura 1. Cada punto es el promedio de tres repeticiones.

2.3.8. Efecto de la eliminación de folíolos sobre el peso unitario de las semillas

El peso unitario de semillas fue mayor para DM48 respecto de A7409 (Cuadro 2.7). A pesar de las diferencias genéticas en el tamaño de las semillas existentes entre los genotipos, solamente en el tratamiento L2 se observó una reducción en el tamaño de las semillas en ambos genotipos (Cuadro 2.7). El peso unitario de las semillas presentó una asociación positiva con la relación TCC_{Per2}/n° semillas ($R^2 = 0.91$, $P < 0.01$).

Cuadro 2.7. Número (n°) potencial de semillas por vaina, semillas desarrolladas por vaina, aborto de semillas, n° de semillas y peso unitario de la semilla, para los genotipos DM48 y A7409 y tres niveles de remoción de folíolos.

Genotipo (G)	Remoción Folíolos (L)	Semillas Potenciales por Vaina	Semillas por Vaina	Aborto de Semillas	N° de Semillas	Peso Unitario Semilla
		----- n° -----		%	$n^{\circ}.m^{-2}$	mg.sem ⁻¹
DM48	L0 ⁽¹⁾	2.8	2.2	23	3591 a ⁽²⁾	172
	L1	2.8	2.0	29	2740 b	173
	L2	2.8	1.7	40	2340 c	166
A7409	L0	2.5	2.3	8	3614 a	133
	L1	2.6	2.0	23	3656 a	139
	L2	2.6	1.9	26	3064 b	123
Media para Genotipos						
DM48		2.8	2.0	31 a	2890	170 a
A7409		2.6	2.1	19 b	3445	132 b
Media para Remoción Folíolos						
	L0	2.7	2.3 a	16 a	3602	153 a
	L1	2.7	2.0 b	26 b	3198	156 a
	L2	2.7	1.8 c	33 c	2702	145 b
ANVA						
G		ns ⁽³⁾	ns	**	**	**
L		ns	**	**	***	*
G x L		ns	ns	ns	*	ns

⁽¹⁾ L0, L1 y L2, indican la cantidad de folíolos laterales eliminados: ninguno, uno o dos folíolos, respectivamente.

⁽²⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según test de LSD, $P < 0.05$.

⁽³⁾ ns, para diferencias no significativas, y *, **, *** para diferencias significativas al 0.05, 0.01 y 0.001 de probabilidad, respectivamente.

2.3.9. Efecto de la eliminación de folíolos sobre el rendimiento

El rendimiento en L0, L1 y L2 fue 617.7, 474.0 y 388.4 g.m⁻², respectivamente, para DM48 y 480.7, 508.2 y 376.9 g.m⁻², respectivamente, para A7409. Se observó una interacción genotipo por reducción de área foliar para el rendimiento. Para DM48, el rendimiento fue reducido significativamente en L1 y L2 respecto de L0 ($P < 0.05$). Sin embargo, los componentes que determinaron el rendimiento en cada caso fueron afectados de manera diferente según el nivel de reducción de área foliar. Para DM48-L1, el rendimiento fue la consecuencia directa de la disminución en el número de semillas, ya que no fue afectado el peso unitario de las semillas, mientras que para DM48-L2 el rendimiento fue el resultado de la disminución en el número y el peso unitario de las semillas (Cuadro 2.7).

Para A7409, el rendimiento no se modificó en L1 y disminuyó en L2, respecto de L0 ($P < 0.05$). Esto fue posible ya que no se observaron cambios en el número y el tamaño de las semillas en L1, pero ambos componentes fueron reducidos en L2 (Cuadro 2.7).

2.4. Discusión

2.4.1. La eliminación de folíolos y los parámetros de crecimiento de cultivo

Para las condiciones de este experimento, el IAF crítico (i.e., el IAF necesario para lograr el 95 % de la RI) fue igual a 5.1. A pesar que la primera eliminación de folíolos redujo el IAF y la RI, estas variables no presentaron ninguna correlación con la TCC durante el Per1. La causa de esta respuesta fue que la reducción del IAF fue compensada por un incremento en la EUR en los tratamientos con remoción de folíolos.

El incremento en la EUR en los tratamientos con eliminación de folíolos pudo ocurrir debido a una mejor penetración de la radiación al interior del canopeo por disminución del sombreado entre las hojas, a un incremento en la demanda de asimilados de los destinos vegetativos, originado principalmente por el crecimiento de nuevas hojas (Cuadro 2.4 y Fig. 2.2), o a una combinación de estos u otros factores. El incremento en la TCR_{hojas} inducido por la eliminación de folíolos (Fig. 2.2) fue consistente con informes previos acerca de los efectos de las defoliaciones sobre el crecimiento de hojas en soja (Klubertanz et al., 1996; Haile et al., 1998). En las condiciones de este experimento, el crecimiento compensatorio que permitió recuperar el área foliar se debió al crecimiento de nuevas hojas que se desarrollaron en los nudos de las ramificaciones. La mayor TCR_{hojas} de A7409 comparada con DM48 puede ser explicada por el hecho que A7409 desarrolla más nudos (A7409 presentó un 37 % más de nudos que DM48 a cosecha, Cuadro 2.6). La segunda eliminación de folíolos indujo un retraso en el inicio de la disminución del IAF durante el Per2 en L1 y L2 comparado con L0 (cf., L1 y L2 con L0 en Fig. 2.1). Estos resultados son consistentes con informes previos en los cuales tratamientos de defoliación retrasaron la senescencia foliar e incrementaron la tasa fotosintética de las hojas remanentes durante el crecimiento reproductivo en canopeos de soja (Klubertanz et al., 1996; Haile et al., 1998). Sin embargo, cuando el IAF posterior a la segunda eliminación de folíolos fue reducido a niveles menores al valor crítico, la TCC durante el Per2 disminuyó (e.g., DM48-L1 y DM48-L2, Cuadro 2.2). Los resultados de la reducción del IAF sobre la TCC del Per2 contrastan con los resultados del Per1, en el cual una disminución importante del IAF no afectó la TCC. Es importante resaltar que durante el Per2 las semillas fueron los destinos dominantes y que la tasa de crecimiento de las semillas fue el principal

componente de la TCC durante dicho período. Además, durante el Per2 no hubo posibilidad de generar nueva área foliar. Por otra parte, el retraso en la senescencia foliar observado en los tratamientos con remoción de folíolos no fue suficiente para compensar la reducción del IAF durante el período de llenado de semillas.

2.4.2. *La eliminación de folíolos y la iniciación de vainas*

El número máximo de vainas iniciadas durante el primer ciclo (PI1) fue afectado solamente por la primera eliminación de folíolos. El número de vainas iniciadas se incrementó proporcionalmente con la disminución del IAF para ambos genotipos (Fig. 2.4). Notoriamente, la relación inversa entre el PI1 y el IAF se verificó tanto para IAF menores (DM48) o mayores (A7409) al valor crítico, lo cual indica que el cultivo de soja puede ajustar el número de vainas en respuesta a cambios en el IAF antes y después de que el canopeo cubra el entresurco. Adicionalmente, los cambios en PI1 fueron tres veces más sensibles a las variaciones de IAF para DM48 que para A7409 (cf. las pendientes de regresión en la Fig. 2.5), lo que indica la existencia de variabilidad genética a esta respuesta en variedades comerciales.

En este experimento, el número de vainas iniciadas aumentó simultáneamente con el incremento de la TCR_{hojas} (Fig. 2.2). Una mayor TCR_{hojas} requerirá una mayor partición de asimilados hacia las hojas nuevas, convirtiéndolas en destinos competitivos frente a los demás órganos. El cambio en el patrón de partición, inducido por los tratamientos de remoción de folíolos, se reflejó claramente en los coeficientes de partición, CP, a los distintos órganos durante el principal período de iniciación de vainas (PI1). Durante este período, la remoción de folíolos indujo un aumento en el CP a las hojas, al tiempo que lo redujo para las vainas y los tallos, en ambos genotipos (Cuadro 2.4). Debido a que tanto el crecimiento de nuevas hojas como la iniciación de vainas aumentaron simultáneamente, y que ambos procesos aumentaron además con el aumento de la remoción de folíolos, que a su vez disminuyó el CP a las vainas en ambos genotipos, es evidente que la competencia por asimilados no afectó negativamente la iniciación de las vainas. Informes previos han demostrado que las etapas iniciales del crecimiento de las vainas requieren niveles bajos de asimilados (Brun y Betts 1984, Heitholt et al., 1986). Por lo que, tomando en conjunto nuestros resultados más lo informado en la literatura, se concluye que es improbable que la disponibilidad de asimilados genere una limitación importante para la iniciación de las vainas.

Se podría argumentar que el incremento en el número de frutos iniciados en los tratamientos de eliminación de folíolos fue un “artefacto”, consecuencia de la metodología de remoción de folíolos utilizada. Sin embargo, Mathew et al. (2000) informaron un incremento en el número de vainas cuando canopeos de soja fueron “abiertos” artificialmente al inicio de la floración, utilizando mallas que impedían que las plantas de los surcos laterales sombrearan a las plantas del surco central, sin remoción de área foliar. En este experimento, la reducción del IAF fue llevada a cabo mediante una eliminación homogénea de uno o dos folíolos laterales desarrollados de todas las hojas presentes al momento de aplicar el tratamiento. Además, se permitió que las plantas pudieran recuperarse después de aplicado el tratamiento. Al reducir el IAF de esta manera no se produjo un cambio en la TCC durante el primer ciclo de iniciación de vainas (i.e. PI1), pero disminuyó significativamente el coeficiente de extinción de los canopeos (k). Inmediatamente después de T1, el k en L0, L1 y L2 fue 0.57, 0.44 y 0.37, respectivamente, para DM48 y 0.62, 0.48 y 0.38, respectivamente, para A7409 ($P < 0.05$). De esta manera, la eliminación de los folíolos redujo el k en ambos genotipos, permitiendo que más radiación llegara a los estratos inferiores del canopeo. Además, la

apertura del canopeo modifica la proporción de luz roja (R) y roja lejana (RL) dentro del mismo. Los importantes cambios morfológicos que producen en las plantas las alteraciones en la relación R/RL están ampliamente documentados (Smith, 1982; Ballaré y Casal, 2000). Específicamente para soja, está informado que la aplicación suplementaria de radiación roja en estratos inferiores de canopeos incrementó el número de vainas por nudo en las secciones tratadas, y esta respuesta se debió a un incremento en el porcentaje de vainas cuajadas, antes que a un mayor número de flores (Heindl y Brun, 1983).

A pesar de que en este experimento no se realizaron mediciones de la distribución espectral de la luz dentro de los canopeos, existen estudios que muestran que cambios en el IAF se correlacionan con cambios en los niveles de radiaciones fotomorfogénicas en canopeos de muchas especies, incluyendo la soja (Sattin et al., 1994; Kasperbauer, 1987). Debido a que las hojas absorben muy eficientemente el rojo y el azul pero no el rojo lejano, valores menores de IAF correlacionan con mayores relaciones de R/RL y mayores niveles de radiación azul en el interior de los canopeos. De esta manera, es posible que la modulación del número de vainas iniciadas en canopeos de soja esté regulada fotomorfogénicamente. También es importante señalar que el momento donde se produjeron los picos en los ciclos de iniciación de vainas no fue alterado por los tratamientos de eliminación de folíolos en ningún genotipo (Fig. 2.4), lo cual indicaría que el control temporal de la iniciación de vainas no estuvo influenciado por la eliminación de folíolos.

2.4.3. *La eliminación de folíolos y la abscisión de vainas*

La primera y principal fase de abscisión se observó inmediatamente después de R5. La cantidad de vainas abscionadas aumentó con el nivel de remoción de folíolos en ambos genotipos (Cuadro 2.5). Board y Tan (1995) también identificaron a la principal fase de abscisión poco después de R5. Estos autores consideraron que la abscisión de vainas estuvo relacionada con la RI (para RI < 95 %) y sugirieron que la abscisión de vainas estuvo controlada por la capacidad de producir asimilados del canopeo. En este experimento, con excepción de DM48-L2, los valores de RI de todos los tratamientos estuvieron por encima del 95 % durante la fase de abscisión. Por otro lado, la TCC mínima necesaria para maximizar el número de vainas en soja fue establecida en 15 g.m⁻².d⁻¹ (Board y Harville, 1994). En el presente experimento, los valores de TCC para L0, L1 y L2 durante la fase de abscisión fueron 24.9, 19.7 y 22.3 g.m⁻².d⁻¹, respectivamente, para DM48 y 32.9, 37.8 y 34.0 g.m⁻².d⁻¹, respectivamente, para A7409. Por lo tanto, los valores de TCC estuvieron muy por encima el valor mínimo propuesto por Board y Harville (1994) para maximizar el número de vainas. Además, la TCC no estuvo relacionada con la abscisión de vainas en ninguno de los genotipos analizados en este experimento, sugiriendo que otro/s factor/es podrían estar involucrados en el control de la abscisión de las vainas.

Las semillas empezaron a crecer alrededor del inicio de la fase de abscisión (Fig. 2.4, R5). La tasa de crecimiento lineal de las semillas en L0, L1 y L2 fue 14.7, 15.1 y 13.2 g.m⁻².d⁻¹, respectivamente, para DM48, y 13.6, 13.6 y 11.5 g.m⁻².d⁻¹, respectivamente, para A7409. A pesar que la tasa de crecimiento de las semillas fue un 10 % mayor en DM48 que en A7409, esta diferencia no fue significativa. Cuando la relación destino/fuente fue estandarizada ajustando la demanda de los destinos (utilizando la tasa de crecimiento de las semilla como estimador de la demanda) en relación con el tamaño de la fuente (IAF), el porcentaje de abscisión de vainas aumentó al aumentar la relación destino/fuente en ambos genotipos. Sin embargo, para similares

niveles de abscisión de vainas, DM48 siempre presentó mayores relaciones de destino/fuente que A7409, lo que indicaría una mejor partición de asimilados a las semillas (Fig. 2.7). No obstante las diferencias cuantitativas entre genotipos, el patrón de respuesta fue similar en ambos y plantea la posibilidad de la existencia de un efecto de tipo correlativo entre el crecimiento de las semillas de las vainas más desarrolladas y la abscisión de vainas en estadios de desarrollo menos avanzado. Poner a prueba esta hipótesis requiere de investigaciones adicionales.

2.4.4. La eliminación de folíolos y el número de vainas a madurez

El número de vainas a madurez fue el resultado del balance entre dos componentes: el número de vainas iniciadas y el número de vainas abscionadas. La remoción de folíolos afectó estos componentes de manera diferente. Por un lado, la remoción de folíolos tuvo un efecto positivo sobre la iniciación de vainas. Esta respuesta se observó durante la etapa reproductiva temprana y no estuvo directamente relacionada con la capacidad de producir asimilados (i.e. la TCC). Contrariamente, la remoción de folíolos tuvo un efecto negativo sobre el número de vainas a través del incremento de la abscisión de las mismas (Cuadro 2.5). La abscisión de vainas se superpuso con el período de crecimiento de las semillas y estuvo asociado con la tasa de crecimiento de las semillas por unidad de área foliar (Fig. 2.7).

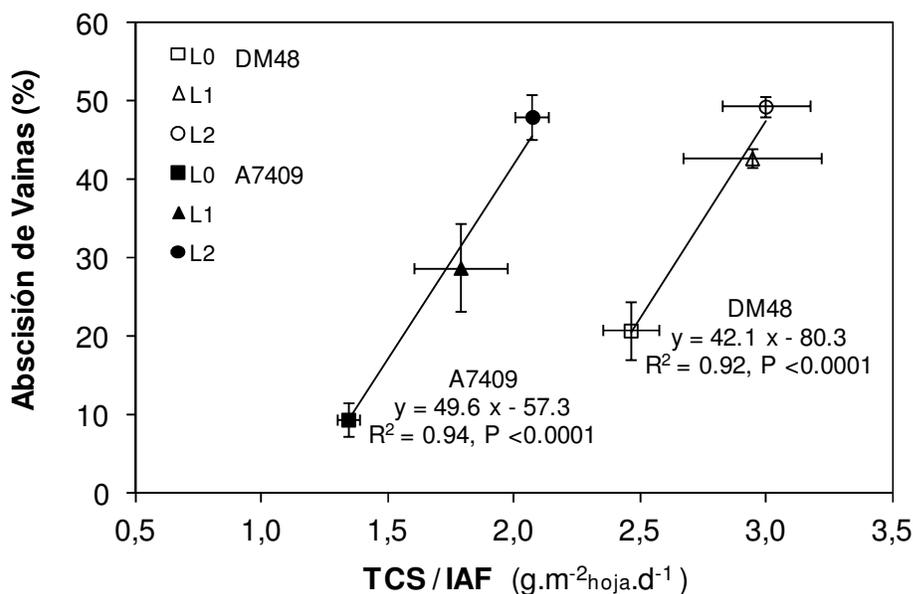


Figura 2.7. Relación entre el porcentaje de vainas abscionadas y la tasa de crecimiento de semillas por unidad de área foliar durante el principal periodo de abscisión para los genotipos DM48 (símbolos vacíos) y A7409 (símbolos llenos). Cuadrados, triángulos y círculos indican L0, L1 y L2, respectivamente, de acuerdo a lo descrito en la Figura 1. Los puntos representan las medias \pm ES de tres repeticiones.

Los primeros modelos para el número de vainas (Sheldrake, 1979, Charles-Edwards et al., 1986, Egly y Zhen-wen, 1991), así como uno más moderno en el cual se incorporó la evolución temporal de la floración (Egly, 2010) son todos modelos basados en la producción de asimilados. Si bien la abscisión de vainas en este experimento podría ser explicada por dichos modelos, la estimulación del proceso de iniciación de vainas, informada aquí, sugiere que otros factores pueden estar regulando el número de vainas.

2.4.5. *La eliminación de folíolos y el patrón de distribución de nudos y vainas entre el tallo principal y las ramificaciones a madurez*

La eliminación de folíolos indujo un cambio en el patrón de desarrollo de las plantas al incrementar el número de nudos de las ramificaciones en relación a los nudos del tallo principal (NRam/NTp) en ambos genotipos (Cuadro 2.6). La relación NRam/NTp resulta un índice correlativo del grado de inhibición apical ejercido sobre el crecimiento de las ramificaciones, donde valores mayores indican una menor inhibición. De esta manera, la eliminación de folíolos produjo una liberación parcial de la inhibición que ejerce el ápice sobre el crecimiento de las ramificaciones en ambos genotipos. En este contexto, es interesante señalar que en un estudio previo en soja se encontró que pulsos de luz roja aplicados al final del día indujeron a las yemas vegetativas axilares a desarrollar nuevas ramificaciones. Este efecto fue revertido por la luz roja lejana, lo cual sugiere que el fenómeno estaría regulado por el fitocromo (Kasperbauer, 1987). Además, en un estudio reciente en *Arabidopsis* fue informado el efecto negativo que tiene sobre las ramificaciones una baja relación R/RL así como una mutación del fitocromo B (Finlayson et al., 2010).

Parece lógico esperar que los cambios en la relación NRam/NTp inducidos por la eliminación de folíolos produzcan cambios similares en la distribución de las vainas, aumentando la relación entre las vainas de las ramificaciones y las vainas del tallo principal (VaRam/VaTp). Sin embargo, la relación VaRam/VaTp solamente fue incrementada por la eliminación de los folíolos en el genotipo A7409 (Cuadro 2.6). Las diferencias en la relación VaRam/VaTp pueden ser explicadas por las diferencias en los porcentajes de abscisión que pudo haber provocado la segunda eliminación de los folíolos en cada genotipo. Mientras que en DM48 la segunda eliminación de folíolos (T2) se realizó a los 73 DDE, inmediatamente luego de ocurrido el primer pico de iniciación de vainas (72 DDE); en A7409, T2 se realizó a los 100 DDE, 13 días después de ocurrido el primer pico de iniciación de vainas (87 DDE). A pesar de que no se determinó el origen de las vainas que abscisionaron (ramificaciones o tallo principal), el porcentaje de vainas abscionadas aumentó con el nivel de eliminación de folíolos para DM48 (25, 47 y 62% en L0, L1 y L2, respectivamente, $P < 0,05$), pero se mantuvo sin cambios para A7409 (43, 43 y 55% en L0, L1 y L2, respectivamente, no significativo). Por lo tanto, el mayor número de vainas iniciadas por la eliminación de folíolos en DM48 fue seguida de un mayor número de vainas abscionadas, lo cual hizo que la relación VaRam/VaTp se mantuviera estable en este genotipo (Cuadro 2.6).

2.4.6. *La eliminación de folíolos y el aborto de semillas*

El número de semillas (desarrolladas) por vainas, el cual ha demostrado estar muy poco afectado por el ambiente, es un componente cuya regulación se considera está mayormente bajo un control genético (Egly, 1998). El componente que verdaderamente está bajo estricto control genético es el número potencial de semillas por vainas, aunque

el mismo raramente se determina. En este experimento, el número potencial de semillas por vainas no presentó diferencias entre genotipos y no fue afectado por la eliminación de folíolos (Cuadro 2.7). Este resultado claramente demuestra la naturaleza genética del control del número potencial de semillas por vainas. Sin embargo, el número de semillas (desarrolladas) por vainas fue reducido por la eliminación de folíolos debido al aumento del aborto de las semillas (Cuadro 2.7). El aborto de semilla se produce principalmente alrededor del inicio del período del crecimiento lineal de las semillas (Munier-Jolian et al., 1993, Egli y Bruening, 2002). En este experimento, el aborto de semilla aumentó con el nivel de eliminación de folíolos, y fue mayor para DM48 que para A7409. Además, el aborto de semillas estuvo inversamente relacionado con el área foliar presente después de aplicado la segunda eliminación de folíolos (Fig. 2.6), lo cual indicaría que las etapas iniciales del crecimiento de las semillas estuvieron limitadas por fuente. El tamaño de la fuente después de la segunda remoción de folíolos no sólo explicó las diferencias en los niveles de aborto de las semillas entre los tratamientos (e.g., L2 > L1 > L0), sino también entre los genotipos (e.g., DM48 > A7409). Estos resultados, conjuntamente con los diferentes efectos que produjo la eliminación de folíolos sobre la abscisión de vainas totales entre genotipos (Cuadro 2.5), explicarían la interacción significativa genotipo x eliminación de folíolos que se observó para el número de semillas (Cuadro 2.7).

2.4.7. *La eliminación de folíolos y el peso unitario de las semillas*

Aunque el peso unitario de las semillas (tamaño unitario) no es estrictamente un componente numérico del rendimiento, sí es un componente importante del mismo. El tamaño de las semillas está genéticamente determinado (Hartwig, 1973), pero también puede ser modificado por la actividad de la fuente (Egli, 1998). El efecto genético puede observarse al comparar el mayor tamaño unitario de las semillas de DM48 respecto de las semillas de A7409 (Cuadro 2.7). Al evaluar el impacto de la eliminación de folíolos sobre el tamaño de las semillas, observamos que sólo en el tratamiento más severo (i.e. L2) se redujo el tamaño de las semillas en ambos genotipos (Cuadro 2.7). Debido a que el declive del IAF durante el período de llenado de las semillas fue atenuado en los tratamientos donde se eliminaron folíolos (Fig. 2.1), la similitud en el tamaño de las semillas entre L1 y L0 puede ser explicado a partir del retraso en la senescencia de las hojas observado en L1. En cambio, este retraso en la senescencia foliar no fue suficiente para contrarrestar el efecto negativo que produjo sobre el tamaño de las semillas la mayor cantidad de folíolos eliminados en L2 (Cuadro 2.7).

En ciertas condiciones, un incremento en el número de semillas en los cultivos de soja puede ser compensado por una reducción en el tamaño de las semillas (Sadras, 2007). En este experimento, no se observó una respuesta compensatorio ente el número y el tamaño de las semillas. Aunque sí se observó que el peso unitario de las semillas estuvo asociado con la TCC por semilla durante el período de llenado, indicando que el tamaño de las semillas tuvo una fuerte dependencia del suministro de asimilados.

2.4.8. *La eliminación de folíolos y el rendimiento*

Comparado con el control (L0), la eliminación de folíolos en dos oportunidades (i.e. T1 + T2) redujo el rendimiento en DM48-L1, DM48-L2 y A7409-L2. En estas combinaciones de genotipos-nivel de eliminación de folíolos, el efecto positivo de la primera eliminación de folíolos sobre la iniciación de vainas fue sobre compensado por una mayor abscisión de vainas y mayor aborto de semillas (DM48-L1), o por una

mayor abscisión de vainas, mayor aborto de semillas y menor tamaño de las semillas (DM48-L2 y A7409-L2).

Sin embargo, eliminar los folíolos en dos oportunidades no redujo el rendimiento en A7409-L1. En esta combinación de genotipo-nivel de eliminación de folíolos el número de vainas a cosecha fue incrementado debido al incremento de la iniciación de vainas (Cuadro 2.5).

2.5. Conclusiones

El resultado más notable de este capítulo es la demostración de que el número de vainas iniciadas aumentó a medida que el IAF disminuyó, tanto para valores de IAF mayores o menores al valor crítico. El patrón de respuesta fue similar para DM48 y para A7409 a pesar de las importantes diferencias que presentaron estos genotipos en el tamaño de los canopeos y en la sensibilidad al fotoperíodo. Incluso, el patrón de respuesta se mantuvo independientemente de las diferencias en radiación, temperatura y fotoperíodo a los que fueron expuestos los genotipos durante el período de iniciación de vainas. Estos resultados también sugieren que el cierre temprano del canopeo (i.e. en floración) podría impactar negativamente en la iniciación de vainas en soja. Este estudio proporcionó la primera evidencia experimental de que la iniciación de vainas está inversamente relacionada con el IAF en canopeos de soja.

Otro resultado destacado fue que este aumento en el n° de vainas se produjo con una reducción en el coeficiente de partición (CP) hacia las vainas (al tiempo que aumentó CP hacia las hojas). El hecho de que tanto el crecimiento de nuevas hojas como el n° de vainas iniciadas aumentaran simultáneamente en respuesta a la remoción de folíolos, al tiempo que el CP a las vainas cayera durante el mismo período, proporciona evidencia experimental que soporta la hipótesis de que la disponibilidad de asimilados no es el factor dominante en el control del n° de vainas iniciadas.

CAPITULO 3

Remoción de foliolos en floración (R2): su efecto sobre los índices de crecimiento, la radiación fotomorfogénica y el número de estructuras reproductivas

3.1. Introducción

El número de semillas es el componente más asociado con las variaciones del rendimiento en soja. El número de semillas es el resultado de múltiples componentes numéricos que se desarrollan secuencialmente a lo largo de los períodos vegetativo y reproductivo. El período reproductivo temprano, desde la floración (R2) hasta el inicio de crecimiento de las semillas (R5) es considerado crítico porque los componentes que se desarrollan durante dicho período (i.e. el número de vainas y semillas) están altamente asociados con el rendimiento.

Diferentes estudios mostraron que cuando el IAF es menor al necesario para interceptar el 95% de la RI durante el período R2-R5, la TCC disminuye y consecuentemente también disminuye el número de vainas, el número de semillas y el rendimiento (Board y Harville, 1994; Board y Tan, 1995, Egli y Zhen-wen, 1991). Generalmente, cambios en la RI, el IAF y la TCC están asociados con cambios en la fotosíntesis del canopeo y con la disponibilidad de asimilados. De esta manera, la disponibilidad de fotoasimilados es considerada como el factor principal que regula los cambios en el número de vainas y semillas en el cultivo de soja (Board y Tan, 1995; Jiang y Egli, 1993). Sin embargo, las vainas y las semillas en soja se generan a partir de diferentes procesos morfogénicos que están regulados por diferentes factores fisiológicos y/o ambientales. Además, el número de vainas y el número de semillas son componentes distintos y su número está regulado por diferentes factores y/o procesos. El número de vainas resulta de la diferencia entre el número de vainas iniciadas y el número de vainas abscionadas, y el número de semillas es el resultado del número de vainas, el número potencial de semillas por vaina y el aborto de semillas.

En el Capítulo 2 de esta tesis se demostró que el número de vainas iniciadas aumentó a medida que disminuyó el IAF en dos genotipos con diferente tamaño de canopeo. Este efecto fue la consecuencia de cambios en la estructura de canopeo, provocados por la remoción de folíolos en floración. Los resultados presentados en el Capítulo 2 mostraron que el proceso de iniciación de vainas no estuvo asociado ni con la RI ni con la TCC. La metodología de remoción de folíolos utilizada alteró la estructura del canopeo, modificando el ambiente lumínico del mismo produciendo cambios en la cantidad y la calidad de radiación que penetra en el canopeo. Una segunda remoción de folíolos, incrementó la abscisión de vainas y el aborto de semillas, compensando o sobre-compensando el incremento observado en la iniciación de vainas, producto de la primera defoliación.

A partir de esos resultados surgió el interrogante si una única remoción de folíolos en floración lograría: i) repetir el resultado obtenido en el experimento del Capítulo 2, en lo referido al aumento del número de vainas iniciadas, y ii) si el mayor n° de vainas iniciadas entre R2 y R5 se traduciría en un mayor número de vainas a la madurez (R8). Asimismo, se necesitaba aportar evidencia experimental que ayudara a discernir si este aumento en el n° vainas iniciadas estaba asociado principalmente a un fenómeno del desarrollo, mediado por cambios en los niveles de longitudes de onda de efecto fotomorfogénico, o a factores relacionados con la producción y/o partición de asimilados.

En consecuencia, el objetivo de los experimentos presentados en este capítulo fue evaluar los efectos de distintos niveles de remoción de folíolos, aplicados por única vez en floración, sobre la estructura del canopeo, la interceptación de la radiación, los índices de crecimiento y los componentes del rendimiento. Un segundo objetivo fue evaluar la asociación entre los niveles de longitudes de onda de efecto fotomorfogénico,

específicamente la relación R/RL, en el interior del canopeo y el número de estructuras reproductivas fijadas entre R2 y R5 y retenidas a la madurez (R8).

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. *Diseño experimental y tratamientos*

Los experimentos se realizaron durante las estaciones de crecimiento 2002/03 (Exp 2) y 2003/04 (Exp 3) en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias (UNR) localizado en Zavalla (33°01' S, 60°52' O). Las fechas de emergencia fueron el 17 de diciembre para el Exp 2 y el 19 de diciembre para el Exp 3. Los genotipos utilizados fueron DM48 (GM IV) y A7409 (GM VII), ambos con hábitos de crecimiento indeterminado. Los genotipos fueron sembrados con una mayor densidad para luego ralea las plantas hasta lograr dos densidades (DS): baja densidad (BD) y alta densidad (AD) en ambos experimentos. Para DM48, las densidades fueron 19 y 38 plantas.m⁻² en el Exp 2, y de 15 y 29 plantas.m⁻² en el Exp 3 para BD y AD, respectivamente. Para A7409, las densidades fueron 18 y 31 plantas.m⁻² en el Exp 2, y 8 y 31 plantas.m⁻² en el Exp 3 para BD y AD, respectivamente. En plena floración se aplicaron los tratamientos de remoción de folíolos (L), eliminando cero (L0), uno (L1) o dos (L2) folíolos laterales de todas las hojas trifolioladas completamente expandidas según el experimento. Para cada genotipo, los tratamientos fueron la combinación factorial de dos densidades (BD y AD) y tres (L0, L1 y L2) o dos (L0 y L2) niveles de remoción de folíolos para el Exp 2 y para el Exp 3, respectivamente. El diseño experimental fue en bloques completos al azar con 4 (Exp 2) o 3 repeticiones (Exp 3). Todas las parcelas individuales fueron de 6 m de longitud por 3.2 m de ancho (ocho surcos distanciados a 0.52 m), con excepción de las utilizadas en el Exp 3 para A7409 que fueron de 2 m de longitud por 3.2 m de ancho. Por este motivo, algunas mediciones y los muestreos destructivos en este caso fueron restringidos a la cosecha final. Las parcelas fueron regadas todas las veces que fue necesario para mantener un elevado nivel hídrico. Los insectos, enfermedades y malezas fueron controlados permanentemente durante el experimento.

Los datos de temperatura de aire, radiación incidente y precipitaciones se registraron utilizando un sensor de temperatura, un piranómetro y un colector de agua conectado a un registrador de datos LI-COR modelo LI-1200. Las diferencias estadísticas entre las variables climáticas fueron determinadas utilizando el test de t.

Los estadios fenológicos se determinaron según Fehr y Caviness (1977). Plena floración (R2), inicio del crecimiento de las semillas (R5), inicio de la madurez ó madurez fisiológica (R7), y plena madurez (R8), ocurrieron a los 38, 57, 102 y 113 DDE, respectivamente, para DM48, y a los 57, 79, 120 y 130 DDE, respectivamente, para A7409 en el Exp 2; y a los 36, 57, 95 y 108 DDE, respectivamente, para DM48, y a los 58, 77, 119 y 129 DDE, respectivamente, para A7409 en el Exp 3.

Entre R2 e inicio de madurez (R7) se realizaron sucesivos muestreos destructivos de 0.5 m² a los 42, 49, 57, 72, 93 y 113 DDE para DM48 en el Exp 2, a los 43, 49, 55, 66, 84 y 108 DDE para DM48 en el Exp 3, y a los 63, 72, 86, 104 y 115 DDE para A7409 en el Exp 2. En cada muestreo las plantas fueron separadas en tallos (principal y ramificaciones), pecíolos, folíolos, vainas y semillas (cuando estuvieron presentes). Los muestreos fueron secados hasta alcanzar un peso constante a 60 °C en estufa, y el peso seco obtenido fue expresado por unidad de área de suelo. En cada muestreo, el área foliar total fue medida utilizando un medidor de área foliar LI-COR modelo LI-3100 (LI-COR, Lincoln, NE).

El período entre R2 y la iniciación del crecimiento lineal de las semillas fue considerado como el período de crecimiento de las vainas. El día de inicio del crecimiento lineal de las semillas fue estimada como el cociente entre la ordenada al origen obtenida en la función de regresión y la TCS. La tasa de crecimiento de semilla (TCS) fue calculada como la pendiente de la función de regresión entre el peso seco de las semillas y el tiempo durante el período de crecimiento de las semillas. La fecha de inicio del crecimiento lineal de las semillas fue a los 69 DDE (R5 + 12 d) para DM48 y a los 83 DDE (R5 + 4 d) para A7409 en el Exp 2, y a los 64 DDE (R5 + 7 d) para DM48 en el Exp 3.

La radiación interceptada (RI) fue medida con un sensor lineal LI-COR conectado a un registrador de datos LI-COR modelo LI-1000 (LI-COR, Lincoln, NE). El porcentaje de radiación interceptada en cada parcela fue determinado a partir de mediciones obtenidas sobre el canopeo y a nivel del suelo. Las mediciones fueron realizadas en días soleados, entre las 11.30 y las 14.00 hs. El sensor fue posicionado diagonalmente entre los surcos en el suelo. En cada parcela se realizaron dos mediciones en ubicaciones elegidas al azar. La RI fue determinada a los 38 y 57 DDE para DM48, a los 63 y 79 DDE para A7409 en el Exp 2, y a los 41, 47, 52 y 62 DDE para DM48 y a los 62, 67 y 75 DDE para A7409 en el Exp 3. A los 38 DDE para DM48 y a los 63 DDE para A7409 en el Exp 2, y a los 41 DDE para DM48 en el Exp 2 se realizaron mediciones adicionales en el estrato medio de los canopeos (a la mitad de la altura de las plantas).

La tasa de fotosíntesis de los folíolos fue determinada con un medidor de fotosíntesis portable marca LI-COR modelo LI-6200 (LI-COR, Lincoln, NE). La tasa de fotosíntesis de los folíolos fue medida a los 45 y a los 66 DDE para DM48 y A7409, respectivamente, en el Exp 2, y a los 52 DDE para DM48 en el Exp 3. Las mediciones se realizaron en cuatro folíolos centrales elegidos al azar del estrato medio y superior de cada parcela utilizando la radiación fotosintéticamente activa natural que recibían los respectivos folíolos.

La intensidad de radiación en el rango del rojo (R, 660 ± 10 nm) y rojo lejano (RL, 730 ± 10 nm) fueron medidas con un espectroradiómetro marca LI-COR modelo LI-1800 (ancho de banda de 2 nm) conectado a un sensor remoto con corrector de coseno (Li-Cor 1800-11) (LI-COR, Lincoln, NE). El sensor se posicionó horizontalmente orientado hacia arriba a la mitad de la altura máxima de las plantas, y las medidas se realizaron en dos ubicaciones: entre-hileras (a la mitad de distancia entre dos hileras) e intra-hileras (a la mitad de distancia entre dos plantas de una misma hilera). La relación R/RL para el Exp 3 fue calculada a los 41, 47, 52 y 62 DDE para DM48 y a los 62, 67 y 75 DDE para A7409. La relación R/RL para el Exp 2 fue estimada a partir de la relación R/RL con el IAF en el Exp 3. Se calculó una función por densidad de siembra ($R^2 = 0.96$ y $R^2 = 0.85$ para baja y alta densidad, respectivamente)

Las mediciones de RI, tasa de fotosíntesis de los folíolos y calidad de luz fueron realizadas en días soleados, entre las 11.30 h y las 14 h horas. El coeficiente de extinción (k) fue obtenido según la ley de Lambert-Beer, de manera que $k = -\ln(I_i / I_0) / \text{IAF}$, donde \ln es el logaritmo natural, I_i es la RFA a nivel del suelo y I_0 es la RFA sobre el canopeo (Gardner et al., 1985). k fue calculado utilizando los datos de RI e IAF medidos inmediatamente después de la eliminación de los folíolos para todos los genotipos.

Los índices TCC ($\text{g.m}^{-2}_{\text{suelo.d}^{-1}}$) y TAN ($\text{g.m}^{-2}_{\text{hoja.d}^{-1}}$) se estimaron como la pendiente de la regresión entre el peso seco total y el tiempo (DDE) para calcular la TCC y el peso seco total y el IAF (determinados en todos muestreos destructivos) para calcular la TAN, utilizando en ambos casos un programa de regresión (Hunt y Parsons,

1981). Para cada ecuación de regresión se analizó sucesivamente la significancia del ajuste lineal, cuadrático y cúbico, y el mismo fue incluido si reducía significativamente la suma de cuadrados residual ($P < 0.01$). Las diferencias estadísticamente significativas entre los índices se determinaron con el test de t utilizando los errores estándar calculados por el programa de regresión.

Para el período de crecimiento de las vainas se calculó la eficiencia en el uso de radiación (EUR) y la partición de materia seca a los distintos órganos. La EUR fue estimada como la pendiente de la regresión lineal entre el peso seco total diario acumulado (g.m^{-2}) y la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (MJ.m^{-2}) del período. Los datos de peso seco total acumulado y radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada para las fechas entre los muestreos fueron obtenidos por interpolación. Las diferencias entre los valores de EUR fueron analizadas comparando las pendientes de regresión. La partición de materia seca a los distintos órganos (vainas, tallos y hojas) se determinó como la relación entre el logaritmo natural del peso seco del órgano considerado y el logaritmo natural del peso seco total determinados en los muestreos destructivos realizados durante el período de crecimiento de las vainas (Poorter y Sack, 2012). Las diferencias entre los valores de partición fueron analizadas comparando las pendientes de regresión obtenidas.

Se realizó el recuento de todas las vainas de los muestreos realizados a los 49, 57, 72, 93 y 113 DDE para DM48, a los 72, 86, 104, 115 y 140 DDE para A7409, en el Exp 2, y a los 49, 66, 84 y 108 DDE para DM48 en el Exp 3. El recuento incluyó todas las vainas cuyo tamaño fue ≥ 2 mm. El número de vainas iniciadas y abscionadas se determinó a partir del análisis de la evolución del número de vainas en el tiempo. El número de nudos en el tallo principal y en las ramificaciones fueron contadas en todas las plantas muestreadas a los 43, 49, 55, 66, 84 y 108 DDE en DM48 en el Exp 3.

A la madurez se cosechó 1 m^2 de área cortando las plantas a nivel de suelo. Cada una de las plantas cosechadas fue separada en tallo principal, ramificaciones, semillas y carpelos. El peso unitario de las semillas (mg.sem^{-1}) fue determinado como el peso seco de 480 semillas elegidas al azar. El número de semillas (sem.m^{-2}) fue determinado como el cociente entre el rendimiento en semilla (g.m^{-2}) y el peso unitario de las semillas. Una submuestra de 10 plantas fue utilizada para determinar el número de ramificaciones, el número de nudos del tallo principal y de las ramificaciones, y el número de vainas en el tallo principal y en las ramificaciones. El número potencial de semillas por vaina fue determinado contando el número de vainas con 2 (loc2), 3 (loc3) y 4 (loc4) lóculos y obteniendo el resultado de la siguiente ecuación: $[(\text{loc2}) \times 2] + [(\text{loc3}) \times 3] + [(\text{loc4}) \times 4] / \text{número de vainas}$. Se consideraron todos los lóculos, independientemente del estado de desarrollo de las semillas (i.e. lóculos con semillas completamente desarrolladas y lóculos con semillas abortadas). El número potencial de semillas fue determinado como el producto entre el número potencial de semillas por vaina y el número de vaina. El aborto de semillas fue calculado como el cociente entre el número de semillas y el número potencial de semillas. El número de semillas por vaina fue calculado como el producto entre el número potencial de semillas por vaina por el aborto de semillas.

Los datos fueron sometidos a análisis de la varianza (ANVA) y test de separación de media utilizando LSD. La relación entre las variables se analizó mediante análisis de regresión y correlación, según el caso en estudio. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS v 8.00.

3.3. Resultados

3.3.1. Efectos de los tratamientos sobre el IAF, la RI y el coeficiente de extinción durante el período de crecimiento de las vainas

Las diferentes sensibilidades al fotoperíodo y la temperatura de los genotipos determinaron diferencias en la fecha de floración, la longitud del período vegetativo y en el tamaño del área foliar a floración. Por esta razón, el IAF de A7409 fue mayor que el IAF de DM48 en ambos experimentos (Cuadro 3.1).

En el Exp 2, el IAF de ambos genotipos inmediatamente después de la eliminación de folíolos fue afectado significativamente por los tratamientos de remoción de folíolos en ambas DS ($P < 0.001$). El IAF en AD fue siempre mayor que en BD para ambos genotipos, independientemente del tratamiento de remoción de folíolos considerado. El IAF disminuyó a medida que el nivel de eliminación de folíolos aumentó ($L0 > L1 > L2$) en ambas DS y genotipos (Cuadro 3.1). Las diferencias entre los tratamientos de remoción de folíolos desaparecieron algo después de R5 en ambos genotipos ($P > 0.10$) debido al crecimiento de nuevas hojas. No se observaron interacciones DS x L en ningún genotipo, aún después de la eliminación de los folíolos ni para cualquier fecha posterior.

En ambos genotipos, la RI disminuyó con el aumento del nivel de eliminación de folíolos ($L0 > L1 > L2$) en ambas DS (Cuadro 3.1). Para A7409, la RI en L0 en ambas DS y en L1 en AD alcanzó o superó el 95 %, mientras que la RI para DM48 en todos los tratamientos de L fue inferior a ese valor al momento de realizar la eliminación de folíolos (Cuadro 3.1). Un poco después de R5, todas las combinaciones DS x L alcanzaron o excedieron el 95 % de RI en ambos genotipos, con excepción de L2-BD en DM48 (93 %).

La remoción de folíolos también modificó el coeficiente de extinción en ambos genotipos ($P < 0.01$). En DM48 ambos tratamientos de defoliado (i.e. L1 y L2) redujeron el k respecto del testigo (L0), mientras que en A7409 solo el tratamiento de mayor remoción de folíolos (i.e. L2) redujo significativamente el k respecto de L0 y L1 (Cuadro 3.1). Los k en los canopeos de A7409 fueron siempre mayores que en los canopeos de DM48, para cualquiera de los tratamientos considerados.

En el Exp 3 sólo se realizó el tratamiento con mayor nivel de eliminación de folíolos (L2) y el área foliar se determinó solamente para DM48 (los valores de IAF presentado para A7409 en la Cuadro 3.2 fueron estimados a partir de la radiación interceptada). El IAF, medido inmediatamente después de la eliminación de los folíolos disminuyó en L2 respecto de L0 en ambos genotipos. Para DM48, las diferencias observadas fueron significativas para L ($P < 0.001$) (Cuadro 3.2).

Sin embargo, de manera similar a lo sucedido en el Exp 2, estas diferencias desaparecieron poco después de R5 (datos no presentados). No se observaron diferencias para DS ni para la interacción DS x L, en ninguna de las fechas analizadas (Cuadro 3.2).

La remoción de los folíolos disminuyó significativamente la RI (por debajo del 95 %) en ambas densidades y genotipos ($P < 0.001$) (Cuadro 3.2). No se observaron variaciones debidas a la densidad o a la interacción DS x L en ningún genotipo (Cuadro 3.2). Un poco después de R5, todas las combinaciones L x DS de los ambos genotipos alcanzaron o excedieron el 95 % de RI.

El k del cultivo, medido inmediatamente después de la eliminación de los folíolos, se redujo en L2 respecto de L0, en ambos genotipos (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.1. Índice de área foliar, radiación interceptada y coeficiente de extinción medidos inmediatamente después de aplicar la eliminación de folíolos en los genotipos DM48 y A7409 para baja (BD) y alta (AD) densidad y tres niveles remoción de folíolos (L) durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2).

Remoción de Folíolos	DM48						A7409					
	Índice de Área Foliar		Radiación Interceptada (%)		Coeficiente de Extinción		Índice de Área Foliar		Radiación Interceptada (%)		Coeficiente de Extinción	
	BD ⁽¹⁾	AD	BD	AD	BD	AD	BD	AD	BD	AD	BD	AD
L0⁽²⁾	2.9	3.6	72	75	0.45	0.41	5.6	5.9	97	98	0.65	0.68
L1	2.5	3.0	55	59	0.31	0.31	4.7	5.2	90	95	0.53	0.60
L2	1.7	1.9	45	46	0.34	0.34	2.6	3.2	64	72	0.40	0.41
Promedio DS												
BD	2,4 a		57		0,37		4,2 a		84		0,52	
AD	2,8 b		60		0,36		4,8 b		88		0,56	
Promedio L												
L0	3.3 a ⁽³⁾		74 a		0.43 a		5.7 a		97 a		0.65 a	
L1	2.8 b		57 b		0.31 b		4.9 b		93 b		0.56 a	
L2	1.8 c		46 c		0.34 b		2.9 c		68 c		0.41 b	
ANVA												
DS	**** (4)		ns		ns		***		****		ns	
L	****		****		***		****		****		****	
DS x L	ns		ns		ns		ns		ns		ns	

⁽¹⁾ BD y AD, indican baja y alta densidad, respectivamente.

⁽²⁾ L0, L1 y L2, indican la remoción de ninguno, uno, o dos folíolos laterales, respectivamente de cada hoja trifoliolada, en floración (R2).

⁽³⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (P <0,05) entre tratamientos según test de LSD.

⁽⁴⁾ ***, **** indican diferencias significativas al 0,01 y 0,001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

Cuadro 3.2. Índice de área foliar, radiación interceptada y coeficiente de extinción medidos inmediatamente después de aplicar la eliminación de folíolos en los genotipos DM48 y A7409 para baja (BD) y alta (AD) densidad y dos niveles remoción de folíolos (L) durante la estación de crecimiento 2003/04 (Exp 3).

Remoción de Folíolos	DM48						A7409					
	Índice de Área Foliar		Radiación Interceptada (%)		Coeficiente de Extinción		Índice de Área Foliar		Radiación Interceptada (%)		Coeficiente de Extinción	
	BD ⁽¹⁾	AD	BD	AD	BD	AD	BD	AD	BD	AD	BD	AD
L0 ⁽²⁾	6.7	6.4	98	97	0.64	0.55	7.2 ⁽³⁾	7.3	99	99	0.71	0.73
L2	3.1	2.5	78	73	0.50	0.52	3.5	3.7	78	80	0.43	0.44
Promedio DS												
BD	4,9		88		0,57		5,3		88		0,57	
AD	4,5		85		0,54		5,5		90		0,58	
Promedio L												
L0	2.8 a ⁽⁴⁾		97 a		0.60 a		7.3		99 a		0.72	
L2	6.5 c		75 b		0.51 b		3.6		79 b		0.44	
ANVA												
DS	ns		ns		ns		---		ns		---	
L	**** ⁽⁵⁾		****		***		---		****		---	
DS x L	ns		ns		ns		---		ns		---	

⁽¹⁾ BD y AD, indican baja y alta densidad, respectivamente.

⁽²⁾ L0 y L2, indican la remoción de ninguno, o dos folíolos laterales, respectivamente de cada hoja trifoliolada, en floración (R2).

⁽³⁾ Los valores del índice de área foliar de A7409 fueron estimados a partir de la radiación interceptada.

⁽⁴⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (P <0.05) entre tratamientos según test de LSD.

⁽⁵⁾ ***, **** indican diferencias significativas al 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

3.3.2. Efectos de los tratamientos sobre la TCC durante el período de crecimiento de las vainas

La TCC fue determinada para ambos genotipos (i.e. DM48 y A7409) en el Exp 2 y solamente para DM48 en el Exp 3. A pesar de la reducción significativa del IAF y la RI que provocó la eliminación de folíolos en R2, la TCC del período de crecimiento de las vainas (aprox R2-R5) no fue afectada ni por los niveles de remoción de folíolos ni por la densidad en ninguno de los genotipos analizados (Cuadro 3.3). La disminución del IAF producida por la eliminación de folíolos fue rápidamente compensada por el crecimiento de nuevas hojas y por el incremento en la TAN (Cuadro 3.4). Este efecto compensatorio se observó también en la EUR para BD en DM48 (Exp 2 y Exp 3) y para ambas densidades en A7409 (Exp 2).

La relación de la TCC con el IAF o la RI fue baja y no significativa, tanto para DM48 ($R^2 = 0.25$, $P > 0.10$ y $R^2 = 0.33$, $P > 0.05$, respectivamente) como para A7409 ($R^2 = 0.0004$, $P > 0.10$ y $R^2 = 0.02$, $P > 0.10$, respectivamente).

Cuadro 3.3. Tasa de crecimiento de cultivo durante el período de crecimiento de vainas para los genotipos DM48 y A7409 en baja (BD) y alta (AD) densidad de siembra y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04.

Genotipo	Remoción de Folíolos	Tasa de Crecimiento de Cultivo (g.m ⁻² .d ⁻¹)			
		Exp 2		Exp 3	
		BD ⁽¹⁾	AD	BD	AD
DM48	L0 ⁽²⁾	15.0 a ⁽³⁾	16.9 a	14.9 a	20.6 a
	L1	14.7 a	16.3 a	--	--
	L2	14.4 a	15.6 a	19.0 a	18.2 a
A7409	L0	14.8 a	14.1 a	-- ⁽⁴⁾	--
	L1	11.7 a	17.8 a	--	--
	L2	14.0 a	18.3 a	--	--

⁽¹⁾ BD y AD, indican baja y alta densidad, respectivamente.

⁽²⁾ L0, L1 y L2, indican la remoción de ninguno, uno o dos folíolos laterales, respectivamente de cada hoja trifoliolada, en floración (R2).

⁽³⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos para cada genotipo, según test de LSD.

⁽⁴⁾ Sin datos.

Cuadro 3.4. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y tasa de asimilación neta (TAN) promedio del período de crecimiento de vainas para los genotipos DM48 y A7409 en baja (BD) y alta (AD) densidad de siembra y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04.

Genotipo	Remoción de Folíolos	Exp 2				Exp 3			
		BD ⁽¹⁾		AD		BD		AD	
		EUR	TAN	EUR	TAN	EUR	TAN	EUR	TAN
DM48	L0 ⁽²⁾	0.88 a ⁽³⁾	3.64 a	1.17 a	3.59 a	0.68 a	2.38 a	0.99 a	3.16 A
	L1	0.96 b	3.64 a	1.14 a	4.15 ac	--	--	--	--
	L2	1.05 c	4.56 b	1.14 a	4.64 bc	0.95 b	4.28 b	0.94 a	4.20 B
A7409	L0	0.97 a	2.81 aA	0.89 a	2.28 a	-- ⁽⁴⁾	--	--	--
	L1	0.73 b	2.56 a	1.12 b	2.81 a	--	--	--	--
	L2	1.12 c	3.87 bB	1.20 c	4.51 b	--	--	--	--

⁽¹⁾ BD y AD, indican baja y alta densidad, respectivamente.

⁽²⁾ L0, L1 y L2, indican la remoción de ninguno, uno o dos folíolos laterales, respectivamente de cada hoja trifoliolada, en floración (R2).

⁽³⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (mayúsculas y minúsculas para $P < 0.10$ y $P < 0.05$, respectivamente) entre tratamientos para cada genotipo, según test de LSD.

⁽⁴⁾ Sin datos.

3.3.3. Efectos de los tratamientos sobre la tasa de fotosíntesis medida después de la eliminación de los folíolos

La tasa de fotosíntesis de los folíolos, se midió a los siete y nueve días luego de la defoliación en DM48 y A7409, respectivamente en el Exp 2; y a los 16 días de la defoliación en el Exp 3, solo en DM48. En el Exp 2, la tasa fotosintética de los folíolos aumentó con el aumento del nivel de remoción de folíolos ($L2 > L1 > L0$), en ambos estratos para DM48, mientras que el aumento se observó sólo en el estrato medio para A7409 (Cuadro 3.5). En el Exp 3 (DM48), la tasa fotosintética aumentó sólo en BD para el estrato superior (interacción DS x L significativa), y si bien no presentaron diferencias significativas en el estrato medio, en BD se observó una tendencia similar ($L2 > L0$).

Cuadro 3.5. Tasa fotosintética de folíolos en los estratos medio (A) y superior (B) de los canopeos para dos densidades de siembra (DS) y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos medida a los 45 y a los 66 DDE para los genotipos DM48 y A7409 en el Exp 2, respectivamente, y a los 52 DDE para el genotipo DM48 en el Exp 3.

Tratamientos	Tasa fotosintética (mg CO ² .cm ⁻² .s ⁻¹)					
	DM48 - Exp 2		A7409 - Exp 2		DM48 - Exp 3	
	Estrato		Estrato		Estrato	
	Superior	Medio	Superior	Medio	Superior	Medio
BD - L0 ⁽¹⁾	19.1	4.9	14.2	2.9	19.4 A	6.7
BD - L1	22.5	11.6	18.6	6.4	--	--
BD - L2	22.1	14.7	18.0	13.0	23.5 B	9.9
AD - L0	18.4	6.2	14.1	1.2	22.6 a	4.0
AD - L1	17.3	8.7	17.3	5.4	--	--
AD - L2	23.2	12.6	15.0	10.2	21.1 a	4.4
Promedio DS						
BD	21.2	10.4	17.0	7.4	21.8	8.3
AD	19.7	9.2	15.5	5.6	21.4	4.2
Promedio L						
L0	18.8 a	5.6 a	14.2	2.1 a	21.0	5.4
L1	19.9 ac	10.2 b	18.0	5.9 b	--	--
L2	22.6 bc	13.7 c	16.5	11.6 c	22.3	7.1
ANVA						
DS	ns	ns	ns	ns	ns	ns
L	*	***	ns	***	ns	ns
DS x L	ns	ns	ns	ns	*	ns

⁽¹⁾ L0, L1 y L2, indican la remoción de ninguno, uno, o dos folíolos laterales, respectivamente de cada hoja trifoliolada, en R2.

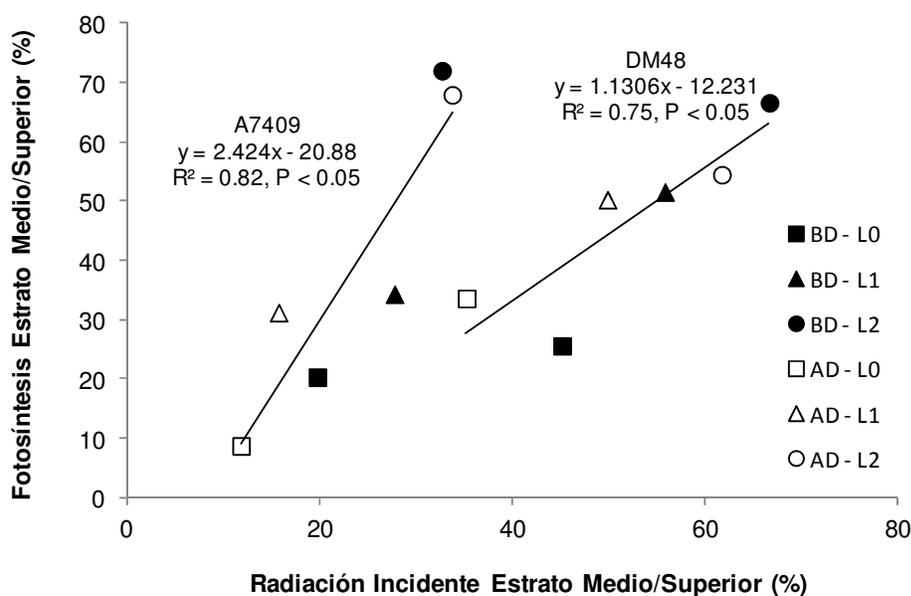
⁽²⁾ BD y AD, indican baja y alta densidad, respectivamente.

⁽³⁾ Letras mayúsculas y minúsculas diferentes indican diferencias significativas al P <0.1 y P <0.05 entre tratamientos, respectivamente.

⁽⁴⁾ *, **, *** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, y 0.01 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

La tasa fotosintética de los folíolos del estrato superior siempre fue mayor a la tasa fotosintética de los folíolos del estrato medio. Sin embargo, esta diferencia se redujo por efecto de la remoción de folíolos ya que el mismo produjo un incremento en la tasa fotosintética de los folíolos del estrato medio. Para el Exp 2 este incremento pudo asociarse con el incremento de la radiación incidente en dicho estrato. Este incremento fue mayor cuanto mayor fue el nivel de remoción de folíolos (Fig. 3.1).

Figura 3.1. Relación entre el porcentaje de radiación incidente medida en el estrato medio respecto del estrato superior y el porcentaje de la fotosíntesis medida en el estrato medio respecto del estrato superior, para los genotipos DM48 y A7409 en baja (BD) y alta (AD) densidad, y tres niveles remoción de folíolos, durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2). La radiación incidente por encima de los canopeos se consideró como la radiación incidente del estrato superior.



3.3.4. Efectos de los tratamientos sobre la partición de materia seca a las vainas, hojas y tallos durante el período de crecimiento de vainas

El efecto de la remoción de folíolos sobre la partición de materia seca a los distintos órganos durante el período principal de iniciación de vainas (PI1) se analizó utilizando el coeficiente de partición (CP) propuesto por Poorter y Sack (2012). En general, y respecto del tratamiento L0, los CP se redujeron para las vainas y aumentaron para las hojas para ambos genotipos en el Exp2, en los tratamientos con remoción de folíolos (Cuadro 3.6). Aunque las diferencias no fueron significativas, una tendencia similar pudo observarse en el Exp 3 para DM48 (Cuadro 3.7).

Cuadro 3.6. Coeficientes de partición a vainas, hojas, ramificaciones y tallo principal para los genotipos (G) DM48 y A7409, en baja (BD) y alta (AD) densidad de siembra y tres niveles de remoción de folíolos (L), durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2).

Coeficiente de Partición ⁽¹⁾ Exp 2									
G	L	BD				AD			
		Vainas	Hojas	Ram	TP	Vainas	Hojas	Ram	TP
DM48	L0 ⁽²⁾	4.09 a ⁽³⁾	0.47 a	1.49 a	0.79 a	4.06 a	0.57 a	1.55 a	0.88 aA
	L1	4.12 a	0.67 a	1.14 b	0.74 a	3.52 b	0.67 ac	1.59 a	0.70 bc
	L2	3.43 b	0.73 b	1.19 b	0.67 a	3.20 b	0.72 bc	1.64 a	0.72 Bc
A7409	L0	6.34 a	0.27 a	1.12 a	0.94 aA	5.83 a	0.38 a	1.45 a	0.80 a
	L1	5.70 a	0.39 a	0.88 a	0.64 acB	4.76 a	0.75 b	2.03 a	0.72 a
	L2	4.38 b	0.66 b	1.08 a	0.37 bc	3.96 b	0.86 b	1.75 a	0.59 a

⁽¹⁾ Pendiente de la regresión entre el ln del peso seco (ps) del órgano considerado y el ln del ps total, durante el periodo R2-R5.

⁽²⁾ L0, L1 y L2, indican la remoción de ninguno, uno o dos folíolos laterales, respectivamente, de cada hoja trifoliolada, en R2

⁽³⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (mayúsculas y minúsculas para $P < 0.10$ y $P < 0.05$) entre tratamientos para cada genotipo.

Cuadro 3.7. Coeficientes de partición a vainas, hojas, ramificaciones y tallo principal para el genotipo (G) DM48, en baja (BD) y alta (AD) densidad de siembra y dos niveles de remoción de folíolos (L), durante la estación de crecimiento 2003/04 (Exp 3).

Coeficiente de Partición ⁽¹⁾ Exp 3									
G	L	BD				AD			
		Vainas	Hojas	Ram	TP	Vainas	Hojas	Ram	TP
DM48	L0 ⁽²⁾	4.80 a	0.66 a	1.21 a	0.85 a	4.62 a	0.83 a	1.02 a	1.08 a
	L2	4.12 a	0.85 a	0.91 a	0.73 a	3.86 a	0.86 a	1.10 a	0.76 b

⁽¹⁾ Pendiente de la regresión entre el ln del peso seco (ps) del órgano considerado y el ln del ps total, durante el periodo R2-R5.

⁽²⁾ L0 y L2, indican la remoción de ninguno o de dos folíolos laterales, respectivamente, de cada hoja trifoliolada, en R2

⁽³⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (mayúsculas y minúsculas para $P < 0.10$ y $P < 0.05$) entre tratamientos para cada genotipo.

3.3.5. Efectos de los tratamientos sobre la relación rojo/rojo lejano de los canopeos

La Figura 3.2 muestra la relación R/RL de los canopeos medida en el estrato medio para los genotipos DM48 y A7409 en el Exp 2 y el Exp 3. La relación R/RL inmediatamente después de la eliminación de los folíolos aumentó en general con el aumento en el nivel de remoción de folíolos en ambos experimentos y en ambas densidades.

La relación R/RL de L2 en BD presentó los mayores valores en ambos experimentos. La relación disminuyó abruptamente a medida que el IAF del cultivo aumentó luego de las reducciones en el área foliar, y las diferencias entre los tratamientos desaparecieron un poco antes o después de R5 en todos los casos. La relación R/RL del tratamiento L0 en ambos genotipos y experimentos mostró poca variación durante el período de crecimiento de las vainas, y los valores de la relación estuvieron por debajo de 0,2 para todas las fechas medidas, con una única excepción de DM48-BD del Exp 2, a los 42 DDE (Figura 3.2).

La metodología de eliminación de folíolos aplicada redujo el IAF y la RI. La RI estuvo inversamente relacionada con la relación R/RL de los canopeos ($R^2 = 0.70$). La relación entre estas variables, para ambos genotipos y experimentos, pudo ajustarse utilizando una misma función (Figura 3.3).

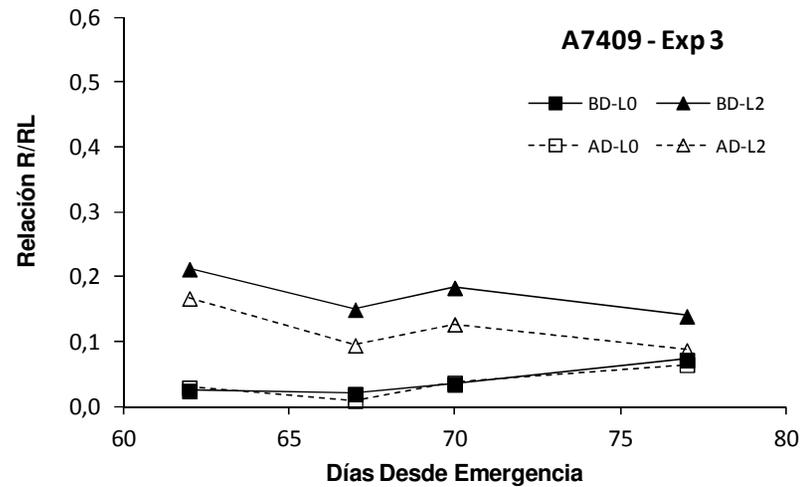
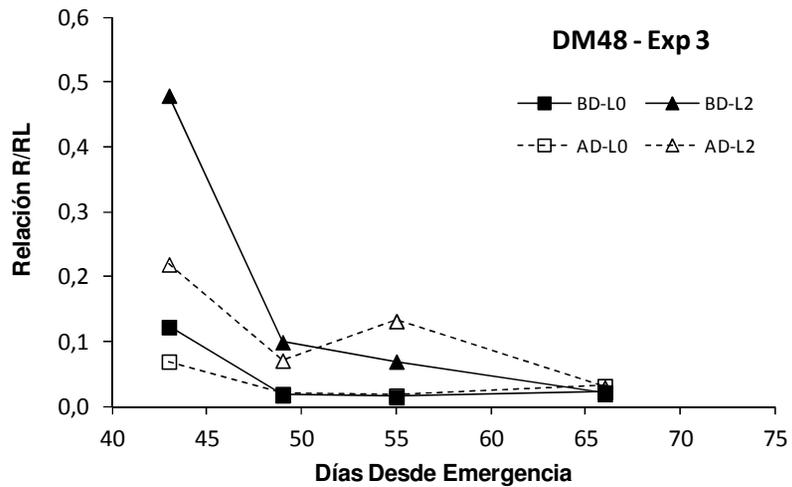
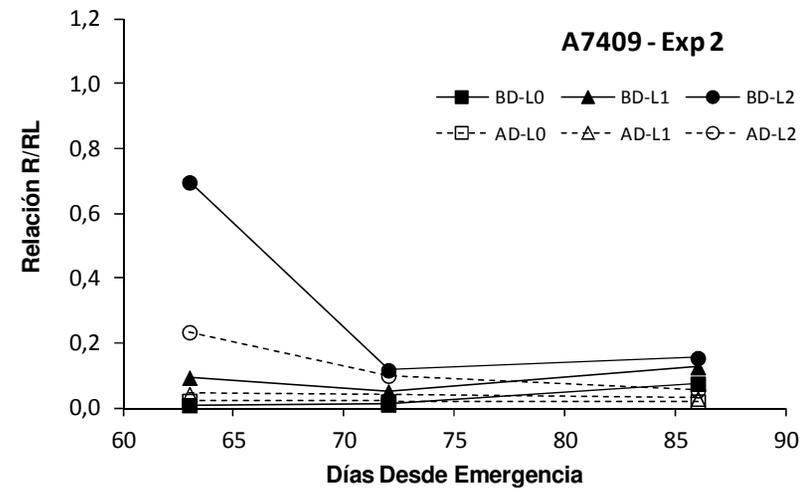
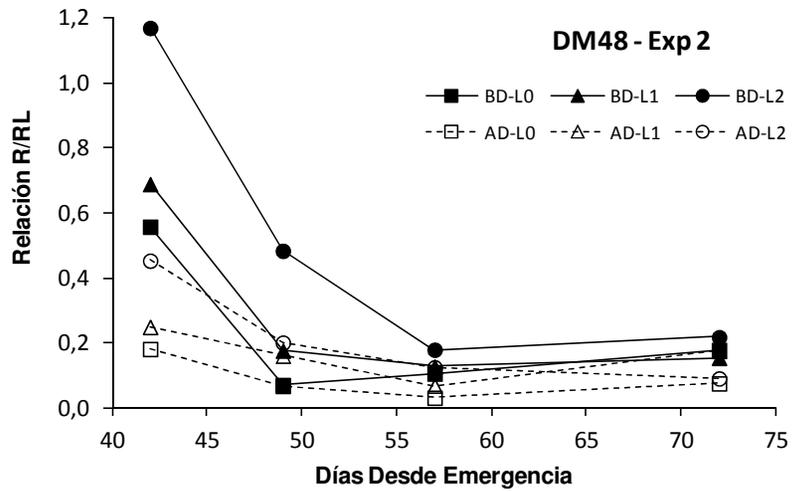


Figura 3.2. Evolución de la relación rojo/rojo lejano (R/RL, 650-670/720-740) en el estrato medio del canopy para los genotipos DM48 y A7409 en dos densidades de siembra y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04.

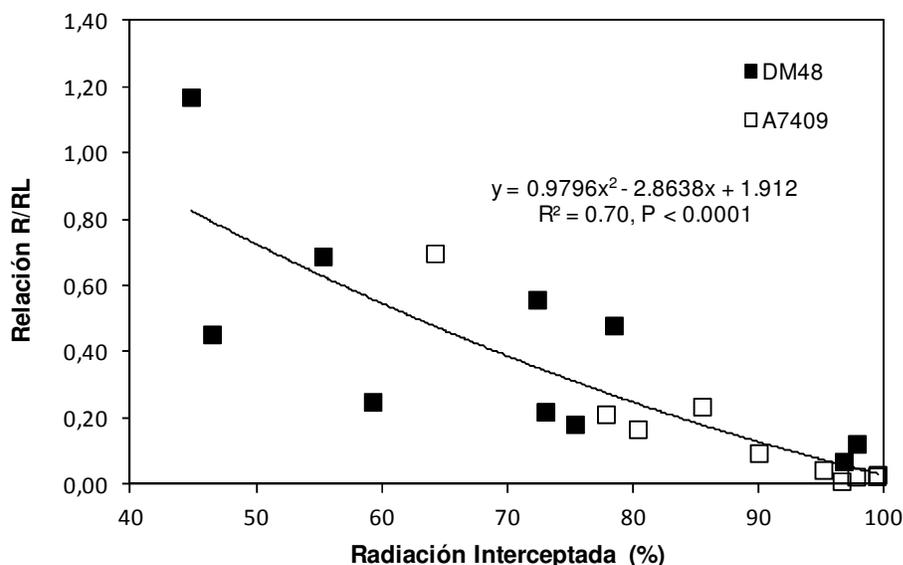


Figura 3.3. Relación entre la radiación interceptada y la relación rojo/rojo lejano (R/RL, 650-670/720-740) medida en el estrato medio del canopy para los genotipos de soja DM48 y A7409 en tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04. Las mediciones fueron realizadas a los 43 y 42 DDE para DM48, y a los 63 y 62 DDE para A7409 en el Exp 2 y Exp 3, respectivamente.

3.3.6. Efectos de los tratamientos sobre el número de vainas iniciadas, vainas abscionadas y vainas a madurez de cosecha

El número máximo de vainas iniciadas se observó alrededor de R5 (algunos días antes o después) en todas las combinaciones de DS x L x genotipo consideradas. En el Exp 2 el número de vainas iniciadas aumentó por efecto de la remoción de los folíolos (i.e. con la reducción del IAF) en ambas densidades y genotipos, mientras en el Exp 3 (DM48), el número de vainas iniciadas aumentó con la defoliación solo en BD (Cuadro 3.8).

El porcentaje de abscisión de vainas observadas en estas condiciones experimentales varió entre un mínimo de 7 % (BD - L2 - DM48 - Exp 2) y un máximo de 44 % (AD - L2 - A7409 - Exp 2). Se observó un comportamiento diferencial para la abscisión de las vainas entre los genotipos y experimentos.

En el Exp 2, se observó una interacción DS x L significativa para la abscisión de vainas, y un patrón de respuesta similar para ambos genotipos. Para DM48- L2, la abscisión de vainas fue máximo en AD, pero fue mínimo en BD, mientras que para A7409 -L2, la abscisión de vainas fue mayor respecto de los otros tratamientos en AD, pero fue menor (aunque no diferente estadísticamente de L0) en BD (Cuadro 3.9). En el Exp 3 (DM48), no se observó ninguna diferencia significativa entre los tratamientos para la abscisión de vainas (Cuadro 3.9).

Cuadro 3.8. Número de vainas iniciadas en los genotipos de soja DM48 y A7409 para dos densidades de siembra (DS) y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04.

Densidad de Siembra	Remoción de Folíolos	DM48		A7409
		2002-03	2003-04	2002-03
BD	L0 ⁽¹⁾	1489	1355 a	1634
	L1	1583	--	2015
	L2	1597	1680 b	1960
AD	L0	1450	1531 a	1648
	L1	1587	--	2157
	L2	1688	1462 a	2209
Promedio DS				
BD		1556	1517	1870
AD		1575	1496	2005
Promedio L				
	L0	1469 a ⁽³⁾	1443	1641 a
	L1	1585 ab	--	2086 b
	L2	1656 b	1571	2085 b
ANVA				
	DS	ns	ns	ns
	L	**	ns	****
	DS x L	ns	**	ns

⁽¹⁾ L0, L1 y L2, indican la remoción de ninguno, uno, o dos folíolos laterales, respectivamente de cada hoja trifoliolada, en R2.

⁽²⁾ BD y AD, indican baja y alta densidad, respectivamente.

⁽³⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos, según test de LSD.

⁽⁴⁾ **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

Cuadro 3.9. Número de vainas abscionadas en los genotipos de soja DM48 y A7409 para dos densidades de siembra (DS) y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos (L) durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04.

DS	L	DM48		A7409
		2002-03	2003-04	2002-03
BD	L0 ⁽¹⁾	296 a ⁽³⁾	434	356 a
	L1	311 a	--	656 b
	L2	106 b	519	208 a
AD	L0	146 A	477	403 a
	L1	212 AB	--	793 bc
	L2	311 B	491	966 c
BD		238	477	467
AD		222	484	720
L0		221	456	379
L1		262		815
L2		208	505	587
ANVA				
DS		ns	ns	***
L		ns	ns	***
DS x L		**	ns	***

⁽¹⁾ L0 y L2, indican la remoción de ninguno o dos folíolos laterales, respectivamente, de cada hoja trifoliolada en R2.

⁽²⁾ BD y AD, indican baja y alta densidad de siembra, respectivamente.

⁽³⁾ Diferentes letras en minúscula o mayúscula indican diferencias significativas para $P < 0.05$ y $P < 0.10$, respectivamente, entre tratamientos, según test de LSD.

⁽⁴⁾ *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

El número de vainas a madurez mostró variaciones por efecto de la interacción DS x L para ambos genotipos y experimentos. En ambos genotipos y experimentos, en BD el número de vainas aumentó en L2, respecto de los otros tratamientos de L, pero en AD no se observaron variaciones entre los tratamientos de remoción de folíolos. El incremento fue del 32 % y 26 % para DM48 en el Exp 2 (Cuadro 3.10) y el Exp 3 (Cuadro 3.11), respectivamente, y del 38 % y 66 % para A7409 en el Exp 2 (Cuadro 3.10) y el Exp 3 (Cuadro 3.11). El número de vainas a madurez en BD estuvo altamente asociado con el número de vainas de las ramificaciones en ambos genotipos y experimentos (Fig. 3.4). El número de vainas de las ramificaciones aumentaron significativamente por efecto de la eliminación de los folíolos en ambos genotipos y experimentos (Cuadro 3.10 y 3.11). Por otro lado, en AD no se observaron diferencias entre los tratamientos de L en ninguno de los experimentos.

El incremento del número de vainas a madurez fue el resultado del balance entre el número de vainas iniciadas y abscionadas. Si utilizamos el número de vainas iniciadas y la relación vainas abscionadas/iniciadas como variables del balance, observamos diferencias en la conformación del mismo según la combinación de DS x L x genotipo x experimento considerada. Para BD - DM48 - Exp 2, las vainas a madurez aumentaron en L2 debido al aumento de las vainas iniciadas y a la disminución en la relación vainas abscionadas/iniciadas. Por el contrario, para AD - DM48 - Exp 2, no se observaron cambios en las vainas a madurez debido a que el incremento de las vainas iniciadas fue compensado por un incremento en la relación vainas abscionadas/iniciadas. Este patrón de respuesta también fue observado para las dos densidades de A7409 - Exp 2. Por otro lado, el aumento de vainas a madurez en BD - DM48 - Exp 3 fue debido a que el incremento de las vainas iniciadas no fue anulado por una mayor abscisión (no hubo diferencias en la relación vainas abscionadas/iniciadas entre L0 y L2).

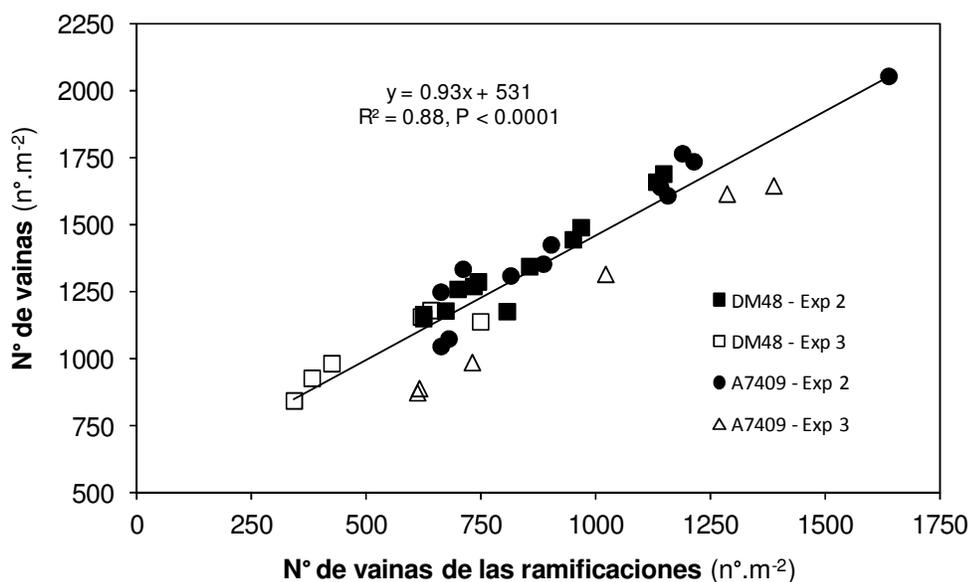


Figura 3.4. Relación entre el número de vainas a madurez de cosecha y el número de vainas de las ramificaciones para los genotipos DM48 y A7409 en baja densidad de siembra y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04. Cada punto es el valor de una parcela (repetición).

Cuadro 3.10. Número (n°) de vainas totales, n° de vainas del tallo principal, n° de vainas de las ramificaciones, n° potencial de semillas por vainas, n° de semilla, peso unitario de semilla y rendimiento a madurez de cosecha para los genotipos de soja DM48 y A7409 en dos densidades de siembra y tres niveles de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2).

Densidad de Siembra	Remoción de Foliolos	DM48									A7409								
		Vainas Totales	Vainas TP	Vainas Ram	Semilla potencial por vaina	Semilla por vaina	Aborto semilla	Semilla	Peso Unitario Semilla	Rend	Vainas Totales	Vainas TP	Vainas Ram	Semilla potencial por vaina	Semilla por vaina	Aborto semilla	Semilla	Peso Unitario Semilla	Rend
		n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.Va ⁻¹	n°.Va ⁻¹	%	n°.m ⁻²	mg	g.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.Va ⁻¹	n°.Va ⁻¹	%	n°.m ⁻²	mg	g.m ⁻²
BD	L0 ⁽¹⁾	1191 a	537	654 a	2.82	2.34	17	2790 a	144	400 a	1278 a	497	781 a	2.56	2.18	15	2791 a	130	363 a
	L1	1272 a	489	783 b	2.84	2.39	16	3024 a	140	424 a	1359 a	510	849 a	2.56	2.14	17	2895 a	133	333 a
	L2	1573 b	525	1048 c	2.80	2.14	24	3349 b	143	479 b	1770 b	490	1280 b	2.52	2.13	15	3769 b	135	509 b
AD	L0	1305 a	784	521 a	2.79	2.36	16	3077 a	136	420 a	1246 a	692	554 a	2.52	2.09	17	2595 a	134	347 a
	L1	1375 a	748	627 b	2.74	2.32	16	3180 a	138	437 a	1364 a	674	691 a	2.46	2.11	14	2886 a	135	390 a
	L2	1377 a	705	672 b	2.69	2.26	16	3108 a	136	424 a	1243 a	587	656 a	2.48	2.05	18	2545 a	131	335 a
Promedio DS																			
BD		1362	517 a	838	2.82 a	2.28	18	3055	142 a	434	1469	499 a	970	2.54 a	2.15 a	16	3025	133	402
AD		1352	746 b	607	2.74 b	2.31	16	3122	137 b	427	1284	651 b	633	2.49 b	2.08 b	16	2676	133	357
Promedio L																			
	L0	1248	661	587	2.81	2.35 a	16	2934	140	410	1262	595	667	2.54	2.14	16	2693	132	355
	L1	1349	618	720	2.75	2.35 a	16	3102	139	431	1362	592	770	2.51	2.13	15	2701	134	362
	L2	1475	615	860	2.74	2.20 b	20	3229	140	451	1506	539	968	2.50	2.09	16	3157	133	422
Anva																			
DS		ns	****	****	***	ns	ns	ns	****	ns	**	***	***	**	***	ns	**	ns	**
L		****	ns	****	ns	**	ns	**	ns	**	*	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
DS x L		***	ns	**	ns	ns	ns	**	ns	**	***	ns	**	ns	ns	ns	**	ns	**

(1) L0, L1 y L2, indican la remoción de ninguno, uno, o dos folíolos laterales, respectivamente de cada hoja trifoliolada, en floración (R2).

(2) BD y AD, indican baja y alta densidad, respectivamente.

(3) Letras diferentes indican diferencias significativas (P <0.05) entre tratamientos, según test de LSD.

(4) *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

Cuadro 3.11. N° vainas (n°) de vainas totales, n° de vainas del tallo principal, n° de vainas de las ramificaciones, n° potencial de semillas por vainas, n° de semilla, peso unitario de semilla y rendimiento a madurez de cosecha para los genotipos de soja DM48 y A7409 en dos densidades de siembra y dos niveles de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2003/04 (Exp 3).

DM48											A7409								
Densidad de Siembra	Remoción de Folíolos	Vainas Totales	Vainas TP	Vainas Ram	Semilla potencial por vaina	Semilla por vaina	Aborto semilla	Semilla	Peso Unitario Semilla	Rend	Vainas Totales	Vainas TP	Vainas Ram	Semilla potencial por vaina	Semilla por vaina	Aborto semilla	Semilla	Peso Unitario Semilla	Rend
		n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.Va ⁻¹	n°.Va ⁻¹	%	n°.m ⁻²	mg	g.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.Va ⁻¹	n°.Va ⁻¹	%	n°.m ⁻²	mg	g.m ⁻²
BD	L0⁽¹⁾	920 a	539	381 a	2.89	2.60	16	2214 a	154	339 a	919 a	268	651 a	2.58 a	2.17 a	16	2002 a	145	292 a
	L2	1161 b	493	668 b	2.92	2.48	15	2880 b	145	418 b	1528 b	298	1230 b	2.44 b	2.15 a	12	3353 b	144	489 b
AD	L0	1054 a	836	218 a	2.87	2.70	8	2793 a	149	417 A	1551 a	667	884 a	2.60 a	2.06 a	24	3311 a	138	456 a
	L2	971 a	699	272 a	2.86	2.67	7	2589 a	140	361 B	1653 a	655	998 a	2.65 a	1.67 b	37	3060 a	128	391 a
Promedio DS																			
BD		1041	516 a	525	2.90	2.54 a	16 A	2547	149	390	1223	283a	941	2.51	2.16	14	2677	144	391
AD		1013	768 b	245	2.86	2.68 b	7 B	2691	144	393	1602	661b	941	2.63	1.87	30	3185	133	424
Promedio L																			
	L0	987	688 a	300	2.88	2.65	12	2504	151A	397	1235	467	768	2.59	2.12	20	2656	141	374
	L2	1066	596 b	470	2.89	2.57	11	2734	142B	386	1590	476	1114	2.55	1.91	24	3206	136	441
Anva																			
DS		ns	***	***	ns	**	**	ns	ns	**	***	****	ns	**	**	***	ns	ns	ns
L		**	**	***	ns	ns	ns	*	*	ns	***	ns	***	ns	*	ns	*	ns	ns
DS x L		***	ns	***	ns	ns	ns	***	ns	***	**	ns	**	**	*	*	**	ns	**

(1) L0 y L2, indican la remoción de ninguno o dos folíolos laterales, respectivamente de cada hoja trifoliolada, en R2.

(2) BD y AD, indican baja y alta densidad, respectivamente.

(3) Letras diferentes indican diferencias significativas (P <0.05) entre tratamientos, según test de LSD.

(4) *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

3.3.7. Efectos de los tratamientos sobre el número de nudos a madurez de cosecha

Los tratamientos afectaron el desarrollo de los nudos del tallo principal y de las ramificaciones en forma diferente. Los nudos del tallo principal sólo fueron modificados por la DS en ambos genotipos y experimentos ($P < 0.0001$), sin que se observaran efectos significativos para los otros factores (i.e. L e interacción DS x L) (Cuadro 3.12 y 3.13). De manera diferente, los nudos de las ramificaciones fueron afectados significativamente por L ($P < 0,05$) para DM48 - Exp 3 (Cuadro 3.13) y para A7409 (ambos experimentos) (Cuadro 3.12 y 3.13), mientras que para DM48 - Exp 2 se observó el efecto de la interacción DS x L (Cuadro 3.12). En el caso del efecto simple de L (DM48 - Exp 3 y A7409, ambos experimentos), los nudos de las ramificaciones aumentaron con el nivel de eliminación de folíolos en ambas DS; mientras que en el caso de la interacción (DM48 - Exp 2), los nudos de las ramificaciones aumentaron con el nivel de eliminación de folíolos sólo en BD (Cuadro 3.12 y 3.13).

El hecho que los nudos del tallo principal no fueran modificados por la eliminación de folíolos, pero sí los nudos de las ramificaciones, se tradujo en cambios en la relación número de nudos de las ramificaciones/tallo principal. La eliminación de folíolos incrementó significativamente la relación en DM48 - BD - Exp 2 ($P < 0,05$) y A7409 - Exp 3 ($P < 0,05$), y en ambas densidades para A7409 - Exp 2 ($P < 0,10$) y para DM48 - Exp 3 ($P < 0,05$). Este incremento en el número de nudos de las ramificaciones respecto de los nudos del tallo principal estuvo asociado con un incremento similar para la relación peso seco de las ramificaciones/tallo principal (Fig. 3.5). Esta relación estaría indicando un incremento en la partición de asimilados hacia las ramificaciones, la cual fue más notable para los tratamientos de BD (Fig. 3.5, cf. datos de BD y AD).

Cuadro 3.12. Número de: nudos en el tallo principal, nudos en las ramificaciones, ramificaciones, nudos totales y nudos reproductivos totales en los genotipos de soja DM48 y A7409 para dos densidades de siembra y tres niveles de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2).

Densidad de Siembra	Remoción de Folíolos	DM48					A7409				
		Nudos TP	Nudos Ram	Ram	Nudos Totales	Nudos Totales Reproductivos	Nudos TP	Nudos Ram	Ram	Nudos Totales	Nudos Totales Reproductivos
		no./m ²	no./m ²	no./m ²	no./m ²	no./m ²	no./m ²				
BD	L0 ⁽¹⁾	339	452 a	136	791 a	592 a	343	539	175	883	682
	L1	356	648 b	192	1005 b	843 b	377	730	176	1107	765
	L2	363	765 c	191	1128 b	930 b	403	837	195	1240	863
AD	L0	636	519 a	229	1155 a	800 a	649	532	224	1181	730
	L1	609	525 a	204	1134 a	831 a	669	616	245	1284	845
	L2	617	605 a	243	1222 a	900 a	623	578	237	1201	763
Promedio DS											
BD		353 a	622	173 a	974	788	375 a	702 a	182 a	1077 a	747
AD		620 b	550	225 b	1170	844	647 b	575 b	236 b	1222 b	779
Promedio L											
	L0	487	486	182	973	696	496	535 a	200	1032 a	670 a
	L1	483	587	198	1069	837	523	673 b	211	1196 ab	805 b
	L2	490	685	217	1175	915	513	707 b	216	1220 b	813 b
ANVA											
DS		****	ns	***	***	ns	****	**	***	**	ns
L		ns	***	ns	**	***	ns	**	ns	*	**
DS x L		ns	*	ns	*	*	ns	ns	ns	ns	ns

⁽¹⁾ L0, L1 y L2, indican la remoción de ninguno, uno, o dos folíolos laterales, respectivamente de cada hoja trifoliolada, en floración (R2).

⁽²⁾ BD y AD, indican baja y alta densidad, respectivamente.

⁽³⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (P <0.05) entre tratamientos, según test de LSD.

⁽⁴⁾ *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

Cuadro 3. 13. Número de: nudos en el tallo principal, nudos en las ramificaciones, ramificaciones, nudos totales y nudos reproductivos totales en los genotipos de soja DM48 y A7409 para dos densidades de siembra y tres niveles de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2003/04 (Exp 3).

Densidad de Siembra	Remoción de Folíolos	DM48					A7409				
		Nudos TP	Nudos Ram	Ram	Nudos Totales	Nudos Totales Rep	Nudos TP	Nudos Ram	Ram	Nudos Totales	Nudos Totales Rep
		----- n ^o .m ⁻² -----					----- n ^o .m ⁻² -----				
BD	L0 ⁽¹⁾	318	441	145	759	523	179	440	101	618	384
	L2	311	579	135	890	673	186	768	102	1245	757
AD	L0	517	148	97	665	469	612	503	187	1115	697
	L2	553	233	131	786	504	708	668	253	1376	879
Promedio DS											
	AD	315 a	510 a	140	825 A	598	182 a	604	101 a	927 a	570 A
	BD	535 b	191 b	114	726 B	486	660 b	585	220 b	1245 b	788 B
Promedio L											
	L0	418	294 a	121	712 a	496 A	395	471 a	144	939 a	563 a
	L2	432	405 b	133	861 b	588 B	447	718 b	177	1233 b	818 b
ANVA											
	DS	****	****	ns	*	ns	****	ns	***	***	*
	L	ns	**	ns	**	*	ns	**	ns	**	**
	DS x L	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

⁽¹⁾ L0 y L2, indican la remoción de ninguno, o dos folíolos laterales, respectivamente de cada hoja trifoliolada, en floración (R2).

⁽²⁾ BD y AD, indican baja y alta densidad, respectivamente.

⁽³⁾ Letras minúsculas y mayúsculas diferentes indican diferencias significativas para P < 0.05 y P < 0.10, respectivamente, entre tratamientos, según test de LSD.

⁽⁴⁾ *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

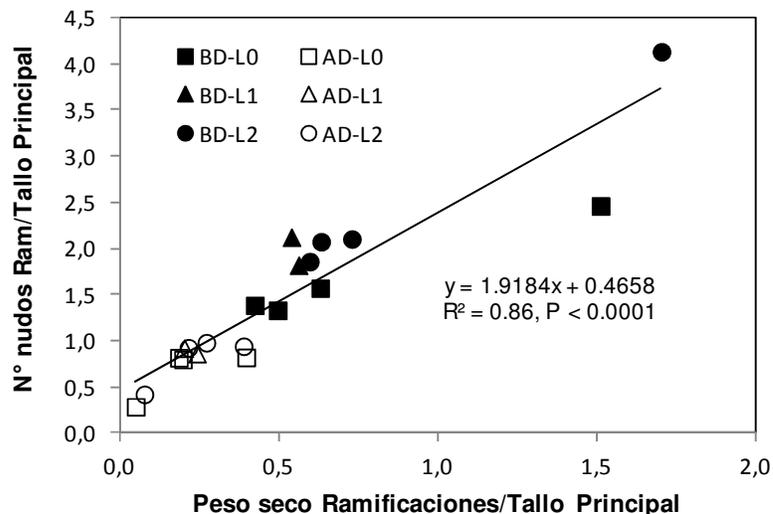


Figura 3.5. Relación entre el cociente del número de [nudos de las ramificaciones/nudos del tallo principal] y el cociente de la materia seca acumulada en [ramificaciones/tallo principal] en madurez de cosecha para los genotipos de soja DM48 y A7409 en baja densidad y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de reducción de área foliar durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04. Los valores utilizados para calcular el cociente son promedio de cuatro (Exp 2) o tres (Exp 3) repeticiones.

3.3.8. Efectos de la eliminación de folíolos sobre el número potencial de semillas por vainas, el número de semillas por vainas, el número de semillas, el peso unitario de las semillas y el rendimiento

El número de semillas (desarrolladas) por vainas es el producto del número potencial de semillas por vainas por el aborto de semillas. Los efectos de la DS, L e interacción sobre el número potencial de semillas por vainas para DM48 - Exp 3 fueron no significativos (Cuadro 3.11), mientras que se detectó un efecto significativo de DS para ambos genotipos en el Exp 2 (Cuadro 3.10), y un efecto de la interacción DS x L en A7409 - Exp 3 (Cuadro 3.11). El aborto de las semillas fue afectado significativamente por la DS y por la interacción DS x L en el Exp 3 para DM48 y A7409, respectivamente, pero no se observaron efectos significativos en el Exp 2 para ninguno de los genotipos (Cuadros 3.10 y 3.11). El efecto de los tratamientos sobre el número de semillas (desarrolladas) por vainas fue el resultado de los efectos combinados de los tratamientos sobre el número potencial de semillas por vainas y el aborto de semillas. De esta manera, para DM48 - Exp 3 y A7409 - Exp 2 se detectó un efecto significativo para DS, mientras que para DM48 - Exp 2 y A7409 - Exp 3 se detectó un efecto significativo para L y la interacción DS x L, respectivamente.

El número de semillas es el resultado del producto del número de vainas por el número de semillas (desarrolladas) por vainas. Para el número de semillas se detectó una interacción significativa DS x L para ambos genotipos y experimentos (Cuadros 3.10 y 3.11). En BD, el número de semillas aumentó en L2 y se mantuvo sin cambios en L1, respecto de L0, mientras que en AD no se observaron variaciones en el número de semillas por efecto de la remoción de folíolos. Estos resultados se repitieron de manera consistente en ambos experimentos (Cuadros 3.10 y 3.11).

El peso unitario de las semillas disminuyó con el aumento de la densidad en DM48 en el Exp 2 (Cuadro 3.10) y con la remoción de folíolos en el Exp 3 (Cuadro 3.11), mientras que para A7409 no hubo cambios en el peso unitario de las semillas debidos a efectos de la densidad ni a los niveles de defoliación, en ninguno de los dos experimentos (Cuadros 3.10 y 3.11).

El rendimiento de un cultivo es el resultado del número de semillas (por unidad de superficie) multiplicado por el peso unitario de las semillas. El rendimiento fue afectado significativamente por la interacción DS x L en ambos genotipos y experimentos. El rendimiento en BD aumentó en L2 para ambos genotipos y experimentos, mientras que en AD no se observaron diferencias entre los tratamientos de L para A7409 en ambos experimentos y para DM48 en el Exp 2, y fue menor en L2 para DM48 en Exp 3 (Cuadros 3.10 y 3.11).

3.3.9. Relación entre el rendimiento, los componentes del rendimiento, la tasa de crecimiento del cultivo y la relación R/RL de los canopeos

Las variaciones en el rendimiento estuvieron altamente asociadas con las variaciones en el número de semillas, y la relación entre ambas variables para los dos genotipos y experimentos pudo ser modelada utilizando un única función lineal ($R^2 = 0.90$, $P < 0.0001$). Notablemente, la relación entre el rendimiento y el número de vainas fue menor ($R^2 = 0.57$, $P < 0.0001$), a pesar que el número de semillas y el número de vainas estuvieron altamente asociados ($R^2 = 0.78$, $P < 0.0001$). En las condiciones experimentales descritas, se observó una respuesta del número de vainas a la eliminación de folíolos diferente según la densidad considerada. El número de vainas aumentó con el nivel de eliminación de folíolos en baja densidad (BD), pero no se observaron cambios en

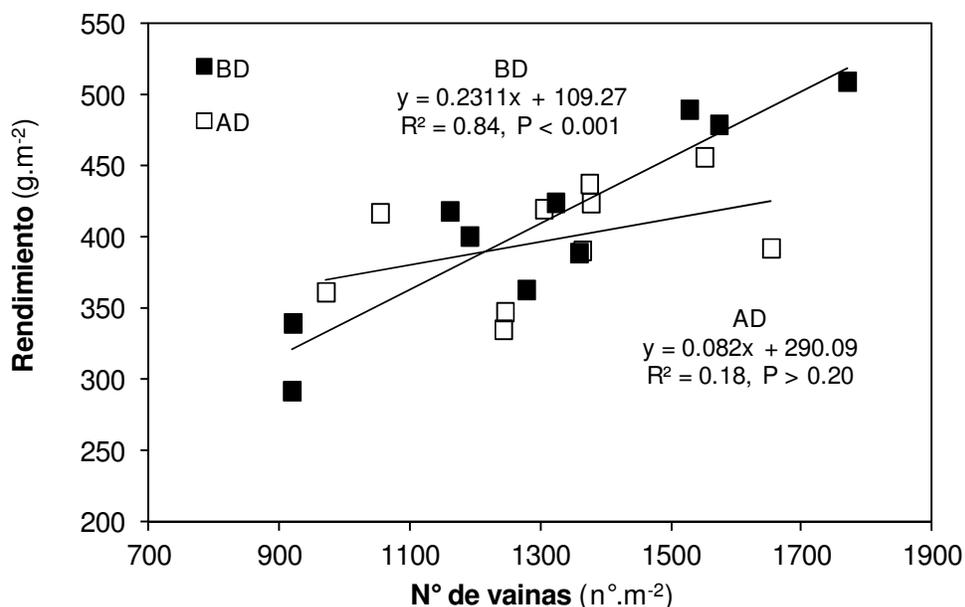


Figura 3.6. Relación entre el rendimiento y el número (nº) de vainas a madurez de cosecha para los genotipos de soja DM48 y A7409 en baja (BD) y alta densidad (AD) y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04, respectivamente. Los valores de rendimiento y del nº de vainas son el promedio de cuatro (Exp 2) o tres (Exp 3) repeticiones.

alta densidad (AD). En la Figura 3.6 se muestra que el número de vainas estuvo altamente asociado con el rendimiento en BD ($R^2 = 0.84$; $P < 0.001$), mientras que no estuvo asociado al mismo en AD ($R^2 = 0.17$; $P > 0.20$).

Las variaciones en el número de vainas observadas en BD estuvieron directamente asociadas a la relación R/RL del estrato medio del canopeo durante el período de establecimiento de las vainas (R2-R5). La relación fue distinta según el genotipo considerado, pero lineal y altamente significativa en ambos genotipos (Fig. 3.7). Llamativamente, las variaciones en el número de vainas en BD estuvieron altamente e inversamente asociadas con la RI ($R^2 = 0.98$ y $R^2 = 0.78$ para DM48 y A7409, respectivamente) y con el IAF ($R^2 = 0.91$ y $R^2 = 0.93$ para DM48 y A7409, respectivamente) durante el período de establecimiento de las vainas. Más sorprendente aún, no se observaron asociaciones entre el número de vainas y la TCC para el mismo período en ambos genotipos ($R^2 = 0.21$; $P > 0.15$ y $R^2 = 0.07$; $P > 0.60$ para DM48 en ambos experimentos y A7409 en el Exp 2, respectivamente).

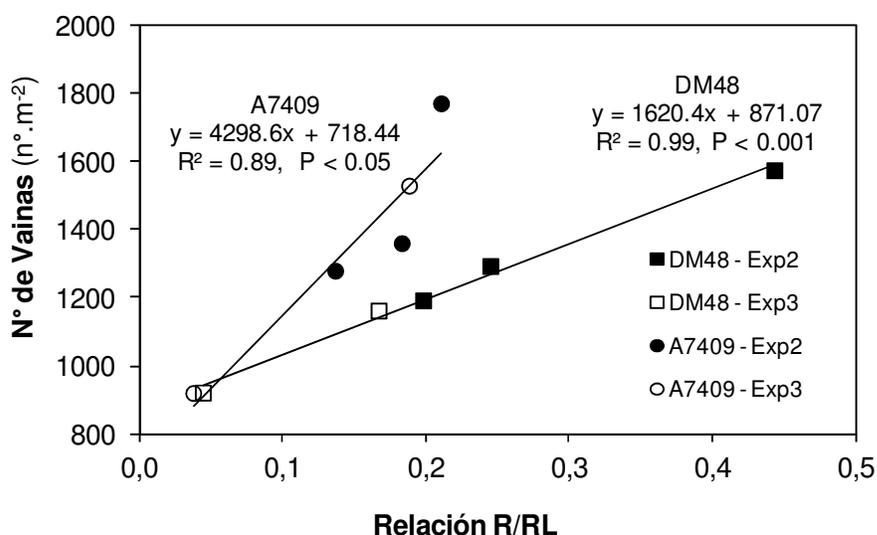


Figura 3.7. Relación entre el número (nº) de vainas a madurez de cosecha y la relación rojo/rojo lejano (R/RL, 650-670/720-740) del período de crecimiento de las vainas medida en el estrato medio del canopeo para los genotipos de soja DM48 y A7409 en baja densidad y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04, respectivamente. Los valores del nº de vainas son el promedio de cuatro (Exp 2) o tres (Exp 3) repeticiones.

Por otro lado, las variaciones en el número de nudos de las ramificaciones estuvieron altamente asociadas con la relación R/RL en BD para ambos genotipos (Fig. 3.8). El incremento del número de nudos de las ramificaciones se debió a la diferenciación de nuevos nudos en ramificaciones presentes, ya que la eliminación de folíolos no modificó el número de ramificaciones.

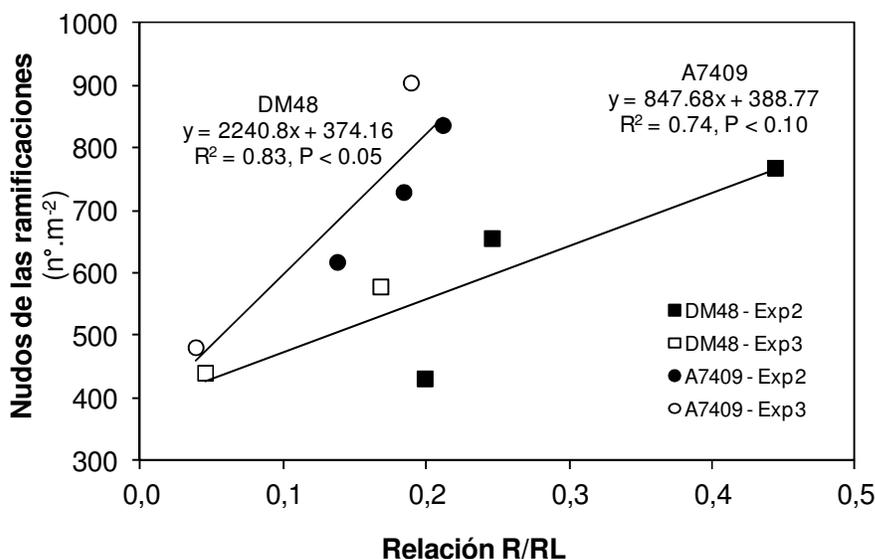


Figura 3.8. Relación entre el número de nudos de las ramificaciones y la relación R/RL (650-670/720-740) medida en el estrato medio del canopeo durante el período del crecimiento de las vainas para los genotipos de soja DM48 y A7409 en baja densidad de siembra y tres (Exp 2) o dos (Exp 3) niveles de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2002/03 y 2003/04, respectivamente.

3.4. Discusión

3.4.1. Efectos de los tratamientos sobre los parámetros de crecimiento del cultivo y el desarrollo de las ramificaciones y estructuras reproductivas

El IAF y la RI fueron significativamente reducidos por la eliminación de folíolos en ambos genotipos y experimentos. La reducción del IAF fue suficientemente grande como para reducir la RI por debajo del nivel crítico (95 %) en la mayoría de las combinaciones de densidad y niveles de remoción de folíolos, en ambos genotipos y en ambos experimentos.

Sin embargo, no se observaron diferencias entre los tratamientos para la TCC de ambos experimentos. La reducción del IAF en los tratamientos L1 y L2 fue compensada por el crecimiento de nuevas hojas y por el incremento de la actividad fotosintética (i.e. aumentando la tasa de fotosíntesis de los folíolos, la TAN y la EUR). La eliminación de folíolos redujo significativamente el valor de k en ambas DS, ambos genotipos y ambos experimentos. Sin duda, la metodología utilizada para eliminar folíolos permitió que una mayor radiación alcanzara los estratos inferiores de los canopeos y esto a su vez incrementó la actividad fotosintética, la TAN y la EUR. Este mecanismo de respuesta implica una diferencia cualitativa respecto de la metodología de defoliación utilizada por Board y Harville (1993). Estos autores eliminaron todas las hojas presentes del medio del entresurco en un espacio de 12,5 cm de ancho entre R1 y R5. Las defoliaciones redujeron la intercepción de la radiación por debajo del 95 % y esto redujo la TCC; por lo tanto en sus experimentos no se produjo ningún incremento en la TAN que permitiera compensar la reducción del IAF y la RI. El efecto neutro que tuvo la eliminación de folíolos sobre la TCC en estos experimentos es consistente con los resultados del Per1 del experimento del capítulo 2.

El crecimiento compensatorio que permitió equilibrar las TCC en los experimentos presentados en este capítulo provino de un mayor desarrollo de las ramificaciones en los tratamientos defoliados respecto del tratamiento control (L0). Esta respuesta fue particularmente importante en BD. Las ramificaciones tuvieron mayor peso debido a la mayor partición que se produjo hacia estos órganos, y además tuvieron mayor cantidad de nudos debido al estímulo que se produjo sobre el proceso de diferenciación de nudos. Estos resultados presentan cierta similitud con los resultados presentados por Board (2000) al evaluar el efecto de distintas densidades de siembra (alta, media y baja) sobre el IAF, la TAN y la TCC. Este autor no encontró diferencias entre las TCC para el período R1-R5 entre densidades a pesar de presentar diferencias en el IAF (30 % menor en baja respecto de alta densidad), debido a que los menores valores de IAF en baja densidad fueron compensados por incrementos en la TAN.

3.4.2. *Efectos de los tratamientos sobre la calidad de radiación solar transmitida a través de los canopeos y el desarrollo de las ramificaciones y estructuras reproductivas.*

La metodología de defoliación utilizada produjo cambios significativos en la relación R/RL de los canopeos. Las variaciones en la relación R/RL estuvieron altamente asociados con el crecimiento de las ramificaciones en BD para ambos genotipos y experimentos (Fig. 3.8). Board (2000) también relacionó el crecimiento de las ramificaciones en cultivos de soja para distintas densidades de siembra (baja, media y alta: 80.000, 145.000 y 390.000 plantas.ha⁻¹) con cambios en la relación R/RL medida a nivel del tallo principal. El autor encontró que la densidad baja presentaba relaciones R/RL más altas respecto de las otras densidades durante la etapa vegetativa, y que a partir de floración las diferencias en las relaciones R/RL entre densidades desaparecían. A su vez la densidad más baja acumuló una mayor cantidad de peso en las ramificaciones respecto de las densidades mayores (19% vs. 8 % del total del peso acumulado para baja y alta densidad, respectivamente), y esta acumulación fue debido al crecimiento que se produjo en las ramificaciones entre floración y el inicio del crecimiento de semillas. A pesar de la falta de coincidencia temporal entre las variaciones de las relaciones R/RL y el desarrollo de las ramificaciones en el trabajo de Board (2000), el autor se fundamentó en los experimentos de Kasperbauer (1987) para concluir que las diferencias en las relaciones R/RL observadas en el período vegetativo fueron la causa de los cambios en la partición hacia las ramificaciones. Una causa de la falta de diferencias en la relación R/RL entre densidades después de floración puede ser la metodología de medición utilizada. La misma consistió en ubicar el sensor en una única posición: a la mitad de la altura de las plantas para las diferentes fechas de medición. Si bien la altura del sensor fue cambiando en la medida que las plantas crecían, es evidente que a floración el sensor quedó completamente cubierto por el dosel de hojas en todas las densidades (unos días después de R1 las tres densidades presentaron valores cercanos a 0.2 para la relación R/RL). Posiblemente hubiera encontrado diferencias en la etapa reproductiva temprana (R1-R5) si hubiera caracterizado el ambiente lumínico del canopeo realizando mediciones en más posiciones (e.g. estrato medio y superior) y/o ubicaciones (entre surco y entre plantas).

En nuestras condiciones, la eliminación de folíolos también incrementó las vainas iniciadas en ambos experimentos, aunque se presentaron diferencias en el patrón de respuesta entre genotipos (en el Exp 2) y entre experimentos (en el caso de DM48). En el Exp 2, las vainas aumentaron proporcionalmente con la reducción del IAF en DM48 mientras que en A7409 las vainas aumentaron en igual cantidad en L1 y L2 respecto de

L0. Al comparar los efectos entre experimentos para DM48, la eliminación de folíolos aumentó la iniciación en ambas densidades en el Exp 2 mientras que lo mismo ocurrió solamente en BD en el Exp 3. La falta de respuesta de DM48 en AD en el Exp 3 puede ser explicada a partir de los valores bajos de la relación R/RL medidos inmediatamente después de aplicados los tratamientos de L, los cuales fueron casi la mitad de los valores alcanzados en AD-L2 para el Exp 2 (Fig. 3.2). Para DM48, la relación entre las vainas iniciadas y el IAF pudo ajustarse utilizando una única función lineal e inversa para los datos de todos los tratamientos del Exp 2 y los datos de los tratamientos en BD del Exp 3 ($R^2 = 0.63$, $P < 0.05$). La iniciación de nuevas vainas aumentó conjuntamente con el crecimiento de las ramificaciones y las hojas. Cómo el total de fotoasimilados producidos no varió entre los tratamientos (i.e. las TCC fueron similares para todas las combinaciones de DS x L, Cuadro 3.3) el incremento en el n° de vainas iniciadas, observado en los tratamientos con remoción de folíolos, no puede atribuirse a una mayor producción de asimilados. Podría argumentarse que, aunque el total de asimilados producidos fue similar, la remoción de folíolos pudo haber incrementado la partición de asimilados hacia las estructuras reproductivas, explicando de esa manera su aumento. Sin embargo, los coeficientes de partición a las vainas se mantuvieron constantes, o disminuyeron, en los tratamientos con remoción de folíolos, respecto del testigo sin defoliar (Cuadros 3.6 y 3.7), por lo cual resulta evidente que el aumento en el n° de vainas iniciadas observado en esos tratamientos (Cuadro 3.8) no puede atribuirse a una mayor disponibilidad de asimilados. Estos resultados confirman las conclusiones expuestas en el Capítulo 2 de esta tesis, respecto de la relación lineal e inversa que presenta la iniciación de vainas con el IAF y su falta de asociación con la TCC y con la partición de asimilados a las vainas.

La abscisión de vainas es un fenómeno que generalmente ocurre en las etapas iniciales del crecimiento de las vainas. Debido a que en el Exp 2 se detectó interacción DS x L significativa para la abscisión de vainas en ambos genotipos, el análisis de este proceso fue realizado considerando cada DS por separado. Si bien la abscisión de vainas puede producirse a lo largo de todo el período reproductivo, la mayor abscisión ocurre alrededor de R5 e inmediatamente después del pico de iniciación (Board y Tan, 1995; sección 2.4.3 de esta tesis). En el capítulo 2 las variaciones en el número de vainas abscionadas fueron asociadas con el cociente tasa de crecimiento de semillas/IAF (Fig. 2.7). En los experimentos presentados en este capítulo, no se encontró relación entre dichas variables para BD ($R^2 = 0.03$, $P > 0.65$) ni para AD ($R^2 = 0.01$, $P > 0.75$). Sin embargo, en BD el porcentaje de abscisión de vainas estuvo inversamente asociada con la relación R/RL alrededor de R5 (Fig. 3.9). En cambio para AD no se observó asociación alguna con la relación R/RL, pero se encontró que el número de vainas abscionadas estuvo directamente asociado con el número de vainas iniciadas ($R^2 = 0.75$, $P < 0.01$).

Los porcentajes de abscisión de flores y vainas en soja varían desde el 36 % hasta el 81 % (van Schaik y Probst, 1958; Hansen y Shibles, 1978; Jiang y Egli, 1993). Generalmente, la abscisión de flores ha sido erróneamente sobreestimada debido a que prácticamente todas las flores en soja son exitosamente fertilizadas y desarrollan pequeños embriones de 10 a 100 células antes de abscisionar (Abernethy et al. 1977). Por esta razón, la mayoría de las estructuras reproductivas que abscisionan son vainas. Las causas de la abscisión de vainas en cultivos de soja sin limitantes de crecimiento (i.e. sin estrés de algún tipo) han sido asociadas con: i) una característica intrínseca

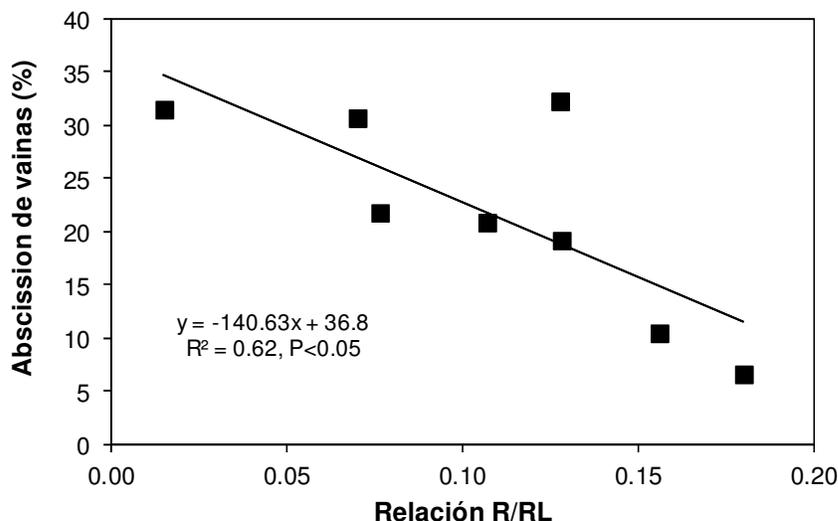


Figura 3.9. Relación entre el porcentaje de abscisión de vainas y la relación R/RL (650-670/720-740), medida en el estrato medio del canopeo alrededor de R5, en baja densidad de siembra, para los genotipos de soja DM48 y A7409 y tres niveles de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2002/03 (Exp 2); y el genotipo de soja DM48 y dos niveles de reducción de área foliar durante la estación de crecimiento 2003/04 (Exp 3).

del proceso de fijación de vainas (Egli, 2005), ii) la posición y el momento en el que se inician las vainas (Egli y Bruening, 2006) y iii) los asimilados disponibles para el crecimiento de las vainas (Brun y Betts, 1984; Spollen et al., 1985; Capítulo 2 de esta tesis). Por otro lado, existen experimentos donde la abscisión de vainas varió por efecto de cambios en la radiación fotomorfogénica (Heindl y Brun, 1983; Myers et al., 1987). En este contexto, es importante destacar que la abscisión de vainas es un proceso fisiológico activo, que se produce en la base del pedicelo donde está localizada la zona de abscisión, y que está hormonalmente regulado por el balance entre auxinas y etileno (van Doorn y Stead, 1997). Existen evidencias recientes que muestran que la producción de etileno es estimulada por una baja relación R/RL (Pierik et al., 2009). Aunque en los experimentos de esta tesis no se midió la concentración de etileno dentro del canopeo, ni su evolución durante el ciclo del cultivo, bien podría plantearse la hipótesis de la participación de esta hormona (así como la de las auxinas y otras hormonas) en el proceso de regulación de la abscisión de las vainas en canopeos de soja. En AD, donde la relación R/RL fue baja, las condiciones pudieron ser propicias para la producción de etileno. La síntesis de etileno puede incluso producirse sin que se registren cambios en la calidad de luz, ya que el etileno también puede actuar como una señal primaria de la presencia de vecinos (Pierik et al., 2009). De acuerdo con estos antecedentes, sería esperable encontrar mayores concentraciones de etileno en los canopeos de cultivos con altas densidades de plantas. A su vez, mayores concentraciones de etileno inducirían mayores niveles de abscisión de vainas. Esto podría explicar por qué el efecto positivo inicial del defoliado sobre el incremento en la iniciación de vainas, fue anulado luego, en el tratamiento de AD, por un alto nivel de abscisión.

El número de vainas a madurez fue incrementado en BD por efecto de la eliminación de folíolos y permaneció sin cambios en AD para ambos genotipos. Las variaciones en el número de vainas en BD estuvieron directamente relacionadas con

variaciones en el número de nudos de las ramificaciones, y ambos parámetros estuvieron directamente asociados con la relación R/RL de los canopeos. El incremento en el número de nudos de las ramificaciones fue el resultado de una disminución de la inhibición correlativa del ápice sobre el crecimiento de las ramificaciones. Este resultado es consistente con los resultados presentados en el Capítulo 2 de esta tesis. Nuevamente, la modificación de la dominancia apical remite a una regulación de tipo hormonal, donde las auxinas (y otras hormonas) están involucradas.

La hipótesis de la regulación hormonal del número de estructuras reproductivas en canopeos de soja, y su interacción con factores endógenos y ambientales, es un área poco conocida que, teniendo en cuenta su potencial impacto sobre componentes primarios del rendimiento, amerita ser investigada en profundidad.

3.4.3. Efectos de los tratamientos sobre el número de semillas, el peso unitario de las semillas y el rendimiento

El marco teórico más simple para analizar el proceso de determinación del rendimiento de un cultivo está basado en tres relaciones básicas: i) relación entre rendimiento y número de semillas, ii) relación entre rendimiento y peso unitario de semillas y iii) relación entre número y peso unitario de semillas. Respecto de estas relaciones en soja, existen en la literatura algunos enunciados ampliamente aceptados: i) el número de semillas es el componente más importante en la determinación del rendimiento, ii) la determinación del número de semillas está limitada por la fuente (i.e. por la disponibilidad de asimilados) y iii) existe una compensación entre el número y el peso unitario de las semillas debido a que la disponibilidad de asimilados por semilla es limitante (i.e. el peso unitario de las semillas está negativamente correlacionado con el número de semillas). Fundamentados en estos enunciados se concluye que el rendimiento en soja está limitado por la fuente (Egli, 1998). Se presentan como evidencias de esta afirmación a la asociación establecida entre la TCC durante el período reproductivo temprano (entre floración y el inicio del crecimiento de las semillas) y el número de semillas (Board y Tan, 1995) y otros resultados provenientes de meta-análisis de experimentos publicados (Borrás et al., 2004; Sadras, 2007; Gambín y Borrás, 2010).

En los experimentos presentados en este capítulo se encontró un inesperado efecto de la interacción DS x L para el rendimiento. En BD, el rendimiento aumentó en L2 para ambos genotipos y experimentos, mientras que en AD el rendimiento no fue afectado por la remoción de folíolos (con excepción de DM48-L2-AD, en el Exp 3). En los casos en los que se incrementó el rendimiento, esto ocurrió debido a un aumento en el número de vainas y semillas. En estas condiciones experimentales la TCC no varió, a pesar que la eliminación de folíolos redujo el IAF y la RI. El modelo actual número de semillas = $f(TCC)$ indica que no deberían haberse producido cambios en el número de semillas considerando que no hubo cambios en la TCC, así como tampoco hubo un aumento en la partición hacia las vainas. Sin embargo, en BD, donde el número de semillas de los tratamientos aumentó debido al aumento del número de vainas (Cuadro 3.10 y 3.11), éste aumento estuvo directamente relacionado con los niveles de la relación R/RL del interior del canopeo (Fig. 3.7). Es evidente que el modelo número de semillas = $f(TCC)$ es una sobre-simplificación de un proceso multicomponente, el cual no contempla la existencia de efectos fotomorfogénicos que pudieran estar presentes en el cultivo. Más aún, el rendimiento aumentó en los tratamientos BD-L2, debido a que el incremento en el número de semillas no fue “compensado” por la reducción del peso unitario de las mismas (Cuadros 3.10 y 3.11), demostrando que la compensación

número vs. peso de semillas no opera en todas las condiciones. Adicionalmente, nuestros resultados plantean serios interrogantes acerca de la validez general de la hipótesis de que rendimiento en soja está limitado por la fuente (Egli, 1998).

3.5. Conclusiones

El resultado más destacado de este Capítulo es la demostración de que el número de vainas a madurez de cosecha estuvo directamente asociado con el aumento transitorio en la relación R/RL en el interior de los canopeos en floración. Este incremento se produjo reduciendo el IAF aún por debajo del IAF crítico, lo cual no afectó negativamente ni la TCC, ni el crecimiento de las vainas. Por el contrario, la eliminación de folíolos en la etapa reproductiva temprana estimuló un crecimiento extraordinario de las ramificaciones, las cuales diferenciaron más nudos reproductivos y produjeron más vainas. Además, este aumento en el número de vainas no estuvo asociado con una mayor producción de asimilados (medida como la TCC), ni con un aumento en la partición de asimilados hacia las vainas (medida como el CP a vainas) durante el período R2-R5.

CAPITULO 4

Remociones reiteradas de folíolos a partir de floración (R2) hasta el inicio del crecimiento de semilla (R5): su efecto sobre los índices de crecimiento, la radiación fotomorfogénica y el número de estructuras reproductivas

4.1. Introducción

El número de semillas por unidad de superficie en un cultivo es el resultado de distintos componentes que se establecen mayoritariamente entre floración y el inicio del crecimiento de las semillas. Estos componentes son los nudos del tallo principal y de las ramificaciones, las vainas por nudo y las semillas por vaina. Generalmente, los componentes mencionados son agrupados dando lugar a componentes compuestos (e.g. el n° de semillas es igual a: n° de vainas x n° promedio de semillas por vaina). También pueden combinarse con procesos fisiológicos (e.g. el n° promedio de semillas por vaina es igual a: n° potencial de semillas por vaina x proporción de semillas abortadas).

Actualmente, existe un consenso generalizado respecto que una disminución de la RI, el IAF o de la TCC entre floración y R5 puede reducir el número de semillas a través de disminuciones en alguno de sus componentes (principalmente el número de vainas), y consecuentemente en el rendimiento. Esta aseveración está sustentada en una serie de experimentos cuyo corolario es que el número de semillas en soja está fuertemente ligado a la fotosíntesis del canopeo durante las etapas tempranas del período reproductivo. Como fue indicado anteriormente en esta tesis, considerar a los fotoasimilados como único factor de regulación del proceso de determinación del número de semillas es una sobre-simplificación. Particularmente, en el Capítulo 3 de esta tesis se demostró que es posible incrementar el n° sem.m⁻² reduciendo el IAF y la RI. Este aumento del número de semillas se produjo a partir del aumento en el número de vainas. La reducción del IAF se realizó eliminando folíolos, lo cual promovió el enriquecimiento del canopeo con radiaciones fotomorfogénicas. A su vez se encontró que el incremento del número de vainas estuvo asociado con el incremento de la relación R/RL en el interior del canopeo.

En los experimentos del Capítulo 3 solo se presentaron resultados relacionados con los cambios producidos en la relación R/RL (percibidos a través del fitocromo). Sin embargo, los tratamientos de eliminación de folíolos también producen cambios en los niveles de radiación azul (percibida a través del criptocromo). Evidencias recientes relacionan a la radiación azul con la regulación del desarrollo de las ramificaciones (Su et al., 2011). Es por ello que en este nuevo capítulo se analizarán los cambios en los niveles de radiación azul de los canopeos y su relación con los componentes numéricos del rendimiento, en etapas reproductivas tempranas.

Además, los resultados presentados en los Capítulos 2 y 3 demuestran que algunos procesos relacionados con la determinación del número de semillas como la iniciación de las vainas, no serían afectados por disminuciones temporarias de área foliar en floración. Sin embargo, procesos como la abscisión de vainas o componentes como las semillas por vaina pueden ser muy afectados cuando la restricción de fotoasimilados se produce alrededor de R5 (como la que produjo la segunda eliminación de folíolos en el experimento del Capítulo 2). Los resultados presentados en los capítulos precedentes son indicios de que existen diferencias en la sensibilidad a la disponibilidad de asimilados entre los distintos componentes que determinan el número de semillas, y que la radiación fotomorfogénica podría participar en el mecanismo de regulación de los mismos.

Los tratamientos utilizados en los experimentos del Capítulo 2 redujeron el IAF y la RI con una intensidad y duración insuficiente para afectar la TCC durante el período R2-R5. Los valores de TCC alcanzados fueron cercanos a los considerados óptimos por Board y Harville (1994) para maximizar el número de vainas (15 g.m⁻².d⁻¹). El hecho de que algunos componentes del número de semillas hayan

respondido positivamente y otros negativamente a la reducción del IAF plantea el interrogante respecto si se podría aumentar el número de semillas aplicando reducciones de área foliar de mayor intensidad y/o duración entre floración y el inicio del crecimiento de semillas. Por un lado, realizar defoliaciones más severas y prolongadas a partir de floración produciría un enriquecimiento en las radiaciones fotomorfogénicas de los canopeos durante más tiempo (principalmente rojo y azul); pero por otro lado si las plantas no lograran recuperar el área foliar perdida o compensarla aumentando la actividad fotosintética al momento de iniciar el crecimiento de las semillas (R5), los componentes más sensibles a la restricción de fotoasimilados podrían verse afectados.

Los objetivos del presente capítulo fueron evaluar los efectos de distintas intensidades y frecuencias de remoción de folíolos (ventanas de defoliación) sobre los índices de crecimiento del cultivo, la relación R/RL y los niveles de radiación azul durante el período de establecimiento de las vainas, y los componentes numéricos del rendimiento.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Diseño experimental y tratamientos

Se realizaron dos experimentos en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, Zavalla, Argentina (33° 01' S, 60° 52' W) durante las estaciones de crecimiento 2006/2007 (Exp 4) y 2008/2009 (Exp 5). La fecha de emergencia fue el 18 de diciembre y el genotipo de soja utilizado fue DM4800 (GM IV, indeterminado) en ambos experimentos. La siembra se realizó colocando semilla en exceso y raleando las plantas una semana después de la emergencia hasta lograr una densidad de 20 plantas.m⁻² en ambos experimentos. Desde plena floración (R2) hasta el inicio del crecimiento de semilla (R5) se realizaron remociones de folíolos eliminando ninguno (NLR), dos (tratamientos LR), o todos (tratamiento LRT) los folíolos según el tratamiento y el experimento. En el Exp 4, la eliminación de folíolos se realizó en una (LR1, 36 DDE), dos (LR2, 36 y 44 DDE), tres (LR3, 36, 44 y 50 DDE) y cuatro (LR4, 36, 44, 50 y 57 DDE) ocasiones. En el Exp 5, la eliminación de folíolos se realizó en una (LR1 y LRT, 34 DDE), dos (LR2, 34 y 42 DDE), y tres (LR3, 34, 42 y 51 DDE) ocasiones. El diseño estadístico utilizado fue en bloques completos al azar, con tres repeticiones en ambos experimentos. Las parcelas de cada tratamiento tuvieron un tamaño de 10 m de longitud y 2.08 m de ancho (cuatro surcos separados a 0.52 m). Las parcelas fueron regadas las veces necesarias para mantener un elevado nivel hídrico. Los insectos, enfermedades y malezas fueron controlados permanentemente durante el experimento.

Los estadios fenológicos se determinaron según Fehr y Caviness (1977). Plena floración (R2), inicio de crecimiento de semilla (R5), inicio de madurez (R7) y plena madurez (R8) ocurrieron a los 35, 56, 96 y 111 DDE, respectivamente, para todos los tratamientos en el Exp 4; y a los 34, 59, 103 y 118 DDE, respectivamente, para todos los tratamientos, en el Exp 5, excepto para LRT, en el que R5 y R7 ocurrieron a los 64 y 123 DDE, respectivamente.

Entre R2 y R5 + 16 días (Exp 4) o + 10 días (Exp 5) se realizaron cuatro muestreos destructivos de 0,5 m². En cada muestreo, las plantas fueron separadas en tallos (principal y ramificaciones), pecíolos, folíolos, vainas y semillas (cuando estuvieron presentes). Los muestreos fueron secados hasta alcanzar un peso constante

a 60 °C en estufa, y el peso seco obtenido fue expresado por unidad de área. En cada muestreo, el área foliar total fue medido utilizando un medidor de área foliar LI-COR modelo LI-3100 (LI-COR, Lincoln, NE).

La radiación interceptada (RI) fue medida con un sensor lineal LI-COR conectado a un registrador de datos LI-COR modelo LI-1000 (LI-COR, Lincoln, NE). El porcentaje de radiación interceptada en cada parcela fue determinado a partir de mediciones obtenidas sobre el canopeo y a nivel del suelo. Las mediciones fueron realizadas en días soleados, entre las 11:30 y las 14:00 h. El sensor fue posicionado diagonalmente entre los surcos en el suelo. En cada parcela se realizaron dos mediciones en ubicaciones elegidas al azar. La RI fue determinada a los 49, 59, 72 y 100 DDE en el Exp 4, y a los 36, 42, 48, 51, 56, 62 y 71 DDE en el Exp 5.

La intensidad de radiación en el rango del rojo (R, 660 ± 10 nm), rojo lejano (RL, 730 ± 10 nm) y azul (A, 400-500 nm) fueron medidas con un espectrorradiómetro marca LI-COR modelo LI-1800 (ancho de banda de 2 nm) conectado a un sensor remoto con corrector de coseno (Li-Cor 1800-11) (LI-COR, Lincoln, NE). Las mediciones se realizaron posicionando el sensor a los 20, 40 y 60 cm de altura, orientado hacia arriba, en dos ubicaciones: entre hileras (a la mitad de distancia entre dos hileras) e intra-hileras (a la mitad de distancia entre dos plantas de una misma hilera). Se realizaron mediciones a los 40, 42, 45, 50, 52, 61 y 66 DDE en el Exp 4 y a los 39, 42, 48, 51, 56 y 62 DDE en el Exp 5. Las mediciones de RI y de radiaciones fotomorfogénicas fueron realizadas, entre las 11.30 h y las 14 h horas.

El coeficiente de extinción (k) fue obtenido según la ley de Lambert-Beer, de manera que $k = -\ln(I_i / I_0) / IAF$, donde \ln es el logaritmo natural, I_i es la RFA a nivel del suelo y I_0 es la RFA sobre el canopeo (Gardner et al., 1985). El coeficiente k fue calculado utilizando los datos de RI e IAF, medidos en los distintos momentos.

Se utilizó la regresión entre el peso seco total y el IAF con el tiempo (Hunt y Parsons, 1981) para calcular los siguientes índices: TCC ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{suelo}\cdot\text{d}^{-1}$) y TAN ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{hoja}\cdot\text{d}^{-1}$). Las diferencias significativas entre los índices se determinaron con el test de t , utilizando los errores estándar calculados por el programa de regresión.

La tasa de crecimiento de semilla (TCS) fue calculada como la pendiente de la función de regresión entre el peso seco de las semillas y el tiempo durante el período de crecimiento de las semillas. El día de inicio del crecimiento lineal de las semillas fue estimado como el cociente entre la ordenada al origen obtenida en la función de regresión y la TCS. La fecha de inicio del crecimiento lineal de las semillas fue a los 61, 64, 65, 65 y 64 DDE para los tratamientos NLR, LR1, LR2, LR3 y LR4, respectivamente, del Exp 4; y a los 58, 59, 59, 60 y 69 DDE para los tratamientos NLR, LR1, LR2, LR3 y LRT, respectivamente, del Exp 5. El período entre R2 y la iniciación del crecimiento lineal de las semillas fue considerado como el período de crecimiento de las vainas.

Se realizó el recuento del número de nudos del tallo principal, de las ramificaciones y de vainas de todas las plantas muestreadas a los 49, 59, 72 y 100 DDE en el Exp 4 y a los 40, 48, 57 y 69 DDE en el Exp 5. El recuento incluyó todas las vainas cuyo tamaño fue ≥ 2 mm. El número de vainas iniciadas y abscionadas se determinó a partir del análisis de la evolución del número de vainas en el tiempo.

A la madurez se cosechó 1 m^2 de área, cortando las plantas a nivel de suelo. Cada una de las plantas cosechadas fue separada en tallo principal, ramificaciones, semillas y carpelos. El peso unitario de las semillas ($\text{mg}\cdot\text{sem}^{-1}$) fue determinado como el peso seco de 480 semillas elegidas al azar. El número de semillas ($\text{Sem}\cdot\text{m}^{-2}$) fue determinado como el cociente entre el rendimiento en semilla ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) y el peso unitario de las semillas. El número de vainas ($\text{Va}\cdot\text{m}^{-2}$) fue determinado como el

cociente entre Sem.m^{-2} y el número de semillas por vaina. Una submuestra de 10 plantas fue utilizada para determinar el número de ramificaciones, el número de nudos del tallo principal y de las ramificaciones, y el número de vainas en el tallo principal y en las ramificaciones. El número potencial de semillas por vaina fue determinado contando el número de vainas con 2 (loc2), 3 (loc3) y 4 (loc4) lóculos y obteniendo el resultado de la siguiente ecuación: $[(\text{loc2}) \times 2] + [(\text{loc3}) \times 3] + [(\text{loc4}) \times 4]$ / número de vainas]. Se consideraron todos los lóculos, independientemente del estado de desarrollo de las semillas (i.e. lóculos con semillas completamente desarrolladas y lóculos con semillas abortadas). El número potencial de semillas fue determinado como el producto entre el número potencial de semillas por vaina y el número de vainas. El aborto de semillas fue calculado como el cociente entre el número de semillas desarrolladas y el número potencial de semillas. El número de semillas por vaina fue calculado como el producto entre el número potencial de semillas por vaina por el aborto de semillas.

Los datos fueron sometidos a análisis de la varianza (ANVA) y test de separación de media utilizado LSD. La relación entre las variables se analizó mediante análisis de regresión y correlación, según el caso en estudio. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS v 8.00.

4.3. Resultados

4.3.1. Efectos de los tratamientos sobre el IAF, la RI, la TAN, la TCC y la EUR durante el período de crecimiento de vainas para el Exp 4 y el Exp 5

El área foliar fue reducida significativamente por la eliminación de folíolos en ambos experimentos. La recuperación del IAF en los tratamientos defoliados dependió de la frecuencia (cantidad de veces) e intensidad (dos o todos) de eliminación de folíolos (Fig. 4.1). Las diferencias entre los tratamientos defoliados y el control (NLR) fueron reduciéndose en la medida que se interrumpió la eliminación de folíolos y los canopeos continuaron desarrollando nuevas hojas. Al momento de la primera eliminación de folíolos (R2), los canopeos en el Exp 4 habían desarrollado un IAF de 4.8; mientras que los del Exp 5 solo habían alcanzado un IAF de 2.4. Esta diferencia en el IAF a la floración entre ambos experimentos fue consecuencia de la diferente fertilidad de las parcelas donde se realizaron los experimentos (Exp 4, elevada fertilidad, y Exp 5, baja fertilidad). No obstante esta diferencia, el IAF máximo alcanzado para los tratamientos control (NLR) no difirió entre experimentos, aunque dicho máximo se alcanzó antes en el Exp 4 que en el Exp 5 (49 vs. 57 DDE, respectivamente) (Fig. 4.1). En ambos experimentos, el IAF en el tratamiento NLR disminuyó en fechas posteriores al máximo alcanzado. Con excepción del tratamiento LR1-Exp 4, este patrón temporal de evolución del IAF no se observó para ningún otro tratamiento de remoción de folíolos, en ninguno de los dos experimentos. Por el contrario, los tratamientos con defoliado mantuvieron o incrementaron su IAF durante el período de crecimiento de las vainas. Este incremento fue especialmente evidente en el Exp 5 (Fig. 4.1).

El IAF promedio, para el período de crecimiento de las vainas, fue menor en todos los tratamientos defoliados, respecto del control (NLR), en ambos experimentos (Cuadro 4.1). Como era esperable, los valores promedios del IAF, para el período mencionado, fueron disminuyendo a medida que la eliminación de folíolos fue más intensa (Cuadro 4.1). Un caso particular fue la respuesta del tratamiento LRT-Exp 5 (eliminación total de folíolos) cuyo IAF promedio, aunque menor al del

control, fue ligeramente mayor (aunque no significativamente) que el de los tratamientos LR2 y LR3 y no presentó diferencias con el tratamiento LR1 (Cuadro 4.1).

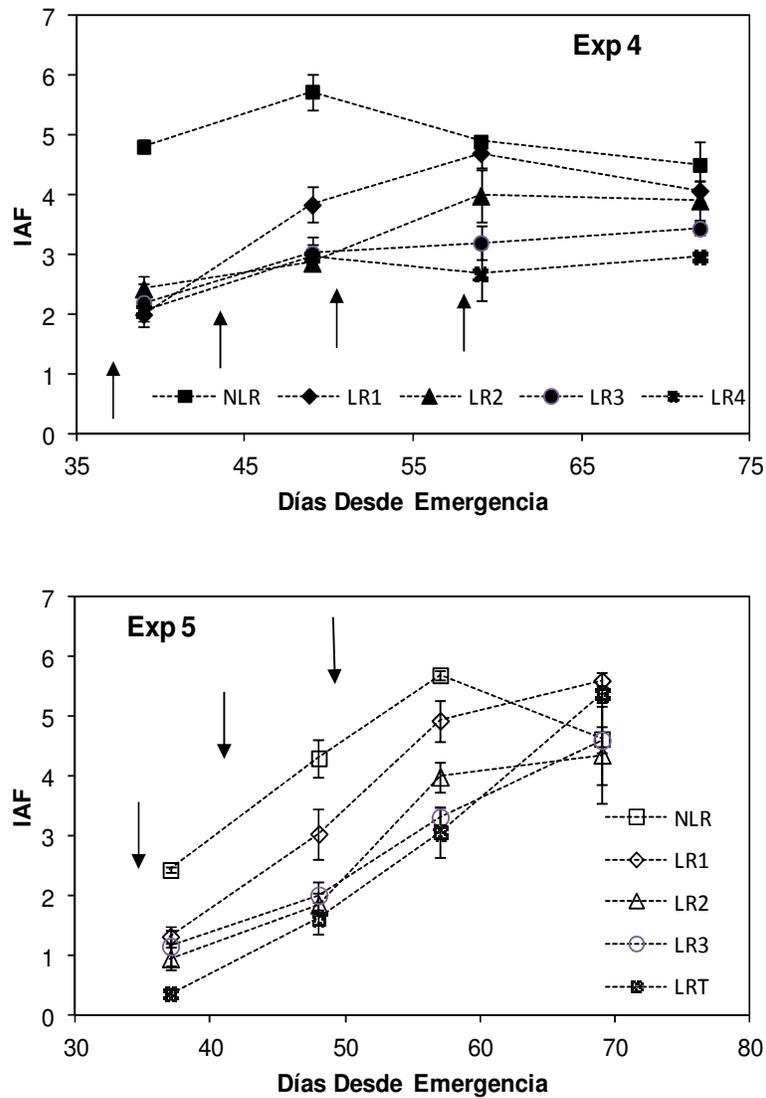


Figura 4.1. Evolución del IAF para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5). Las flechas indican la fecha en que se eliminaron folíolos. Los puntos representan las medias \pm ES de tres repeticiones.

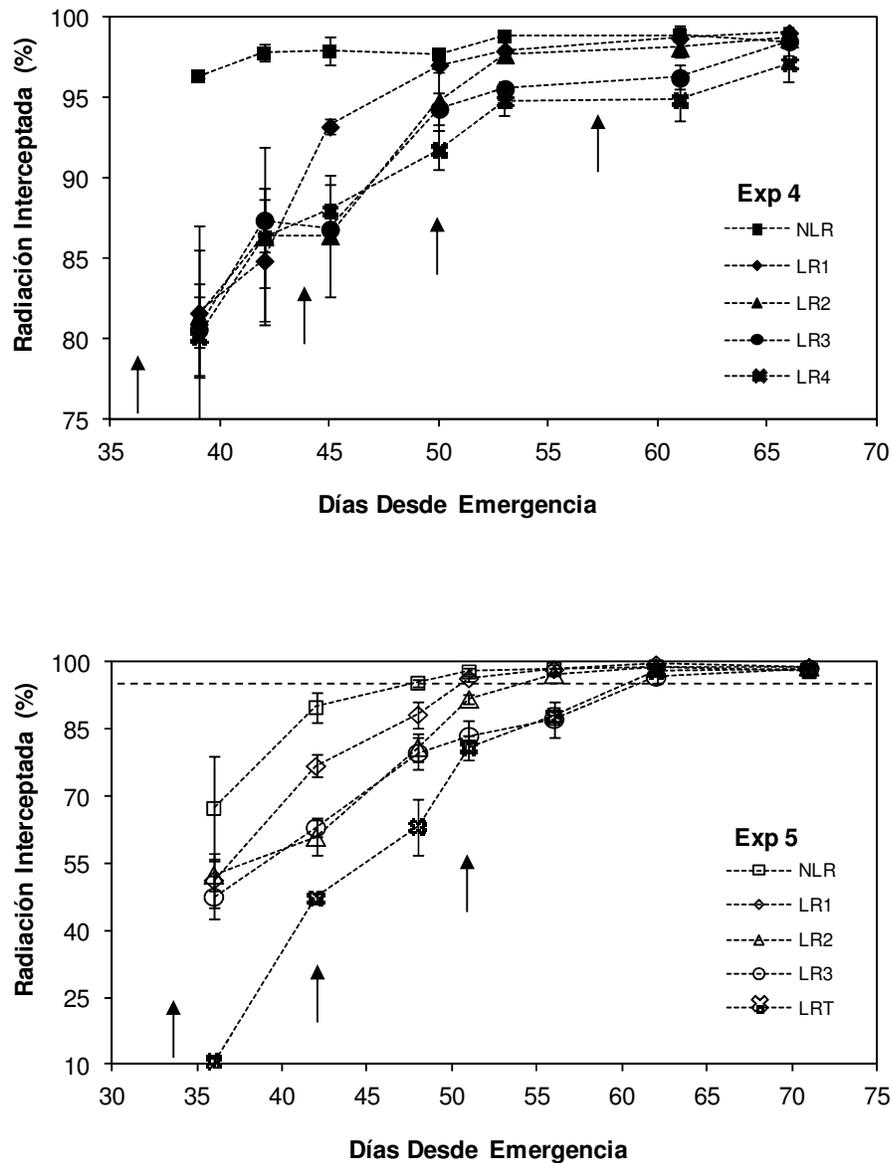


Figura 4.2. Evolución de la radiación interceptada del genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante el período de crecimiento de las vainas, para el Exp 4 (panel superior) y el Exp 5 (panel inferior). Las flechas indican la fecha en que se eliminaron folíolos. Los puntos representan las medias \pm ES de tres repeticiones.

El efecto de la eliminación de folíolos sobre la RI fue disminuyendo en la medida que se interrumpieron las defoliaciones y los canopeos continuaron desarrollando nuevas hojas. A mayor intensidad y frecuencia de eliminación de folíolos, la recuperación fue más lenta. Sin embargo, cualquier diferencia inicial con el tratamiento control desapareció con posterioridad ya que todos los tratamientos finalmente alcanzaron radiaciones interceptadas equivalente o superiores al 95 % en ambos experimentos (Fig. 4.2). Los tratamientos NLR alcanzaron el 95 % de la RI 17

y 15 días antes de R5, en el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente. Los otros tratamientos del Exp 4 (i.e. LR1, LR2, LR3 y LR4) y los tratamientos LR1 y LR2 del Exp 5 alcanzaron el 95 % de la RI entre 4 y 8 días antes de R5, mientras que el resto de los tratamientos del Exp 5 lo alcanzaron en R5 (LRT) o un día después de R5 (LR3).

La RI promedio del período de crecimiento de vainas de los tratamientos en los que se eliminaron folíolos fue menor respecto del control (NLR) (Cuadro 4.1). Los porcentajes de RI en el Exp 5 fueron menores a los del Exp 4. Esta diferencia fue consecuencia del mayor IAF logrado en el Exp 4, respecto del Exp 5. El IAF del control fue un 24 % mayor en el Exp 4 que en el Exp 5. Los mayores valores de IAF para el tratamiento NLR en el Exp 4 determinaron una RI promedio superior al 95 %, mientras que en el Exp 5 el promedio de RI para el mismo tratamiento fue 92 %. Por otra parte, la RI promedio de los demás tratamientos siempre estuvo por debajo del 95 % en ambos experimentos (Cuadro 4.1).

La eliminación de folíolos incrementó la TAN de todos los tratamientos defoliados respecto del control (NLR), en ambos experimentos. Este aumento en la TAN en los tratamientos con defoliado fue cercano al 40 %, con la notable excepción del tratamiento LRT-Exp 5, cuyo aumento fue de 134 % respecto del tratamiento control. A su vez, la TAN de todos los tratamientos en el Exp 5 fue mayor que la TAN del tratamiento equivalente en el Exp 4 (Cuadro 4.2).

La EUR disminuyó en tratamientos LR3 y LR4 del Exp 4 y en los tratamientos LR2, LR3 y LRT del Exp 5, respecto del control (NLR).

La TCC fue similar en los tratamientos control y LR1, en ambos experimentos. En el caso de los tratamientos LR1, el incremento de la TAN compensó la reducción del IAF y de la RI, de manera que la TCC de esos tratamientos no difirió de la del control. Sin embargo, para los tratamientos LR2, LR3 y LR4 del Exp 4, y LR2 y LR3 del Exp 5, el incremento de la TAN no fue suficiente para compensar las disminuciones del IAF y de la RI, por lo que los mismos tuvieron TCC menores que sus respectivos controles. El efecto observado en la EUR coincidió con la respuesta observada en la TCC, con excepción de los tratamientos LR2 del Exp 4 y LRT del Exp 5. En este último caso, el extraordinario incremento de la TAN (+134 %) sobrecompensó la disminución del IAF y de la RI, produciendo TCC superiores al control sin defoliar (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Índice de área foliar (IAF), radiación interceptada (RI) y tasa de crecimiento de cultivo (TCC) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) promedio para el período de crecimiento de las vainas del genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 4).

Exp 4	IAF	RI	TAN	TCC	EUR
Trat	m ² .m ⁻²	%	g.m ⁻² _{hoja} .d ⁻¹	g.m ⁻² _{suelo} .d ⁻¹	g.MJ ⁻¹
NLR	5.2 a ⁽¹⁾	98 a	2.6 a	12.9 a	0.66 a
LR1	3.5 b	91 b	3.8 b	11.7 ab	0.68 a
LR2	3.1 bc	89 b	3.4 b	9.9 bc	0.67 a
LR3	2.8 cd	89 b	3.5 b	9.6 bc	0.59 b
LR4	2.6 d	88 b	3.8 b	9.4 c	0.59 b

⁽¹⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (P <0,05) entre tratamientos, según test de LSD.

Cuadro 4.2. Índice de área foliar (IAF), radiación interceptada (RI) y tasa de crecimiento de cultivo (TCC) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) promedio para el período de crecimiento de las vainas del genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2008/09 (Exp 5).

Exp 5	IAF	RI	TAN	TCC	EUR
Trat	m ² .m ⁻²	%	g.m ⁻² _{hoja} .d ⁻¹	g.m ⁻² _{suelo} .d ⁻¹	g.MJ ⁻¹
NLR	4.2 a ⁽¹⁾	92 a	2.9 a	11.6 a	0.81 a
LR1	3.1 bd	87 b	4.1 b	11.9 a	0.86 a
LR2	2.3 c	83 c	4.3 b	8.9 b	0.76 b
LR3	2.2 c	79 c	4.1 b	8.5 b	0.76 b
LRT	2.6 cd	69 d	6.8 c	15.2 c	0.74 b

⁽¹⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (P <0,05) entre tratamientos, según test de LSD.

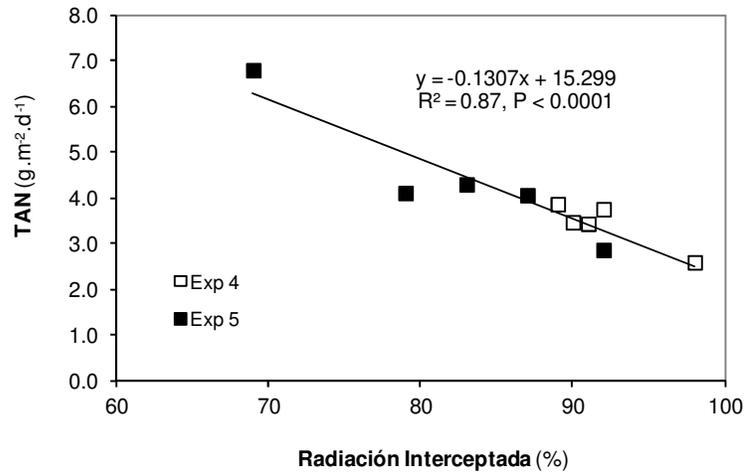


Figura 4.3. Relación entre la tasa de asimilación neta (TAN) y la radiación interceptada (RI) promedio del período de crecimiento de vainas, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).

En el Exp 4 las variaciones observadas en la TCC estuvieron positivamente asociadas con las variaciones que se produjeron en el IAF ($R^2 = 0.89$) y en la RI ($R^2 = 0.86$), y negativamente asociadas con las variaciones que se produjeron en la TAN ($R^2 = 0.49$); mientras que en el Exp 5 las asociaciones de la TCC con el IAF ($R^2 = 0.11$), la RI ($R^2 = 0.16$) fueron débiles, así como la asociación negativa con la TAN ($R^2 = 0.38$).

Sin embargo, las variaciones observadas en la TAN estuvieron negativamente y altamente asociadas con las variaciones en la RI en ambos experimentos ($R^2 = 0.82$ y $R^2 = 0.89$, para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente). Más aún, la relación entre estas variables pudo ajustarse utilizando una misma función para ambos experimentos (Figura 4.3).

4.3.2. Efectos de los tratamientos sobre la partición de materia seca a las vainas, hojas y tallos durante el período de crecimiento de vainas

La partición a vainas, hojas, ramificaciones y tallo principal fue afectada en forma similar por los tratamientos en ambos experimentos. A mayor frecuencia o intensidad de remoción de folíolos la partición al tallo principal disminuyó mientras

Cuadro 4.3. Coeficientes de partición a vainas, hojas, ramificaciones y tallo principal para el genotipo DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 4).

TRAT	Coeficiente de Partición ⁽¹⁾			
	Vainas	Hojas	Ram	TP
NLR	5.30 a	0.40 a	0.79 a	0.92 a
LR1	4.57 a	0.76 b	0.68 a	0.65 b
LR2	4.14 a	0.79 b	0.78 a	0.52 b
LR3	4.43 a	0.68 b	0.87 a	0.62 b
LR4	4.74 a	0.69 b	0.89 a	0.59 b

⁽¹⁾ Pendiente de la regresión entre el ln del peso seco (ps) del órgano considerado y el ln del ps total, durante el periodo R2-R5.

⁽²⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos, según test de LSD.

Cuadro 4.4. Coeficientes de partición a vainas, hojas, ramificaciones y tallo principal para el genotipo DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2008/09 (Exp 5).

TRAT	Coeficiente de Partición ⁽¹⁾			
	Vainas	Hojas	Ram	TP
NLR	5.39 a	0.76 a	1.45 a	1.12 a
LR1	3.83 ab	0.88 b	1.44 a	0.79 b
LR2	4.17 ab	0.88 b	1.39 a	0.76 b
LR3	3.73 ab	0.88 b	1.50 a	0.77 b
LRT	2.91 b	1.02 b	1.52 a	0.57 b

⁽¹⁾ Pendiente de la regresión entre el ln del peso seco (ps) del órgano considerado y el ln del ps total, durante el periodo R2-R5.

⁽²⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos, según test de LSD.

que la partición a las hojas aumentó. La partición a las ramificaciones y las vainas no sufrió modificaciones significativas, excepto para las vainas en el tratamiento LRT del Exp 5 que disminuyó respecto del testigo (Cuadros 4.3 y 4.4).

4.3.3. Cambios en la relación rojo/rojo lejano y en la radiación azul de los canopeos

Inicialmente, la eliminación de folíolos produjo incrementos en la relación R/RL (Figura 4.4) y en los porcentajes de radiación azul (% Az) (Figura 4.5) de los canopeos defoliados respecto del control sin defoliar (NLR), en ambos experimentos. Los valores medidos en las etapas iniciales de los tratamientos fueron muy diferentes en magnitud entre experimentos, tanto para la relación R/RL como para el % Az, (cf. Exp 4 vs Exp 5, en Figs. 4.4 y 4.5). Esta diferencia se debió a los distintos niveles de IAF alcanzados en cada experimento al momento de la defoliación, como se explicó en el punto 4.3.1.

Sin embargo, en ambos experimentos se observó un patrón de respuesta similar para las diferencias en la relación R/RL y en el % Az entre los tratamientos defoliados y el control a lo largo del tiempo. En el caso de los tratamientos LR1 y LR2 (ambos experimentos), las diferencias con el control desaparecieron al final del período analizado. Para los tratamientos LR3 (ambos experimentos) y LR4-Exp 4, las diferencias no desaparecieron aunque fueron menores al final del período analizado (Figuras 4.4 y 4.5). Por otro lado, el tratamiento LRT-Exp 5 inicialmente presentó valores superiores en la relación R/RL y % Az respecto del tratamiento LR3 del mismo experimento, pero al final del período ambos tratamientos presentaron valores similares (Figura 4.5).

Las variaciones observadas en la relación R/RL y radiación azul estuvieron altamente asociadas con las variaciones del IAF en ambos experimentos ($R^2 = 0.87$ y $R^2 = 0.78$, respectivamente, para el Exp 4; y $R^2 = 0.75$ y $R^2 = 0.74$, respectivamente, para el Exp 5). Esta asociación, y el hecho que en el Exp 4 se alcanzaran valores de IAF mayores que en el Exp 5, explican los menores valores observados en la relación R/RL y radiación azul en el Exp 4 (Fig. 4.4 y 4.5, respectivamente)

4.3.4. Efecto de los tratamientos sobre el desarrollo de los nudos

Inmediatamente después de la primera eliminación de folíolos (a los 39 y 40 DDE en el Exp 4 y Exp 5, respectivamente) no se observaron diferencias para el número de nudos del tallo principal entre los distintos tratamientos de ambos experimentos ($P > 0.10$). En fechas posteriores el número de nudos del tallo principal se incrementó en todos los tratamientos, aunque tampoco se observaron diferencias entre los tratamientos para ambos experimentos ($P > 0.10$).

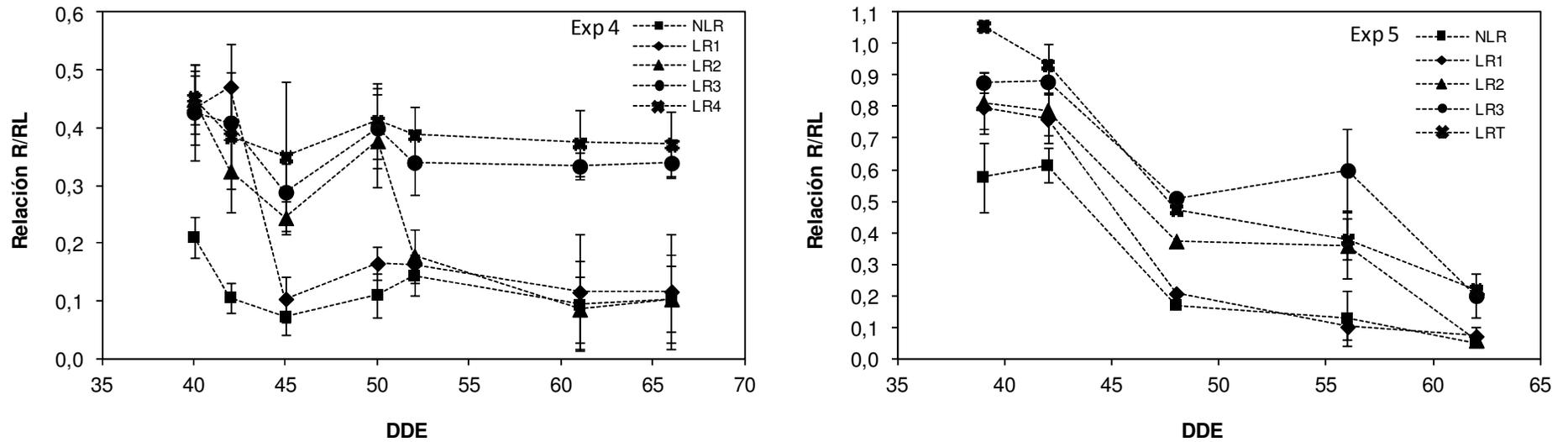


Figura 4.4. Evolución de la relación R/RL (650-670/720-740 nm). Cada punto es el promedio de seis mediciones, tomadas en distintas posiciones dentro del canopeo: a los 20, 40 y 60 cm de altura y dos ubicaciones por cada altura: en la mitad del entresurco y entre dos plantas dentro del surco, para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5). Las barras verticales indican el error estandar.

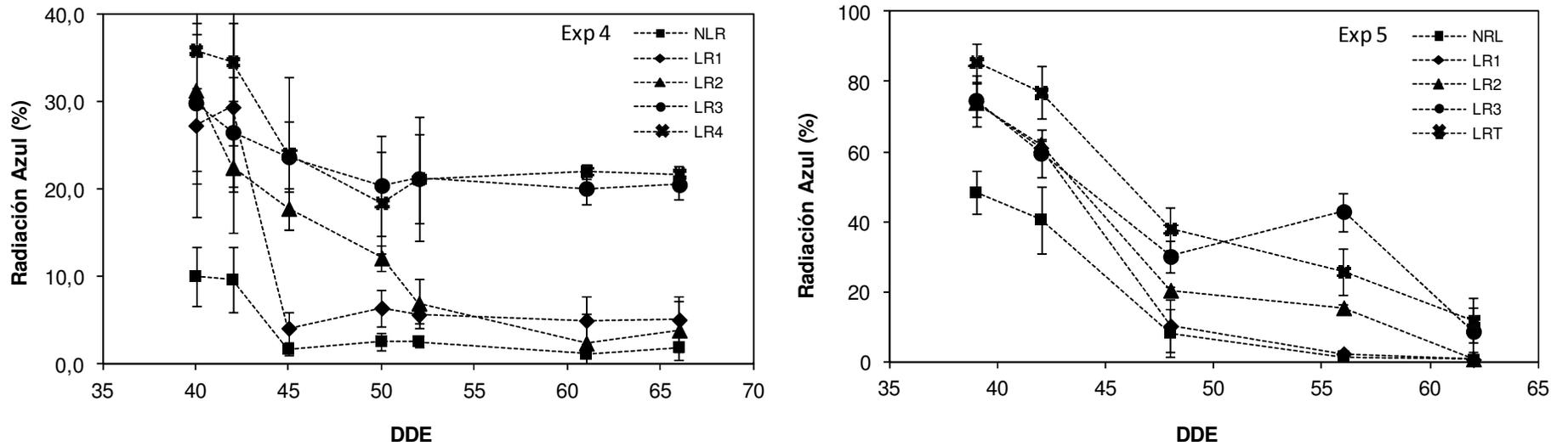


Figura 4.5. Evolución radiación Azul (400-500 nm) expresada como el porcentaje de la máxima radiación medida por encima de los canopeos. Cada punto es el promedio de seis mediciones, tomadas en distintas posiciones dentro del canopeo: a los 20, 40 y 60 cm de altura y dos ubicaciones por cada altura: en la mitad del entresurco y entre dos plantas dentro del surco, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5). Las barras verticales indican el error estándar.

Sin embargo, el efecto de los tratamientos sobre el número de nudos de las ramificaciones fue diferente. El número de nudos de las ramificaciones fue incrementándose desde floración, alcanzando su máximo alrededor de R5 en todos los tratamientos de ambos experimentos. Aunque inicialmente no se observaron diferencias significativas ($P > 0.10$), las mismas aparecieron para el momento en que se alcanzó el máximo, como también en madurez de cosecha. Este patrón de respuesta se repitió en ambos experimentos (Cuadros 4.5 y 4.6).

En el Exp 4 (Cuadro 4.5), el máximo número de nudos de las ramificaciones se alcanzó a los 59 DDE. En esta fecha, el número de nudos de las ramificaciones aumentó en los tratamientos LR2, LR3 y LR4, respecto del control (NLR). Este incremento fue principalmente consecuencia de un aumento en el número de nudos por ramificación, ya que no se registraron variaciones significativas en el n° de ramificaciones. Este patrón de respuesta se repitió en el muestreo de madurez de cosecha (R8), aunque los valores alcanzados tanto para el n° de ramificaciones como para el n° de nudos de las ramificaciones fueron inferiores a los de la medición anterior, evidenciando que entre R5 y R8 hubo pérdida de ramificaciones (Cuadro 4.5).

En el Exp 5 (Cuadro 4.6) el máximo número de nudos de las ramificaciones se alcanzó a los 69 DDE. En este experimento, a diferencia de lo ocurrido en el Exp 4, los nudos de las ramificaciones aumentaron en todos los tratamientos defoliados, respecto del control (NLR). Otro hecho destacable fue el extraordinario incremento en el número de nudos de las ramificaciones inducido por el tratamiento LRT (defoliado total). Este incremento fue principalmente consecuencia de un aumento en el número de nudos por ramificación (Cuadro 4.6).

El patrón de respuesta en el Exp 5 cambió a madurez de cosecha. El incremento de nudos de las ramificaciones, respecto del control, se observó sólo para los tratamientos LR2, LR3 y LRT. Los incrementos observados en este estadio fueron consecuencia de más nudos por ramificación y también de un mayor número de ramificaciones en el caso de los tratamientos LR3 y LRT. Aquí también, al igual que en el Exp 4, hubo pérdida de ramificaciones y nudos de ramificaciones entre R5 y R8 (Cuadro 4.6).

En ambos experimentos, el porcentaje de nudos reproductivos (nudos con al menos una vaina) no fue afectado por los tratamientos en la fecha donde se alcanzó el máximo número de vainas iniciadas ($P > 0.40$ y $P > 0.18$ para el Exp 4 y para el Exp 5, respectivamente), ni a madurez de cosecha en el Exp 4 ($P > 0.18$). En el Exp 5, el tratamiento NLR presentó un porcentaje de nudos reproductivos mayor al resto (90 % vs. 78 %, $P < 0.05$). En ambos experimentos, las variaciones en el número de nudos reproductivos del tallo principal y ramificaciones estuvieron relacionadas con las variaciones del número de nudos respectivo, tanto para la fecha donde se alcanzó el máximo como para madurez de cosecha. La asociación fue muy alta para las ramificaciones ($0.53 < R^2 > 0.68$ para TP y $0.97 < R^2 > 0.99$ para Ramificaciones).

Cuadro 4.5. Número (n°) de nudos del tallo principal (NTp), n° de ramificaciones (Ram) y n° de nudos de las ramificaciones (NRam), y relación nudos de las ramificaciones/nudos del tallo principal (NRam/NTp), a los 59 días desde emergencia (DDE) y a madurez de cosecha, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 4).

Exp	Trat	59 DDE				Madurez de Cosecha			
		NTp	Ram	NRam	NRam/NTp	NTp	Ram	NRam	NRam/NTp
		n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²		n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	
Exp 4	NLR	361	193	559 a ⁽¹⁾	1.5 a	322	160	343 a	1.6 a
	LR1	343	203	672 a	2.0 ab	329	158	378 a	2.0 ab
	LR2	379	236	930 b	2.2 b	333	180	550 b	2.2 b
	LR3	368	239	736 ab	2.0 ab	329	187	590 b	2.0 ab
	LR4	348	247	895 b	2.6 b	337	186	547 b	2.6 b
ANVA	Trat	ns ⁽²⁾	ns	*	*	ns	ns	***	*

⁽¹⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos, según test de LSD.

⁽²⁾ *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativas, para el ANVA.

Cuadro 4.6. Número (n°) de nudos del tallo principal (NTp), n° de ramificaciones (Ram) y n° de nudos de las ramificaciones (NRam), y relación nudos de las ramificaciones/nudos del tallo principal (NRam/NTp), a los 69 días desde emergencia (DDE) y a madurez de cosecha, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2008/09 (Exp 5).

Exp	Trat	69 DDE				Madurez de Cosecha			
		NTp	Ram	NRam	NRam/NTp	NTp	Ram	NRam	NRam/NTp
		n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²		n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	
Exp 5	NLR	347	164	460 a ⁽¹⁾	1.3 a	335	135 a	338 a	1.3 a
	LR1	344	208	803 b	2.4 b	345	140 ab	420 ab	2.4 b
	LR2	335	189	720 b	2.2 b	376	159 ab	492 b	2.2 b
	LR3	347	215	897 b	2.7 b	380	190 c	595 c	2.7 b
	LRT	373	260	1159 c	3.0 b	359	163 b	692 d	3.3 b
ANVA	Trat	ns ⁽²⁾	ns	***	**	ns	***	****	***

⁽¹⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos, según test de LSD.

⁽²⁾ *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativas, para el ANVA.

El efecto diferencial de los tratamientos sobre los nudos de las ramificaciones respecto del efecto sobre los nudos del tallo principal modificó la relación número de nudos de las ramificaciones/nudos del tallo principal para los distintos tratamientos y experimentos. Esta relación aumentó en los tratamientos en los que se eliminaron folíolos para ambas fechas y ambos experimentos (Cuadro 4.2 y 4.3).

4.3.5. Efectos de los tratamientos sobre el número de vainas iniciadas, abscionadas y a madurez de cosecha

El número de vainas iniciadas totales (del tallo principal y de las ramificaciones) presentó un patrón de evolución temporal similar al observado en el número de nudos totales. Esto es, el número de vainas totales fue incrementándose desde floración hasta madurez de cosecha, alcanzando un máximo alrededor de R5 en ambos experimentos (59 y 69 DDE para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente). El número de vainas totales aumentó en todos los tratamientos defoliados (excepto LR1-Exp 4), respecto del tratamiento control (NLR), en ambos experimentos (Cuadro 4.7 para el Exp 4 y Cuadro 4.8 para el Exp 5).

Cuadro 4.7. Número (n°) de vainas iniciadas del tallo principal, de las ramificaciones y totales (tallo principal más ramificaciones) a los 59 días desde emergencia (DDE) y a madurez de cosecha, y vainas abscionadas (VaAb), para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estación de crecimiento 2006/07 (Exp 4).

Trat	59 DDE			Madurez de Cosecha			VaAb
	Vainas iniciadas Tp	Vainas iniciadas Ram	Vainas iniciadas Totales	Vainas Tp	Vainas Ram	Vainas Totales	
	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²	n°.m ⁻²
NLR	869	841 a	1710 a	508	331 a	839 a	871
LR1	793	1007 ab	1800 a	454	317 a	771 a	1029
LR2	937	1351 bc	2288 b	527	559 b	1086 b	1202
LR3	876	1157 abc	2033 ab	505	613 b	1118 b	915
LR4	828	1580 c	2408 b	510	564 b	1074 b	1334
ANVA Trat	ns	*	*	ns	****	****	ns

⁽¹⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (P <0.05) entre tratamientos, según test de LSD.

⁽²⁾ *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativas, para el ANVA.

El mayor número de vainas iniciadas totales se presentó en el tratamiento LR4 para el Exp 4 (Cuadro 4.7), y en el tratamiento LRT para el Exp 5 (Cuadro 4.8). Los tratamientos afectaron significativamente el número de vainas iniciadas en las ramificaciones, pero no afectaron el número de vainas iniciadas en el TP en ambos experimentos (Cuadro 4.7 y Cuadro 4.8). Las vainas iniciadas en las ramificaciones aumentaron en los tratamientos con mayor intensidad y/o frecuencia de eliminación de folíolos, respecto del tratamiento NLR, en ambos experimentos. Las variaciones de las

vainas iniciadas totales estuvieron altamente asociadas con las variaciones de las vainas iniciadas en las ramificaciones ($R^2 = 0.87$ y $R^2 = 0.95$ para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente). La asociación fue baja con las vainas iniciadas en el tallo principal ($R^2 = 0.09$ y $R^2 = 0.11$ para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente).

En ambos experimentos, el incremento en el número de vainas iniciadas en las ramificaciones estuvo altamente asociado con el número de nudos reproductivo de las ramificaciones ($R^2 = 0.94$ y $R^2 = 0.92$ para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente), y en mucho menor medida con el número de vainas iniciadas por nudo reproductivo en ambos experimentos ($R^2 = 0.46$ y $R^2 = 0.49$ para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente).

Cuadro 4.8. Número (n°) de vainas iniciadas del tallo principal, de las ramificaciones y totales (tallo principal más ramificaciones) a los 69 días desde emergencia (DDE) y a madurez de cosecha y vainas abscionadas (VaAb), para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2008/09 (Exp 5).

Trat	69 DDE			Madurez de Cosecha			VaAb
	Vainas iniciadas Tp	Vainas iniciadas Ram	Vainas iniciadas Totales	Vainas Tp	Vainas Ram	Vainas Totales	
	n°.m ²	n°.m ²	n°.m ²	n°.m ²	n°.m ²	n°.m ²	
NLR	848	827 a	1675 a	583	411 a	994 a	681 a
LR1	827	1737 b	2564 b	589	487 ab	1076ab	1488 b
LR2	716	1467 b	2183 ab	557	518 bc	1074 ab	1109 ab
LR3	839	1743 b	2581 b	542	585 c	1127 b	1454 b
LRT	895	2585 c	3480 c	500	776 d	1276 c	2204 c
ANVA Trat	ns	**	***	ns	****	***	**

⁽¹⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos, según test de LSD.

⁽²⁾ *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativas, para el ANVA.

El número de vainas a madurez de cosecha fue afectado significativamente por efecto de los tratamientos en ambos experimentos (Cuadros 4.7 y 4.8). Este efecto se evidenció como un incremento en los tratamientos LR2, LR3 y LR4 para el Exp 4 y en los tratamientos LR3 y LRT para el Exp 5, respecto del correspondiente tratamiento control (NLR). En ambos experimentos, el número de vainas a madurez de cosecha se redujo significativamente respecto del número máximo de vainas iniciadas debido a la abscisión de las mismas (Cuadros 4.4 y 4.5). El nivel de abscisión fue menor en el Exp 4 respecto del Exp 5 (promedio de la diferencia de los tratamientos defoliados respecto del control: 29 % vs. 129 %). Los tratamientos afectaron significativamente la abscisión solamente en el Exp 5, siendo la abscisión de los tratamientos defoliados (LR1, LR2, LR3 y LRT) mayores al control (NLR) (Cuadro 4.8).

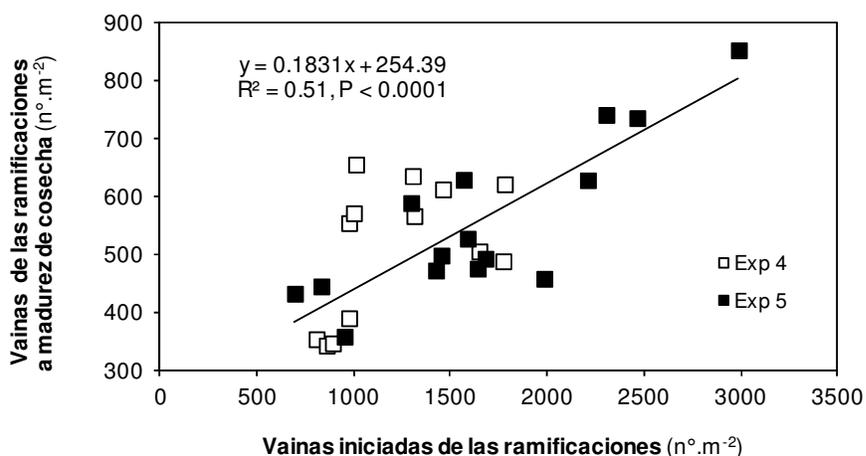


Figura 4.6. Relación entre el número (n°) máximo de vainas iniciadas en las ramificaciones y el n° de vainas en las ramificaciones a madurez de cosecha, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 2006/07) y 2008/09 (Exp 08/09).

El número de vainas a madurez de cosecha estuvo altamente asociado con el número de vainas de las ramificaciones ($R^2 = 0.90$ y $R^2 = 0.91$ para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente) y pobremente asociado con el número de vainas del tallo principal ($R^2 = 0.25$ y $R^2 = 0.13$ para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente). A su vez, el número de vainas de las ramificaciones estuvo asociado al número de vainas iniciadas de las ramificaciones en ambos experimentos (Figura 4.6), y estas a su vez estuvieron altamente asociados con el número de nudos reproductivos de las ramificaciones en ambos experimentos (Figura 4.7, $R^2 = 0.91$ y $R^2 = 0.94$ para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente).

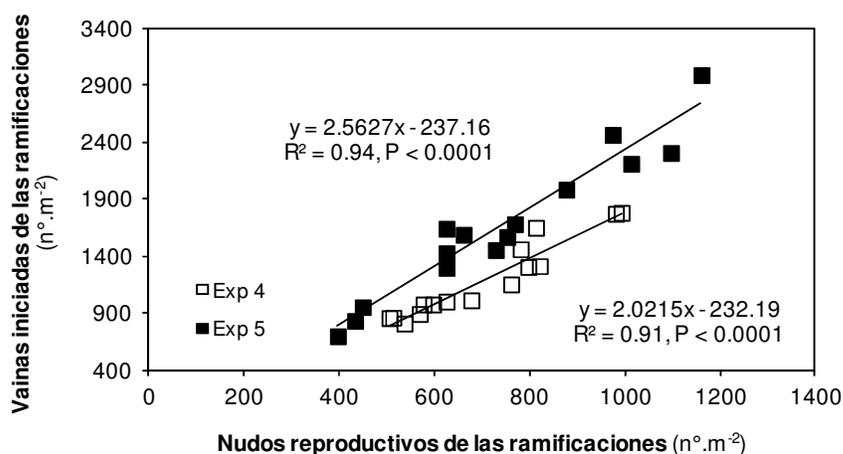


Figura 4.7. Relación entre el número (n°) de nudos reproductivos de las ramificaciones y el n° de vainas iniciadas de las ramificaciones para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).

4.3.6. *Efecto de los tratamientos sobre el número potencial de semillas por vaina, el número de semillas (desarrolladas) por vaina, el número de semillas, el peso unitario de las semillas y el rendimiento*

Los tratamientos no afectaron el número potencial de semillas por vainas en el Exp 4 (Cuadro 4.9), pero sí lo hicieron en el Exp 5 (Cuadro 4.10). En este último, el tratamiento LRT presentó un menor número potencial de semillas por vainas respecto de los otros tratamientos del experimento (Cuadro 4.10).

No se observaron efectos de los tratamientos sobre el número de semillas (desarrolladas) por vainas y sobre el aborto de semillas en ninguno de los experimentos (Cuadros 4.9 y 4.10). Los valores promedio del número de semillas por vainas fueron similares entre experimentos (2,3 y 2,4, para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente), pero los valores promedio del aborto de semillas fueron ligeramente superiores en el Exp 4 (22 % y 17 %, para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente).

Cuadro 4.9. Número (n°) potencial de semillas por vaina (SemP/Va), n° de semillas (desarrolladas) por vaina (Sem/Va), aborto de semillas, n° de semillas (Sem), peso unitario de semilla (PUS) y rendimiento (Rend), para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 4).

Exp	Trat	SemP/Va	Sem/Va	Aborto de semilla	Sem	PUS	Rend
		n°.Va ⁻¹	n°.Va ⁻¹	%	n°.m ⁻²	mg.sem ⁻¹	g.m ⁻²
Exp 4	NLR	2.9	2.3	21	1923 a	143	274.1 a
	LR1	2.9	2.4	17	1866 a	146	271.6 a
	LR2	3.0	2.4	22	2567 b	141	361.4 b
	LR3	3.0	2.2	28	2433 b	150	364.6 b
	LR4	3.0	2.3	23	2483 b	139	345.2 b
ANVA	Trat	ns	ns	ns	**	ns	***

(1) Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos, según test de LSD.

(2) *, **, *** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05 y 0.01 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativas, para el ANVA.

Cuadro 4.10. Número (n°) potencial se semillas por vaina (SemP/Va), n° de semillas (desarrolladas) por vaina (Sem/Va), aborto de semillas, n° de semillas (Sem), peso unitario de semilla (PUS) y rendimiento (Rend), para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante la estación de crecimiento 2008/09 (Exp 5).

Exp	Trat	SemP/Va	Sem/Va	Aborto de semilla	Sem	PUS	Rend
		n°.Va ⁻¹	n°.Va ⁻¹	%	n°.m ⁻²	mg.sem ⁻¹	g.m ⁻²
Exp 5	NLR	2.9 a	2.3	20	2301 a	144 ab	331.3 a
	LR1	2.9 a	2.4	16	2597ab	157 c	367.0 ab
	LR2	2.9 a	2.4	18	2525ab	150 bc	378.8 b
	LR3	2.9 a	2.3	20	2610ab	138 a	358.8 ab
	LRT	2.8 b	2.4	13	3109 c	146 abc	453.2 c
ANVA	Trat	***	ns	ns	**	*	**

(1) Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos, según test de LSD.

(2) *, **, *** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05 y 0.01 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativas, para el ANVA.

El número de semillas (n° sem.m⁻²) fue afectado significativamente por los tratamientos en ambos experimentos. En el Exp 4, los tratamientos LR2, LR3 y LR4 presentaron valores significativamente mayores que el tratamiento control (NLR), mientras que en el Exp 5, solamente el tratamiento LRT presentó aumentos significativos en el n°.m⁻², tanto respecto al control (NLR), como del resto de los tratamientos con defoliado. Sin embargo, en ambos experimentos se observó la misma tendencia: los tratamientos defoliados tuvieron en general, aunque con distinto grado de significancia, más n° sem.m⁻² que el control sin defoliar. Esto, sumado a la escasa variación observada en los componentes número potencial de semillas por vainas, número de semillas por vainas y aborto de semillas, determinó que las variaciones del n° sem.m⁻² estuvieran altamente asociadas con las variaciones en el número de vainas, en ambos experimentos ($R^2 = 0,85$ y $R^2 = 0,88$, para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente).

El peso unitario de las semillas no fue afectado por los tratamientos en el Exp 4, pero sí lo fue en el Exp 5. En este experimento, el mayor valor se observó en el tratamiento LR1, y el menor en el tratamiento LR3. Los otros tratamientos presentaron valores sin diferencias significativas entre ellos (Cuadro 4.10).

El rendimiento fue afectado significativamente por los tratamientos en ambos experimentos. En el Exp 4, los tratamientos LR2, LR3 y LR4 aumentaron el rendimiento respecto del control (NLR) y de LR1, mientras que NLR y LR1, no presentaron diferencias entre sí (Cuadro 4.9). En el Exp 5, los tratamientos LR2 y LRT aumentaron el rendimiento respecto del control (NLR), mientras que LR1 y LR3 no difirieron del control. Llamativamente, el tratamiento LRT (defoliado total en R2) no solo aumento significativamente su rendimiento respecto del control sin defoliar sino que también tuvo un rendimiento superior al resto de los tratamientos defoliados (Cuadro 4.10). Al igual que lo observado para el número de vainas y semillas, los tratamientos defoliados tuvieron en general, aunque con distinto grado de significancia,

rendimientos superiores a los del control sin defoliar en ambos experimentos (Cuadros 4.9 y 4.10).

Las variaciones del rendimiento estuvieron altamente asociadas con el número de vainas ($R^2 = 0.90$ y $R^2 = 0.54$ para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente) y el número de semillas ($R^2 = 0.91$ y $R^2 = 0.63$ para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente).

4.3.7. Relación entre el rendimiento, sus componentes, y el IAF, la RI, la TCC y las radiaciones fotomorfogénicas de los canopeos

En ambos experimentos la eliminación de folíolos incrementó el número de nudos de las ramificaciones y dichos nudos desarrollaron vainas produciendo un incremento en el número de vainas iniciadas y desarrolladas (a cosecha). A su vez, las defoliaciones no afectaron negativamente el número de semillas por vaina ni el peso unitario de las semillas, por lo que el incremento en el número de vainas a cosecha se tradujo en un incremento en el número de semillas, y en un aumento en el rendimiento. Esta secuencia de respuesta muestra que el origen del incremento en el rendimiento para los tratamientos defoliados estuvo relacionado con el incremento en el número de nudos reproductivos de las ramificaciones y con el número de vainas iniciadas en las ramificaciones.

Las variaciones observadas en el número de vainas iniciadas en las ramificaciones y en el número de nudos reproductivos de las ramificaciones estuvieron positivamente asociadas con las variaciones de las radiaciones fotomorfogénicas de los canopeos. Así, en el caso del número de nudos reproductivos de las ramificaciones se pudo ajustar una función por experimento con la relación R/RL ($R^2 = 0.62$ y $R^2 = 0.88$, para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente) y con la radiación azul ($R^2 = 0.44$ y $R^2 = 0.90$, para el Exp 4 y el Exp 5, respectivamente), mientras que para el caso del número de vainas iniciadas se ajustó una única función para ambos experimentos con la relación R/RL (Figura 4.8) y con la radiación azul (Figura 4.9).

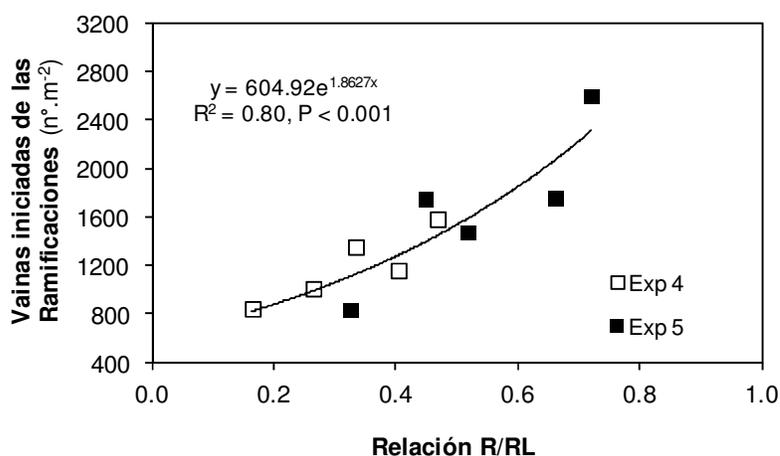


Figura 4.8. Relación entre las vainas iniciadas en las ramificaciones y la relación R/RL promedio durante el período de crecimiento de vainas para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).

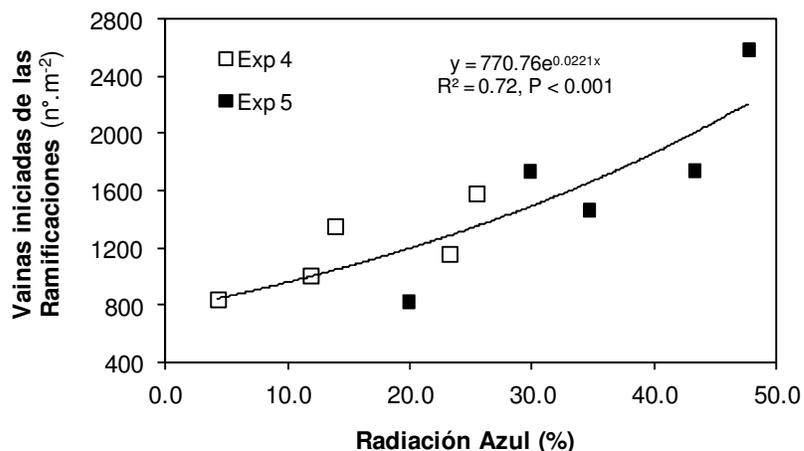


Figura 4.9. Relación entre las vainas iniciadas en las ramificaciones y la intensidad de radiación azul (medida como porcentaje del máximo incidente sobre los canopeos) promedio durante el período de crecimiento de vainas, para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoión de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).

Por otra parte, en ambos experimentos tanto los nudos reproductivos de las ramificaciones como las vainas iniciadas de las ramificaciones presentaron asociaciones negativas con el IAF ($R^2 = 0.66$ y $R^2 = 0.67$, respectivamente, para el Exp 4, y $R^2 = 0.48$ y $R^2 = 0.39$, respectivamente, para el Exp 5) y con la RI ($R^2 = 0.68$ y $R^2 = 0.66$, respectivamente, para el Exp 4, y $R^2 = 0.93$ y $R^2 = 0.86$, respectivamente, para el Exp 5). La relación de los componentes mencionados con la TCC fue diferente según el experimento considerado. Para el Exp 4, se encontró una asociación alta y negativa ($R^2 = 0.74$ y $R^2 = 0.77$ para el n° de nudos reproductivos de las ramificaciones y el n° de vainas iniciadas de las ramificaciones, respectivamente) mientras que para el Exp 5 la relación fue baja, positiva y no significativa ($R^2 = 0.19$ y $R^2 = 0.28$ para el n° de reproductivos de las ramificaciones y el n° de vainas iniciadas de las ramificaciones, respectivamente).

Esta relación negativa entre los componentes mencionados y los parámetros de crecimiento también se observó para la relación entre el número de vainas a madurez de cosecha y la TCC en el Exp 4, mientras que para el Exp 5 la relación fue débil, positiva y no significativa (Figura 4.10).

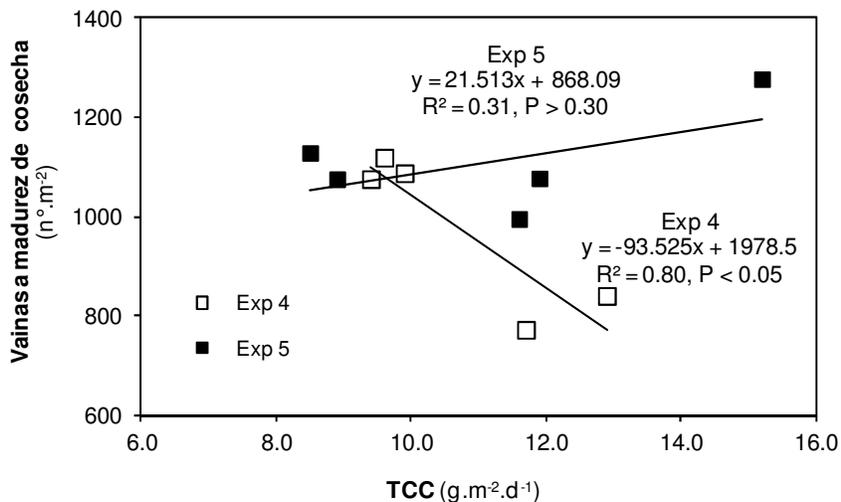


Figura 4.10. Relación entre el número (n°) de vainas a madurez de cosecha y la tasa de crecimiento de cultivo (TCC) durante el período de crecimiento de vainas para el genotipo DM4800 sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).

4.4. Discusión

4.4.1. Efectos de los tratamientos sobre los índices de crecimiento del cultivo, el crecimiento de las ramificaciones y el número de vainas

Los efectos de la eliminación de folíolos sobre los parámetros de crecimiento (TCC, IAF, TAN y EUR) y la RI presentados en este Capítulo mostraron similitudes y diferencias respecto de los efectos descritos en los Capítulos 2 y 3 de esta tesis.

Por un lado, la eliminación de folíolos tuvo un efecto negativo sobre la TCC en algunos tratamientos (LR2, LR3 y LR4 del Exp 4 y LR2 y LR3 del Exp 5), un efecto neutro en otros (LR1 del Exp 4 y Exp 5), y un efecto positivo en un solo tratamiento (LRT-Exp 5). Con excepción de este último caso, en los demás tratamientos no se alcanzó el valor de 15 g.m⁻².d⁻¹ propuesto por Board y Harville (1994) como la TCC mínima necesaria para maximizar el número de vainas a cosecha en soja. Sin embargo, el número de vainas aumentó, respecto del control (NLR), aún en los tratamientos con TCC < 10 g.m⁻².d⁻¹. Más aún, la relación obtenida entre el número de vainas a cosecha y la TCC en esas condiciones experimentales fue negativa en el Exp 4 y no significativa en el Exp 5 (Figura 4.10). Lo mismo ocurrió para la relación entre las vainas iniciadas en las ramificaciones o los nudos reproductivos de las ramificaciones y la TCC. La relación negativa de las vainas y ramificaciones con la TCC, observada en el Exp 4, así como la falta de asociación entre las variables mencionadas en el Exp 5, son indicios claros de que las variaciones de los componentes mencionados no estuvieron determinados por la TCC. Más sorprendente aún, estos resultados demuestran claramente que la apertura del canopeo puede inducir el aumento en el n° de vainas (iniciadas y a cosecha) aún en situaciones en las que se esperaría que la disponibilidad de asimilados desempeñara un rol dominante (i.e. TCC < 15 g.m⁻².d⁻¹). Estos resultados aportan evidencia experimental para sostener la necesidad de revisar el

modelo conceptual que considera que el número de estructuras reproductivas es función exclusiva de la TCC durante el período de crecimiento de las vainas.

Por otro lado, la metodología de eliminación de folíolos utilizada incrementó la TAN en todos los tratamientos. Esta respuesta fue similar a la informada en los experimentos presentados en el Capítulo 3, y confirma que las hojas de un canopeo de soja conservan su potencial fotosintético (evidenciado por la capacidad de aumentar su tasa fotosintética en respuesta al defoliado) hasta estadios de desarrollo avanzados como el reproductivos temprano. Además, el hecho de que en el tratamiento LRT-Exp 5, el número de vainas (iniciadas y a cosecha) aumentara significativamente a pesar de la eliminación total de folíolos, y que el crecimiento de las mismas ocurriera simultáneamente con el crecimiento de nuevas hojas (que se comportan como destinos hasta alcanzar el 50 % del tamaño máximo) indica claramente que la competencia por asimilados entre las estructuras vegetativas y reproductivas no limitó el establecimiento de las vainas.

4.4.2. Relación entre el número de nudos de las ramificaciones, el número vainas, y las radiaciones fotomorfogénicas

El aumento en el número de nudos de las ramificaciones, observado en los tratamientos con distintos niveles de defoliado, se produjo sin cambios en el número de nudos del tallo principal, por lo que es posible que en los mismos se haya producido una disminución en la inhibición correlativa del ápice del tallo principal sobre las ramificaciones. Esta respuesta fue consistente con la informada en los Capítulos 2 y 3 de esta tesis, y confirma que la metodología utilizada para eliminar folíolos en estadios reproductivos tempranos incentiva el crecimiento de las ramificaciones.

Como se informó en la sección 4.3.2. del presente Capítulo, la eliminación de folíolos produjo incrementos en las longitudes de onda del rojo y el azul y en la relación R/RL en el interior del canopeo. Estas variaciones también ocurren naturalmente a medida que la densidad de la canopia aumenta (Ballaré et al., 1991), aunque en sentido opuesto al producido por la eliminación de folíolos. En el Capítulo 3 de esta tesis las variaciones en los componentes del rendimiento (vainas y ramificaciones) fueron asociadas solamente con la relación R/RL, mientras que en el presente Capítulo las variaciones observadas en las vainas y en las ramificaciones estuvieron asociadas, además de con la relación R/RL, con la radiación azul. Si bien estas asociaciones no dejan de ser una evidencia correlativa, ya que los cambios en las radiaciones fotomorfogénicas se produjeron en forma indirecta, por eliminación de folíolos, existe en la bibliografía evidencia directa del efecto de la relación R/RL sobre el desarrollo de tallos secundarios en gramíneas (Deregibus et al., 1983, Casal et al., 1985, Evers et al., 2006), y dicotiledóneas (Ballaré et al., 1987; Ballaré et al., 1999, Kebron, 2006). Específicamente en soja, Kasperbauer (1987) realizó experimentos donde asoció la relación R/RL con el desarrollo de ramificaciones, aunque en condiciones experimentales muy diferentes de las presentadas en esta tesis, que ya fueron discutidas en el Capítulo 1.

En los últimos años se han realizado estudios que incorporaron nuevos conocimientos relacionados con el efecto de los factores ambientales sobre los mecanismos que controlan el desarrollo de las ramificaciones en las plantas, en diferentes niveles de organización biológica. Estos estudios indican que el desarrollo de las ramificaciones forma parte del conjunto de respuestas denominadas “síndrome de escape al sombreado” (Casal, 2013). Además, los conceptos de la fisiología clásica que relacionaban la inhibición de las ramificaciones con la dominancia apical, y esta con las

auxinas y las citoquininas, han sido ampliados con el descubrimiento de la participación de otras hormonas, como las estrigolactonas (Brewer et al., 2009), así como la relación de las hormonas mencionadas con señales lumínicas ambientales. Entre los nuevos conocimientos que pueden ser asociados con los resultados de este capítulo está el estudio que demuestra que el crecimiento de las ramificaciones en *Arabidopsis* pudo ser modificado tanto por variaciones en la intensidad de la radiación fotosintéticamente activa como por los niveles de phyB (Su et al., 2011). Asimismo, Keller et al. (2011), informaron que otras respuestas asociadas con el “síndrome de escape al sombreado” que controlan la arquitectura de las plantas en canopeos podían ser modificadas tanto por la relación R/RL como por la intensidad de luz azul. Estos resultados sugieren que es posible que el control de las ramificaciones en canopeos de soja esté regulado por un mecanismo similar (a través de la relación R/RL y la luz azul).

4.4.3. Efectos de los tratamientos sobre el número de semillas, el peso unitario de las semillas y el rendimiento

El número de semillas aumentó en todos los tratamientos de ambos experimentos (excepto el tratamiento LR1 del Exp 4) respecto del control (NLR), aunque con diferentes niveles de significancia. Este incremento fue consecuencia del incremento del número de vainas y del efecto nulo que tuvieron los tratamientos sobre el aborto de semillas. Esta combinación de efectos es similar a la observada en la condición de baja densidad en los experimentos del Capítulo 3. Además, de igual manera que lo observado en el tratamiento BD-L2 de dichos experimentos, no se produjo una disminución “compensatoria” del peso unitario de las semillas a pesar del incremento en el número de semillas. En la Cuadro 4.11 se presentan las diferencias porcentuales entre el número de semillas y el peso unitario del tratamiento control y los demás tratamientos de ambos experimentos. Con excepción del tratamiento LR1 del Exp 4, en todos los demás tratamientos el número de semillas aumentó respecto del control. En el Exp 4 el incremento promedio fue de un 30 % para los tratamientos LR2, LR3 y LR4, mientras que en el Exp 5 fue de un 12 % para los tratamientos LR1, LR2 y LR3 y de un 35 % para el tratamiento LRT. En sólo dos casos el peso unitario de semilla disminuyó (LR4-Exp 4 y LR3-Exp 5) sin que esa disminución afectara el rendimiento. En los demás casos el peso unitario de semillas tuvo un mínimo incremento (4 % en promedio). Este incremento en el peso unitario ocurrió a pesar de los importantes incrementos observados en el número de semillas en algunos tratamientos (Cuadro 4.11). Estos resultados indican que la compensación peso vs. número de semillas, comúnmente referida para soja, no se debería a una limitación en la capacidad metabólica de las hojas del canopeo para producir asimilados.

Cuadro 4.11. Diferencias en porcentaje del número de semillas (Sem) y del peso unitario de semillas (PUS) y el rendimiento (Rend), entre los tratamientos LR y el respectivo tratamiento control (NLR) para el genotipo de soja DM4800, sometido a distintos tratamientos de remoción de folíolos durante las estaciones de crecimiento 2006/07 (Exp 4) y 2008/09 (Exp 5).

Exp 4	Sem	PUS	Rend	Exp 5	Sem	PUS	Rend
Trat	%	%	%	Trat	%	%	%
LR1	-3	+2	0	LR1	+13	+9	+11
LR2	+33	+1	+32	LR2	+10	+4	+14
LR3	+27	+5	+33	LR3	+13	-4	+8
LR4	+29	-3	+26	LRT	+35	+1	+37

4.5. Conclusiones

El resultado más destacado de este capítulo es la demostración de que el número de vainas a madurez de cosecha aumentó por efecto de reducciones del área foliar, aún por debajo del IAF crítico, entre la floración y el inicio de crecimiento de las semillas. En algunos casos, las disminuciones en el IAF redujeron las TCC a valores muy bajos ($< 10 \text{ g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$), pero ello no modificó la respuesta observada en el número de vainas, demostrando que el efecto de la apertura del canopeo sobre el n° de vainas opera tanto a TCC altas como bajas. Los incrementos en el número de vainas se produjeron debido a un incremento de los nudos de las ramificaciones (que diferenciaron vainas). Tanto las variaciones en el número de vainas iniciadas, como en el número de nudos de las ramificaciones, estuvieron directamente asociados con el incremento en la relación R/RL y en los niveles de radiación azul en el interior del canopeo.

CAPITULO 5

**Efectos de cambios directos de las radiaciones fotomorfogénicas en
canopeos de soja a partir de floración (R2)**

5.1. Introducción

Los cultivos de grano están expuestos a dos tipos de señales lumínicas: a) las que cambian con la latitud y época del año (i.e. el fotoperíodo), y b) las que cambian con la condición de la canopia e incluyen la intensidad y composición espectral de la radiación (Casal, 2013). Estas últimas dependen de la arquitectura del canopeo que está determinada por el estado de desarrollo del cultivo, el IAF, la densidad de siembra, la disposición espacial de las plantas, la forma y el ángulo de inserción de las hojas. Las señales relacionadas con la canopia son percibidas por fotoreceptores específicos: los fitocromos, los criptocromos, las fototropinas y el UVR8. Todos estos fotoreceptores son capaces de sensar cambios en la intensidad de radiación que produce el sombreado de un canopeo, mientras que un tipo de fitocromo (fitocromo B) sería el principal sensor de la relación rojo/rojo lejano (Casal, 2013). Debido a que las hojas absorben fuertemente la radiación en el rango del rojo y el azul, y transmiten y reflejan en una pequeña proporción en el rango del verde, y en mayor medida en el rango del rojo lejano, la dinámica de las señales lumínicas mencionadas cambian en la medida que el canopeo crece.

Los modelos que actualmente se utilizan para analizar el rendimiento de un cultivo incluyen variables relacionados con la radiación en forma directa como la cantidad de radiación interceptada, la eficiencia en el uso de la radiación o la radiación incidente, o en forma indirecta como la tasa de crecimiento de cultivo. Para el caso de cualquiera de las variables mencionadas, la relación con la radiación es a partir de su función como fuente de energía del proceso fotosintético. A la fecha, ninguno de los modelos utilizados para el análisis del rendimiento posee variables que consideren a la radiación en su rol de señal indicadora de la condición de la canopia, a pesar de la evidencia experimental que existe al respecto.

En los Capítulos precedentes se presentaron evidencias que sugieren que el desarrollo de las ramificaciones y las estructuras reproductivas en canopeos de soja están directamente asociados a la relación R/RL y a la intensidad de la radiación azul. En esos experimentos, los cambios en las radiaciones fotomorfogénicas fueron producidos en forma indirecta, a través de cambios en la estructura del canopeo, generados a partir de la remoción de folíolos.

Por otro lado, existen evidencias experimentales de los efectos directos de las radiaciones fotomorfogénicas sobre las ramificaciones en soja (Kasperbauer, 1987), y recientemente se han realizado avances importantes en el conocimiento del control fotomorfogénico de las ramificaciones a nivel del genoma utilizando mutantes del gen PHYB y de los genes BRC1 y BRC2 de *Arabidopsis* (Chou, 2008; Finlayson et al., 2010; Reddy y Finlayson, 2014). No obstante, es importante destacar la brecha que existe entre la información mencionada y los resultados expuestos en los Capítulos precedentes de esta tesis respecto de los niveles organizacionales explorados.

En este Capítulo se hará foco en el estudio de los efectos de cambios en las proporciones de distintas radiaciones fotomorfogénicas sobre el número de vainas en canopeos de soja. Para ello se presentarán una serie de experimentos en los que se enriquecieron (mediante el uso de lámparas) o empobrecieron (mediante el uso de filtros), total o parcialmente, distintas radiaciones fotomorfogénicas, durante el período en el cual se define el número de estructuras reproductivas en un cultivo de soja.

Un aspecto a tener en cuenta al analizar el efecto de las distintas radiaciones lumínicas es que algunas de ellas participan tanto en procesos fotomorfogénicos como en procesos fotosintéticos. Esta situación requiere una atención especial pues caso

contrario podría confundirse la causa (fotomorfogénica o fotosintética) de los efectos observados. Por otra parte, manipular las radiaciones fotomorfogénicas en condiciones de campo es complejo, debido a la heterogeneidad que pueden presentar los estímulos fotomorfogénicos en dicho nivel organizacional.

El objetivo de los experimentos que se presentan a continuación fue evaluar los efectos de cambios específicos en determinadas radiaciones fotomorfogénicas sobre plantas de soja en condiciones de cultivo. Los tratamientos de los experimentos de las secciones 5.2 y 5.3 fueron diseñados para emitir o transmitir, respectivamente, una cantidad equivalente de radiación fotosintética. Los tratamientos de los experimentos de la sección 5.2 y 5.4 modificaron localizadamente el ambiente lumínico de las plantas, mientras que los tratamientos de los experimentos de la sección 5.3 afectaron todo el canopeo.

5.2. Efectos del enriquecimiento lumínico parcial con radiaciones fotomorfogénicas sobre el número de estructuras reproductivas de canopeos de soja

5.2.1. Materiales y Métodos

5.2.1.1. Diseño experimental y tratamientos

El experimento se realizó en la sección Fisiología Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, Zavalla, Argentina (33° 01' S, 60° 52' W) durante la estación de crecimiento 2004/2005 (Exp 6). La fecha de emergencia fue el 20 de diciembre y el genotipo de soja utilizado fue DM4800 (GM IV, indeterminado). La siembra se realizó colocando semilla en exceso y raleando las plantas una semana después de la emergencia, hasta lograr una densidad de 20 plantas.m⁻². Los tratamientos consistieron en la combinación factorial de dos niveles de remoción de folíolos (L) y cuatro niveles de enriquecimiento lumínico (ELum). El diseño experimental fue en bloques completos al azar, con tres repeticiones. Los niveles de L se definieron eliminando cero (L0) o dos (L2) folíolos laterales de todas las hojas trifolioladas completamente expandidas en R2. Los niveles de enriquecimiento lumínico (ELum) se definieron ubicando dos paneles con lámparas de 1,30 m de largo por 0,80 m de alto en el entresurco de cada parcela. Las lámparas se mantuvieron encendidas durante el período fotosintético entre R2 (35 DDE) y R5 + 11 días (73 DDE). Los niveles de ELum se lograron cubriendo las lámparas con acetatos que filtraban la radiación emitida para irradiar en el rango del rojo (+R, 600 - 700 nm, acetato LEE 106), azul (+A, 400-500 nm, acetato LEE 132), verde (+V, 500 - 570 nm, acetato LEE 124) y rojo lejano (+RL, > 700 nm, acetato LEE 079) (Figura 5.1). Para los tratamientos +R, +A y +V cada panel estaba compuesto por cuatro tubos fluorescentes (General Electric F36W/54) y para el tratamiento +RL por 36 lámparas incandescentes (Osram 15 W). La intensidad de RFA corregida por la eficiencia cuántica de cada longitud de onda, de radiación azul y la relación R/RL emitida por las lámparas se muestra en la Cuadro 5.1.

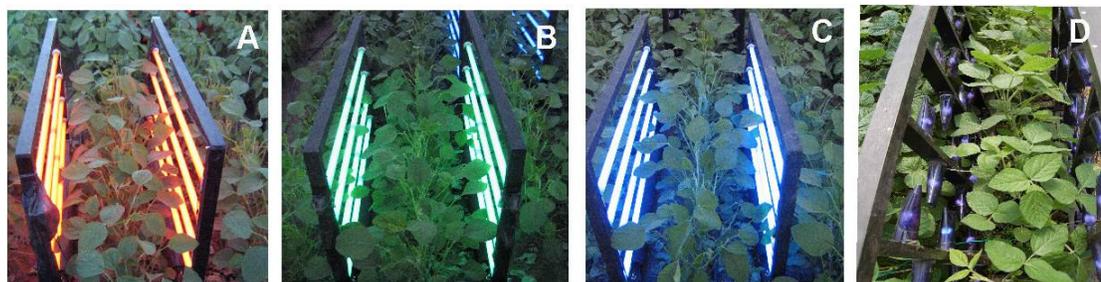


Figura 5.1. Fotografías de los paneles con lámparas de los tratamientos +R (A), +V (B), +A (C) y +RL (D), instaladas en los entresurcos de las parcelas del experimento.

La temperatura de los canopeos donde se instalaron los paneles fue medida para evaluar el efecto de las lámparas sobre dicho factor. Las lámparas incandescentes generaban más calor que los tubos fluorescentes, pero la diferencia entre ambos tipos de lámparas no fue mayor a 1.5 °C en los tratamientos L2, y a 1 °C en los tratamientos L0.

En este experimento no se incluyó ningún tratamiento equivalente a un control no tratado (parcelas sin paneles) ni un tratamiento que pudiera considerarse control tratado. En ambos casos, la ausencia de paneles con luces encendidas hubieran generado condiciones microambientales muy diferentes a cualquiera de los tratamientos mencionados.

A los 36, 45, 50, 53 y 57 días desde emergencia (DDE) se realizaron mediciones con un espectrorradiómetro marca LI-COR modelo LI-1800, conectado a un sensor remoto por medio de una fibra óptica, a distintas alturas dentro del canopeo (20, 60 y 100 cm). El sensor se colocó a la mitad de la distancia entre el panel de luces y las plantas de la hilera, para la altura correspondiente. Se determinó la cantidad de luz azul (A, 400-500 nm) y la relación rojo/rojo lejano (R/RL, 650-670/720-740 nm) para cada medición. A partir de estos datos se calculó el valor promedio para la radiación A y la relación R/RL de los períodos durante el cual estuvieron expuestas las plantas. Así, el valor medio para el período 36-45 DDE (Tem2) fue el promedio de las mediciones a los 36 y los 45 DDE, para el período 36-50 DDE (Tem3) fue el promedio de las mediciones a los 36, 45 y 50 DDE, y así sucesivamente para los períodos 36-53 DDE (Tem4) y 36-57 DDE (Tem5). Tem1 correspondió a los valores medidos a los 36 DDE.

A la madurez, se muestreó 1 m lineal y se determinaron los siguientes componentes numéricos (n°): nudos del tallo principal (NTp), nudos de las ramificaciones (NRam), ramificaciones (Ram), nudos reproductivos del Tp (NTpRep) y de las ramificaciones (NRamRep), vainas del tallo principal (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam), y vainas totales. Los componentes se determinaron para los estratos (E): 0-40, 40-80, y +80. El análisis por estrato permitió evaluar con mayor precisión los efectos de las lámparas, ya que las mismas no iluminaban al canopeo por encima de los 80 cm.

Cuadro 5.1. Valores de la radiación fotosintéticamente activa corregida por la eficiencia cuántica (RFac), radiación azul y la relación R/RL de las lámparas utilizadas en los distintos tratamientos de enriquecimiento lumínico del Exp 6.

Tratamiento	RFac (400-700 nm) $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	Azul (400-500 nm) $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	R/RL
+R	6.4 a	0.11 a	3.02 d
+A	6.5 a	7.02 c	0.17 c
+V	6.7 a	2.68 b	0.14 b
+RL	0.5 b	0.32 a	0.02 a

(1) Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos, según test de LSD.

Se realizaron análisis de la varianza para los valores de radiación A y de la relación R/RL para las distintas fechas de medición y para los componentes numéricos determinados en el muestreo. Se realizaron análisis de correlación entre las mediciones de radiación y los componentes numéricos. Los análisis de correlación se muestran en el Anexo.

5.2.2. Resultados y discusión

Los tratamientos L y ELum modificaron la cantidad de radiación A y la relación R/RL en el interior de los canopeos (Cuadro 5.2). Los efectos sobre las radiaciones fueron mayores para la altura de 20 cm en ambos tratamientos. Para radiación A, se observaron los mayores efectos inmediatamente luego de la eliminación de los folíolos (36 DDE, $P < 0.01$), los cuales fueron disminuyendo hasta desaparecer a los 57 DDE (Cuadro 5.2). Por el contrario, a los 36 DDE no se observaron efectos de los tratamientos ELum para la radiación A, y los mismos fueron pequeños para la relación R/RL ($P < 0.10$), aunque en ambos casos los efectos aumentaron significativamente para las fechas siguientes (45, 50, 53 y 57 DDE) (Cuadro 5.2). Posiblemente el efecto de las lámparas aumentó a medida que los canopeos desarrollaron más hojas.

Para el n° de vainas, los tratamientos no produjeron efectos a nivel de planta entera (datos no presentados) pero si se observaron efectos a nivel de los diferentes estratos. Estas variaciones estuvieron asociadas con las vainas de las ramificaciones en el E 0-40 ($r = 0.98$, $P < 0.001$) y a las vainas de las ramificaciones ($r = 0.93$, $P < 0.001$) y las vainas del tallo principal ($r = 0.89$, $P < 0.001$) en E 40-80. En el E 0-40, los tratamientos +A y +R incrementaron las vainas de las ramificaciones y el tratamiento +RL las disminuyó (Cuadro 5.6).

Cuadro 5.2. Resultados del ANVA para las mediciones de radiación azul y relación R/RL medidos a los 20, 60 y 100 cm de altura a los 36, 45, 50, 53 y 57 DDE, para el genotipo DM4800, sometido a dos niveles de remoción de folíolos (L) y a cuatro niveles de enriquecimiento lumínico (ELum).

Altura.	F.V.	Azul (400-500 nm) ¹					R/RL (650-670/720-740)				
		36 DDE	45 DDE	50 DDE	53 DDE	57 DDE	36 DDE	45 DDE	50 DDE	53 DDE	57 DDE
20 cm	L	*** ²	***	*	**	ns	***	*	ns	**	ns
	ELum	ns	**	***	***	***	*	***	***	***	***
	L x ELum	ns	ns	ns	**	**	ns	ns	**	**	ns
60 cm	L	ns	**	ns	*	ns	*	***	ns	ns	ns
	ELum	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	L x ELum	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
100 cm	L				ns	ns				**	ns
	ELum				ns	ns				ns	ns
	L x ELum				ns	ns				ns	ns

¹ Los valores de radiación azul y de la relación R/RL fueron transformados para que se ajusten a una distribución normal.

² *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

Cuadro 5.3. Análisis de la varianza para el n° de: nudos del tallo principal (NTp), nudos reproductivos del tallo principal (NTpRep), ramificaciones (RAM), nudos de las ramificaciones (NRam), nudos reproductivos de las ramificaciones (NRamRep), vainas del TP por nudo reproductivo del tallo principal (VaTp/NTpRep), vainas de las ramificaciones por nudo reproductivo de las ramificaciones (VaRam/NRamRep), vainas del TP (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (VaTp + VaRam), para el estrato 0-40.

Variable FV	NTp	NTpRep	Ram	NRam	NRamRep	VaTp/NTpRep	VaRam/NRamRep	VaTp	VaRam	Vainas Totales
L	*** ¹	ns	ns	***	ns	ns	**	ns	ns	ns
ELum	ns	ns	ns	**	*	ns	ns	**	**	**
L x ELum	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

⁽¹⁾ *, **, *** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05 y 0.01 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

Cuadro 5.4. Análisis de la varianza para el n° de: nudos del tallo principal (NTp), nudos reproductivos del tallo principal (NTpRep), ramificaciones (RAM), nudos de las ramificaciones (NRam), nudos reproductivos de las ramificaciones (NRamRep), vainas del TP por nudo reproductivo del tallo principal (VaTp/NTpRep), vainas de las ramificaciones por nudo reproductivo de las ramificaciones (VaRam/NRamRep), vainas del TP (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (VaTp + VaRam), para el estrato 40-80.

Variable FV	NTp	NTpRep	Ram	NRam	NRamRep	VaTp/NTpRep	VaRam/NRamRep	VaTp	VaRam	Vainas Totales
L	*** ¹	***	ns	**	***	ns	*	***	ns	**
ELum	**	**	*	*	ns	**	*	***	ns	*
L x ELum	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

⁽¹⁾ *, **, *** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05 y 0.01 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

Cuadro 5.5. Análisis de la varianza para el n° de: nudos del tallo principal (NTp), nudos reproductivos del tallo principal (NTpRep), ramificaciones (RAM), nudos de las ramificaciones (NRam), nudos reproductivos de las ramificaciones (NRamRep), vainas del TP por nudo reproductivo del tallo principal (VaTp/NTpRep), vainas de las ramificaciones por nudo reproductivo de las ramificaciones (VaRam/NRamRep), vainas del TP (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (VaTp + VaRam), para el estrato +80.

Variable FV	NTp	NTpRep	Ram	NRam	NRamRep	VaTp/NTpRep	VaRam/NRamRep	VaTp	VaRam	Vainas Totales
L	ns	ns	* 1	ns	ns	***	ns	ns	*	*
ELum	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
L x ELum	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

(1) *, *** indican diferencias significativas al 0.1, y 0.01 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

Cuadro 5.6. Valores promedio para el n° de: nudos del tallo principal (NTp), nudos reproductivos del tallo principal (NTpRep), ramificaciones (RAM), nudos de las ramificaciones (NRam), nudos reproductivos de las ramificaciones (NRamRep), vainas del TP por nudo reproductivo del tallo principal (VaTp/NTpRep), vainas de las ramificaciones por nudo reproductivo de las ramificaciones (VaRam/NRamRep), vainas del TP (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (VaTp + VaRam) para el genotipo DM4800, sometido a dos niveles de reducción de área foliar y cuatro tratamientos de enriquecimiento lumínico, en estrato 0-40.

Tratamiento	NTp n°.pl ⁻¹	NTpRep n°.pl ⁻¹	Ram n°.pl ⁻¹	NRam n°.pl ⁻¹	NRamRep n°.pl ⁻¹	VaTp/ NTpRep va.nrep ⁻¹	VaRam/ NRamRep va.nrep ⁻¹	VaTp n°.pl ⁻¹	VaRam n°.pl ⁻¹	Vainas Totales n°.pl ⁻¹
L2 – +A	9.3	2.9 ab	7.3	14.9	11.0	2.4	1.1	7.0	16.1	23.1
L2 – +R	9.5	4.0 b	7.4	16.3	11.6	1.6	1.0	6.4	16.5	22.9
L2 – +RL	9.1	2.6 a	7.0	10.3	7.0	2.4	1.0	6.	10.1	16.3
L2 – +V	9.4	3.0 ab	7.0	13.3	10.1	2.4	1.1	7.0	14.9	21.9
L0 – +A	8.9	3.7 b	7.4	13.3	11.5	2.1	1.5	7.7	19.8	27.5
L0 – +R	9.0	2.5 a	7.6	11.0	9.7	2.2	1.2	5.3	13.6	18.9
L0 – +RL	8.7	3.4 ab	6.6	9.7	7.8	2.2	1.3	7.6	12.3	19.9
L0 – +V	8.9	2.9 ab	6.5	9.3	8.1	2.5	1.5	7.2	13.4	20.6
L2	9.3 a ¹	3.1	7.2	13.7 b	9.9	2.2	1.0	6.6	14.4	21.0
L0	8.9 b	3.1	7.0	10.8 a	9.2	2.2	1.4	7.0	14.8	21.7
+A	9.1	3.3	7.3	14.1 b	11.2	2.3	1.3	7.3	17.9 b	25.3 b
+R	9.3	3.2	7.5	13.6 b	10.6	1.9	1.1	5.9	15.0 ab	20.9 a
+RL	8.9	3.0	6.8	10.0 a	7.4	2.3	1.1	6.9	11.2 a	18.1 a
+V	9.2	2.9	6.8	11.3 ab	9.1	2.4	1.3	7.1	14.2 ab	21.2 a

(1) Letras distintas indican diferencias significativas para P < 0.05, según test de LSD.

En el E 40-80, el tratamiento +A produjo un incremento en el n° de vainas totales, y el tratamiento +RL produjo una disminución de los nudos reproductivos del Tp. En los nudos de las ramificaciones y los nudos reproductivos de las ramificaciones se observó una tendencia similar (+A aumentó y +RL disminuyó), aunque las diferencias fueron significativas sólo para los nudos de las ramificaciones (Cuadro 5.7).

Cuadro 5.7. Valores promedio para el n° de: nudos del tallo principal (NTp), nudos reproductivos del tallo principal (NTpRep), ramificaciones (RAM), nudos de las ramificaciones (NRam), nudos reproductivos de las ramificaciones (NRamRep), vainas del TP por nudo reproductivo del tallo principal (VaTp/NTpRep), vainas de las ramificaciones por nudo reproductivo de las ramificaciones (VaRam/NRamRep), vainas del TP (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (VaTp + VaRam), para el genotipo DM4800, sometido a dos niveles de reducción de área foliar y cuatro tratamientos de enriquecimiento lumínico, en el estrato 40-80.

Tratamiento	NTp	NTpRep	Ram	NRam	NRam Rep	VaTp/ NTpRep	VaRam/ NRamRep	VaTp	VaRam	Vainas Totales
	n°.pl ⁻¹	va.nrep ⁻¹	va.nrep ⁻¹	n°.pl ⁻¹	n°.pl ⁻¹	n°.pl ⁻¹				
L2 – +A	5.0	5.0	3.5	13.8	12.9	2.9	1.3	14.5	18.1	32.6
L2 – +R	4.9	4.9	3.5	13.6	12.7	2.4	1.2	12.0	16.9	28.8
L2 – +RL	4.3	4.3	4.0	10.5	10.2	2.9	1.4	12.3	14.8	27.1
L2 – +V	4.7	4.5	2.6	12.6	12.4	3.1	1.5	14.0	18.4	32.5
L0 – +A	4.0	3.9	3.3	12.8	11.3	2.9	1.5	11.3	19.0	30.3
L0 – +R	3.7	3.6	3.9	10.3	10.0	2.5	1.2	8.9	12.6	21.4
L0 – +RL	3.3	3.2	2.9	8.7	8.5	3.0	1.6	9.5	14.0	23.6
L0 – +V	3.9	3.9	2.4	9.5	9.1	3.1	1.6	12.0	15.1	27.2
L2	4.7 a	4.7 a	3.4	12.6 a	12.0 a	2.8	1.4 a	13.2 a	17.1	30.3 b
L0	3.7 b	3.6 b	3.1	10.3 b	9.7 b	2.9	1.5 b	10.4 b	15.2	25.6 a
+A	4.5 b	4.4 b	3.4 ab	13.3 b	12.1	2.9 b	1.4 b	12.9 b	18.6	31.5 b
+R	4.3 b	4.3 b	3.7 b	11.9 ab	11.3	2.4 a	1.2 a	10.4 a	14.7	25.1 a
+RL	3.8 a	3.7 a	3.5 b	9.6 a	9.4	2.9 b	1.5 b	10.9 a	14.4	25.3 a
+V	4.3 b	4.2 b	2.5 a	11.0 ab	10.7	3.1 b	1.5 b	13.0 b	16.8	29.8 ab

⁽¹⁾Letras distintas indican diferencias significativas para $P < 0.05$, según test de LSD.

En el E 40-80 se observaron la mayor cantidad de componentes afectados por los tratamientos de ELum, siendo algo menor para E 0-40, y mínima para E +80. Los tratamientos produjeron efectos directos en E 0-40 y 40-80, mientras que para +80 fueron mínimos y en todo caso pueden considerarse indirectos.

Considerando todos los tratamientos en forma conjunta (L y ELum), se realizaron análisis de correlaciones para los estratos E 0-40 y E 40-80 entre los componentes del rendimiento determinados y la radiación A o la relación R/RL para el período en que estuvieron encendidas las luces. En E 0-40, el n° de ramificaciones estuvo altamente asociado con la radiación A en todos los períodos (Tem1 a Tem4, $0.86 < r > 0.87$, $P < 0.001$) y el n° de ramificaciones y el n° de nudos de las ramificaciones estuvieron positivamente asociados con la relación R/RL. El n° de ramificaciones, presentó mayor asociación con los valores de los períodos finales (Tem3, Tem4 y Tem5, $0.72 > r < 0.73$, $P < 0.05$) mientras que el n° de nudos de las ramificaciones presentó mayor asociación con los períodos iniciales (Tem1 y Tem 2, $0.71 > r < 0.75$, $P < 0.05$).

En ambos E (0-40 y 40-80 cm), las vainas de las ramificaciones estuvieron altamente asociados con los nudos de las ramificaciones ($r = 0.70$, $P < 0.10$) y los nudos reproductivos de las ramificaciones ($r = 0.91$, $P < 0.01$), estando los primeros positivamente correlacionados con la radiación A en ambos estratos como se indico previamente.

La combinación de los tratamientos de L con los tratamientos de ELum tuvo como objetivo generar distintas estructuras de canopeos en la cual podría producirse algún efecto de los tratamientos ELum. Sin embargo, ello no ocurrió ya que en un solo caso se encontró interacción L x ELum significativa (E 0-40, nudos reproductivos Tp). Por otro lado, otro aspecto destacable fue la ausencia de respuesta obtenida para el tratamiento +R respecto del tratamiento +RL. Este comportamiento resultó sorprendente siendo que ambos tratamientos son opuestos (en función de la relación R/RL que emitían). Una posible explicación podría ser el hecho que la radiación que emitía el tratamiento +R fue fuertemente absorbida por las hojas mientras que la radiación que emitía el tratamiento +RL fue transmitida y reflejada. Este hecho, sumado a la baja intensidad que aportaban las lámparas respecto del sol bien podría considerarse una explicación. Por otra parte, el efecto opuesto al tratamiento +RL se presentó en el tratamiento +A. La luz azul, al igual que la roja también es absorbida por la clorofila de las hojas. Entonces, ¿por qué no se anuló el efecto de +A como sucedió con +R? Dos diferencias entre dichas radiaciones podrían ser la causa. Primero, la eficiencia cuántica para el proceso fotosintético del rojo es un 25 % mayor respecto del azul (0.97 vs. 0.72, Sager et al., 1988), y por otro lado excitan diferentes pigmentos.

Un párrafo aparte es necesario dedicarle al tratamiento +V. Al momento en que se realizó este experimento existían algunas evidencias de efectos fotomorfogénicos de la radiación verde. Tanto los fitocromos como los criptocromos pueden percibir la luz verde, aunque con menor eficiencia respecto del rojo o el azul, respectivamente. En los últimos años se ha realizado un avance importante en el conocimiento de la fisiología de la respuesta a la luz verde, principalmente relacionadas con la elongación de los tallos (Folta, 2004; Bouly et al., 2007). Recientemente, Sellaró et al. (2010) y Tingting Zhang et al. (2011) concluyeron la luz verde genera respuestas del tipo “síndrome de escape al sombreado”, y que el criptocromo sería al menos uno de los sensores involucrados. En el caso particular de este experimento, el efecto más destacado del tratamiento +V se observó en el E 40-80 donde redujo el n° de ramificaciones (Cuadro 5.7). En todos los otros casos en los que se observó un efecto de ELum el tratamiento +V no tuvo un patrón de comportamiento claro. Ya sea que la luz verde, en el caso del cultivo de soja, produzca algún efecto en etapas más tempranas, ninguno en la etapa evaluada en este experimento, o exista alguna limitante relacionada con el modelo experimental utilizado, el tema amerita nuevos estudios.

5.3. Efecto del filtrado de radiaciones fotomorfogénicas percibido canopeos de soja sobre el número de estructuras reproductivas

5.3.1. Materiales y Métodos

5.3.1.1. Diseño experimental y tratamientos

Se realizaron dos experimentos en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, Zavalla, Argentina (33° 01' S, 60° 52' W) durante las estaciones de crecimiento 2006/2007 (Exp 7) y 2007/2008 (Exp 8). La fecha de emergencia fue el 27 de diciembre de 2006 para el Exp 7 y el 18 de diciembre de 2007 para el Exp 8. El genotipo de soja utilizado fue DM4800 (GM IV, indeterminado) en ambos experimentos. La siembra se realizó colocando semilla en exceso y raleando las plantas una semana después de la emergencia hasta lograr una densidad de 20 plantas/m² en ambos experimentos. En plena floración (R2, 34 y 37 DDE para el Exp 7 y Exp 8, respectivamente) se instalaron estructuras con filtros que modificaban selectivamente la radiación incidente sobre los canopeos. Los filtros permanecieron instalados en las parcelas hasta los 60 DDE (R5 + 2 d) en el Exp 7 y hasta los 56 DDE (R5 - 4 d) en el Exp 8. Los filtros estaban sujetos a marcos de madera y estos a su vez estaban apoyados sobre estructuras metálicas formando un techo a dos aguas (Figura 5.2). En el Exp 7 los tratamientos consistieron en cuatro niveles de filtrado: filtro neutro (-N, polietileno transparente en doble capa), filtro de radiación azul (-A, acetato LEE 010), filtro de radiación rojo (-R, acetato LEE 203), filtro de radiación rojo lejano (-RL, polietileno Solatrol© más una capa de polietileno transparente) (Fig. 5.3) y un control no tratado (sin filtro). En el Exp 8 los tratamientos consistieron en tres niveles de filtrado: filtro neutro (-N, polietileno transparente), filtro de radiación azul (-A, acetato LEE 103), filtro de radiación rojo lejano (-RL, polietileno Solatrol©) y un control no tratado (sin filtro). Solatrol© (bpi.visqueen) es un polietileno que tiene la propiedad de absorber la luz en la longitud de onda del rojo lejano. En ambos experimentos, los filtros utilizados se seleccionaron de manera que la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) corregida por la eficiencia cuántica de cada longitud de onda (Sager et al., 1988) que pasaba a través de los filtros fuera equivalente entre todos los tratamientos de filtrado. Las características de los filtros para esta variable, así como la cantidad de radiación azul que transmitían los filtros respecto de la radiación solar directa (control no tratado) y la relación R/RL se muestran en la Cuadro 5.8 y 5.9 para el Exp 7 y Exp 8, respectivamente. Los filtros estaban colocados de manera de permitir el libre movimiento del aire por debajo de los filtros y de esta manera reducir a un mínimo el incremento de la temperatura bajo los mismos. Los efectos de la misma se evaluaron instalando sensores de temperatura en las parcelas de los distintos tratamientos. Los sensores estaban localizados en la hilera de plantas a la mitad de la altura de las mismas. Las temperaturas promedio diario para el período en que estuvieron instalados los filtros fue similar entre estaciones de crecimientos (22.1 vs. 22.7 para Exp 7 y Exp 8, respectivamente). Los efectos de los tratamientos sobre la temperatura se analizó para el período diurno (7:00 a 19:00 h) y el período nocturno (19:01 a 6:59 h) utilizando las mediciones de tres días con pleno sol no consecutivos del período en que estuvieron instalados los filtros. Para el período diurno no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para ambos experimentos ($P > 0.5$), mientras que para el período nocturno se observaron diferencias significativas solamente para el Exp 7 ($P < 0.05$). En este caso, el tratamiento -RL fue el único

tratamiento que se diferenci6 del resto, presentando una temperatura levemente superior al resto (+ 1.6 ° C).

El dise1o experimental fue en bloques completos al azar con tres repeticiones en ambos experimentos. El tama1o de las parcelas fue de tres surcos de ancho y 2.40 m de largo (superficie cubierta por los filtros). La intensidad de radiaci6n en el rango del rojo (R, 660 ± 10 nm), rojo lejano (RL, 730 ± 10 nm) y azul (A, 400-500 nm) fueron medidas con un espectrorradi6metro marca LI-COR modelo LI-1800 (ancho de banda de 2 nm) conectado a un sensor remoto con corrector de coseno (Li-Cor 1800-11) (LI-COR, Lincoln, NE). En el Exp 7 las mediciones se realizaron posicionando el sensor a los 20 cm de altura, orientado hacia arriba, en dos ubicaciones: entre hileras (a la mitad de distancia entre dos hileras) e intra hileras (a la mitad de distancia entre dos plantas de una misma hilera), a los 35 DDE. En el Exp 8 las mediciones se realizaron posicionando el sensor a los 20, 40 y 60 cm de altura segun el desarrollo de las plantas, orientado hacia arriba, en dos ubicaciones: entre hileras (a la mitad de distancia entre dos hileras) e intra hileras (a la mitad de distancia entre dos plantas de una misma hilera), a los 37, 41, 45, 48, 52 y 55 DDE. Las mediciones fueron realizadas en d1as soleados, entre las 11:30 y las 14:00 h.



Figura 5.2. Imagen de un filtro y estructura de soporte en una parcela del experimento realizado en la estaci6n de crecimiento 2006/07 (Exp 7).

Cuadro 5.8. Radiación transmitida, radiación fotosintéticamente activa corregida por la eficiencia cuántica de la longitud de onda, relación R/RL y radiación azul de los filtros utilizados en el experimento realizado durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 7).

Exp 7 Tratamientos	RFA corregida (% Testigo)	R/RL (650-670nm /720-740nm)	Azul(400-500 nm) (% Testigo)
Sol	100 a ⁽¹⁾	1.1 a	100 a
Filtro Neutro (-N)	74 b	1.0 b	49 d
Filtro Azul (-A)	73 b	1.1 a	11 e
Filtro Rojo (-R)	73 b	0.7 c	84 b
Filtro Rojo Lejano (-RL)	75 b	2.2 d	60 c

⁽¹⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (P <0,05) entre tratamientos, según test de LSD.

Cuadro 5.9. Radiación transmitida, radiación fotosintéticamente activa corregida por la eficiencia cuántica de la longitud de onda, relación R/RL y radiación azul de los filtros utilizados en el experimento realizado durante la estación de crecimiento 2007/08 (Exp 8).

Exp 8 Tratamientos	RFA corregida (% Testigo)	R/RL (650-670nm /720-740nm)	Azul(400-500 nm) (% Testigo)
Sol	100 a ⁽¹⁾	1,1 a	100 a
Filtro Neutro (-N)	81 b	1,1 a	80 c
Filtro Azul (-A)	82 b	1,1 a	57 d
Filtro Rojo Lejano (-RL)	81 b	2,9 b	82 b

⁽¹⁾ Letras diferentes indican diferencias significativas (P <0,05) entre tratamientos, según test de LSD.

En ambos experimentos, a la madurez se cosechó 1 m lineal del surco central de cada parcela cortando las plantas a nivel de suelo. Sobre las plantas cosechadas se determinó, el número de nudos del tallo principal y de las ramificaciones, el número de ramificaciones y el número de vainas del tallo principal y de las ramificaciones. Los datos fueron sometidos a análisis de la varianza (ANVA) y test de separación de media utilizado LSD. La relación entre las variables se analizó mediante análisis de regresión y correlación, según el caso en estudio. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS v 8.00.



Figura 5.3. Imágenes de los tratamientos -R (filtro radiación rojo, A), -RL (filtro radiación rojo lejano, B), -N (filtro neutro, C) y -A (filtro radiación azul, D), para el experimento realizado durante la estación de crecimiento 2006/07 (Exp 7).

5.3.2. Resultados y discusión

Los filtros utilizados para los tratamientos permitieron modificar selectivamente la relación R/RL y la intensidad de radiación azul manteniendo constante la radiación fotosintética. El filtro de radiación rojo utilizado en el Exp 7 redujo significativamente la cantidad de radiación fotosintéticamente activa transmitida y condicionó la elección de los otros filtros. Por ese motivo los filtros utilizados en el Exp 7 transmitían menores RFA que los filtros utilizados en el Exp 8 (74 % vs. 81 %, Cuadro 5.1 y 5.2, respectivamente).

En el Exp 7, el número de vainas totales fue afectado significativamente por los tratamientos. Los tratamientos CNT (control no tratado) y -A presentaron el mayor y el menor número de vainas totales, respectivamente (Cuadro 5.10). Las variaciones observadas en el número de vainas totales estuvieron altamente asociadas con las variaciones observadas en el número de vainas de las ramificaciones ($R^2 = 0.87$, $P < 0.0001$). Estas últimas también fueron afectadas significativamente por los tratamientos. En este caso, el tratamiento CNT presentó el mayor valor, mientras que el tratamiento -A el menor valor. Los tratamientos -R, -RL y -N presentaron valores intermedios sin diferencias entre los mismos. En el caso de los demás componentes no se observaron efectos de los tratamientos. Sin embargo, los valores observados en el número de nudos de las ramificaciones presentaron una tendencia similar al observado en el número de frutos de las ramificaciones. Más aún, ambas variables estuvieron altamente asociadas ($R^2 = 0.77$, $P < 0.0001$).

Cuadro 5.10. Número (n°) de: nudos del tallo principal (Tp), ramificaciones (Ram), nudos de las ramificaciones (NRam), vainas del tallo principal (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (tallo principal más ramificaciones) a madurez de cosecha para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de filtrado de la radiación durante las estación de crecimiento 2006/07 (Exp 7).

Trat	NTP	Ram	NRam	VaTp	VaRam	Vainas Totales
	n°.m ⁻¹					
- R	165	68	202	240	225 bc	465 b
- RL	178	72	217	245	223 abc	468 b
- N	171	71	179	242	168 ab	410 ab
- A	177	58	156	218	154 a	372 a
CNT	182	67	223	296	288 c	584 c
ANVA Trat	ns	ns	ns	ns	**	***

(1) Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos, según test de LSD.

(2) *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

Cuadro 5. 11. Número (n°) de: nudos del tallo principal (Tp), de las ramificaciones (Ram), vainas del tallo principal (VaTp), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas totales (tallo principal más ramificaciones) a madurez de cosecha para el genotipo de soja DM4800 sometido a distintos tratamientos de filtrado de la radiación durante las estación de crecimiento 2008/09 (Exp 8).

Trat	NTP	Ram	NRam	VaTp	VaRam	Vainas Totales
	n°.m ⁻¹					
- A	137 a	61	155	202 a	150	351
- N	139 ab	63	165	206 a	171	397
- RL	149 b	66	184	219 ab	194	413
CNT	177 bc	80	170	257 b	184	441
ANVA Trat	****	ns	ns	*	ns	ns

(1) Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos, según test de LSD.

(2) *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

En el Exp 8, los tratamientos afectaron significativamente el número de nudos del TP y el número de vainas del TP. No se observaron efectos de los tratamientos para ninguno de las demás variables analizadas. Sin embargo, para el caso del número de vainas totales se observó un patrón de respuesta similar al descrito en el Exp 7 (i.e. mayor y menor número de vainas totales en el tratamiento CNT y -A, respectivamente). Las variaciones observadas en las vainas totales también estuvieron asociadas a las variaciones observadas en las vainas de las ramificaciones ($R^2 = 0.72$, $P < 0.001$).

En ambos experimentos, el número de vainas de las ramificaciones estuvo altamente asociado con el número de nudos de las ramificaciones ($R^2 = 0.77$ y $R^2 = 0.80$ para el Exp 7 y el Exp 8, respectivamente). Más aún, los datos de ambos experimentos se ajustaron a una única función lineal (Fig. 5.4).

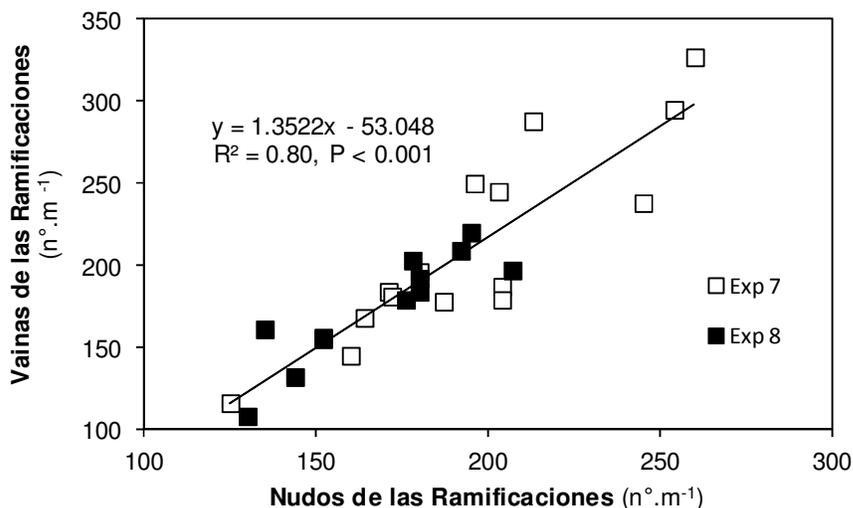


Figura 5.4. Relación entre el número de nudos de las ramificaciones y el número de vainas de las ramificaciones para los tratamientos realizados en el Exp 7 y el Exp 8.

A priori, era esperable encontrar reducciones del número de vainas y nudos en aquellos filtros que redujeran la relación R/RL o la radiación azul, e incrementos en el caso del filtro -RL (ya que aumentó significativamente la relación R/RL). Sin embargo ningún tratamiento de filtrado superó el número de vainas totales logradas por el tratamiento CNT en ambos experimentos. A pesar que el ANVA no detectó efecto de los tratamientos sobre el número de ramificaciones, sí se produjeron variaciones en esta variable y las mismas estuvieron relacionadas con el número de vainas de las ramificaciones en ambos experimentos (Fig. 5.4). Por otro lado, como puede observarse en la Cuadro 5.8 y 5.9, los filtros utilizados no solo modificaron significativamente la radiación fotosintéticamente activa (respecto del sol) sino también la relación R/RL, la intensidad de radiación azul, o ambos. En muchas especies el menor desarrollo de las ramificaciones forma parte del conjunto de cambios morfológicos denominados “síndrome de escape al sombreado”. Estos cambios pueden producirse ante variaciones de la relación R/RL (Smith, 1982; Ballare, 1999), ante disminuciones de la intensidad de la radiación fotosintética (Stuefer y Huber, 1998) o de la radiación azul (Ballare et al., 1991). En las respuestas del tipo “escape al sombreado” la relación R/RL es

percibida principalmente por el fitocromo B, mientras que el cambio en la intensidad de luz azul es percibido por el criptocromo. Por otra parte, existen evidencias de procesos en donde se producen interacciones entre dichos pigmentos (Yanovsky et al., 1995; Ahmad y Cashmore 1997; Casal y Mazzella, 1998). Por estas razones, se analizó la relación entre las variaciones del número de ramificaciones y la relación R/RL, la radiación azul, y el índice R/RL*radiación azul. Si bien este último índice es empírico, su intención es integrar el efecto combinado de ambos estímulos lumínicos. En la Cuadro 5.12 se presentan los coeficientes de determinación y su significancia para las relaciones referidas anteriormente.

Cuadro 5.12. Coeficientes de determinación y significancia del análisis de regresión entre el número de nudos de las ramificaciones y la relación R/RL, la radiación azul, y el índice R/RL*Azul para el Exp 7 y el Exp 8.

	R/RL	Azul	R/RL * Azul
Exp 7	0.13, P > 0.50	0.68, P < 0.10	0.95, P < 0.01
Exp 8	0.75, P > 0.10	0.39, P > 0.30	0.94, P < 0.05

Los resultados de los análisis de regresión mostraron valores de coeficiente de determinación menores entre el número de nudos de las ramificaciones y la relación R/RL o la radiación azul (incluso en algunos casos estadísticamente no significativa) respecto del índice R/RL*radiación azul (Cuadro 5.12). Si bien en el Exp 8 los valores del índice son el promedio de un mayor número de mediciones (seis fechas), ambos experimentos pudieron ser ajustados utilizando una única función lineal (Figura 5.5), ya que no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre las pendientes de las respectivas funciones de cada experimento ($P > 0,36$).

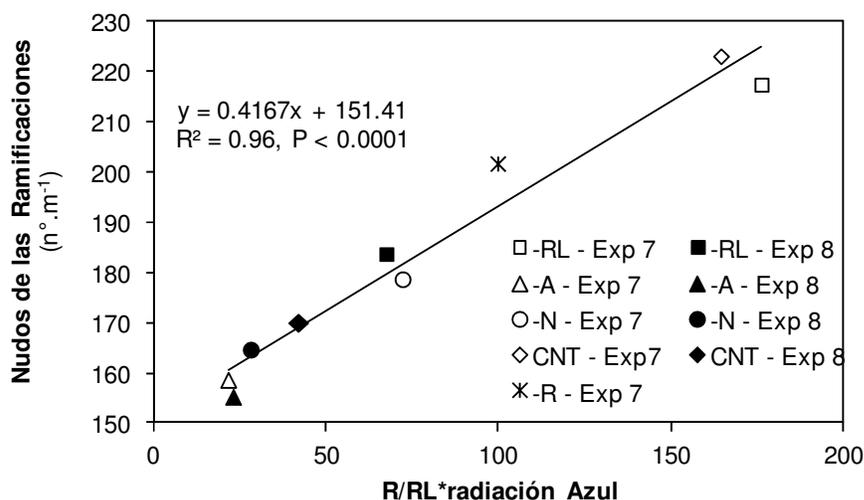


Figura 5.5. Relación entre el índice R/RL*radiación azul y el número de nudos de las ramificaciones para los tratamientos del Exp 7 y el Exp 8. Los valores del índice R/RL*radiación azul son el producto de la relación R/RL y la radiación azul ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) medidos a los 35 DDE para el Exp 7, y el producto valor promedio de la relación R/RL y la radiación azul ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) medidos a los 37, 41, 45, 48, 52 y 55 DDE.

La relación presentada en la Figura 5.5 significa que las variaciones en el número de nudos de las ramificaciones dependió de las variaciones combinadas de la relación R/RL y de la radiación azul a la que fueron expuestas las plantas de soja de los distintos tratamientos. Además explica el efecto negativo que tiene la más mínima reducción de la radiación azul sobre el número de nudos de las ramificaciones, efecto que no puede ser compensado con incrementos en la relación R/RL, como en el caso del tratamiento -RL. El índice utilizado en la Figura 5.5 indica que existiría cierto sinergismo entre la relación R/RL y la radiación azul respecto de su efecto sobre el desarrollo de los nudos de las ramificaciones. Esta interpretación es coincidente con el modelo propuesto por Keller et al. (2011), en el cual describen que las señales de phyB y cry1 convergen en una misma vía metabólica, incrementando las respuestas del tipo “síndrome de escape al sombreado”.

Por otro lado, el diseño de los tratamientos de filtrado permite descartar cualquier respuesta relacionada con la intensidad de la radiación fotosintética, ya que los filtros de cada experimento transmitían una cantidad similar (Cuadro 5.8 y 5.9).

También estos resultados señalan que es necesario rever las conclusiones obtenidas en los experimentos donde se aplicaron tratamientos de sombreado utilizando “media sombra” para reducir la radiación fotosintética, ya que si bien este material no modifica la relación R/RL si modifica en forma significativa la intensidad de radiación azul. Por lo tanto los efectos observados en los tratamientos con media sombra podrían ser, al menos en parte, fotomorfogénicos.

5.4. Efecto del filtrado de radiaciones fotomorfogénicas restringido a los nudos del tallo principal sobre el número de estructuras reproductivas de soja

5.4.1. Materiales y Métodos

5.4.1.1. Diseño experimental y tratamientos

El experimento se realizó en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, Zavalla, Argentina (33° 01' S, 60° 52' W) durante la estación de crecimiento 2007/2008 (Exp 9). La fecha de emergencia fue el 18 de diciembre de 2007, y el genotipo de soja utilizado fue DM4800 (GM IV, indeterminado). La siembra se realizó colocando semilla en exceso y raleando las plantas una semana después de la emergencia hasta lograr una densidad de 20 plantas/m² en ambos experimentos. Los tratamientos consistieron en la colocación de filtros que modificaban selectivamente la radiación que recibían los nudos del tallo principal donde se originarían vainas y/o ramificaciones.

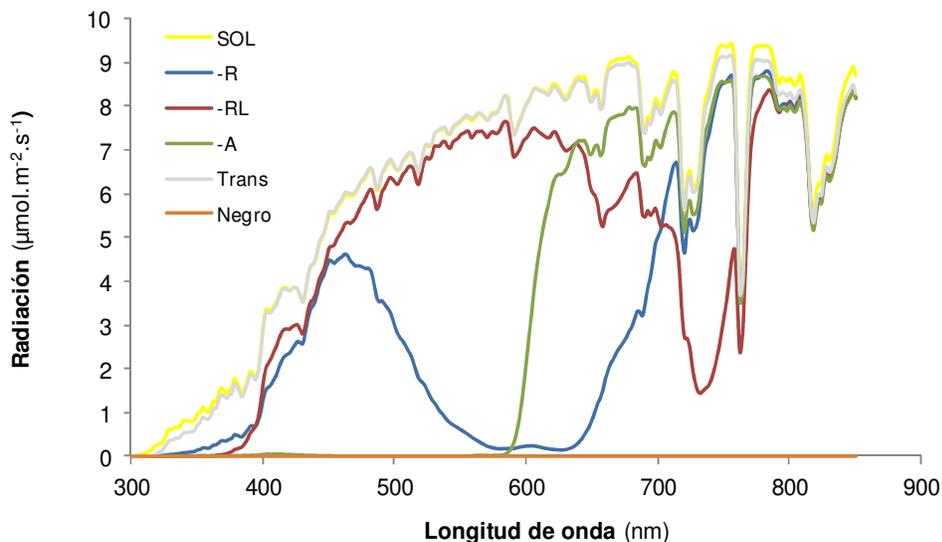


Figura 5.6. Espectro de radiación para el sol y los filtros rojo (-R), rojo lejano (-RL), azul (-A), (Trans) y plástico negro (Negro) utilizados en el Exp 9.

Los tratamientos fueron la combinación factorial de dos niveles de remoción de folíolos (L) y cinco niveles de filtrado (TF). Los niveles de L se definieron eliminando cero (L0) o dos (L2) folíolos laterales de todas las hojas trifolioladas completamente expandidas en R2. Los niveles de TF fueron: filtro de radiación rojo (-R, acetato LEE 075), filtro de radiación rojo lejano (-RL, polietileno Solatrol), filtro de radiación azul (-A, acetato LEE 106), filtro transparente (Trans, plástico transparente), y filtro total (Negro, plástico negro). Los correspondientes espectros de radiación se muestran en la Fig. 5.6). Los filtros estaban cortados de tal manera que colocados en el nudo adoptaban la forma de un cono, y cubrían completamente la axila de la hoja del nudo correspondiente. El cono formado tenía dos orificios: uno en el extremo superior por donde pasaba el tallo principal, y otro sobre la cara lateral por donde pasaba el pecíolo (Figura 5.7).

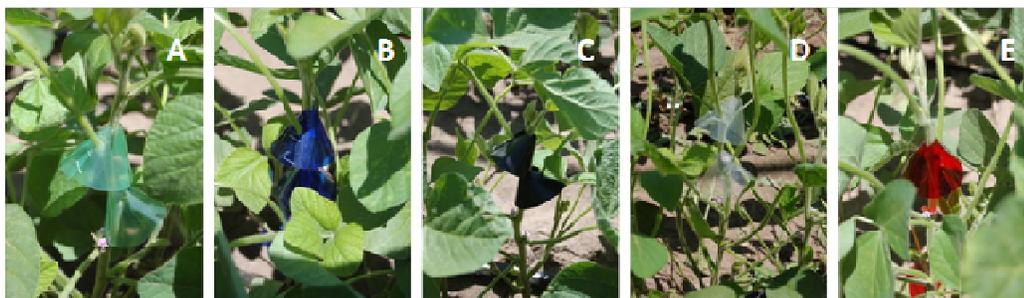


Figura 5.7. Imagen del tratamiento -RL (filtro radiación rojo lejano, A), -R (filtro radiación rojo, B), Negro (filtro total, C), Trans (filtro transparente, D), y -A (filtro radiación azul, E) que cubrían los nudos de las plantas en el experimento realizado durante la estación de crecimiento 2007/08.

A partir de R2 se comenzó con la colocación de los filtros en aquel nudo que tuviera una hoja expandida y flor visible. Más del 90 % de los filtros fueron colocados en el nudo 8 del TP. A partir de este nudo, se colocaron los demás filtros (4 en total) en la medida que alcanzaban la condición establecida. El diseño experimental fue en bloques completos al azar con tres repeticiones. En cada bloque se colocaron los filtros sobre tres plantas (Fig. 5.8), por lo que el dato correspondiente a cada bloque fue el promedio de 12 nudos. Aunque las ramificaciones más desarrolladas (con mayor cantidad de nudos) se generan principalmente en los nudos inferiores, los nudos evaluados en este experimento también generan ramificaciones de uno o dos nudos.

A la madurez se cosecharon las plantas a nivel de suelo. Sobre las plantas cosechadas se determinó el número de ramificaciones, el número de nudos del tallo principal y de las ramificaciones, y el número de vainas en el tallo principal y en las ramificaciones. Los datos fueron sometidos a análisis de la varianza (ANVA) y test de separación de medias utilizando LSD.



Figura 5.8. Imagen de un filtro transparente, colocado sobre un nudo del tallo principal de una planta de soja.



Figura 5.9. Imagen de un sector (bloque) del experimento donde puede observarse los conos de los distintos tratamientos instalados sobre los nudos del tallo principal.

5.4.2. Resultados y discusión

Las tratamientos de TF afectaron significativamente todas las variables evaluadas: n° de vainas del TP, n° de vainas por nudo del TP, n° de ramificaciones, n° de nudos de las ramificaciones, n° de vainas de las ramificaciones y el n° de vainas por nudo de las ramificaciones. Los tratamientos de L sólo afectaron en n° de ramificaciones y el n° de nudos de las ramificaciones. En ningún caso se detectó interacción L x TF significativa (Cuadro 5.13).

Algunos de los resultados obtenidos en los TF fueron según lo esperado mientras que otros resultaron inesperados. Por un lado el filtro de radiación azul produjo una disminución en todos los parámetros evaluados con excepción del n° de ramificaciones, mientras que el filtro de radiación rojo lejano produjo un incremento significativo en todos los parámetros respecto del filtro azul (y en algunos parámetros respecto de los otros tratamientos) (Cuadro 5.14). Por otro lado, se esperaba que el filtro rojo tuviera una respuesta opuesta al filtro rojo lejano, lo cual no sucedió. Más sorprendente aún fue la respuesta obtenida con el filtro negro.

Cuadro 5.13. Análisis de la varianza para el n° de: vainas del TP (VaTp), vainas del TP por nudo del tallo principal (VaTp/NTp), ramificaciones (Ram), nudos de las ramificaciones (NRam), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas de las ramificaciones por nudo de las ramificaciones (VaRam/NRam).

Variable	VaTp	VaTp/ nTp	Ram	NRam	VaRam	VaRam/ NRam
L	ns	ns	* ¹	**	ns	ns
TF	****	****	****	*	*	***
L x TF	ns	ns	ns	ns	ns	ns

⁽¹⁾ *, **, ***, **** indican diferencias significativas al 0.1, 0.05, 0.01 y 0.001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns, diferencias no significativa, para el ANVA.

Si bien estos resultados tienen cierta coincidencia con los resultados de los otros experimentos presentados en este capítulo, los efectos entre los distintos tratamientos fueron pequeños considerando las diferencias sustanciales que había entre ellos. Este hecho nos permite concluir que posiblemente las plantas perciban los estímulos fotomorfogénicos que controlan el desarrollo de las ramificaciones en forma integral, es decir que en la percepción de los estímulos estén involucradas las hojas y tallos además de las estructuras reproductivas propiamente dichas.

Cuadro 5.14. Número (n°) de: vainas del tallo principal (VaTp), vainas por nudo del tallo principal (VaTp/NTP), de ramificaciones (Ram), nudos de las ramificaciones (NRam), vainas de las ramificaciones (VaRam) y vainas por nudo de las ramificaciones (VaRam/NRam) para el genotipo de soja DM4800 sometido a cinco niveles de filtrado y dos niveles de remoción de folíolos.

Variable Tratamiento	VaTp	VaTp/nTP	Ram	NRam	VaRam	VaRam/ NRam
	n°.nudo ⁻¹	va.nudo ⁻¹	n°.nudo ⁻¹	n°.ramif ⁻¹	n°.nudo ⁻¹	va.nudo ⁻¹
-R	4.0 b ¹	1.0 b	2.2 b	0.8 ab	0.9 abc	1.2 b
-A	2.7 a	0.7 a	0.9 a	1.0 b	0.7 a	0.7 a
-RL	4.5 c	1.0 b	2.4 bc	1.0 b	1.1 c	1.1 b
Negro	3.9 b	1.0 b	2.7 c	0.9 ab	1.0 bc	1.1 b
Transparente	3.9 b	1.0 b	2.5 b c	0.7 a	0.8 ab	1.1 b
L0	3.9	0.9	2.2 a	1.0 a	0.9	1.0
L2	3.7	0.9	2.0 b	0.8 b	1.0	1.1

(1) Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tratamientos, según test de LSD.

5.5. Conclusiones

Los resultados presentados y discutidos en este capítulo demostraron que existe un efecto directo de la relación R/RL y la radiación azul sobre el desarrollo de las ramificaciones y las estructuras reproductivas en condiciones de cultivo para el genotipo DM4800.

Por otra parte, el enriquecimiento o empobrecimiento de los canopeos con radiación RL o radiación A produjo efectos independientemente del nivel de remoción de folíolos (como sucedió en el Exp 6). Esto significa que el mecanismo de regulación fotomorfogénico operó igualmente en canopeos más abiertos (L2) como en canopeos más cerrados (L0).

Los correlación encontrada entre el n° de nudos de las ramificaciones y el índice empírico que combina la relación R/RL y la radiación azul sugiere que ambos estímulos fotomorfogénicos operan conjuntamente, exacerbando las señales lúminicas que perciben las plantas de un canopeo de soja.

Si bien en el Exp 9 los tratamientos de filtrado produjeron efectos sobre el desarrollo de las ramificaciones y el n° de vainas, el resultado más relevante de este experimento fue el hecho que las diferencias observadas entre los tratamientos de

filtrado fueron menores a las esperadas en función de lo contrastante que fueron los tratamientos. Esto indicaría que posiblemente la planta pueda integrar los estímulos en sus diferentes órganos y tejidos, y por lo tanto los estímulos percibidos localizadamente (como en el caso de los conos aplicados a los nudos) pueden ser contrarrestados por los estímulos percibidos por el resto de las partes de la planta. De cualquier manera, es necesario realizar nuevos estudios para corroborar esta hipótesis.

CAPITULO 6

Fotoasimilados y radiación fotomorfogénica: discusión general de los resultados utilizando un nuevo marco conceptual de la regulación del número de estructuras reproductivas en canopeos de soja.

6.1. Discusión general

El n° de estructuras reproductivas por unidad de superficie es el componente que se presenta más fuertemente asociado al rendimiento en los cultivos de grano en general, y en el cultivo de soja en particular. En soja, la importancia de este hecho ha dado origen a numerosos estudios cuyo objetivo principal fue comprender la fisiología de la determinación del n° de estructuras reproductivas. La idea dominante, producto de la interpretación de dichos estudios, es que el n° de estructuras reproductivas en el cultivo de soja está principalmente limitado por la producción de fotoasimilados (i.e. la fotosíntesis del canopeo). El proceso deductivo que dio origen a esa conclusión está basado en las siguientes premisas: i) la TCC es un estimador indirecto de la fotosíntesis del canopeo, ii) disminuciones del IAF que reducen la interceptación por debajo del 95 % durante el período crítico (i.e. R1-R5) reducen la TCC, y iii) las variaciones del n° de estructuras reproductivas se presentan asociadas linealmente con variaciones de la TCC durante el período crítico. Esta última premisa es considerada como la validación de que el n° de estructuras reproductivas está limitado por la fuente (Egli y Zhen-wen, 1991; Board et al. 1995; Board y Harville, 1998). Sin embargo, las premisas mencionadas están basadas en algunos supuestos como ser: a) las hojas no pueden incrementar la actividad fotosintética compensando niveles de IAF menores a los necesarios para interceptar el 95% de la radiación incidente, y b) los efectos observados en un canopeo cuya fotosíntesis está fuertemente restringida (e.g. sombreado intenso) pueden ser utilizados para explicar las limitantes de un canopeo sin alterar. Estas cuestiones, sumadas al hecho de que el modelo $n^{\circ} \text{ de estructuras reproductivas} = f(TCC)$ no considera variables relacionadas con las radiaciones fotomorfogénicas, estímulo ambiental que presenta variaciones importantes en el canopeo de un cultivo (ver sección 1.1.4.) y otras discutidas previamente (sección 1.1.3.), dieron origen al marco conceptual presentado en la sección 1.1.5. de esta tesis. El mismo, plantea la existencia de tres escenarios diferentes y fue utilizado para desarrollar la hipótesis general y las hipótesis específicas de esta tesis. Cada escenario se definió por: i) la TCC y ii) la calidad del ambiente lumínico prevaleciente en el interior del canopeo, de la siguiente manera:

Escenario I: La TCC mínima (TCCmin) necesaria no es alcanzada en algún momento durante el período de establecimiento de las estructuras reproductivas, lo que produce la reducción numérica del/los componente/s afectado/s.

Escenario II: La $TCC \geq TCC_{min}$ durante todo el período de establecimiento de las estructuras reproductivas, pero la distribución espectral de la radiación fotomorfogénica dentro del canopeo es limitante para lograr la máxima expresión de los componentes numéricos.

Escenario III: La $TCC \geq TCC_{min}$ durante todo el período de establecimiento de las estructuras reproductivas, y la distribución espectral de la radiación fotomorfogénica dentro del canopeo no es limitante para lograr la máxima expresión de los componentes numéricos.

El doble rol del canopeo, como productor de fotoasimilados y generador de señales lumínicas con efectos fotomorfogénicos, fue puesto a prueba en los Exp 1, Exp 2, Exp 3, Exp 4 y Exp 5 de esta tesis, mientras que en los Exp 6, Exp 7, Exp 8 y Exp 9 el objetivo fue alterar la radiación fotomorfogénica a la que estaban expuestas las plantas, o partes de las mismas, utilizando filtros o lámparas. Mientras que en la primera serie de experimentos (Exp 1 al 5) los cambios en las longitudes de onda con efecto fotomorfogénico se produjeron en forma indirecta, al reducir el área foliar; en la segunda serie (Exp 6 al 9) los cambios se produjeron en forma directa, a través de filtros

o lámparas. En todos los casos los experimentos se realizaron en condiciones de cultivo. Este hecho implica que los resultados obtenidos en esta tesis son de lectura directa (i.e. sin extrapolación de un nivel organizacional a otro).

La primera hipótesis específica (H1) indicaba que el número de estructuras reproductivas establecidas no estaba asociado lineal y directamente con la TCC_{R2-R5} para todo el rango de valores de TCC alcanzables por el cultivo. Esta hipótesis se puso a prueba en los experimentos presentados en los Capítulos 2, 3 y 4. Los resultados presentados demostraron que fue posible producir variaciones en el número de estructuras reproductivas en situaciones donde la TCC fue constante (tratamientos BD en Exp 2 y Exp 3). Más aún, se obtuvieron aumentos en el número de vainas y semillas para $TCC < 15 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (valor propuesto como el mínimo necesario para maximizar el número de semillas por Board y Harville, 1994) en los tratamientos LR2, LR3 y LR4 del Exp 4 (Cuadros 4.7 y 4.9), y en el tratamiento LR3 y LRT del Exp 5 (Cuadros 4.8 y 4.10). Por lo tanto la H1 fue aceptada.

La segunda hipótesis específica (H2) indicaba que el IAF necesario para maximizar la RI no era equivalente al IAF necesario para iniciar y/o establecer el máximo número de estructuras reproductivas. Al respecto, en los experimentos 1 al 5 se abordó la determinación del número de estructuras reproductivas, entendiendo el mismo como el balance entre el proceso de iniciación y abscisión de vainas. Se observó un incremento en el número de vainas iniciadas en tratamientos donde se eliminaron folíolos en el Exp 1 (Fig. 2.5), en el Exp 2 y Exp 3 (Cuadro 3.8), y en los Exp 4 (Cuadro 4.7) y Exp 5 (Cuadro 4.8), mientras que también se logró incrementar el número de vainas a madurez de cosecha eliminando folíolos en el tratamiento A7409-L1 del Exp 1 (Cuadro 2.5), en BD para DM48 y A7409 en el Exp 2 (Cuadro 3.12) y en el Exp 3 (Cuadro 3.13), así como en los tratamientos LR2, LR3 y LR4 del Exp 4 (Cuadro 4.7) y LR3 y LRT del Exp 5 (Cuadro 4.8). En algunos de estos casos la RI promedio durante el período crítico fue inferior al 95 %. Este factor fue compensado con un incremento en la actividad fotosintética de los folíolos como quedó evidenciado a través de las mediciones de la tasa fotosintética en los Exp 2 y Exp 3 (Cuadro 3.5), como también a través del incremento de la TAN (Cuadro 3.4). Esta respuesta también fue observada en los Exp 4 (Cuadro 4.1) y Exp 5 (Cuadro 4.2). Por lo tanto la H2 fue aceptada.

La tercera hipótesis específica (H3) indicaba que cambios en las proporciones de longitudes de onda con efectos fotomorfogénicos dentro del canopeo, durante el período R2-R5, estaban involucrados en la determinación de componentes numéricos relacionados con el número de nudos reproductivos de las ramificaciones y con el número de estructuras reproductivas iniciadas y/o desarrolladas. En los resultados expuestos en el Capítulo 3 (Fig. 3.7 y 3.8), en el Capítulo 4 (Fig. 4.8 y 4.9) y en el Capítulo 5 (sección 5.2.2 y Fig. 5.5) de esta tesis se presentan asociaciones entre el desarrollo de las ramificaciones y de las estructuras reproductivas y los niveles de radiaciones con efecto fotomorfogénico en el interior del canopeo. Por lo tanto se aceptó la H3.

La cuarta hipótesis específica (H4) indicaba que el número de estructuras reproductivas iniciadas y/o desarrolladas estaba directamente asociado a la relación R/RL y/o a la cantidad de A en el interior del canopeo. Se presentaron dos tipos de evidencia experimental relacionadas con esta hipótesis: a) la obtenida en los Exp 2 y Exp 3 (Fig. 3.7), y en los Exp 4 y Exp 5 (Figs. 4.8 y 4.9, respectivamente), y b) la obtenida en los Exp 6 (sección 5.2.2) y en los Exp 7 y Exp 8 (sección 5.3.2). Aunque en el primer caso la evidencia es correlativa ya que las variaciones producidas en las radiaciones fotomorfogénicas fueron obtenidas en forma indirecta, a través de cambios en el área foliar, dichos resultados conjuntamente con los resultados del Exp 6, Exp 7 y Exp 8 sugieren fuertemente la participación de la relación R/RL y la radiación azul en el

desarrollo del número de nudos de las ramificaciones y sus estructuras reproductivas asociadas. Por lo tanto se aceptó la H4.

La aceptación de las hipótesis H1, H3 y H4 soporta el rol de la radiación fotomorfogénica como factor en el establecimiento de las estructuras reproductivas en los escenarios II y III ($TCC \geq TCC_{min}$ durante el período de establecimiento de las estructuras reproductivas).

La respuesta obtenida en la condición alta densidad de los Exp 2 y Exp 3 bien puede considerarse como un ejemplo de una situación típica de un Escenario II, mientras que los tratamientos L2 en baja densidad de los Exp 2 y Exp 3, así como el tratamientos LRT del Exp 5 serían un ejemplo de una situación típica de un Escenario III.

Por otro lado, el Escenario I planteaba que el n° de estructuras reproductivas estaba limitado por la TCC (i.e la limitante principal sería la producción fotoasimilados cuando la $TCC < TCC_{min}$). Considerando la TCC de $15 \text{ g.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, propuesta por Board y Harville (1994), como la TCC_{min} para asegurar el máximo n° de vainas, todos los tratamientos de los Exp 4 y 5 (excepto el tratamiento LRT del Exp5) mostraron $TCC < TCC_{min}$, estando por lo tanto en una situación típica de un Escenario I. Un resultado sorprendente, y totalmente inesperado, fue la comprobación de que aún en un Escenario I (donde se esperaría que la disponibilidad de asimilados desempeñe un rol dominante), la apertura del canopeo fue capaz de inducir el aumento del número de vainas (iniciadas y a cosecha) con TCC muy por debajo de la TCC_{min} . Estos resultados extienden la validez del efecto estimulante de la apertura del canopeo sobre el número de vainas en soja al Escenario I, mostrando que el mismo opera tanto con TCC por encima como por debajo de la TCC_{min} .

La aceptación de todas las hipótesis específicas implica la aceptación de la hipótesis general del presente proyecto: la radiación fotomorfogénica es un factor importante en la regulación del n° estructuras reproductivas en el cultivo de soja.

En soja, a partir de la floración, se pueden presentar distintos grados de superposición entre el crecimiento de los destinos vegetativos y reproductivos. Esta superposición es mayor en genotipos de crecimiento indeterminado, como los utilizados en este estudio. Por otro lado, asociaciones negativas entre el crecimiento de las estructuras vegetativas y el crecimiento de las estructuras reproductivas han dado origen a la idea de que existe una competencia por asimilados entre las mismas (Sadras y Denison, 2009). Sin embargo, en esta tesis pudieron observarse situaciones donde el crecimiento de las estructuras reproductivas ocurrió en forma simultánea con el crecimiento de estructuras vegetativas (discutido en las secciones 2.3.2, 3.4.2 y 4.4.1).

El incremento en el n° de estructuras reproductivas en canopeos de soja, y la evidencia de la participación de las longitudes de onda de efecto fotomorfogénico en su regulación, aquí presentados, están en línea con los resultados informados por Boccalandro et al. (2003), quienes encontraron un aumento en el n° y el peso de tubérculos en plantas de papa que sobreexpresaban el gen del fitocromo B de *Arabidopsis*, en condiciones de campo.

Brun y Betts 1984 y Heitholt et al. 1986, así como los resultados de esta tesis indican que las flores y las vainas requieren pequeñas cantidades de asimilados para mantener el crecimiento durante las etapas iniciales del desarrollo, por lo que es difícil imaginar una limitante por asimilados en etapas tempranas del desarrollo reproductivo. Sin embargo, el requerimiento de asimilados de una vaina aumenta rápidamente a medida que la misma crece, alcanzando un máximo en el momento que las semillas inician el crecimiento lineal. En plantas de soja aisladas, o en comunidad, probablemente se reproduzca el mismo patrón y el máximo requerimiento de asimilados de los destinos reproductivos se presente inmediatamente después de la determinación

del n° de vainas y semillas, alrededor de R6 (Board y Tan, 1995, Egli, 1997) cuando todas las semillas iniciaron el creciendo lineal.

En los Exp 1, Exp 2, Exp 3, Exp 4 y Exp 5 se realizaron tratamientos que redujeron el área foliar durante la etapa reproductiva temprana del cultivo, modificando simultáneamente la cantidad y calidad de radiación incidente sobre los canopeos. Los tratamientos de remoción de folíolos se aplicaron con distintas intensidades y en distintos momentos, entre plena floración y el inicio del crecimiento lineal de las semillas, pudiendo obtenerse un rango amplio de respuestas de las estructuras reproductivas al estímulo fotomorfogénico (relación R/RL y radiación azul), a la producción de fotoasimilados (estimada como la TCC) y a la partición a las vainas (estimada como el CP). Los tratamientos más extremos fueron la eliminación total de los folíolos en R2 (e.g. tratamiento LRT-Exp 5) y la doble eliminación de los folíolos laterales, primero en R2 y posteriormente alrededor de R5 (e.g. tratamiento L2-Exp1). Mientras que para el caso del tratamiento LRT del Exp 5 el n° de vainas y semillas se incrementó (comparado con su respectivo control), en el caso del tratamiento L2 del Exp 1 hubo una disminución del n° de semillas (debido al incremento de la abscisión de vainas y al aborto de semillas) y del peso unitario de las semillas atribuida a la segunda defoliación en R5. En los demás tratamientos, la respuesta obtenida dependió del momento y sensibilidad de las estructuras reproductivas a la modificación de los factores mencionados.

Considerando el conjunto de resultados presentados en esta tesis es posible inferir que en el cultivo de soja existiría una alta sensibilidad de algunos componentes numéricos del rendimiento a los estímulos fotomorfogénicos en las etapas reproductivas tempranas, la cual va disminuyendo a medida que avanza el desarrollo, mientras que lo opuesto ocurriría respecto de la sensibilidad a los fotoasimilados. Una posible interpretación gráfica de lo expuesto se presenta en la Figura 6.1. Para la construcción de la misma, la parte de la curva que representa a las etapas reproductivas tempranas (R2 a R5) se basó en los resultados de los experimentos de esta tesis, mientras que la parte de la curva para los estadios reproductivos posteriores se basó en datos de experimentos realizados por Enrico (2012) y por Board (2010).

Otro de los temas abordados en esta tesis estuvo vinculado con los factores que controlan la iniciación y la abscisión de vainas. En el caso de la iniciación, los resultados avalan la participación de la radiación fotomorfogénica en la regulación de este proceso, principalmente a través del efecto que tiene la relación R/RL y la radiación azul. La relación inversa que presentó la iniciación de vainas con el área foliar (Fig. 2.5), y su relación directa con la relación R/RL (Figuras 3.7 y 4.8) y con la radiación azul (Fig. 4.9) soportan esta conclusión. Por otra parte, parecería que la abscisión de vainas estaría regulada de manera más compleja. En el Capítulo 2 de esta tesis se presentó evidencia que relacionaba la abscisión con la partición de asimilados hacia las estructuras reproductivas (Fig. 2.7), mientras que en el Capítulo 3 este fenómeno estuvo más asociado a la relación R/RL (Fig. 3.9). Mientras que los resultados del primer caso estarían alineados con los resultados encontrados por Board y Tan (1995), los del segundo caso lo estarían con los resultados de Heindl y Brun (1983). Una posible explicación de esta aparente contradicción sería que la abscisión de vainas es afectada por más de un factor. De acuerdo a lo expuesto en la Figura 6.1, el momento donde se produce la mayor abscisión de vainas (alrededor de R5) se encuentra en una zona de transición para la sensibilidad a la radiación fotomorfogénica y los fotoasimilados, por lo que es posible que en la regulación de este proceso participen ambos factores, y el peso relativo de cada uno dependa del escenario en que el que se encuentre el cultivo

durante esa etapa. Sin duda estos supuestos requieren de investigaciones adicionales enfocadas específicamente en la etapa de abscisión de vainas.

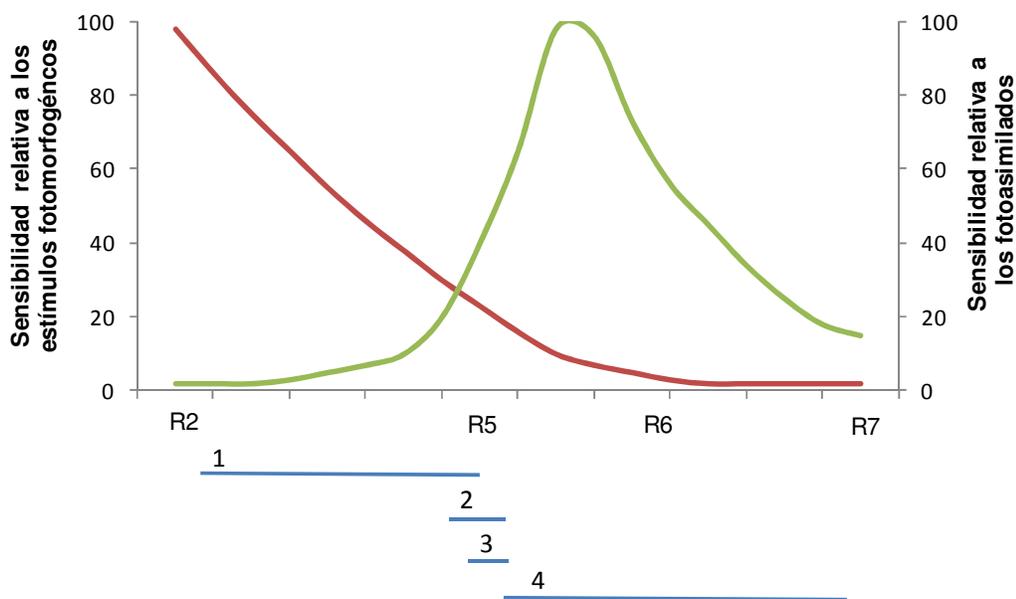


Figura 6.1. Cambios en la sensibilidad relativa a los estímulos fotomorfológicos (línea roja) y a los fotoasimilados (línea verde) de las estructuras reproductivas entre floración y madurez fisiológica en un canopeo de soja. En el eje de las abscisas se indica R2 (plena floración), R5 (inicio del crecimiento de semillas), R6 (máximo tamaño de semillas) y R7 (madurez fisiológica) según Fehr y Caviness (1977). Las líneas en azul señalan los períodos donde se desarrollan los procesos de iniciación de vainas (1), abscisión de vainas (2), aborto de semillas (3) y crecimiento lineal de semillas (4).

Otro resultado que merece ser destacado, vinculado a las H3 y H4, fue el incremento del n° de nudos de las ramificaciones en respuesta a la reducción del área foliar. Esta respuesta se presentó en el tratamiento L2 del Exp 1, los tratamientos BD del Exp 2 y Exp 3, y en los tratamientos LR2, LR3 y LR4 del Exp 4 y tratamientos LR2, LR3 y LRT del Exp 5. Estos incrementos se produjeron sin afectar el n° de nudos del tallo principal, por lo que la relación n° de nudos de las ramificaciones/n° de nudos del tallo principal fue alterada modificándose la arquitectura de las plantas. En algunos casos el incremento en el n° de nudos de las ramificaciones estuvo asociado con la relación R/RL, como en los Exp 2 y Exp 3 (Fig. 3.8) y en los Exp 4 y Exp 5 (ver sección 4.3.6), y con la radiación azul en los Exp 4 y Exp 5 (ver sección 4.3.7). Además, también se encontraron variaciones en el n° de nudos de las ramificaciones al iluminar parcialmente canopeos con radiaciones azul y rojo lejano (Exp 6). Finalmente, en el Exp 7 se presentó la asociación entre el n° de nudos de las ramificaciones y un índice empírico que combina la relación R/RL y la intensidad de radiación azul. El control de las ramificaciones por señales lumínicas en canopeos es un mecanismo informado en muchas especies (Casal, 2013). Sin embargo, son pocos los trabajos que han abordado el tema de la regulación fotomorfológica de las ramificaciones en soja (citados en la

sección 1.1.4), y todavía menos aquellos estudios realizados en condiciones de campo (ver secciones 1.1.4 y 3.4.2). Recientemente, Green-Tracewicz et al. (2011) presentaron resultados que mostraban que la disminución en la relación R/RL iniciaba una respuesta de “escape al sombreado” con reducción del crecimiento de las ramificaciones en plantas de soja creciendo en macetas. Ya sea en éste trabajo como así también en los anteriormente mencionados, los efectos de las radiaciones fotomorfogénicas estuvieron focalizados en las etapas vegetativas del desarrollo, es decir antes de floración. Por otro lado, tampoco fue evaluada la participación de la radiación azul en los trabajos antes citados.

La respuesta del n° de nudos de las ramificaciones a la relación R/RL y la radiación azul descritas en esta tesis refieren ciertamente a una respuesta del tipo “síndrome de escape al sombreado”. Debido a que los tratamientos de remoción de folíolos se realizaron cuando los canopeos tenían un desarrollo significativo ($LAI \geq 3$), es probable que las señales fotomorfogénicas de los canopeos correspondieran a las fases 2 y 3 de las distintas categorías propuestas por Casal (2013) para caracterizar los cambios en la dinámica de las señales lumínicas en función del desarrollo del área foliar de los canopeos. En dichas fases se incluyen señales que involucran cambios espectrales y de irradiancia. Estas señales son percibidas por el fitocromo y el criptocromo. Recientemente Keller et al. (2011) propusieron un modelo que representaba la integración de las señales percibidas por el phyB y el cry1 en plantas de *Arabidopsis*, frente al aumento de la densidad del canopeo. En su modelo, las vías de respuesta de phyB y cry1 convergían, activando o reprimiendo los mismos factores de transcripción (BR, PIF4 y PIF5), y proporcionaban un control parcialmente redundante que exacerbaba las respuestas del tipo “síndrome de escape al sombreado”. Esta evidencia bien podría ser considerada como fundamento del índice empírico presentado en la Figura 5.5.

6.2 Avances logrados en el conocimiento

La principal contribución de esta tesis es la presentación de evidencia experimental que avala la participación de la radiación fotomorfogénica en la regulación del n° de estructuras reproductivas en el cultivo de soja. Además, los resultados presentados indican que las etapas iniciales del desarrollo de las estructuras reproductivas requieren de un nivel bajo de asimilados, comparados con las etapas subsiguientes. Este hecho ha quedado claramente evidenciado en los tratamientos donde fue posible incrementar el n° de vainas, manteniendo constante o aún reduciendo la producción de asimilados (estimada como la TCC), así como la partición de asimilados hacia las vainas (estimada como el CP a vainas), durante el período R2-R5.

Además, en la presente tesis se presentó un nuevo marco conceptual que incluye, además de la producción de fotoasimilados, a la radiación fotomorfogénica como factor importante en la determinación del n° de estructuras reproductivas en soja. La utilización de este marco conceptual puede servir como herramienta para abordar nuevas investigaciones y/o diseñar nuevas estrategias de manejo del cultivo. El mismo podría servir además para el desarrollo de protocolos orientados a la identificación de variabilidad potencial en la respuesta fotomorfogénica, aplicables a planes de mejoramiento genético.

6.3 Implicancias para investigaciones y aplicaciones futuras

Hall y Sadras (2009) recientemente realizaron una revisión crítica de temas que presentan baches de conocimientos en el área de fisiología de cultivo, y de la importancia de continuar invirtiendo en las investigaciones de dicha área. Entre los argumentos presentados planteaban la existencia de temas importantes que requieren de un estudio sistemático, desde el punto de vista de la fisiología de cultivo, antes de poder ser incluidos en un cuerpo de conocimiento que puedan utilizar los mejoradores y agrónomos.

Esta tesis dejó en evidencia la existencia de un área de vacancia relevante, relacionada con la regulación fotomorfogénica del número de estructuras reproductivas en soja a nivel de cultivo, y es un aporte inicial al que deben sumarse nuevas investigaciones. Las futuras líneas de investigación relacionadas con los resultados obtenidos en esta tesis podrían enfocarse en:

- Ampliar el estudio del efecto de remoción de folíolos a otros genotipos, tanto de crecimiento indeterminado como de crecimiento semideterminado y determinado. Esto permitiría conocer si las respuestas encontradas en esta tesis están conservadas en otros genotipos. Un experimento preliminar en ese sentido fue realizado durante la campaña 2011/12 en tres genotipos diferentes a los utilizados en esta tesis (DM3700, NA5909 y A7321). En dicho experimento los tratamientos fueron aplicados en floración, eliminando ninguno (L0) o todos los folíolos (L3). Además, con la finalidad de mejorar la caracterización del ambiente lumínico se desarrollaron sensores que estuvieron instalados permanentemente en las parcelas. Los sensores medían la intensidad de radiación en el rango fotosintético (400-700nm), azul (400-500 nm), rojo (650-670 nm) y rojo lejano (720-740). En la Figura 6.2 se presenta la evolución diaria de las radiaciones mencionadas para la condición L0 y L3 a los dos días de aplicados los tratamientos en el genotipo NA5909. Al momento de la eliminación de folíolos, el tratamiento L0 había alcanzado un IAF igual a 5.3, y el tratamiento L3 igual a 0.5.

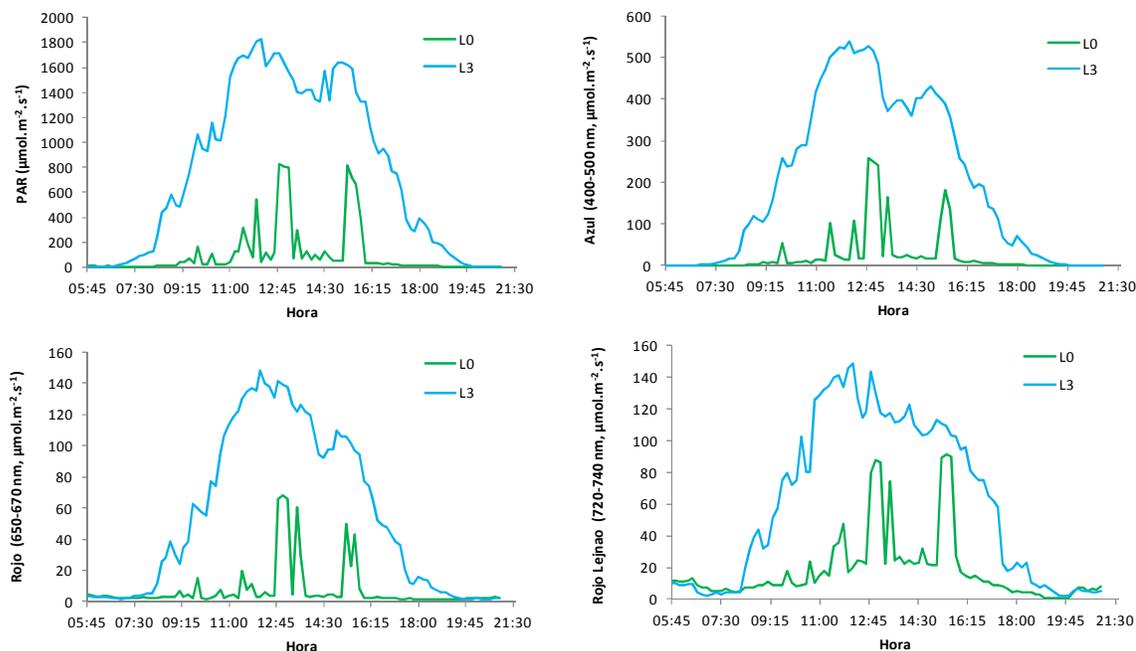


Figura 6.2. Evolución diaria de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), azul, rojo y rojo lejano en el genotipo NA5909 sometidos a dos tratamientos de eliminación de folíolos: ningún folíolo (L0) y tres folíolos (L3) durante la campaña 2011/12.

Aunque los detalles de los resultados de este experimento no fueron incluidos en esta presentación, la respuesta respecto de las vainas iniciadas de estos tres genotipos fue totalmente consistente con la informada para los genotipos estudiados en esta tesis.

- Re-analizar el mecanismo compensatorio que opera entre la densidad de plantas y el n° de vainas en soja con el objetivo de diseñar estrategias agronómicas tendientes a “romper” dicha compensación e incrementar el n° de vainas por unidad de superficie.

- Buscar variabilidad genotípica para el control fotomorfológico del n° de estructuras reproductivas en soja. En maíz se identificaron híbridos que modificaban o no la orientación de las hojas ante la exposición de relaciones R/RL bajas (Maddonni et al. 2002). A la fecha, no existe ningún trabajo que haya explorado si existe variabilidad genotípica para esta respuesta en soja.

- Manipular los genes relacionados con el control de las respuestas fotomorfológicas en soja. Posiblemente sea el tema de investigación que mayores esfuerzos haya convocado en investigación básica, realizada principalmente en *Arabidopsis*. Teóricamente, la manipulación exitosa de estos genes permitiría dar un salto cualitativo importante en el mejoramiento de los cultivos. Un carácter fundamental como el patrón de partición de asimilados (directamente vinculado al índice de cosecha) está fuertemente influenciado por el conjunto de respuesta llamadas “síndrome de escape al sombreado”. A nivel de cultivo el antecedente más directamente asociado a lo anterior es el trabajo de Boccalandro et al. (2003) realizado en plantas de papa, en el cual la sobreexpresión ectópica del gen PHY B de *Arabidopsis* incrementó el rendimiento de tubérculos para un cultivo sembrado en alta densidad de plantas. A la fecha, no hay estudios relacionados con este tema en soja.

- Explorar alternativas para modificar las estructuras de los canopeos. En soja existen genotipos que presentan una variedad de formas de folíolos, siendo las más representadas en las variedades comerciales las formas ovalada y lanceolada (en mucha menor proporción). Los genotipos con folíolos lanceolados reducen el área foliar aproximadamente un 30 % respecto de la forma ovalada. Esta diferencia permite que la luz penetre más profundamente en el canopeo, enriqueciendo la radiación en cantidad y calidad. En teoría, un canopeo más “abierto” permitiría un mayor desarrollo de las ramificaciones y por lo tanto mayor n° de estructuras reproductivas.

- Avanzar en la distinción de los efectos específicos que producen las distintas radiaciones fotomorfogénicas (relación rojo/rojo lejano, intensidad rojo lejano, intensidad azul, relación azul/verde) sobre el desarrollo de las ramificaciones. Mi experiencia indica que la ejecución de este tipo de experimentos a campo presenta grandes dificultades. Por otro lado, el uso de lámparas en condiciones controladas (i.e. cuartos de crecimiento) presenta como limitante el nivel de radiación posible de alcanzar y la elevada temperatura que estas generan. Actualmente, ambos problemas han sido superados gracias a la tecnología de las lámparas de LED. Recientemente, en el laboratorio de Fisiología Vegetal (Fac. Cs. Agrarias - UNR) se diseñó y probó un prototipo compuesto por tres círculos concéntricos de LEDs, que emiten radiación en el rojo ($\lambda = 660 \text{ nm}$), el azul ($\lambda = 465 \text{ nm}$) y el rojo lejano ($\lambda = 740 \text{ nm}$). Los LEDs utilizados tienen una potencia de 5 W cada uno, y actualmente la lámpara emite una cantidad de RFA de $1.300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a 20 cm de distancia.



Figura 6.3. Imagen de una planta de soja creciendo bajo una lámpara compuesta por leds rojo (660 nm, círculo central), azul (465 nm, círculo medio) y rojo lejano (740 nm, círculo periférico) de alta potencia.

La lámpara tiene un control de intensidad independiente por color, de manera que es posible obtener diferentes relaciones entre las radiaciones fotomorfogénicas, y también permite obtener radiaciones fotosintéticas equivalentes compuestas por diferentes radiaciones (al momento rojo y azul). Utilizando este prototipo plantas de soja creciendo en maceta en un ambiente con temperatura controlada lograron completar el ciclo y desarrollar ramificaciones. En el próximo prototipo se prevé incorporar LEDs de color verde ($\lambda = 523$ nm), aumentar la cantidad de RFA emitida, y comenzar una serie de experimentos para completar y profundizar el estudio de algunas de las respuestas informadas en esta tesis.

BIBLIOGRAFIA

- Abernethy, R.H., Palmer, R., Shibles, R.M., Anderson, I.C. 1977. Histological observations on abscising and retaining soybean flowers. *Can J Plant Sci.* 57:713-716.
- Andriani, J.M., Andrade, F.H., Suero, E.E., Dardanelli, J.L. 1991. Water deficits during reproductive growth of soybeans. I. Their effects on dry matter accumulation, seed yield and its components. *Agronomie* 11, 737-746.
- Ballaré C.L. 1999. Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science*, 4, 97-102.
- Ballaré, C.L., Casal, J.J. 2000. Light signals perceived by crop and weed plants. *Field Crops Res.* 67:149-160.
- Ballaré, C.L., Sánchez, R.A., Scopel, A.L., Casal, J.J., Ghersa, C.M. 1987. Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant Cell Environ.* 10, 551-557.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., Radosevich, S.R., Kendrick, R.E. 1992. Phytochrome-mediated phototropism in de-etiolated seedlings. Occurrence and ecological significance. *Plant Physiol.* 100, 170-177.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., Sánchez, R.A. 1990. Far-red radiation reflected from adjacent leaves : an early signal of competition in plant canopies. *Science.* 247, 329-332.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., Sánchez, R.A. 1995. Plant photomorphogenesis in canopies, crop growth and yield. *HortScience*, 30(6), 1172-1181.
- Begonia, G.B., Aldrich, R.J., Nelson, C.J. 1988. Effects of simulated weed shade on soybean photosynthesis, biomass partitioning and axillary bud development. *Photosynthetica* 22(3):309-319.
- Board, J. 2000. Light interception efficiency and light quality affect yield compensation of soybean at low plant populations. *Crop Sci.* 40, 1285-1294.
- Board, J.E., Harville, B.G. 1994. A criterion for acceptance of narrow-row culture in soybean. *Agron. J.* 86:1103-1106.
- Board, J.E., Harville, B.G. 1993. Soybean yield component responses to a light interception gradient during the reproductive period. *Crop Sci.* 33:772-777.
- Board, J.E., Harville, B.G. 1998. Late-planted soybean yield response to reproductive source/sink stress. *Crop Sci.* 38:763-771.
- Board, J.E., Tan, Q. 1995. Assimilatory capacity effects on soybean yield components and pod number. *Crop Sci.* 35:846-851.
- Board, J.E., Wier, A.T., Boethel, D.J. 1995. Source strength influence on soybean yield formation during early and late reproductive development. *Crop Sci.* 35:1104-1110.
- Boccalandro, H.E., Ploschuk, E.L., Yanovsky, M.J., Sanchez, R.A., Gatz, C., Casal, J.J. 2003. Increased phytochrome B alleviates density effects on tuber yield of potato crops. *Plant Physiol.* 133, 1539-1546.
- Borrás L, Slafer GA, Otegui ME. 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86, 131–146.
- Bouly J.P., Schleicher E., Dionisio-Sese M., Vandenbussche F., Van Der Straeten D., Bakrim N., Meier S., Batschauer A., Galland P., Bittl, R. 2007. Cryptochrome blue light photoreceptors are activated through interconversion of flavin redox states. *J Biol Chem.* 282: 9383–9391
- Bouly JP1, Schleicher E, Dionisio-Sese M, Vandenbussche F, Van Der Straeten D, Bakrim N, Meier S, Batschauer A, Galland P, Bittl R, Ahmad M. 2007. Cryptochrome

blue-light photoreceptors are activated through interconversion of flavin redox states. *Journal of Biological Chemistry*. 282(13):9383-91

bpi.visqueen, British Polythene Industries Limited, UK.

http://www.bpivisqueenhort.com/media/FE_54_UPDATED_SOLATROL_COPYSEP10.PDF

Brevedan, R.E., Egli, D.B., Leggett, J.E. 1978. Influence of N nutrition on flower and pod abortion and yield of soybeans. *Agronomy Journal* 70, 81-84.

Brewer, P.B., Dun, E.A., Ferguson, B.J., Rameau, C., Beveridge, C.A. 2009. Strigolactone acts downstream of auxin to regulate bud outgrowth in pea and *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 150, 482-493.

Bruening, W.P., Egli, D.B. 2000. Leaf starch accumulation and seed set at phloem-isolated nodes in soybean. *Field Crops Res.* 68, 113-120.

Brun, W.A., K.J. Betts. 1984. Source/sink relations of abscising and non-abscising soybean flowers. *Plant Physiol.* 75, 187-191.

Carlson, J.B., Lersten, N.R. 2004. Reproductive Morphology. In *Soybeans: Improvement, Production and Uses*, Third Edition. Agronomy Monograph no. 16. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison, USA.

Casal, J.J. 1985. Light quality effects on the appearance of tillers of different order in wheat (*Triticum aestivum*). *Ann. Appl. Biol.* 112, 167-173.

Casal, J.J. 2013. Canopy light signals and crop yield in sickness and in health. *ISRN Agronomy*. Volume 2013, 16 pp.

Charles-Edwards, D. A., Doley, D., Rimmington, G. M. 1986. *Modelling Plant Growth and Development*. Academic Press, Sydney, Australia.

Chou, N. 2008. Regulation of branching by phytochrome B and PPFD in *Arabidopsis thaliana*. Master of Science Thesis. Texas A&M University.

Christie, J.M., Reymond, P., Powell, G.K., bernasconi, P., Raibekas, A.A., Liscum, E., Briggs, W.R. 1998. *Arabidopsis* NPH1: a flavoprotein with the properties of a photoreceptor for phototropism. *Science*. 282, 1698-1701.

Cosgrove, D.J. 1981. Rapid suppression of growth by blue light. Occurrence, time course, and general characteristics. *Plant Physiol.* 67, 584-590.

Deregibus, V.A., Sanchez R.A., Casal, J.J. 1983. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. *Plant Physiol.* 72, 900-902.

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. 1988. Plant density and soybean yield. *Crop Sci.* 28: 977-981.

Egli, D.B. 1993. Cultivar maturity and potential yield of soybean. *Field Crops Res.* 32:147-158.

Egli, D.B. 1998. *Seed biology and the yield of grain crops*. CAB INTERNATIONAL, Wallingford, Oxon OX10 8DE, UK.

Egli, D.B. 2005. Flowering, pod set and reproductive success in soya bean. *J. Agronomy & Crop Sci.* 191, 283-291.

Egli, D.B. 2010. Soy pod: a model of fruit set in soybean. *Agron. J.* 102, 39-47.

Egli, D.B., Bruening, W.P. 2002. Flowering and fruit set dynamics during synchronous flowering at phloem-isolated nodes in soybean. *Field Crops Res.* 79, 9-19.

Egli, D.B., Bruening, W.P. 2006. Fruit development and reproductive survival in soybean: Position and age effects. *Field Crops Res.* 98, 195-202.

Egli, D.B., Zhen-wen, Yu. 1991. Crop Growth Rate and seeds per unit area in soybean. *Crop Sci.* 31:439-442.

Enrico, J.M. 2012. Alteración de la relación fuente/destino en etapas tardías del desarrollo reproductivo y su influencia en el rendimiento de la soja [*Glycine max (L.) Merr.*]. Tesis para optar al grado de Magister de la Universidad de Buenos Aires, Area Producción Vegetal.

Evers, J. B., Vos, J., Andrieu, B., Struik, P.C. 2006. Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red:far-red ratio. *Annals of Botany*. 97 (4), 649-658.

Fehr and Caviness, 1977. Stages of soybean development. Special report 80:1-12. Iowa State University, Ames, Iowa.

Finlayson, S. A., Krishnareddy, S.R., Kebrom, T.H., Casal J.J. 2010. Phytochrome regulation of branching in Arabidopsis. *Plant Physiol*. 152: 1914-1927.

Folta KM. 2004. Green light stimulates early stem elongation, antagonizing light-mediated growth inhibition. *Plant Physiology* 135, 1407–1416.

Folta KM. 2004. Green light stimulates early stem elongation, antagonizing light-mediated growth inhibition. *Plant Physiology*. 135, 1407–1416.

Gambín, B.L., Borrás, L. 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: a comparison across crop species. *Ann Appl Biol*. 156, 91-102.

Gardner, F. P., R. B. Pearce and R. L. Mitchell. 1988. *The Physiology of Crop Plants*. Iowa State University Press. Ames, Iowa, USA.

Gibson, L.R., Mullins, R.E. 1996. Influence of day and night temperatures on soybean seed yield. *Crop Sci*. 35, 1636-1642.

Green-Tracewicz, E., E.R. Page, C.J. Swanton. 2011. Shade avoidance in soybean reduces branching and increases plant-to-plant variability in biomass and yield per plant. *Weed Science*. 59:43–49.

Guiamet, J.J., Nakayama, F. 1984. The effects of long days upon reproductive growth in soybeans (*Glycine max (L.) Merr.*) cv. Williams. *Japan. Jour. Crop Sci*. 53(1):35-40.

Gyula, P., Schäfer, E., Nagy, F. 2003. Light perception and signaling in higher plants. *Current opinion in plant biology*, 6:446-452.

Hall, A.J., V.O. Sadras. 2009. Whither crop physiology?. In Sadras, V.O. and Calderini, D.F. (eds) *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy* pp. 545-570. Elsevier: Amsterdam.

Hansen, W. R., Shibles, R. 1978. Seasonal log of the flowering and podding activity of field-grown soybeans. *Agron. J*. 70, 47-50.

Hartwig, E. 1973. Varietal development, pp. 187-210, in *Soybeans: Improvement, Production, and Uses*, (Monograph 16), edited by B E. CALDWELL. American Society of Agronomy, Madison, Wisc.

Heindl, J.C., Brun, W. 1983. Light and shade effects on abscission and 14C-photoassimilate partitioning among reproductive structures in soybean. *Plant Physiol*. 73,434-439.

Heitholt, J.J., D.B. Egli, J.E. Leggett. 1986. Characteristics of reproductive abortion in soybean. *Crop Sci*. 26, 589-595.

Hunt, R., Parsons. E.T. 1981. *Plant growth analysis. Users instructions for the stepwise and spline programs*. Unit of comparative. Univ. of Sheffield, Sheffield, UK.

Jiang, J., Egli, D.B. 1993. Shade induced changes in flower and pod number and flower and fruit abscission in soybean. *Agron. J*. 85: 221-225.

Jiang, J., Egli, D.B. 1995. Soybean seed number and crop growth rate during flowering. *Agron. J*. 87:264-267.

- Kantolic, A. G., Slafer, G. A. 2001. Photoperiod sensitivity alter flowering and seed number determination in indeterminate soybean cultivars. *Field Crops Res.* 72:109-118.
- Kasperbauer, M.J. 1987. Far-red light reflection from green leaves and effects on phytochrome-mediated assimilate partitioning under field conditions. *Plant Physiol.* 85, 350-354.
- Kasperbauer, M.J., Kaul, K. 1996. Light quantity and quality effects on source-sink relationships during plant growth and development. In *Photoassimilate distribution in plants and crops. Source-sink relationships.* E. Zamski and A.A. Schaffer (ed.) Marcel Decker Inc. p. 421-440.
- Kebrom, T.H., Burson, B.L., and Finlayson, S.A. 2006. Phytochrome B represses *Teosinte Branched1* expression and induces sorghum axillary bud outgrowth in response to light signals. *Plant Physiol.* 140, 1109-1117.
- Keller, M., Jaillais, Y., Pedmale U.V., Moreno Javier, E, Chory, J. Ballare, C.L. 2011. *The Plant Journal.* 67, 195–207.
- Kokubun, M., Watanabe, K. 1983. Analysis of the yield-determining process of field-grown soybeans in relation to canopy structure. *Japan. Jour. Crop Sci.* 52:215-219
- Liscum, F., Briggs, W.R. 1995. Mutations in the *NPH1* locus of *Arabidopsis* disrupt the perception of phototropic stimuli. *Plant cell,* 7, 473-485.
- López Pereira M., Trápani, N., Casal, J., Hall A.J. 2006. Los vecinos se ponen de acuerdo: el fitocromo define la inclinación alternada de tallos en el cultivo de girasol. XXVI Reunión de la Asociación Argentina de Fisiología Vegetal. Libro de resúmenes, pag. 98. Chascomús, Bs. As., Argentina.
- Maddoni, G.A., Otegui, M.E., Andrieu B., Chelle, M., Casal J.J. 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiol.* 130, 1-9.
- Mathew, J. P., Herbert, S. J., Zhang, S, Rautenkranz, A. F. F, Litchfield, G. V. 2000. Differential response of soybean yield components to the timing of light enrichment. *Agron. J.* 92:1156-1161.
- Morandi, E.N., Casano, L.M., Reggiardo, L.M. 1988. Post-flowering photoperiodic effect on reproductive efficiency and seed growth in soybean. *Field Crops Res.* 18, 227-241.
- Munier-Jolain, N. G., Ney, B., Duthion, C. 1993. Sequential development of flowers and seeds on the main stem of an indeterminate soybean. *Crop Sci.* 33, 768-771.
- Myers, R.L., Brun, W.A., Brenner M.L. 1987. Effect of raceme-localized supplemental light on soybean reproductive abscission. *Crop Sci.* 27: 273-277.
- Novoplansky, A., Cohen, D., Sachs, T. 1990. How portulaca seedlings avoid their neighbors. *Oecologia (Berlin).* 82, 490-493.
- Orf, J.H., Hutton, S.F., Carter, Jr. T.E. Breeding for soybean drought tolerance: update on U.S. experience. *World Soybean Research Conference VII.* 2004. Foz do Iguassu, PR, Brasil.
- Parvez, A.Q., Gardner, F.P., Boote, K.J. 1989. Determinate and indeterminate type soybean cultivar responses to pattern, density and planting date. *Crop Sci.* 29, 150-157.
- Pierik, R., Djakovic-Petrovic, T., Keuskamp, D.H., de Wit, M., Voesenek L.A.C.J. 2009. Auxin and ethylene regulate elongation responses to neighbor proximity signals independent of gibberellin and DELLA proteins in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 149, 1701–1712.
- Poorter, H., Sack, L. 2012. Pitfalls and possibilities in the analysis of biomass allocation patterns in plants. *Front Plant Sci.* 3: 259.
- Quijano A., Morandi E.N. 2007. ¿Son los asimilados el único factor limitante en el establecimiento de los frutos en soja? *Workshop Internacional: Eco Fisiología Vegetal aplicada al estudio de la determinación del rendimiento y la calidad de los cultivos de*

granos. Primer encuentro Red Raíces de Ecofisiología, SECyT. Mar del Plata, argentina. Libro de Resúmenes, p. 30-31.

Quijano, A. Martignone, R.A, Morandi E.N., Bodrero M.L. 1998. Relación entre el número de semillas, la tasa de crecimiento de cultivo y rendimiento en soja. Actas XXII Reun. Arg. de Fisiología Vegetal, Mar del Plata. Pp. 170-171.

Ramseur, E. L., Wallace, S. U., Quisenberry, V. L. 1985. Growth of 'Braxton' soybeans as influenced by irrigation and intrarow spacing. *Agron. J.* 77, 163-168.

Reddy, S.K., Finlayson, S.A., 2014. phyB promotes branching by reducing auxin signaling. *Plant Physiol.* DOI:10.1104/pp.113.234021.

Rousseaux, M.C., Ballaré, C.L., Jordan, E.T., Vierstra, R.D. 1997. Directed overexpression of PHY A locally suppresses stem elongation and leaf senescence responses to far-red radiation. *Plant, Cell & Environ.* 20, 1551-1558.

Sadras, V.O. 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Res.* 100. 125-138.

Sadras, V.O., Denison, R.F. 2009. Do plants parts compete for resources? An evolutionary viewpoint. *New Phytologist.* 183: 565-574

Sager, J.C., Smith, W.O., Edwards, J.L., Cyr, K.L. 1988. Photosynthetic efficiency and phytochrome photoequilibria determination using spectral data. *American Society of Agricultural Engineers*, 31: 1882-1889.

Santos, D.J., Ferrari, B., Fresoli, D., Verte, P., Benavidez, R., Vicentini, R., Della Magdalena, M., Mondino, M., Salas, G., Lustig, S., Antogiovani, M. Devani, M., Ledesma, F., Lizondo, M., Érase, L., Salines, L., Baigorri, H., Nari, C., Rossi, R., Salado Navarro, L., Dolinkue, J., Wright, R., Curti, L., Sanmartin, O., de la Vega, A. J. 2006. Ganancia genética en soja en Argentina entre 1980 y 2000. Actas 3er Congreso de Soja del MERCOSUR. 196-200.

Sattin, M., Zuin, M.C., Sartorato, I. 1994. Light quality beneath field-grown maize, soybean and wheat canopies – red:far red variations. *Physiologia Plantarum* 91:322-328.

Schmitt, J. 1997. Is photomorphogenic shade avoidance adaptive? Perspectives from population biology. *Plant, Cell & Env.* 20, 826-830.

Schou, J.B., Jeffers, D.L. y Streeter, J.G. 1978. Effects of reflectors, black boards, or shades applied at different stages of plant development on yield of soybeans. *Crop Sci.* 18:29-34.

Sellaro R., Crepy, M., Trupkin, S. A. 2010. Cryptochrome as a sensor of the blue/green ratio of natural radiation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 154 (1), 401-409.

Sheldrake, A.R., 1979. A hydrodynamical model of pod-set in pigeon pea (*Cajanus cajan*). *Indian J. Plant Physiol.* 22, 137-143.

Shibles, R.M., y Weber, C.R. 1965. Leaf area, solar radiation interception and dry matter production by soybeans. *Crop Sci.* 5:575-577.

Shibles, R.M., Anderson, I.C., Gibson, A.H. 1975. Soybean. P. 151-190. In L.T. Evans (ed.) *Crop physiology*. Cambridge Univ. Press, London.

Sinclair, T.R. Physiological traits for ameliorating drought stress. World Soybean Research Conference VII. 2004. Foz do Iguassu, PR, Brasil. p. 245-252.

Sinclair, T.R., Wit, C.T. 1975. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science, USA* 189, 565-567.

Slafer, G.A., D.F. Calderini, Miralles. D.J. 1996. Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. In: M.P. Reynolds, S. Rajaram and A. McNab (Eds.) *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers*, pp: 101-132, CIMMYT, Mexico DF.

Smith, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 481-518.

Smith, H. 1986. The perception of light quality. In: Kendrick R E, Kronenberg G H M (eds). *Photomorphogenesis in plants*. Marthinus Nihoff Publishers, Dordrecht, pp 187-217.

Specht, J.E., Williams, J.H. 1984. Contribution of genetic technology to soybean productivity-reprospect and prospect. In *Genetic contributions to yield gains of five major crops plants*; W.R.Fehr, Ed.; ASA, CSSA: Madison, Wisconsin, EEUU. P. 49-74.

Su, H, Abernathy, S.D., White, R.H., Finlayson, S A. 2011. Photosynthetic photon flux density and phytochrome B interact to regulate branching in *Arabidopsis*. *Plant, Cell and Environ.* 34(11):1986-98.

Suwignyo, R.A., Nose, A., Kawamitsu, Y., Tsuchiya, M., Wasano, K. 1995. Effects of manipulations of source and sink on the carbon exchange rate and some enzymes of sucrose metabolism in leaves of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Plant cell physiol.* 36(8): 1439-1446.

van Doorn, W., Stead, A.D. 1997. Abscission of flowers and floral parts. *J Exp Bot.* 48 (309), 821-837.

Van Schaik, P.H., Probst, A.M. 1958. Effect of some environmental factors on flower production and reproductive efficiency of soybean. *Agron. J.* 50, 192, 197.

Zhang, T, Maruhnich, S.A., Folta, K.M. 2011. Green Light Induces Shade Avoidance Symptoms. *Plant Physiol.* 157, 1528–1536.

ANEXO

Correlación entre los componentes de los distintos estratos

1 indica E 0-40, 2 indica E 40-80 y 3 indica E +80

Pearson Correlation Coefficients, N = 8								
Prob > r under H0: Rho=0								
	NTp1	NTpRep1	Ram1	NRam1	NRamRep1	VaTp1	VaRam1	Va1
NTp1	1.00000	0.14599 0.7301	0.44115 0.2739	0.79884 0.0174	0.53866 0.1684	-0.31128 0.4530	0.23876 0.5690	0.13581 0.7485
NTpRep1	0.14599 0.7301	1.00000	0.09547 0.8221	0.54585 0.1617	0.54946 0.1583	0.51166 0.1949	0.63224 0.0926	0.67991 0.0636
Ram1	0.44115 0.2739	0.09547 0.8221	1.00000	0.64107 0.0867	0.71222 0.0475	-0.51186 0.1947	0.51530 0.1912	0.33089 0.4234
NRam1	0.79884 0.0174	0.54585 0.1617	0.64107 0.0867	1.00000	0.88576 0.0034	0.00592 0.9889	0.69483 0.0558	0.61346 0.1058
NRamRep1	0.53866 0.1684	0.54946 0.1583	0.71222 0.0475	0.88576 0.0034	1.00000	0.09140 0.8296	0.91223 0.0016	0.82374 0.0119
VaTp1	-0.31128 0.4530	0.51166 0.1949	-0.51186 0.1947	0.00592 0.9889	0.09140 0.8296	1.00000	0.39511 0.3327	0.58919 0.1243
VaRam1	0.23876 0.5690	0.63224 0.0926	0.51530 0.1912	0.69483 0.0558	0.91223 0.0016	0.39511 0.3327	1.00000	0.97501 <.0001
Va1	0.13581 0.7485	0.67991 0.0636	0.33089 0.4234	0.61346 0.1058	0.82374 0.0119	0.58919 0.1243	0.97501 <.0001	1.00000
	NTp2	NTpRep2	Ram2	NRam2	NRamRep2	VaTp2	VaRam2	Va2
NTp2	1.00000	0.99798 <.0001	0.36970 0.3674	0.79169 0.0192	0.90308 0.0021	0.80514 0.0159	0.62399 0.0982	0.76099 0.0283
NTpRep2	0.99798 <.0001	1.00000	0.33427 0.4184	0.77784 0.0230	0.87446 0.0045	0.82591 0.0115	0.60485 0.1122	0.76050 0.0285
Ram2	0.36970 0.3674	0.33427 0.4184	1.00000	0.16235 0.7009	0.51443 0.1921	-0.04898 0.9083	-0.00108 0.9980	-0.04383 0.9179
NRam2	0.79169 0.0192	0.77784 0.0230	0.16235 0.7009	1.00000	0.82724 0.0113	0.63626 0.0899	0.75730 0.0295	0.76056 0.0285
NRamRep2	0.90308 0.0021	0.87446 0.0045	0.51443 0.1921	0.82724 0.0113	1.00000	0.58161 0.1304	0.71692 0.0454	0.70311 0.0517
VaTp2	0.80514 0.0159	0.82591 0.0115	-0.04898 0.9083	0.63626 0.0899	0.58161 0.1304	1.00000	0.66284 0.0732	0.89374 0.0028
VaRam2	0.62399 0.0982	0.60485 0.1122	-0.00108 0.9980	0.75730 0.0295	0.71692 0.0454	0.66284 0.0732	1.00000	0.92785 0.0009

**Correlación entre la radiación Azul medida a los 20 cm y los componentes del E 0-40.
DDE1, DDE2, DDE3, DDE4 y DDE5 son valores promedio de las mediciones realizadas a
los 36, 36+45, 36+45+50, 36+45+50+53, 36+45+50+53+57**

Pearson Correlation Coefficients, N = 8
Prob > |r| under H0: Rho=0

	NTp	NTpRep	Ram	NRam	NRamRep	VaTp	VaRam	Va
DDE1	0.92966 0.0008	0.33065 0.4237	0.31624 0.4454	0.86539 0.0055	0.60482 0.1122	-0.01899 0.9644	0.34629 0.4007	0.30008 0.4702
DDE2	0.90345 0.0021	0.26567 0.5248	0.32316 0.4349	0.85980 0.0062	0.59873 0.1168	0.01125 0.9789	0.35281 0.3913	0.31354 0.4495
DDE3	0.88981 0.0031	0.25872 0.5361	0.32419 0.4334	0.85955 0.0062	0.60544 0.1117	0.03167 0.9407	0.36798 0.3698	0.33187 0.4219
DDE4	0.87586 0.0043	0.25736 0.5383	0.32500 0.4322	0.86034 0.0061	0.61481 0.1048	0.05397 0.8990	0.38721 0.3433	0.35423 0.3893
DDE5	0.86429 0.0056	0.26450 0.5267	0.32547 0.4315	0.86337 0.0057	0.62735 0.0959	0.07926 0.8520	0.41198 0.3105	0.38222 0.3501

**Correlación entre la relación R/RL medida a los 20 cm y los componentes del E 0-40.
Tem1, Tem2, Tem3, Tem4 y Tem5 son valores promedio de las mediciones realizadas a
los 36, 36+45, 36+45+50, 36+45+50+53, 36+45+50+53+57**

Pearson Correlation Coefficients, N = 8
Prob > |r| under H0: Rho=0

	NTp	NTpRep	Ram	NRam	NRamRep	VaTp	VaRam	Va
Tem1	0.92543 0.0010	0.00800 0.9850	0.50225 0.2047	0.74961 0.0322	0.46809 0.2421	-0.44280 0.2719	0.09630 0.8206	-0.02231 0.9582
Tem2	0.82561 0.0116	0.01308 0.9755	0.68594 0.0603	0.70851 0.0492	0.52195 0.1846	-0.64387 0.0849	0.13119 0.7568	-0.04108 0.9231
Tem3	0.68421 0.0613	0.03279 0.9386	0.72908 0.0402	0.60876 0.1092	0.50417 0.2027	-0.72793 0.0406	0.12943 0.7600	-0.06383 0.8806
Tem4	0.57321 0.1375	0.01227 0.9770	0.73070 0.0395	0.51398 0.1926	0.45885 0.2528	-0.77026 0.0253	0.10315 0.8080	-0.09758 0.8182
Tem5	0.54273 0.1646	0.06398 0.8804	0.71848 0.0447	0.49983 0.2072	0.45592 0.2562	-0.75829 0.0292	0.11505 0.7862	-0.08423 0.8428

**Correlación entre la radiación Azul medida a los 60 cm y los componentes del E 40-80.
Tem1, Tem2, Tem3, Tem4 y Tem5 son valores promedio de las mediciones realizadas a
los 36, 36+45, 36+45+50, 36+45+50+53, 36+45+50+53+57**

Pearson Correlation Coefficients, N = 8
Prob > |r| under H0: Rho=0

	NTp	NTpRep	Ram	NRam	NRamRep	VaTp	VaRam	Va
Tem1	0.62428 0.0980	0.60795 0.1098	0.01742 0.9673	0.90456 0.0020	0.69723 0.0546	0.58592 0.1269	0.88104 0.0038	0.81642 0.0134
Tem2	0.60478 0.1122	0.62275 0.0991	0.02727 0.9489	0.70455 0.0510	0.41735 0.3036	0.63313 0.0920	0.39888 0.3276	0.55123 0.1567
Tem3	0.58430 0.1283	0.60278 0.1137	0.00024 0.9995	0.69189 0.0573	0.39594 0.3316	0.62603 0.0968	0.39231 0.3364	0.54447 0.1629
Tem4	0.57833 0.1332	0.59683 0.1183	-0.00872 0.9836	0.68945 0.0585	0.39083 0.3384	0.62666 0.0964	0.39798 0.3288	0.54849 0.1592
Tem5	0.49956 0.2075	0.51778 0.1887	-0.05318 0.9005	0.61920 0.1016	0.31924 0.4409	0.57265 0.1379	0.35820 0.3836	0.49974 0.2073

**Correlación entre la relación R/RL medida a los 60 cm y los componentes del E 40-80.
DDE1, DDE2, DDE3, DDE4 y DDE5 son valores promedio de las mediciones realizadas a
los 36, 36+45, 36+45+50, 36+45+50+53, 36+45+50+53+57**

Pearson Correlation Coefficients, N = 8
Prob > |r| under H0: Rho=0

	NTp	NTpRep	Ram	NRam	NRamRep	VaTp	VaRam	Va
Tem1	0.60729 0.1103	0.60558 0.1116	0.21290 0.6127	0.68357 0.0616	0.54488 0.1626	0.53118 0.1755	0.55455 0.1537	0.59230 0.1218
Tem2	0.74194 0.0351	0.74509 0.0339	0.30000 0.4703	0.74633 0.0334	0.62490 0.0976	0.60389 0.1129	0.41253 0.3098	0.53885 0.1682
Tem3	0.72951 0.0400	0.73239 0.0388	0.31667 0.4447	0.67347 0.0671	0.61028 0.1081	0.57515 0.1358	0.38673 0.3439	0.50937 0.1973
Tem4	0.72001 0.0440	0.72402 0.0423	0.27205 0.5145	0.68084 0.0631	0.59788 0.1175	0.56417 0.1452	0.37830 0.3555	0.49920 0.2079
Tem5	0.60871 0.1093	0.61601 0.1039	0.13811 0.7443	0.64520 0.0841	0.47952 0.2292	0.51658 0.1899	0.30952 0.4557	0.43731 0.2786