

Eficiencia transpiratoria como atributo de tolerancia al déficit hídrico
en soja (*Glycine max* (L.) Merrill): variabilidad intraespecífica y su
asociación con la estabilidad del rendimiento

*Tesis para optar al título de Magíster de la Universidad de Buenos,
Área Producción Vegetal*

Salvador Prieto Angueira

Ingeniero Agrónomo – Facultad de Ciencias Agropecuarias - Universidad Nacional de
Córdoba - 2003

Lugar de trabajo: Estación Experimental Agropecuaria Santiago del Estero - Instituto
Nacional de Tecnología Agropecuaria / Facultad de Agronomía y Agroindustrias –
Universidad Nacional de Santiago del Estero



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

COMITÉ CONSEJERO

Directora de tesis

Claudia Rosa Cecilia Vega

Ingeniera Agrónoma (Universidad Nacional de Tucumán)
Doctora, Magister Scientiae (Universidad de Mar del Plata)

Consejero de Estudios

Claudio Alejandro Chimenti

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Magister Scientiae (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Directora de tesis

Claudia Rosa Cecilia Vega

Ingeniera Agrónoma (Universidad Nacional de Tucumán)
Doctora, Magister Scientiae (Universidad de Mar del Plata)

JURADO

Adriana Graciela Kantolic

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)
Doctora (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Rodolfo Cesáreo Gil

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Magister Science (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 29 de diciembre de 2011

DEDICATORIA

Quiero dedicar esta tesis muy especialmente a mis tres amores: Natalia, Emilio y León. A Nati, mi amada mujer, muchas gracias por acompañarme incansablemente estos años, escuchando, alentado y ayudándome a poner lo mejor de mí cada día. Sin ella esto no hubiera sido posible. Emi y León, mis bellos hijos, quienes nacieron durante el transcurso de esta tesis, muchas gracias por haberme enseñado a entender lo verdaderamente importante en la vida. A los tres, infinitas gracias por ser mi motor y alegría diaria.

Quiero dedicar también esta tesis a mis padres y compañeros de trabajo, Daniel y Cristina, quienes no solo me transmitieron el amor por la profesión y la investigación sino que además me enseñaron, con sus ejemplos, los valores con los cuales se debe vivir, ayudándome a crecer como persona. También quiero dedicar este trabajo a mis hermanos, Nico y Manu, quienes a la distancia fueron una compañía constante durante estos años. A los cuatro infinitas gracias.

Por último, esta tesis también está dedicada a mi tía Pini, quien me recibió en su casa en cada viaje a Buenos Aires, haciéndome sentir como en casa con su felicidad constante.

AGRADECIMIENTOS

A Claudia por transmitirme su pasión y conocimientos de ecofisiología de cultivos. Por su generosidad, consejos, paciencia y predisposición al trabajo constante. Infinitas gracias por darme ánimo durante los momentos de crisis que fueron muchos en este último tiempo y sobre todo por haberme enseñado que un buen investigador no solo es quien busca nuevos conocimientos sino que también es una persona honesta, respetosa y generosa.

A Claudio, por escuchar y responder siempre mis dudas con claridad y objetividad y muy especialmente por recordarme siempre cual era el rumbo a seguir. Muchas gracias.

A mis amigos del posgrado, Walter Miranda, Mariano Cicchino, Josefina Molino, Josefina Diez, César Mignone, Dionisio Gómez y Alan Severini quienes hicieron amenas mis estadías en Buenos Aires. A todos ellos: ¡nos vemos en el doctorado!

Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) por otorgarme la beca y financiarme la maestría. A Fernando Andrade y Alfredo Cirilo coordinadores del Área Estratégica de Ecofisiología Vegetal y del Proyecto Propio de Red de Ecofisiología Vegetal del INTA, respectivamente, por la constante colaboración y motivación a los becarios de la disciplina en los diferentes lugares del país.

A los integrantes de mi grupo de trabajo de Recursos Naturales del INTA EEA Santiago del Estero, Gabriel Angella, Daniel Prieto, Cristina Angueira, Ramiro Salgado, María Cristina Sánchez, Luis Acuña, Juana Lopez, Gabriela Barraza, José Salvatierra, Mario Valoy, José Rodríguez y Mario Umbidez por haber permitido priorizar mis estudios por sobre las actividades del grupo durante todos estos años. Además quiero agradecer muy especialmente a Ramiro Rodríguez y Ariel Rodríguez quienes me ayudaron con las tareas diarias de los experimentos de esta tesis con mucha energía y no faltando domingos y feriados.

A mis amigos y compañeros del subnodo de Ecofisiología Vegetal del Noroeste Argentino del INTA: Luciana Martínez Calsina, Matías Romani, Ariel Rodríguez Torressi, Martín Zárate, Nestor Gomez, Juan José Agüero, Martín Acreche, Julio Víctor Sáez, Josefina Diez, Luis Erazzú y Sergio Uhart. Muchas gracias por las críticas constructivas durante las diferentes exposiciones de resultados preliminares de la tesis y por el incentivo a seguir mejorando cada día.

A Diego Soldini, Raúl Vicentini, Luis Erazzú, Graciela Salas y muy especialmente a Fernando Ledesma quienes generosamente me suministraron las semillas para realizar los experimentos de este trabajo.

A Ester Casenave y María Eugenia Toselli quienes me abrieron sus puertas en el Laboratorio de Fisiología de la Facultad de Agronomía y Agroindustrias de la Universidad Nacional de Santiago del Estero (FAyA-UNSE) para realizar diferentes mediciones de esta tesis.

Muchas gracias a todos.

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.”

INDICE GENERAL

1. CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.2. Objetivos	5
1.2.1. Objetivos específicos	5
1.3. Hipótesis	6
1.4. Estructura de la tesis	6
2. CAPÍTULO II: VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA EN LA EFICIENCIA TRANSPIRATORIA DURANTE LA FASE VEGETATIVA EN SOJA.....	7
2.1. Introducción.....	7
2.2. Materiales y métodos.....	8
2.2.1. Descripción del sitio experimental y material vegetal utilizado	8
2.2.2. Registros climáticos	8
2.2.3. Condiciones de crecimiento	10
2.2.4. Tratamientos hídricos y diseño experimental	11
2.2.5. Parámetros evaluados	12
2.2.5.1. Contenido hídrico	12
2.2.5.2. Fenología y número de nudos visibles en el tallo principal	13
2.2.5.4. Materia seca	13
2.2.5.5. Eficiencia transpiratoria	13
2.2.5.6. Conductancia estomática.....	14
2.2.6. Análisis estadístico	14
2.3. Resultados	15
2.3.1. Condiciones ambientales de crecimiento durante el experimento.....	15
2.3.2. Evolución del contenido hídrico	17
2.3.3. Número de nudos visibles en el tallo principal.....	18
2.3.4. Transpiración	21
2.3.5. Materia seca total y partición hacia distintos órganos vegetativos.....	24
2.3.6. Eficiencia transpiratoria.....	28
2.3.7. Conductancia estomática	35
2.4. Discusión	44
2.4.1. Eficiencia transpiratoria y su variabilidad intraespecífica.....	44
2.4.2. Conductancia estomática y su relación con la eficiencia transpiratoria	48
2.5 Conclusiones	49
3. CAPITULO III: EFICIENCIA TRANSPIRATORIA Y SU RELACION CON LA ESTABILIDAD DEL RENDIMIENTO ANTE CAMBIOS EN LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA DURANTE LA FASE REPRODUCTIVA EN SOJA	51
3.1. Introducción.....	51
3.2. Materiales y métodos.....	53
3.2.1. Descripción del sitio experimental y material vegetal utilizado.....	53
3.2.2. Registros climáticos	53
3.2.3. Condiciones de crecimiento	53
3.2.4. Períodos del experimento y diseño experimental	54
3.2.5. Tratamientos hídricos	55
3.2.6. Parámetros evaluados	55
3.2.6.1. Contenido hídrico del suelo	55
3.2.6.2. Fenología.....	57
3.2.6.3. Transpiración.....	58
3.2.6.4. Materia seca	58

3.2.6.5. Área foliar por planta y su duración.....	58
3.2.6.6. Eficiencia transpiratoria	59
3.2.6.7. Rendimiento y componentes	59
3.2.7. Análisis estadístico	60
3.3. Resultados	61
3.3.1. Condiciones ambientales durante el experimento	61
3.3.2. Fenología de los genotipos	61
3.3.3. Evolución del contenido hídrico del suelo.....	62
3.3.4. Transpiración	64
3.3.5. Evolución de la materia seca y del área foliar	65
3.3.5.1. Materia seca total y su partición a estructuras vegetativas y reproductivas	65
3.3.5.2. Área foliar por planta y duración del área foliar	69
3.3.6. Eficiencia transpiratoria.....	71
3.3.6.1. Período previo al déficit hídrico.....	73
3.3.6.2. Período del déficit hídrico	73
3.3.6.3. Período posterior al déficit hídrico.....	75
3.3.6.4. Fase reproductiva	77
3.3.7. Rendimiento y sus componentes en madurez fisiológica	79
3.3.8. Eficiencia transpiratoria durante la fase reproductiva y su relación con el rendimiento y sus componentes	85
3.3.9. Eficiencia transpiratoria a través de diferentes experimentos	87
3.3.9.1. Eficiencia transpiratoria durante fases vegetativas	87
3.3.9.2. Eficiencias transpiratorias determinadas durante y posteriormente al déficit hídrico en la fase reproductiva y su asociación con la eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa.....	88
3.3.9.3. Asociación entre eficiencias determinadas en fase vegetativa y reproductiva.....	89
3.4. Discusión	91
3.4.1. Eficiencia transpiratoria en términos de biomasa total.....	92
3.4.2. Eficiencia transpiratoria en términos de biomasa reproductiva y su asociación con el rendimiento y sus componentes	92
3.4.3. Eficiencia transpiratoria a través de fases de crecimiento	95
3.5. Conclusiones	96
4. CAPITULO IV: CONSIDERACIONES FINALES.....	97
4.1. Contrastación de hipótesis.....	97
4.2. Aportes originales al conocimiento científico.....	100
4.3. Implicancia para futuras líneas de investigación.....	102
5. BIBLIOGRAFÍA	107
APÉNDICE I.....	115
Caracterización de la evolución del déficit hídrico con un modelo trifásico y comparación entre genotipos dentro de cada tanda del Experimento 1	115
Resultados	116

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1: Tanda de ensayo, nombre, grupo de madurez, hábito de crecimiento y procedencia de los 36 genotipos de soja evaluados durante la etapa de crecimiento vegetativo bajo dos condiciones hídricas.....	9
Tabla 2.2. Textura, contenido de arena, limo, arcilla y materia orgánica, densidad aparente, contenido gravimétrico de agua de capacidad de campo (gCC) y del punto de marchitez permanente (gPMP) de los sustratos utilizados en las Tandas 1 y 2 del Experimento 1.....	11
Tabla 2.3. Temperatura máxima (T _{máx}) y mínima (T _{mín}), radiación solar incidente diaria (R), déficit de presión de vapor del día (DPV) y evapotranspiración potencial diaria (ETP) promedios durante las etapas previas al inicio del déficit hídrico (PreDH), durante el déficit hídrico (Promedio DH) el cual fue dividido en 3 períodos, período 1 (DH1, días 0 al 8 desde el inicio del DH), 2 (DH2, días 9 al 17 desde el inicio del DH) y 3 (DH3, días 18 al 26 desde el inicio del DH) y promedio durante todo el ensayo (Promedio Ens.) en la Tanda 1 y 2. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.....	16
Tabla 2.4. Número de nudos visibles en el tallo principal en diferentes genotipos (G) de soja en los regímenes hídrico (RH) control y déficit hídrico de la Tanda 1 y 2. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.	19
Tabla 2.5. Transpiración total acumulada en diferentes genotipos (G) de soja bajo los regímenes hídricos control y déficit hídrico y reducción de la transpiración en el déficit hídrico respecto al régimen control en la Tanda 1 y 2. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.	23
Tabla 2.6. Materia seca total en diferentes genotipos (G) de soja bajo los regímenes hídricos (RH) control y déficit hídrico en la Tanda 1 y 2. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.	24
Tabla 2.7. Distribución porcentual de la materia seca final hacia distintas fracciones (raíces, tallos y hojas –láminas y pecíolos) en diferentes genotipos de soja sometidos a dos regímenes hídricos (control y déficit hídrico) en dos ensayos (Tandas 1 y 2). Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.	27
Tabla 2.8. Eficiencia transpiratoria en diferentes genotipos (G) de soja bajo los regímenes hídricos control y déficit hídrico en la Tanda 1 y 2. Genotipos comunes en ambas tandas: NA 7636, NA 8000, NA 7053. * indica genotipo de procedencia Argentina. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.....	31
Tabla 2.9. Conductancia estomática promedio en diferentes genotipos (G) de soja bajo los regímenes hídricos (RH) control y déficit hídrico en la Tanda 1 y 2. Genotipos comunes en ambas tandas: NA 7636, NA 8000, NA 7053. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.	39

Tabla 3.1. Nombre, procedencia, transpiración y eficiencia transpiratoria (determinados durante la etapa de crecimiento vegetativo, Capítulo II) de los 6 genotipos de soja evaluados.....	53
Tabla 3.2. Textura, contenido de arena, limo, arcilla y materia orgánica, densidad aparente, contenido gravimétrico de capacidad de campo (gCC) y del punto de marchitez permanente (gPMP) del sustrato.	54
Tabla 3.3. Momento de ocurrencia de los principales estadios reproductivos expresados en días desde la emergencia en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Los estadios fenológicos son: comienzo de floración (R1), comienzo de fructificación (R3), comienzo de llenado de semillas (R5), finalización del comienzo del llenado de semillas (R55), comienzo de madurez (R7) y plena madurez (R8).	62
Tabla 3.4. Estimación de parámetros de modelos de evolución del déficit hídrico (Ec. 3.5) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Los parámetros ajustados son: contenido gravimétrico de agua en la asíntota (g_0), ordenada al origen (a) y curvatura (b). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media. En todos los casos, el nivel de significancia del ajuste del modelo exponencial fue <0.0001	64
Tabla 3.5. Transpiración total acumulada en los períodos previo, durante y posterior al déficit hídrico (DH) en seis genotipos (G) de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos (RH) control (C) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semillas (DH). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.	65
Tabla 3.6. Materia seca (MS) total, reproductiva y vegetativa y relación MS reproductiva/MS total en seis genotipos (G) de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, bajo dos regímenes hídricos (RH): control (C) y déficit hídrico (DH) entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semillas. Datos determinados al inicio y final del déficit hídrico y en madurez plena, correspondientes a los estadios R3, R5.5 y R8 según escala de Fehr y Caviness (1977), respectivamente. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.	68
Tabla 3.7. Área foliar por planta (AFP) al inicio y final del déficit hídrico (DH) y en madurez plena en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos control (C) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semillas (DH). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.	69
Tabla 3.8. Duración del área foliar por planta durante y posterior al periodo de déficit hídrico (Durante DH y Post DH, respectivamente) en cuatro genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos control (C) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semilla (DH). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.	71
Tabla 3.9. Eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa total durante el periodo previo al inicio del déficit hídrico ($ET\ BT_{pre-DH}$) en seis genotipos (G) de soja de	

diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media. 73

Tabla 3.10. Eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa total (ET BT), reproductiva (ET BR) y vegetativa (ET BV) durante el período de déficit hídrico comprendido entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semillas (DH) en los regímenes hídricos (RH) control (C) y déficit hídrico (DH) en seis genotipos (G) de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media. 74

Tabla 3.11. Eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa reproductiva (ET BR) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos (RH) control (C) y déficit hídrico (DH) durante los periodos posterior al déficit hídrico (post-DH) y durante la fase reproductiva (total). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media. 78

Tabla 3.12. Número total de vainas por planta, número total de semillas por planta y vainas, peso promedio de las semillas y materia seca de semillas (rendimiento por planta) en seis genotipos de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos control (C) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semilla (DH). Datos valorados en madurez plena. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media. 79

Tabla 3.13. Número total de nudos, número de vainas promedio por nudo y aborto de vainas en porcentaje por planta, tallo principal y ramas en madurez plena en seis genotipos de soja bajo los regímenes hídrico control (C) y déficit hídrico (DH). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media. 84

Tabla 3.14 Coeficientes y nivel de significancia de correlaciones entre la eficiencia transpiratoria (ET, g.kg-1) durante la fase vegetativa (ET BT fase vegetativa, Experimento 1) y la ET en la producción de biomasa total durante el período de déficit hídrico (ET BT_{DH}, Experimento 2), la ET en la producción de biomasa reproductiva durante el DH (ET BR_{DH}, Experimento 2), la ET en la producción de biomasa reproductiva post-DH (ET BR_{postDH}, Experimento 2) y la ET en la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva (ET BR_{total}, Experimento 2), en el régimen hídrico (RH) control (C) y déficit hídrico (DH) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. 89

Tabla I.1. Ajuste y estimación de parámetros de modelos de evolución del déficit hídrico (Ec. I.1-I.3) en 36 genotipos de soja distribuidos en dos ensayos (Tanda 1 y 2). Los parámetros ajustados son: contenido gravimétrico de agua al inicio del déficit hídrico (g_{idh}), tasa de secado inicial del sustrato (TS_i), día de inicio de la TS_f (t_{iTSf}), tasa de secado final del sustrato (TS_f), día del inicio del plateau ($t_{iplateu}$) y contenido gravimétrico de agua en el plateau (g_{plateu}). Entre paréntesis, se presenta el error estándar de la media. En todos los genotipos el nivel de significancia del ajuste del modelo trifásico es <0.0001 117

Tabla I.2. Valores promedio, p valor del análisis de la varianza y valor de la mínima diferencia significativa para el efecto genotipo (G) de los parámetros contenido gravimétrico de agua al inicio del déficit hídrico (g_{idh}), tasa de secado inicial del sustrato (TS_i), día de inicio de la TS_f (t_{iTSf}), tasa de secado final del sustrato (TS_f), día del inicio del plateau ($t_{iplateu}$) y contenido gravimétrico de agua en el plateau (g_{plateu}) en el régimen

déficit hídrico en 39 genotipos distribuidos en la Tanda 1 y 2 del experimento 1. Entre paréntesis, el error estándar de la media. 118

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1. Evolución de variables ambientales durante la etapa previa al inicio del déficit hídrico (PreDH, días -15 o -17 a 0 desde el inicio del déficit hídrico en la Tanda 1 y 2, respectivamente) y durante la etapa del déficit hídrico (dividida en 3 períodos de 9 días cada uno, días 0 a 8 -DH1-, 9 a 17 -DH2- y 18 a 26 -DH3) en la Tanda 1 (símbolos llenos) y 2 (símbolos vacíos). A) Temperatura máxima diaria (▲), mínima diaria (■), óptima de soja (línea) y máxima cardinal de soja (línea punteada). B) Déficit de presión de vapor del día (DPV). C) Radiación solar incidente diaria (Radiación). D) Evapotranspiración potencial diaria (ETP). 16
- Figura 2.2. Evolución del contenido gravimétrico de agua en el suelo (g) en plantas de soja bajo dos regímenes hídricos diferentes (control -símbolos llenos- y déficit hídrico -símbolos vacíos-) en dos ensayos (Tanda 1 -A- y 2 -B-). 18
- Fig. 2.3. Evolución del número de nudos visibles en el tallo principal (NNTP). A) Tanda 1 (■) y Tanda 2 (□). B) Tanda 1 en el régimen hídrico control (●) y déficit hídrico (○). C) Tanda 2 en el régimen hídrico control (▲) y déficit hídrico (△). 20
- Fig. 2.4. Relación entre el número de nudos en el tallo principal (NNTP) en el régimen control y el NNTP en el régimen déficit hídrico (expresado como relativo al control). A) Tanda 1. B) Tanda 2. 21
- Fig. 2.5. Dendograma de agrupamiento de genotipos (G) de soja en función de la transpiración total acumulada en el régimen hídrico control en la Tanda 1 (A) y 2 (B). 22
- Fig. 2.6. Relación entre la materia seca total en el régimen hídrico control (C) y la materia seca expresada en forma relativa al control en el régimen déficit hídrico (DH). A) Tanda 1. B) Tanda 2. 25
- Fig. 2.7. Relación entre la partición hacia hojas y raíces en plantas de soja sometidas a los regímenes hídricos control (C, ○ y △) y déficit hídrico (DH, ● y ▲) en la Tanda 1 (A) y 2 (B). 26
- Fig. 2.8. Relación entre la materia seca y la transpiración en el régimen hídrico control (A, B) y déficit hídrico (C, D) de la Tanda 1 (izquierda) y 2 (derecha). 29
- Fig. 2.9. Distribución de frecuencia, promedio (P), rango de variación (R) y variación expresada en forma porcentual (V) de la eficiencia transpiratoria en el régimen hídrico control (A, C) y déficit hídrico (B, D) de la Tanda 1 (izquierda) y 2 (derecha). 30
- Fig. 2.10. Dendograma de agrupamiento de genotipos (G) de soja en función de la eficiencia transpiratoria promedio de cada G en la Tanda 1 (A) y 2 (B). En línea punteada, se indica el 50% de la distancia máxima utilizada para la identificación de grupos de G. 32
- Fig. 2.11. Correlación entre la eficiencia transpiratoria (ET) en el régimen hídrico control y en el déficit hídrico. La línea muestra la relación 1:1. A) Tanda 1. B) Tanda 2. 33
- Fig. 2.12. Correlación a través de tandas de ensayos entre la eficiencia transpiratoria en el régimen hídrico control y en el déficit hídrico (● -Tanda 1-; ▲ -Tanda 2-). A) Eficiencia transpiratoria sin normalizar por el déficit de presión de vapor (ET). B) Eficiencia transpiratoria normalizada por el déficit de presión de vapor (ETn). 34

- Figura 2.13. Eficiencia transpiratoria (ET) relativa al control (C) en el régimen déficit hídrico (DH), graficada contra la eficiencia transpiratoria en el C. La línea punteada caracteriza el comportamiento de la media genotípica en la Tanda 1 (A) y 2 (B)..... 35
- Fig. 2.14. Evolución de la conductancia estomática (CE) a partir del inicio del déficit hídrico en los regímenes hídrico control (círculos negros) y déficit hídrico (triángulos rojos) de la Tanda 1 (A) y 2 (B)..... 36
- Fig. 2.15. Relación entre la conductancia estomática (CE) y el déficit de presión de vapor promedio durante el período de medición (DPVce) en los regímenes hídricos control (símbolos negros) de la Tanda 1 (●) y 2 (▲) en conjunto. 37
- Fig. 2.16. Relación entre la conductancia estomática (CE) y el contenido gravimétrico de agua diario del suelo en el régimen control (símbolos negros) y déficit hídrico (símbolos rojos) en la Tanda 1 (●) y 2 (▲).. 38
- Fig. 2.17. Correlación entre la conductancia estomática (CE) promedio en el régimen hídrico control y en el déficit hídrico en la Tanda 1 (A) y 2 (B).. 40
- Fig. 2.18. Correlación entre la conductancia estomática (CE) promedio en días con bajo déficit de presión de vapor en la medición de la CE (DPVce) y la CE promedio en días con alto DPVce (A y B) o la CE en días con alto DPVce relativa a días con bajo DPVce (C y D) en el régimen hídrico control. 41
- Fig. 2.19. Relación entre la eficiencia transpiratoria (ET) y la conductancia estomática (CE) promedio en el régimen hídrico control (A, B) y en el déficit hídrico (C,D) de la Tanda 1 (izquierda) y 2 (derecha).. 42
- Fig. 2.20. Relación entre la eficiencia transpiratoria (ET) y la conductancia estomática (CE) promedio en días con bajo déficit de presión de vapor en la medición de la CE (DPVce, A, B) y la CE promedio en días con alto DPVce (C, D) en el régimen hídrico (RH) control en la Tanda 1 (izquierda) y 2 (derecha).. 43
- Fig. 2.21. Relación entre la eficiencia transpiratoria (ET) y la conductancia estomática (CE) mínima durante el período de déficit hídrico (días 21 y 25 desde el inicio del déficit hídrico en la Tanda 1 y 2, respectivamente) en la Tanda 1 (A) y 2 (B)..... 44
- Fig. 3.1. Diagrama ilustrado del modelo exponencial decreciente usado para describir la dinámica del contenido gravimétrico de agua del sustrato (g) en tratamientos de déficit hídrico.. 57
- Fig. 3.2. Evolución de variables ambientales durante un ensayo de déficit hídrico durante la fase de determinación del número de semillas en soja. A) Temperatura máxima (▲) y mínima diaria (■). B) Déficit de presión de vapor del día (DPV, ●). C) Radiación solar incidente (R, ◆). D) Evapotranspiración potencia diaria (ETP, ▼). Las flechas hacia arriba y abajo indican el momento de inicio y finalización del déficit hídrico, respectivamente. 61
- Fig. 3.3. Evolución del contenido gravimétrico de agua del suelo (g) en cada genotipo en los regímenes control (C, símbolos vacíos) y déficit hídrico (DH, símbolos llenos). 63
- Fig. 3.4. Evolución de la materia seca total (MST; A, B y C), vegetativa (MSV; D, E y F) y reproductiva (MSR, G, H e I) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia

transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos control (izquierda), déficit hídrico (centro) y déficit hídrico relativo al control (derecha).. 67

Fig. 3.5. Evolución del área foliar verde por planta desde el inicio del déficit hídrico en cuatro genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, bajo dos condiciones hídricas: control (●) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semilla (○). 70

Fig. 3.6. Relación entre la materia seca total, vegetativa y reproductiva y la transpiración acumulada para tres momentos del ciclo (inicio y final del déficit hídrico y en madurez plena) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, bajo dos regímenes hídricos: control (A, C y E) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semillas (B, D, F) 72

Fig. 3.7. Correlación entre la eficiencia transpiratoria en el régimen hídrico control (C) y en el déficit hídrico (DH). A) Eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa total ($ETBT_{DH}$). B) Eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa reproductiva ($ETBR_{DH}$). C) Eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa vegetativa ($ETBV_{DH}$). La línea muestra la relación 1:1. 75

Fig. 3.8. Correlación entre la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa reproductiva en el periodo posterior al déficit hídrico ($ETBR_{postDH}$) entre los regímenes hídricos control (C) y déficit hídrico (DH). 76

Fig. 3.9. Correlación entre la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa reproductiva durante el periodo del déficit hídrico ($ETBR_{DH}$) y posterior al déficit hídrico ($ETBR_{postDH}$). A) Régimen hídrico control (C). B) Régimen hídrico déficit hídrico (DH). La línea muestra la relación 1:1. 77

Fig. 3.10. Correlación entre la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva ($ETBR_{total}$) entre los regímenes hídricos control (C) y déficit hídrico (DH). La línea muestra la relación 1:1..... 78

Fig. 3.11. Relación entre el peso unitario de semilla (PS) relativo al control (C) en el déficit hídrico (DH) y el número de semillas por planta (NSP) relativo al C en el DH en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. 80

Fig. 3.12. Relación entre el rendimiento y el número de semillas por planta (NSP; A) y el peso de semillas (PS, B), bajo los regímenes hídricos control (C, símbolos llenos) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semilla (DH, símbolos vacíos) y relación entre el rendimiento y el NSP en ambos regímenes hídricos en conjunto (C) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. 81

Fig. 3.13. Relación entre el número de semillas por planta (NSP) y el número de vainas por planta (NVP; A) y el número de semillas por vaina (NSV; B) en los regímenes hídricos control (C, símbolos llenos), déficit hídrico (DH, símbolos vacíos) y ambos regímenes hídricos en conjunto..... 82

Fig. 3.14. Relación entre el aborto de vainas por planta en porcentaje en el control (C) y el déficit hídrico (DH) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa..... 83

- Fig. 3.15. Relación entre el número total de vainas por planta (NVP, A y B) o el número total de semillas por planta (NSP, B y C) y la eficiencia transpiratoria expresada en términos de la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva ($ET_{BR_{total}}$) en los regímenes hídricos control (C, izquierda) y déficit hídrico (DH, derecha).
..... 85
- Fig. 3.16. Relación entre el peso promedio de semillas (PS) y la eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva ($ET_{BR_{total}}$). A) Régimen hídrico control (C). B) Régimen hídrico déficit hídrico (DH). C) Régimen hídrico DH con PS en el DH relativo al C. 86
- Fig. 3.17. Relación entre el rendimiento por planta y la eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva ($ET_{BR_{total}}$). A) Régimen hídrico control (C). B) Régimen hídrico déficit hídrico (DH). C) Régimen hídrico DH con rendimiento en el DH relativo al C. 87
- Fig. 3.18. Correlación entre la eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa total durante el periodo previo al déficit hídrico ($ETBT_{pre-DH}$, Experimento 2) y la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa total durante la fase vegetativa ($ETBT$ fase vegetativa, Experimento 1) en el régimen hídrico control (C). 88
- Fig. 3.19. Correlación entre la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva en el régimen hídrico déficit hídrico ($ETBR_{total}$ en el DH, Experimento 2), la $ETBR_{total}$ en el régimen hídrico DH relativo al control (C) y la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa total durante la fase vegetativa ($ETBT$ fase vegetativa, Experimento 1). A y C) $ETBT$ fase vegetativa en el C. B y D) $ETBT$ fase vegetativa en el DH. 90
- Fig. 3.20. Correlación entre el rendimiento por planta en el déficit hídrico (DH), el rendimiento por planta en el DH relativo al control (C) en madurez plena (Experimento 2) y la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa total durante la fase vegetativa ($ETBT$ fase vegetativa, Experimento 1). A y C) $ETBT$ fase vegetativa en el C. B y D) $ETBT$ fase vegetativa en el DH. 91
- Fig. 4.1 Esquema de las variables y relaciones estudiadas para evaluar la eficiencia transpiratoria como atributo de tolerancia al déficit hídrico en soja. 98
- Fig. I.1. Modelo de la dinámica del contenido gravimétrico de agua del sustrato (g) en tratamientos de déficit hídrico (línea llena).. 116

ABREVIATURAS

A: ancho máximo del foliolulo central

a: ordenada al origen

AET: agua evapotranspirada

AFP: área foliar por planta

ANOVA: análisis de la varianza

ARx-1: cantidad de agua de riego del anterior

ARx-2: cantidad de agua de riego dos días antes [g]

b: curvatura de la función

C: control

CE: conductancia estomática

DAF: duración del área foliar total verde

DBCA: diseño en bloque completamente aleatorizado

DH: déficit hídrico

DH1: días 0 al 8 desde el inicio del déficit hídrico

DH2: días 9 al 17 desde el inicio del déficit hídrico

DH3: días 18 al 26 desde el inicio del déficit hídrico

DPV: déficit de presión de vapor del día

DPV_{ce}: déficit de presión de vapor promedio durante horas de medición de la conductancia estomática.

DPV_{promedio}: déficit de presión de vapor del día promedio de cada tanda

ea: presión de vapor diaria

EEA: Estación Experimental Agropecuaria

es: presión de saturación de vapor del día

ET BR_{DH}: eficiencia transpiratoria en términos de biomasa reproductiva durante el déficit hídrico

ET BR_{postDH}: eficiencia transpiratoria en términos de biomasa reproductiva posterior al déficit hídrico

ET BR_{total}: eficiencia transpiratoria en términos de biomasa reproductiva durante la fase con predominio de crecimiento reproductivo

ET BT fase vegetativa: eficiencia transpiratoria en términos de biomasa total durante la fase vegetativa

ET BT_{DH}: eficiencia transpiratoria en términos de biomasa total durante el déficit hídrico

ET BT_{preDH}: eficiencia transpiratoria previo al déficit hídrico

ET BV_{DH}: eficiencia transpiratoria en términos de biomasa vegetativa durante el déficit hídrico

ET: eficiencia transpiratoria

ETn: eficiencia transpiratoria normalizada por el déficit de presión de vapor

ETP: evapotranspiración potencial

EUA: eficiencia en el uso del agua

g: contenido gravimétrico de agua

G: genotipos

g₀: contenido gravimétrico de agua en la asíntota

g_{CC}: contenido gravimétrico de agua de capacidad de campo

g_{idh}: contenido gravimétrico de agua al inicio del déficit hídrico

GM: grupo de maduer

g_{plateu}: contenido gravimétrico de agua final correspondiente al plateu

g_{PMP}: contenido gravimétrico de agua de marchitez permanente

HR_{máx}: humedad relativa máxima

HR_{mín}: humedad relativa mínima

IC: índice de cosecha

INTA: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria

L: largo máximo del foliolulo central

MSR/MST: relación entre la materia seca reproductiva y la materia seca total

NNR: número de nudos reproductivos

NNTP: número de nudos visibles en el tallo principal

NS: número de semillas

NSP: número de semillas por planta

NSV: número de semillas por vaina

NTNP: número total de nudos por planta

NTVF: número total de vainas fijadas

NTVP: número total de vainas producidas

NVN: número de vainas promedio fijado por nudo

NVNR: número de vainas por nudo reproductivo

NVP: número de vainas por planta

PA: peso de los accesorios de la maceta

PC: período crítico

PCC: peso de capacidad de campo promedio del sustrato

PF: peso fresco de la planta

PFFDH: peso fresco promedio de la planta de cada tratamiento (RH*G) en particular al finalizar el déficit hídrico

PFIDH: peso fresco promedio de la planta de cada genotipo en particular al inicio del déficit hídrico

PM_x: peso de la maceta del día

PM_{x-1}: peso de la maceta del día anterior

PM_{x-2}: peso de la maceta dos días antes [g]

postDH: posterior al déficit hídrico

preDH: previo al inicio del déficit hídrico

PS: peso individual de la semilla

PS: peso seco promedio del sustrato

R: radiación solar incidente

RH*G: régimen hídrico*genotipo

RH: regímenes hídricos

Sf: superficie del folíolo

T: transpiración

t: días desde el inicio del déficit hídrico

T48horas: agua transpirada cada 48 horas

TD: agua transpirada cada 24 horas

t_{plateau}: día del inicio del plateau

t_{TSf}: día de inicio de la tasa de secado final del sustrato

T_{máx}: temperatura máxima

T_{mín}: temperatura mínima

TS_f: tasa de secado final del sustrato [g agua. g suelo-1.día-1]

TS_i: tasa de secado inicial del sustrato

RESUMEN

Las principales zonas sojeras en el mundo están expuestas a situaciones de déficit hídrico (DH) que ocasionan importantes pérdidas de rendimiento. La eficiencia transpiratoria (ET) ha sido propuesta como criterio de selección asociado con tolerancia al DH. Sin embargo, en soja, no existen antecedentes donde se haya estudiado dicho atributo y su asociación con la estabilidad del rendimiento. El objetivo general de este trabajo fue generar las primeras bases fisiológicas que permitan conocer si la ET puede ser utilizada como criterio de selección secundario en programas de mejoramiento genético de soja enfocados en la identificación de genotipos (G) con tolerancia al DH. Se realizaron dos experimentos en macetas en condiciones de campo. Experimento 1, evaluó, durante la fase vegetativa, 36 G expuestos a dos regímenes hídricos (RH): control sin limitantes hídricas (C) y déficit hídrico (DH; 30% del consumo de controles). Experimento 2, evaluó durante la fase reproductiva, 6 G seleccionados en función de su comportamiento contrastante en la transpiración y ET durante la fase vegetativa en el Experimento 1, exponiéndolos a dos RH contrastantes (C y DH) durante el período crítico de determinación del número de semillas (NS) en soja.

En soja, la ET durante la fase vegetativa es un atributo de naturaleza constitutiva que tiene variabilidad intraespecífica y que aumenta ante DH independientemente del G. Si bien la conductancia estomática fue diferente entre G, estas diferencias no explicaron la variabilidad intraespecífica encontrada en la ET. Durante la fase reproductiva, existen diferencias entre G en la ET, encontrándose diferencias en la respuesta genotípica ante DH durante el período de determinación del NS. Es posible en soja, identificar G con mayor estabilidad de rendimiento ante DH durante el período de determinación del NS utilizando la ET como carácter de selección.

A partir del análisis de los cambios de la ET durante la ontogenie del cultivo, se demostró además que evaluando la ET durante la fase vegetativa en condiciones sin limitantes hídricas, es posible identificar G de mayor ET en términos de biomasa reproductiva, rendimiento y estabilidad de rendimiento ante condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del NS.

Esta tesis representa el primer estudio en soja de la ET durante diferentes fases de crecimiento y su asociación con la estabilidad del rendimiento, demostrándose que es posible utilizar la ET como carácter de selección secundario para identificar G con tolerancia al DH.

Palabras claves: soja; *Glycine max* (L.) Merrill; tolerancia al déficit hídrico; carácter secundario; eficiencia transpiratoria; variabilidad intraespecífica; estabilidad del rendimiento; ontogenie.

ABSTRACT

Water deficit produce important yield reduction on many soybean productions areas in the world. Transpiration efficiency (TE) has been proposed as a secondary trait associated with drought tolerance. However there is no information about this trait and its association with yield stability in soybean. The general objective of this study was to find out the first physiological basis that reveal if TE can be use as a secondary selection trait in soybean breeding programs, to identify genotypes (G) with water stress tolerance. Two experiments in pots under field conditions were carried out. Experiment 1, 36 G were exposed to two contrasting water regimes (WR) during the vegetative phase: control without water limitations (C) and water deficit (WD; 30% of the transpiration of controls). Experiment 2, evaluated during the reproductive phase, 6 G selected for their contrasting behavior in transpiration and TE during the growing period in Experiment 1, were exposed to two contrasting WR (C and WD) during the period of seed number determination, the critical period during the reproductive phase.

In soybean, TE is a constitutive trait in nature with intraspecific variability during the vegetative phase. Regardless of genotype, TE during the vegetative phase increases with limited water conditions. Although stomatal conductance was different between G, these differences do not explain the intraspecific variability founded in TE during the vegetative phase. During the reproductive phase, there are differences between G in TE in terms of reproductive biomass, founded genotypic differences in its response to limited water conditions during the period for seed number (SN) determination. Based on this results, it is possible to identify G with higher yield stability under limited water conditions during the period of seed number determination using the TE in terms of reproductive biomass as secondary selection trait.

From the analysis of TE changes during ontogeny of the crop, it was shown that evaluation of TE in the vegetative phase under good water conditions, allows identification of G with higher TE in terms of reproductive biomass, yield and yield stability under water deficit conditions during the period for SN determination.

This thesis represents the first research on the relationship of TE during different phases of growth on soybean and yield stability, showing that TE can be used as a secondary selection trait to identify G tolerant to water stress.

Keywords: soybean; *Glycine max* (L.) Merrill; water stress tolerance; secondary trait; transpiration efficiency; intraspecific variability; yield stability; ontogeny.

1. CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL

La soja constituye a nivel mundial la principal fuente de proteína vegetal de la alimentación, y la segunda fuente de aceite vegetal después del aceite de palma (Soy Stat 2008). En el año 2009, la superficie mundial implantada con el cultivo fue de aproximadamente 100 millones de hectáreas, ocupando el cuarto lugar, luego del trigo, maíz y arroz respectivamente (FAOSTAT 2011). La soja es, por lo tanto, la oleaginosa que mayor superficie ocupa en el mundo, siendo Estados Unidos, Brasil y Argentina, los principales países productores y exportadores.

En Argentina, en los últimos 10 años la superficie sembrada con el cultivo se duplicó, llegando a cosecharse en el año 2009, más de 16 millones de hectáreas (FAOSTAT 2011). La Argentina es el tercer país productor mundial de soja y el mayor exportador de harina y aceite de soja (Dardanelli et al. 2006). Se estima que en el año 2007, el complejo sojero argentino le permitió al país el ingreso de más de 13.000 millones de dólares por exportaciones, por lo que el cultivo es el sector más relevante de la economía del país, representando el 43% de las exportaciones agroindustriales (Rossi 2007).

La soja ha alcanzado una vasta distribución geográfica en el planeta gracias a la plasticidad genética con variedades que se adaptan a las distintas combinaciones climáticas, lo que ha permitido seleccionar genotipos adaptados a cada zona de producción. La gran variabilidad existente en la longitud de ciclo se debe principalmente a la respuesta diferencial de cada genotipo a la temperatura y el fotoperíodo, lo que ha posibilitado agrupar a los mismos en 13 grupos de madurez (GM, del 000 al X). La disponibilidad de distintos GM y de diferentes hábitos de crecimiento (indeterminado, determinado y semi-determinado) se ha constituido en la principal estrategia de manejo para ubicar los períodos críticos en momentos de mejor oferta ambiental (adecuación del ciclo a la oferta ambiental; Baigorri, comunicación personal). A pesar de ello, en las zonas de producción, la soja puede estar expuesta a situaciones de sequía aleatorias durante su ciclo ontogénico, generando estreses hídricos de intensidad y duración variable que ocasionan importantes pérdidas de rendimiento en Estados Unidos, Argentina y Brasil, principales países productores mundiales del cultivo (Specht et al. 1999; Baigorri y Croatto 2000; Oya et al. 2004; Sinclair et al. 2007).

En los cultivos, el estrés hídrico se produce como consecuencia de que el contenido de agua disponible en el suelo es menor a la cantidad necesaria para satisfacer la demanda ambiental, circunstancia que puede desencadenar reducción del crecimiento y/o rendimiento (Passioura 1996). El déficit hídrico (DH) es considerado como el estrés ambiental más importante en la agricultura (Cattivelli et al. 2008), pudiendo el mismo ocurrir en cualquier etapa de la ontogenia del cultivo de manera impredecible en cuanto al momento de ocurrencia, intensidad y duración (Passioura 2007).

El rendimiento en grano es el criterio de selección de mayor importancia en los programas de mejoramiento genético de los distintos cultivos, entre ellos soja (Egli 1998). Sin embargo, a menudo la evaluación del rendimiento en ambientes con limitantes hídricas se ve dificultada debido a la heterogeneidad genética existente, las complejas bases fisiológicas involucradas, la interacción genotipo-ambiente y la baja heredabilidad del rendimiento (Austin y Lee 1998). Edmeades et al. (1998) han destacado que ciertas características o atributos secundarios podrían ser incorporados

como criterios de selección en el mejoramiento genético de los cultivos, permitiendo reducir la brecha existente entre el rendimiento potencial y el actual en los ambientes con DH (Cattivelli et al. 2008). Sería posible entonces, que genotipos de soja mejor adaptados y con mayor o más estable rendimiento puedan lograrse de modo eficiente y efectivo utilizando como criterios de selección características ecofisiológicas asociadas con la tolerancia al DH. En este sentido, en una reciente revisión en soja, Sinclair et al. (2010) demuestra utilizando un modelo de simulación de cultivos, que sería factible disminuir el efecto negativo sobre el rendimiento del estrés hídrico a partir de la utilización de diferentes caracteres ecofisiológicos asociados con la tolerancia al DH.

La tolerancia al DH puede definirse como la capacidad que manifiesta una especie o genotipo de sobrevivir, mantener o disminuir en baja proporción su crecimiento durante exposiciones a condiciones con limitantes hídricas. Sin embargo, desde el punto de vista agronómico, la tolerancia al DH se define como la habilidad de una especie o genotipo para producir rendimiento aceptable bajo condiciones hídricas limitantes (Tardieu 2005), tolerancia que será mayor cuanto menor sea la reducción en el rendimiento (Hall 1984).

Numerosas características fisiológicas han sido propuestas como subyacentes a mecanismos que aumentan la supervivencia o la productividad en ambientes en donde los déficits hídricos son frecuentes. Levitt (1980) agrupa las características fisiológicas según las mismas contribuyan a: A) mantener o evitar disminuciones en el contenido hídrico de la planta, o B) permitir la supervivencia generando potenciales agua bajos a nivel de planta.

Entre las características fisiológicas incluidas dentro de la estrategia A, se pueden citar:

i) disminución de la pérdida de agua mediante reducción del área foliar y/o de la conductancia estomática. Ambas características fisiológicas son procesos adaptativos que posibilitan conservar agua y aumentar su eficiencia de utilización (Chaves et al. 2003), además de contribuir a la homeostasis del estado hídrico de los tejidos una vez producido el DH (Tardieu 2005).

ii) mantenimiento de la absorción de agua mediante sistemas radicales desarrollados en profundidad. Sistemas radicales más profundos permiten explorar zonas húmedas del perfil del suelo y de esta manera aumentar la cantidad de agua transpirada (Ludlow y Muchow 1990).

Entre las tipo B, se encuentran:

i) modificaciones en la elasticidad de la pared celular. El aumento de la elasticidad de la pared permite acompañar las pérdidas de volumen que se producen a nivel celular por pérdida de agua, concentrando los solutos existentes y manteniendo la turgencia y la funcionalidad celular (Chimenti y Hall 1994).

ii) cambios en la relación agua apoplástica/simplástica. Una mayor proporción de agua apoplástica puede actuar como buffer para la célula durante el proceso de desecación (Chimenti y Hall 1994).

iii) manifestación a nivel celular de la característica de ajuste osmótico. El ajuste osmótico es un proceso de acumulación activa de solutos en los tejidos que permite

minimizar los efectos del DH sobre la turgencia celular cuando el potencial agua disminuye en respuesta al incremento del DH (Morgan 1984; Turner y Jones 1980).

Aunque ambas estrategias (Estrategia A y B; Levitt 1980) le permiten a la planta tolerar el DH, “evitar la disminución en el contenido hídrico de la planta” (Estrategia A) puede ser entendida como la primer línea de defensa, por lo que es considerada, en general, como la mejor estrategia de tolerancia al DH (Blum 2005).

Bajo un enfoque más integrador, Passioura (1977) propuso que en los ambientes donde el agua es el principal factor limitante, el rendimiento puede ser definido como el producto de:

$$Rendimiento = AET * EUA * IC \quad (\text{Passioura 1977}) \quad (\text{Ec. 1.1})$$

Donde AET, es el agua evapotranspirada; EUA, es la eficiencia del uso del agua (biomasa producida por unidad de agua evapotranspirada); e IC, es el índice de cosecha (fracción de la biomasa total cosechada como rendimiento). Cada uno de esos términos es el resultado de la combinación de distintas características fenológicas, morfológicas, fisiológicas y bioquímicas. Si bien los términos de la ecuación no son totalmente independientes, el incremento de alguno o varios de ellos podría traducirse en mejores rendimientos siempre y cuando esto no implique disminuciones significativas en alguno de los otros (por ejemplo: que aumentos en la EUA produzcan disminuciones en el AET).

En una revisión, Richards (2006) expone casos exitosos en donde la evaluación y posterior utilización de atributos fisiológico como caracteres de mejoramiento, contribuyó a mejorar los términos de la ecuación de Passioura (1977) (Ec. 1.1) y consecuentemente la producción de cultivos de trigo, girasol, soja, maíz y sorgo en ambientes limitados por el recurso hídrico. Por lo tanto, la utilización como criterio de selección de los términos de la ecuación de Passioura (1977) y/o de las características fisiológicas que los modifican, como los son los atributos descritos por Levitt (1980), permitiría la identificación de genotipos con diferente grado de tolerancia al DH en soja.

La EUA sería entonces uno de los atributos que permitiría obtener germoplasma adaptado a zonas con limitaciones hídricas. Passioura (1977) definió a la EUA como el resultado del cociente entre la biomasa producida y el agua evapotranspirada. Sin embargo, dado que el agua que verdaderamente consume el cultivo es la transpirada, en estudios donde se busca evaluar el desempeño fisiológico de distintos genotipos sería correcto expresar a la EUA como el cociente entre la biomasa producida y el agua transpirada (ET= eficiencia transpiratoria; Fischer, 1981, Sinclair et al., 1984). Por ello, en estudios ecofisiológicos, la ET sería la mejor forma de expresar la EUA.

La ET es el resultado de la integración de diferentes procesos que ocurren en la planta entre ellos la fotosíntesis y la transpiración que ocurren a nivel de las hojas de la planta. A diferencia de las mediciones puntuales realizadas en hoja (EUA instantánea= cociente entre la asimilación neta de CO₂ por la fotosíntesis y el agua transpirada en el mismo período; Polley 2002), la ET integra dos dimensiones: la temporal al ser calculada para un período prolongado de tiempo y la espacial ya que incluye los distintos órganos de la planta (Tambussi et al. 2007).

La ET está asociada con los atributos fisiológicos que evitan descensos del contenido hídrico de la planta a través de la disminución de la pérdida de agua (Estrategia A mencionada anteriormente; Levitt 1980). Bajo situaciones de DH, el área

foliar y la conductancia estomática disminuyen, reduciéndose la cantidad de agua transpirada. Si esta disminución es acompañada por cambios nulos o de menor magnitud en la asimilación o fijación de carbono, la ET aumentaría y se asociaría con una mayor tolerancia al DH. Por lo tanto, estrategias de selección u obtención de genotipos con alta ET permitirían obtener materiales superiores en ambientes con DH.

La ET, y al igual que la EUA, está positivamente asociada con el rendimiento (Fischer 1981). En trigo, por ejemplo, se encontró una asociación directa entre ET (cuantificada mediante discriminación isotópica del ^{13}C , Condon et al. 1990) y el rendimiento en ambientes mediterráneos con DH en la parte final del ciclo (Condon et al. 2002; Condon et al. 2004; Rebetzke et al. 2002). Esto permitió utilizar a la discriminación isotópica del ^{13}C como criterio de selección secundaria, obteniéndose dos cultivares comerciales con diferencias promedio en la discriminación isotópica del 2% y un rendimiento 6% superior en ese tipo de ambientes (Condon et al. 2004; Richards 2006). De la misma manera, en maní se encontró que genotipos con mayor ET (i.e. menor discriminación del ^{13}C) tenían mayor producción de biomasa en relación a otros ante la incidencia de DH, por lo que se sugirió a la ET como criterio de selección secundaria (Craufurd et al. 1999; Wright et al. 1994). Si bien ha sido demostrada la utilidad de la ET como atributo secundario que confiere tolerancia al DH, en soja no existen antecedentes en donde se haya estudiado dicho atributo, en especial en lo referido a su asociación con el rendimiento y/o su estabilidad.

Para poder ser usada como carácter secundario de selección en un programa de mejoramiento, la ET -al igual que cualquier otro atributo- debe i) tener una amplia variabilidad genotípica, ii) estar directamente relacionado con el rendimiento como se mencionara en el párrafo anterior y iii) tener una heredabilidad mayor que el rendimiento (Austin 1993; Jackson et al. 1996). Los antecedentes en soja en relación al los puntos mencionados en este párrafo son escasos o nulos.

En estudios realizados durante la fase vegetativa, Mian et al. (1998; 1996) demostraron diferencias genotípicas en la ET en más de 100 líneas de poblaciones derivadas de cruzamientos de padres contrastantes en su ET y evaluadas en condiciones limitantes de agua. En el mismo sentido, Hufstetler et al. (2007) demostraron diferencias entre genotipos en la ET en 23 variedades comerciales de Estados Unidos y en materiales introducidos en ese país. Sin embargo, estos estudios sólo evaluaron el comportamiento genotípico en condiciones hídricas limitantes por lo que se desconoce el tipo, magnitud y variabilidad intraespecífica de la respuesta genotípica en la ET ante cambios en las condiciones hídricas del suelo. Por otro lado, Earl (2002) sugirió que la ET en soja sería un carácter constitutivo, modulado por la conductancia estomática, cuando encontró que uno de dos genotipos evaluados exhibió mayor ET tanto en condiciones hídricas no limitantes como limitantes. Sin embargo, Earl (2002) en su aproximación experimental sólo evaluó dos genotipos por lo que no existe suficiente evidencia para afirmar que la ET es un carácter constitutivo en soja. Siendo éste casi un único estudio, aún no existen antecedentes en soja que caractericen la variabilidad intraespecífica en ET y su naturaleza.

Además de tener variabilidad intraespecífica, un carácter secundario debe estar asociado directamente con el rendimiento (Austin 1993; Jackson et al. 1996). El rendimiento en soja es el resultado de la combinación del número de semillas fijados (NS) y su peso individual (PS). El momento de mayor sensibilidad a condiciones de DH o cualquier factor de estrés en soja, es el período comprendido entre el inicio de floración (R1, según escala de Fehr y Caviness 1977) y el final del comienzo del llenado

de semillas (R5.5, según escala de Fehr y Caviness 1977; Board y Tan 1995; Jiang y Egli 1995). Por lo tanto, la identificación de atributos secundarios que minimicen los efectos del estrés hídrico durante este período crítico tendrá un impacto directo sobre la estabilidad del rendimiento y consecuentemente en la tolerancia al DH. Sin embargo, no existen en la bibliografía antecedentes donde se haya evaluado diferencias entre genotipos en la ET durante la fase reproductiva y por lo tanto se desconoce cuál sería su contribución en la estabilidad del rendimiento cuando la soja es sometida a condiciones hídricas limitantes durante el período crítico de generación del rendimiento (PC).

Además si bien no ha sido explícitamente mencionado, la utilización de caracteres secundarios de tolerancia al DH que se expresan indistintamente en cualquier momento de la ontogenie del cultivo ante cambios en la disponibilidad hídrica permitiría la selección temprana de genotipos contrastantes. Existen pocos casos reportados en la bibliografía donde la evaluación de caracteres asociados con la tolerancia al DH en diferentes genotipos y momentos del ciclo del cultivo permitió identificar los mismos genotipos independientemente del momento de evaluación. Uno de los casos publicados es el trabajo de Chimenti et al. (1993) quienes encontraron a través de un análisis de genotipos de girasol correlación en la expresión del ajuste osmótico en mediciones realizadas en fase vegetativa y reproductiva, por lo que sería factible en esa especie y carácter secundario evaluar la expresión del ajuste osmótico en fases reproductivas a partir de mediciones en la fase vegetativa. En el caso de la ET y, particularmente en el cultivo de soja, no existen antecedentes que hayan evaluado diferencias genotípicas en la ET durante la fase reproductiva.

En resumen, y debido a que muchos aspectos de la ET son poco o no conocidos en soja, el presente estudio pretende indagar si existe variabilidad intraespecífica en la ET y cómo la misma varía con la disponibilidad hídrica y con la ontogenia del cultivo. Además, se busca evaluar la contribución de la ET a la estabilidad del rendimiento y los componentes número y peso de semillas en soja expuesta a DH durante la fase de determinación del número de semillas. Todo ello con el objetivo de evaluar si la ET puede servir como atributo secundario para identificar genotipos con diferente grado de tolerancia al DH en soja.

1.2. Objetivos

El objetivo general de este trabajo es el de generar las primeras bases fisiológicas que permitan conocer si la ET puede ser utilizada como criterio de selección secundaria en programas de mejoramiento genético de soja enfocados en la identificación de genotipos con tolerancia al DH.

1.2.1. Objetivos específicos

1.2.1.1. En genotipos de soja de distinto grupo de madurez:

1.2.1.1.1. Evaluar y cuantificar la variabilidad intraespecífica en la ET durante la fase de crecimiento vegetativo en respuesta a condiciones hídricas limitantes.

1.2.1.1.2. Analizar la relación entre la ET y la conductancia estomática bajo diferentes niveles de agua.

1.2.1.2. En genotipos de soja contrastantes en su nivel de transpiración y ET durante la fase vegetativa:

1.2.1.2.1. Evaluar los cambios en la ET durante la fase reproductiva ante cambios en la disponibilidad hídrica durante la etapa crítica de determinación del número de semillas.

1.2.1.2.2. Analizar la contribución de la ET durante la fase de crecimiento reproductivo sobre la estabilidad del rendimiento y sus componentes número y peso de semillas cuando la soja es sometida a condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del número de semillas.

1.2.1.3. Evaluar si es posible identificar genotipos de mayor ET y estabilidad de rendimiento ante condiciones hídricas limitante durante la fase reproductiva a partir de mediciones de la ET durante la fase vegetativa.

1.3. Hipótesis

1.3.1. En soja, la ET durante la fase de crecimiento vegetativo es un atributo de naturaleza constitutiva que tiene variabilidad intraespecífica.

1.3.2. En soja, la ET está negativamente relacionada con la conductancia estomática tanto en condiciones hídricas limitantes como no limitantes.

1.3.3. La ET en términos de biomasa reproductiva se incrementa durante la fase de crecimiento reproductiva ante limitantes hídricas durante el periodo de determinación del número de semillas en soja.

1.3.4. Genotipos de soja con mayor ET durante la fase reproductiva tendrán mayor estabilidad en el rendimiento cuando son expuestos a condiciones de agua limitante durante el período de determinación del número de semillas.

1.3.5. Resulta posible identificar genotipos de mayor ET y estabilidad de rendimiento ante condiciones hídricas limitante durante la fase reproductiva a partir de mediciones de ET realizadas durante la fase vegetativa.

1.4. Estructura de la tesis

Durante el desarrollo de esta tesis se estudió de manera integral la ET en soja como posible criterio de selección secundario en programas de mejoramiento genético para la obtención de genotipos tolerantes al DH. Para ello el capítulo II (Experimento 1) analiza la variabilidad intraespecífica en la ET en diferentes genotipos, su respuesta ante cambios en la disponibilidad hídrica y su asociación con la CE (corresponde a los objetivos 1.2.1.1.1 y 1.2.1.1.2 y a las hipótesis 1.3.1 y 1.3.2). El capítulo III (Experimento 2) estudia en genotipos caracterizados con nivel de transpiración y ET contrastante durante la fase vegetativa, los cambios en la ET durante la fase reproductiva y su contribución en la estabilidad del rendimiento y los componentes número y peso de semillas ante condiciones hídricas limitantes durante el período crítico de generación del rendimiento en el cultivo de soja (corresponde a los objetivos 1.2.1.2.1 y 1.2.1.2.2 y a las hipótesis 1.3.2 y 1.3.4). Este capítulo también estudia la estabilidad del carácter ET durante la ontogenia del cultivo y su relación con la estabilidad del rendimiento (corresponde al objetivo 1.2.1.3 e hipótesis 1.3.5). Finalmente, el capítulo IV integra los resultados obtenidos en los Experimentos 1 y 2, realiza un juicio de valor sobre las hipótesis planteadas, sintetiza los nuevos conocimientos generados y plantea nuevos interrogantes a resolver en futuras líneas de investigación.

2. CAPÍTULO II: VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA EN LA EFICIENCIA TRANSPIRATORIA DURANTE LA FASE VEGETATIVA EN SOJA

2.1. Introducción

La ET -como se enunció en la introducción general de la tesis- puede ser utilizada como criterio secundario de selección en el mejoramiento genético de los cultivos para obtener germoplasma adaptado a condiciones con limitantes hídricas. Para su utilización, se debe conocer en primera instancia su variabilidad genotípica y en el caso de existir, la magnitud de los cambios en la ET ante variaciones en la disponibilidad hídrica (Araus et al. 2002; Austin 1993). Se ha demostrado variabilidad genotípica en la expresión de la ET, tanto en condiciones con y sin DH, en cultivos como trigo (Condon et al. 1990; Ehdaie y Waines 1993; Rebetzke et al. 2002), maní (Craufurd et al. 1999; Wright et al. 1994), arroz (Impa et al. 2005), algodón (Saranga et al. 1998; Stiller et al. 2005), sorgo (Donatelli et al. 1992; Hammer et al. 1997; Xin et al. 2009), entre otros.

En el caso de soja, los antecedentes son más escasos. Mian et al. (1996; 1998) demostraron diferencias genotípicas en la ET durante la fase vegetativa en poblaciones generadas a partir de cruzamientos de padres contrastantes en su ET; mientras que Hufstetler et al. (2007) demostraron diferencias, también durante la fase vegetativa, en variedades comerciales de Estados Unidos y en materiales introducidos en el mencionado país desde Asia y África. Sin embargo, estos estudios se realizaron en condiciones limitantes de agua, desconociéndose por lo tanto el tipo y la magnitud de la respuesta genotípica en la ET ante variaciones en la disponibilidad hídrica. En Argentina, en particular, no existen antecedentes de este tipo por lo que se desconoce si hay diferencias en la ET entre genotipos locales y el tipo de respuesta en la ET ante condiciones hídricas limitantes durante la fase vegetativa.

Earl (2002), en base a un estudio donde dos genotipos de soja contrastantes en su ET fueron sometidos a condiciones hídricas limitantes durante la fase vegetativa (20% del contenido máximo de agua que podía tener el sustrato), sugirió que la ET en soja sería un carácter constitutivo ya que el genotipo de mayor ET lo fue tanto en condiciones con limitantes hídricas como sin limitantes. Debido al marco experimental usado por el autor (dos genotipos), esta suposición no pudo demostrarse pero genera un interrogante de gran potencial en estudios fisiológicos y de mejora genética de soja. Si ET fuera un carácter constitutivo, sería posible la identificación de genotipos contrastantes sin necesidad de generar condiciones hídricas limitantes. Tampoco existen estudios acerca de la independencia del comportamiento genotípico respecto a la etapa ontogénica del cultivo.

Por otro lado, se desconoce en soja cuáles son los procesos fisiológicos que controlan las diferencias en la ET. Conocer las causas de las diferencias entre genotipos en la ET es un importante requisito para la correcta utilización de este carácter en los programas de mejoramiento (Impa et al. 2005). En trigo y maní, cultivos en los cuales se demostró variabilidad intraespecífica en la ET, se determinaron diferentes procesos fisiológicos como responsables en las diferencias genotípicas en la ET. Así, en trigo las variaciones se deberían principalmente a cambios en la conductancia estomática (CE, Condon et al. 2004), mientras que en maní las mismas estarían asociadas con variaciones en la capacidad fotosintética (Nageswara Rao et al. 1995; Nageswara Rao y Wright 1994). En soja, Earl (2002) propuso que las diferencias en la ET estarían principalmente asociadas con cambios en la regulación estomática y no a factores que mantienen la capacidad fotosintética de la hoja. Sin embargo, no existirían trabajos

publicados donde se haya evaluado a través de un conjunto de genotipos si la variabilidad intraespecífica en la ET está asociada con cambios en la CE.

Los objetivos de este capítulo fueron: i) evaluar y cuantificar la variabilidad intraespecífica en la ET durante la fase de crecimiento vegetativo en respuesta a condiciones hídricas limitantes, y ii) evaluar la relación entre la ET y la CE bajo diferentes niveles de agua.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Descripción del sitio experimental y material vegetal utilizado

Se realizó un experimento (Experimento 1) en el predio anexo de la Estación Experimental Agropecuaria (EEA) de Santiago del Estero del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) ubicado en la ciudad con el mismo nombre (27°46'S, 64°15'O). Se optó por un estudio en macetas a fines de: i) lograr una precisa evaluación del agua transpirada; ii) ubicar las macetas bajo una estructura con techo corredizo de polietileno de 100 micrones de espesor que cubrió a las mismas únicamente durante la ocurrencia de precipitaciones.

Se evaluaron 36 genotipos (G) seleccionados en base a distintas características que consideraron: i) información en bibliografía respecto a su comportamiento bajo condiciones con limitantes hídricas, ii) estabilidad de rendimiento a través de ambientes, iii) GM y iv) origen. Para una mejor evaluación, los G se separaron en dos tandas de ensayos consecutivos (Tabla 2.1). Los G se agruparon según GM semejantes que tuvieron en cuenta sus diferencias en la sensibilidad fotoperiódica. Los G de GM bajo (IV, V y VI) se agruparon en la Tanda 1, mientras que los de GM alto (VII y VIII) en la Tanda 2. En ambas tandas, se repitieron tres G (dos del GM VII: A7053 RG, A7636 RG y uno del GM VIII: A8000 RG) que actuaron como testigos para poder cuantificar el efecto de potenciales cambios en las condiciones ambientales que pudieran afectar la respuesta genotípica. Las fechas de siembra fueron 20 de noviembre de 2006 y 10 de enero de 2007 en la Tanda 1 y 2 respectivamente.

2.2.2. Registros climáticos

Los datos diarios de temperatura máxima ($T_{\text{máx}}$) y mínima ($T_{\text{mín}}$), radiación solar incidente (R), presión de vapor diaria derivada de los datos psicrométricos (e_a , Allen et al. 1998), evapotranspiración potencial (ETP, Penman 1948) se obtuvieron de la casilla meteorológica del Servicio Meteorológico Nacional ubicado a dos kilómetros de distancia del sitio del experimento.

Se calculó el déficit de presión de vapor del día (DPV; mejor indicador de campo de la demanda ambiental (Angus y van Herwaarden 2001) como la diferencia entre la presión de saturación de vapor del día ($e_{s \text{ día}}$, kPa) y la presión de vapor diaria (e_a) según la metodología propuesta por Allen et al. (1998) con las modificaciones de Abbate et al. (2004) (Ecs. 2.1-2.4). Las modificaciones propuestas por Abbate et al. (2004) consisten en transformar los datos de presión de saturación de vapor diarios máximos y mínimos ($e_s(T_{\text{máx}})$ y $e_s(T_{\text{mín}})$) en datos de presión de saturación de vapor del día ($e_{s \text{ día}}$), ya que la transpiración ocurre principalmente durante las horas del día. Para ello, $e_{s \text{ día}}$ se calcula como la sumatoria de $e_s(T_{\text{máx}})$ y de $e_s(T_{\text{mín}})$ corregidos por los coeficientes 0.72 y 0.28, respectivamente.

$$\text{DPV} = e_{s \text{ día}} - e_a \quad (\text{Ec. 2.1})$$

$$e_{s\text{ día}} = e_{s(T_{\text{máx}})} * 0.72 + e_{s(T_{\text{mín}})} * 0.28 \quad (\text{Ec. 2.2})$$

$$e_{s(T_{\text{máx}})} = 0.6108 * \exp\left[\frac{17.27 * T_{\text{máx}}}{T_{\text{máx}} + 237.3}\right] \quad (\text{Ec. 2.3})$$

$$e_{s(T_{\text{mín}})} = 0.6108 * \exp\left[\frac{17.27 * T_{\text{mín}}}{T_{\text{mín}} + 237.3}\right] \quad (\text{Ec. 2.4})$$

Tabla 2.1: Tanda de ensayo, nombre, grupo de madurez, hábito de crecimiento y procedencia de los 36 genotipos de soja evaluados durante la etapa de crecimiento vegetativo bajo dos condiciones hídricas.

Tanda ¹	Genotipo	Grupo de Madurez	Hábito de crecimiento	Procedencia
1	DM 4200 RR	IV	Indeterminado	Argentina
	Maravilla 45	IV	Indeterminado	Argentina
	DM 4800 RR	IV	Indeterminado	Argentina
	ADM 50048	IV	Indeterminado	Argentina
	TJ2049	IV	Indeterminado	Argentina
	A5520 RG	V	Determinado	Argentina
	A5777 RG	V	Determinado	Argentina
	A5409 RG	V	Indeterminado	Argentina
	Champaquí 540	V	Determinado	Argentina
	PI 416937	V	Determinado	Japón
	Forrest	V	Determinado	E.E.U.U.
	A6411 RG	VI	Determinado	Argentina
	Nueva Andrea 66 RR	VI	Determinado	Argentina
	A6445 RG	VI	Determinado	Argentina
	A6355 RG	VI	Determinado	Argentina
	Lee	VI	Indeterminado	E.E.U.U.
Hood	VI	Indeterminado	E.E.U.U.	
1 y 2	A7053 RG	VII	Determinado	Argentina
	A7636 RG	VII	Determinado	Argentina
	A8000 RG	VIII	Determinado	Argentina
2	A7321 RG	VII	Indeterminado	Argentina
	RA709	VII	Determinado	Argentina
	Nueva Mercedes 70 RR	VII	Indeterminado	Argentina
	A7118 RG	VII	Determinado	Argentina
	TJ2070	VII	Determinado	Argentina
	Línea Paraná	VII	Determinado	Argentina
	BRS-133	VII	Determinado	Brasil
	Bragg	VII	Determinado	E.E.U.U.
	EMBRAPA 59	VII	Determinado	Brasil
	BR16	VII	Determinado	Brasil
	FLE 0072-174	VII	Determinado	Argentina
	FLE 97093428	VIII	Determinado	Argentina
	OC salinidad	VII	Determinado	Argentina
	ANTA 80	VIII	Determinado	Argentina
	A8100 RG	VIII	Determinado	Argentina
	Munasqa	VIII	Determinado	Argentina

¹ Los genotipos se evaluaron en dos tandas de ensayos consecutivos.

Además del DPV, se calculó el DPV promedio durante las horas de medición de la conductancia estomática (DPVce). Para ello, se usaron datos de temperatura (mínima y máxima) y humedad relativa (mínima y máxima) de los periodos de medición y se calculó e_s , e_a y DPVce, según las ecuaciones 2.3-2.7. No se realizaron las correcciones propuestas por Abbate et al. (2004) ya que al usar datos horarios no fue necesaria la ponderación de la transpiración durante las horas del día.

$$DPVce = e_s - e_a \quad (\text{Ec. 2.5})$$

$$e_s = \frac{es(T_{\text{máx}}) + es(T_{\text{mín}})}{2} \quad (\text{Ec. 2.6})$$

$$e_a = \frac{\left(e_{sT_{\text{máx}}} * \frac{HR_{\text{mín}}}{100} \right) + \left(e_{sT_{\text{mín}}} * \frac{HR_{\text{máx}}}{100} \right)}{2} \quad (\text{Ec. 2.7})$$

2.2.3. Condiciones de crecimiento

Se usaron macetas de 4.5 litros de capacidad (34 centímetros de alto x 13 centímetros de diámetro), las cuales fueron rellenas con 5600 gramos de sustrato húmedo de una mezcla de tierra + mantillo y arena (2:1 v:v, Tabla 2.2).

Para lograr un adecuado manejo del riego, se determinó el contenido gravimétrico de agua de capacidad de campo (gCC) y el de punto de marchitez permanente (gPMP) del sustrato. El gPMP se determinó en laboratorio según el método ISO/FDIS 11274 (1998), mientras que gCC se determinó a campo con la siguiente ecuación:

$$gCC = \frac{(P_{CC} - P_S)}{P_S} \quad (\text{Ec. 2.8})$$

donde:

P_{CC} peso de capacidad de campo promedio del sustrato [g]

P_S peso seco promedio del sustrato [g]

El P_{CC} se determinó en cada tanda en seis macetas elegidas al azar. Se las regó durante 24 horas para llenar los poros con agua. Luego se cubrió la superficie con un plástico blanco para evitar la evaporación de agua y se la dejó drenar hasta peso constante. Para la determinación del P_S también se eligieron al azar seis macetas en cada tanda de ensayos, se secó el sustrato en estufa a 80°C durante siete días, se pesó y se calculó el peso promedio.

Tabla 2.2. Textura, contenido de arena, limo, arcilla y materia orgánica, densidad aparente, contenido gravimétrico de agua de capacidad de campo (gCC) y del punto de marchitez permanente (gPMP) de los sustratos utilizados en las Tandas 1 y 2 del Experimento 1.

	Experimento 1	
	Tanda 1	Tanda 2
Textura	Arenoso franco	Arenoso franco
Arena (%)	76.7	82.1
Limo (%)	17.5	15.4
Arcilla (%)	5.8	2.5
Materia orgánica (%)	13.0	8.9
Densidad aparente (g.cm ⁻³)	1.3	1.3
gCC (g.g ⁻¹)	0.310	0.312
gPMP (g.g ⁻¹)	0.085	0.087

En cada maceta se sembraron cuatro semillas, las cuales fueron curadas con fungicida sistémico de nombre comercial Maxim XL (principio activo Fludioxonil y Metalaxil) a razón de un centímetro cúbico por cada kilogramo de semilla. Las semillas no fueron inoculadas con *Bradyrhizobium japonicum* para evitar el potencial efecto de la variabilidad genotípica en la sensibilidad de la nodulación bajo condiciones con limitantes hídricas (Serraj et al. 2001; Sinclair et al. 2001; Sinclair et al. 2000). Para asegurar una buena provisión de nitrógeno y otros elementos, las plantas fueron fertilizadas cada 14 días agregando 20 cm³ de una solución al 5% (p/v) de fertilizante (14% N – 11% P₂O₅ – 25% K₂O – 2.5% MgO₂ – 10% SO₃) según el método utilizado por Egli (2006).

En el estadio cotiledonar (VC, según escala de Fehr y Caviness 1977), se raleó para dejar una planta por maceta. Posteriormente, se sellaron las macetas con una capa de perlita y plástico blanco para minimizar la evaporación de agua del suelo. En el plástico blanco ubicado en la parte superior de la maceta, se hizo una perforación de un centímetro de diámetro a través del cual se realizó el riego. Por último se cubrió la superficie lateral de las macetas con un plástico blanco para minimizar los cambios de temperatura en el sustrato.

Las macetas se rotaron semanalmente para evitar efectos locales y se mantuvieron las plantas libres de plagas y enfermedades.

2.2.4. Tratamientos hídricos y diseño experimental

En el estadio cotiledonar, todas las macetas fueron regadas y llevadas al Pcc. Entre este estadio y el de dos nudos desarrollados (V2, según escala de Fehr y Caviness 1977) todas las plantas se regaron diariamente a la mañana reponiendo el agua transpirada determinada previamente mediante el método gravimétrico. Para ello, diariamente se pesaron todas las macetas y se calculó el agua transpirada cada 24 horas (TD) de la siguiente manera:

$$TD = PM_x - (PM_{x-1} + AR_{x-1}) \quad (\text{Ec. 2.9})$$

Donde:

TD transpiración diaria [g.día⁻¹]

PM_x peso de la maceta del día x [g]

PM_{x-1} peso de la maceta del día anterior [g]

AR_{x-1} cantidad de agua de riego del anterior. [g]

En el estadio de dos nudos desarrollados (V2, según escala de Fehr y Caviness 1977) se impuso el tratamiento de DH a la mitad de las macetas de cada genotipo. En este momento, las macetas se reagruparon bajo un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcelas dividida con cuatro repeticiones donde la parcela principal fueron los regímenes hídricos (RH) y la subparcela los genotipos (G). Los RH fueron: control (C, las macetas fueron regadas reponiendo el agua transpirada diariamente) y déficit hídrico (DH). El DH consistió en el agregado de agua de riego equivalente al 30% de la TD del tratamiento control considerando cada genotipo en particular con el objetivo de lograr una disminución gradual y similar del contenido hídrico de las macetas en todos los genotipos. El DH tuvo una duración de 27 días consecutivos.

Una vez iniciado el DH, se regaron diariamente a la mañana todas las macetas (C y DH). Por la tarde, se repitió el riego a las plantas del régimen C. En el C, la cantidad de agua de riego de la mañana se determinó según la Ec. 2.9, mientras que el agua de riego de la tarde fue igual al 50% de la transpiración promedio del día anterior de todas las plantas del control. El riego vespertino se realizó con el objetivo de minimizar la disminución del contenido hídrico del sustrato en el C y disminuir la cantidad de agua aplicada en los riegos matutinos.

2.2.5. Parámetros evaluados

2.2.5.1. Contenido hídrico

Se caracterizó el contenido hídrico de las macetas en función de la marcha diaria del contenido gravimétrico de agua ($g, g \cdot g^{-1}$). El contenido gravimétrico de agua se determinó diariamente antes del riego matutino y se calculó con la siguiente fórmula:

$$g = \frac{[PM_X - (P_S + P_A)]}{P_S} \quad (\text{Ec. 2.10})$$

donde:

g contenido gravimétrico de agua diario [$g \cdot g^{-1}$]

PM_X peso de la maceta del día [g]

P_S peso seco promedio del sustrato [g]

P_A peso de los accesorios de la maceta (maceta, perlita, plástico de la cobertura lateral y superior) [g]

En el tratamiento DH, se optó por caracterizar la evolución de g en función del tiempo mediante un modelo trifásico desarrollado en el Apéndice I de la presente tesis. Los ajustes se realizaron para el promedio de todas las unidades experimentales (maceta).

El modelo también se ajustó individualmente para cada unidad experimental según se detalla en el Apéndice I de la presente tesis, con la finalidad de comparar la

evolución de g en todos los genotipos y conocer si el DH fue el mismo para todos los G evaluados. La evolución del DH fue similar entre genotipos dentro de cada tanda (Apéndice I).

Para valorar el potencial efecto del peso fresco de la planta en g, se determinó el peso fresco de cada planta al finalizar el DH. Se calculó luego para cada maceta la relación expresada en porcentaje entre el peso fresco de la planta y el peso del sustrato correspondiente al punto de marchitez permanente.

2.2.5.2. Fenología y número de nudos visibles en el tallo principal

Se relevó la fenología semanalmente utilizando la escala propuesta por Fehr y Caviness (1977). Durante fases vegetativas, los estadios fenológicos en esta escala tienen en cuenta el número de nudos desarrollados en el tallo principal, considerándose como tal a aquel donde los bordes de la hoja trifoliada superior no se tocan. Por lo tanto, se consideró como nudo visible en el tallo principal (NNTP) aquel donde los bordes de la hoja trifoliada superior no se tocan.

Para cada maceta (planta individual), se calculó la transpiración total durante el periodo comprendido entre el estadio cotiledonar (VC, según escala de Fehr y Caviness 1977) y la finalización del experimento, sumando los valores diarios de transpiración calculados con la Ec. 2.9.

2.2.5.4. Materia seca

Una vez finalizado el tratamiento de DH, y consecuentemente el experimento, se cosecharon todas las plantas (ocho plantas por genotipo, cuatro por régimen hídrico) recuperando las raíces mediante lavado cuidadoso del sustrato con agua sobre una serie de mallas de diferentes tamaños. Las plantas fueron particionadas por sus fracciones raíces, tallos, pecíolos y láminas foliares. La materia seca de cada fracción se determinó secando las muestras a 80°C hasta peso constante.

2.2.5.5. Eficiencia transpiratoria

Se calculó la ET para cada planta como el cociente entre la materia seca total y la transpiración total.

La ET normalizada por el déficit de presión de vapor del día promedio (ETn) se calculó para cada planta de la siguiente manera:

$$ETn = \frac{MST}{T} \cdot \frac{1}{DPV_{promedio}} \quad (\text{Ec. 2.11})$$

donde:

ETn eficiencia transpiratoria normalizada por el déficit de presión de vapor

MS materia seca total [g]

T transpiración total [kg]

DPVpromedio déficit de presión de vapor del día promedio durante el periodo comprendido entre VC (Fehr y Caviness 1977) y la finalización de cada tanda [kPa]

2.2.5.6. Conductancia estomática

La CE se midió con porómetro (AP-4, Delta-T Devices, Cambridge, UK) en la cara abaxial de la última hoja completamente expandida. Las mediciones se hicieron semanalmente en todas las plantas en días con sol entre las 11 y 14 horas, tomándose una lectura por planta. Una vez detectadas diferencias significativas en la CE entre RH, la CE promedio fue calculada en base a 4 plantas en cada tratamiento hídrico.

Para analizar la respuesta de la CE a cambios en el DPV en el régimen C, se seleccionaron 2 grupos de días contrastantes en términos de déficit de presión de vapor al momento de la medición de la CE (DPVce). La CE en días de alto y bajo DPVce fue, entonces, calculada como el promedio de dos mediciones. En la Tanda 1, los días utilizados para el cálculo de la CE en días con bajo DPVce, fueron los días 11 y 27 desde el inicio del DH (DPVce promedio, 1.52 kPa), mientras que en la Tanda 2, se seleccionaron como contrastantes los días 1 y 9 desde el inicio del DH (DPVce promedio, 1.61 kPa). Por su parte, los días utilizados para el cálculo de la CE en días con alto DPVce fueron los días 1 y 21 desde el inicio del DH (DPVce promedio, 2.11 kPa) y los días 15 y 25 desde el inicio del DH (DPVce promedio, 2.49 kPa) en la Tanda 1 y 2, respectivamente.

2.2.6. Análisis estadístico

Los modelos trifásicos de la dinámica del contenido gravimétrico de agua para comparar tandas se ajustaron usando TableCurve V 3.0 (Jandel Scientific 1991). Para ello, se usaron los valores promedio diario del contenido gravimétrico de agua de todos los G.

Para comparar el efecto de los tratamientos sobre las variables: NNTP, transpiración total, materia seca total, ET, CE y CE promedio se ajustó un modelo lineal heterocedástico en el que se estimaron varianzas diferentes según régimen hídrico para analizar el efecto de los tratamientos. La estimación se realizó utilizando InfoStat (Di Rienzo et al. 2010), que implementa la función gls (generalized least squares) del paquete nlme (non-linear mixed effects) de R (R Development Core Team 2010). Para comparar el efecto de los tratamientos sobre las variables partición de materia seca hacia los distintos órganos, se hizo análisis de la varianza (ANOVA) utilizando InfoStat (Di Rienzo et al. 2010). En todas las variables, se estimó la significancia de la diferencia de medias con el test de LSD de Fischer (InfoStat; Di Rienzo et al. 2010). Durante el desarrollo del experimento, doce unidades experimentales (macetas) en cada Tanda fueron removidas de los análisis por el pobre crecimiento de las plantas. Debido a que hubo datos faltantes, la media de los RH, G e interacción RH*G y la comparación de medias fueron corregidas por el número de repeticiones utilizando las rutinas de InfoStat (Di Rienzo et al. 2010).

Para comparar el efecto de los genotipos dentro de cada régimen hídrico sobre las variables: CE en días con bajo y alto DPVce en el régimen hídrico C y la CE mínima en el DH se hizo un ANOVA bajo el supuesto de un DBCA utilizando InfoStat (Di Rienzo et al. 2010). En todas las variables, se estimó la significancia de la diferencia de medias con el test de LSD de Fischer (InfoStat; Di Rienzo et al. 2010). Cuando existieron datos faltantes, la media de los G y la comparación de medias fueron corregidas por el número de repeticiones utilizando las rutinas de InfoStat (Di Rienzo et al. 2010).

Para analizar la correlación entre las variables NNTP en el C y en el DH relativo al C, entre materia seca total en el C y en el DH relativo al C, entre los diferentes coeficientes de partición, entre ET y ETn en el C y en el DH, entre la CE en el C y en el DH se usó el test de correlación de Pearson (InfoStat; Di Rienzo et al. 2010).

Para analizar la relación funcional entre el NNTP y el tiempo, entre la materia seca total y la transpiración, entre la CE y g, entre la ET y la CE promedio se hicieron análisis de regresión lineal (InfoStat; Di Rienzo et al. 2010). Para analizar la relación funcional entre la CE y el DPVce se ajustaron modelos power y power-plateu usando TableCurve V 3.0 (Jandel Scientific 1991).

La comparación de pendientes de la tasa de aparición de NNTP y la relación entre materia seca total y transpiración a través de los genotipos fue realizada mediante test-t ($p < 0.05$, Steel y Torrie 1960).

Los G fueron agrupados según el nivel de transpiración total en el régimen hídrico C y su ET promedio en ambos RH mediante análisis de conglomerados jerárquico (InfoStat; Di Rienzo et al. 2010). Se utilizó como criterio de referencia para agrupar los genotipos el 50% de la distancia máxima entre genotipos (InfoStat; Di Rienzo et al. 2010).

2.3. Resultados

2.3.1. Condiciones ambientales de crecimiento durante el experimento

Las condiciones ambientales durante el experimento fueron variables debido a que el mismo se realizó a campo, bajo condiciones naturales (Fig. 2.1). Durante la etapa previa al inicio del déficit hídrico (preDH), las condiciones ambientales difirieron entre tandas (Tabla 2.3). Todas las variables ambientales fueron superiores en la Tanda 1 respecto a la 2 (Tabla 2.3).

Durante la etapa de DH, la cual fue dividida en 3 períodos de 9 días cada uno, las condiciones ambientales variaron entre períodos (Fig. 2.1). Las condiciones ambientales durante los primeros 9 días desde el inicio del DH (DH1) fueron similares en ambas tandas, siendo el DPV igual en ambas tandas (Tabla 2.3). La T_{máx} y T_{mín}, la R y la ETP fueron superiores en la Tanda 2 en 4, 5, 9 y 5 % respectivamente (Tabla 2.3).

Durante la segunda parte del DH (DH2), las condiciones ambientales difirieron levemente entre tandas, siendo la T_{máx}, DPV y ET 4, 15 y 9% respectivamente superior en la Tanda 1 con respecto a la 2 (Tabla 2.3). Durante esta etapa en la Tanda 1, se registró un pico de temperaturas y de DPV (Fig. 2.1, día 10 desde el inicio del DH), siendo la T_{máx} 2°C superior a la temperatura máxima cardinal del cultivo para la fase vegetativa (40° C, Jones et al. 1991, Fig. 2.1).

Finalmente durante los últimos 9 días del DH (DH3), y a diferencia de lo ocurrido en los dos primeros períodos, las condiciones ambientales difirieron marcadamente entre tandas de ensayos (Tabla 2.3). Durante este último período, T_{máx} y T_{mín} fueron 17% superior en la Tanda 1, con T_{máx} superiores a la temperatura máxima cardinal del cultivo los días 25 y 26 desde el inicio del DH (Tabla 2.3 y Fig. 2.1). Al igual que las temperaturas, R y DPV fueron respectivamente un 7 y 40% superior en la Tanda 1 (Tabla 2.3). El efecto de las 3 variables meteorológicas determinó que la ETP sea 30% superior en la Tanda 1 (Tabla 2.3).

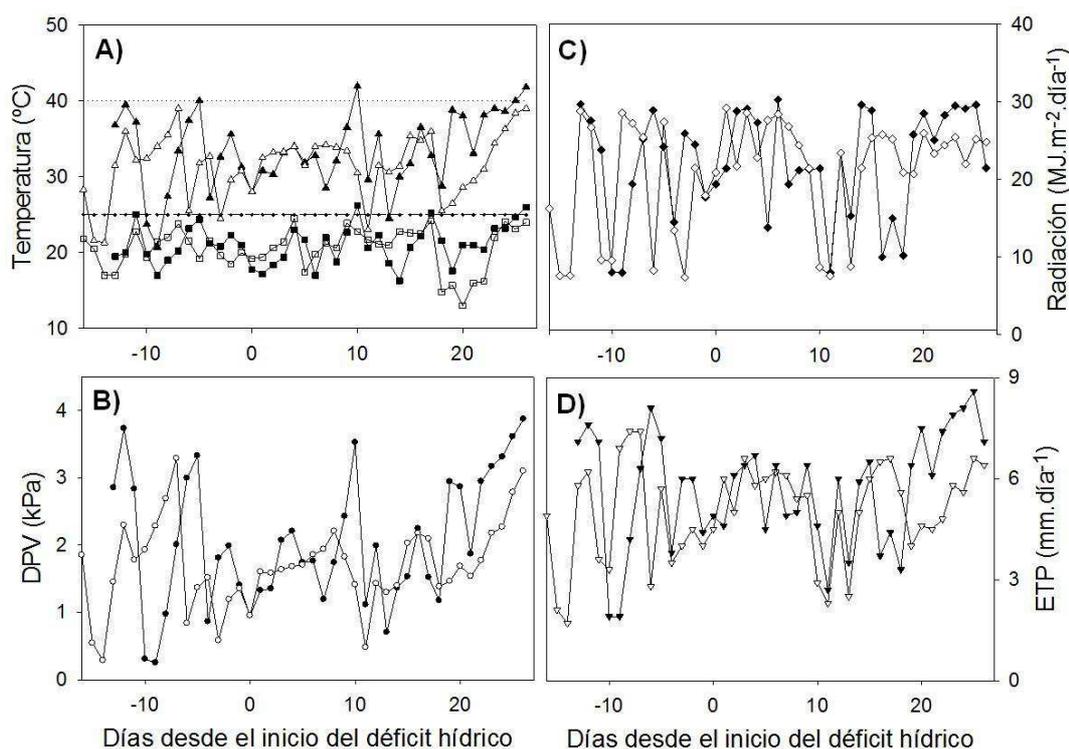


Figura 2.1. Evolución de variables ambientales durante la etapa previa al inicio del déficit hídrico (PreDH, días -15 o -17 a 0 desde el inicio del déficit hídrico en la Tanda 1 y 2, respectivamente) y durante la etapa del déficit hídrico (dividida en 3 períodos de 9 días cada uno, días 0 a 8 -DH1-, 9 a 17 -DH2- y 18 a 26 -DH3) en la Tanda 1 (símbolos llenos) y 2 (símbolos vacíos). A) Temperatura máxima diaria (▲), mínima diaria (■), óptima de soja (línea) y máxima cardinal de soja (línea punteada). B) Déficit de presión de vapor del día (DPV). C) Radiación solar incidente diaria (Radiación). D) Evapotranspiración potencial diaria (ETP).

Tabla 2.3. Temperatura máxima ($T_{\text{máx}}$) y mínima ($T_{\text{mín}}$), radiación solar incidente diaria (R), déficit de presión de vapor del día (DPV) y evapotranspiración potencial diaria (ETP) promedios durante las etapas previas al inicio del déficit hídrico (PreDH), durante el déficit hídrico (Promedio DH) el cual fue dividido en 3 períodos, período 1 (DH1, días 0 al 8 desde el inicio del DH), 2 (DH2, días 9 al 17 desde el inicio del DH) y 3 (DH3, días 18 al 26 desde el inicio del DH) y promedio durante todo el ensayo (Promedio Ens.) en la Tanda 1 y 2. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Tanda	Etapas	$T_{\text{máx}}$ °C	$T_{\text{mín}}$ °C	R $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$	DPV kPa	ETP mm
1	PreDH	32.5 (1.7)	21.0 (0.6)	21.3 (2.0)	2.0 (0.3)	5.5 (0.6)
	DH1	31.3 (0.7)	19.5 (0.7)	23.4 (1.9)	1.6 (0.1)	5.5 (0.3)
	DH2	33.2 (1.7)	21.6 (1.0)	19.2 (2.6)	1.8 (0.3)	5.1 (0.5)
	DH3	37.4 (1.3)	22.1 (0.8)	25.3 (2.1)	2.9 (0.3)	6.9 (0.5)
	Promedio DH	33.9 (0.9)	21.1 (0.5)	22.6 (1.3)	2.1 (0.2)	5.9 (0.3)
	Promedio Ensayo	33.5 (0.8)	21.1 (0.4)	22.0 (1.1)	2.0 (0.2)	5.7 (0.3)
2	PreDH	30.4 (1.3)	20.4 (0.5)	17.7 (2.2)	1.6 (0.2)	4.6 (0.5)
	DH1	32.7 (0.7)	20.5 (0.7)	25.6 (1.1)	1.6 (0.1)	5.7 (0.2)
	DH2	31.8 (1.3)	22.5 (0.4)	18.6 (2.6)	1.6 (0.2)	4.7 (0.6)
	DH3	32.1 (1.7)	18.8 (1.5)	23.6 (0.7)	2.0 (0.2)	5.3 (0.3)
	Promedio DH	32.2 (0.7)	20.6 (0.6)	22.6 (1.1)	1.8 (0.1)	5.3 (0.2)
	Promedio Ensayo	32.2 (0.7)	20.6 (0.4)	20.9 (1.1)	1.7 (0.1)	5.1 (0.2)

2.3.2. Evolución del contenido hídrico

El peso fresco de la planta (PF) no fue considerado en el cálculo del contenido gravimétrico de agua (g) y por lo tanto g fue algo inferior al calculado. Sin embargo, es importante mencionar que el PF representó como máximo 4.6 y 5.8% del peso del sustrato de la maceta correspondiente al punto de marchitez permanente del sustrato en la Tanda 1 y 2 respectivamente.

En promedio durante la etapa del DH, g en el régimen C en la Tanda 1 fue de 0.252 ± 0.003 g.g.suelo⁻¹ lo que equivale a 74.2 ± 1.3 % de agua útil. Los valores de g diarios variaron en esta tanda entre 0.28 y 0.21 g.g⁻¹ (86.7 y 56 % de agua útil; Fig. 2.2A). En la tanda 2, g tuvo un valor promedio de 0.259 ± 0.005 g.g⁻¹ (76.5 ± 2.2 % de agua útil), siendo las variaciones diarias menores respecto a Tanda 1 (g varió entre 0.29 y 0.235 g.g⁻¹ correspondiente a 90.2 y 67.8 % de agua útil; Fig. 2.2B). En la Tanda 2 y durante los dos últimos días del ensayo, g descendió a valores de 0.186 g.g⁻¹ (44% de agua útil) debido a que no se realizaron los riegos vespertinos.

En el régimen DH y en ambas tandas, g fue significativamente ($p < 0.0001$) menor respecto al C a partir de los días 4 y 3 desde el inicio del DH en la Tanda 1 y 2, respectivamente (Fig. 2.2). La evolución del estado hídrico se caracterizó mediante dos tasas de secado (siendo la primera de mayor magnitud, Apéndice I) y un contenido gravimétrico de agua final (g constante; Fig. 2.2 -en la Tanda 1 no se tuvo en cuenta los datos de los días 26 y 27 desde el inicio del déficit). En ambas tandas, los valores de g inicial promedio fueron similares (0.285 ± 0.0003 g.g⁻¹ o 88.9 ± 0.9 % de agua útil en la Tanda 1 y 0.291 ± 0.0003 g.g⁻¹ o 90.7 ± 1.3 % de agua útil en la Tanda 2). Sin embargo, la intensidad y magnitud del déficit fue marcadamente diferente entre tandas (Fig. 2.2), siendo superior en la segunda tanda. En esta tanda, el sustrato disminuyó en promedio 5.5 (2.5% de agua útil) y 2.5 (1.1% de agua útil) mg de agua.g.suelo⁻¹.día⁻¹ más durante las fases 1 y 2, respectivamente (Fig. 2.2). Como consecuencia de estas mayores tasas de secado, el contenido gravimétrico de agua final en la Tanda 2 fue 59 % menor respecto a Tanda 1 (0.162 vs 0.086 g.g⁻¹ en la Tanda 1 y 2, respectivamente), lo que equivalió a 32.8 % menos de agua útil en Tanda 2 (Fig. 2.2).

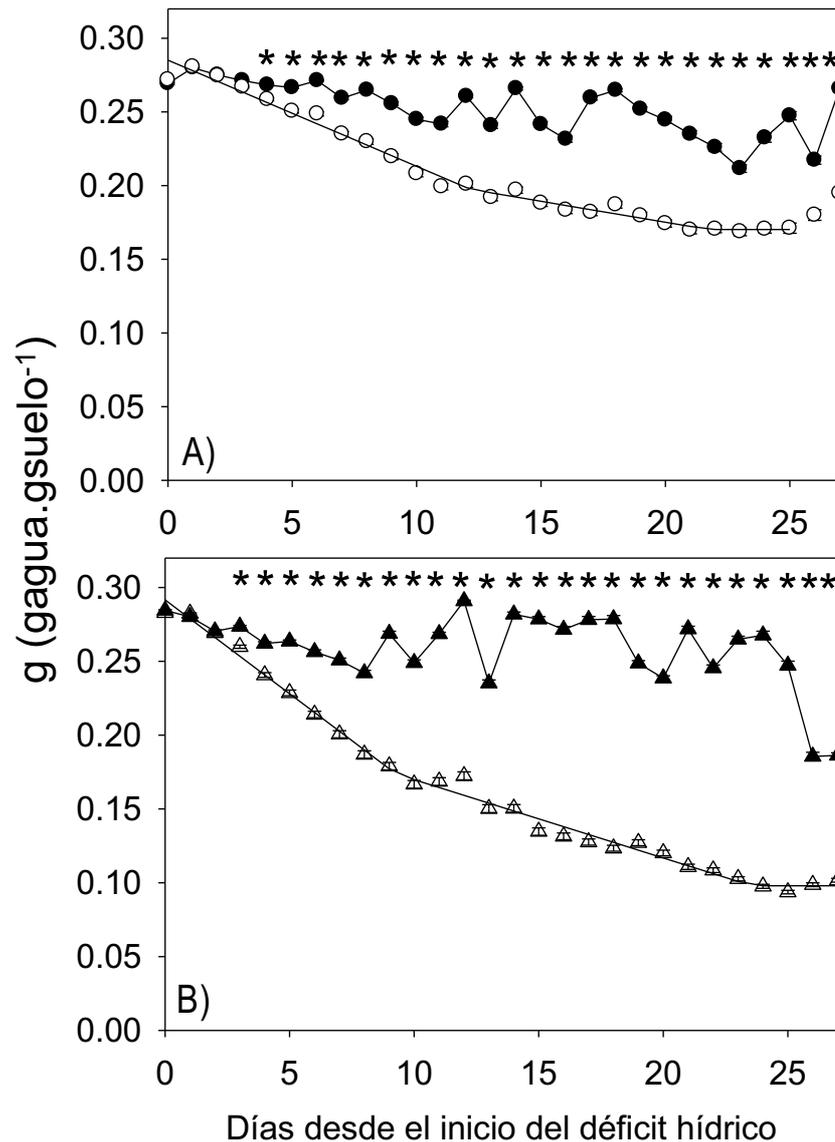


Figura 2.2. Evolución del contenido gravimétrico de agua en el suelo (g) en plantas de soja bajo dos regímenes hídricos diferentes (control -símbolos llenos- y déficit hídrico -símbolos vacíos-) en dos ensayos (Tanda 1 -A- y 2 -B-). Cada punto representa el promedio de 20 y 19 genotipos en la Tanda 1 y 2, respectivamente. * indican diferencias significativas entre regímenes hídricos ($p < 0.0001$). La línea ajustada corresponde al modelo trifásico ajustado: Tanda 1, $y = 0.285 (0.002) - 0.0072(0.0003) * 12.2(0.9) - 0.0028(0.0006) * 21.7(1.4)$; $p < 0.0001$; $r^2 = 0.98$; Tanda 2, $y = 0.291(0.003) - 0.0127(0.0006) * 9.3(0.6) - 0.0053(0.0003) * 23.6(0.7)$; $p < 0.0001$; $r^2 = 0.99$. Las barras verticales indican el error estándar de la media. Los modelos corresponden a las ecuaciones I1-I3 (Apéndice I).

2.3.3. Número de nudos visibles en el tallo principal

El número de nudos visibles en el tallo principal (NNTP) fue diferente entre Tandas, siendo superior en la segunda (Tabla 2.4). Esto último se corroboró a través de los G testigos comunes en ambos ensayos (A 7053 RG, A 7636 RG y A 8000 RG) que desarrollaron respectivamente 1.4, 1.2 y 0.5 nudos más en la segunda tanda; Tabla 2.4).

Al analizar el NNTP promedio en cada tanda en función del tiempo desde el estadio cotiledonar (VC, según escala de Fehr y Caviness, 1977), se encontró en ambas tandas una relación estadísticamente significativa ($p < 0.0001$, Fig. 2.3A). Al comparar las pendientes (i.e. la tasa de aparición de nudos visibles) entre tandas, se encontró que las mismas no fueron estadísticamente diferentes ($p = 0.389$; test t). El mayor NNTP en la segunda tanda habría sido consecuencia de su mayor duración (en la segunda tanda, el experimento finalizó 3 días más tarde respecto a la primera; Tabla 2.4).

El NNTP difirió entre RH, siendo en ambas tandas menor en las plantas que crecieron con limitantes hídricas -2 y 1.7 nudos menos en el tallo principal y respecto al control en la Tanda 1 y 2, respectivamente- ($p < 0.001$, Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Número de nudos visibles en el tallo principal en diferentes genotipos (G) de soja en los regímenes hídrico (RH) control y déficit hídrico de la Tanda 1 y 2. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Genotipo	Tanda 1		Genotipo	Tanda 2	
	Control	Déficit hídrico		Control	Déficit hídrico
ADM 50048	10.0 (0) abc	8.0 (0)	ANTA 800	10.0 (0.41) def	9.0 (0)
Champaquí 540	10.0 (0) ab	8.3 (0.25)	BR16	11.5 (0.29) a	9.3 (0.25)
DM 4200 RR	9.5 (0.29) f	7.0 (0)	Bragg	9.7 (0.33) fgh	8.5 (0.29)
DM 4800 RR	9.8 (0.25) bcd	8.0 (0)	BRS-133	10.3 (0.25) efgh	8.3 (0.33)
Forrest	9.5 (0.29) cdef	7.7 (0.33)	EMBRAPA 59	10.5 (0.29) abcd	9.3 (0.25)
Hood	10.0 (0.41) abc	8.0 (0)	FLE 0072-174	10.7 (0.33) bcde	9.0 (0.41)
Lee	9.3 (0.67) f	7.0 (0)	FLE 97093428	11.7 (0.33) a	9.3 (0.25)
Maravilla 45	8.3 (0.33) g	6.0 (0)	OC salinidad	10.3 (0.25) defg	8.5 (0.29)
A5409 RG	10.0 (0) bcd	7.8 (0.25)	Línea Paraná	10.8 (0.25) abc	9.7 (0.33)
A5520 RG	9.3 (0.33) cdef	7.8 (0.25)	Munasqa	11.0 (0.41) ab	9.5 (0.5)
A5777 RG	9.8 (0.25) bcd	8.0 (0)	A7053 RG	11.0 (0) cde	8.3 (0.25)
A6355 RG	9.8 (0.25) bcde	7.8 (0.25)	A7118 RG	9.7 (0.33) gh	8.3 (0.25)
A6411 RG	9.7 (0.33) bcde	8.0 (0)	A7321 RG	9.7 (0.33) h	8.0 (0.41)
A6445 RG	9.5 (0.29) cdef	7.8 (0.25)	A7636 RG	10.7 (0.33) defg	8.3 (0.33)
A7053 RG	9.3 (0.33) ef	7.3 (0.33)	A8000 RG	10 (0) efgh	8.5 (0.29)
A7636 RG	9.0 (0) ef	7.7 (0.33)	A8100 RG	10.3 (0.33) efgh	8.3 (0.25)
A8000 RG	9.7 (0.33) bcde	8.0 (0)	Nueva Mercedes 70 RR	11.0 (0.41) abc	9.3 (0.48)
Nueva Andrea 66 RR	10.7 (0.33) a	8.0 (0)	RA709	11.0 (0.58) abc	9.3 (0.25)
PI 416937	10.0 (0.41) ab	8.3 (0.25)	TJ2070	9.5 (0.29) h	8.0 (0)
TJ2049	9.5 (0.29) def	7.5 (0.29)			
Promedio	9.7 (0.08) a	7.7 (0.07) b		10.5 (0.1) a	8.8 (0.09) b
Régimen hídrico (RH) ¹	<0.0001			0.0008	
Genotipo (G)	<0.0001			<0.0001	
RH*G	0.6468			0.1051	

* Valores promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en los G Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el RH control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el RH déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el RH control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el RH déficit hídrico en la Tanda 2 donde es promedio de tres plantas (n=3).

¹ = p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer ($p < 0.05$) para comparar los RH, G e interacción RH*G. Cuando hay diferencias entre G y la interacción RH*G no es significativa se indican las letras sobre los valores del control.

En ambas tandas, la tasa de aparición de nudos visibles fue estadísticamente diferente entre RH (Tanda 1: $p < 0.0001$; Tanda 2: $p = 0.001$), siendo menor en el DH (Figs. 2.3B y C). En la Tanda 1, la tasa de aparición de nudos visibles se redujo en promedio 19.4 % respecto al C, mientras que en la Tanda 2 se redujo en promedio 16.6 % (Figs. 2.3B y C).

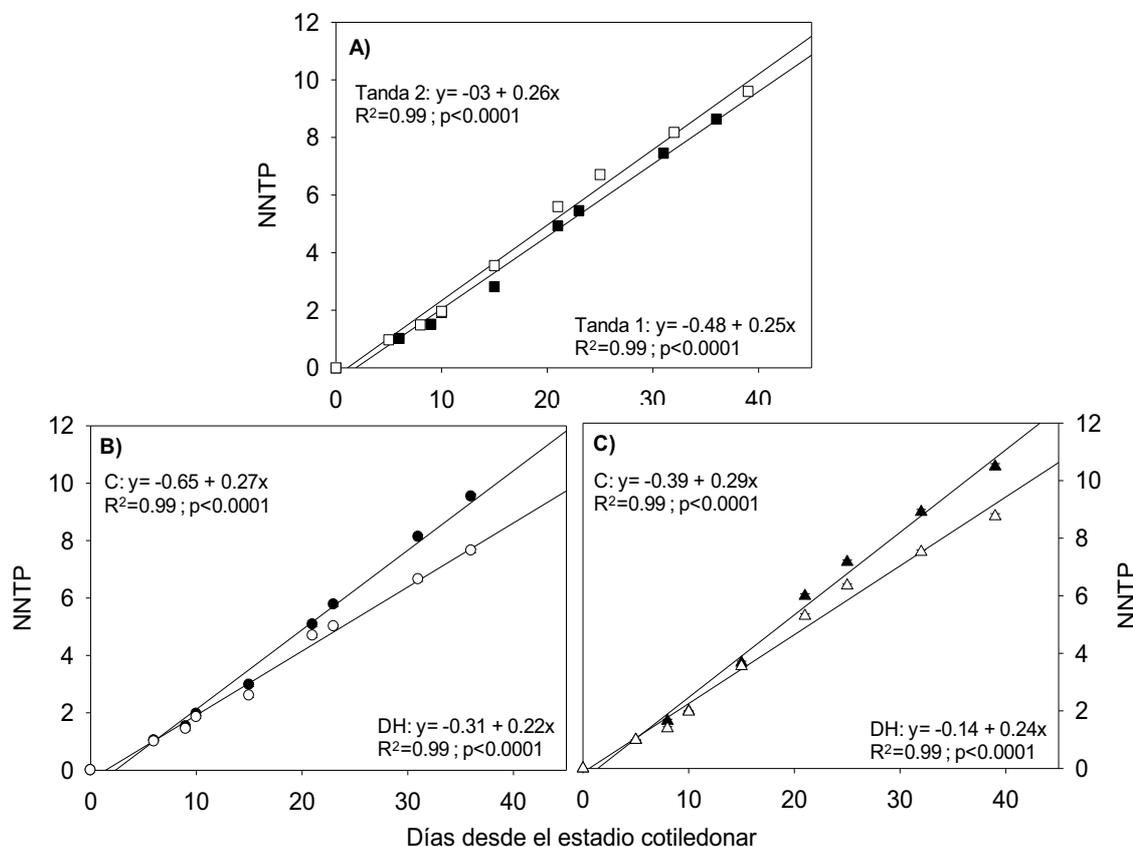


Fig. 2.3. Evolución del número de nudos visibles en el tallo principal (NNTP). A) Tanda 1 (■) y Tanda 2 (□). B) Tanda 1 en el régimen hídrico control (●) y déficit hídrico (○). C) Tanda 2 en el régimen hídrico control (▲) y déficit hídrico (△).

A nivel de genotipos, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.0001$) en el NNTP (Tabla 2.4). La diferencia entre los G extremos fue de 2.2 (Nueva Andrea 66 RR vs. Maravilla 45) y 1.7 nudos (BR16 vs. Bragg) en la Tanda 1 y 2, respectivamente (Tabla 2.4). Si bien las diferencias entre G se mantuvieron independientemente del RH al cual fueron expuestos (interacciones RH*G fueron no significativas, Tabla 2.4), la disminución del NNTP relativa al C difirió entre genotipos en el régimen DH de ambas tandas (Fig. 2.4). El rango de variación en el NNTP relativo al C en relación al genotipo de mayor NNTP relativo al C de cada tanda fue de 16% en ambas tandas (Tabla 2.4).

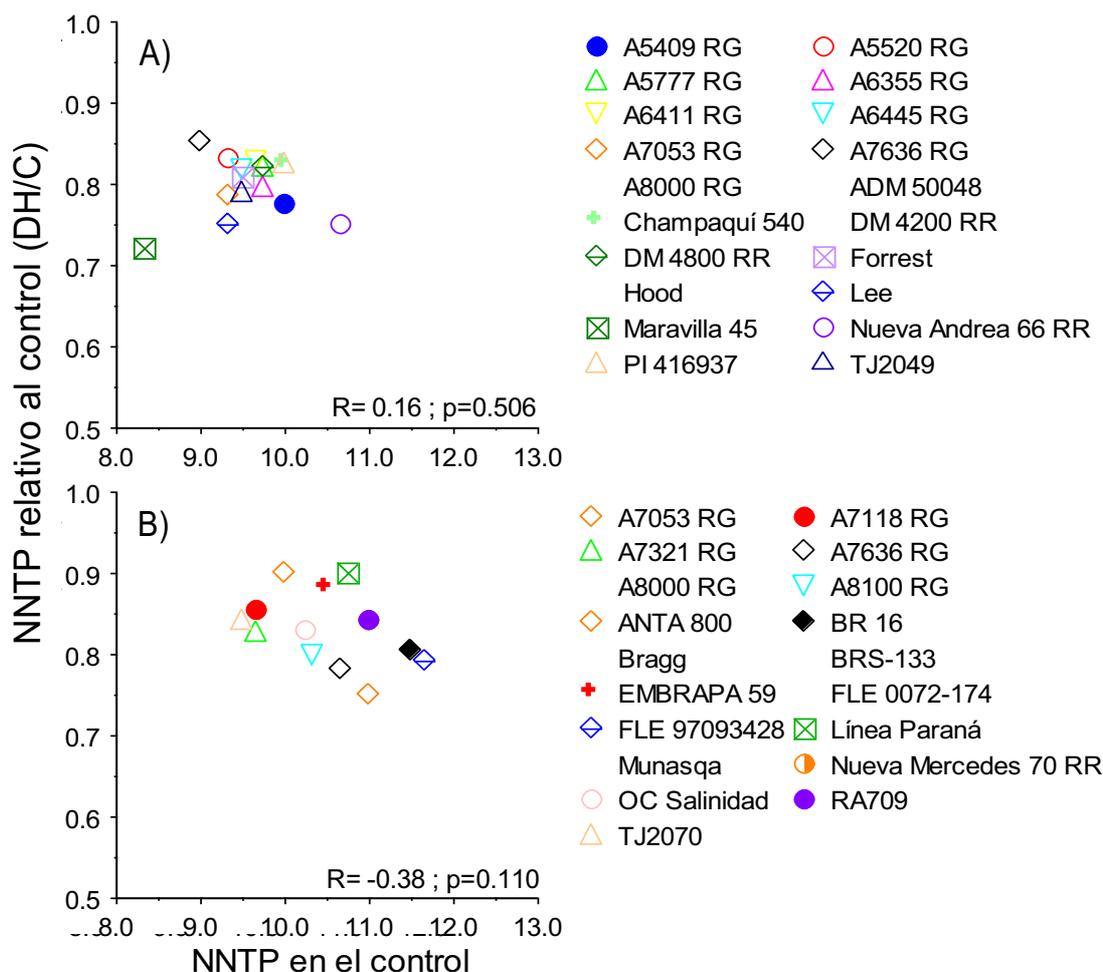


Fig. 2.4. Relación entre el número de nudos en el tallo principal (NNTP) en el régimen control y el NNTP en el régimen déficit hídrico (expresado como relativo al control). A) Tanda 1. B) Tanda 2. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto es el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el régimen control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el régimen déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el régimen control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el régimen déficit hídrico en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$).

2.3.4. Transpiración

En el régimen hídrico C, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la transpiración (T) entre G (Tabla 2.5). De acuerdo a su nivel de T en el C, los G fueron agrupados en cada tanda mediante el análisis de conglomerados, formándose 3 grupos: alta, intermedia y baja T (Fig. 2.5). En la Tanda 1, los G con T entre 4.58 y 7.57 kg. se agruparon en la categoría de T intermedia, mientras que los de T menor que 4.58 kg. y los de T mayor que 7.57 kg. se agruparon en la categoría baja y alta T, respectivamente (Fig. y Tabla 2.5). En cambio, en la Tanda 2, los G con T entre 8.19 y 9.21 kg. se agruparon en la categoría de T intermedia, mientras que los T menor que 8.19 kg. y los de T mayor que 9.21 kg. se agruparon en la categoría baja y alta T, respectivamente (Fig. y Tabla 2.5).

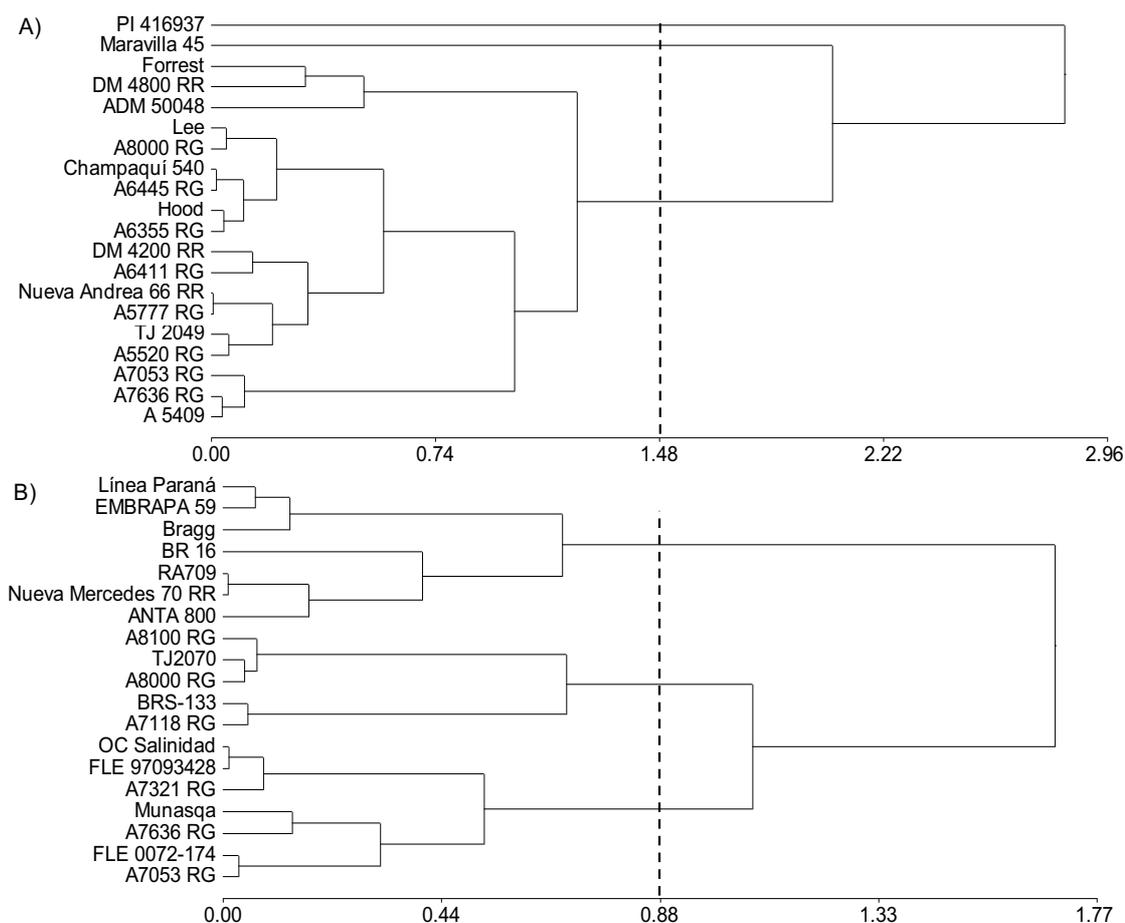


Fig. 2.5. Dendrograma de agrupamiento de genotipos (G) de soja en función de la transpiración total acumulada en el régimen hídrico control en la Tanda 1 (A) y 2 (B). En línea punteada se indica el 50% de la distancia máxima utilizada para la identificación de grupos de G.

En ambas tandas, el DH redujo la T significativamente ($p < 0.0001$, Tabla 2.5). En la Tanda 1, la T se redujo en promedio 64.6% respecto al C con una diferencia mínima de 61% en el genotipo A6355 RG y máxima de 72% en el genotipo Lee (Tabla 2.5). En la Tanda 2, la reducción promedio de la T fue de 58.6%, siendo esta disminución levemente inferior a la de la Tanda 1 (Tabla 2.5). En la segunda Tanda, los G con mayor y menor disminución de la T fueron BR16 (60.7%) y BRS 133 (54.6%) respectivamente (Tabla 2.5). El rango de variación de la T fue de 15.3 y 11.2% en Tanda 1 y 2, respectivamente (Tabla 2.5).

Todos los G transpiraron menos que su C en el régimen DH (Tabla 2.5). Además, en ambas tandas existieron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre G en la T en el DH (Tabla 2.5). En la Tanda 1, las diferencias fueron independientes del RH ya que la interacción RH*G fue no significativa ($p = 0.319$), mientras que en la Tanda 2, las diferencias se modificaron dentro de cada RH ($p = 0.0033$, Tabla 2.5).

Tabla 2.5. Transpiración total acumulada en diferentes genotipos (G) de soja bajo los regímenes hídricos control y déficit hídrico y reducción de la transpiración en el déficit hídrico respecto al régimen control en la Tanda 1 y 2. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Tanda	Genotipo	Transpiración			Tanda	Genotipo	Transpiración		
		Control (kg)	Déficit hídrico (kg)	Reducción (%)			Control (kg)	Déficit hídrico (kg)	Reducción (%)
1	PI 416937	8.78 (0.8) a	3.03 (0.05)	65.5	2	BR16	10.25 (0.35) a	4.03 (0.13) i	60.7
	ADM 50048	7.57 (0.45) b	2.66 (0.09)	64.8		Nueva Mercedes 70 RR	9.93 (0.53) ab	4.03 (0.02) i	59.4
	Forrest	7.26 (0.4) bc	2.59 (0.03)	64.3		RA709	9.92 (0.42) ab	3.9 (0.05) ij	60.7
	DM 4800 RR	6.99 (0.54) bcd	2.66 (0.06)	61.9		ANTA 800	9.75 (0.44) abc	3.9 (0.08) ij	60
	A8000 RG	6.78 (0.41) bcde	2.54 (0.14)	62.5		EMBRAPA 59	9.38 (0.41) abcd	3.78 (0.13) jkl	59.6
	A6355 RG	6.60 (0.5) bcde	2.57 (0.06)	61.0		Línea Paraná	9.32 (0.54) abcd	3.82 (0.06) jk	59
	Hood	6.63 (0.39) bcdef	2.46 (0.09)	62.9		Bragg	9.22 (0.38) abcde	3.70 (0) klm	59.9
	A6445 RG	6.53 (0.83) bcdefg	2.42 (0.06)	62.9		FLE 97093428	8.81 (0.51) bcdef	3.62 (0.04) lmn	58.9
	Champaquí 540	6.51 (0.52) bcdefg	2.26 (0.04)	65.3		OC Salinidad	8.80 (0.51) bcdef	3.71 (0.04) jklm	57.8
	A6411 RG	6.38 (0.37) cdefg	2.27 (0.04)	64.3		A7321 RG	8.73 (0.52) bcdef	3.58 (0.04) mn	59
	Lee	6.74 (0.57) cdefg	1.89 (0.05)	72.0		FLE 0072-174	8.44 (0.4) cdef	3.33 (0.02) pq	60.6
	DM 4200 RR	6.25 (0.41) cdefg	2.26 (0.09)	63.9		A7053 RG	8.41 (0.2) defg	3.36 (0.13) pq	60.1
	A5777 RG	6.12 (0.69) cdefg	2.24 (0.03)	63.3		A7636 RG	8.19 (0.56) defgh	3.55 (0.07) mno	56.6
	Nueva Andrea 66 RR	6.13 (0.28) defg	2.17 (0.09)	64.5		Munasqa	8.05 (0.8) efgh	3.38 (0.05) opq	58
	A5520 RG	5.92 (0.4) efg	2.12 (0.09)	64.3		A8100 RG	7.77 (0.39) fgh	3.35 (0.06) pq	56.9
	TJ2049	5.97 (0.69) efg	1.81 (0.16)	69.8		TJ2070	7.73 (0.11) fgh	3.43 (0.01) nop	55.6
	A5409 RG	5.51 (0.42) fgh	2.13 (0.05)	61.4		A8000 RG	7.69 (0.26) fgh	3.30 (0.04) pqr	57
	A7636 RG	5.54 (0.9) gh	1.94 (0.11)	64.9		BRS-133	7.09 (0.24) gh	3.22 (0.07) qr	54.6
	A7053 RG	5.43 (0.71) gh	1.95 (0.01)	64.1		A7118 RG	7.04 (0.41) h	3.13 (0.05) r	55.6
	Maravilla 45	4.57 (0.32) h	1.53 (0.1)	66.5					
Promedio	6.45 (0.15) a	2.23 (0.04) b	64.6	Promedio	8.67 (0.15)	3.59 (0.04)	58.6		
1	Régimen hídrico (RH) ¹	<0.0001			2	Régimen hídrico (RH) ¹	<0.0001		
	Genotipo (G)	<0.0001				Genotipo (G)	<0.0001		
	RH*G	0.3193				RH*G	0.0033		

* Valores promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en los G Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el RH control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el RH déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el RH control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el RH déficit hídrico en la Tanda 2 donde es promedio de tres plantas (n=3).

¹ = p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer (p<0.05) para comparar los RH, G e interacción RH*G. Cuando hay diferencias entre G y la interacción RH*G no es significativa se indican las letras sobre los valores del control.

2.3.5. Materia seca total y partición hacia distintos órganos vegetativos

Al igual que la transpiración, la materia seca total disminuyó significativamente como consecuencia del DH ($p < 0.0001$, Tabla 2.6). Con limitaciones hídricas, la producción de materia seca total se redujo en las plantas en 61.2 (Tanda 1) y 51.3 % (Tanda 2) respecto al C (Tabla 2.6).

Tabla 2.6. Materia seca total en diferentes genotipos (G) de soja bajo los regímenes hídricos (RH) control y déficit hídrico en la Tanda 1 y 2. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Genotipo	Tanda 1		Genotipo	Tanda 2	
	Control (g)	Déficit hídrico (g)		Control (g)	Déficit hídrico (g)
ADM 50048	20.7 (1.4) ab	8.2 (0.3)	ANTA 800	28.2 (1.9) ab	12.5 (0.2) j
Champaquí 540	17.9 (1.3) cdefgh	7 (0.2)	BR16	30.0 (0.9) a	14.0 (0.5) i
DM 4200 RR	18.3 (1.4) bcde	7.5 (0.4)	Bragg	26.1 (1.4) abcde	11.8 (0.3) jklmn
DM 4800 RR	19.1 (1.3) bcd	8.0 (0.2)	BRS-133	19.2 (0.8) gh	10.8 (0.4) opqr
Forrest	20.2 (1.2) bc	7.8 (0.2)	EMBRAPA 59	25.9 (1.7) bcde	12.1 (0.5) jklm
Hood	17.7 (1.1) cdefg	7.0 (0.4)	FLE 0072-174	21.2 (1.1) fgh	10.3 (0.2) pqr
Lee	18.9 (2.2) cdefgh	5.9 (0.2)	FLE 97093428	22.8 (2.1) defg	10.9 (0.4) nopq
Maravilla 45	12.7 (0.8) i	4.6 (0.3)	OC salinidad	23.8 (1.1) cdef	12.2 (0.3) jkl
A5409 RG	14.9 (1.2) ghi	5.9 (0.2)	Línea Paraná	24.0 (2) cdef	11.3 (0.1) lmno
A5520 RG	17.1 (1.5) defgh	6.8 (0.7)	Munasqa	22.7 (2.1) defgh	11.3 (0.4) lmno
A5777 RG	16.2 (2.1) efgh	6.3 (0.1)	A7053 RG	22.5 (0.3) defgh	10.0 (0.5) qr
A6355 RG	19.1 (1.7) bcd	7.8 (0.3)	A7118 RG	19.0 (1.2) h	9.9 (0.3) r
A6411 RG	17.1 (1.4) defgh	6.9 (0.1)	A7321 RG	21.8 (1.3) efgh	10.6 (0.3) opqr
A6445 RG	17.9 (2) bcdef	7.3 (0.3)	A7636 RG	21.4 (1.3) fgh	10.9 (0.4) nopq
A7053 RG	14.2 (1.8) hi	5.6 (0.2)	A8000 RG	20.1 (1) fgh	11.2 (0.6) mnop
A7636 RG	15.2 (3.1) fgh	5.9 (0.4)	A8100 RG	19.9 (1.3) fgh	10.7 (0.4) opqr
A8000 RG	19 (1.1) bcde	8.3 (0.7)	Nueva Mercedes 70 RR	27.1 (1.8) abc	12.3 (0.3) jk
Nueva Andrea 66 RR	17.4 (1.1) defgh	6.6 (0.5)	RA709	26.4 (1.5) abcd	11.9 (0.5) jklmn
PI 416937	23.5 (1.8) a	8.8 (0.4)	TJ2070	21.1 (0.6) fgh	11.5 (0.1) klmn
TJ2049	16.1 (1.9) fgh	5.2 (0.4)			
Promedio	17.8 (0.4) a	6.9 (0.2) b	Promedio	23.4 (0.5)	11.4 (0.1)
Régimen hídrico (RH) ¹	<0.0001			<0.0001	
Genotipo (G)	<0.0001			<0.0001	
RH*G	0.3434			0.0007	

* Valores promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en los G Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el RH control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el RH déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el RH control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el RH déficit hídrico en la Tanda 2 donde es promedio de tres plantas (n=3).

¹ = p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer ($p < 0.05$) para comparar los RH, G e interacción RH*G. Cuando hay diferencias entre G y la interacción RH*G no es significativa se indican las letras sobre los valores del control.

El comportamiento de los G en el régimen DH y en relación al C difirió entre tandas de ensayos (Fig.2.6). En la Tanda 2, la respuesta de los G a las condiciones hídricas limitantes fue diferente entre G (interacción RH*G significativa, $p = 0.0007$, Tabla 2.6), mientras que fue independiente del RH en la Tanda 1 (interacción RH*G no significativa, $p = 0.3434$, Tabla 2.6). En la Tanda 2, los G de menor materia seca y transpiración en el C fueron los de mayor producción de materia seca relativa al control en condiciones con limitantes hídricas (Fig. 2.6). Los G que tuvieron la mayor

disminución relativa de la producción de materia seca (cercana a 45%) fueron los que tuvieron una mayor transpiración en el C (Fig.2.6).

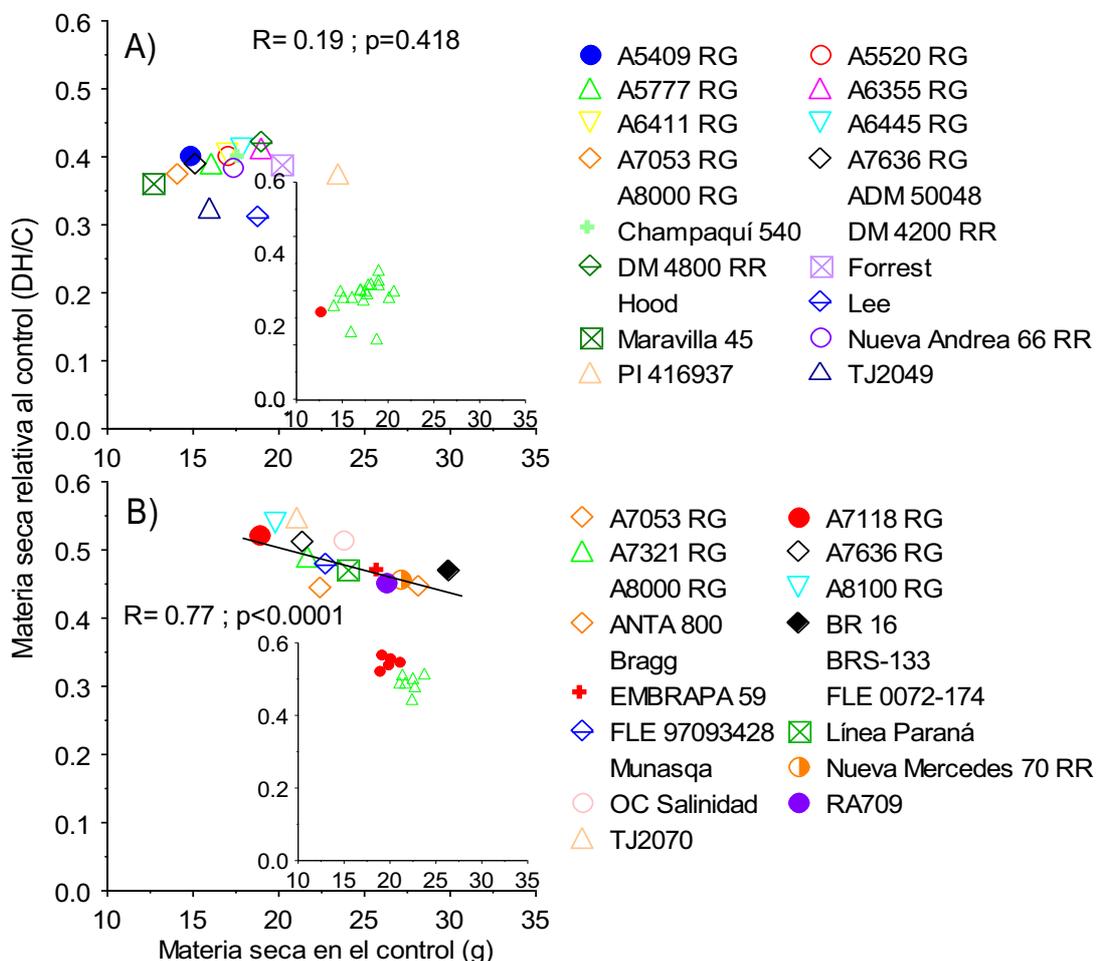


Fig. 2.6. Relación entre la materia seca total en el régimen hídrico control (C) y la materia seca expresada en forma relativa al control en el régimen déficit hídrico (DH). A) Tanda 1. B) Tanda 2. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto es el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el régimen control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el régimen déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el régimen control y Anta 80, BRS 133 y TJ2070 en el régimen déficit hídrico en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$). En figura pequeña, se muestran los genotipos agrupados por su nivel de transpiración según análisis de agrupamiento jerárquico en el régimen hídrico control (alta transpiración (x), media transpiración (▲) y baja transpiración (●)). Los ejes son los mismos que los de la figuras mayores.

La partición de la biomasa vegetativa hacia sus distintas fracciones difirió entre RH ($p < 0.05$) y G ($p < 0.0001$) en ambas tandas (Tabla 2.7). En ambas tandas y en todos los G, la partición de biomasa hacia raíces y láminas foliares aumentó significativamente con el DH en detrimento de la partición hacia tallos y pecíolos foliares (Tabla 2.7).

A través de genotipos, sólo la partición a hojas correlacionó significativa y negativamente con la partición a raíces (Fig. 2.5). Los resultados de las correlaciones entre la partición hacia tallos y raíces y tallos y hojas no son claros ya que sólo en una ocasión las mismas fueron significativas. La correlación entre la partición hacia tallos y raíces fue negativa y significativa en el régimen hídrico DH de la Tanda 1 ($R=-0.548$; $p=0.0111$), mientras que la correlación entre la partición hacia tallos y hojas fue solamente significativa y negativa en el régimen hídrico DH de la Tanda 2 ($R=-0.473$; $p=0.0396$).

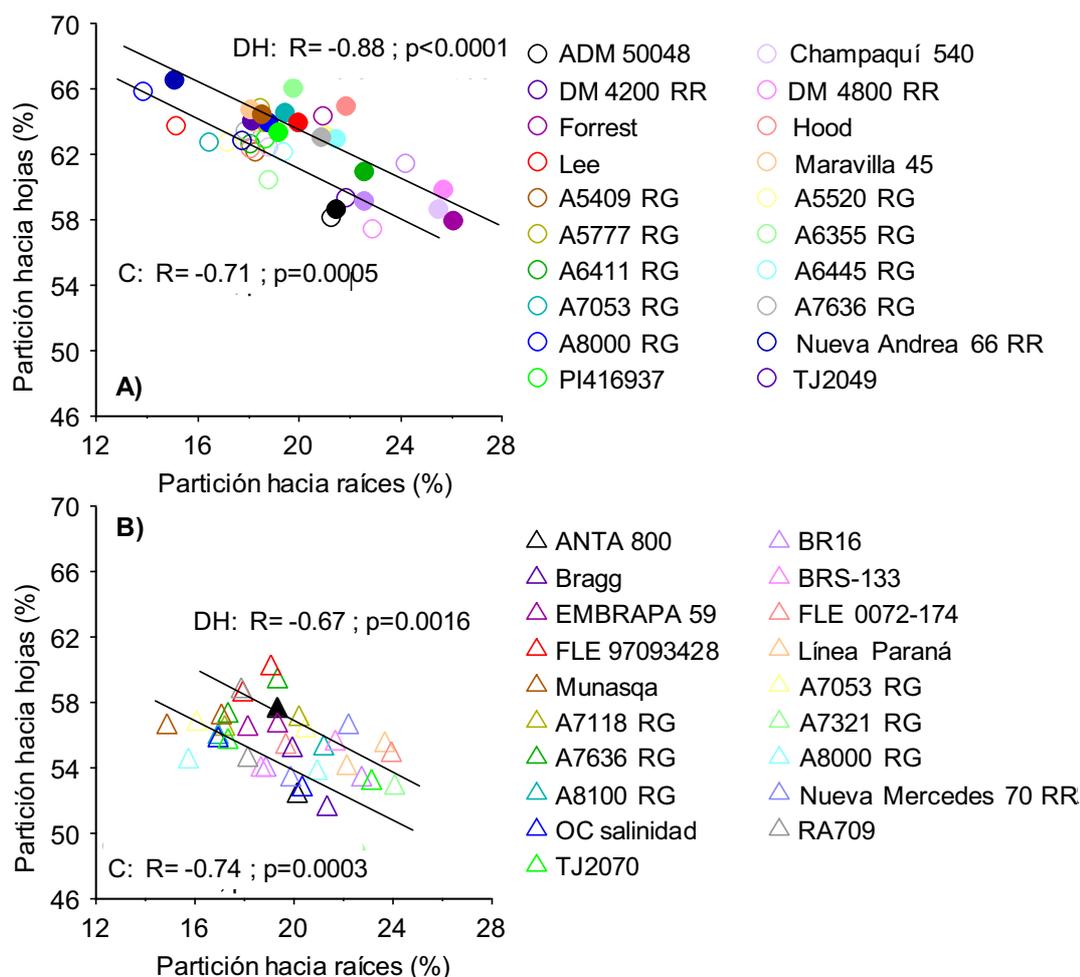


Fig. 2.7. Relación entre la partición hacia hojas y raíces en plantas de soja sometidas a los regímenes hídricos control (C, \circ y \triangle) y déficit hídrico (DH, \bullet y \blacktriangle) en la Tanda 1 (A) y 2 (B). Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto es el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el régimen control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el régimen déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el régimen control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el régimen déficit hídrico en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$).

Tabla 2.7. Distribución porcentual de la materia seca final hacia distintas fracciones (raíces, tallos y hojas –láminas y pecíolos) en diferentes genotipos de soja sometidos a dos regímenes hídricos (control y déficit hídrico) en dos ensayos (Tandas 1 y 2). Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

	Tanda 1								Tanda 2								
	Raíces (%)		Tallos (%)		Hojas				Raíces (%)		Tallos (%)		Hojas				
	C	DH	C	DH	Láminas (%)		Pecíolos (%)		C	DH	C	DH	Láminas (%)		Pecíolos (%)		
A5409 RG	18.3 efg	21.1	20.6 abcd	15.8	44.3 fghi	48.4	16.9 abc	14.7	A7053 RG	16.1 gh	20.5	27.2 de	23.1	41.5 abcd	44.1	15.3 defghi	12.4
A5520 RG	17.2 hi	18.7	21.3 ab	17.4	45.1 defgh	48.9	16.5 abcd	15.0	A7118 RG	17.3 efg	20.3	26.2 def	22.6	40.1 cdef	42.8	16.4 abc	14.3
A5777 RG	18.5 fgh	19.8	17.9 ef	14.2	47.1 bcde	50.7	16.6 ab	15.3	A7321 RG	22.5 a	24.1	28 bcde	23.0	37.6 fg	42.5	11.9 j	10.4
A6355 RG	18.8 defg	22.6	21.3 abc	16.5	44.5 ghij	47.0	15.4 bcde	13.9	A7636 RG	17.4 gh	19.4	25.3 fg	21.2	42.4 a	46.2	14.9 cdefg	13.2
A6411RG	18.1 defgh	21.5	19.6 cde	15.6	46.1 efg	47.2	16.2 ab	15.7	A8000 RG	15.8 gh	21.0	29.7 a	25.2	39.6 fg	41.2	15.0 defghi	12.6
A6445 RG	19.4 efg	19.5	20.9 abc	16.0	43.4 defh	50.7	16.3 bcde	13.8	A8100 RG	17.0 defgh	21.3	27.1 de	23.4	39.7 efg	41.7	16.2 bcd	13.7
A7053 RG	16.5 ghi	20.9	21.2 abc	16.0	45.9 cdefg	49.4	16.5 bcde	13.6	ANTA 800	20.2 cdefgh	19.4	27.5 de	23.0	38.5 cdef	44.6	13.8 efg	13.1
A7636 RG	17.9 ghi	18.8	19.2 abcd	17.4	46.6 bcde	50.2	16.3 bcde	13.7	BR16	18.9 bcde	22.8	27.1 cde	23.8	36.5 h	39.7	17.5 abc	13.7
A8000 RG	13.9 j	15.1	21.1 a	18.4	48.9 b	51.2	16.1 abcd	15.3	Línea Paraná	22.2 ab	23.7	23.6 g	20.8	39.1 efg	42.6	15.1 defgh	12.9
ADM 50048	21.3 abc	25.5	21.1 abc	15.9	41.5 kl	46.0	16.1 def	12.5	Bragg	21.4 cdefgh	20.0	27.0 abcd	24.8	38.4 defg	43.4	13.2 ij	11.8
Champaquí 540	18.8 hi	18.2	20.4 abc	17.8	42.7 hijk	48.2	18.1 a	15.8	BRS-133	18.7 cdefgh	21.7	27.3 de	22.7	39.8 cdefg	42.5	14.2 defghi	13.2
DM 4200 RR	21.9 ab	25.7	19.4 def	14.5	42.1 jk	46.0	16.5 bcde	13.9	EMBRAPA 59	18.2 efg	19.4	25.2 def	23.9	40.5 cdef	43.0	16.0 bcde	13.6
DM 4800 RR	22.9 a	26.1	20.2 bcd	16.0	41.6 l	44.5	15.3 cdef	13.4	FLE 0072-174	19.7 abc	24.0	24.9 fg	21.1	40.0 cdef	43.8	15.4 fghi	11.1
Forrest	21.0 cdef	21.9	15.2 g	13.3	47.3 bc	51.9	16.5 bcde	13.0	FLE 97093428	18.0 fgh	19.1	23.4 g	20.7	41.0 abc	44.7	17.6 a	15.5
Hood	18.1 gh	20.0	21.2 abc	16.1	44.1 efg	49.3	16.5 bcd	14.6	OC salinidad	17.0 fgh	20.4	27.2 abc	26.8	40.2 fg	41.0	15.6 defghi	11.8
Lee	15.2 ij	18.1	22.2 a	17.2	50.4 a	54.5	12.2 g	10.3	Munasqa	14.9 i	17.1	28.5 ab	25.7	40.9 bcde	44.1	15.7 bcdef	13.1
Maravilla 45	18.3 hi	18.6	18.3 cd	17.0	46.6 bcde	51.0	16.9 bcde	13.4	Nueva Mercedes 70 RR	19.9 abcd	22.3	26.7 ef	21.1	37.2 gh	41.7	16.2 ab	14.9
Nueva Andrea 66 RR	17.8 ghi	19.2	20 abc	17.5	45.8 bcdef	50.1	16.5 bcde	13.2	RA709	18.2 hi	17.9	27.2 de	23.3	41.2 ab	46.9	13.4 hi	11.9
PI 416937	18.7 cde	24.2	16.8 fg	14.4	49.3 b	50.2	15.2 f	11.2	TJ2070	17.4 cdefg	23.2	26.9 de	23.6	41.3 cdef	41.9	14.4 ghi	11.3
TJ2049	21.5 bcd	22.6	20.5 ab	18.3	43.3 ijkl	46.1	14.8 ef	13.0									
Promedio	18.7 b	20.9 a	19.9 a	16.3 b	45.3 b	49.1 a	16.1 a	13.8 b	Promedio	18.5 b	20.9 a	26.6 a	23.1 b	39.8 b	43.1 a	15.1 a	12.9 b
Régimen hídrico (RH) ¹	0.0076		0.0002		0.0001		0.0040		Régimen hídrico (RH) ¹	0.0345		0.0004		0.0003		0.0063	
Genotipo (G)	<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001		Genotipo (G)	<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001	
RH*G	0.5213		0.1410		0.4456		0.6451		RH*G	0.0867		0.2894		0.2693		0.4933	

* Valores promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en los G Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el RH control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el RH déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el RH control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el RH déficit hídrico en la Tanda 2 donde es promedio de tres plantas (n=3).

¹ = p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer (p<0.05) para comparar los RH, G e interacción RH*G. Cuando hay diferencias entre G y la interacción RH*G no es significativa se indican las letras sobre los valores del control.

2.3.6. Eficiencia transpiratoria

La ET promedio en el régimen C fue similar en ambas tandas (2.75 y 2.69 g MS kg⁻¹ agua en Tanda 1 y 2, respectivamente; Tabla 2.8). Esto se comprueba al comparar la pendiente de la regresión entre la materia seca total y la transpiración promedio del conjunto de G en cada RH y cada tanda, pendiente que indica la ET promedio de todos los genotipos en cada RH y cada tanda (Fig. 2.8). En los regímenes hídricos C, no se encontraron diferencias significativas ($p=0.3582$) en las pendientes de la regresión entre la materia seca total y la transpiración por lo que la ET fue similar en ambos controles (Fig. 2.8).

En el régimen hídrico DH y en ambas tandas, la ET aumentó significativamente ($p<0.0001$) en relación al régimen C (Tabla 2.8). Las plantas que sufrieron limitantes hídricas produjeron 0.26 gramos más de biomasa por kilogramo de agua transpirada respecto a las plantas del C en la Tanda 1 (Tabla 2.8). Este incremento respecto al control fue mayor en la Tanda 2 ya que en promedio las plantas produjeron 0.49 gramos más de biomasa por kilogramo de agua transpirada en el régimen DH (Tabla 2.8).

Entre tandas, la ET promedio del conjunto de G en el régimen DH fue diferente, ya que se encontraron diferencias significativas ($p<0.0001$) entre tandas en las pendientes de los modelos ajustados para la materia seca total y la transpiración, siendo la ET promedio del conjunto de G mayor en la segunda tanda (Fig. 2.8).

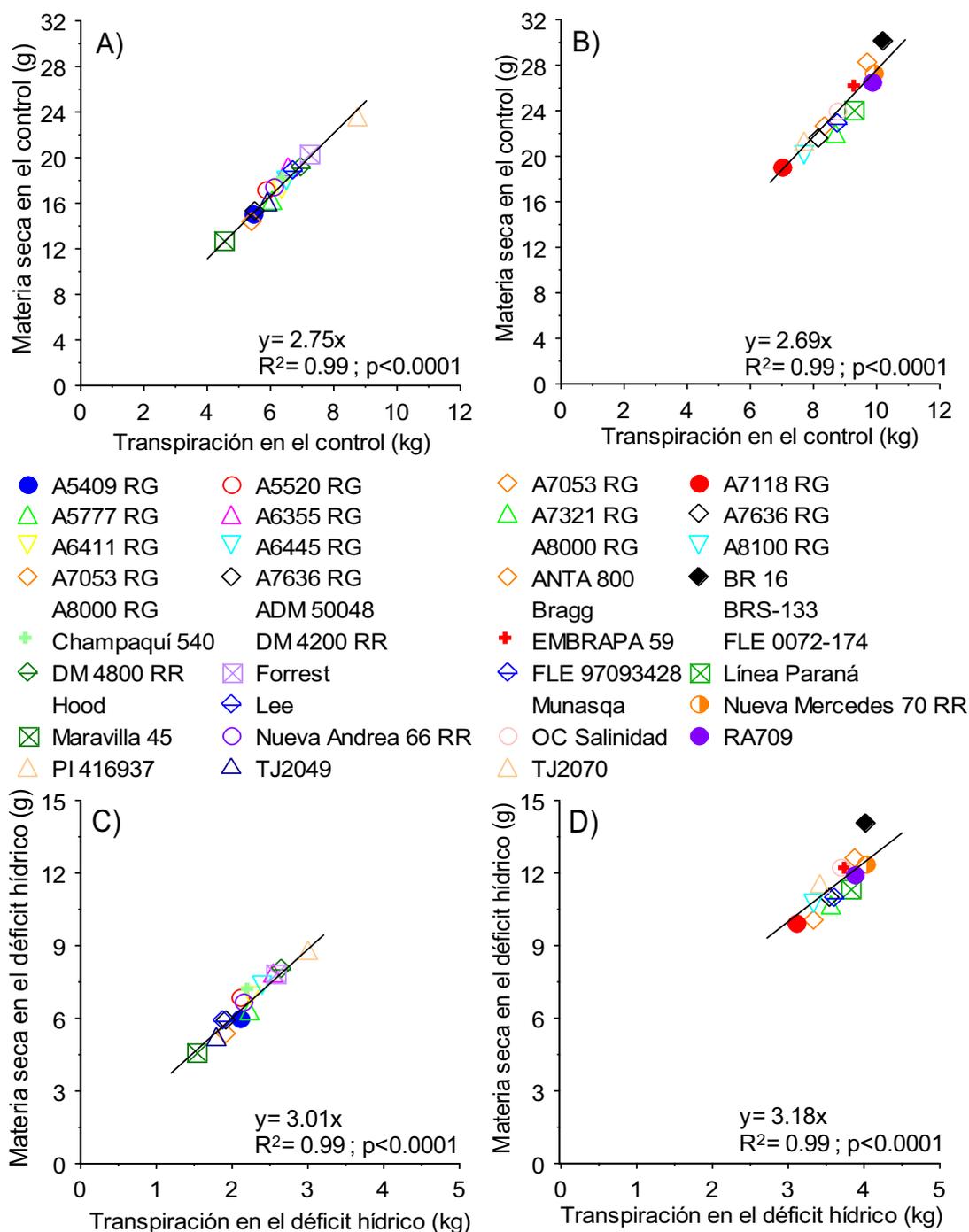


Fig. 2.8. Relación entre la materia seca y la transpiración en el régimen hídrico control (A, B) y déficit hídrico (C, D) de la Tanda 1 (izquierda) y 2 (derecha). El intercepto no fue estadísticamente distinto de cero ($p > 0.0001$) por lo que se forzaron las regresiones por el origen. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto es el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el régimen control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el régimen déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el régimen control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el régimen déficit hídrico en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$).

Existió variabilidad intraespecífica en la eficiencia transpiratoria en los G evaluados ($p < 0.0001$; Tabla 2.8), siendo en ambas tandas la interacción RH*G no significativa ($p = 0.05$; Tabla 2.8).

El rango de ET en el C en la Tanda 1 fluctuó entre 2.91 y 2.63 $\text{g MS kg}^{-1}\text{agua}$ (Tabla 2.8), siendo la diferencia entre los valores extremos de 0.28 $\text{g MS kg}^{-1}\text{agua}$ -equivalente a una variación de 9.6% (i.e. $\text{variación} = (\text{ET}_{\text{máx}} - \text{ET}_{\text{mín}}) / \text{ET}_{\text{máx}} * 100$); Fig. 2.7)-. En la Tanda 2, el rango de valores para la ET en el C se ubicó entre 2.93 y 2.5 $\text{g MS kg}^{-1}\text{agua}$ (Tabla 2.8), lo que equivale a un rango de 0.43 $\text{g MS kg}^{-1}\text{agua}$ y una variación de 15% (Fig. 2.7). En los regímenes hídricos DH (Tanda 1 y 2), los rangos y las variaciones en la ET fueron superiores a las del C de la Tanda 1 (Fig. 2.7).

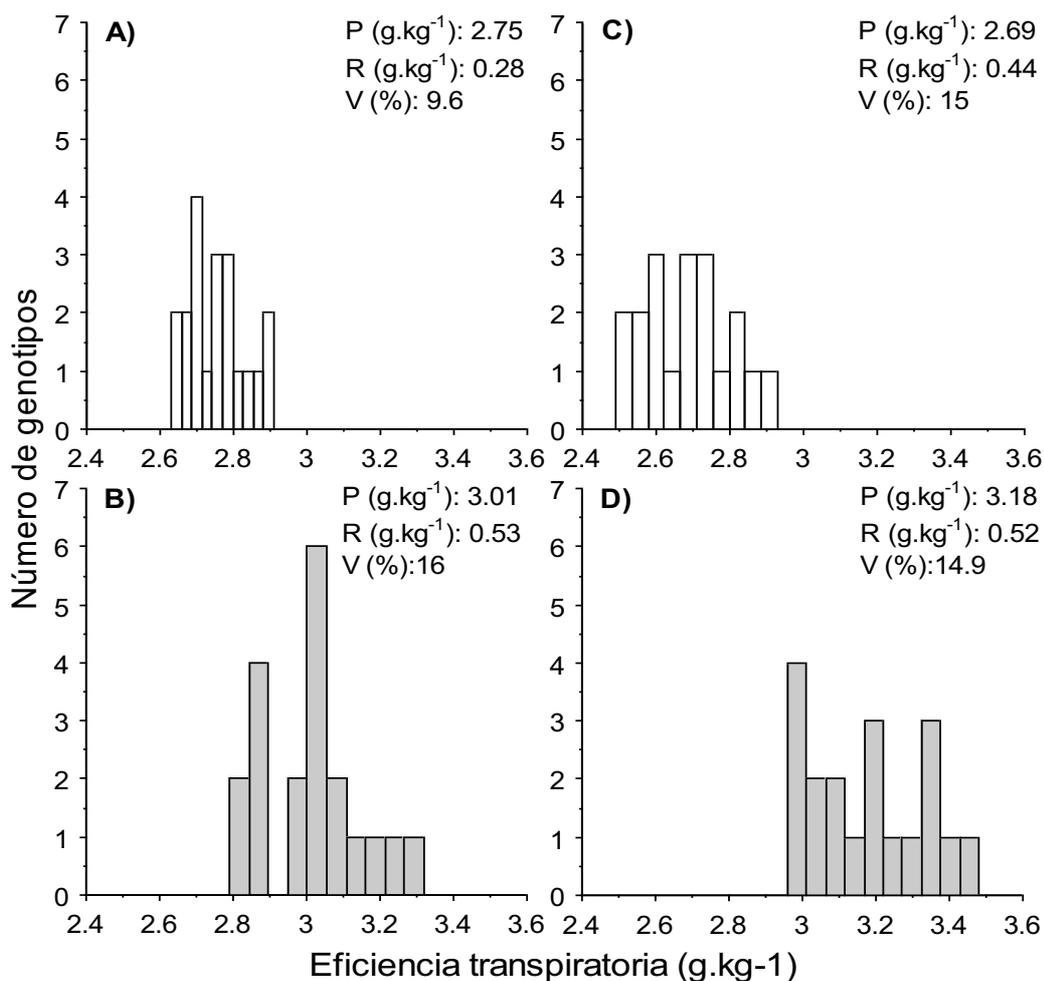


Fig. 2.9. Distribución de frecuencia, promedio (P), rango de variación (R) y variación expresada en forma porcentual (V) de la eficiencia transpiratoria en el régimen hídrico control (A, C) y déficit hídrico (B, D) de la Tanda 1 (izquierda) y 2 (derecha).

La ET, considerando sólo los genotipos de procedencia Argentina ($n = 16$ y 15 en la Tanda 1 y 2, respectivamente), difirió entre RH ($p = 0.0002$ y $p < 0.0001$ en la Tanda 1 y 2, respectivamente) y G ($p = 0.0001$ y $p < 0.0001$ en la Tanda 1 y 2, respectivamente). La variabilidad de la ET de los genotipos argentinos fue igual a la del grupo completo ya que los G extremos en su ET fueron argentinos (Tabla 2.8). En cambio, en la Tanda 2, las variaciones de ET en el grupo de G argentino fueron algo menor que al incluir todos los G (Tabla 2.8).

Tabla 2.8. Eficiencia transpiratoria en diferentes genotipos (G) de soja bajo los regímenes hídricos control y déficit hídrico en la Tanda 1 y 2. Genotipos comunes en ambas tandas: NA 7636, NA 8000, NA 7053. * indica genotipo de procedencia Argentina. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Genotipo	Tanda 1		Genotipo	Tanda 2	
	Control	Déficit hídrico		Control	Déficit hídrico
ADM 50048 *	2.73 (0.04) bcde	3.09 (0.05)	ANTA 800 *	2.88 (0.09) bc	3.22 (0.03)
Champaquí 540 *	2.74 (0.02) bcd	3.11 (0.04)	BR16	2.93 (0.02) a	3.48 (0.1)
DM 4200 RR *	2.91 (0.07) a	3.32 (0.07)	Bragg	2.83 (0.05) bcde	3.19 (0.07)
DM 4800 RR *	2.75 (0.08) cdef	3.01 (0.05)	BRS-133	2.7 (0.03) bcd	3.36 (0.06)
Forrest	2.79 (0.05) bcde	3.03 (0.05)	EMBRAPA 59	2.76 (0.08) bcdef	3.19 (0.11)
Hood	2.66 (0.05) ef	2.85 (0.06)	FLE 0072-174 *	2.5 (0.02) ghi	3.09 (0.05)
Lee	2.78 (0.1) def	3.08 (0.11)	FLE 97093428 *	2.58 (0.09) ghi	3.01 (0.09)
Maravilla 45 *	2.78 (0.03) cdef	2.95 (0.08)	OC salinidad	2.71 (0.04) bcde	3.29 (0.06)
A5409 RG *	2.70 (0.03) ef	2.79 (0.02)	Línea Paraná *	2.57 (0.1) hi	2.96 (0.05)
A5520 RG *	2.89 (0.14) ab	3.2 (0.22)	Munasqa *	2.82 (0.04) ab	3.35 (0.09)
A5777 RG *	2.63 (0.07) f	2.8 (0.06)	A7053 RG *	2.68 (0.04) ghi	2.97 (0.09)
A6355 RG *	2.88 (0.06) abc	3.04 (0.09)	A7118 RG *	2.7 (0.08) cdefg	3.16 (0.07)
A6411 RG *	2.67 (0.07) cdef	3.02 (0.09)	A7321 RG *	2.5 (0.08) i	2.97 (0.04)
A6445 RG *	2.76 (0.09) bcde	3.03 (0.11)	A7636 RG *	2.62 (0.04) fghi	3.08 (0.07)
A7053 RG *	2.62 (0.07) ef	2.86 (0.11)	A8000 RG *	2.61 (0.05) bcde	3.38 (0.14)
A7636 RG *	2.71 (0.11) cdef	3.0 (0.08)	A8100 RG *	2.56 (0.06) efghi	3.2 (0.14)
A8000 RG *	2.81 (0.02) abc	3.26 (0.09)	Nueva Mercedes 70 RR *	2.73 (0.05) defgh	3.06 (0.06)
Nueva Andrea 66 RR *	2.83 (0.06) bcd	3.04 (0.13)	RA709 *	2.66 (0.06) fghi	3.04 (0.08)
PI 416937	2.69 (0.09) def	2.89 (0.09)	TJ2070 *	2.74 (0.06) bc	3.35 (0.01)
TJ2049 *	2.69 (0.05) def	2.86 (0.05)			
Promedio	2.75 (0.02) b	3.01 (0.02) a		2.69 (0.02) b	3.18 (0.02) a
Promedio genotipos argentinos *	2.75 (0.02)	3.01 (0.03)		2.67 (0.02)	3.15 (0.03)
Régimen hídrico (RH) ¹	0.0001			<0.0001	
Genotipo (G)	<0.0001			<0.0001	
RH*G	0.9056			0.0650	

* Valores promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en los G Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el RH control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el RH déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el RH control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el RH déficit hídrico en la Tanda 2 donde es promedio de tres plantas (n=3).

¹ = p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer (p<0.05) para comparar los RH, G e interacción RH*G. Cuando hay diferencias entre G y la interacción RH*G no es significativa se indican las letras sobre los valores del control.

En función de la ET promedio, los G fueron agrupados en cada tanda mediante el análisis de conglomerados, en 3 grupos: alta, intermedia y baja ET (Fig. 2.10). En la Tanda 1, los G con ET entre 2.8 y 3.02 g MS kg⁻¹agua se agruparon en la categoría intermedia, mientras que los de menos ET que 2.8 g MS kg⁻¹agua y los de más ET que 3.02 g MS kg⁻¹agua se agruparon en la categoría baja y alta ET, respectivamente (Fig. 2.10 y Tabla 2.8). En cambio en la Tanda 2, los G con ET entre 2.86 y 3.09 g MS kg⁻¹agua se agruparon en la categoría intermedia, mientras que los de menos ET que 2.86 g MS kg⁻¹agua y los de más ET que 3.09 g MS kg⁻¹agua se agruparon en la categoría baja y alta ET, respectivamente (Fig. 2.10 y Tabla 2.8).

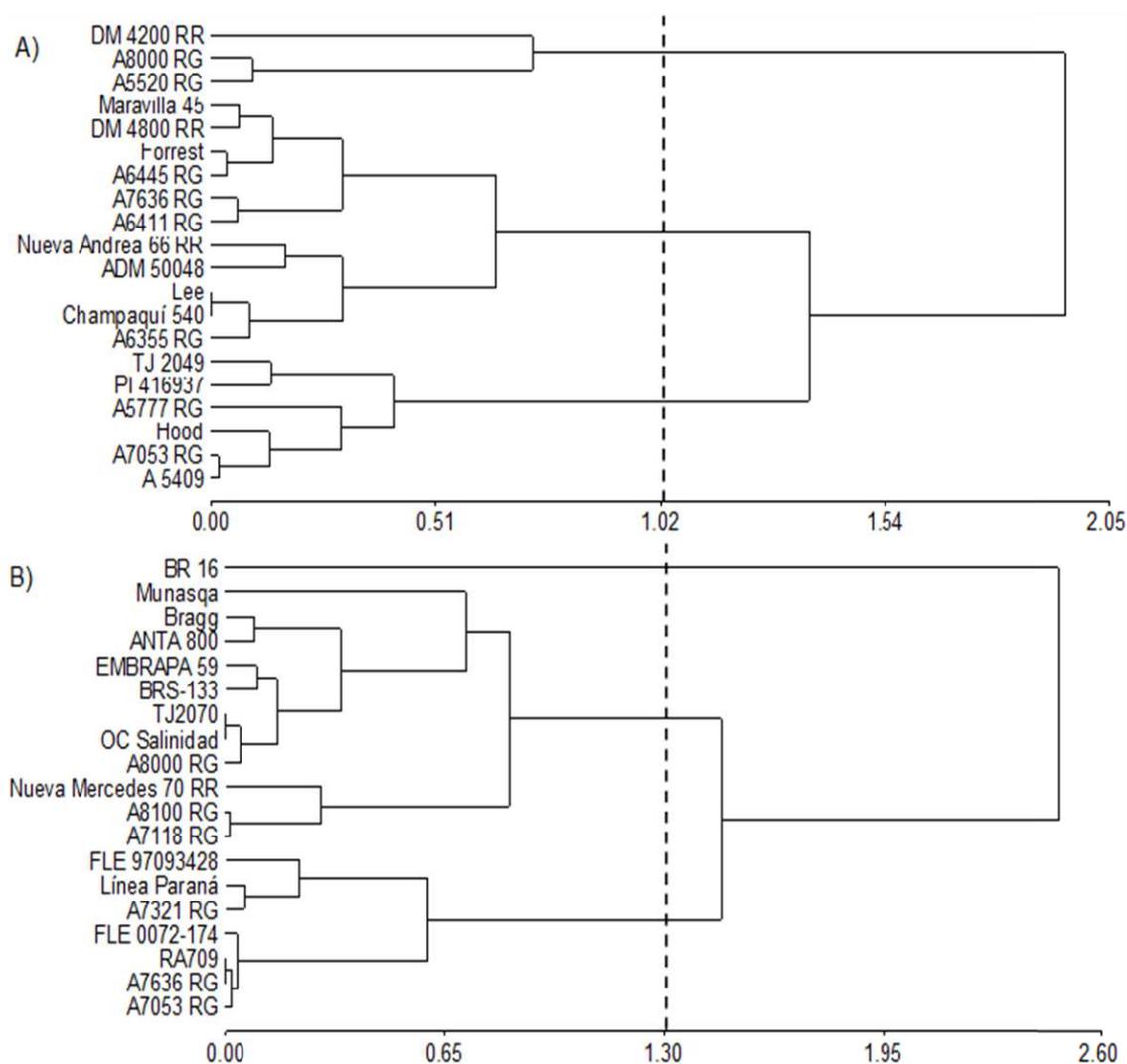


Fig. 2.10. Dendrograma de agrupamiento de genotipos (G) de soja en función de la eficiencia transpiratoria promedio de cada G en la Tanda 1 (A) y 2 (B). En línea punteada, se indica el 50% de la distancia máxima utilizada para la identificación de grupos de G.

En ambas tandas, se encontró correlación significativa y positiva (Tanda 1, $p < 0.0001$ y $R = 0.79$; Tanda 2, $p = 0.0063$ y $R = 0.59$) entre la ET con y sin limitantes hídricas a través de G (Fig. 2.11). Si se consideran ambas tandas en conjunto, la correlación entre la ET con y sin DH sigue siendo significativa ($p = 0.0052$) pero su nivel de ajuste disminuye ($R = 0.44$, Fig. 2.12A).

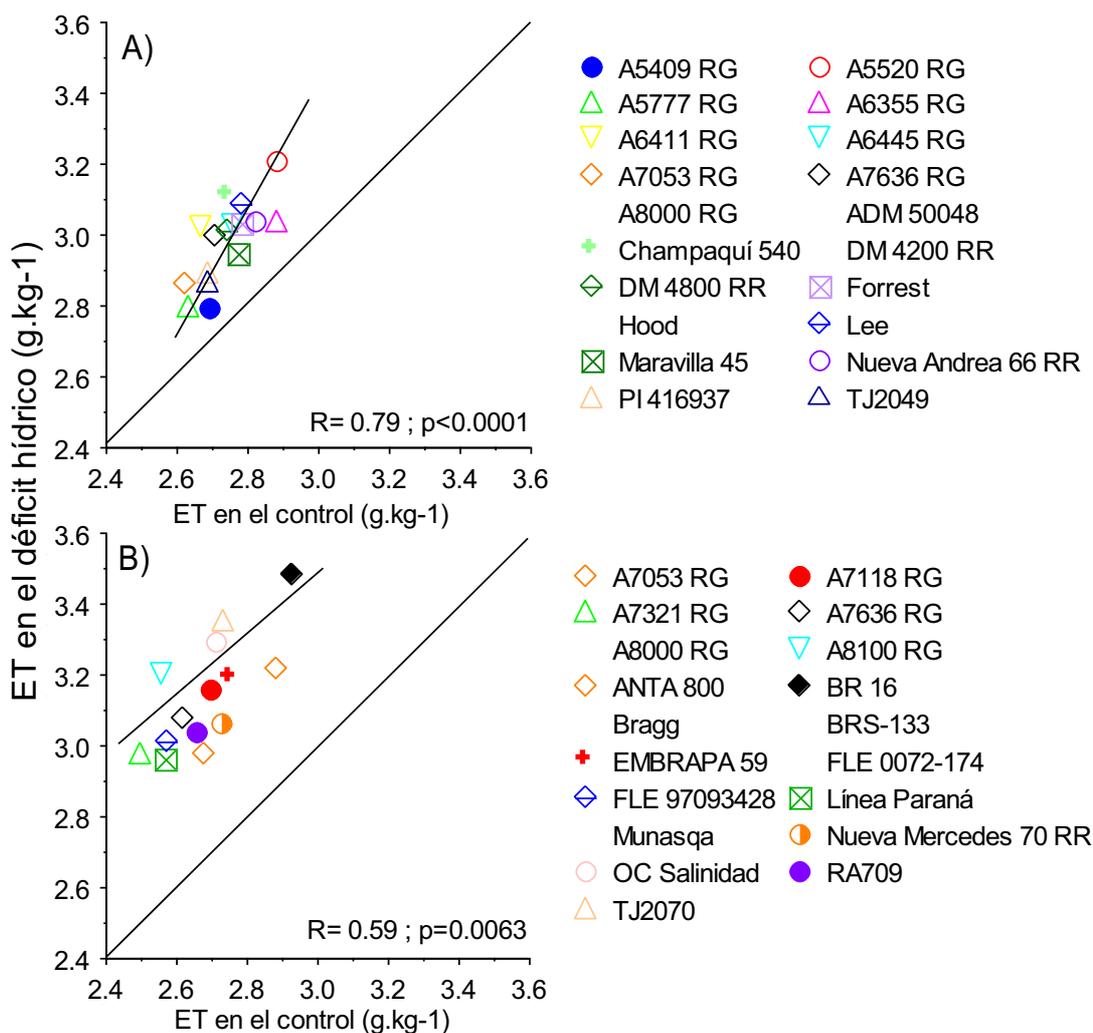


Fig. 2.11. Correlación entre la eficiencia transpiratoria (ET) en el régimen hídrico control y en el déficit hídrico. La línea muestra la relación 1:1. A) Tanda 1. B) Tanda 2. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto es el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el régimen control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el régimen déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el régimen control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el régimen déficit hídrico en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$).

Al normalizar ET con el déficit de presión de vapor –separa el efecto de esta última variable sobre la ET–, la correlación entre ambas eficiencias se incrementó y el modelo de correlación resultó único (Fig. 2.12B). A diferencia de lo ocurrido en la ET, la ET normalizada con el déficit de presión de vapor (ET_n) fue superior en la Tanda 1 respecto a la segunda (Fig. 2.12) en todos los genotipos y en ambos RH.

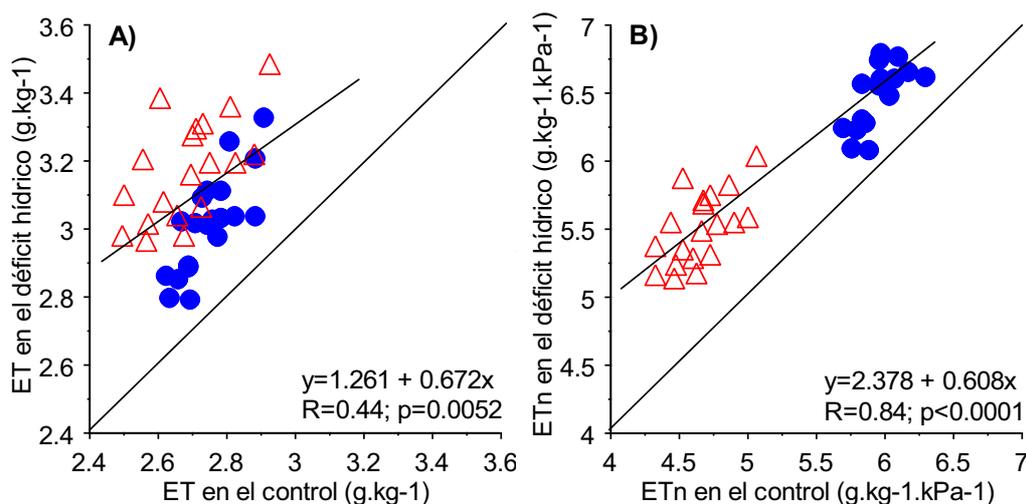


Fig. 2.12. Correlación a través de tandas de ensayos entre la eficiencia transpiratoria en el régimen hídrico control y en el déficit hídrico (● -Tanda 1-; ▲ -Tanda 2-). A) Eficiencia transpiratoria sin normalizar por el déficit de presión de vapor (ET). B) Eficiencia transpiratoria normalizada por el déficit de presión de vapor (ETn). La línea muestra la relación 1:1.

Todos los G aumentaron la eficiencia transpiratoria (respecto al C) al ser sometidos a limitaciones hídricas. Para una mejor caracterización de la respuesta de los G, se comparó la ET relativa (i.e. ET en DH/ ET C) y la ET en el C de cada G con la media genotípica de cada tanda (i.e. ET relativa promedio y ET en el control promedio de todos los G; Fig. 2.13).

En la Tanda, 1 se encontraron tres tipos de respuestas contrastantes de los genotipos respecto a la media genotípica de la tanda (i.e. Promedio Tanda 1, Fig. 2.13A): i) menor ET en el C y en el incremento relativo con DH (A5409 RG); ii) mayor ET en el C pero con incremento relativo en el DH menor (A6355 RG); iii) similar ET tanto en el C pero mayor incremento relativo con DH (A8000 RG; Fig. 2.13A). En la Tanda 2, también se encontraron respuestas contrastantes en los genotipos respecto a la media genotípica de la tanda: i) similar ET en el C pero incremento relativo en el DH menor (NA 7053 RG); ii) menor ET en el C pero mayor incremento relativo con DH (A8000 RG); iii) mayor ET en el C e incremento relativo con DH similar a la media genotípica (BR16; Fig. 2.13B).

Dos de tres genotipos testigos en ambas tandas tuvieron comportamiento similar respecto a la media genotípica de cada tanda: A8000 RG tuvo una ET similar a la media genotípica en el C y un mayor incremento relativo en el DH, mientras que A7636 RG tuvo ET en el C e incremento relativo en el DH similar a la media genotípica de cada Tanda (Fig. 2.13). En cambio, el tercer genotipo, A7053 RG, mostró leves diferencias respecto a la media genotípica de cada tanda, ya que la ET en el C fue menor y similar a la media genotípica en la Tanda 1 y 2, respectivamente, mientras que el incremento relativo de la ET en el DH fue similar e inferior a la media genotípica en la Tanda 1 y 2, respectivamente (Fig. 2.13).

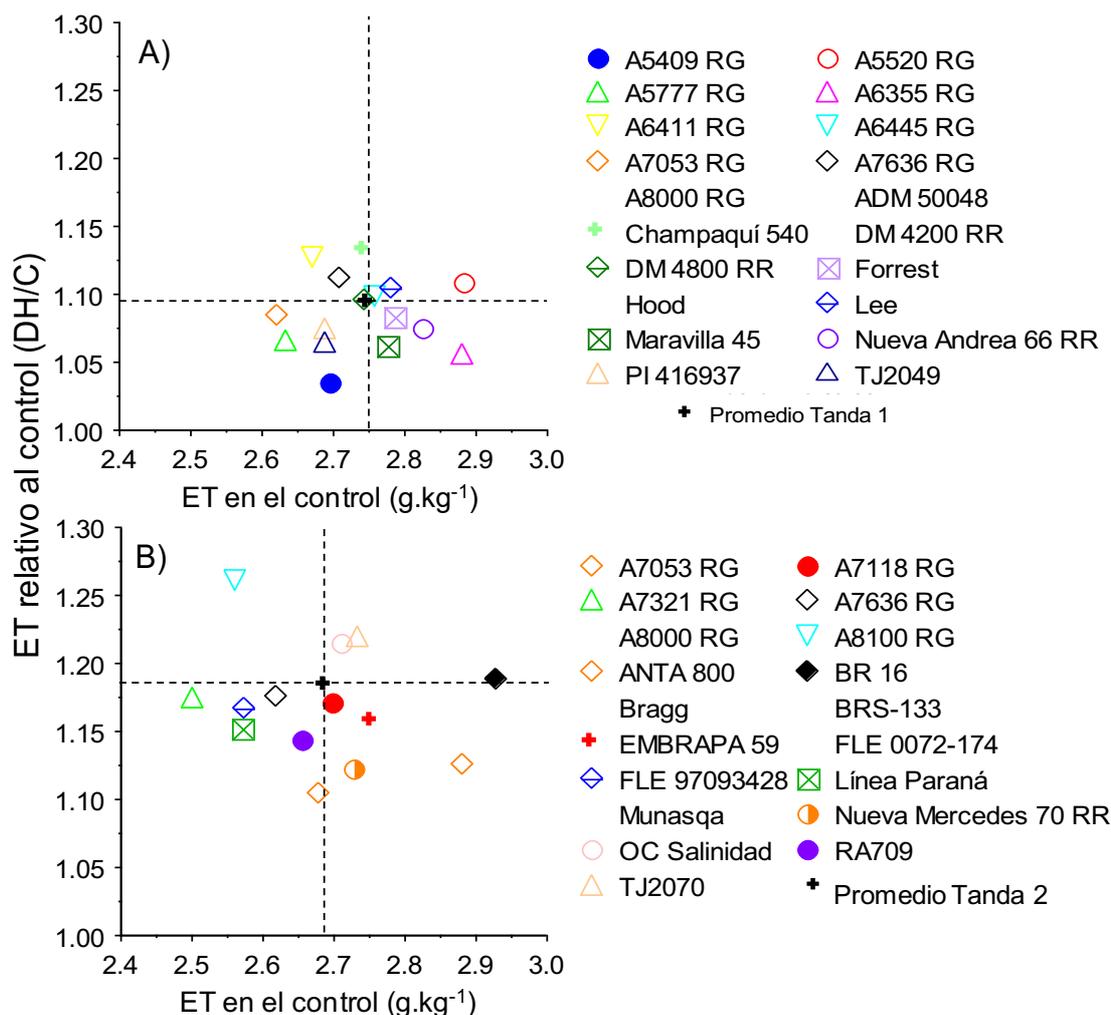


Figura 2.13. Eficiencia transpiratoria (ET) relativa al control (C) en el régimen déficit hídrico (DH), graficada contra la eficiencia transpiratoria en el C. La línea punteada caracteriza el comportamiento de la media genotípica en la Tanda 1 (A) y 2 (B). Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto es el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el régimen C y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el régimen DH de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el régimen C y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el régimen DH en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$).

2.3.7. Conductancia estomática

En ambas tandas, la conductancia estomática (CE) disminuyó significativamente ($p<0.0001$, Tabla 2.9) en respuesta al DH (Fig. 2.14).

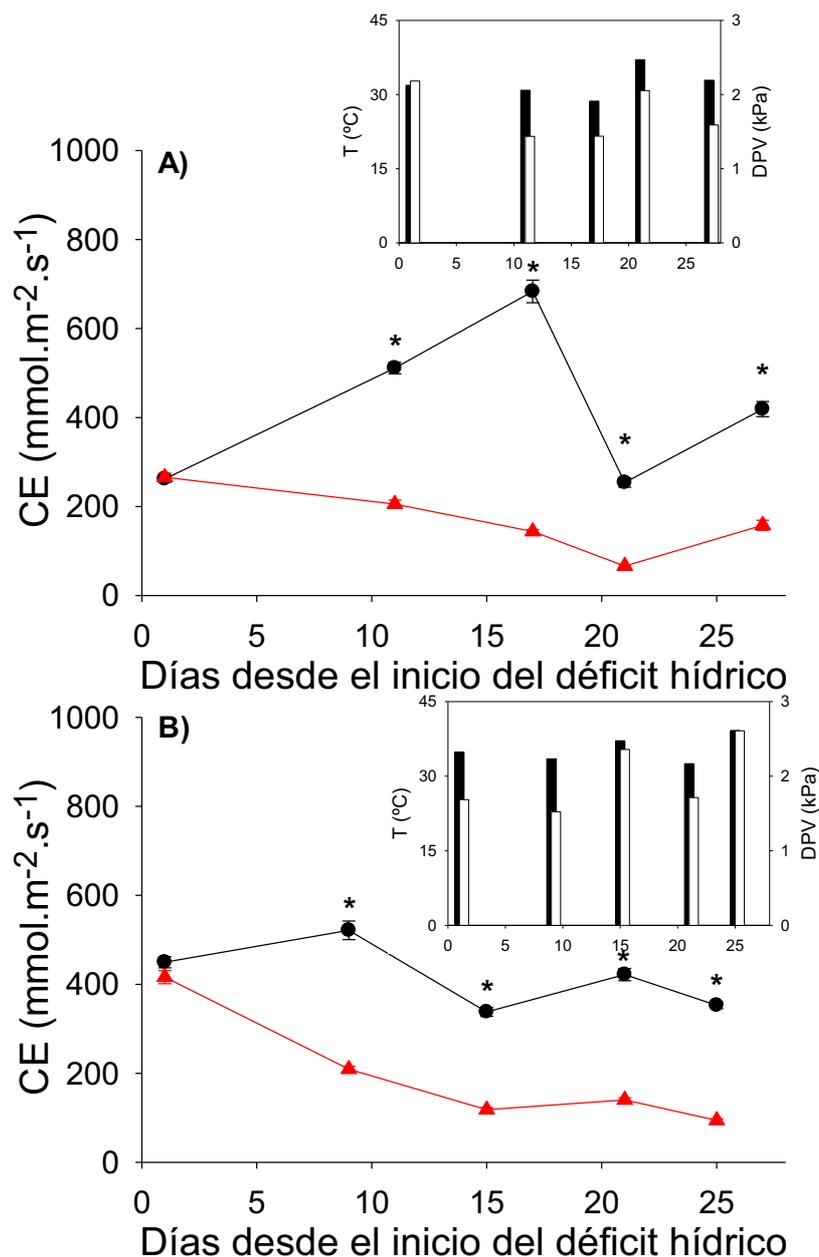


Fig. 2.14. Evolución de la conductancia estomática (CE) a partir del inicio del déficit hídrico en los regímenes hídrico control (círculos negros) y déficit hídrico (triángulos rojos) de la Tanda 1 (A) y 2 (B). Cada punto es el promedio de setenta y tres ($n=73$) y setenta y uno ($n=71$) plantas en los regímenes hídricos control y setenta y cinco ($n=75$) y setenta y tres ($n=73$) plantas en los regímenes hídrico déficit hídrico de la Tanda 1 y 2, respectivamente. Las barras verticales indican el error estándar de la media. Los * indican diferencias significativas entre regímenes hídricos ($p<0.0001$). En la figura pequeña, se presentan la temperatura promedio (T ; barras negras) y el déficit de presión de vapor promedio (DPV; barras vacías) durante el período de medición en cada día de evaluación de la conductancia estomática.

La CE promedio incluyendo todas las mediciones antes de que los efectos del déficit hídrico fueran significativos fue similar entre tandas en el régimen C (Tanda 1, 435 mmol.m⁻².s⁻¹; Tanda 2, 419 mmol.m⁻².s⁻¹). Coincidentemente, en el régimen con limitantes hídricas, la CE promedio una vez establecido el DH, fue similar entre tandas (Tanda 1, 144 mmol.m⁻².s⁻¹; Tanda 2, 141 mmol.m⁻².s⁻¹; Tabla 2.9).

En cada tanda, la CE en el régimen C se asoció negativamente con el déficit de presión de vapor medido al momento de la medición de la CE (DPVce, Tanda 1: $y=1302x^{-2.22}$, $R^2=0.92$, $p=0.025$; Tanda 2: $y=677x^{-0.76}$, $R^2=0.94$, $p=0.017$). Al analizar los datos de ambas tandas en el régimen C, combinados con las mediciones iniciales del régimen DH de ambas tandas, donde no hubo diferencias significativas en la CE entre RH (observaciones entre paréntesis, Fig. 2.15), se encontró que la CE disminuyó hasta valores de 1.98 kPa de DPVce, manteniéndose constante con valores superiores (Fig. 2.15).

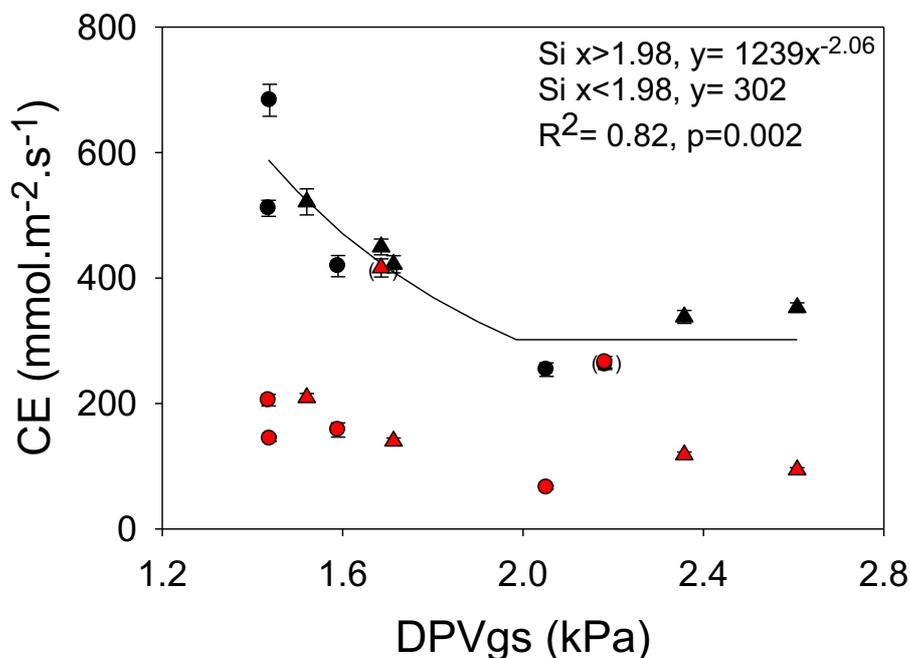


Fig. 2.15. Relación entre la conductancia estomática (CE) y el déficit de presión de vapor promedio durante el período de medición (DPVce) en los regímenes hídricos control (símbolos negros) de la Tanda 1 (●) y 2 (▲) en conjunto. Se incluyen en el ajuste del modelo power-plateau las dos mediciones iniciales de los regímenes deficitario (símbolos rojos) de ambas tandas debido a que no hubo diferencias significativas entre regímenes hídricos (observaciones entre paréntesis). La regresión en el déficit hídrico no fue significativa por lo que no se la incluye en la figura. Cada punto representa el promedio de setenta y tres ($n=73$) y setenta y uno ($n=71$) plantas en los regímenes hídricos control y setenta y cinco ($n=75$) y setenta y tres ($n=73$) plantas en los regímenes hídrico deficitario de la Tanda 1 y 2, respectivamente. Las variaciones de DPVgs resultaron de las mediciones efectuadas durante distintos días.

En el régimen DH, las variaciones en la CE estuvieron asociadas a los cambios en el contenido gravimétrico de agua del suelo (Tanda 1, $R^2=0.77$, $p=0.048$; Tanda 2, $R^2=0.96$, $p=0.003$, Fig. 2.16), no encontrándose relación entre la CE y el DPVce en ninguna de las dos tandas tanto al incluir todos los datos (Tanda 1, $R^2<0.01$, $p=0.918$, Tanda 2, $R^2=0.32$, $p=0.317$) como al excluir la primera fecha de medición, momento en que aún no se detectaron diferencias entre RH en la CE (Tanda 1, $r^2=0.77$, $p=0.121$, Tanda 2, $r^2=0.87$, $p=0.069$). En la Tanda 1, la CE disminuyó en promedio $150 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ cada $100 \text{ gramos de agua.kilogramo de suelo}^{-1}$ consumidos, mientras que en la Tanda 2, la conductancia disminuyó en promedio $169 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ cada $100 \text{ gramos de agua por kilogramo de suelo consumidos}^{-1}$ (Fig. 2.16). Sin embargo, al incluir solo las fechas de medición en donde se encontraron diferencias significativas entre los

regímenes hídricos, se pudo detectar que la disminución en la CE fue mayor en la Tanda 1 (Tanda 1, $R^2=0.94$, $p=0.032$, $y=-660.8+4313.8x$; Tanda 2, $R^2= 0.81$, $p=0.099$, $y=-15.60+1203.8x$). Esto se observa claramente en la Fig. 2.16 en donde la CE mínima en la Tanda 1 fue de $65.6 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ con un g promedio de 0.17 g.g^{-1} , mientras que en la Tanda 2 fue de $94.1 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ con un g promedio de 0.09 g.g^{-1} .

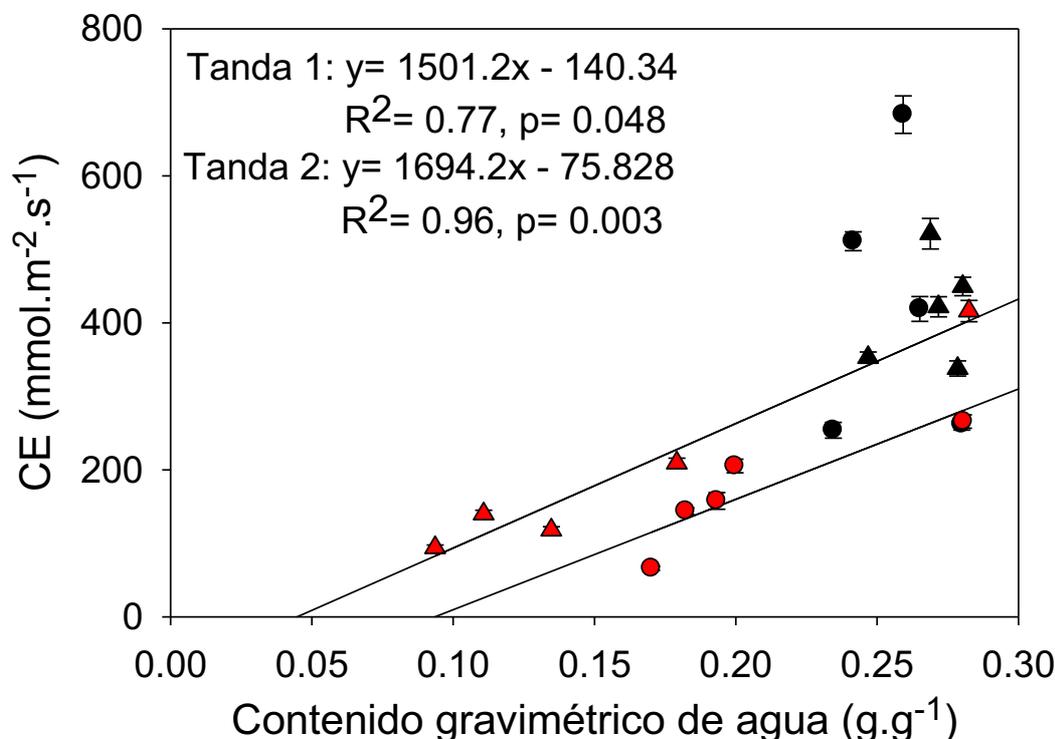


Fig. 2.16. Relación entre la conductancia estomática (CE) y el contenido gravimétrico de agua diario del suelo en el régimen control (símbolos negros) y déficit hídrico (símbolos rojos) en la Tanda 1 (●) y 2 (▲). Las regresiones fueron ajustadas sólo para el déficit hídrico ya que en el control no fueron significativas. Cada punto representa el promedio de setenta y tres ($n=73$) y setenta y uno ($n=71$) plantas en los regímenes hídricos control y setenta y cinco ($n=75$) y setenta y tres ($n=73$) plantas en los regímenes hídrico déficit hídrico de la Tanda 1 y 2, respectivamente.

A nivel genotípico, se encontraron diferencias significativas en la CE promedio en ambas tandas (Tanda 1, $p<0.0001$; Tanda 2, $p=0.0038$; Tabla 2.9). Las diferencias en la respuesta genotípica en la CE se observa en los rangos obtenidos (Tabla 2.9). En el régimen hídrico C, la CE promedio en la Tanda 1 se ubicó entre 592 y $384 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, siendo la diferencia entre los valores extremos de $208 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; mientras que en la Tanda 2, se ubicó entre 470 y $332 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, siendo la diferencia entre los valores extremos de $142 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Tabla 2.9). En el régimen DH y en la Tanda 1, la CE promedio fluctuó entre 194 y $88 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, siendo el rango de $106 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; mientras que se ubicó entre 164 y $114 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en la Tanda 2, siendo el rango en esta última tanda de $50 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Tabla 2.9).

Tabla 2.9. Conductancia estomática promedio en diferentes genotipos (G) de soja bajo los regímenes hídricos (RH) control y déficit hídrico en la Tanda 1 y 2. Genotipos comunes en ambas tandas: NA 7636, NA 8000, NA 7053. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Genotipo	Tanda 1		Genotipo	Tanda 2	
	Control	Déficit hídrico		Control	Déficit hídrico
ADM 50048	488 (46) bcd	176 (15)	A7053 RG	394 (4) abcd	164 (12)
Champaquí 540	592 (120) b	174 (22)	A7118 RG	389 (28) cde	131 (11)
DM 4200 RR	469 (61) cde	157 (37)	A7321 RG	466 (4) a	160 (11)
DM 4800 RR	500 (29) a	194 (16)	A7636 RG	470 (24) a	142 (11)
Forrest	461 (68) def	126 (15)	A8000 RG	399 (25) bcd	135 (8)
Hood	468 (32) cde	146 (17)	A8100 RG	406 (14) abcd	152 (16)
Lee	476 (53) ef	109 (3)	ANTA 800	418 (23) abcd	138 (11)
Maravilla 45	414 (18) f	88 (15)	BR16	332 (30) e	115 (6)
A 5409 RG	498 (52) bcde	136 (13)	Línea Paraná	459 (35) abcd	140 (20)
A 5520 RG	384 (27) ef	152 (15)	Bragg	423 (18) abcd	126 (15)
A 5777 RG	529 (54) bcd	145 (28)	BRS-133	425 (31) abc	146 (17)
A 6355 RG	458 (68) cde	161 (27)	EMBRAPA 59	376 (25) cde	135 (15)
A 6411 RG	508 (66) bcde	159 (23)	FLE 0072-174	424 (51) abc	160 (12)
A 6445 RG	540 (62) bc	167 (20)	FLE 97093428	439 (16) abc	141 (10)
A 7053 RG	426 (97) ef	120 (26)	OC salinidad	408 (26) abcd	147 (6)
A 7636 RG	422 (37) ef	116 (31)	Munasqa	386 (51) cd	138 (14)
A 8000 RG	424 (21) b	123 (9)	Nueva Mercedes 70 RR	403 (37) bcd	128 (8)
Nueva Andrea 66 RR	527 (31) a	131 (16)	RA709	384 (24) bcd	141 (10)
PI 416937	437 (35) de	172 (13)	TJ2070	356 (34) de	132 (22)
TJ2049	489 (38) de	104 (24)			
Promedio	476 (12) a	144 (5) b		407 (7) a	141 (3) b
Régimen hídrico (RH) ¹	0.0003			<0.0001	
Genotipo (G)	<0.0001			0.0038	
RH*G	0.0692			0.1748	

* Valores son promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en los G Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el RH control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el RH déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el RH control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el RH déficit hídrico en la Tanda 2 donde son el promedio de tres plantas (n=3).

¹ = p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer (p<0.05) para comparar los RH, G e interacción RH*G. Cuando hay diferencias entre G y la interacción RH*G no es significativa se indican las letras sobre los valores del control.

A diferencia de los resultados observados en la ET, se encontró correlación en la CE promedio entre RH solo en la Tanda 2 (Tanda 1, R=0.41, p=0.071; Tanda 2, R=0.49, p=0.032, Fig. 2.17). En la Tanda 2, el genotipo BR16 se comportó como un punto influyente, por lo que al analizar la correlación excluyendo a este genotipo la misma no fue significativa (R=0.32; p=0.206).

En el régimen hídrico C, y como se mostró al inicio de la sección, la CE promedio de todos los G se relacionó con el DPVce (Fig. 2.15). Al analizar la respuesta individual de los cambios en la CE en respuesta al DPVce de cada G en el RH control, debido al bajo número de observaciones, las relaciones obtenidas solo fueron significativas (p<0.05) en 8 y 7 G, en la Tanda 1 y 2, respectivamente (datos no mostrados). Por lo tanto, se hizo un análisis del comportamiento genotípico en la CE en el C a partir del cálculo de la CE promedio en dos días con bajo y en dos días con alto DPVce. En la Tanda 1, se encontraron diferencias genotípicas significativas en la CE solo en días con

bajo DPVce ($p=0.0483$), mientras que en la Tanda 2 se encontraron diferencias tanto en días con bajo como alto DPVce (Bajo DPVce, $p=0.0243$; en alto DPVce, $p=0.0267$).

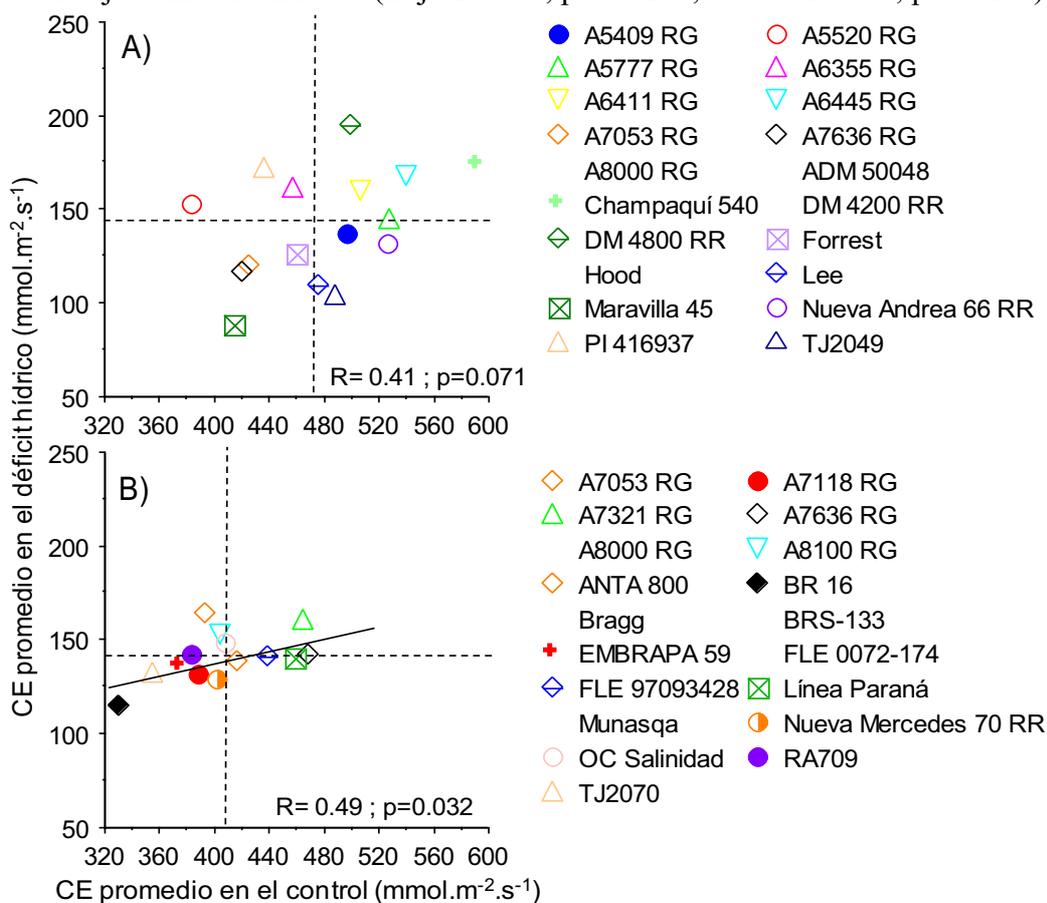


Fig. 2.17. Correlación entre la conductancia estomática (CE) promedio en el régimen hídrico control y en el déficit hídrico en la Tanda 1 (A) y 2 (B). La línea punteada vertical y horizontal indica la CE promedio en el régimen control y déficit hídrico, respectivamente. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el régimen control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el régimen déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el régimen control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el régimen déficit hídrico en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$).

Al comparar la variación del comportamiento de los G en el RH control en la CE en días con bajo y alto DPV, en ambas tandas no se encontró correlación entre la CE en días con bajo y alto DPVce (Fig. 2.18A y B). Por el contrario, se encontró correlación significativa ($p<0.001$) y negativa entre la CE en días con bajo DPVce y la CE en días con alto DPVce relativa a los días con bajo DPVce (Fig. 2.18 C y D).

En el régimen DH, las variaciones en la CE estuvieron asociadas a los cambios en el contenido gravimétrico de agua del suelo (Fig. 2.16). Al analizar la respuesta individual de cada G, debido al bajo número de observaciones, las relaciones obtenidas fueron significativas ($p<0.05$) en solo 7 G en la Tanda 1, mientras que fueron significativas en todos los G en la Tanda 2 (datos no mostrados). Al hacer un análisis de comparación de pendientes, solo se detectaron diferencias significativas ($p<0.05$) entre

el G TJ2070 y los G A7636 RG, A8100 RG, ANTA 800, FLE 97093428, OC Salinidad, RA709 y A7053 RG (datos no mostrados).

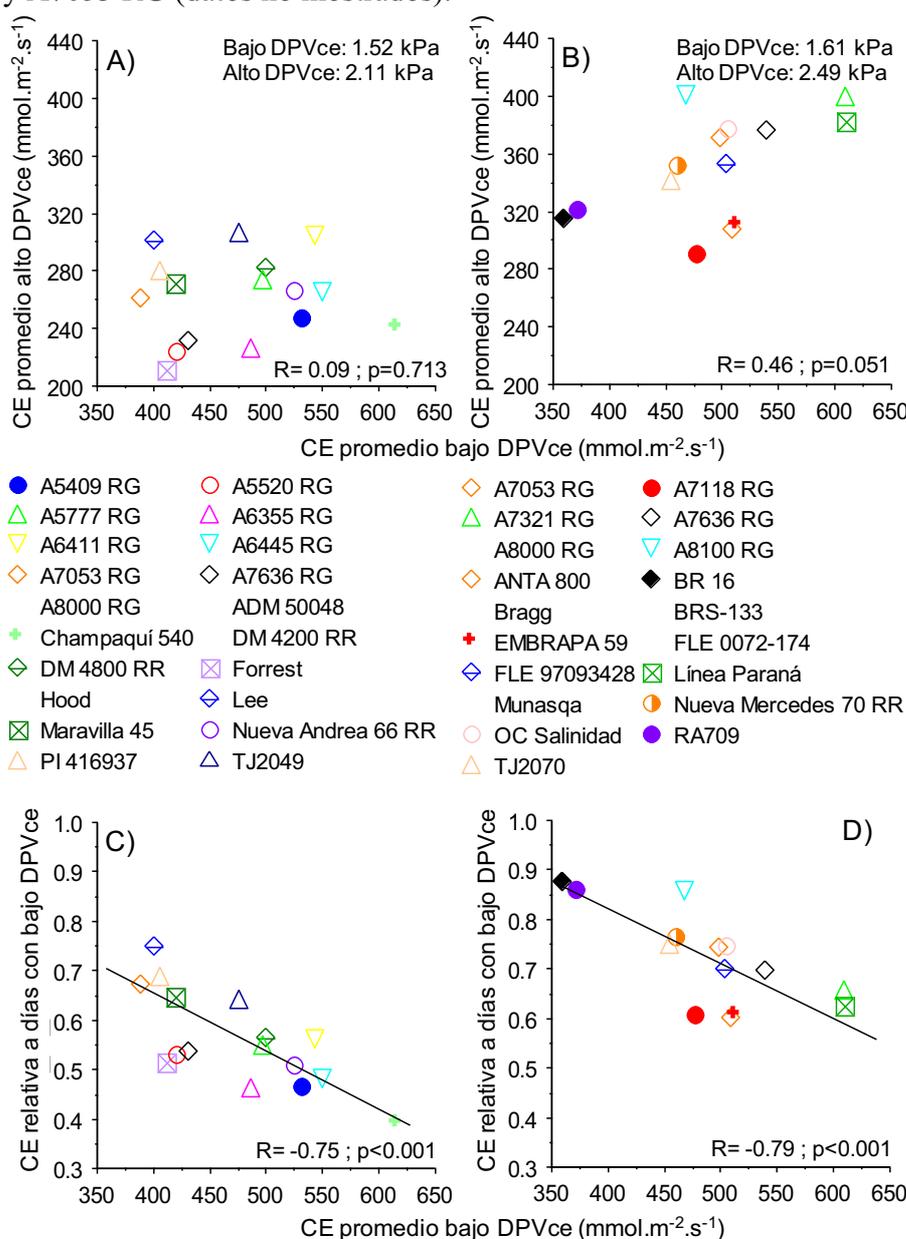


Fig. 2.18. Correlación entre la conductancia estomática (CE) promedio en días con bajo déficit de presión de vapor en la medición de la CE (DPVce) y la CE promedio en días con alto DPVce (A y B) o la CE en días con alto DPVce relativa a días con bajo DPVce (C y D) en el régimen hídrico control. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el régimen control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el régimen déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el régimen control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el régimen déficit hídrico en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$).

En el régimen DH, la CE mínima promedio ocurrió en el día 21 y 25 desde el inicio del déficit hídrico en la Tanda 1 y 2, respectivamente (Fig. 2.14). Al analizar la CE mínima medida los días antes mencionados dentro del régimen DH, no se

observaron diferencias significativas entre G ($p=0.2551$ y 0.1510 en la Tanda 1 y 2, respectivamente).

Si bien se hallaron diferencias significativas en la CE promedio entre los G evaluados (Tabla 2.9), la relación entre dicha variable y la ET sólo fue significativa y con débil asociación en ambos RH de la Tanda 2 (Fig. 2.19 B y D). En ambos RH, el genotipo BR16 se comportó como un punto influyente, por lo que al excluir este G la asociación entre la ET y la CE promedio dejó de ser significativa en ambos RH de la Tanda 2 (C, $y=3.41 - 0.002x$; $R^2=0.21$; $p=0.061$; DH, $y=3.82 - 0.005x$; $R^2=0.13$; $p=0.144$).

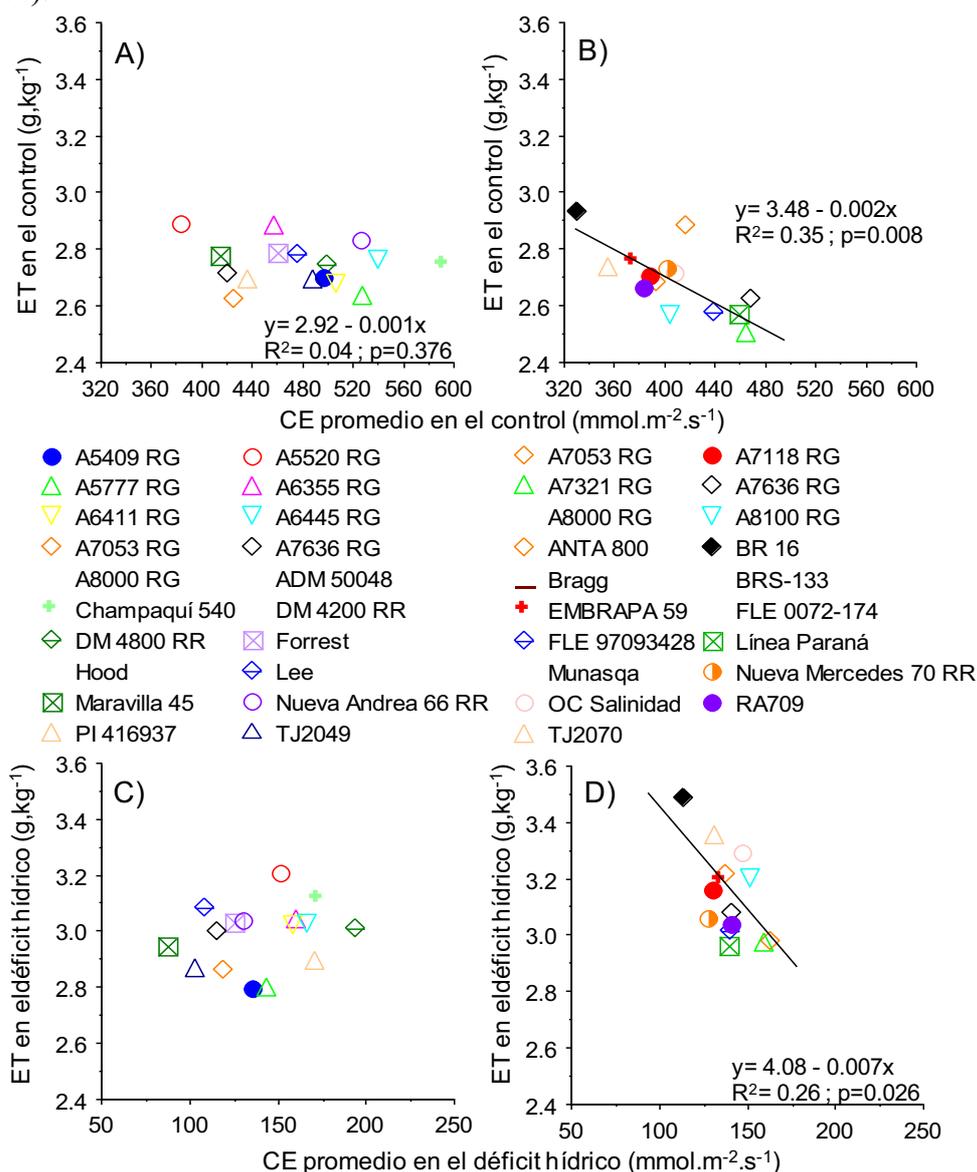


Fig. 2.19. Relación entre la eficiencia transpiratoria (ET) y la conductancia estomática (CE) promedio en el régimen hídrico control (A, B) y en el déficit hídrico (C, D) de la Tanda 1 (izquierda) y 2 (derecha). Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto es el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el régimen control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el régimen déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el régimen control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el régimen déficit hídrico en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$).

En el mismo sentido y en ambas tandas, e independientemente de las diferencias obtenidas en la CE entre G en el régimen hídrico C, la CE promedio en días con bajo o alto DPVce no correlacionó con la ET (Fig. 2.20) ni con la materia seca total (Bajo DPVce, Tanda 1: $y = 18.22 - 0.001x$; $R^2=0.01$; $p=0.893$ y Tanda 2: $y = 17.88 - 0.001x$; $R^2=0.01$; $p=0.968$; altoDPVce, Tanda 1: $y = 25.63 - 0.005x$; $R^2=0.01$; $p=0.6588$, Tanda 2: $y = 25.19 - 0.05x$; $R^2=0.01$; $p=0.8213$).

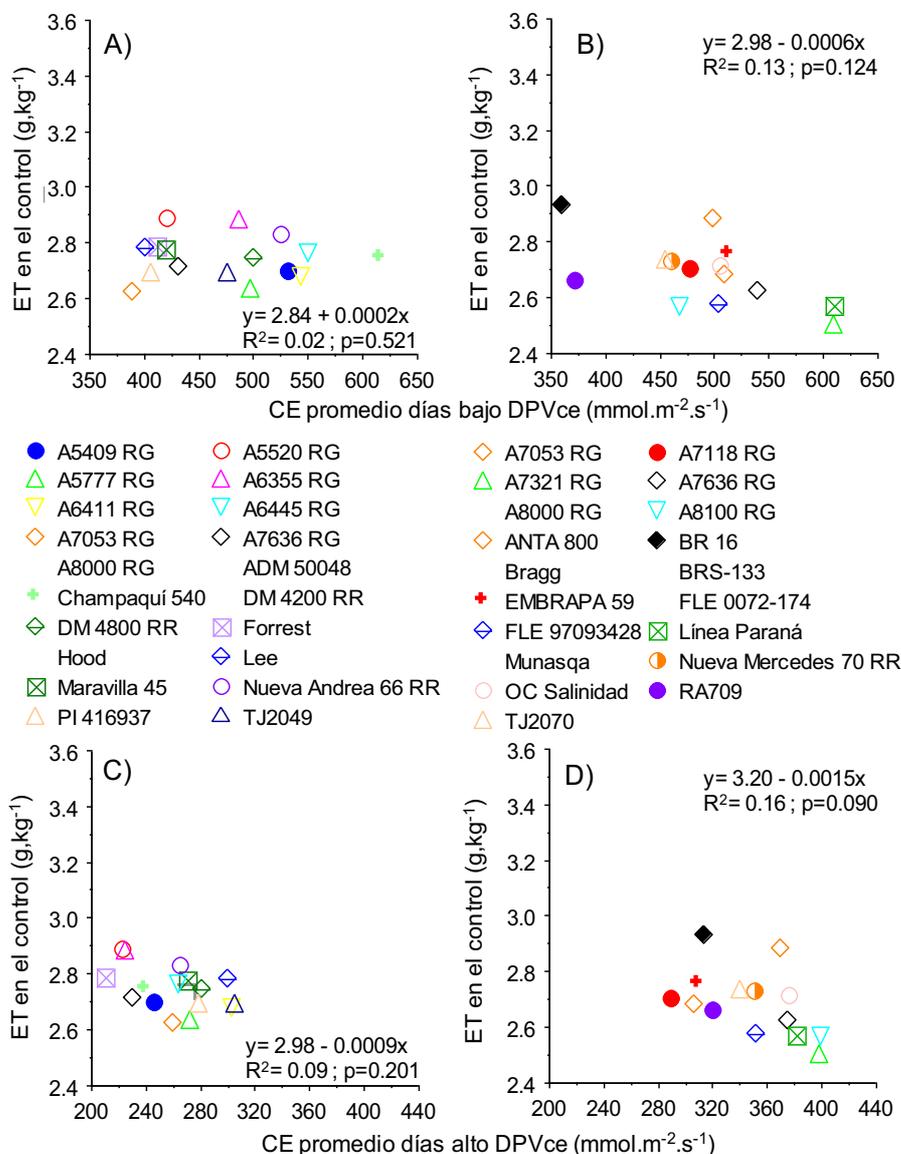


Fig. 2.20. Relación entre la eficiencia transpiratoria (ET) y la conductancia estomática (CE) promedio en días con bajo déficit de presión de vapor en la medición de la CE (DPVce, A, B) y la CE promedio en días con alto DPVce (C, D) en el régimen hídrico (RH) control en la Tanda 1 (izquierda) y 2 (derecha). Tanda 1, días con bajo DPVce, 11 y 27 desde el inicio del déficit hídrico (DIDH) y días con alto DPVce, 1 y 21 DIDH. Tanda 2, días con bajo DPVce, 1 y 9 DIDH y días con alto DPVce, 15 y 25 DIDH. Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto es el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el RH control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el RH déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el RH control y ANTA 80, BRS 133 y TJ2070 en el RH déficit hídrico en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$).

Finalmente, al analizar la relación entre la ET y la CE mínima en el régimen DH, la relación entre ambas variables tampoco fue significativa en ninguna tanda (Fig. 2.21).

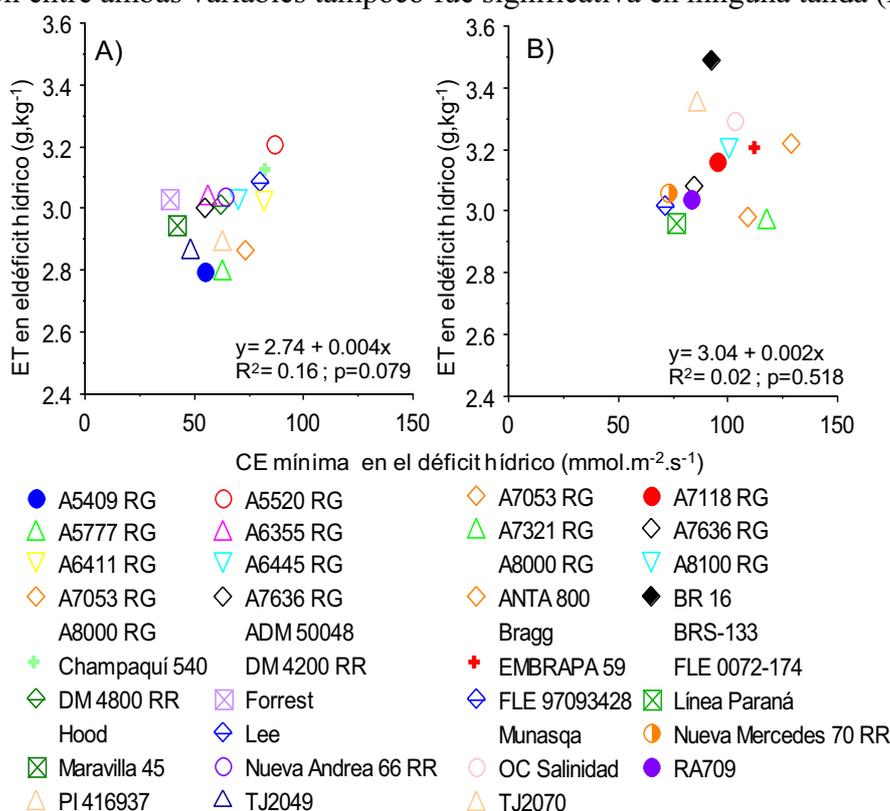


Fig. 2.21. Relación entre la eficiencia transpiratoria (ET) y la conductancia estomática (CE) mínima durante el período de déficit hídrico (días 21 y 25 desde el inicio del déficit hídrico en la Tanda 1 y 2, respectivamente) en la Tanda 1 (A) y 2 (B). Genotipos comunes en ambas tandas: A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Champaquí 540, Lee, Maravilla 45, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG, A8000 RG en el régimen control y Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG en el régimen déficit hídrico de la Tanda 1 y Bragg, FLE 0072-174, A7053 RG, A7321 RG, A8100 RG en el régimen control y Anta 80, BRS 133 y TJ2070 en el régimen déficit hídrico en la Tanda 2 donde es el promedio de tres plantas ($n=3$).

2.4. Discusión

2.4.1. Eficiencia transpiratoria y su variabilidad intraespecífica

La ET, independientemente del contenido de agua en el suelo, está inversamente relacionada con la transpiración, dependiendo esta última directamente del gradiente de concentración de vapor de agua entre la cavidad subestomática y el aire que rodea las hojas (Tanner y Sinclair 1983). El gradiente de concentración de vapor puede ser estimado a partir del DPV, por lo que incrementos en el DPV aumentan la transpiración. Si la transpiración aumenta sin cambios en la asimilación de CO_2 , la ET disminuye (Hall et al. 1994). El DPV promedio fue 17% superior en la Tanda 1 (Tabla 2.3) pero la ET fue similar al de la Tanda 2 donde se registraron menores DPV (e.g. ET sin limitantes hídricas fue cercana a 2.70 g.kg^{-1} en ambas tandas; Fig. 2.8 y Tabla 2.8). Entre potenciales motivos por los cuales no se encontraron diferencias en la ET promedio entre tandas en la situación control, podría mencionarse que elevados valores de DPV también inducen el cierre estomático en soja (Fig. 2.15; Gilbert et al. 2011) lo

cual conduce a incrementos en la ET ya que la sensibilidad estomática tiene un fuerte control sobre la pérdida de agua por transpiración y una menor restricción sobre la asimilación de CO₂ (Nobel 2008). En la Tanda 1, el 50% de los días tuvo valores de DPV superior a 1.98 kPa (i.e. umbral de DPV_{ce} a partir del cual la CE se mantiene constante, Fig. 2.15), mientras que en la Tanda 2, solo el 30% de los días tuvo valores superiores al mencionado umbral (Fig. 2.1). Por lo tanto, el cierre parcial de los estomas, inducido por altos valores de DPV podrían explicar la ausencia de diferencia en la ET en los controles. Nuevos estudios serán necesarios para confirmar esta hipótesis.

En el régimen DH, la ET promedio del conjunto de G fue superior en la segunda tanda (3.01 y 3.18 g.kg⁻¹ en la Tanda 1 y 2, respectivamente, Fig. 2.8). En soja, Liu et al. (2005) encontraron que la ET a nivel de planta se incrementó exponencialmente con la disminución del contenido de agua del suelo. Por lo tanto, en condiciones con limitantes hídricas, la ET dependerá tanto de las condiciones atmosféricas (i.e. sensibilidad y relación inversa con el DPV; Tanner y Sinclair 1983) como de la evolución del contenido de agua del suelo. Aunque no fue un efecto deseado, la intensidad y magnitud del déficit hídrico fue superior en la Tanda 2 que en la Tanda 1 (contenido gravimétrico de agua menor durante todo el ensayo; Fig. 2.2). Éste sería un motivo adicional que podría explicar (junto al menor DPV durante todo el ensayo y particularmente durante los últimos días del DH en la Tanda 2; Fig. 2.1 y Tabla 2.3), la mayor ET observada ante déficit hídrico en la segunda Tanda. Las diferencias en la ET entre tandas se mantuvieron aún cuando ésta fue normalizada con el DPV promedio durante cada una de las Tandas (Fig. 2.12B), siendo mayor en la Tanda 1. Esto refuerza la hipótesis de que existió un efecto combinado de ambiente y de método (generación del DH sobre la ET en condiciones con limitantes hídricas).

Al comparar los RH, los resultados desarrollados en este capítulo muestran claramente que la ET en soja aumentó en condiciones limitantes de agua (i.e. reposición en el régimen DH del 30% de la transpiración diaria del control considerando cada genotipo en particular; Tabla 2.8 y Fig. 2.11). Estos resultados coinciden con los hallados por Earl (2002) y Liu (2005) que estudiando 2 y 1 genotipo de soja, respectivamente, encontraron que la ET aumentó ante estrés hídrico.

Ante situaciones de déficit hídrico, el cierre parcial de los estomas aumenta la ET en soja como consecuencia de que la sensibilidad estomática tiene un fuerte control sobre la pérdida de agua por transpiración y una menor restricción sobre la asimilación de CO₂ (Liu et al. 2005). En ambas tandas, la CE disminuyó como consecuencia del DH (Tabla 2.9), resultados que coinciden con los hallados por otros autores en experimentos realizados a campo como en macetas con soja (Inamullah y Isoda 2005; Liu et al. 2005; Olioso et al. 1996). Considerando que en ambas tandas, la ET aumentó en el régimen DH como consecuencia de disminuciones en la transpiración relativamente mayores que la disminución de la materia seca total (Tabla 2.5 y 2.6), puede hipotetizarse que la disminución de la CE restringió la pérdida de agua antes y de manera más intensa que la fotosíntesis.

A través del análisis de genotipos de distinto origen y grupo de madurez (n=36), este trabajo demostró que hay variabilidad intraespecífica en la ET (Tabla 2.8 y Figs. 2.9 - 2.11). Asimismo, los resultados desarrollados muestran por primera vez que en genotipos argentinos existe variabilidad genotípica en la ET (Tabla 2.8). En la situación hídrica C, y si bien los valores promedio de ET fueron similares entre tandas de ensayos (Tabla 2.8 y Fig.2.8), el rango de variación de la Tanda 2 duplicó al de la primera (Fig.

2.9). En soja, Earl (2002) evaluó dos genotipos encontrando un rango de variación de 0.24 g.kg^{-1} , similar al obtenido en la Tanda 1 del presente trabajo pero marcadamente inferior al rango de la Tanda 2.

En condiciones con DH, los rangos de variación en la ET fueron similares entre tandas (Tanda 1, 0.53 g.kg^{-1} ; Tanda 2, 0.52 g.kg^{-1} , Fig. 2.9). Estudios previos en soja, donde la condición limitante de agua fue impuesta en forma gradual y durante 10 días, reportaron rangos similares (entre 0.6 y 0.52 g.kg^{-1} ; Hufstetler et al. 2007). En cambio, estudios con poblaciones segregantes F4 y F2, resultantes de cruzas entre parentales contrastantes en ET (Young x PI416937 y S100 x Tokyo), Mian et al. (1998; 1996) encontraron rangos de variación superiores (0.9 y 1 g.kg^{-1} , respectivamente). Aunque el método de generación del DH utilizado por Mian et al. (1998 y 1996) difirió al utilizado en esta tesis (en dichos estudios, el contenido de agua del suelo se disminuía hasta 25 % y luego se volvía a reponer hasta capacidad de campo en forma intermitente), es probable que la menor variación de ET observada en esta tesis resulte también del hecho de que los G evaluados fueron en su mayoría variedades comerciales adaptadas que ya culminaron el proceso de selección por el mejoramiento.

En otras leguminosas, también se encontraron diferencias entre G en la ET ante condiciones limitantes de agua durante la fase vegetativa. Krishnamurthy et al. (2007) encontraron diferencias entre G de maní (rango de variación promedio en ET de 0.69 g.kg^{-1}) y Khan et al. (2007) encontraron diferencias y rangos de variación promedio de 0.64 g.kg^{-1} en vicia. En cambio, Mortlock y Hammer (2000) encontraron en sorgo (especie C_4) un rango de variación de 3.35 g.kg^{-1} siendo éste marcadamente superior a los encontrados en este trabajo y en otras leguminosas. Además del DPV, la ET depende principalmente de la especie, siendo las especies C_4 más eficientes que las C_3 debido a diferencias en la vía de carboxilación (Tanner y Sinclair 1983). En ambientes con menor DPV que los de este trabajo, donde Mortlock y Hammer (2000) evaluaron genotipos de sorgo, la ET promedio fue de 8.09 g.kg^{-1} , casi tres veces mayor que la ET encontrada en soja.

Es importante mencionar que, entre los genotipos estudiados en esta tesis, se evaluó PI416937. Este genotipo fue caracterizado en condiciones con DH como un material de marchitamiento lento (Carter et al. 2003) como consecuencia de tener menor tasa transpiratoria en periodos de mayor demanda atmosférica (Sinclair et al. 2008). La ET obtenida en este trabajo en condiciones con DH en el genotipo PI416937 fue de 2.89 g.kg^{-1} (Tabla 2.8), valor similar a los 2.81 g.kg^{-1} obtenidos por Hufstetler et al. (2007) pero inferior a los 3.7 y 3.39 g.kg^{-1} obtenidos por Mian et al. (1996) y Earl (2002), respectivamente. Las diferencias encontradas en esta tesis respecto a los trabajos de Mian et al. (1996) y Earl (2002) pueden deberse a diferencias en la generación del DH ya que en dichos estudios se generaron períodos intermitentes de DH, mientras que en esta tesis se generó un solo período de DH con disminución gradual del contenido de agua del suelo (Fig. 2.2).

Independientemente de la condición hídrica, PI416937 tuvo comparativamente una menor ET respecto a la mayoría de los genotipos evaluados en la Tanda 1, siendo parte del grupo del 20% de los G de menor ET (Tabla 2.8). En coincidencia con los resultados obtenidos en esta tesis, Mian et al. (1996) encontraron que la ET de PI416937 fue baja, integrando el grupo del 20% de los G de menor ET (número total de G evaluados: 120); mientras que Hufstetler et al. (2007) encontraron que PI416937 fue el genotipo de menor ET sobre 12 G evaluados. En el mismo sentido, Gilbert et al. (2011) observaron que los valores de EUA intrínseca (i.e. cociente entre la asimilación neta de

CO₂ por la fotosíntesis y la conductancia estomática; Tambussi et al. 2007) de PI416937 lo ubicaban entre el 35 y 45% de los G (número total de G evaluados: 11) de menor EUA intrínseca en condiciones sin y con limitantes hídricas, respectivamente. Por lo tanto, los resultados obtenidos en esta tesis confirman que la ET de PI416937 es comparativamente baja respecto a otros G, por lo que se comparte la opinión de Hufstetler et al. (2007) quienes sostienen que se debería tener precaución en la inclusión de este tipo de G en los programas de mejoramiento para sequía en soja.

Araus et al. (2002) definen a un carácter como constitutivo en su naturaleza a aquel que se expresa en forma continua en ausencia de estrés. Durante el desarrollo del presente trabajo, se demostró que existen diferencias en la ET entre G en situaciones sin limitantes hídricas, siendo el comportamiento de los G independiente de la condición hídrica (Tabla 2.8 y Fig. 2.11). Por su parte, Reymond et al. (2004) define a un carácter fenotípico como constitutivo a partir de la existencia o no de la interacción genotipo x ambiente, considerando como carácter constitutivo a aquel que no es afectado por la condición ambiental, o que varía en similar magnitud en todos los genotipos (interacción genotipo x ambiente no significativa). Los resultados desarrollados en este capítulo demuestran que la ET se incrementó en todos los G bajo condiciones hídricas limitantes, siendo la magnitud del incremento similar entre G (ya que la interacción entre los RH y los G fue no significativa; Tabla 2.8). Por lo tanto, considerando la definición de un carácter constitutivo (Araus et al. 2002 y Reymond et al. 2004), los resultados encontrados en este capítulo respaldan la hipótesis de que la ET sería un carácter constitutivo en soja, al menos durante la fase vegetativa. En algodón (Fish y Earl 2009), sorgo (Mortlock y Hammer 2000), vicia (Khan et al. 2007) y girasol (Sadras et al. 1991), se reportaron diferencias genotípicas en ET en situaciones sin limitantes hídricas y ausencia de interacción entre G y tratamientos hídricos, aspectos que reforzarían la hipótesis de que la ET es un carácter constitutivo.

No obstante, se debe mencionar que en la Tanda 2, hubieron algunos genotipos (entre ellos, A8000 RG y A8100 RG) que tuvieron eficiencias transpiratorias en el C inferiores al promedio ambiental pero un alto incremento relativo en condiciones con DH, lo que hizo que su eficiencia en esas condiciones fuese alta (Fig. 2.13B). Esto estaría indicando que, al menos en estos genotipos, la respuesta en la ET tuvo un fuerte componente inducido por el DH. Sin embargo, la interacción RH*G estadísticamente no significativa obtenida en esta tanda (Tabla 2.8) indicarían que la respuesta inducida por el DH en estos G no fue significativamente mayor que la respuesta constitutiva.

En base a los resultados obtenidos, se puede afirmar que i) existe un fuerte componente constitutivo en la expresión de la ET en soja, ii) que varía entre G en condiciones sin limitantes hídricas, y iii) que los niveles inducibles en condiciones con limitantes hídricas (i.e. reposición en el régimen DH del 30% de la transpiración diaria del control considerando cada genotipo en particular) varían menos que la respuesta constitutiva. Nuevos estudios que evalúen la respuesta genotípica en ET ante limitantes hídricas de diferente magnitud permitirían reforzar la hipótesis de que el nivel de respuesta de ET varía en distinta magnitud ante distintos niveles de déficit hídrico.

Finalmente, la ausencia de interacción entre los G y los RH y la correlación significativa y positiva obtenida entre la ET con y sin limitantes hídricas en ambas tandas (Fig. 2.8) indican que la variabilidad de la ET se mantiene independientemente de las condiciones hídricas. Esto, respalda la posibilidad de identificar genotipos contrastantes en su ET sin necesidad de generar condiciones limitantes de agua lo que aumentaría la eficiencia de trabajo de los programas de mejoramiento.

2.4.2. Conductancia estomática y su relación con la eficiencia transpiratoria

Otro aspecto que se profundizó en este estudio fue la variación de la conductancia estomática entre G. Los resultados desarrollados en este capítulo muestran claramente que hay diferencias en la CE promedio entre G en soja en condiciones sin y con limitantes hídricas y que la misma disminuyó significativamente en todos los G como consecuencia del DH (Tabla 2.9 y Fig. 2.17). La disminución de la CE es una respuesta fisiológica que permite conservar agua y contribuir a la homeostasis del estado hídrico de los tejidos al producirse DH (Tardieu 2005). La disminución de la CE promedio de todos los G en condiciones con limitantes hídricas fue mayor en la Tanda 1, ya que tanto la diferencia respecto de los controles (332 vs. 266 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en la Tanda 1 y 2, respectivamente) como los cambios relativos respecto de los controles (70 vs. 65 % en la Tanda 1 y 2, respectivamente) fueron mayores en la Tanda 1 (Tabla 2.9).

En condiciones con limitantes hídricas, la variación de la CE fue explicada por los cambios del contenido gravimétrico de agua en el suelo, siendo la CE menor a medida que disminuyó el contenido de agua del suelo (Fig. 2.16). Si bien en el DH, no se encontraron diferencias entre G en la CE mínima (texto, página 62, párrafo 4), debido a que en cada tanda la evolución del déficit hídrico fue similar (Apéndice I), las diferencias encontradas en la CE promedio entre G (Tabla 2.9), indican que la respuesta de los G en la CE promedio fue diferente frente a la evolución del déficit hídrico. La disminución de la CE promedio de todos los G en condiciones con limitantes hídricas fue mayor en la Tanda 1 ya que tanto la diferencia respecto de los controles (332 vs. 266 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en la Tanda 1 y 2, respectivamente) como los cambios relativos respecto de los controles (70 vs. 65 % en la Tanda 1 y 2, respectivamente) fueron mayores en la Tanda 1 (Tabla 2.9).

En condiciones sin limitantes hídricas, las variaciones en la CE fueron explicadas por los cambios en el DPVce (Figs. 2.15), siendo independientes del contenido gravimétrico de agua en el suelo ya que no se encontró asociación entre ambas variables (Fig. 2.16). En las dos Tandas, la CE disminuyó marcadamente con el aumento del DPVce detectándose una tendencia de permanecer constante con valores superior a 1.98 kPa (Fig. 2.15). Estos resultados guardan directa relación con los recientes antecedentes demostrados en soja por Sadok y Sinclair (2009), Sinclair et al. (2008) y Fletcher et al. (2007). Dichos autores observaron que la tasa transpiratoria continuaba aumentando pero con tasas menores o se mantuvo constante a partir de un umbral de DPV (generalmente, dependiente del G). Si bien estos autores no evaluaron directamente la conductancia estomática, la causa por la cual la tasa transpiratoria se modificaría y/o estabilizaría en condiciones hídricas no limitantes ante cambios en el DPV podría estar asociada con la disminución de la CE.

Aunque en el presente trabajo no se planteó inicialmente la construcción de modelos entre CE y DPVce en cada G, fue posible analizar la variación genotípica de la CE en la situación control considerando días con DPVce contrastantes. Se seleccionaron días de medición de DPVce inferiores y superiores DPVce de 1.98 kPa, valor asociado con un umbral a partir del cual se observó que la CE se mantenía constante (Fig. 2.15). Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre G en las dos tandas en días con bajo DPV; mientras que solo se encontraron diferencias entre G en los días con alto DPV en la Tanda 2 (texto, página 61, párrafo 1 y Fig. 2.18 A y B). Tanaka et al. (2009; 2008) encontraron diferencias genotípicas en la conductancia estomática máxima y propusieron que dichas diferencias se asocian de manera positiva con la densidad estomática y la longitud de las células guardianes de los estomas.

Fletcher et al. (2007) sugieren que la identificación de genotipos que restrinjan la tasa transpiratoria máxima permitiría conservar agua y, por ende, lograr mayores rendimientos en ambientes con DH al final del ciclo. En el mismo sentido, y a partir de resultados de simulación, Sinclair et al. (2010) demostraron que el cierre estomático temprano en soja permitiría ganancias de rendimiento en el 70% o más de los años en casi todas las regiones sojeras de Estados Unidos. Los resultados de esta tesis demostraron que los genotipos de mayor CE en días con bajo DPV fueron los de mayor disminución relativa de la CE en ambientes con alto DPV (Fig. 2.18 C y D). Estos G restringirían más la tasa transpiratoria y serían potencialmente más productivos en ambientes donde ocurren episodios de estrés hídrico al final del ciclo. Si bien la disminución de la CE en respuesta a ambientes con alta demanda ambiental (alto DPV) en situaciones sin limitantes hídricas en el suelo podrían arrastrar penalidades sobre la asimilación de CO₂ (Gilbert et al. 2011b) y el rendimiento (Fletcher et al. 2007), los resultados encontrados en esta tesis muestran que no hubo relación entre la CE en días de bajo o alto DPVce y la producción de materia seca total.

Por lo tanto, en el marco de estos hallazgos, sería interesante profundizar los estudios bajo condiciones hídricas no limitantes, para evaluar la relación entre la tasa transpiratoria, la CE y la asimilación de CO₂, indagando si existe variabilidad intraespecífica en la respuesta de la CE al DPV. De demostrarse correlación significativa entre la tasa transpiratoria y la CE, ésta última (de mayor facilidad de determinación en comparación con la tasa transpiratoria) podría ser utilizada como carácter para identificar genotipos de mayor productividad en ambientes con elevado DPV y déficit hídrico terminal. En este sentido, son alentadores los recientes resultados obtenidos por Gilbert et al. (2011b) quienes encontraron diferencias entre G de soja de Estados Unidos en la respuesta de la CE al DPV.

Finalmente, si bien se encontraron diferencias en la CE entre G, las mismas no explican la variabilidad intraespecífica encontrada en la ET, ya que sólo se encontró asociación entre la ET y la CE promedio en la Tanda 2 como consecuencia del comportamiento extremo del genotipo BR 16 (texto, página 62, párrafo 5 y Figs. 2.19-2.21). Estos resultados se contraponen con los de Earl (2002) quien encontró que las diferencias en la ET entre dos genotipos de soja en fase vegetativa estaban asociadas con cambios en la regulación estomática. La falta de asociación encontrada en este trabajo entre ET y CE a través de los genotipos puede deberse a cuatro causas o a la combinación de ellas: i) la alta variación de la CE en el tiempo y entre diferentes puntos de la planta lo que dificulta el modelado de la relación entre la ET y la CE (Hall et al. 1994); ii) diferente dimensión espacial y temporal de las variables ET y CE ya que la primera es a nivel de individuo y resultado de diferentes procesos fisiológicos durante el experimento, mientras que la segunda es a nivel de órgano de la planta y durante algunos segundos de medición; iii) el efecto de las variaciones en la conductancia estomática sobre la ET decrece en la medida del ascenso en escala de complejidad desde hoja hacia planta (Jarvis et al. 1986); iv) que las diferencias en la ET estén asociadas también a factores no estomáticos que afectan la fotosíntesis (Gilbert et al. 2011a) y la transpiración (Hufstetler et al. 2007).

2.5 Conclusiones

En soja, existe variabilidad intraespecífica en la ET durante la fase de crecimiento vegetativo. Todos los G evaluados aumentaron la ET en condiciones con limitantes

hídricas. Asimismo, se demostró por primera vez en G argentinos que existe variabilidad genética en la ET.

El comportamiento genotípico en la ET es diferente entre G en condiciones sin limitantes hídricas, por lo que existe un fuerte componente constitutivo en la expresión de la ET en soja durante la fase vegetativa.

La CE fue diferente entre G de soja tanto en condiciones con y sin limitantes hídricas. Sin embargo, las diferencias encontradas en la CE entre G no explicaron la variabilidad intraespecífica encontrada en la ET, ya que sólo se encontró asociación entre ambas variables y con baja asociación en dos situaciones.

En el capítulo siguiente (Capítulo III), y utilizando G con diferentes estrategias de producción de biomasa, caracterizados en el presente capítulo como contrastantes en su categoría de transpiración (Fig. 2.5) y ET (Fig. 2.10), se estudian los cambios en la ET durante la fase reproductiva y su asociación con la estabilidad del rendimiento ante variaciones en las condiciones hídricas durante el período de determinación del número de semillas.

3. CAPITULO III: EFICIENCIA TRANSPIRATORIA Y SU RELACION CON LA ESTABILIDAD DEL RENDIMIENTO ANTE CAMBIOS EN LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA DURANTE LA FASE REPRODUCTIVA EN SOJA

3.1. Introducción

El rendimiento en soja es resultado del número de semillas fijado (NS) y el peso unitario (PS) que alcanzan los mismos. Cada uno de estos componentes se determina secuencialmente, no siendo totalmente independientes uno del otro (Egli 1998). Tanto el número como el peso de las semillas tienen una relación directa con el rendimiento, siendo la relación entre el NS y el rendimiento mucho más robusta (Kantolic et al. 2003). Por lo tanto, el principal componente del rendimiento en soja es el NS, el cual es determinado durante el período comprendido entre el inicio de floración (R1, según escala de Fehr y Caviness 1977) y el final del comienzo del llenado de semillas (R5.5, según escala de Fehr y Caviness 1977; Board y Tan 1995; Jiang y Egli 1995). El período de determinación del NS se constituye, entonces, como el PC de generación del rendimiento (Egli 1998), por lo que esta etapa sería la más sensible a cualquier tipo de estrés (Andrade 1995; Andriani et al. 1991).

Condiciones de estrés hídrico durante el PC podrían modificar el rendimiento, modulando cambios en la radiación interceptada y/o en la eficiencia de conversión de la radiación interceptada en biomasa. En soja, por tratarse de una especie de crecimiento indeterminado, la generación del área foliar ocurre hasta avanzado el estadio reproductivo de comienzo de llenado de semillas (R5, Fehr y Caviness 1977; Kumudini et al. 2001). Por ello, el estrés hídrico durante el PC reduce la interceptación de radiación solar (Egli, 1998). Si esto es concomitante con la disminución de la CE, la fijación de carbono disminuye (Egli 1998; Inamullah e Isoda 2005; Liu et al. 2005), reduciendo la tasa de crecimiento del cultivo y, por ende, el NS fijado (Egli y Zhen-wen 1991; Board y Tan 1995; Jiang y Egli 1995; Vega et al. 2001). El NS disminuye como consecuencia de un menor número de nudos reproductivos (NNR) y/o un menor número de vainas por nudo reproductivo (NVNR; Board et al. 1999). El menor NNR se origina por una reducción en el número de ramificaciones (Frederick et al. 2001); mientras que el NVNR disminuye como consecuencia de: i) un menor número de flores producidas por nudo (Jiang y Egli 1993) y ii) un mayor aborto de flores y vainas pequeñas (Board y Tan 1995; Liu et al. 2004a; Liu et al. 2004b).

Un mecanismo importante a considerar en soja cuando ocurren episodios de estrés durante el PC, es la capacidad de compensación de la disminución del NS a través del incremento del PS. Si bien durante el PC, el componente NS es el más sensible a factores de estrés, no deben descartarse efectos sobre el PS debido a que el crecimiento indeterminado de la soja superpone parte de los periodos de determinación de ambos componentes. Por lo tanto, condiciones de estrés durante el final del PC podrían afectar el PS y la capacidad de compensación en forma directa y/o indirecta. En forma directa, el peso potencial de las semillas puede ser afectado ya que durante parte del PC, entre comienzo de formación de vainas (R3, Fehr y Caviness 1977) y comienzo de llenado de semillas (R6, comienzo de llenado de semillas, Fehr y Caviness 1977), se determina también el número de células de los cotiledones (Egli et al. 1989; Guldan y Brun 1985). La disminución del número de células en los cotiledones puede resultar en una menor tasa de crecimiento de las semillas durante el llenado de las mismas y, por lo tanto, en un menor peso final de la semilla (Egli 1998). En forma indirecta, el PS puede ser

modulado por cambios en la magnitud y/o duración del área foliar total que afectan la fijación de hidratos de carbono que son utilizados para el llenado de las semillas. En soja, una menor duración del área foliar acorta la duración del llenado de semillas afectando el peso final de las mismas (Brevedan y Egli 2003; De Souza et al. 1997).

Por lo tanto resulta valioso en soja la identificación de atributos que eviten o minimicen los efectos del déficit hídrico durante la fase reproductiva sobre el NS y el PS ya que tendría un impacto directo sobre la estabilidad del rendimiento. Si bien no existen estudios previos en soja, la ET evaluada durante la fase reproductiva podría ser un carácter secundario que integraría dichos aspectos y por lo tanto tendría potencial asociación con la tolerancia al DH (Manavalan et al. 2009).

La ET, estimada a partir de la discriminación isotópica del ^{13}C , ha sido propuesta y utilizada como carácter secundario de selección para la obtención de genotipos tolerantes al DH en trigo (Condon et al. 2002; Rebetzke et al. 2002). Su utilización en el mencionado cereal permitió la obtención de cultivares con rendimiento 6% superior en ambientes australianos con DH terminal (Condon et al. 2004). En el mismo sentido, en maní, se demostró que la ET, estimada a partir de la discriminación isotópica del ^{13}C , está positivamente relacionada con la materia seca total en condiciones hídricas limitantes (Wright et al. 1993; Nageswara et al. 1993; Wright et al. 1994) por lo que se ha propuesto a la ET como carácter secundario de selección (Nautiyal et al. 2002). En soja, estudios recientes demostraron que existen diferencias en la ET en fase vegetativa (Hufstetler et al. 2007; Mian et al. 1998; Mian et al. 1996, Capítulo II). Sin embargo, en soja se desconoce si la ET se modifica ante cambios en la disponibilidad hídrica del suelo durante la fase reproductiva, y no existen antecedentes de cuál sería la contribución de la ET como carácter secundario en el mantenimiento del rendimiento y los componentes NS y PS cuando la soja es expuesta a un ambiente con limitaciones hídricas durante el PC.

En el Capítulo II de esta tesis se demostró que la ET es un carácter de naturaleza constitutiva que tiene variabilidad intraespecífica y que se incrementa durante situaciones de déficit hídrico en soja. Sin embargo, se desconoce si G que manifiestan alta ET durante la fase vegetativa manifiestan también elevada ET durante la fase de crecimiento reproductivo y si este atributo contribuye con mayor estabilidad del rendimiento bajo situaciones de sequía. La identificación de atributos o caracteres secundarios asociados con la tolerancia al DH que se expresan tempranamente y durante estadios reproductivos y que, además, estén asociados positivamente con el rendimiento permitiría la selección de genotipos contrastantes en etapas tempranas (Chimenti y Hall 1993). Esto posibilitaría la evaluación de genotipos en fases de crecimiento tempranas, permitiendo la evaluación de un mayor número de G en menos tiempo y consecuentemente aumentando la eficiencia de trabajo de los programas de mejora genética.

Los objetivos de este capítulo, fueron, en G de soja identificados en el Capítulo II de esta tesis como contrastantes en su nivel de transpiración y ET durante la fase vegetativa: i) evaluar la ET durante la fase de crecimiento reproductivo ante cambios en la disponibilidad hídrica durante el PC; ii) analizar la contribución de la ET en la estabilidad del rendimiento y sus componentes número y peso de semillas; y iii) evaluar si es posible identificar genotipos de mayor ET y estabilidad de rendimiento durante la fase reproductiva a partir de mediciones de la ET durante la fase vegetativa.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Descripción del sitio experimental y material vegetal utilizado

Se realizó un experimento (Experimento 2) en el campo experimental “La María” de la EEA de Santiago del Estero del INTA (28°1’S, 64°14’O). La siembra se realizó 17 de enero de 2008.

Se optó por un estudio en macetas a fin de controlar y lograr una precisa evaluación del agua transpirada. Las macetas se ubicaron al aire libre bajo una estructura con techo corredizo de polietileno de 100 micrones de espesor que cubrió a las plantas únicamente durante la ocurrencia de precipitaciones.

Se evaluaron seis G del GM VII y de hábito de crecimiento determinadas (Tabla 3.1), seleccionados en base a su nivel de transpiración y ET determinadas previamente bajo condiciones hídricas contrastantes durante la fase vegetativa (Capítulo II; Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Nombre, procedencia, transpiración y eficiencia transpiratoria (determinados durante la etapa de crecimiento vegetativo, Capítulo II) de los 6 genotipos de soja evaluados.

Genotipo	Procedencia	Transpiración		Eficiencia transpiratoria	
		(kg.planta ⁻¹)	Categoría	(gMS.kg ⁻¹ agua)	Categoría
BR 16	Brasil	7.1 a*	Alta**	3.21 a*	Alta**
RA709	Argentina	6.9 ab	Alta	2.85 fghi	Baja
Línea Paraná	Argentina	6.6 abcd	Alta	2.76 hi	Baja
Bragg	E.E.U.U.	6.5 bcde	Alta	3 bcde	Intermedia alta
TJ2070	Argentina	5.1 ghij	Baja	3.04 bc	Intermedia alta
A7118 RG	Argentina	5.1 j	Baja	2.93 cdefg	Intermedia baja

* Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer ($p < 0.05$, Capítulo II).

** Categoría determinada mediante el análisis de conglomerados jerárquicos (Capítulo II).

3.2.2. Registros climáticos

Los datos diarios de T_{máx} y T_{mín}, humedad relativa máxima (HR_{máx}) y mínima (HR_{mín}), R y ETP (Penman 1948) se obtuvieron de una estación automática (Vantage Pro2, Davis Instrument Corp., Hayward, California) ubicada a 350 metros de distancia del sitio del experimento.

Se calculó el DPV como la diferencia entre la presión de saturación de vapor del día ($e_{s \text{ día}}$, kPa) y la presión de vapor diaria (e_a) según la metodología propuesta por Allen et al. (1998) con las modificaciones de Abbate et al. (2004) (Ecs. 2.1-2.4 y 2-7, Capítulo II).

3.2.3. Condiciones de crecimiento

Se usaron macetas de 13.5 litros de capacidad (32.5 centímetros de alto x 23 centímetros de diámetro), las cuales fueron rellenas con 18.4 kilogramos de sustrato húmedo de una mezcla de tierra + mantillo y arena (2:1 v:v, Tabla 3.2.).

Para lograr un adecuado manejo del riego y del contenido hídrico en suelo, se determinaron el contenido gravimétrico de agua de capacidad de campo (gCC) y el de

punto de marchitez permanente (gPMP) del sustrato. El gPMP se determinó en laboratorio según el método ISO/FDIS 11274 (1998). El gCC se determinó a campo en cinco macetas elegidas al azar según el método descrito en el Capítulo II (Ec. 2.8, Capítulo II).

Tabla 3.2. Textura, contenido de arena, limo, arcilla y materia orgánica, densidad aparente, contenido gravimétrico de capacidad de campo (gCC) y del punto de marchitez permanente (gPMP) del sustrato.

	Sustrato
Textura	Arenoso franco
Arena (%)	79.6
Limo (%)	17.9
Arcilla (%)	2.5
Materia orgánica (%)	8.9
Densidad aparente (g.cm ⁻³)	1.1
gCC (g.g ⁻¹)	0.307
gPMP (g.g ⁻¹)	0.086

En cada maceta, se sembraron 7 semillas repitiendo el método descrito en el Capítulo II. Las plantas fueron fertilizadas usando el mismo fertilizante y frecuencia de fertilización del Experimento 1 con un volumen de 50 cm³ de solución. En el estadio cotiledonar (VC, según escala de Fehr y Caviness 1977), se raleó para dejar una planta por maceta. Cuando las plántulas alcanzaron el estadio de tres nudos desarrollados (V3, según escala de Fehr y Caviness 1977), se sellaron las macetas en la parte superior y lateral de la misma manera que en el Experimento 1 (Capítulo II).

Las macetas se rotaron quincenalmente para evitar efectos locales y se mantuvieron las plantas libres de plagas y enfermedades.

3.2.4. *Períodos del experimento y diseño experimental*

El experimento fue dividido en tres períodos según el momento de generación del DH: período previo (preDH), durante (DH) y posterior al déficit hídrico (postDH). El período preDH, se desarrolló entre los estadios V3 (Fehr y Caviness 1977) y el inicio de formación de vainas (R3, según escala de Fehr y Caviness 1977), predominando durante el mismo el crecimiento vegetativo. El período DH se desarrolló durante el período de determinación del número de semillas en soja, entre los estadios R3 (Fehr y Caviness 1977) y finalización del comienzo del llenado de semillas (R55, según escala de Fehr y Caviness 1977). Finalmente, el período postDH se desarrolló entre los estadios R55 (Fehr y Caviness 1977) y madurez plena (R8, según escala de Fehr y Caviness 1977) que corresponden al período de determinación del peso de semillas en soja.

El diseño experimental utilizado durante el periodo preDH fue un diseño en bloque completamente aleatorizado (DBCA) con veinte repeticiones por genotipo.

En el estadio R3 (Fehr y Caviness 1977), momento del inicio del DH, las macetas se distribuyeron en un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcelas divididas con ocho repeticiones, donde la parcela principal fueron los regímenes hídricos (RH) y la subparcela los genotipos (G). Cuatro repeticiones por tratamiento fueron muestreadas destructivamente al inicio y final del déficit hídrico, por lo que el

número final de unidades experimentales una vez finalizado el déficit hídrico fue de cuatro por tratamiento (RH*G).

3.2.5. Tratamientos hídricos

En V3 (Fehr y Caviness 1977) todas las macetas (i.e. 20 macetas por genotipo) fueron regadas y llevadas al Pcc. Entre este estadio y R3 (Fehr y Caviness 1977), periodo preDH, todas las plantas se regaron cada dos días a la mañana reponiendo el agua transpirada determinada previamente mediante el método gravimétrico. Para ello, cada dos días se pesaron todas las macetas y se calculó el agua transpirada cada 48 horas ($T_{48\text{horas}}$) de la siguiente manera:

$$T_{48\text{horas}} = PM_x - (PM_{x-2} + AR_{x-2}) \quad (\text{Ec. 3.1})$$

donde:

$T_{48\text{horas}}$ transpiración durante 48 horas previas al día x [$\text{g}\cdot\text{día}^{-1}$]

PM_x peso de la maceta del día x [g]

PM_{x-2} peso de la maceta dos días antes [g]

AR_{x-2} cantidad de agua de riego dos días antes [g]

En el estadio R3 (Fehr y Caviness 1977), se impuso el tratamiento de DH a la mitad de las macetas de cada genotipo (i.e. 8 macetas por genotipo). Los RH fueron: C (las macetas fueron regadas reponiendo el agua transpirada diariamente) y DH. El DH consistió en el agregado de agua de riego equivalente al 30% de la transpiración diaria del tratamiento C considerando cada genotipo en particular. El DH se impuso entre los estadios R3 y R55 (Fehr y Caviness 1977) con una duración de 28 días consecutivos.

Todas las macetas del régimen C, durante el periodo de DH y luego de finalizado el mismo (postDH), se regaron diariamente a la mañana reponiendo el agua transpirada el día previo, determinada mediante el método gravimétrico. Para ello, diariamente se pesaron todas las macetas y se calculó el agua transpirada cada 24 horas (TD) según Ec. 2.9 (Capítulo II).

En el régimen DH y durante el período del DH, todas las macetas se regaron diariamente a la mañana agregando 30% de la transpiración diaria de las plantas control considerando cada genotipo en particular. En el estadio R55 (Fehr y Caviness 1977), se finalizó el DH, reponiéndose el contenido de agua del sustrato hasta el gCC. A partir de este momento y durante el período postDH, todas las macetas se regaron por la mañana reponiendo la cantidad de agua transpirada el día previo, determinada según la Ec. 2.9 (Capítulo II).

3.2.6. Parámetros evaluados

3.2.6.1. Contenido hídrico del suelo

El contenido hídrico de las macetas fue caracterizado en función de la marcha diaria del contenido gravimétrico de agua ($\text{g}, \text{g}\cdot\text{g}^{-1}$). El contenido gravimétrico de agua al inicio del día se determinó cada dos días durante el período preDH (Ec. 3.2) y diariamente durante los períodos DH y postDH (Ec 3.3 y 3.4). Dicha distinción por

períodos tuvo el objetivo de realizar correcciones en g considerando el peso fresco de las plantas promedio por tratamiento al inicio y final del DH.

Periodo previo al déficit hídrico:
$$g = \frac{[P_M - (P_S + P_A)]}{P_S} \quad (\text{Ec. 3.2})$$

donde:

g contenido gravimétrico de agua diario [$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$]

P_M peso de la maceta del día [g]

P_S peso seco promedio del sustrato [g]

P_A peso de los accesorios de la maceta (maceta, perlita, plástico de la cobertura lateral y superior) [g]

Periodo del déficit hídrico:
$$g = \frac{[P_M - (P_S + P_A + P_{FIDH})]}{P_S} \quad (\text{Ec. 3.3})$$

donde:

g contenido gravimétrico de agua diario [$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$]

P_M peso de la maceta del día [g]

P_S peso seco promedio del sustrato [g]

P_A peso de los accesorios de la maceta (maceta, perlita, plástico de la cobertura lateral y superior) [g]

P_{FIDH} peso fresco promedio de la planta de cada genotipo en particular al inicio del déficit hídrico [g]

Periodo posterior al déficit hídrico:
$$g = \frac{[P_M - (P_S + P_A + P_{FFDH})]}{P_S} \quad (\text{Ec. 3.4})$$

donde:

g contenido gravimétrico de agua diario [$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$]

P_M peso de la maceta del día [g]

P_S peso seco promedio del sustrato [g]

P_A peso de los accesorios de la maceta (maceta, perlita, plástico de la cobertura lateral y superior) [g]

P_{FFDH} peso fresco promedio de la planta de cada tratamiento ($RH \cdot G$) en particular al finalizar el déficit hídrico [g]

En el tratamiento DH, y durante el DH, se optó por caracterizar la evolución del contenido gravimétrico de agua en función del tiempo mediante un modelo exponencial decreciente (Fig. 3.1) con la siguiente ecuación:

$$g = g_0 + a * e^{(-t/b)} \quad (\text{Ec. 3.5})$$

donde:

- g contenido gravimétrico de agua diario [$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$]
- t días desde el inicio del déficit hídrico [día]
- g_0 contenido gravimétrico de agua en la asíntota [$\text{g agua} \cdot \text{g suelo}^{-1}$]
- a ordenada al origen [$\text{g agua} \cdot \text{g suelo}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$]
- b curvatura de la función [día]

Los ajustes se realizaron individualmente para cada unidad experimental (maceta) y para cada genotipo.

A través del modelo seleccionado, se comparó la evolución del estado hídrico entre genotipos, cuantificando la intensidad (parámetro b , Ec. 3.5) y la magnitud del déficit hídrico (parámetro g_0 , Ec. 3.5).

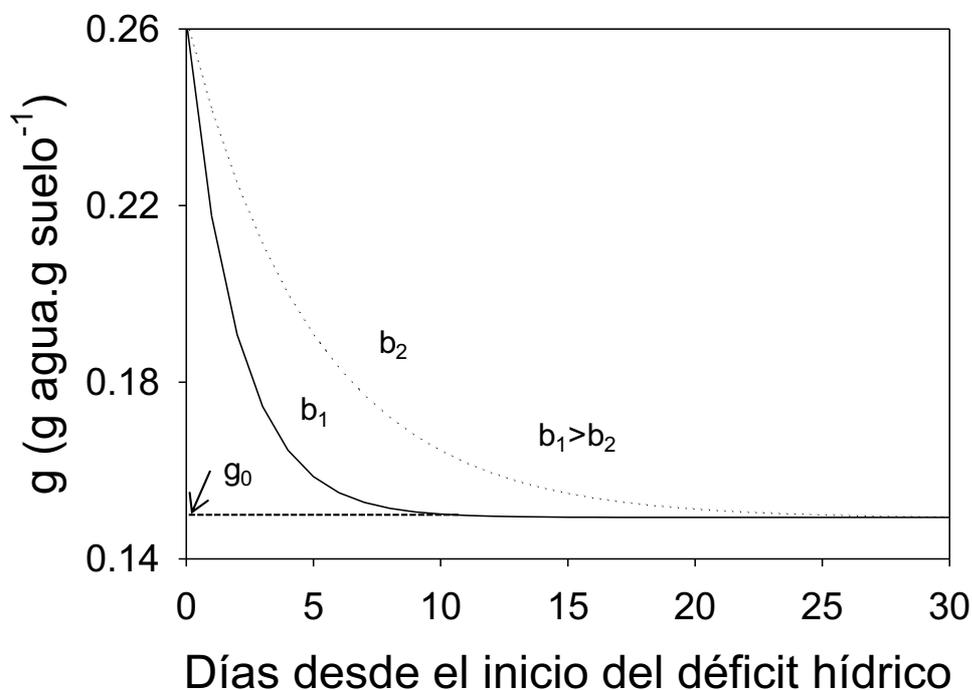


Fig. 3.1. Diagrama ilustrado del modelo exponencial decreciente usado para describir la dinámica del contenido gravimétrico de agua del sustrato (g) en tratamientos de déficit hídrico. Las letras g_0 y b muestran los parámetros específicos del modelo usado para comparar la evolución del contenido hídrico en los genotipos estudiados. g_0 representa el contenido gravimétrico de agua en la asíntota (estimador de la magnitud del déficit hídrico) y b la curvatura de la función (intensidad del déficit hídrico). Los parámetros de cada fase fueron estimados según la Ec. 3.5.

3.2.6.2. Fenología

La fenología se relevó semanalmente en todas las plantas utilizando la escala propuesta por Fehr y Caviness (1977).

3.2.6.3. Transpiración

Se calculó la transpiración acumulada total y por periodos (previo, durante y posterior al DH) sumando los valores diarios de transpiración calculados con la Ec. 3.1 (preDH) o Ec 2.9 (DH y postDH). Para el cálculo de la transpiración acumulada postDH, se sumaron los valores de transpiración diaria hasta el estadio fenológico R8 (Fehr y Caviness 1977).

3.2.6.4. Materia seca

La determinación de la materia seca se realizó en tres momentos: al inicio y final del DH y en R8 (Fehr y Caviness 1977). Se cosecharon cuatro plantas por G al inicio del DH. En los muestreos posteriores, se cosecharon cuatro plantas por G y RH. En las plantas cosechadas para la determinación de la materia seca al inicio y final del DH se determinó también el peso fresco para el cálculo de g.

En cada muestreo, las plantas fueron particionadas en sus fracciones tallos, pecíolos y láminas foliares, flores, vainas y semillas. La materia seca de cada fracción se determinó secando las muestras a 80°C hasta peso constante. Se calculó luego la materia seca vegetativa, reproductiva y total.

3.2.6.5. Área foliar por planta y su duración

El área foliar total por planta (AFP) se determinó al inicio y final del período de DH y en madurez fisiológica. El AFP fue calculada como la sumatoria del área foliar verde de cada folíolo de la planta. El área foliar de cada hoja se estimó según la siguiente ecuación propuesta por Wiersma y Baley (1975):

$$S_f = 0.411 + 2.008 * L * A \quad (\text{Ec. 3.6})$$

donde:

S_f superficie foliolo [cm^2]

L largo máximo del foliolulo central [cm]

A ancho máximo del foliolulo central [cm]

En las hojas que presentaban algún nivel de clorosis, se estimó visualmente la proporción que representaba la superficie verde como: proporción superficie verde = 1 – (proporción superficie clorótica). Luego, se multiplicó la superficie total de la hoja por la proporción verde de la hoja para determinar el área foliar verde de las hojas con algún nivel de clorosis.

La duración del área foliar verde (DAF) se determinó en cuatro de los seis genotipos evaluados (BR16, Línea Paraná, Bragg y RA709). Para ello, durante y posteriormente al período de DH, el AFP se estimó de manera no destructiva en tres plantas por RH y G. La dinámica del área foliar verde por planta desde el inicio del déficit hídrico fue descripta mediante modelos polinómicos de tercer grado. La DAF se calculó para los períodos de DH y postDH como la integral bajo la curva ajustada entre el AFP y el tiempo.

3.2.6.6. Eficiencia transpiratoria

La ET fue calculada durante cada uno de los períodos en que fue dividido el experimento (preDH, DH, post-DH) y durante la fase con predominio de crecimiento reproductivo (fase reproductiva), que correspondió a la integración de los períodos DH y postDH.

La ET en el período previo al DH ($ET\ BT_{preDH}$), fue calculada como el cociente entre la biomasa total al inicio del DH y la transpiración acumulada durante el mismo período.

Durante el periodo de DH, se calculó la ET en términos de biomasa total ($ET\ BT_{DH}$), biomasa vegetativa ($ET\ BV_{DH}$) y biomasa reproductiva ($ET\ BR_{DH}$). La $ET\ BT_{DH}$ se calculó como el cociente entre la biomasa total producida durante el DH y el agua transpirada durante el mismo período. $ET\ BV_{DH}$ y $ET\ BR_{DH}$ se calcularon como el cociente entre la biomasa vegetativa y reproductiva, respectivamente, y el agua transpirada durante el DH. La biomasa total, vegetativa y reproductiva producidas durante el DH se calcularon como la diferencia entre la biomasa de cada planta muestreada al finalizar el déficit y la biomasa promedio de cada G al inicio del DH.

La ET posterior al DH ($ET\ BR_{postDH}$) se calculó como el cociente entre la biomasa reproductiva producida en el periodo postDH y el agua transpirada durante el mismo período. La biomasa reproductiva producida durante el periodo postDH se calculó como la diferencia entre la biomasa reproductiva de cada planta muestreada en R8 (Fehr y Caviness 1977) y la biomasa reproductiva promedio del mismo G y RH al finalizar el DH.

Finalmente, se calculó la ET promedio en términos de biomasa reproductiva durante la fase con predominio de crecimiento reproductivo ($ET\ BR_{total}$). La misma se calculó como el cociente entre la biomasa reproductiva (vainas más semillas) producida entre R8 (Fehr y Caviness 1977) y R3 (Fehr y Caviness 1977) y el agua transpirada durante el mismo período. La biomasa reproductiva promedio se calculó como la diferencia entre la biomasa reproductiva de cada planta muestreada en R8 y la biomasa reproductiva promedio del mismo G y RH al iniciar el DH.

3.2.6.7. Rendimiento y componentes

En madurez plena (R8, Fehr y Caviness 1977), se determinó en cada planta el rendimiento (materia seca de semillas) y sus componentes numéricos (número de vainas –NVP- y semillas por planta –NSP-, PS, número de semillas por vaina –NSV-, número de nudos y número de vainas por nudo en el tallo principal, ramas y total).

Se evaluó además el aborto de vainas en el tallo principal, ramas y total por planta. Para calcular el aborto de vainas, se evaluó primero la producción y supervivencia de vainas de tamaño mayor o igual a 1 centímetro de manera no destructiva (Egli y Bruening 2006a; 2006b). Para ello, a partir del inicio de floración (R1, Fehr y Caviness 1977) y hasta R5.5 (Fehr y Caviness 1977), se pintaron cada 3 días vainas \geq a 1 centímetro ya que, a partir de este tamaño, las estructuras reproductivas tienen baja probabilidad de aborto (Egli y Bruening 2006b). En cada día de pintado, se utilizó un color diferente lo que permitió al cosechar las plantas identificar el momento en que cada vaina fue fijada. En R8 (Fehr y Caviness 1977) se recolectaron y clasificaron las vainas por su color y posición (en tallo principal y

ramas). El porcentaje de aborto en el tallo principal, ramas y total para cada tratamiento fue calculado con la siguiente ecuación:

$$\% \text{ de aborto} = \left(1 - \frac{NTVF}{NTVP} \right) * 100 \quad (\text{Ec. 3.7})$$

donde:

NTVF número total de vainas fijadas

NTVP número total de vainas producidas

3.2.7. Análisis estadístico

Modelos de tipo exponencial se ajustaron para la dinámica del contenido gravimétrico de agua en cada maceta individual usando TableCurve V 3.0 (Jandel Scientific 1991). Los parámetros de cada fase (Fig. 3.1) se compararon mediante ANOVA bajo el supuesto de un DBCA. Posteriormente, se ajustó un modelo único en cada genotipo evaluado utilizando las repeticiones correspondientes.

Para comparar el efecto de los tratamientos sobre las variables: transpiración durante el DH, materia seca total, reproductiva y vegetativa y AFP al finalizar el DH, DAF durante y posterior al DH, NSP y PS se optó por un modelo lineal heterocedástico en el que se estimaron varianzas diferentes según régimen hídrico para analizar el efecto de los tratamientos. La estimación de los modelos lineales para cada variable se realizó utilizando InfoStat (Di Rienzo et al. 2010), que implementa la función gls (generalized least squares) del paquete nlme (non-linear mixed effects) de R (R Development Core Team 2010). Para comparar el efecto de los tratamientos sobre el resto de las variables estudiadas, se hizo el ANOVA (Di Rienzo et al. 2010). Para las variables medidas previamente al inicio del DH, el ANOVA se hizo bajo el supuesto de un DBCA, mientras que para el resto de las variables, el ANOVA se hizo bajo el supuesto de un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcelas divididas.

En todas las variables, se estimó la significancia de la diferencia de medias con el test de LSD de Fischer (InfoStat; Di Rienzo et al. 2010). Durante el desarrollo del experimento, nueve unidades experimentales (macetas) fueron removidas de los análisis por el pobre crecimiento de las plantas. Debido a que hubo casos de datos faltantes, la media de los RH, G e interacción RH*G fueron corregidas por el número de repeticiones utilizando las rutinas de InfoStat (Di Rienzo et al. 2010).

Para análisis de correlación, se usó el test de correlación de Pearson utilizando InfoStat (Di Rienzo et al. 2010). Este tipo de análisis se hizo a través de G y entre RH en la ET BT_{DH}, ET BV_{DH}, ET BR_{DH}, ET BR_{post-DH}, ET BR_{total}; entre ET BR_{DH} y ET BR_{post-DH} en cada régimen hídrico; entre la ET BR_{total} en el DH y el NVP, NSP, PS y rendimiento relativo al C en el DH; y entre la ET en la producción de biomasa total determinada en el Experimento 1 (ETBT fase vegetativa; Capítulo II) y ET BT_{preDH}, ET BT_{DH}, ET BR_{DH}, ET BR_{postDH}, ET BR_{total}, ET BR_{total} relativo al C en el DH, rendimiento en el DH y rendimiento relativo al C en el DH.

Para analizar la relación funcional entre el rendimiento y el NVP, NSP y PS; entre el NSP y el NVP y NSV, se hicieron análisis de regresión lineal (Di Rienzo et al. 2010). De la misma manera, para analizar la relación entre la ET BR_{total} y el NVP, NSP, PS y el rendimiento se hicieron análisis de regresión lineal (Di Rienzo et al. 2010).

3.3. Resultados

3.3.1. Condiciones ambientales durante el experimento

Durante el experimento, los valores promedios de la $T_{\text{máx}}$ y $T_{\text{mín}}$, la R , el DPV y la ETP diaria fueron de $28.8 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, $15.8 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$, $17.4 \pm 0.6 \text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$, $1.7 \pm 0.1 \text{ kPa}$ y $3.7 \pm 0.1 \text{ mm}\cdot\text{día}^{-1}$, respectivamente (Fig. 3.2). Durante el periodo preDH (i.e. entre VC y R3 según escala de Fehr y Caviness 1977), los valores promedios de las variables meteorológicas fueron superiores a los dos periodos posteriores, correspondientes al periodo de DH (i.e. entre R3 y R55 según escala de Fehr y Caviness 1977) y al periodo postDH (i.e. entre R55 y R8 según escala de Fehr y Caviness 1977; Fig. 3.2).

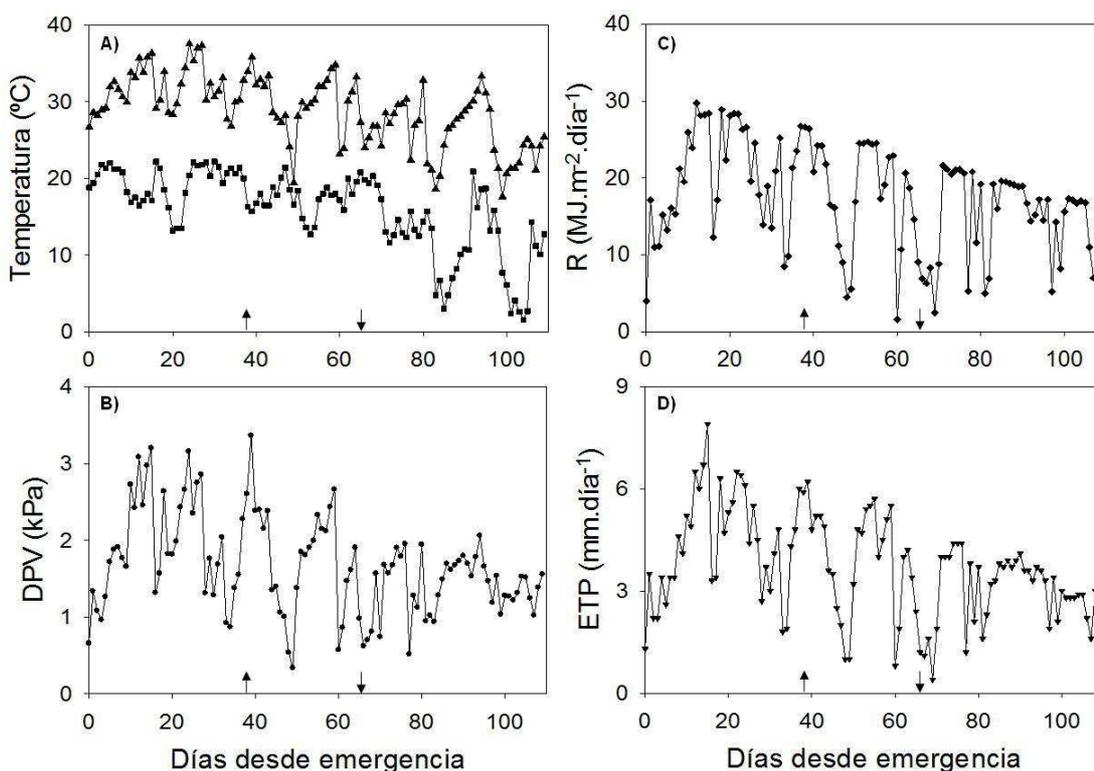


Fig. 3.2. Evolución de variables ambientales durante un ensayo de déficit hídrico durante la fase de determinación del número de semillas en soja. A) Temperatura máxima (▲) y mínima diaria (■). B) Déficit de presión de vapor del día (DPV, ●). C) Radiación solar incidente (R, ◆). D) Evapotranspiración potencia diaria (ETP, ▼). Las flechas hacia arriba y abajo indican el momento de inicio y finalización del déficit hídrico, respectivamente.

3.3.2. Fenología de los genotipos

El desarrollo fenológico de los diferentes G evaluados fue similar, principalmente entre los estadios de comienzo de floración y de madurez (R1 y R7, respectivamente, según la escala de Fehr y Caviness 1977; Tabla 3.3). Las principales diferencias entre G se produjeron en la fase comprendida entre el comienzo y plena madurez (R7 y R8, respectivamente, según escala de Fehr y Caviness 1977) detectándose una diferencia de 4 a 6 días entre G (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Momento de ocurrencia de los principales estadios reproductivos expresados en días desde la emergencia en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Los estadios fenológicos son: comienzo de floración (R1), comienzo de fructificación (R3), comienzo de llenado de semillas (R5), finalización del comienzo del llenado de semillas (R55), comienzo de madurez (R7) y plena madurez (R8).

Genotipo	R1	R3	R51	R55	R7	R8
	Días desde la emergencia					
A7118 RG	31	36	47	65	92	112
BR16	33	38	48	65	90	108
Línea Paraná	31	36	47	65	90	106
Bragg	31	36	47	65	90	106
RA709	31	36	47	65	90	110
TJ2070	31	36	47	65	90	110

* Los valores en R1 y R3 son promedios de veinte plantas (n=20), salvo en A7118RG donde son el promedio de diecinueve plantas (n=19). En R51 y R55 los valores son el promedio de ocho plantas, salvo en BR16, RA709, Línea Paraná en el régimen control y TJ2070 en el régimen déficit hídrico donde son el promedio de siete plantas (n=7) y en Línea Paraná en el régimen déficit hídrico donde son el promedio de seis plantas (n=6). En R7 y R8 los valores son el promedio de cuatro plantas (n=4), salvo en Línea Paraná en ambos regímenes hídricos donde son el promedio de tres plantas (n=3) y en TJ2070 en el control donde son el promedio de dos plantas (n=2).

3.3.3. Evolución del contenido hídrico del suelo

En la Fig. 3.3, se observa la variación y evolución del contenido gravimétrico de agua (g) de cada uno de los G en condiciones con y sin limitantes hídricas durante el experimento. En el régimen hídrico C, g promedio durante los periodos previo, durante y posterior al DH fue similar entre periodos, siendo los valores promedios de 0.23 ± 0.001 , 0.24 ± 0.001 y 0.25 ± 0.002 g.g⁻¹, respectivamente (Fig. 3.3).

En el régimen hídrico DH, g disminuyó en forma exponencial en todos los G (Fig. 3.3). No se detectaron diferencias entre G en la evolución del déficit hídrico, ya que en los parámetros que caracterizan la intensidad y magnitud del déficit hídrico (i.e. “b” y “g₀”, respectivamente, Ec.3.5), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas (p>0.05, Tabla 3.4 y Fig. 3.3).

En el periodo postDH, g promedio fue mayor en todos los G en las plantas que fueron sometidas a condiciones limitantes de agua durante el periodo del DH, diferencias que estuvieron asociadas a los distintos niveles de transpiración (Fig. 3.3).

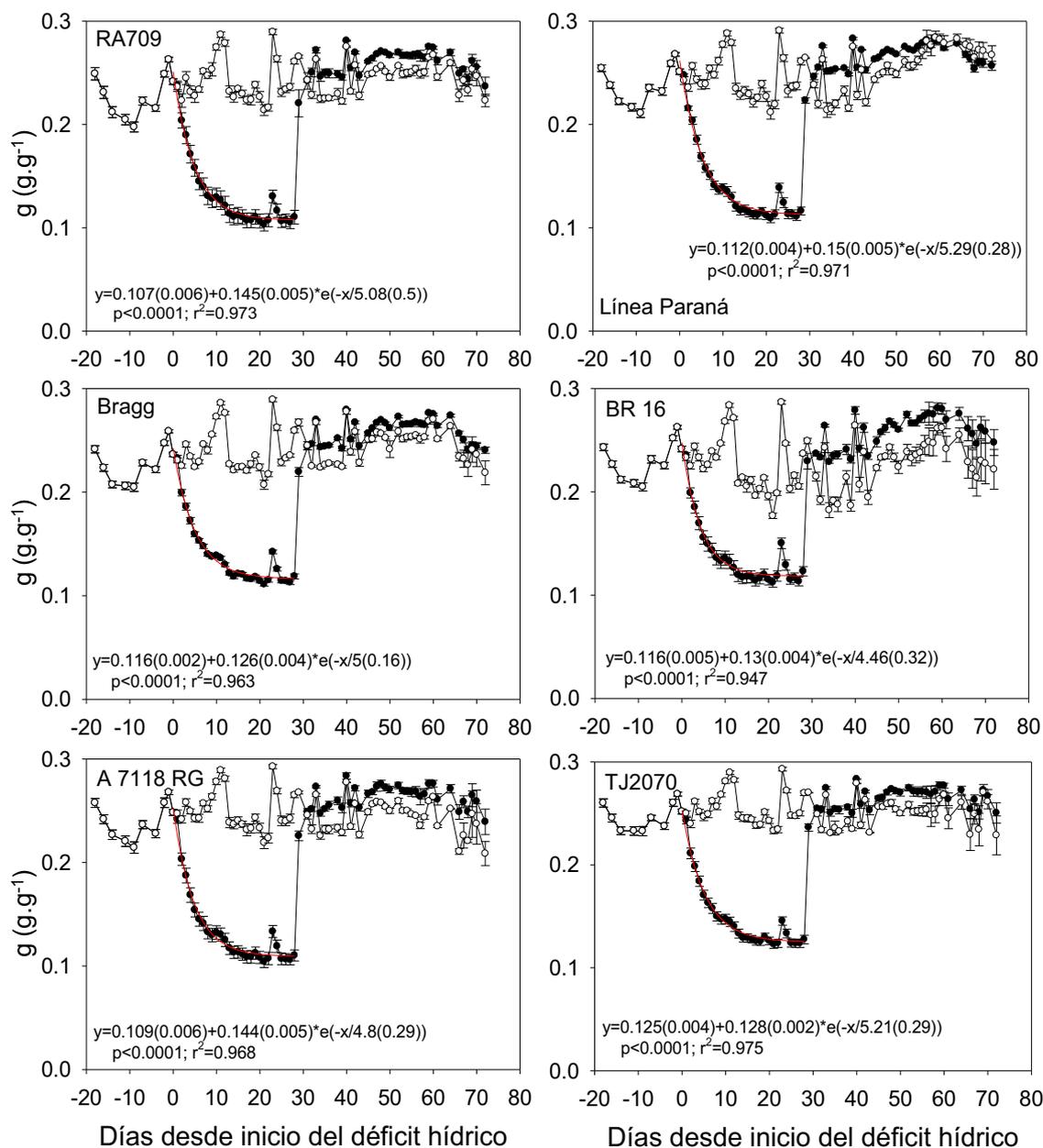


Fig. 3.3. Evolución del contenido gravimétrico de agua del suelo (g) en cada genotipo en los regímenes control (C, símbolos vacíos) y déficit hídrico (DH, símbolos llenos). Las líneas rojas corresponden al ajuste del modelo exponencial (Ec.3.5). Cada punto representa en los días previos al inicio del DH el promedio de veinte macetas ($n=20$), salvo en A7118RG donde son el promedio de diecinueve plantas ($n=19$); durante el DH el promedio de ocho macetas ($n=8$), salvo en BR16, RA709, Línea Paraná en el régimen C (y TJ2070 en el régimen DH donde son el promedio de siete plantas ($n=7$) y en Línea Paraná en el régimen DH donde son el promedio de seis plantas ($n=6$); durante el período posterior al DH son el promedio de cuatro macetas ($n=4$), salvo en Línea Paraná en ambos regímenes hídricos donde son el promedio de tres plantas ($n=3$) y en TJ2070 en el C donde son el promedio de dos plantas ($n=19$). Las barras verticales indican el error estándar de la media.

Tabla 3.4. Estimación de parámetros de modelos de evolución del déficit hídrico (Ec. 3.5) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Los parámetros ajustados son: contenido gravimétrico de agua en la asíntota (g_0), ordenada al origen (a) y curvatura (b). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media. En todos los casos, el nivel de significancia del ajuste del modelo exponencial fue <0.0001 .

Genotipo	g_0 $g.g^{-1}$	a $g.g^{-1}$	b
A7118 RG	0.11 (0.006)	0.14 (0.005) a	4.8 (0.29)
BR16	0.12 (0.005)	0.13 (0.004) bc	4.5 (0.32)
Línea Paraná	0.11 (0.004)	0.15 (0.005) a	5.3 (0.28)
Bragg	0.12 (0.002)	0.13 (0.004) c	5 (0.16)
RA 709	0.11 (0.006)	0.15 (0.005) b	5.1 (0.5)
TJ2070	0.13 (0.004)	0.13 (0.002) bc	5.2 (0.29)
Genotipo ¹	0.088	0.001	0.712
Bloque	0.503	0.100	0.747

* Los valores son promedios de ocho macetas (n=8), salvo en TJ2070 y Línea Paraná donde son el promedio de siete (n=7) y seis macetas (n=6), respectivamente.

¹ p- valor para las fuentes de variación del ANOVA bajo el supuesto de un diseño en bloques completamente aleatorizado. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer ($p<0.05$) para comparar genotipos.

3.3.4. Transpiración

En el periodo preDH, no se encontraron diferencias significativas ($p=0.457$) entre G en la transpiración acumulada (Tabla 3.5). Por el contrario, durante el periodo DH y en ambos RH, hubieron diferencias significativas ($p<0.05$) en la transpiración entre G (Tabla 3.5). El déficit hídrico redujo la transpiración en forma diferencial entre G, existiendo asimismo interacción entre el RH y los G ($p=0.0002$, Tabla 3.5). En el régimen DH, todos los G disminuyeron la transpiración respecto a su C, siendo la transpiración relativa promedio igual a 0.5 (Tabla 3.5). Los G de mayor y menor disminución relativa fueron BR16 y A7118 RG, respectivamente (Tabla 3.5).

Luego de restablecida la condición hídrica inicial, se mantuvieron las diferencias significativas entre RH ($p=0.0002$), siendo la transpiración acumulada entre R55 y R8 (Fehr y Caviness 1977) mayor en las plantas que no fueron sometidas a condiciones hídricas limitantes (Tabla 3.5). La transpiración relativa promedio durante este periodo fue de 0.64, siendo la misma de mayor magnitud que durante el DH (Tabla 3.5). Los G de mayor y menor disminución relativa fueron BR16 y RA709 respectivamente (Tabla 3.5). Durante el periodo postDH, la transpiración no difirió entre G a excepción de BR16 (genotipo previamente clasificado como de mayor transpiración durante la fase vegetativa y que reprodujo el comportamiento relativo a los otros G durante la fase reproductiva) cuya transpiración fue mayor ($p<0.05$, Tabla 3.5).

Tabla 3.5. Transpiración total acumulada en los períodos previo, durante y posterior al déficit hídrico (DH) en seis genotipos (G) de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos (RH) control (C) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semillas (DH). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Genotipo	Transpiración previo al DH (kg)	Transpiración durante el DH (kg)		Transpiración posterior al DH (kg)	
		C	DH	C	DH
A7118 RG	5.5 (0.64)	20.2 (1.59) c	10.7 (0.1) g	21.4 (0.98) b	13.7 (1.39)
BR16	5.3 (0.55)	31.1 (0.43) a	13.2 (0.09) d	26.6 (2.44) a	15.9 (1.05)
Línea Paraná	5.5 (0.5)	21 (0.75) bc	10.9 (0.04) fg	18.9 (1.64) b	11.7 (0.29)
Bragg	6.2 (0.22)	23.9 (1.02) b	11.6 (0.02) e	19.9 (0.8) b	13.7 (0.61)
RA709	6.1 (0.14)	21.9 (0.57) bc	11 (0.1) f	21.4 (1.26) b	13.5 (1.48)
TJ2070	4.9 (0.54)	19.3 (1.19) c	9.6 (0.08) h	20.2 (2) b	13.1 (1.79)
Promedio	5.6 (0.19)	22.6 (0.9)	11.3 (0.24)	21.6 (0.9) a	13.7 (0.52) b
Régimen hídrico (RH) ¹	-	<0.0001		0.0002	
Genotipo (G)	0.457	<0.0001		0.0064	
RH*G	-	0.0002		0.6357	
Bloque	0.888	-		-	

* Los valores son promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en el genotipo A7118RG en la transpiración previo al DH, en los genotipos BR16, RA709 en el régimen C y Línea Paraná, TJ2070 en el régimen DH en la transpiración durante el DH y Línea Paraná en el C y DH en la transpiración posterior al DH donde son el promedio de tres plantas (n=3); y TJ2070 en el C en la transpiración posterior al DH donde son el promedio de dos plantas (n=2).

¹ p valor para las fuentes de variación del ANOVA bajo el supuesto de un diseño en bloques completamente aleatorizados en la transpiración previa al déficit hídrico y diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida en la transpiración durante y posterior al DH, respectivamente. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer ($p < 0.05$) para comparar los regímenes hídricos, genotipos e interacción régimen hídrico*genotipo. Cuando hay diferencias entre genotipos y la interacción RH*G no es significativa, se indican las letras sobre los valores del control.

3.3.5. Evolución de la materia seca y del área foliar

En la presente sección, se describirá la evolución de la materia seca total, vegetativa y reproductiva y del AFP durante los tres períodos en que fue dividido el experimento (pre, durante y postDH).

3.3.5.1. Materia seca total y su partición a estructuras vegetativas y reproductivas

En coincidencia con lo ocurrido con la transpiración, la materia seca total al inicio del DH no difirió significativamente entre G ($p=0.059$, Tabla 3.6). Tampoco se encontraron diferencias entre G ($p=0.05$) al particionar la biomasa en vegetativa y reproductiva, constituida esta última en el estadio R3 (Fehr y Caviness 1977) por flores y vainas menores a 1 centímetro (Tabla 3.6).

Por el contrario, al finalizar el DH se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la materia seca total, reproductiva y vegetativa entre G dentro de cada RH (Tabla 3.6). Todos los G, excepto BR16, redujeron significativamente ($p < 0.05$) la materia seca total, vegetativa y reproductiva en el régimen DH, siendo la materia seca total, vegetativa y reproductiva relativas al C promedio igual a 0.67, 0.7 y 0.63, respectivamente (Tabla 3.6). Las reducciones de la materia seca total y vegetativa en

respuesta al DH fueron de diferente magnitud entre G (interacción RH*G significativa, $p < 0.05$, Tabla 3.6 y Fig. 3.4).

En R5.5 (Fehr y Caviness 1977), la relación entre la materia seca reproductiva y la materia seca total (MSR/MST) fue modificada por el DH ($p = 0.027$), siendo superior en el régimen C (Tabla 3.6). La relación MSR/MST (estimador de la partición hacia estructuras reproductivas) también fue estadísticamente diferente entre G ($p < 0.0001$) siendo los genotipos RA709, Bragg y Línea Paraná de mayor relación MSR/MST (Tabla 3.6).

En el período post-DH, en ambos RH y en todos los G, el incremento de la materia seca total fue menor respecto al periodo anterior debido a la disminución de la materia seca vegetativa (Fig. 3.4; Tabla 3.6). Esto se debió principalmente a la senescencia foliar (Tabla 3.7). El genotipo A7118 RG en ambos RH, tuvo una menor disminución de la biomasa foliar ($p < 0.05$), por lo que la caída en la tasa de crecimiento total fue menor (Fig. 3.4). A diferencia de lo ocurrido con la materia seca total, los incrementos de la materia seca reproductiva se mantuvieron en el tiempo, difiriendo su magnitud entre RH y G (Tabla 3.6 y Fig. 3.4).

En el estadio R8, se maximizaron las diferencias entre G en el régimen DH, siendo la materia seca total, vegetativa y reproductiva significativamente ($p < 0.05$) menor en el DH (Tabla 3.6 y Fig. 3.4). Tanto en la materia seca total como su partición en vegetativa y reproductiva, no se observaron cambios de magnitud o rango entre G en respuesta al régimen hídrico ya que las interacciones RH*G fueron no significativas ($p = 0.05$; Tabla 3.6).

En madurez plena y contrariamente a lo sucedido al finalizar el DH, la relación MSR/MST no difirió entre RH ($p = 0.1935$) pero sí entre G ($p < 0.0001$, Tabla 3.6). Los G con mayor relación MSR/MST no fueron los mismos que al finalizar el déficit hídrico (Tabla 3.6).

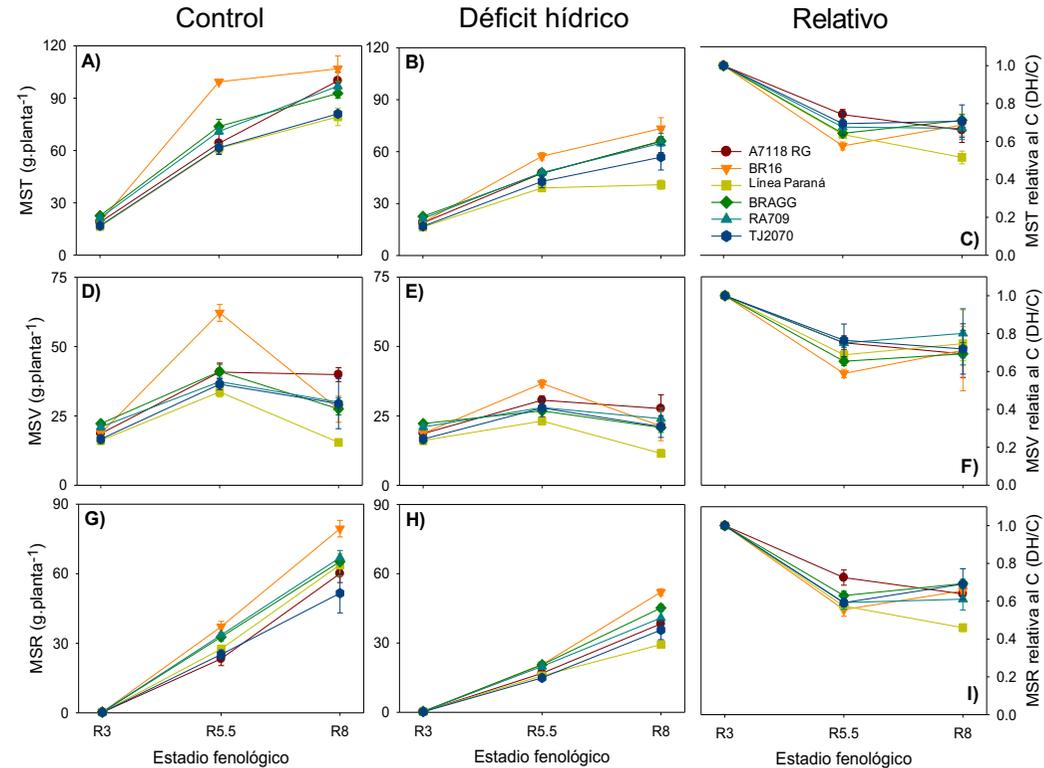


Fig. 3.4. Evolución de la materia seca total (MST; A, B y C), vegetativa (MSV; D, E y F) y reproductiva (MSR, G, H e I) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos control (izquierda), déficit hídrico (centro) y déficit hídrico relativo al control (derecha). R3, R5.5 y R8 (según escala de Fehr y Caviness 1977) indican estadios fenológicos y son coincidentes con el inicio, final del déficit hídrico y madurez plena, respectivamente. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en el genotipo A7118RG en R3, BR16, RA709 en el régimen control y Línea Paraná, TJ2070 en el régimen déficit hídrico en R5.5 y Línea Paraná en el control y déficit hídrico en R8 donde son el promedio de tres plantas ($n=3$); y TJ2070 en el control en R8 donde son el promedio de dos plantas ($n=2$).

Tabla 3.6. Materia seca (MS) total, reproductiva y vegetativa y relación MS reproductiva/MS total en seis genotipos (G) de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, bajo dos regímenes hídricos (RH): control (C) y déficit hídrico (DH) entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semillas. Datos determinados al inicio y final del déficit hídrico y en madurez plena, correspondientes a los estadios R3, R5.5 y R8 según escala de Fehr y Caviness (1977), respectivamente. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Momento	Genotipo	MS total (g)		MS reproductiva (g)		MS vegetativa (g)		MS reproductiva/MS total	
		C	DH	C	DH	C	DH	C	DH
R3		19.2 (0.7)		0.29 (0.03)		18.9 (0.7)		0.02 (0.001)	
R5.5		70.6 (3)	47.6 (1.4)	29.4 (1.3) a	18.4 (0.6) b	41.2 (2.1)	29.2 (1)	0.42 (0.01) a	0.39 (0.01) b
R8		94.7 (2.8) a	62.4 (2.8) b	65.8 (2.2) a	40.7 (1.8) b	28.8 (2) a	21.5 (1.7) b	0.70 (0.02)	0.66 (0.02)
R3	A7118 RG	18.9 (1.7)		0.24 (0.02)		18.6 (1.7)		0.01 (0.001)	
	BR16	19.0 (1.9)		0.30 (0.11)		18.7 (1.8)		0.01 (0.004)	
	Línea Paraná	16.4 (1.5)		0.27 (0.05)		16.2 (1.5)		0.02 (0.003)	
	Bragg	22.6 (0.6)		0.36 (0.05)		22.2 (0.6)		0.02 (0.002)	
	RA709	21.3 (1)		0.32 (0.07)		21.0 (1)		0.02 (0.003)	
	TJ2070	16.9 (1.5)		0.22 (0.05)		16.6 (1.6)		0.01 (0.005)	
R5.5	A7118 RG	64.1 (6) bcd	47.5 (1.8) e	23.3 (2.9) b	16.9 (0.9)	40.8 (3.3) b	30.6 (1.5) de	0.36 (0.01) b	0.36 (0.02)
	BR16	99.3 (0.9) a	57.3 (2.1) d	37.2 (2.3) a	20.7 (1.3)	62.2 (3) ab	36.6 (1.4) bc	0.37 (0.03) b	0.36 (0.01)
	Línea Paraná	61.2 (2.6) cd	39.0 (0.2) g	27.6 (1.3) b	15.8 (0.3)	33.7 (1.8) cd	23.2 (0.2) f	0.45 (0.01) a	0.41 (0.01)
	Bragg	73.7 (4.1) bcd	47.4 (1.1) ef	32.7 (1.7) a	20.6 (0.8)	41.0 (2.6) b	26.8 (0.9) ef	0.44 (0.01) a	0.43 (0.01)
	RA709	70.9 (1.5) bc	47.9 (1.3) e	33.6 (0.2) a	19.9 (1.2)	37.3 (1.6) bc	28 (0.9) de	0.47 (0.01) a	0.41 (0.02)
	TJ2070	61.6 (3.9) cd	42.8 (3.7) fg	25.2 (2) b	14.9 (0.6)	36.4 (1.9) bc	27.8 (3.1) def	0.41 (0.01) b	0.35 (0.02)
R8	A7118 RG	99.9 (4.9) ab	66.0 (6.5)	60.1 (3.9) bc	38.3 (1.9)	39.9 (2.5) a	27.6 (5)	0.60 (0.02) c	0.59 (0.03)
	BR16	107.6 (7.9) a	73.4 (6.2)	79.4 (3.6) a	52.0 (1.5)	27.4 (4.7) b	21.3 (5.3)	0.74 (0.03) a	0.72 (0.05)
	Línea Paraná	79.3 (5) d	41.6 (2.1)	63.8 (4.9) c	29.4 (1.3)	15.4 (0.3) c	11.5 (1.4)	0.80 (0.01) a	0.71 (0.01)
	Bragg	92.7 (2.8) bc	66.0 (2.7)	65.2 (1.1) b	45.2 (1.5)	27.5 (2.2) b	20.8 (1.8)	0.70 (0.02) ab	0.69 (0.02)
	RA709	96.9 (2.3) ab	64.9 (5.8)	66.9 (3.1) b	40.9 (3.8)	30.0 (1.6) ab	24.0 (3.9)	0.69 (0.02) b	0.63 (0.04)
	TJ2070	81.0 (0.6) cd	57.3 (6.9)	51.6 (8.5) c	35.6 (4.2)	29.4 (9) b	21.2 (3.9)	0.64 (0.11) bc	0.63 (0.03)
R3	Genotipo (G) ¹	0.0595		0.7254		0.0579		0.9851	
	Bloque	0.567		0.415		0.5785		0.5524	
R5.5	Régimen hídrico (RH) ²	<0.0001		0.0001		0.0001		0.027	
	Genotipo (G)	<0.0001		<0.0001		<0.0001		<0.0001	
	RH*G	0.0082		0.0624		0.005		0.1812	
R8	Régimen hídrico (RH) ²	0.0001		<0.0001		0.0381		0.1935	
	Genotipo (G)	0.0002		<0.0001		0.0006		<0.0001	
	RH*G	0.8173		0.1427		0.8805		0.5581	

* Cada valor es el promedio de cuatro plantas (n=4), salvo en los G A7118RG en R3, BR16, RA709 en el régimen C y Línea Paraná, TJ2070 en el régimen DH en R5.5 y Línea Paraná en el C y DH en R8 donde son el promedio de tres plantas (n=3); y TJ2070 en el C en R8 donde son el promedio de dos plantas (n=2).

¹ p valor para las fuentes de variación del ANOVA bajo el supuesto de un diseño en bloques completamente aleatorizado.

² p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer (p<0.05) para comparar RH, G e interacción RH*G. Cuando hay diferencias entre G y la interacción RH*G no es significativa, se indican las letras sobre los valores del C.

3.3.5.2. Área foliar por planta y duración del área foliar

Al momento de inicio del déficit hídrico, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($p=0.1156$) entre G en el AFP (Tabla 3.7).

Durante el período del DH, el DH redujo significativamente ($p<0.001$) el AFP en todos los G (Tabla 3.7). La interacción RH*G fue significativa ($p=0.001$) debido a los cambios en las disminuciones relativas (Tabla 3.7). En ambos RH, el genotipo de mayor AFP al finalizar el DH fue BR16 (Tabla 3.7). Sin embargo, este genotipo también fue el de mayor disminución de AFP relativa al C en el DH (Fig. 3.7).

En el estadio R8, a diferencia de los resultados obtenidos al finalizar el déficit hídrico, la interacción RH*G en el AFP fue no significativa ($p=0.1486$, Tabla 3.7). Los G difirieron en el AFP remanente en madurez plena, siendo los G de mayor AFP diferentes a los G del momento de finalización del déficit hídrico (Tabla 3.7).

Tabla 3.7. Área foliar por planta (AFP) al inicio y final del déficit hídrico (DH) y en madurez plena en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos control (C) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semillas (DH). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Genotipo	AFP al inicio del DH (cm ²)	AFP finalizado el DH (cm ²)		AFP en madurez plena (cm ²)	
		C	DH	C	DH
A7118 RG	2621 (302)	4696 (379) bc	3771 (195) de	2446 (233) ab	888 (299)
BR16	3138 (261)	8467 (437) a	4617 (195) bc	764 (609) c	763 (459)
Línea Paraná	2999 (261)	5477 (379) b	3664 (222) de	41 (41) c	494 (133)
Bragg	3484 (261)	5062 (379) b	3497 (195) e	786 (230) bc	1038 (143)
RA709	3597 (261)	4967 (437) bc	4030 (195) cd	1884 (194) a	1761 (402)
TJ2070	2695 (261)	4992 (379) b	3666 (222) de	1935 (1069) ab	1560 (490)
Promedio	3109 (126)	5610 (183)	3874 (118)	1233 (153)	1126 (157)
Régimen hídrico (RH) ¹	-	0.0003		0.4005	
Genotipo (G)	0.1156	<0.0001		0.0021	
RH*G	-	0.001		0.1486	
Bloque	0.2631	-		-	

* Los valores son promedios de cuatro plantas ($n=4$), salvo en el genotipo A7118RG al inicio del DH, en los genotipos BR16, RA709 en el régimen C y Línea Paraná, TJ2070 en el régimen DH finalizado el DH y Línea Paraná en el C y DH en madurez plena donde son el promedio de tres plantas ($n=3$); y TJ2070 en el C en madurez plena donde son el promedio de dos plantas ($n=2$).

¹ p valor para las fuentes de variación del ANOVA bajo el supuestos de un diseño en bloques completamente aleatorizados en la transpiración previa al déficit hídrico y diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida en la transpiración durante y posterior al DH, respectivamente. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer ($p<0.05$) para comparar los regímenes hídricos, genotipos e interacción régimen hídrico*genotipo. Cuando hay diferencias entre genotipos y la interacción RH*G no es significativa, se indican las letras sobre los valores del control.

Como consecuencia de los cambios en el AFP generada durante el periodo de DH, la DAF durante este período fue significativamente menor en el DH ($p=0.0001$, Tabla 3.8). Si bien sólo se analizó la DAF en cuatro de los seis G evaluados, se encontraron

diferencias genotípicas ($p=0.001$) durante el periodo de DH, siendo BR16 de mayor DAF que RA709 y Línea Paraná (Tabla 3.8 y Fig. 3.5).

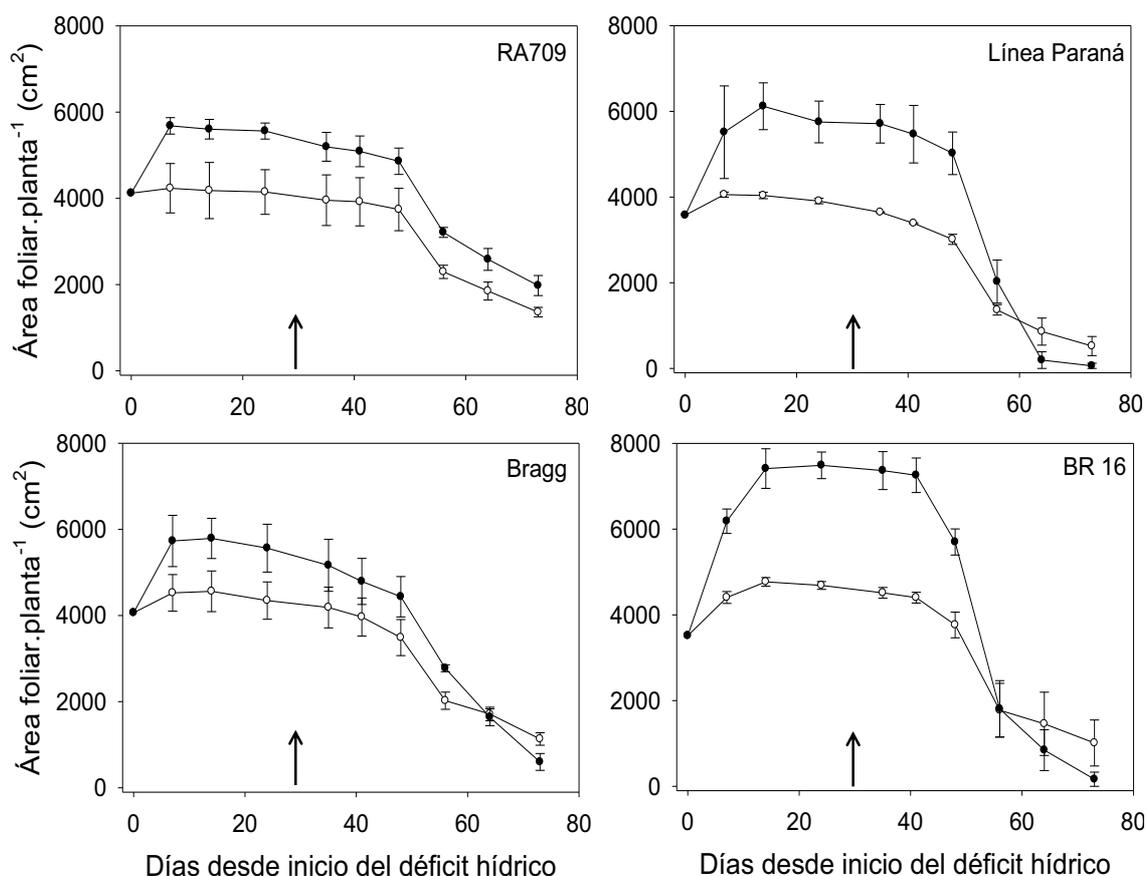


Fig. 3.5. Evolución del área foliar verde por planta desde el inicio del déficit hídrico en cuatro genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, bajo dos condiciones hídricas: control (●) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semilla (○). La flecha hacia arriba indica el final del período de déficit hídrico. Cada punto representa el promedio de tres plantas ($n=3$). Las barras verticales indican el error estándar de la media.

Durante el periodo postDH, la DAF continuó siendo significativamente menor en las plantas que habían sido sometidas a condiciones hídricas limitantes ($p<0.0001$, Tabla 3.8 y Fig. 3.5). A nivel genotípico, se encontraron diferencias significativas, siendo Línea Paraná, genotipo previamente clasificado como de baja ET (Tabla 3.1), el de menor DAF y el de mayor disminución relativa al C en el DH ($p<0.05$, Tabla 3.8 y Fig. 3.5).

Tabla 3.8. Duración del área foliar por planta durante y posterior al periodo de déficit hídrico (Durante DH y Post DH, respectivamente) en cuatro genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos control (C) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semilla (DH). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Genotipo	Duración área foliar ($\text{m}^2 \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{planta}^{-1}$)			
	Durante DH		Post DH	
	C	DH	C	DH
BR16	19.5 (1.0) a	13.0 (0.2)	18.7 (0.9) a	13.4 (1.2)
Línea Paraná	16.1 (1.8) b	11.3 (0,2)	15.0 (1.0) b	10.3 (0.5)
Bragg	15.5 (1.4) a b	12.7 (1.2)	15.7 (1.1) a b	13.0 (1.2)
RA709	15.3 (0.6) b	11.8 (1.7)	18.0 (0.4) a	13.4 (1.1)
Promedio	16.6 (0.7) a	12.2 (0.5) b	16.8 (0.5) a	12.5 (0.5) b
Régimen hídrico (RH) ¹	0.0001		<0.0001	
Genotipo (G)	0.001		0.0098	
RH*G	0.3093		0.6772	

* Los valores son promedios de tres plantas (n=3).

¹ p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer ($p < 0.05$) para comparar los regímenes hídricos, genotipos e interacción régimen hídrico*genotipo. Cuando hay diferencias entre genotipos y la interacción RH*G no es significativa, se indican las letras sobre los valores del control.

3.3.6. Eficiencia transpiratoria

Durante los períodos preDH, DH y postDH, los cambios en la biomasa total, vegetativa y reproductiva en relación a la transpiración fueron diferentes según el régimen hídrico y el genotipo, indicando variaciones en las pendientes y, consecuentemente, en la dinámica temporal de la ET durante el experimento (Fig. 3.6). Independientemente de las diferencias entre RH y G, el incremento de la materia seca total se relacionó en forma lineal creciente con el incremento de la transpiración durante los períodos preDH y DH (Fig. 3.6). Durante el período posterior al DH, esta relación continuó siendo lineal pero con menor pendiente como consecuencia de la senescencia foliar y consecuente disminución de la materia seca vegetativa (Fig. 3.6), razón por la cual la ET en términos de biomasa total durante este período no fue calculada. Por el contrario, la relación entre el incremento de la materia seca reproductiva y la transpiración fue lineal creciente tanto en el período de DH, postDH como en la integración de ambos períodos (Fig. 3.6).

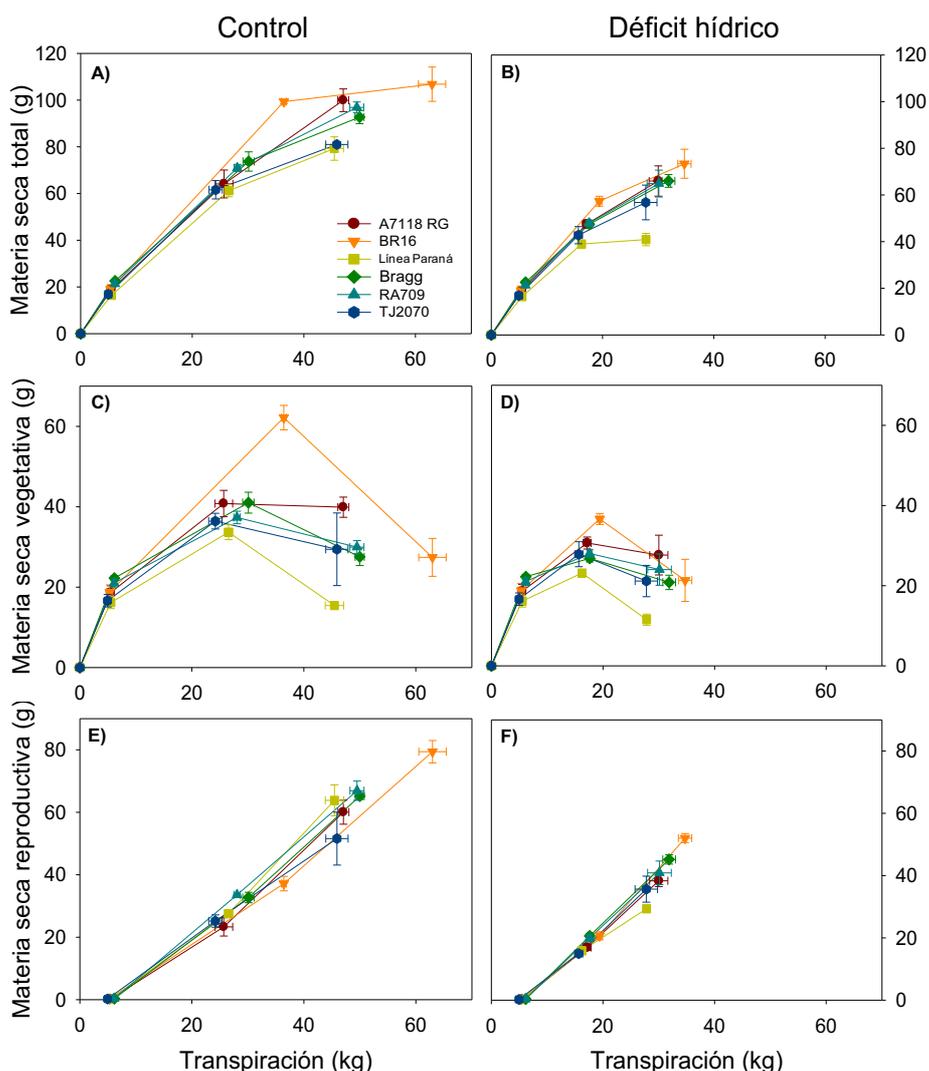


Fig. 3.6. Relación entre la materia seca total, vegetativa y reproductiva y la transpiración acumulada para tres momentos del ciclo (inicio y final del déficit hídrico y en madurez plena) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, bajo dos regímenes hídricos: control (A, C y E) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semillas (B, D, F). Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo el segundo punto de el genotipo A7118RG, BR16, RA709 en el régimen control y segundo punto de Línea Paraná, TJ2070 en el régimen déficit hídrico y tercer punto de Línea Paraná en el control y déficit hídrico donde son el promedio de tres plantas ($n=3$); y tercer punto de TJ2070 en el control donde son el promedio de dos plantas ($n=2$). Las barras horizontales y verticales indican el error estándar de la media para la transpiración y la materia seca, respectivamente.

Por lo tanto, en la presente sección, se analizará a través de los RH y los G, la ET en la producción de biomasa total y vegetativa durante los periodos preDH y DH y la ET en la producción de biomasa reproductiva durante los periodos DH, postDH y durante la fase reproductiva (i.e. entre inicio de formación de vainas y madurez plena que corresponde a la integración de los periodos DH y postDH). Asimismo, se analizará a partir del comportamiento de los G, la correlación de las eficiencias transpiratorias entre RH y entre los distintos periodos en que fue dividido el experimento (pre, durante y postDH).

3.3.6.1. Período previo al déficit hídrico

La eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa total durante el periodo previo al déficit hídrico ($ET\ BT_{pre-DH}$) no difirió entre G excepto en Línea Paraná (genotipo previamente clasificado como de baja ET durante la fase vegetativa, Tabla 3.1) que nuevamente evidenció una ET menor respecto a los otros G ($p < 0.05$, Tabla 3.9 y Fig. 3.18). El rango de variación entre los genotipos de máxima y mínima eficiencia fue de 0.7 g MS Total kg^{-1} agua -equivalente a una variación de 19.1% (i.e. $variación = (ET\ BT_{máx} - ET\ BT_{mín}) / ET\ BT_{máx} * 100$; Tabla 3.9).

Tabla 3.9. Eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa total durante el periodo previo al inicio del déficit hídrico ($ET\ BT_{pre-DH}$) en seis genotipos (G) de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Genotipo	$ET\ BT_{pre-DH}$ (g.kg ⁻¹)
A7118 RG	3,45 (0,1) a
BR16	3,58 (0,07) a
Línea Paraná	2,97 (0,03) b
Bragg	3,67 (0,06) a
RA709	3,48 (0,1) a
TJ2070	3,44 (0,13) a
Genotipo ¹	0.0002
Bloque	0.0779

* Los valores son promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en A7118 RG donde es el promedio de tres plantas (n=3).

¹ p valor para las fuentes de variación del ANOVA bajo el supuesto de un diseño en bloques completamente aleatorizados. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer ($p < 0.05$).

3.3.6.2. Período del déficit hídrico

Durante el periodo con DH, la eficiencia transpiratoria en la producción de la biomasa total ($ET\ BT_{DH}$) aumentó significativamente en el régimen DH ($p = 0.0227$, Tabla 3.10). Las plantas que sufrieron limitantes hídricas produjeron 0.23 gramos más de biomasa total por kilogramo de agua transpirada (Tabla 3.10).

A nivel genotípico, se encontraron diferencias entre G ($p = 0.0005$), siendo el comportamiento independiente del RH ya que la interacción RH*G fue no significativa ($p = 0.3822$, Tabla 3.10). La correlación entre el comportamiento genotípico en condiciones sin y con limitantes hídricas fue significativa y positiva ($p = 0.033$, Fig. 3.7A). En el régimen hídrico C, el rango de variación en la $ET\ BT_{DH}$ entre los genotipos de máxima y mínima eficiencia fue de 0.46 g MS Total kg^{-1} agua -equivalente a una variación de 17.7% (i.e. $variación = (ET\ BT_{máx} - ET\ BT_{mín}) / ET\ BT_{máx} * 100$). En el régimen hídrico DH, tanto el rango como la variación fueron aproximadamente el doble de lo encontrado en C, siendo los mismos de 0.81 g MS kg^{-1} agua y 28.1%, respectivamente (Tabla 3.10). BR16 (genotipo previamente clasificado como de mayor ET durante la fase vegetativa, Tabla 3.1) fue el genotipo de mayor $ET\ BT_{DH}$ en ambos RH y uno de los de mayor respuesta relativa al control en condiciones con limitantes hídricas (Tabla 3.10 y Fig. 3.7A). En otro extremo, Línea Paraná junto a Bragg fueron

los genotipos de menor ET BT_{DH} en ambos RH, siendo, asimismo, menor su respuesta relativa al control en el régimen DH (Tabla 3.10 y Fig. 3.7A).

La eficiencia transpiratoria en términos de producción de biomasa reproductiva (ET BR_{DH}), y en coincidencia con lo observado con la ET BT_{DH}, aumentó significativamente en respuesta al DH ($p=0.0042$, Tabla 3.10). Las plantas que sufrieron limitantes hídricas produjeron 0.32 gramos más de biomasa reproductiva (i.e. vainas y semillas) por kilogramo de agua transpirada (Tabla 3.10).

Si bien la ET BR_{DH} aumentó en condiciones limitantes de agua, el comportamiento genotípico no fue independiente de la condición hídrica ya que la interacción RH*G fue significativa ($p=0.0484$, Tabla 3.10). Todos los G aumentaron significativamente ($p<0.05$) la ET BR_{DH} en el DH, excepto Línea Paraná (genotipo de menor incremento relativo de la ET BR_{DH} en el DH, Tabla 3.10 y Fig. 3.7B).

En ambos RH, los rangos y la variación en la ET BR_{DH} fueron inferiores a los observados en la ET BT_{DH}. En el régimen hídrico C, el rango de variación fue de 0.39 g MS reproductiva. kg⁻¹agua -25.4% de variación-, mientras que en el DH fue de 0.35 g MS reproductiva. kg⁻¹agua -19.7% de variación- (Tabla 3.10).

A diferencia de lo ocurrido con la ET BT_{DH} y ET BR_{DH}, la eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa vegetativa durante el DH (ET BV_{DH}) no difirió entre RH ($p=0.2549$, Tabla 3.10). Sin embargo, se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre G ($p<0.0001$), siendo el comportamiento independiente del RH ya que la interacción RH*G fue no significativa ($p=0.2722$, Tabla 3.10).

Tabla 3.10. Eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa total (ET BT), reproductiva (ET BR) y vegetativa (ET BV) durante el período de déficit hídrico comprendido entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semillas (DH) en los regímenes hídricos (RH) control (C) y déficit hídrico (DH) en seis genotipos (G) de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Genotipo	ET BT _{DH} (g.kg ⁻¹)		ET BR _{DH} (g.kg ⁻¹)		ET BV _{DH} (g.kg ⁻¹)	
	C	DH	C	DH	C	DH
A7118 RG	2,21 (0,12) b	2,67 (0,16)	1,13 (0,07) e	1,55 (0,1) bc	1,08 (0,08) b	1,12 (0,13)
BR16	2,58 (0,03) a	2,89 (0,16)	1,19 (0,09) de	1,54 (0,09) bc	1,39 (0,08) a	1,35 (0,11)
Línea Paraná	2,13 (0,06) c	2,08 (0,01)	1,30 (0,03) de	1,44 (0,03) bcd	0,83 (0,07) c	0,64 (0,02)
Bragg	2,13 (0,09) c	2,15 (0,10)	1,35 (0,03) cd	1,75 (0,07) a	0,77 (0,08) c	0,40 (0,08)
RA709	2,26 (0,01) bc	2,42 (0,11)	1,52 (0,04) bc	1,79 (0,12) a	0,74 (0,05) c	0,64 (0,08)
TJ2070	2,31 (0,06) ab	2,69 (0,39)	1,29 (0,02) de	1,53 (0,06) bc	1,02 (0,04) b	1,17 (0,33)
Promedio	2,26 (0,04) b	2,49 (0,09) a	1,29 (0,03)	1,61 (0,04)	0,96 (0,05)	0,88 (0,09)
Régimen hídrico (RH) ¹	0.0227		0.0042		0.2549	
Genotipo (G)	0.0005		<0.0001		<0.0001	
RH*G	0.3822		0.0484		0.2722	

* Los valores son promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en los genotipos BR16, RA709 en el régimen C y Línea Paraná y TJ2070 en el régimen DH donde son el promedio de tres plantas (n=3).

¹ p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer ($p<0.05$) para comparar los regímenes hídricos, genotipos e interacción regímenes hídricos*genotipos. Cuando hay diferencias entre genotipos y la interacción RH*G no es significativa se indican las letras sobre los valores del control.

Al igual que con la $ET_{BT_{DH}}$, la correlación del comportamiento genotípico con y sin limitantes hídricas fue estadísticamente significativa ($y = -0.47 + 1.393x$; $R = 0.912$; $p = 0.011$; Fig. 3.7C) para $ET_{BV_{DH}}$. El rango y las variaciones en la $ET_{BV_{DH}}$ fueron superiores en el régimen hídrico DH (0.65 vs. 0.96 g MS vegetativa. kg^{-1} agua y 46.8 vs. 70.7% en los régimen hídrico C y DH, respectivamente; Tabla 3.10).

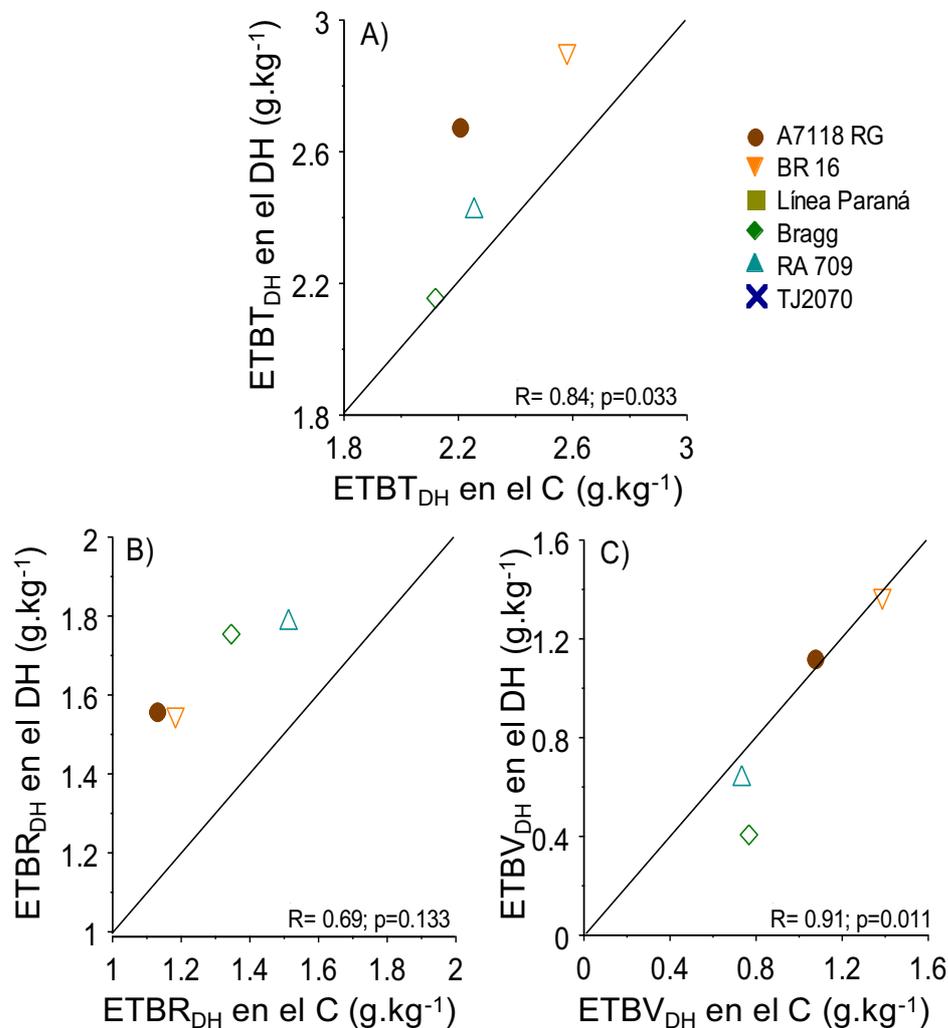


Fig. 3.7. Correlación entre la eficiencia transpiratoria en el régimen hídrico control (C) y en el déficit hídrico (DH). A) Eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa total ($ET_{BT_{DH}}$). B) Eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa reproductiva ($ET_{BR_{DH}}$). C) Eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa vegetativa ($ET_{BV_{DH}}$). La línea muestra la relación 1:1. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos BR16, RA709 en el régimen C y Línea Paraná y TJ2070 en el régimen DH donde son el promedio de tres plantas ($n=3$).

3.3.6.3. Período posterior al déficit hídrico

Durante el periodo postDH, la interacción $RH \cdot G$ fue significativa ($p = 0.0091$, Tabla 3.11) por lo que el comportamiento genotípico en la ET_{BR} durante este periodo ($ET_{BR_{post-DH}}$) fue dependiente del RH. No se encontraron diferencias significativas ($p = 0.900$) entre RH en la $ET_{BR_{post-DH}}$, a excepción de Línea Paraná cuya eficiencia fue menor en las plantas que habían sido sometido a condiciones hídricas limitantes durante el periodo de fijación de semillas ($p < 0.05$; Tabla 3.11).

Dentro del régimen DH, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre G, siendo los G previamente clasificados como de mayor y menor ET durante la fase vegetativa (Tabla 3.1), BR16 y Línea Paraná, los de mayor y menor ET BR_{postDH} , respectivamente (Tabla 3.11). Al igual que en la ET BR_{DH} , la correlación entre la ET BR_{postDH} en el C y DH no fue significativa ($p = 0.391$; Fig. 3.8).

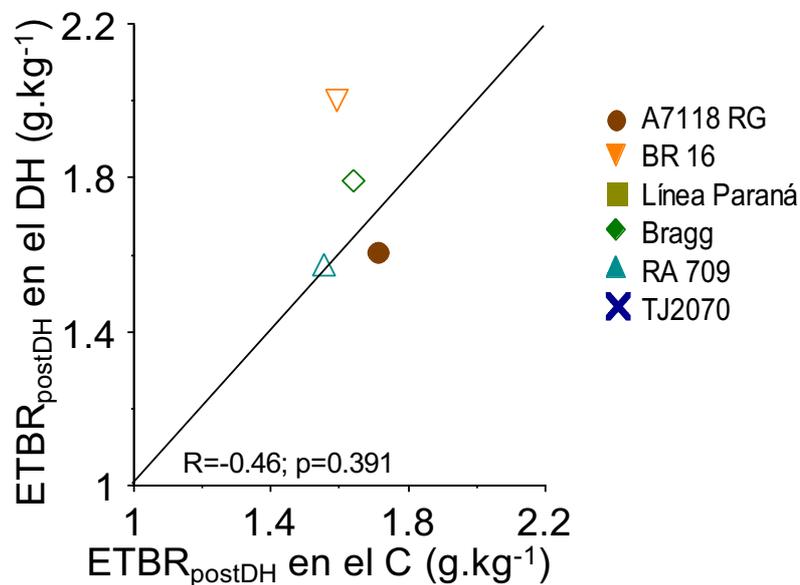


Fig. 3.8. Correlación entre la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa reproductiva en el periodo posterior al déficit hídrico ($ETBR_{postDH}$) entre los regímenes hídricos control (C) y déficit hídrico (DH). La línea muestra la relación 1:1. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas ($n=3$) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas ($n=2$).

Los rangos y la variación de la ET BR_{postDH} duplicaron a los observados durante el periodo de DH. En las plantas que no fueron sometidas a condiciones con limitantes hídricas durante el periodo de fijación de semillas, el rango y la variación entre genotipos en la ET BR_{postDH} fue de 0.7 g MS reproductiva. kg^{-1} agua y 36.7%, respectivamente; mientras que en las plantas sometidas a condiciones con limitantes hídricas fueron de 0.84 g MS reproductiva. kg^{-1} agua y 42%, respectivamente (Tabla 3.11).

El comportamiento de los genotipos en la ET BR_{postDH} fue diferente a la del periodo DH, ya que no se encontró a través de G, correlación en la ET BR entre ambos periodos y en ambos RH (Fig. 3.9).

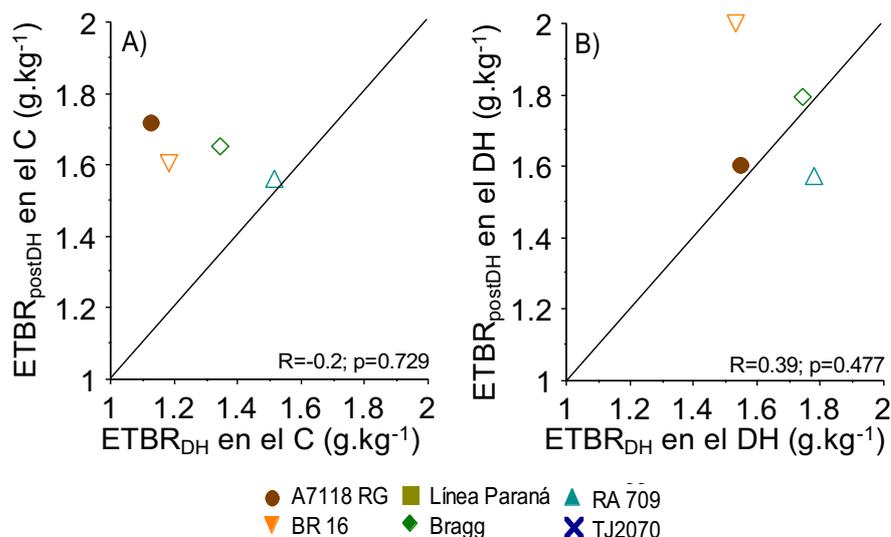


Fig. 3.9. Correlación entre la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa reproductiva durante el periodo del déficit hídrico ($ETBR_{DH}$) y posterior al déficit hídrico ($ETBR_{postDH}$). A) Régimen hídrico control (C). B) Régimen hídrico déficit hídrico (DH). La línea muestra la relación 1:1. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en el genotipo A7118RG, BR16, RA709 en $ETBR_{DH}$ en el C y Línea Paraná, TJ2070 en $ETBR_{DH}$ en el DH y Línea Paraná en $ETBR_{postDH}$ en el control y déficit hídrico donde son el promedio de tres plantas ($n=3$); y TJ2070 en $ETBR_{postDH}$ en el control donde es el promedio de dos plantas ($n=2$).

3.3.6.4. Fase reproductiva

La ET durante toda la fase reproductiva (incluye los periodos de determinación del número y peso de semillas; $ET_{BR_{total}}$), que corresponde a la integración de los periodos DH y postDH, aumentó significativamente ($p=0.0282$) como consecuencia del DH (Tabla 3.11). En promedio, las plantas sometidas a limitantes hídricas produjeron 0.22 gramos más de biomasa reproductiva por kilogramo de agua transpirada durante estos periodos (Tabla 3.11).

La respuesta genotípica de la $ET_{BR_{total}}$ ante una disminución del contenido hídrico en el suelo difirió entre G (interacción $RH \times G$ significativa, $p=0.0087$), con no sólo cambios de magnitud, sino también de posición de los genotipos (Tabla 3.11 y Fig. 3.10). BR 16, Bragg y A7118 RG incrementaron significativamente ($p < 0.05$) la ET en el régimen DH, mientras que el resto de los genotipos no exhibió diferencias ($p=0.05$, Tabla 3.11 y Fig. 3.10). Estos cambios de tendencia entre genotipos explicaron la significativa interacción $RH \times G$ (Tabla 3.11).

Al analizar la variación en la $ET_{BR_{total}}$ entre G, se observa que en el régimen hídrico C, el rango de variación entre los G de máxima y mínima eficiencia fue de 0.15 g MS kg^{-1} agua -equivalente a una variación de 10.5%. Estos rangos fueron marcadamente superiores en el régimen DH, siendo los mismos de 0.49 g MS kg^{-1} agua y 27.5%, respectivamente (Tabla 3.11).

Tabla 3.11. Eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa reproductiva (ET BR) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos (RH) control (C) y déficit hídrico (DH) durante los periodos posterior al déficit hídrico (post-DH) y durante la fase reproductiva (total). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Genotipo	ET BR _{post-DH} (g.kg ⁻¹)		ET BR _{total} (g.kg ⁻¹)	
	C	DH	C	DH
A7118 RG	1.72 (0.14) abc	1.6 (0.18) abc	1.37 (0.05) ef	1.59 (0.1) bcd
BR16	1.6 (0.08) abcd	1.99 (0.11) a	1.4 (0.02) def	1.8 (0.06) a
Línea Paraná	1.91 (0.16) ab	1.16 (0.09) d	1.43 (0.02) cdef	1.3 (0.04) f
Bragg	1.65 (0.12) abc	1.79 (0.05) abc	1.43 (0.04) def	1.75 (0.02) ab
RA709	1.56 (0.11) abcd	1.57 (0.28) abcd	1.47 (0.04) cdef	1.66 (0.13) abc
TJ2070	1.36 (0.55) cd	1.54 (0.2) bcd	1.32 (0.26) ef	1.57 (0.11) cde
Promedio	1,65 (0,07)	1,63 (0,08)	1,41 (0,02)	1,63 (0,05)
Régimen hídrico (RH) ¹	0.9007		0.0282	
Genotipo (G)	0.2166		0.0074	
RH*G	0.0091		0.0087	

* Los valores son promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas (n=3) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas (n=2).

¹ p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer (p<0.05) para comparar los RH, G e interacción RH*G.

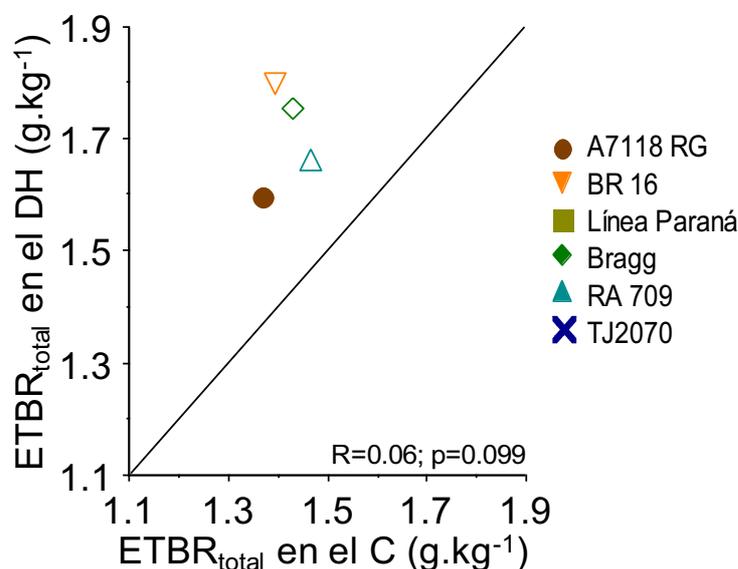


Fig. 3.10. Correlación entre la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva (ET BR_{total}) entre los regímenes hídricos control (C) y déficit hídrico (DH). La línea muestra la relación 1:1. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas (n=4), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas (n=3) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas (n=2).

3.3.7. Rendimiento y sus componentes en madurez fisiológica

El DH redujo el rendimiento (i.e. materia seca de las semillas por planta) de manera significativa ($p < 0.0001$, Tabla 3.12), siendo el mismo 35% inferior respecto al C. Las diferencias de rendimiento entre RH se debieron principalmente a cambios del componente NSP (Tabla 3.12). El NSP disminuyó, en promedio, 39% respecto al C en el DH. Esta disminución fue consecuencia de un menor NVP (Tabla 3.12). El NSV no difirió entre RH ($p = 0.9402$, Tabla 3.12).

Tabla 3.12. Número total de vainas por planta, número total de semillas por planta y vainas, peso promedio de las semillas y materia seca de semillas (rendimiento por planta) en seis genotipos de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa, en los regímenes hídricos control (C) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semilla (DH). Datos valorados en madurez plena. Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

Régimen Hídrico	Genotipo	Número de vainas.planta ⁻¹	Número de semillas		Peso semilla (mg)	Rendimiento.planta ⁻¹ (g)
			Planta-1	Vaina-1		
C		142.4 (7.4)	328.2 (19.1)	2.3 (0.1)	143.5 (5.0)	45.5 (1.5) a
DH		87.0 (2.5)	200.8 (6.8)	2.3 (0.1)	148.1 (4.6)	29.8 (1.3) b
C	A7118 RG	112.5 (6.7) c	245.0 (20.8) cd	2.2 (0.1) c	172.3 (3.2) a	42.0 (2.8) bc
	BR16	189.3 (6.4) a	458.0 (12.5) a	2.4 (0.1) a	115.8 (1.4) d	53.1 (2.0) a
	Línea Paraná	153.3 (8.4) b	341.0 (22.2) b	2.2 (0.1) b	129.4 (4.6) cd	44.2 (4.0) c
	BRAGG	112.3 (5.0) c	274.3 (8.6) c	2.5 (0.1) a	164.7 (5.3) a	45.0 (0.6) b
	RA709	161.5 (10.0) b	366.5 (29.4) b	2.3 (0.1) b	131.4 (5.1) cd	47.7 (1.8) b
	TJ2070	114 (15.0) c	247.5 (50.5) cd	2.2 (0.2) bc	144.0 (0.3) bc	35.6 (7.2) c
DH	A7118 RG	83.3 (4.7) de	175.0 (6.5) e	2.1 (0.1)	159.9 (12.6) ab	27.8 (1.7)
	BR16	99.5 (3.7) cd	250.0 (9.0) c	2.5 (0.1)	154.7 (9.7) ab	38.4 (1.4)
	Línea Paraná	80.0 (4.6) de	185.3 (11.3) de	2.3 (0.1)	114.9 (1.2) d	21.3 (1.2)
	BRAGG	76.8 (3.5) e	191.3 (8.7) de	2.5 (0.1)	169.9 (5.6) a	32.4 (1.0)
	RA709	95.8 (7.1) cd	213.0 (15.4) d	2.2 (0.1)	143.1 (5.5) bc	30.6 (2.9)
	TJ2070	84.8 (5.7) de	186.3 (13.9) de	2.2 (0.1)	137.7 (7.0) bcd	25.9 (3.1)
Régimen hídrico						
(RH) ¹		<0.0001	<0.0001	0.9402	0.3336	0.0001
Genotipo (G)		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
RH*G		0.0002	0.0012	0.6174	0.003	0.1841

* Los valores son promedios de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas ($n=3$) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas ($n=2$).

¹ p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer ($p < 0.05$) para comparar los regímenes hídricos, genotipos e interacción regímenes hídricos*genotipos. Cuando hay diferencias entre genotipos y la interacción RH*G no es significativa se indican las letras sobre los valores del control.

A nivel genotípico, se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el rendimiento y sus componentes (Tabla 3.12). El rendimiento final se redujo significativamente ($p < 0.05$) en todos los G en el régimen DH (Tabla 3.12 y Fig. 3.13). BR16, genotipo previamente identificado como de mayor ET durante la fase vegetativa (Tabla 3.1), fue el genotipo de mayor rendimiento en el DH (Tabla 3.12) y uno de los de

menor caída relativa del rendimiento (Fig. 3.11). Por el contrario, el genotipo Línea Paraná, previamente identificado como de menor ET durante la fase vegetativa (Tabla 3.1), fue el de menor rendimiento en el DH (Tabla 3.12) y el de mayor caída relativa al control, siendo la misma de 0.48 (Fig. 3.11).

Al igual que el rendimiento, el NSP disminuyó significativamente ($p < 0.05$) como consecuencia del DH en todos los genotipos, con excepción de TJ2070 (Tabla 3.12). Los genotipos de menor NSP en el C fueron los de mayor NSP relativo al C en el DH (Tabla 3.12 y Fig. 3.11). A diferencia de lo ocurrido con el NSP, el PS no se modificó con el DH en los G ($p = 0.05$), salvo en BR16 cuyo PS fue significativamente mayor en el DH ($p < 0.05$, Tabla 3.12 y Fig. 3.12). El PS relativo al C en el DH fue superior en este genotipo, probablemente en compensación al menor NSP fijados durante el DH (Fig. 3.11).

En el régimen C, las diferencias de rendimiento entre G estuvieron asociadas sólo con cambios en el NSP, encontrándose una relación positiva y significativa entre ambas variables (Fig. 3.12A). Por el contrario, en el régimen DH, los componentes NSP y PS no explicaron individualmente las diferencias en el rendimiento entre G, a pesar de observarse tendencias positivas (Fig. 3.12A y B).

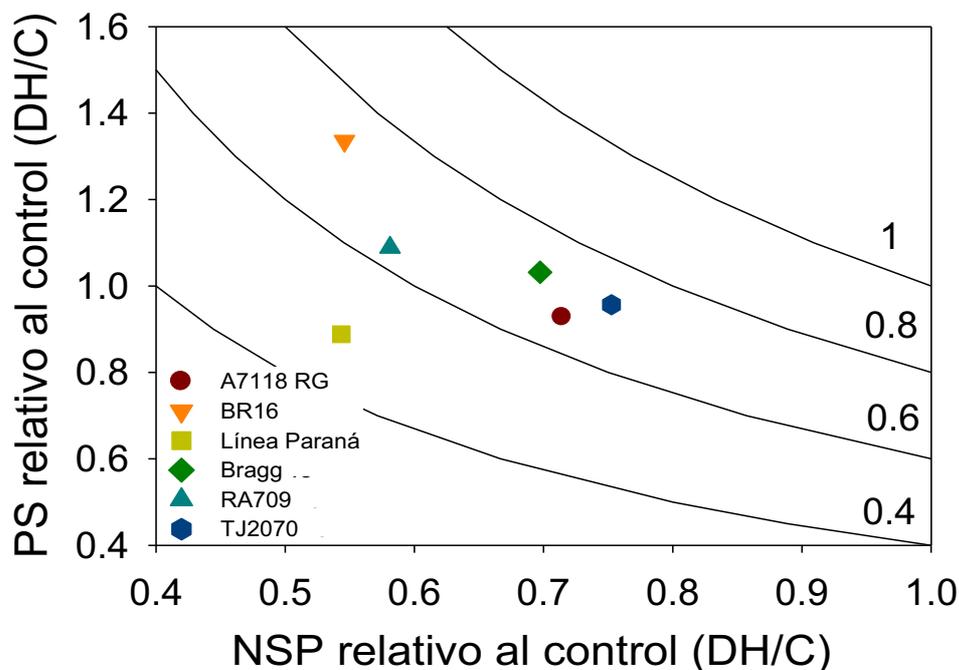


Fig. 3.11. Relación entre el peso unitario de semilla (PS) relativo al control (C) en el déficit hídrico (DH) y el número de semillas por planta (NSP) relativo al C en el DH en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Las líneas indican niveles constantes de rendimiento relativo al C en el DH. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n = 4$), salvo en el genotipo Línea Paraná donde es el promedio de tres plantas ($n = 3$).

Al considerarse en conjunto los datos de ambos regímenes hídricos, se encontró una relación positiva y significativa para el rendimiento y el NSP ($y = 10.75 + 0.1x$; $R^2 = 0.81$; $p < 0.001$; Fig. 3.12C). El genotipo Línea Paraná no logró compensar a través de un mayor PS la caída del NSP en el régimen DH (Fig. 3.11), alejándose asimismo su comportamiento del modelo general (Fig. 3.12C).

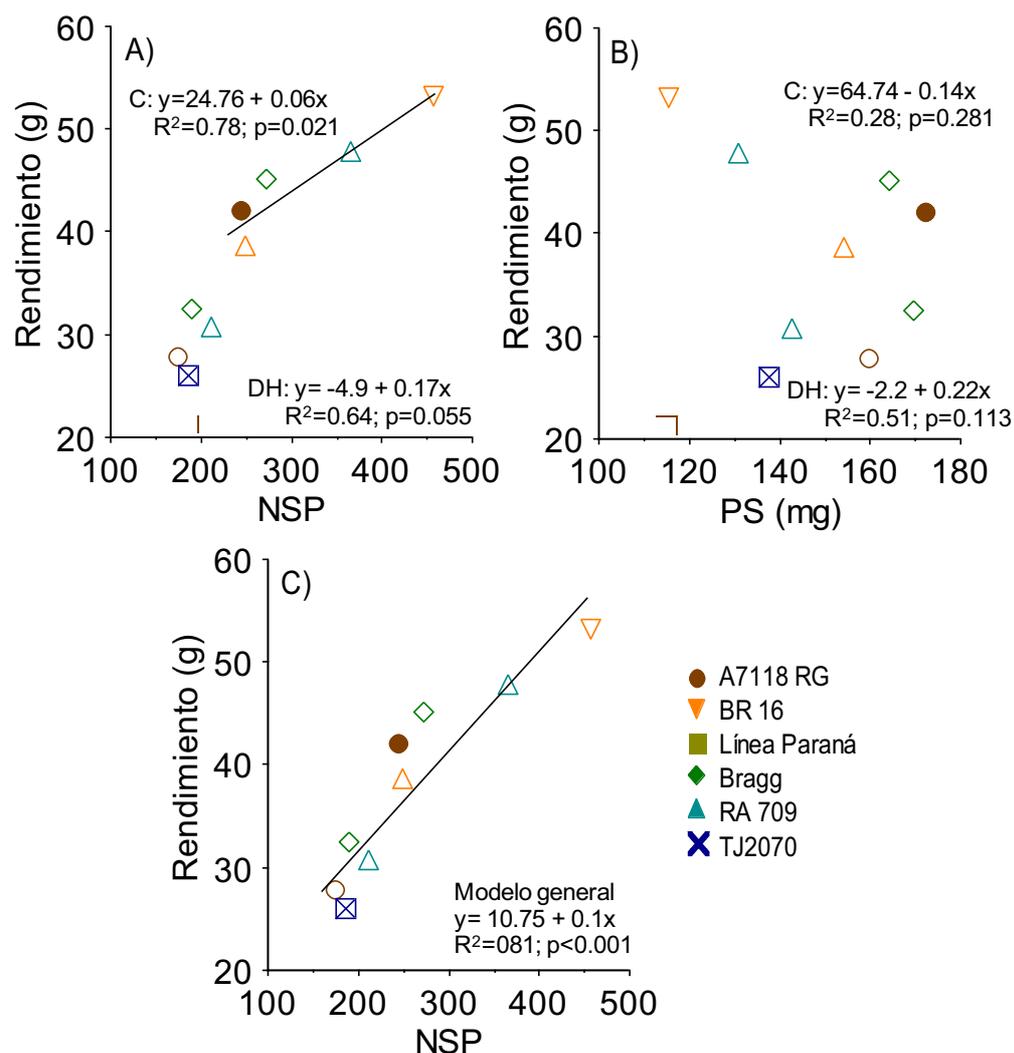


Fig. 3.12. Relación entre el rendimiento y el número de semillas por planta (NSP; A) y el peso de semillas (PS, B), bajo los regímenes hídricos control (C, símbolos llenos) y déficit hídrico entre el inicio de formación de vainas y finalización del comienzo del llenado de semilla (DH, símbolos vacíos) y relación entre el rendimiento y el NSP en ambos regímenes hídricos en conjunto (C) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas ($n=3$) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas ($n=2$).

Las diferencias entre G en el NSP estuvieron asociadas de manera directa y estadísticamente significativa con el NVP en ambos RH ($p < 0.05$, Fig. 3.13A). Por el contrario, si bien se encontraron diferencias entre G ($p < 0.0001$) para el NSV (Tabla 3.12), no se encontró relación entre esta variable y el NSP en ambos RH (Fig. 3.13B).

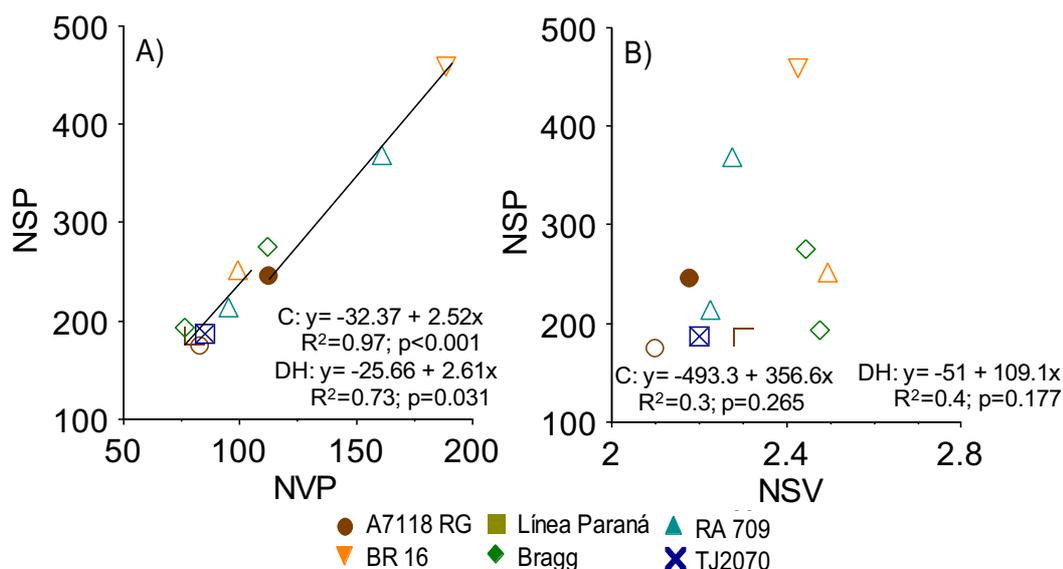


Fig. 3.13. Relación entre el número de semillas por planta (NSP) y el número de vainas por planta (NVP; A) y el número de semillas por vaina (NSV; B) en los regímenes hídricos control (C, símbolos llenos), déficit hídrico (DH, símbolos vacíos) y ambos regímenes hídricos en conjunto. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas ($n=3$) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas ($n=2$).

El NVP disminuyó de manera significativa ($p<0.05$) como consecuencia del DH en todos los G (Tabla 3.12). Las disminuciones en el NVP estuvieron relacionadas con cambios en el NTNP, el aborto de vainas ≥ 1 centímetro y, consecuentemente, el NVN (Tabla 3.13).

El NTNP disminuyó significativamente ($p=0.0045$) en todos los G como consecuencia del DH, siendo la disminución promedio de 24% en relación a las plantas C (Tabla 3.13). El NTNP disminuyó como consecuencia del menor número de nudos en las ramas ($p=0.0041$), ya que no se encontraron diferencias significativas entre RH en el número de nudos en el tallo principal ($p=0.3408$, Tabla 3.13). Las diferencias genotípicas en el NTNP no se modificaron con el DH ya que la interacción RH*G en el número de nudos en las ramas y en el tallo principal no fueron significativas ($p>0.05$). Los G de mayor y menor NTNP en el régimen DH fueron BR16 y Bragg, respectivamente (Tabla 3.13).

El aborto de vainas ≥ 1 centímetro en el régimen DH duplicó al aborto en los controles tanto al considerar la planta entera, como el tallo principal y las ramas por separado (Tabla 3.13. y Fig. 3.14). Todos los G aumentaron significativamente ($p<0.05$) el aborto de vainas total como consecuencia del déficit hídrico, con excepción del genotipo A7118 RG (Tabla 3.13). BR16 fue el genotipo de mayor aborto de vainas en términos absolutos en ambos RH (Tabla 3.13). Sin embargo, en términos relativos al control, BR16 fue junto a Bragg fueron los genotipos de menor porcentaje de aborto relativo (Fig. 3.14). Por el contrario, TJ2070, uno de los genotipos de menor aborto de vainas en el C (Tabla 3.13), fue el genotipo de mayor aborto relativo al C en el DH (Fig. 3.14). Estos comportamientos explicaron las interacciones significativas entre RH y G para la variable aborto de vainas.

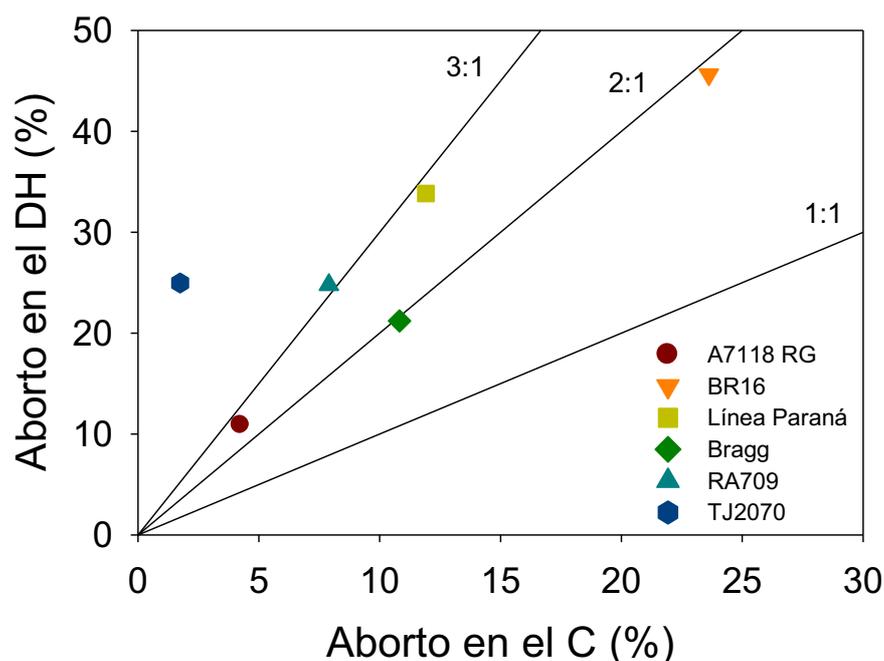


Fig. 3.14. Relación entre el aborto de vainas por planta en porcentaje en el control (C) y el déficit hídrico (DH) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa. Las líneas indican niveles constantes de relación aborto en el DH: aborto en el C. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas ($n=3$) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas ($n=2$).

Como consecuencia del aborto de vainas, el NVN disminuyó 15% en el régimen DH en relación a las plantas C, siendo estas diferencias estadísticamente significativas ($p=0.0043$, Tabla 3.13). El menor NVN en el régimen DH no sólo se debió a la disminución significativa en el número de vainas por nudo en las ramas ($p=0.0083$) sino también a la disminución en el número de vainas por nudo en el tallo principal ($p=0.0486$, Tabla 3.13). A diferencia de lo ocurrido con el NTNP, la reducción en el NVN en respuesta al DH fue diferente entre G (interacción RH*G significativa, $p<0.05$, Tabla 3.13), siendo las reducciones significativas ($p<0.05$, Tabla 3.13) en los genotipos de menor NSP relativo al C (BR16, Línea Paraná y RA709; Fig. 3.11).

Tabla 3.13. Número total de nudos, número de vainas promedio por nudo y aborto de vainas en porcentaje por planta, tallo principal y ramas en madurez plena en seis genotipos de soja bajo los regímenes hídrico control (C) y déficit hídrico (DH). Entre paréntesis, se indica el error estándar de la media.

RH	G	Número Total de Nudos			Número de Vainas Promedio.Nudo ⁻¹			Aborto (%)		
		Planta ⁻¹	Tallo Principal ⁻¹	Ramas ⁻¹	Planta	Tallo Principal	Ramas	Planta ⁻¹	Tallo Principal ⁻¹	Ramas ⁻¹
C		70.0 (2.8) a	9.7 (0.5)	60.3 (2.6) a	2.0 (0.1)	2.0 (0.2) a	2.1 (0.1)	10.7 (1.8)	14.6 (2.5) a	9.8 (1.9)
DH		52.9 (1.6) b	9.3 (0.4)	43.6 (1.5) b	1.7 (0.1)	1.6 (0.1) b	1.7 (0.1)	26.6 (2.6)	35.7 (2.9) b	23.9 (3.0)
C	A7118	65.3 (3.7) bc	8.5 (0.9) bc	56.8 (2.8) ab	1.7 (0.1) bcd	1.8 (0.3)	1.7 (0.1) de	4.2 (1.7) e	2.4 (2.4) c	4.5 (1.8) f
	BR16	81.0 (3.0) a	12.8 (0.3) a	68.3 (2.9) a	2.4 (0.1) a	2.1 (0.1)	2.4 (0.2) a	23.6 (2.6) c	19.3 (2.6) b	24.2 (2.9) c
	Línea Paraná	81.0 (9.3) ab	10.3 (0.3) b	70.7 (9.3) a	1.9 (0.2) bc	1.5 (0.1)	2.0 (0.2) bc	11.9 (4.5) d	19.2 (5.8) b	10.8 (4.4) def
	BRAGG	58.3 (7.6) c	9.0 (0.4) bc	49.3 (7.5) b	2.0 (0.2) b	2.1 (0.5)	2.0 (0.2) cd	10.8 (2.7) de	26.2 (6.9) b	6.7 (2.2) ef
	RA709	69.5 (3.9) b	9.0 (1.1) c	60.5 (2.9) a	2.3 (0.1) a	2.6 (0.5)	2.3 (0.1) ab	7.9 (2.0) de	12.1 (4.4) b	7.2 (1.6) ef
	TJ2070	65.0 (8.0) bc	7.5 (0.5) c	57.5 (8.5) a	1.8 (0.1) bcd	1.2 (0.4)	1.8 (0.1) cde	1.7 (1.7) e	4.6 (4.6) a	1.3 (1.3) f
DH	A7118	52.8 (3.5)	8.8 (0.3)	44.0 (3.3)	1.6 (0.1) d	1.5 (0.1)	1.6 (0.1) e	10.9 (2.2) de	17.6 (4.5)	9.2 (2.3) ef
	BR16	60.8 (2.1)	13 (0.0)	47.8 (2.1)	1.6 (0.1) cd	1.6 (0.1)	1.7 (0.1) de	45.6 (2.4) a	41.2 (6.6)	46.3 (3.7) a
	Línea Paraná	53.7 (3.5)	9.3 (0.9)	44.3 (2.7)	1.5 (0.1) d	1.5 (0.1)	1.5 (0.1) e	33.8 (2.6) b	29.9 (5.7)	34.6 (2.9) b
	BRAGG	44.5 (1.9)	8.8 (0.5)	35.8 (2.1)	1.7 (0.1) bc	1.7 (0.2)	1.7 (0.1) cde	21.2 (2.2) c	36.6 (7.5)	15.7 (1.9) cde
	RA709	51.8 (5.7)	8.0 (0.4)	43.8 (5.8)	1.9 (0.1) bc	1.7 (0.2)	1.9 (0.1) cd	24.8 (3.5) c	39.2 (2.0)	21.2 (4.9) c
	TJ2070	54.3 (2.1)	8.0 (0.7)	46.3 (1.4)	1.6 (0.1) d	1.3 (0.2)	1.6 (0.1) e	25.0 (4.2) c	48.3 (5.7)	19.2 (5.4) cd

* Los valores son promedios de cuatro plantas (n=4), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas (n=3) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas (n=2).

¹ p valor para las fuentes de variación del ANOVA para un diseño completamente aleatorizado en arreglo de parcela dividida. Letras diferentes indican diferencias significativas según LSD de Fischer (p<0.05) para comparar los regímenes hídricos, genotipos e interacción regímenes hídricos*genotipos. Cuando hay diferencias entre genotipos y la interacción RH*G no es significativa se indican las letras sobre los valores del control.

3.3.8. Eficiencia transpiratoria durante la fase reproductiva y su relación con el rendimiento y sus componentes

En la presente sección, se analizará la relación entre la ET en la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva ($ET_{BR_{total}}$) y el rendimiento y sus componentes (NVP, NSP y PS).

En el régimen hídrico C, $ET_{BR_{total}}$ no se asoció claramente con los componentes NVP y el NSP (Fig. 3.15A y C). En el mismo sentido, en el régimen hídrico DH, tampoco se encontró una asociación robusta y única a través de G para las variables $ET_{BR_{total}}$, el NVP y el NSP tanto en términos absolutos (Fig. 3.15B y D) como relativos al control del NVP y NSP (NVP: $R=0.10$; $p=0.8423$; NSP: $R=0.09$; $p=0.8644$).

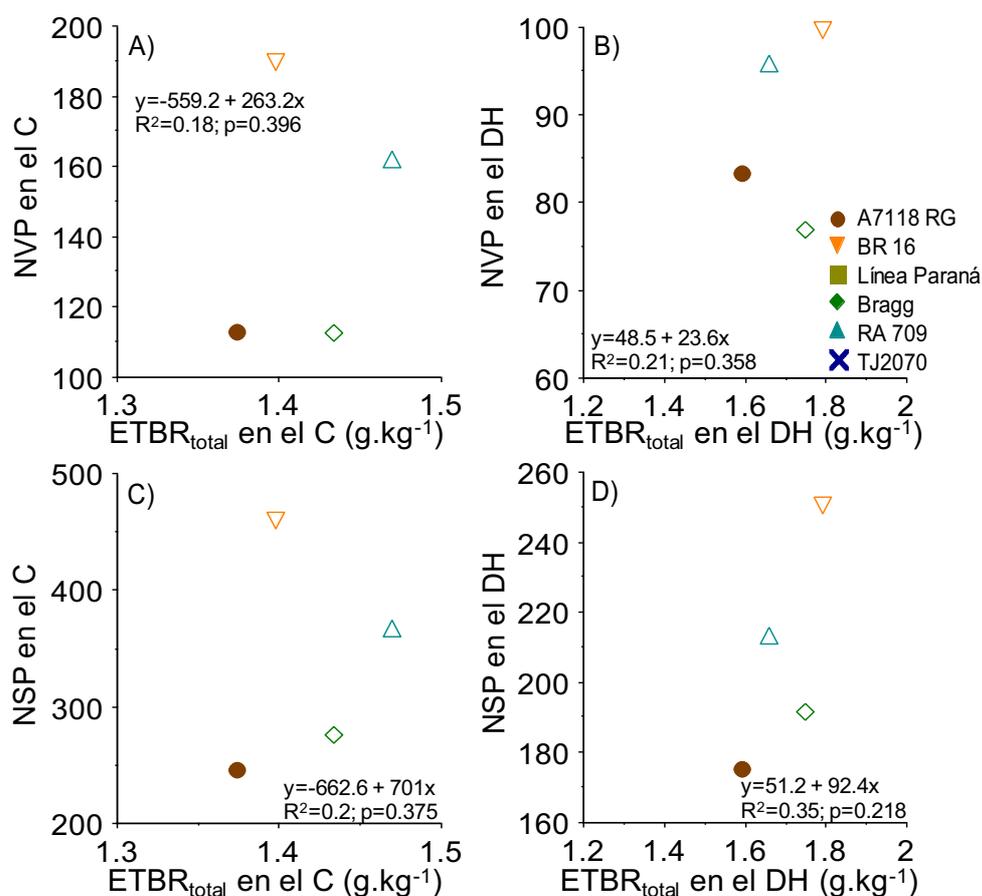


Fig. 3.15. Relación entre el número total de vainas por planta (NVP, A y B) o el número total de semillas por planta (NSP, B y C) y la eficiencia transpiratoria expresada en términos de la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva ($ET_{BR_{total}}$) en los regímenes hídricos control (C, izquierda) y déficit hídrico (DH, derecha). Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas ($n=3$) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas ($n=2$).

En la situación C, no existió relación entre la $ET_{BR_{total}}$ y el segundo componente del rendimiento, el PS (Fig. 3.16A). Sin embargo, en el régimen DH, se encontró asociación significativa ($p=0.031$) y positiva entre PS y $ET_{BR_{total}}$ por lo que los G de mayor ET fueron los que exhibieron mayor PS (Fig. 3.16B). En coincidencia con esto,

se encontró una relación significativa ($p < 0.10$) y positiva entre el PS relativo al C en el DH y la ET BR_{total} (Fig. 3.16C).

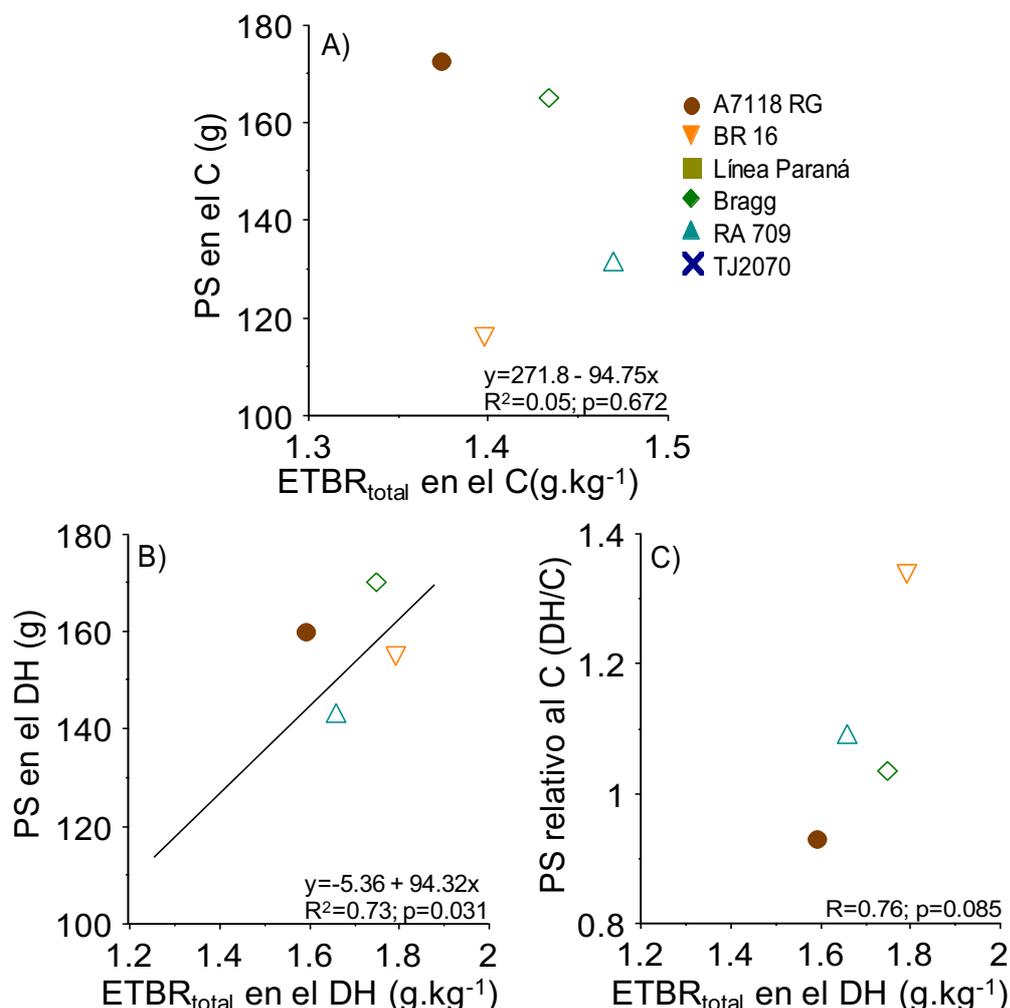


Fig. 3.16. Relación entre el peso promedio de semillas (PS) y la eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva (ET BR_{total}). A) Régimen hídrico control (C). B) Régimen hídrico déficit hídrico (DH). C) Régimen hídrico DH con PS en el DH relativo al C. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas ($n=3$) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas ($n=2$).

A pesar de las tendencias positivas, la relación entre el rendimiento y la ET BR_{total} no fue significativa en el RH control (Fig. 3.17A). Por el contrario, en el régimen DH, la ET BR_{total} se asoció significativa ($p < 0.01$) y positivamente con el rendimiento, por lo que los genotipos de mayor eficiencia, entre ellos BR16 (genotipo de alta ET durante la fase vegetativa), fueron los de mayor rendimiento en situaciones con limitantes hídricas (Fig. 3.17B). En coincidencia con esto, se encontró una relación significativa ($p < 0.05$) y positiva entre el rendimiento relativo al C en el DH y la ET BR_{total}, por lo que los G de mayor eficiencia fueron los de mayor estabilidad en el rendimiento (Fig. 3.17C).

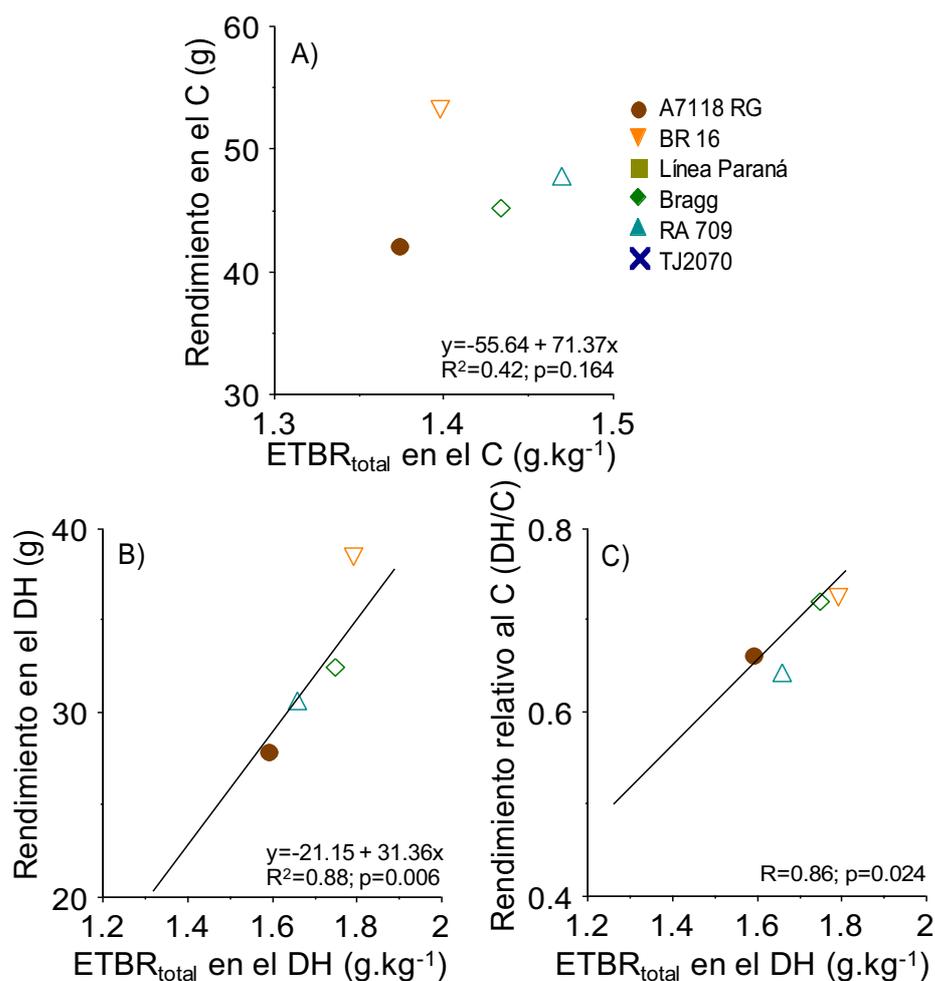


Fig. 3.17. Relación entre el rendimiento por planta y la eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva (ET BR_{total}). A) Régimen hídrico control (C). B) Régimen hídrico déficit hídrico (DH). C) Régimen hídrico DH con rendimiento en el DH relativo al C. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas (n=4), salvo en los genotipos Línea Paraná en los regímenes C y DH donde son el promedio de tres plantas (n=3) y TJ2070 en el régimen C donde es el promedio de dos plantas (n=2).

3.3.9. Eficiencia transpiratoria a través de diferentes experimentos

Con el fin de indagar sobre la estabilidad del carácter ET a través de experimentos, en la presente sección se analizará la correlación entre las eficiencias transpiratorias obtenidas en el Experimento 1 para la fase de crecimiento vegetativo (Capítulo II) y las diferentes eficiencias transpiratorias observadas en el Experimento 2. Además, se analizará la correlación de la ET evaluada durante la fase vegetativa en el Experimento 1 y el rendimiento y su estabilidad en condiciones hídricas limitante en el Experimento 2. Estos análisis sólo se realizaron en los G que se repitieron en ambos experimentos.

3.3.9.1. Eficiencia transpiratoria durante fases vegetativas

En los dos experimentos, los G exhibieron posiciones relativas similares para la ET determinada bajo el RH control durante la fase con predominio de crecimiento vegetativo, existiendo por ende, una alta correlación entre experimentos para los

comportamientos genotípicos (Fig. 3.18). La $ET_{BT_{preDH}}$ determinada para el período $preDH$ en el Experimento 2 correlacionó significativa ($p < 0.10$; Fig. 3.18) y positivamente con la ET en la producción de biomasa total determinada en el Experimento 1 para la fase vegetativa (ET_{BT} fase vegetativa; Capítulo II). En ambos experimentos, BR16 y Bragg por un lado, y Línea Paraná por otro, fueron los G de comportamiento extremo (de mayor y menor ET , respectivamente; Fig. 3.18).

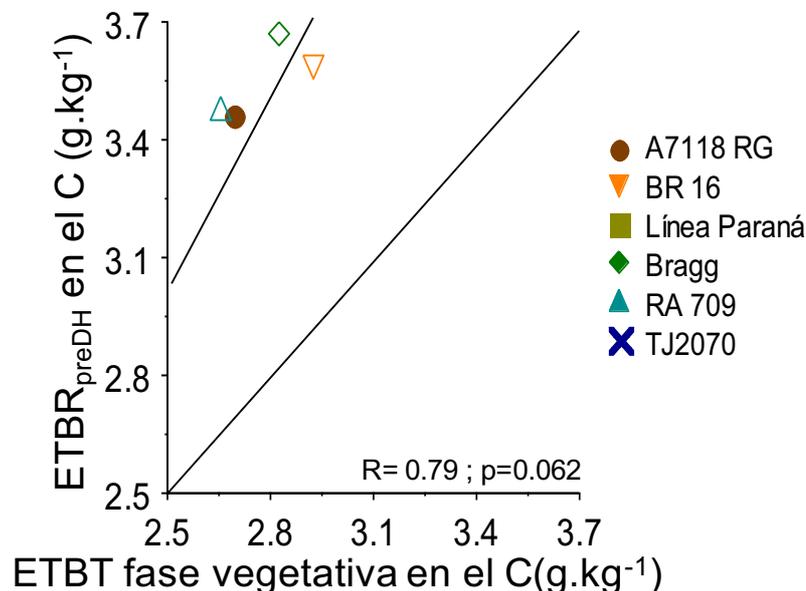


Fig. 3.18. Correlación entre la eficiencia transpiratoria en la producción de biomasa total durante el período previo al déficit hídrico ($ET_{BR_{pre-DH}}$, Experimento 2) y la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa total durante la fase vegetativa (ET_{BT} fase vegetativa, Experimento 1) en el régimen hídrico control (C). La línea muestra la relación 1:1. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas ($n=4$), salvo en los genotipo Bragg en ET_{BT} fase vegetativa y A7118 RG en $ET_{BR_{pre-DH}}$ en donde son el promedio de tres plantas ($n=3$).

3.3.9.2. Eficiencias transpiratorias determinadas durante y posteriormente al déficit hídrico en la fase reproductiva y su asociación con la eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa

En el régimen hídrico C, no se encontró correlación entre la eficiencia transpiratoria determinada en el Experimento 1 para la fase vegetativa (ET_{BT} fase vegetativa; Capítulo II) y las eficiencias obtenidas durante los períodos de determinación del número de semillas (período del DH), de determinación del peso de semillas (período $postDH$), o de la fase reproductiva completa (Tabla 3.14) en el Experimento 2. Esto claramente demostró que, al menos en el régimen hídrico C, el comportamiento genotípico se modificó entre experimentos y fases de crecimiento.

En contraste, en condiciones con limitantes hídricas y durante el período del DH, el comportamiento de los G en términos de $ET_{BT_{DH}}$ fue similar al observado durante la fase vegetativa, con una correlación significativa ($p < 0.10$) y positiva (Tabla 3.14) entre ambas variables. Por el contrario, el comportamiento de los G en la $ET_{BR_{DH}}$ se modificó durante el DH, ya que no se encontró asociación significativa con la ET_{BT} fase vegetativa (Tabla 3.14). La causa de la falta de correlación, en este último caso estaría asociada a los cambios de la relación MSR/MST, asociados probablemente con la fenología de los genotipos al final del DH.

Durante el período postDH y en el régimen DH, el comportamiento de los genotipos en la ET BR fue similar al observado durante la fase vegetativa, siendo la correlación con la ETBT fase vegetativa significativa ($p < 0.10$) y positiva (Tabla 3.14).

Tabla 3.14 Coeficientes y nivel de significancia de correlaciones entre la eficiencia transpiratoria (ET, g.kg^{-1}) durante la fase vegetativa (ET BT fase vegetativa, Experimento 1) y la ET en la producción de biomasa total durante el período de déficit hídrico (ET BT_{DH}, Experimento 2), la ET en la producción de biomasa reproductiva durante el DH (ET BR_{DH}, Experimento 2), la ET en la producción de biomasa reproductiva post-DH (ET BR_{postDH}, Experimento 2) y la ET en la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva (ET BR_{total}, Experimento 2), en el régimen hídrico (RH) control (C) y déficit hídrico (DH) en seis genotipos de soja de diferente eficiencia transpiratoria durante la fase vegetativa.

RH	ET BT fase vegetativa (g.kg^{-1})		ET BT fase vegetativa (g.kg^{-1})		
	C	RH	DH		
C	ET BT _{DH} (g.kg^{-1})	0.68 ns	DH	ET BT _{DH} (g.kg^{-1})	0.79¶
	ET BR _{DH} (g.kg^{-1})	-0.32 ns		ET BR _{DH} (g.kg^{-1})	-0.14 ns
	ET BR _{postDH} (g.kg^{-1})	-0.41 ns		ET BR _{postDH} (g.kg^{-1})	0.78¶
	ET BR _{total} (g.kg^{-1})	-0.19 ns		ET BR _{total} (g.kg^{-1})	0.66 ns

ns y ¶ indica coeficiente de correlación no significativo y significativo $p < 0.10$, respectivamente.

3.3.9.3. Asociación entre eficiencias determinadas en fase vegetativa y reproductiva

En la presente sección, se analizará la correlación entre la ET BR durante la fase reproductiva (ET BR_{total}) en el régimen DH (Experimento 2) y la ETBT durante la fase vegetativa en los regímenes hídricos C y DH (Experimento 1). Esta comparación entre experimentos independientes es fundamental para respaldar la hipótesis de comportamiento constitutivo de la ET, planteado para la fase vegetativa en el Capítulo II de esta tesis. Además, se analizará la correlación de la ETBT durante la fase vegetativa y el rendimiento y su estabilidad obtenido en condiciones hídricas limitantes en el Experimento 2.

El comportamiento de la ET BR_{total} en el DH se mantuvo respecto a la ET durante la fase vegetativa en condiciones sin limitantes hídricas (Fig. 3.19A). En cambio, el comportamiento de ET BR_{total} en el DH se modificó respecto a la fase vegetativa en condiciones con DH ya que no se encontró correlación ($p = 0.173$) entre ambas variables (Fig. 3.19B). Si bien esta última correlación no fue significativa, el comportamiento de los G de máxima y mínima eficiencia en ambos experimentos y fases de crecimiento fueron los mismos (BR 16 y Línea Paraná; Fig. 3.19A). BR16 y Línea Paraná, fueron también los genotipos de mayor y menor respuesta relativa en la ETBR_{total} ante estrés en fase reproductiva. Las correlaciones a través de genotipos entre la ETBR_{total} relativa al C en el DH y la ETBT fase vegetativa en el C o en el DH fueron significativas ($p < 0.05$) y positivas (Fig. 3.19C y D).

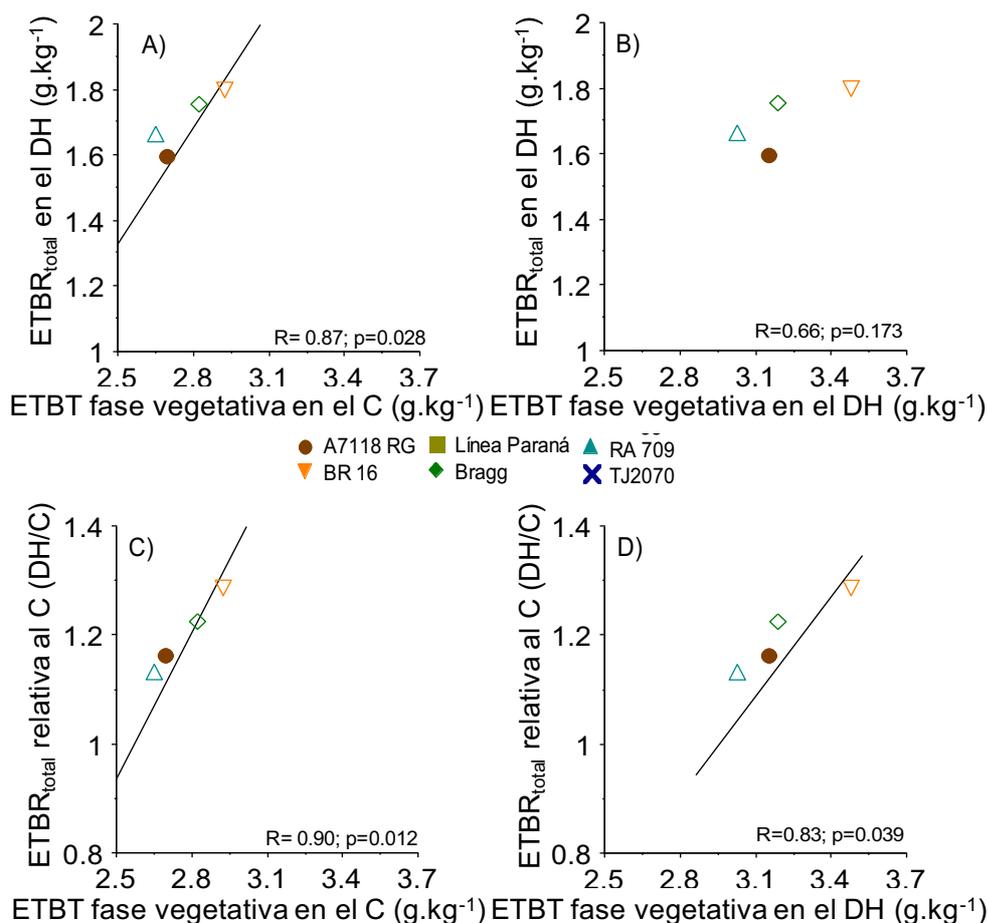


Fig. 3.19. Correlación entre la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva en el régimen hídrico déficit hídrico (ETBR_{total} en el DH, Experimento 2), la ETBR_{total} en el régimen hídrico DH relativo al control (C) y la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa total durante la fase vegetativa (ETBT fase vegetativa, Experimento 1). A y C) ETBT fase vegetativa en el C. B y D) ETBT fase vegetativa en el DH. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas (n=4), salvo en los genotipo TJ2070 en ETBT fase vegetativa en el DH, Bragg en ETBT fase vegetativa en el C y Línea Paraná en ETBR_{total} en el DH y ETBR_{total} relativa al C donde son el promedio de tres plantas (n=3).

La ETBT durante la fase vegetativa en el C correlacionó significativa ($p < 0.05$) y positivamente con el rendimiento por planta en el DH, y significativa ($p = 0.051$) y positivamente con el rendimiento por planta relativo al C en el DH (Figs. 3.20A y C, respectivamente).

En condiciones con limitantes hídricas, no se encontró correlación ($p > 0.10$) entre la ETBT durante la fase vegetativa en el DH y el rendimiento por planta en el DH (Fig. 3.20B). En cambio, se encontró una correlación significativa ($p = 0.054$) y positiva entre la ETBT durante la fase vegetativa en el DH y el rendimiento por planta en el DH relativo al C (Fig. 3.20D).

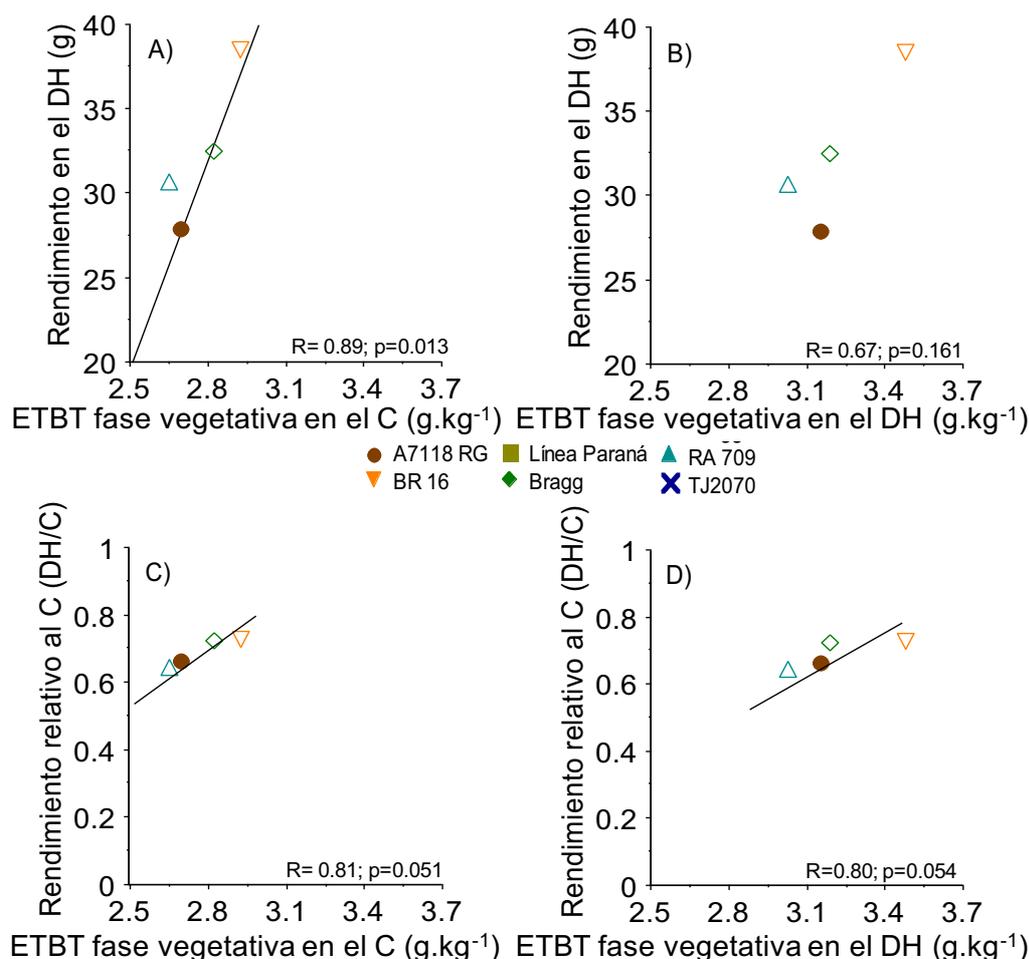


Fig. 3.20. Correlación entre el rendimiento por planta en el déficit hídrico (DH), el rendimiento por planta en el DH relativo al control (C) en madurez plena (Experimento 2) y la eficiencia transpiratoria para la producción de biomasa total durante la fase vegetativa (ETBT fase vegetativa, Experimento 1). A y C) ETBT fase vegetativa en el C. B y D) ETBT fase vegetativa en el DH. Cada punto representa el promedio de cuatro plantas (n=4), salvo en los genotipo TJ2070 en ETBT fase vegetativa en el DH, Bragg en ETBT fase vegetativa en el C y Línea Paraná en rendimiento y rendimiento relativo al C donde son el promedio de tres plantas (n=3).

3.4. Discusión

Seis G de soja previamente caracterizados con nivel de transpiración y ET contrastante durante la fase vegetativa fueron evaluados ante cambios en la disponibilidad hídrica durante el periodo de determinación del número de semillas (i.e. entre los estadios de comienzo de formación de vaina y finalización del comienzo de llenado de semillas). Es de destacar que, en este estudio, y a pesar de que los G difirieron significativamente en su transpiración y AFP (Tablas 3.5 y 3.7), el DH logrado fue de igual intensidad y magnitud ya que no se encontraron diferencias significativas en los parámetros que caracterizaron la evolución del DH entre G (Tabla 3.4 y Fig. 3.3). Este aspecto fue fundamental para evaluar la respuesta genotípica en la ET durante la fase reproductiva en forma inequívoca e independientemente del AFP y crecimiento potencial de los G.

3.4.1. Eficiencia transpiratoria en términos de biomasa total

Los resultados desarrollados en este capítulo muestran que tanto la transpiración como la biomasa total finalizado el período de DH disminuyeron significativamente en todos los G como consecuencia del DH ($p < 0.05$, Tablas 3.5 y 3.6 y Fig. 3.4). Se encuentra ampliamente demostrado en la literatura que la biomasa producida está directamente relacionada con la transpiración (Condon et al. 2002; Specht et al. 1986; Tanner y Sinclair 1983), por lo que la disminución de la biomasa total en el régimen DH en este experimento estaría asociada con la menor transpiración durante la imposición del estrés en todos los G evaluados (Fig. 3.6).

Si bien la biomasa total disminuyó como consecuencia del DH (Tabla 3.6), su disminución fue proporcionalmente menor a la disminución de la transpiración (Tabla 3.5), resultando en incrementos significativos ($p = 0.023$) en todos los G de la ET expresada en términos de producción de biomasa total (ET BT_{DH}, Tabla 3.10 y Fig. 3.7A). Estudios previos demostraron que la ET BT se incrementa significativamente cuando la soja es expuesta a condiciones hídricas limitantes durante la fase vegetativa (Earl 2002; Capítulo II) o durante el final de la fase vegetativa y comienzo de la reproductiva (entre los 11 días previos y 10 días posteriores a la floración; Liu et al. 2005). En adición, los resultados desarrollados en este capítulo constituirían la primera evidencia que demuestran que la ET BT también se incrementa ante condiciones hídricas limitantes durante la fase reproductiva, en particular durante el período de determinación del número de semillas, principal componente del rendimiento en soja.

Las diferencias entre G en la ET BT y la ausencia de interacción entre los G y los RH (Tabla 3.10) encontradas en este trabajo demuestran por primera vez que existen diferencias entre G, independientemente de la condición hídrica durante el período de determinación del número de semillas. Estos resultados complementan a los obtenidos en el Experimento 1, donde se evaluaron 36 genotipos ante DH en etapas vegetativas, y refuerzan la hipótesis de que la ET BT es un carácter con un fuerte componente constitutivo en soja.

En condiciones hídricas limitantes, el comportamiento de los genotipos fue similar al observado durante la fase vegetativa, ya que se demostró una correlación significativa ($p < 0.10$) y positiva entre ambas ET determinadas en experimentos independientes (Tabla 3.14). Los G previamente seleccionados por su alta y baja ET durante la fase vegetativa (BR16 y Línea Paraná, respectivamente) mantuvieron su comportamiento contrastante durante el período de determinación del número de semillas (Tabla 3.10 y Fig. 3.7A). Si bien en el Experimento 2, sólo se evaluaron seis G, estos resultados, sugieren la posibilidad de identificar genotipos con alta ET BT durante el período crítico en soja a partir de evaluaciones de la ET durante la fase de crecimiento vegetativo.

3.4.2. Eficiencia transpiratoria en términos de biomasa reproductiva y su asociación con el rendimiento y sus componentes

Durante el período de determinación del NS, en coincidencia con los resultados obtenidos en la ET BT_{DH}, este trabajo demostró que la ET en la generación de la biomasa reproductiva (ET BR_{DH}) se incrementó significativamente ($p < 0.05$) ante estrés hídrico en cinco de los seis G evaluados (Tabla 3.10 y Fig. 3.7B). Cuando medida durante la imposición del DH, la ET BR_{DH} fue mayor en los genotipos RA709 y Bragg (Tabla 3.10 y Fig. 3.7B), los cuales exhibieron la mayor relación entre la materia seca

reproductiva y la materia seca total (MSR/MST; Tabla 3.6). Las diferencias en los coeficientes de partición en soja están asociados principalmente a la dinámica de generación y tasa de crecimiento de las estructuras reproductivas, en lugar de la habilidad de suministrar asimilados a los frutos en desarrollo (Egli et al. 1985). Por ende, las diferencias encontradas entre G durante el período de DH en la ET BR_{DH} estarían asociadas a diferencias en la dinámica de generación y fijación de vainas de los G y ésta sería también la razón por la cual el comportamiento de los G se modificó según se trate de ET en términos de biomasa total o reproductiva (Tabla 3.10 y Fig. 3.7). Nuevos estudios serán necesarios para poner a prueba la hipótesis de que la dinámica temporal de generación de estructuras reproductivas modifica la ET en términos de biomasa reproductiva en soja.

Restablecidas las condiciones hídricas (Fig. 3.3), las diferencias en la transpiración se mantuvieron entre RH en todos los G, siendo la transpiración acumulada durante el periodo de determinación del PS (i.e. período postDH) significativamente ($p=0.0002$) menor en las plantas que habían sido sometidas a condiciones hídricas limitantes (Tabla 3.5). La transpiración está directamente relacionada con el área foliar total y la transpiración por unidad de área foliar la cual depende principalmente de la CE (Sadras et al. 1993). Si bien no se midió la CE, las diferencias entre RH en la transpiración en el periodo postDH estuvieron asociadas con la menor AFP generada en el DH al finalizar el período de generación del área foliar, coincidente con el final del DH (Tabla 3.7), y a la menor DAF en los G donde se evaluó su duración (Tabla 3.8).

Durante el período postDH, las diferencias entre RH en la transpiración (Tabla 3.5) y en la materia seca reproductiva se mantuvieron en todos los G (Tabla 3.6 y Fig. 3.4). Por el contrario, la ET BR de las plantas que fueron sometidas a condiciones hídricas limitantes cambió a valores similares a los controles, sin variaciones por ende, entre RH ($p=0.05$) en cinco de los seis genotipos evaluados (Tabla 3.11). Sólo en el genotipo Línea Paraná, la ET $BR_{post-DH}$ fue menor ($p<0.05$) en el DH, siendo la misma 40% inferior respecto a su C (Tabla 3.11 y Fig. 3.8). Esto indicaría que Línea Paraná (genotipo previamente clasificado como de baja ET durante la fase vegetativa, Tabla 3.1) tuvo una menor capacidad de recuperar su normal funcionamiento luego de finalizado el DH.

En base a la revisión bibliográfica realizada, éste sería el primer estudio que evalúa diferencias genotípicas en la ET durante la fase reproductiva en soja, particularmente en G previamente seleccionados por su comportamiento contrastante en la ET y transpiración durante la fase vegetativa. Los resultados desarrollados y discutidos en este capítulo demuestran por primera vez en soja que existen diferencias entre G y que el comportamiento de la ET en términos de biomasa reproductiva en los G es dinámico, modificándose según el RH (interacciones RH*G significativas; Tablas 3.10 y 3.11) y según el período de evaluación (Fig. 3.9). Por lo tanto, debido a las diferencias en el comportamiento genotípico entre períodos y considerando que el rendimiento en soja es el resultado de ambos componentes (número y peso de semillas) y que en soja, si el cultivo se recupera tardíamente de un estrés hídrico que disminuyó el NS, el aporte relativo del PS en el rendimiento y por lo tanto la capacidad compensatoria aumenta (Borras et al. 2004; Board et al. 1999), las evaluaciones de la contribución de la ET BR sobre el rendimiento y su estabilidad, deben hacerse integrando en el cálculo de la ET los períodos de determinación de ambos componentes del rendimiento (ET BR_{total}).

En este estudio, asimismo, se demostró que existen diferencias en el comportamiento de los G en términos de la ET BR_{total} en respuesta a condiciones de DH durante el período de determinación del número de semillas (Tabla 3.11 y Fig. 3.10). Dependiendo del genotipo, la ET BR_{total} se incrementó o se mantuvo cuando la soja fue expuesta a condiciones hídricas limitantes durante el PC (Tabla 3.11). Independientemente de la respuesta a las condiciones hídricas limitantes, en el régimen DH, se observaron diferencias entre G en la ET BR_{total}. Los G BR16 y Línea Paraná, previamente clasificados como de mayor y menor ET durante la fase vegetativa, respectivamente (Tabla 3.1), fueron los de mayor y menor ET BR durante la fase reproductiva (Tabla 3.11).

La relación significativa y positiva obtenida entre la ET BR_{total} y el rendimiento relativo en el régimen DH (Fig. 3.17C), demuestra por primera vez en soja que los genotipos de mayor ET BR_{total} fueron los de mayor estabilidad de rendimiento ante condiciones hídricas limitantes durante el PC. En trigo, se encontró una asociación directa entre la discriminación isotópica del ¹³C -i.e. mayor discriminación isotópica del ¹³C, mayor ET (Rebetzke et al. 2002)- y el rendimiento y su estabilidad en ambientes mediterráneos con déficit hídrico en la parte final del ciclo (Condon et al. 2002; Rebetzke et al. 2002; Condon et al. 2004). Si bien el NS es el componente con mayor asociación en el rendimiento (Kantolic et al. 2003), en general, la asociación obtenida en este capítulo entre la ET BR_{total} y el rendimiento relativo en el DH fue explicada por el componente PS y quizás por la capacidad de compensación del PS ante la disminución del NS, ya que la ET BR_{total} se relacionó significativa ($p < 0.05$) y positivamente con el PS (Fig. 3.16B) y significativa ($p < 0.10$) y positivamente con el PS relativo al C en el DH (Fig. 3.16C).

Las estrategias para lograr estabilidad de rendimiento de los G que incrementaron significativamente la ET BR_{total} ante condiciones hídricas limitantes y fueron de alta ET BR_{total} en el DH (Bragg y BR16) fueron diferentes y contrastantes al comportamiento de Línea Paraná (genotipo que disminuyó significativamente la ET BR_{total} ante condiciones hídricas limitantes y fue el de menor ET BR_{total} en el DH). Por un lado, BR16 mostró una mayor capacidad de compensar la disminución del NS a través del PS (Fig. 3.11), ya que el PS fue en el DH significativamente mayor (Tabla 3.12), siendo además el genotipo de mayor PS relativo al C en el DH (Fig. 3.11 y 3.16C). Por otro lado Bragg, se diferenció respecto a Línea Paraná por tener una menor disminución en el NS relativa al C en el DH (Fig. 3.11) y fue, junto a BR16, el genotipo de menor aborto relativo de vainas \geq a 1 centímetro (Fig. 3.14). Línea Paraná no solo disminuyó el NS en respuesta al DH, sino que tampoco tuvo capacidad de compensar la disminución del NS con el PS ya que fue el genotipo de menor PS relativo al C en el DH (Fig. 3.11 y 3.16C). Este genotipo exhibió la menor DAF relativa al C en el DH (Tabla 3.8), por lo que esta podría ser una de las causas de esa mayor caída relativa del peso de semillas (Tabla 3.12 y Fig. 3.11). Otros estudios, demostraron que una menor duración del área foliar está asociada a acortamiento del llenado de semillas, lo que afecta el peso final de las mismas (Brevedan y Egli 2003; De Souza et al. 1997).

En base a la revisión bibliográfica realizada, ésta sería la primera vez que se demuestran para el cultivo de soja diferencias genotípicas en la ET BR_{total} asociadas positivamente con la estabilidad del rendimiento ante condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del número de semillas. Por lo tanto, la utilización de la ET BR_{total} como criterio de selección permitiría identificar genotipos de mayor

estabilidad de rendimiento cuando el cultivo es sometido a condiciones hídricas limitantes durante el PC.

En trigo, la técnica de discriminación isotópica del ^{13}C ha permitido obtener genotipos tolerantes a estrés hídrico terminal en Australia (Condon et al. 2004). Sin embargo, en esta especie, la ET estaría asociada con tasas de crecimiento del cultivo menores -y por lo tanto menor rendimiento- en condiciones hídricas no limitantes (Blum 2005; 2009; Condon et al. 2002). En este estudio, no se encontró evidencia de que una mayor ET BR_{total} en condiciones con limitantes hídricas conlleve penalidades en el rendimiento en condiciones hídricas no limitantes, ya que la asociación entre la ET BR_{total} en DH y el rendimiento en el régimen C fue no significativa ($y=17.67 + 16.28x$; $R^2=0.16$; $p=0.439$). Por lo tanto, la utilización de la ET BR_{total} como criterio de selección secundaria, no arrastraría penalidades sobre el rendimiento en ambientes sin restricciones hídricas en soja.

Recientemente, Sinclair et al (2010) evaluaron, utilizando un modelo de simulación de soja, el impacto potencial en el área sojera de Estados Unidos de diferentes caracteres fisiológicos asociados con tolerancia a la sequía, demostrando los beneficios y penalidades sobre el rendimiento de cada uno de ellos. Por lo tanto para una mejor e integra valoración del impacto potencial de la ET en soja, nuevos estudios utilizando esta aproximación deberán ser llevados a cabo.

3.4.3. Eficiencia transpiratoria a través de fases de crecimiento

Otro aspecto que se profundizó en este estudio fue la variación de la ET durante la ontogenia del cultivo y su relación con el rendimiento y su estabilidad ante condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del número de semillas. La utilización de caracteres secundarios asociados con el rendimiento que se expresan previo a la floración permite la identificación temprana de G superiores (Edmeades et al. 1998). Para ello, se recurrió al análisis en forma conjunta de experimentos independientes (Experimento 1 – Capítulo II - y Experimento 2 - este capítulo-).

Los resultados desarrollados en este capítulo muestran, al menos en el conjunto de G utilizados, que la ET durante la fase vegetativa tanto en el régimen hídrico C como en el DH correlacionaron significativa ($p<0.05$) y positivamente con la ET BR_{total} relativa al C en el DH durante la fase reproductiva (Figs. 3.19C y D) y con el rendimiento relativo al C en el DH (Figs. 3.20C y D). Estos resultados indican que, a partir de mediciones de la ET durante la fase vegetativa, e indistintamente en condiciones sin o con condiciones hídricas limitantes, se puede identificar G con incrementos superiores en su ET BR_{total} ante estrés hídrico durante la fase reproductiva. En este estudio, genotipos de alta ET en fases vegetativas demostraron mayor estabilidad en su rendimiento ante condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del número de semillas en soja.

Paralelamente, se demostró en este capítulo que la ET durante la fase vegetativa en el régimen hídrico C correlacionó significativa ($p<0.05$) y positivamente tanto con la ET BR_{total} como con el rendimiento por planta en el DH (Fig. 3.19A y 3.20A, respectivamente). Por el contrario, y si bien se mantuvo el comportamiento de los G extremos (i.e. BR16 y Línea Paraná), la correlación entre la ET durante la fase vegetativa en el régimen hídrico DH y la ET BR_{total} y el rendimiento por planta en el DH no fue significativa ($p=0.05$; Figs. 3.19B y 3.20B, respectivamente). Por lo tanto en soja, a partir de mediciones de la ET durante la fase vegetativa en condiciones sin

limitantes hídricas, sería posible identificar G de mayor ET BR_{total} , rendimiento y estabilidad de rendimiento ante situaciones con DH durante el período de determinación del número de semillas. En trigo, se encontró que los G de menor discriminación del ^{13}C (i.e. mayor ET) lo eran tanto en condiciones hídricas no limitantes como limitantes (Condon et al. 1990) por lo que se utilizó la discriminación del ^{13}C para identificar genotipos con mayor ET y estabilidad de rendimiento en ambientes con DH a partir de evaluaciones realizadas en condiciones sin limitantes hídricas (Condon et al. 1990; Condon et al. 2004). Si bien en este estudio, no se determinaron las causas fisiológicas de la variación genotípica en la ET, los G de mayor ET tendrían, independientemente del estadio fenológico y condición hídrica, una mayor EUA intrínseca, carácter que les permitiría mantener o disminuir en menor proporción el rendimiento ante condiciones hídricas limitantes.

Finalmente, los antecedentes demostrados y discutidos en este capítulo son promisorios en cuanto a la factibilidad de utilizar la ET durante la fase vegetativa, sin la necesidad de generar condiciones hídricas limitantes, como carácter de selección de G con mayor tolerancia al DH durante la fase reproductiva, facilitando así las tareas de los programas de mejoramiento genético.

3.5. Conclusiones

El comportamiento genotípico en la ET en términos de biomasa total durante el período de determinación de semillas es independiente de la condición hídrica, por lo que la ET en la producción de biomasa total es un atributo de naturaleza constitutiva durante el PC en soja.

En soja, existen diferencias entre G en la ET en términos de biomasa reproductiva durante la fase de crecimiento reproductivo y en su respuesta genotípica ante condiciones hídricas limitante durante el período de determinación del número de semilla.

La ET en términos de biomasa reproductiva durante la fase de crecimiento reproductivo está directamente relacionada con la estabilidad del rendimiento cuando la soja es sometida a condiciones hídricas limitantes durante el periodo de determinación del número de semillas. Por lo tanto, es posible en soja identificar genotipos con mayor estabilidad en el rendimiento utilizando la ET en la producción de biomasa reproductiva como carácter de selección secundario.

Es posible en soja identificar G con mayores incrementos en su ET en términos de biomasa reproductiva y estabilidad del rendimiento ante condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del número de semillas a partir de evaluaciones de la ET durante la fase vegetativa indistintamente en condiciones sin o con limitantes hídricas.

A partir de evaluaciones de la ET durante la fase vegetativa en condiciones sin limitantes hídricas, es posible identificar G de mayor ET en términos de biomasa reproductiva, rendimiento y estabilidad de rendimiento ante condiciones hídricas limitante durante el período de determinación del número de semillas.

4. CAPITULO IV: CONSIDERACIONES FINALES

En la presente tesis, se han generado bases fisiológicas para conocer si en soja la ET puede ser utilizada como criterio de selección en la identificación de G con tolerancia diferencial al DH. Para ello, se estudió en primera instancia si existe variabilidad intraespecífica en la ET y cómo ésta es modulada en distintos G ante cambios en la disponibilidad hídrica en el suelo (Capítulo II). Adicionalmente, se estudió la asociación entre ET y la CE durante la fase de crecimiento vegetativo (Capítulo II). En una segunda fase de estudio, se evaluó la ET durante la fase reproductiva enfatizando sobre su relación con la estabilidad del rendimiento y los componentes número y peso de semillas (Capítulo III). Este segundo estudio se realizó con seis G caracterizados con nivel de transpiración y ET contrastante durante la fase vegetativa, los cuales fueron sometidos a diferentes condiciones hídricas durante etapas críticas de definición del rendimiento. Finalmente, se estudió la estabilidad del carácter ET durante la ontogenia del cultivo y su relación con el rendimiento y la estabilidad del rendimiento (Capítulo III). Las variables estudiadas en esta tesis y sus relaciones se esquematizan en la Fig. 4.1.

4.1. Contrastación de hipótesis

Durante el desarrollo de la presente tesis, se han presentado y analizado resultados que responden a los objetivos formulados en el Capítulo I, permitiendo presentar evidencias para aceptar o rechazar las hipótesis planteadas, como se demuestra a continuación:

Objetivo 1.2.1.1.1. Evaluar y cuantificar la variabilidad intraespecífica en la ET durante la fase de crecimiento vegetativo en respuesta a condiciones hídricas limitantes.

Los resultados presentados en el Capítulo II, muestran a través del análisis de 36 G que existe variabilidad intraespecífica en la ET en soja (Tabla 2.8 y Figs. 2.9 y 2.11), que el comportamiento genotípico en la ET es diferente entre G en condiciones sin limitantes hídricas, por lo que existe un fuerte componente constitutivo en la expresión de la ET en soja durante la fase vegetativa (Tabla 2.8) y que los niveles inducibles en condiciones con limitantes hídricas varían menos que la respuesta constitutiva (ausencia de interacción RH*G, Tabla 2.8). De este modo, se puede *aceptar* la hipótesis 1.3.1 que proponía: “En soja, la ET durante la fase de crecimiento vegetativo es un atributo de naturaleza constitutiva que tiene variabilidad intraespecífica”.

Objetivo 1.2.1.1.2. Analizar la relación entre la ET y la CE bajo diferentes niveles de agua.

En el Capítulo II se demuestra que las relaciones entre la ET y las diferentes formas de valoración de la CE utilizadas en este trabajo (i.e. CE promedio en ambos RH, CE en días con bajo y alto DPVce en el régimen C y CE mínima en el régimen DH) sólo fueron significativas en dos de las diez relaciones analizadas (Figs. 2.19-2.21), por lo que estos resultados aportan evidencia para rechazar la hipótesis 1.3.2 que proponía: “En soja, la ET está negativamente relacionada con la CE tanto en condiciones hídricas limitantes como no limitantes”.

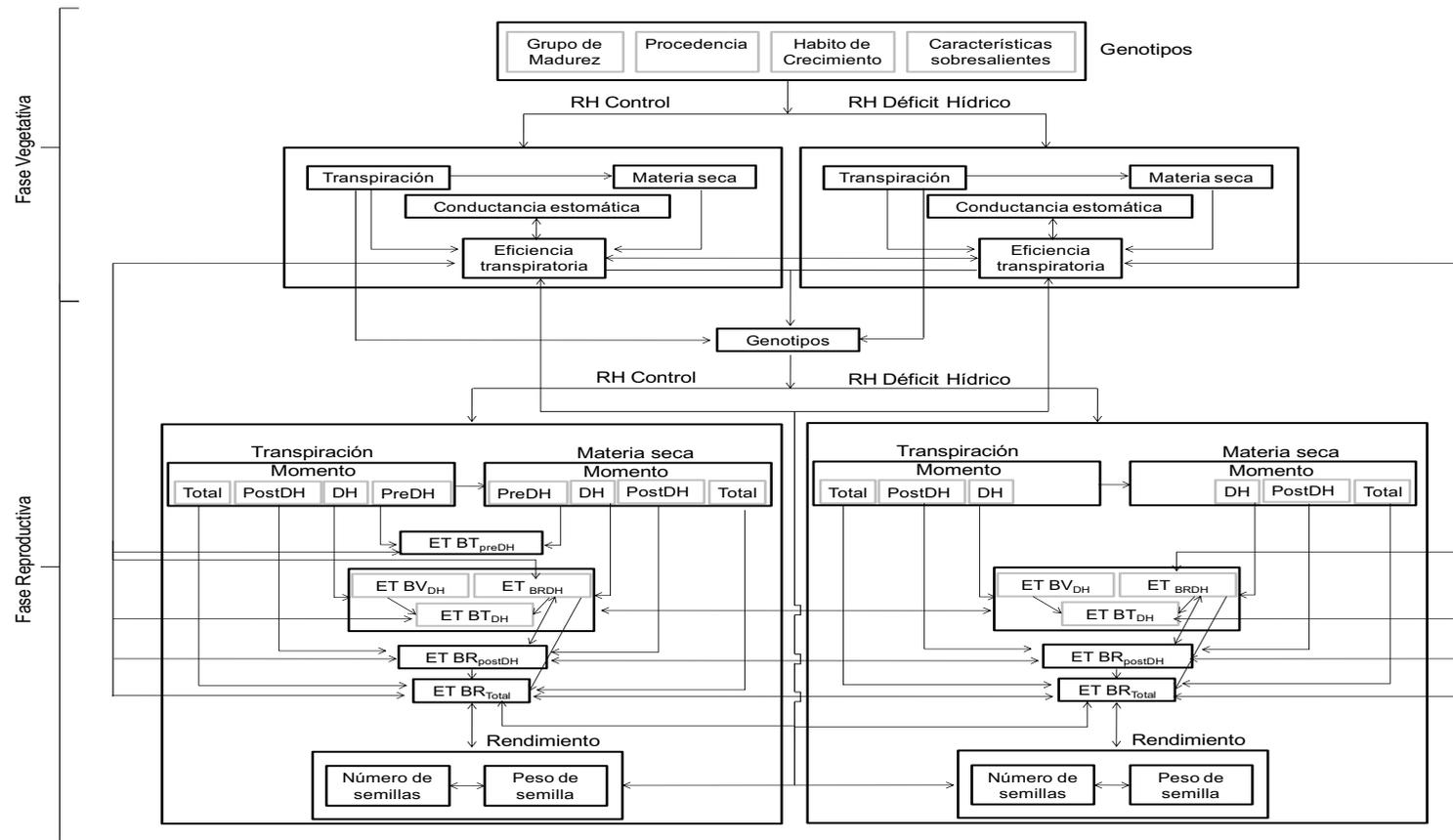


Fig. 4.1 Esquema de las variables y relaciones estudiadas para evaluar la eficiencia transpiratoria como atributo de tolerancia al déficit hídrico en soja.

Objetivo 1.2.1.2.1. Evaluar los cambios en la ET durante la fase reproductiva ante cambios en la disponibilidad hídrica durante la etapa crítica de determinación del número de semillas.

Los resultados presentados en el Capítulo III muestran que existe una respuesta diferencial en los G (significativa interacción RH*G) en los cambios en la ET en términos de la biomasa reproductiva durante la fase reproductiva completa ante cambios en la disponibilidad hídrica durante la etapa crítica de determinación del número de semillas (Tabla 3.11 y Fig. 3.10). Los genotipos identificados como de alta e intermedia ET durante la fase vegetativa (Tabla 3.1), incrementaron la ET en términos de biomasa reproductiva en respuesta a las condiciones hídricas limitantes, mientras que los dos restantes no la modificaron (Tabla 3.11). Por lo tanto y debido a que no existió una respuesta general y única en todos los G evaluados, la hipótesis 1.3.3 que proponía que “la ET en términos de biomasa reproductiva se incrementa durante la fase de crecimiento reproductiva ante limitantes hídricas limitantes durante el periodo de determinación del número de semillas en soja” es aceptada en forma parcial.

Objetivo 1.2.1.2.2. Analizar la contribución de la ET durante la fase de crecimiento reproductivo en la estabilidad del rendimiento y sus componentes número y peso de semillas cuando la soja es sometida a condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del número de semillas.

Las diferencias encontradas entre G en la ET en términos de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva ante condiciones de agua limitante durante el período de determinación del número de semillas (Tabla 3.11) correlacionaron significativa y positivamente con el rendimiento relativo y, consecuentemente, la estabilidad del rendimiento fue mayor en los G de alta ET (Fig. 3.17C). De este modo, se puede aceptar la hipótesis 1.3.4 “Genotipos de soja con mayor ET durante la fase reproductiva tendrán mayor estabilidad en el rendimiento cuando son expuestos a condiciones de agua limitante durante el período de determinación del número de semillas.

En general, la ET en términos de biomasa reproductiva contribuyó a la estabilidad del componente PS tal como lo demuestran los resultados presentados en la Fig. 3.16C. Por el contrario, no se encontró correlación con el NS relativo (texto, página 109 y párrafo 2) por lo que la ET en términos de biomasa reproductiva calculada para la fase reproductiva no contribuyó a la estabilidad del componente NS.

Objetivo 1.2.1.3. Evaluar si es posible identificar genotipos de mayor ET y estabilidad de rendimiento ante condiciones hídricas limitante durante la fase reproductiva a partir de mediciones de la ET durante la fase vegetativa.

Los resultados presentados en el Capítulo III muestran que a partir de la evaluación de la ET durante la fase vegetativa en condiciones con limitantes hídricas no es posible identificar G de mayor ET en términos de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva (Fig. 3.19B), pero que sí es posible identificar G de mayor estabilidad de rendimiento ante condiciones hídricas limitante durante el período de determinación del número de semillas (Fig. 3.20D). Complementariamente, las Figs. 3.19A y 3.20C muestran que a partir de la evaluación de la ET durante la fase vegetativa en condiciones sin limitantes hídricas es posible identificar G de mayor ET en términos de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva y mayor estabilidad de rendimiento

ante condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del número de semillas. Estos resultados presentan evidencia para aceptar parcialmente la hipótesis 1.3.5 que proponía “Resulta posible identificar genotipos de mayor ET y estabilidad de rendimiento ante condiciones hídricas limitantes durante la fase reproductiva a partir de mediciones de ET realizadas durante la fase vegetativa”. Como en este estudio se priorizó estudiar G de transpiración y ET contrastante durante la fase vegetativa, un nuevo experimento que incluya más G contrastantes (sobre todo de baja ET) permitiría mejorar el conocimiento de estas asociaciones.

Por lo tanto, los objetivos planteados al comienzo de esta tesis fueron cumplidos en su totalidad permitiendo responder así las diferentes hipótesis que se plantearon en cada uno de los experimentos realizados.

4.2. Aportes originales al conocimiento científico

A partir de los experimentos descritos en los capítulos II y III de esta tesis, se han generado nuevos conocimientos fisiológicos que indagan en el carácter ET en el cultivo de soja. Recientemente, este carácter fue señalado por su potencial para mejorar el rendimiento de la soja en condiciones de estrés hídrico (Manavalan et al. 2009). Los resultados obtenidos han permitido generar aportes originales al conocimiento científico tal como se detallan a continuación:

1. Los antecedentes en soja respecto a la variabilidad intraespecífica en la ET al momento de iniciar esta tesis demostraban que, en condiciones con limitantes hídricas durante la fase vegetativa, había diferencias entre G (Mian et al. 1998; Mian et al. 1996). Una evidencia posterior publicada durante la realización de esta tesis confirmó los resultados obtenidos por dichos autores (Hufstetler et al. 2007). Sin embargo, en estos estudios sólo se evaluaron G en condiciones con limitantes hídricas desconociéndose, por ende, si la ET se modifica ante cambios en las condiciones hídricas. Este aspecto es fundamental para conocer el tipo y la magnitud de los cambios en la ET en respuesta a condiciones hídricas limitantes y, por lo tanto, realizar una completa valoración de la variabilidad intraespecífica de la ET en soja. Por otro lado, no había antecedentes acerca de la existencia de variabilidad intraespecífica en la ET en G argentinos. Durante el desarrollo de esta tesis y, a través de un análisis de treinta y seis G, se demostró que independientemente del genotipo, la ET aumenta significativamente en condiciones limitantes de agua (Tabla 2.8 y Fig. 2.11). Se pudo determinar y confirmar que hay variabilidad intraespecífica en la ET durante la fase vegetativa y que esta variabilidad es independiente de la condición hídrica (Tabla 2.8 y Fig. 2.11). En particular, se demostró que existe variabilidad genotípica en el carácter ET en genotipos argentinos liberados comercialmente (Tabla 2.8). Por lo tanto, los resultados presentados significan una extensión de los trabajos de Hufstetler et al. (2007) y Mian et al. (1998; 1996), siendo además la primera vez que se demuestra variabilidad genotípica en la ET en genotipos argentinos.

2. Se había hipotetizado a partir de los resultados de un experimento durante la fase vegetativa que la ET es un carácter constitutivo en soja (Earl, 2002). Sin embargo, en dicho trabajo sólo se evaluaron dos G, marco experimental que no permitiría resultados concluyentes. En esta tesis, utilizando treinta y seis genotipos evaluados bajo dos condiciones hídricas contrastantes, se encontró que el comportamiento de los G en términos de su ET durante la fase vegetativa es diferente entre G en condiciones sin limitantes hídricas (Tabla 2.8), por lo que existe un fuerte componente constitutivo en la expresión de la ET en soja durante la fase vegetativa.

Estos resultados se complementan con los obtenidos en el capítulo III, que demuestran que el comportamiento de los seis G evaluados en la ET en términos de biomasa total durante parte de la fase reproductiva (i.e. período de determinación del número de semillas) también fue diferente entre G en condiciones sin limitantes hídricas (Tabla 3.10). Ambas evidencias demuestran por primera vez en soja que durante la fase vegetativa y parte de la reproductiva, la ET en la producción de biomasa total es un atributo constitutivo o con un fuerte componente constitutivo. En otros cultivos, como algodón (Fish y Earl 2009), sorgo (Mortlock y Hammer 2000), vicia (Khan et al. 2007) y girasol (Sadras et al. 1991) no se encontró interacción entre genotipos y tratamientos hídricos para la variable ET evaluada durante la fase vegetativa.

3. Las diferencias entre G en la ET en soja estarían asociadas con cambios en la regulación estomática (Earl, 2002). En la presente tesis, si bien se encontró que la CE fue diferente entre G tanto en condiciones con y sin limitantes hídricas (Tabla 2.9 y Fig. 2.17), estas diferencias no explicaron la variabilidad intraespecífica encontrada en la ET, ya que sólo se encontró asociación entre ambas variables en dos de las diez situaciones evaluadas (Figs. 2.19-2.21). Por lo tanto, no se obtuvieron evidencias para demostrar que las diferencias en la ET entre G están asociadas con cambios en la regulación estomática. La falta de asociación entre ambas variables puede deberse, como se discutiera en el Capítulo II, a la alta variación de la CE en el tiempo y en diferentes puntos de la planta o bien a otros mecanismos involucrados, los cuales serán discutidos con mayor detalle en la sección siguiente (“Implicancias para futuras líneas de investigación”).

4. En soja, se desconocía si existen diferencias genotípicas en la ET ante cambios en la disponibilidad hídrica durante el período de determinación del número de semillas. Para resolver este interrogante, se analizó en seis G la mejor forma de evaluar la ET durante la fase reproductiva (ET, calculada como el cociente entre la producción de biomasa y la transpiración) concluyéndose que la misma debe calcularse en términos de biomasa reproductiva total, integrando los períodos de determinación del número y peso de semillas ($ET\ BR_{total}$) ya que: i) si se utiliza la producción de biomasa total, el proceso de senescencia dificulta su evaluación (Fig. 3.4 y 3.6); y ii) el comportamiento de los G se modifica durante los periodos de determinación del número y peso de semillas (Fig. 3.9), aspecto probablemente asociado con diferencias en la dinámica de generación y fijación de vainas de los G y diferencias en la capacidad de compensación de la disminución del número de semillas a través del incremento del peso de semilla (Fig. 3.11). Luego, se demostró por primera vez en soja que existen diferencias entre G en la ET durante la fase reproductiva ($ET\ BR_{total}$, Tabla 3.11). A diferencia de la ET en términos de biomasa total (Tablas 2.8 y 3.10), la respuesta de los G en su $ET\ BR_{total}$ ante cambios en la disponibilidad hídrica es diferente según el genotipo (pudiendo aumentar o sólo mantenerse ante condiciones hídricas limitantes; Tabla 3.11).

5. No existían evidencias en soja acerca de la contribución de la ET sobre la estabilidad del rendimiento y sus componentes ante limitantes hídricas durante el período de determinación del número de semillas, ya que nunca se había evaluado la ET durante la fase reproductiva. En el capítulo III, se demostró que hay diferencias entre G en la ET en términos de biomasa reproductiva (Tabla 3.11) y que ésta está directamente relacionada con la estabilidad del rendimiento cuando la soja es sometida a condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del número de semillas (Fig. 3.17C). En este estudio, el componente del rendimiento asociado con la ET fue el peso individual de las semillas (Fig. 3.16B). Por lo tanto, ésta es la primera vez que se

demuestra en soja, y a través de un análisis de diferentes G, que la ET en la producción de biomasa reproductiva puede utilizarse como carácter secundario asociado con la estabilidad del rendimiento y por ende con la tolerancia al déficit hídrico en soja.

6. En soja, no existían antecedentes de los cambios en la ET durante la ontogenia del cultivo y, por lo tanto, se desconocía si era posible identificar genotipos de mayor ET y estabilidad de rendimiento ante condiciones hídricas limitantes durante la fase reproductiva a partir de mediciones de la ET durante la fase vegetativa. En esta tesis, se demostró que es posible identificar G con mayores incrementos en su ET en términos de biomasa reproductiva y estabilidad del rendimiento ante condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del número de semillas a partir de evaluaciones de la ET durante la fase vegetativa indistintamente en condiciones sin o con limitantes hídricas (Figs. 3.19C, 3.19D, 3.20C y 3.20D). Paralelamente, se demostró que a partir de mediciones de la ET durante la fase vegetativa en condiciones sin limitantes hídricas es posible identificar G de mayor ET BR_{total} y rendimiento en términos absolutos (Figs. 3.19A y 3.20A). Por lo tanto, esta tesis demostró por primera vez en soja, que es posible identificar G de mayor tolerancia al DH durante el período de determinación del número de semillas, a partir de mediciones de la ET durante la fase vegetativa sin necesidad de generar condiciones hídricas limitantes durante las evaluaciones.

4.3. Implicancia para futuras líneas de investigación

El desarrollo de esta tesis permitió generar nuevo conocimiento científico para contribuir a la generación de las bases fisiológicas que permitan responder si la ET puede ser utilizada como criterio de selección secundaria en programas de mejoramiento genético de soja enfocados en la identificación de G con tolerancia al DH. Sin embargo, numerosos aspectos han quedado sin resolver y se han generado nuevos interrogantes a resolver en futuras investigaciones. Los principales interrogantes a resolver se detallan a continuación:

Determinación de las causas fisiológicas de las diferencias en la eficiencia transpiratoria entre genotipos

Durante el desarrollo de la presente tesis, se demostró que existe variabilidad intraespecífica en la ET durante la fase vegetativa y que existe diferencia entre G en la ET durante la fase reproductiva. Sin embargo, no se pudieron determinar las causas fisiológicas de las diferencias en la ET entre G. Los antecedentes indican que las diferencias entre G en la ET pueden estar asociados con cambios en la EUA intrínseca (relación entre la asimilación neta de CO_2 por la fotosíntesis y la CE en el mismo período; Tambussi et al. 2007), posiblemente como consecuencia de variaciones en la CE y/o en la capacidad fotosintética como fue demostrado en trigo (Condon et al. 1990; 2004) y en maní (Nageswara Rao y Wright 1994; Nageswara Rao et al. 1995); o bien asociados con cambios en la conductancia de la cutícula de la hoja cuando la CE es mínima como consecuencia de déficit hídricos severos tal como lo demuestran los resultados reportados en soja (Hufstetler et al. 2007). Paralelamente, las diferencias en la ET entre G no sólo podrían estar asociadas con variaciones instantáneas sino también con diferencias en la cinética diaria del intercambio gaseoso que hacen que la relación entre la fotosíntesis y la transpiración acumulada diaria sea diferente entre G (Roussel et al. 2009). Para lograr dilucidar este interrogante en soja, se podrían seleccionar G contrastantes en ET (como los encontrados en la presente tesis) y evaluar los cambios en la CE y cuticular y la fotosíntesis en diferentes días y momentos del día durante un

período con condiciones hídricas limitantes. Conocidas las causas de las diferencias en la ET, se podría enfocar la selección en forma diferencial. Así, por ejemplo, si ET está asociada con menor CE y/o conductancia cuticular, sería un carácter potencialmente útil para estrés hídrico terminal cuando una menor conductancia y por ende, una menor transpiración, puede conducir a un remanente de agua en el suelo, en especial para las etapas más tardías y críticas para el rendimiento. Si, por el contrario, ET estuviera asociada con una mayor capacidad fotosintética, este carácter sería potencialmente útil para estreses hídricos que se produzcan en cualquier momento del ciclo. Además, conocidas las causas de las diferencias en la ET entre G se podría explicar la falta de asociación entre la CE y la ET encontrada en esta tesis (Cap II).

Determinación de las causas de la asociación entre la eficiencia transpiratoria en términos de biomasa reproductiva y la estabilidad del rendimiento

En el capítulo III, se demostró a través de un análisis de diferentes G que: i) existen diferencias en el comportamiento de los G en la ET en términos de biomasa reproductiva durante la fase reproductiva (ET BR_{total}), ii) que el comportamiento de los G se modificó ante cambios en la disponibilidad hídrica y iii) que en condiciones hídricas limitantes, se puede utilizar la ET BR_{total} para identificar genotipos con diferente estabilidad en el rendimiento y, por lo tanto, con diferente tolerancia al DH. Sin embargo, resta por determinar en futuras investigaciones:

- i) Las causas de las variaciones en la ET BR_{total} entre G y en el comportamiento diferencial de los mismos ante cambios en las condiciones hídricas. Estas diferencias podrían estar asociadas, no sólo con procesos fisiológicos como los mencionados en el punto anterior, sino también con modificaciones en la relación fuente:destino en respuesta al DH y, por lo tanto, con la partición de fotoasimilados hacia estructuras reproductivas. La identificación de la causa de las diferencias genotípicas en la ET BR_{total} permitiría explicar la causa por la cual el comportamiento de los G en términos de biomasa reproductiva se modifica con el RH (interacción RH*G significativa).
- ii) Durante el desarrollo de la presente tesis, se generaron condiciones hídricas limitantes durante el período de determinación del número de semillas (Experimento 2). Sin embargo, se demostró que el componente del rendimiento que explicó las diferencias en la ET BR_{total} entre G y, consecuentemente, la asociación significativa y positiva entre la ET BR_{total} y la estabilidad del rendimiento en condiciones hídricas limitantes fue el PS. Por lo tanto, nuevos estudios serán necesarios para confirmar estos resultados y determinar las causas de la asociación de la ET BR_{total} con la estabilidad del rendimiento.

Para resolver los interrogantes descriptos en los dos puntos anteriores se debería plantear nuevos estudios donde se consideren los siguientes aspectos en el marco experimental:

- i) Ampliar el número de G evaluados. Para ello, se podría trabajar con un mayor número de variedades comerciales o líneas avanzadas de los programas de mejoramiento o bien generar poblaciones de evaluación a partir del cruzamiento de algunos de los padres de comportamiento contrastante en esta tesis como lo son BR 16 y Línea Paraná. La generación de poblaciones de evaluación a partir de cruzamiento de padres previamente caracterizados como contrastantes en su ET tiene una serie de ventajas que serán detalladas más adelante.

- ii) Sall y Sinclair (1991) demostraron que la fijación de nitrógeno a través de la simbiosis con la bacteria *Bradyrhizobium japonicum* en soja es el primer proceso que se ve afectado como consecuencia del déficit hídrico. Estudios posteriores demostraron que existe variabilidad genética en la sensibilidad a la nodulación bajo condiciones hídricas limitantes (Serraj et al. 2001; Sinclair et al. 2001; Sinclair et al. 2000), desarrollándose inclusive un método de selección indirecto de G contrastantes en este carácter y en su tolerancia al déficit hídrico (Sinclair et al. 2007; Sinclair et al. 2000). En los experimentos realizados en esta tesis, no se incluyó este factor como una posible fuente de variación en la respuesta genotípica. Por lo tanto, en el marco experimental de futuros ensayos se deberían evaluar los cambios en la ET incluyendo el factor inoculación con *Bradyrhizobium japonicum* para lo cual se debería analizar la respuesta de los G a condiciones hídricas limitantes en plantas con y sin inocular.

La contemplación de todos estos aspectos en futuros experimentos, aunque le agregan complejidad a los mismos, posibilitará una evaluación integral del carácter ET durante la fase reproductiva.

Evaluación de otros índices o atributos que permitan evaluar la eficiencia transpiratoria

Si bien el método de determinación de la ET utilizado en el presente trabajo permitió evaluar esta variable en diferentes G y momentos del ciclo ontogénico de la soja, nuevas alternativas para evaluar ET en soja en forma más sencilla y rápida son necesarias, en particular para evaluar un mayor número de genotipos. Para ello, existen dos posibles alternativas no excluyentes una de otra: i) identificar otros atributos menos complejos asociados o correlacionados con la ET medido a nivel de planta; ii) identificar regiones genómicas o genes asociados con la expresión de la ET que permitan ser utilizados como marcadores para la selección asistida.

Para cualquiera de las dos alternativas ya existen antecedentes en otros cultivos e inclusive en alguno de ellos existen antecedentes en soja. Atributos asociados con la ET que ya han sido estudiados son: la EUA intrínseca de las hojas (Condon et al. 2002), el área foliar específica (Nautiyal et al. 2002) y el contenido de cenizas (Hammer et al. 1997; Masle et al. 1992; Misra et al. 2010), entre otros. En base a la revisión bibliográfica realizada, el primero es el que cuenta con mayor cantidad de información reportada. La EUA intrínseca de las hojas puede ser estimada a partir de la discriminación del isótopo del carbono ^{13}C , discriminación que es modulada por la CE (suplemento del CO_2) o la tasa fotosintética (demanda del CO_2) o la combinación de ambas (Farquhar y Richards 1984). Las evidencias encontradas principalmente en trigo (Condon et al. 2004; 2002; 1990; Rebetzke et al. 2002) demuestran una correlación significativa y negativa entre la discriminación isotópica del ^{13}C y la ET. Estos resultados son promisorios para avanzar en futuras investigaciones en soja para evaluar no sólo la factibilidad de utilizar la discriminación del ^{13}C como estimador de la ET y por lo tanto como criterio de selección secundaria, sino también el momento, tejidos u órganos a muestrear, entre otras cosas.

Paralelamente con la discriminación isotópica del ^{13}C , se podría evaluar el contenido en los tejidos vegetales del isótopo del oxígeno ^{18}O ya que las variaciones en la discriminación de este isótopo del oxígeno están asociadas con cambios en la CE y, consecuentemente, con la transpiración (Barbour 2007). Por lo tanto, se podría hipotetizar que la utilización simultánea de la discriminación del ^{13}C y del ^{18}O

permitiría seleccionar en G con similar transpiración (i.e. similar discriminación del ^{18}O), G con diferente ET asociadas con distinta capacidad fotosintética (i.e. diferente discriminación del ^{13}C) considerando que el nivel de transpiración de los G modula la asociación entre la ET y la materia seca.

El otro camino alternativo para identificar genotipos contrastantes en su ET es la identificación y utilización de QTLs o genes ligados con la expresión de la ET. En soja, Mian et al. (1996; 1998) encontraron en dos poblaciones de mapeo diferentes un QTL ligado a un marcador de la ET. Estos antecedentes podrían servir para generar una población segregante a partir del cruzamiento de dos G de comportamiento contrastante (como los identificados en esta tesis; BR 16 y Línea Paraná con alta y baja ET, respectivamente). Luego sobre esta población, evaluar la presencia del QTL encontrado por Mian et al. (1996; 1998) y/o identificar nuevos QTLs asociados con la ET. Además, se podría sobre esta misma población evaluar la heredabilidad del carácter ET para conocer cuántos genes lo gobiernan y el aporte de cada uno de ellos para luego identificar los QTLs de mayor participación. Esto, sin dudas, tendría un impacto directo en el mejoramiento de la soja ya que la utilización de la selección asistida con marcadores moleculares permitiría ahorrar tiempo y trabajo, aumentando la eficiencia de los programas de mejoramiento.

Evaluación de la posibilidad de seleccionar genotipos tolerantes al déficit hídrico a partir de evaluaciones en fases tempranas del ciclo ontogénico y en condiciones hídricas no limitantes

Durante el desarrollo de esta tesis, se demostró que es posible utilizar la ET durante la fase vegetativa en condiciones hídricas no limitantes como carácter de selección para identificar G con mayor tolerancia al DH durante la fase reproductiva. Este aspecto es de potencial importancia para incrementar la eficiencia de trabajos de los programas de mejoramiento genético ya que al no ser necesario generar condiciones hídricas limitantes y poder seleccionar G superiores en fases tempranas del crecimiento se podría evaluar un mayor número de G en menos tiempo. Sin embargo, debido a que se usaron solo seis G en este estudio contrastantes en su nivel de transpiración y ET durante la fase vegetativa, se debería plantear en una futura investigación un experimento donde se evalúe un conjunto más amplio de genotipos y que incluya particularmente, genotipos de muy baja ET.

Evaluación del impacto potencial de los cambios en la ET utilizando modelos de simulación

Otro punto importante que debería ser estudiado en futuras investigaciones es la evaluación del impacto potencial de los cambios en la ET sobre la producción de soja. Para ello, se deberían utilizar modelos de simulación del cultivo de soja que permitan cuantificar el impacto de los cambios en la ET a través de un análisis de sensibilidad utilizando series climáticas de diferentes localidades. Estudios de este tipo se realizaron en soja para valoraron el efecto de los cambios en el crecimiento radical, la expansión foliar, el cierre estomático, la tasa transpiratoria máxima y la fijación de nitrógeno (Sinclair et al. 2010); en trigo para valorar el efecto de los cambios en la EUA intrínseca (Condon et al. 2004) y en sorgo para valorar los cambios en la tasa transpiratoria máxima (Sinclair et al. 2005). La cuantificación del impacto de los cambios en la ET en soja permitiría identificar el o los ambientes en los cuales los cambios en la ET podrían tener un potencial efecto benéfico en la producción de soja.

Evaluación del comportamiento de genotipos contrastantes en condiciones de campo

Los aportes originales al conocimiento de la ET en soja descriptos en esta tesis son el resultado de la evaluación del comportamiento de plantas individuales que crecieron en macetas con el fin de controlar y lograr una precisa evaluación del agua transpirada. Por lo tanto, estudios de campo que confirmen estos aportes serán necesarios en futuras investigaciones, principalmente por los siguientes motivos:

i) En condiciones de campo, en la medida que la canopia se desarrolla, la resistencia de la capa límite a la difusión del vapor de agua puede pasar a ser un factor relativamente más importante que la conductancia estomática en la regulación de la transpiración (Condon et al. 1990; 2002). Si bien en la presente tesis, no se determinaron las causas fisiológicas de las diferencias en la ET entre genotipos, las diferencias entre genotipos en la ET podrían minimizarse a escala del cultivo si los cambios en ET estuvieran sólo asociadas con cambios en la conductancia estomática.

ii) Como se mencionara en el capítulo I de esta tesis, una de las características fisiológicas que confiere tolerancia al déficit hídrico es el mantenimiento de la absorción de agua mediante sistemas radicales desarrollados en profundidad (Levitt, 1980). Las macetas restringen el crecimiento radical y por lo tanto pueden enmascarar diferencias genotípicas en la exploración radical lo que podría modificar los valores de ET obtenidos en los genotipos en esta tesis cuando son evaluados a campo.

5. BIBLIOGRAFÍA

Abbate PE, Dardanelli JL, Cantarero MG, Maturano M, Melchiori RJM, Suero EE (2004) Climatic and Water Availability Effects on Water-Use Efficiency in Wheat. *Crop Sci* 44: 474-483

Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M (1998) Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements. In: *Proceedings of the Irrigation and Drainage Paper No. 56*. Food and Agricultural Organization, United Nations, Rome, Italy

Andrade FH (1995) Analysis of growth and yield of maize, sunflower and soybean grown at Balcarce, Argentina. *Field Crops Res* 41: 1-12

Andriani JM, Andrade FH, Suero EE, Dardanelli JL (1991) Water deficits during reproductive growth of soybeans. I. Their effects on dry matter accumulation, seed yield and its components. *Agronomie* 11: 737-746

Angus JF, van Herwaarden AF (2001) Increasing Water Use and Water Use Efficiency in Dryland Wheat. *Agron J* 93: 290-298

Araus JL, Slafer GA, Reynolds MP, Royo C (2002) Plant breeding and drought in C3 cereals: what should we breed for? *Ann Bot* 89: 925-940

Austin DF, Lee M (1998) Detection of Quantitative Trait Loci for Grain Yield and Yield Components in Maize across Generations in Stress and Nonstress Environments. *Crop Sci* 38: 1296-1308

Austin RB (1993) Augmenting yield-based selection. *Plant Breeding: Principles and Prospects*. pp. 391-405

Baigorri HEJ, Croatto DRE (eds.) (2000) Manejo del cultivo de la soja en Argentina. INTA Centro Regional Córdoba - EEA Marcos Juárez

Board, JE, Tan Q (1995) Assimilatory capacity effects on soybean yield components and pod number. *Crop Sci* 35: 846-851

Barbour MM (2007) Stable oxygen isotope composition of plant tissue: A review. *Functional Plant Biology* 34: 83-94

Blum A (2005) Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential-are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research* 56: 1159-1168

Blum A (2009) Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Res* 112: 119-123

Board J, Kang M, Harville B (1999) Path analyses of the yield formation process for late-planted soybean. *Agron J* 91: 128-135

Brevedan RE, Egli DB (2003) Short Periods of Water Stress during Seed Filling, Leaf Senescence, and Yield of Soybean. *Crop Sci* 43: 2083-2088

Carter Jr TE, Burton JW, Bowman DT, Cui Z, Zhou X, Villagarcia MR, Niewoehner AS, Fountain MO (2003) Registration of 'N7001' Soybean. *Crop Sci* 43: 1126-1127

Carter Jr TE, De Souza PI, Purcell LC (1999) Recent advances in breeding for drought and aluminum resistance in soybean. *World Soybean Research Conference VI*, Chicago, Illinois, USA

Cattivelli L, Rizza F, Badeck F-W, Mazzucotelli E, Mastrangelo AM, Francia E, Marè C, Tondelli A, Stanca AM (2008) Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Res* 105: 1-14

Condon AG, Farquhar GD, Richards RA (1990) Genotypic variation in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in wheat. Leaf gas exchange and whole plant studies. *Aust J Plant Physiol* 17: 9-22

Condon AG, Richards RA, Rebetzke GJ, Farquhar GD (2002) Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield. *Crop Sci* 42: 122-131

Condon AG, Richards RA, Rebetzke GJ, Farquhar GD (2004) Breeding for high water-use efficiency. *J Exp Bot* 55: 2447-2460

Craufurd PQ, Wheeler TR, Ellis RH, Summerfield RJ, Williams JH (1999) Effect of Temperature and Water Deficit on Water-Use Efficiency, Carbon Isotope Discrimination, and Specific Leaf Area in Peanut. *Crop Sci* 39: 136-142

Chaves MM, Pereira JS, Maroco JP (2003) Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30: 239-264

Chimenti CA, Hall AJ (1993) Genetic variation and changes with ontogeny of osmotic adjustment in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica* 71: 201-210

Chimenti CA, Hall AJ (1994) Responses to water stress of apoplastic water fraction and of elasticity in sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotypes capacity for osmotic adjustment bulk modulus of contrasting. *Plant and Soil* 166: 101-107

Dardanelli JL, Balzarini M, Martinez MJ, Cuniberti M, Resnik S, Ramunda S, Herrero R, Baigorri H (2006) Soybean Maturity Groups, Environments, and Their Interaction Define Mega-environments for Seed Composition in Argentina. *Crop Sci*. 46: 1939-1947

De Souza PI, Egli DB, Bruening WP (1997) Water stress during seed filling and leaf senescence in soybean. *Agron J* 89: 807-812

Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2010) *InfoStat*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina

Donatelli M, Hammer GL, Vanderlip RL (1992) Genotype and water limitation effects on phenology, growth, and transpiration efficiency in grain sorghum. *Crop Sci* 32: 781-786

Earl HJ (2002) Stomatal and non-stomatal restrictions to carbon assimilation in soybean (*Glycine max*) lines differing in water use efficiency. *Environmental and Experimental Botany* 48: 237-246

Edmeades GO, Bolanños J, Bänziger M, Ribaut JM, White JW, Reynolds MP, Lafitte HR (1998) Improving crop yields under water deficits in the tropics. p. 437–451. In V.L. Chopra et al. (ed.). Crop productivity and sustainability - shaping the future. Proc. Int. Crop Sci. Congress, 2nd, New Delhi

Egli DB (1998) Seed biology and the yield of grain crops. CAB International, Oxford

Egli DB, Bruening WP (2006a) Temporal profiles of pod production and pot set in soybean. *J Agron* 24: 11-18

Egli DB, Bruening WP (2006b) Fruit development and reproductive survival in soybean: Position and age effects. *Field Crops Res* 98: 195-202

Egli DB, Zhen-wen Y (1991) Crop growth rate and seeds per unit area in soybean. *Crop Sci* 31:439-442

Egli DB, Guffy RD, Leggett. JE (1985) Partitioning of assimilate between vegetative and reproductive growth in soybean. *Agron J* 77: 917-922

Egli DB, Ramseur EL, Zhen-Wen Y, C.H. S (1989) Source-sink alterations affect the number of cell in soybean cotyledons. *Crop Sci* 29: 732-735

Ehdaie B, Waines JG (1993) Variations in water use efficiency and its components in wheat: I. Well-watered pot experiment. *Crop Sci* 33: 294-299

Farquhar GD, Richards RA (1984) Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust J Plant Physiol* 11: 539-552

FAOSTAT. 2011. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Disponible en <http://faostat.fao.org/site/567/default.aspx#ancor>. Acceso 03/05/2011

Fehr WR, Caviness CE (1977) Stages of soybean development. Special report 80. Iowa State University, Ames, IO

Fish DA, Earl HJ (2009) Water-Use Efficiency Is Negatively Correlated with Leaf Epidermal Conductance in Cotton (*Gossypium* spp.). *Crop Sci* 49: 1409-1415

Fischer RA (1981) Optimising the use of water y nitrogen through breeding of crops. *Plant Soil* 58, 249–278

Fletcher AL, Sinclair TR, Allen Jr LH (2007) Transpiration responses to vapor pressure deficit in well watered 'slow-wilting' and commercial soybean. *Environmental and Experimental Botany* 61: 145-151

Frederick JR, Camp CR, Bauer PJ (2001) Drought-Stress Effects on Branch and Mainstem Seed Yield and Yield Components of Determinate Soybean. *Crop Sci* 41: 759-763

Gilbert ME, Zwieniecki MA, Holbrook NM (2011a) Independent variation in photosynthetic capacity and stomatal conductance leads to differences in intrinsic water use efficiency in 11 soybean genotypes before and during mild drought. *J. Exp. Bot.* 62: 2875-2887

Gilbert ME, Holbrook NM, Zwieniecki MA, Sadok W, Sinclair TR (2011b) Field confirmation of genetic variation in soybean transpiration response to vapor pressure deficit and photosynthetic compensation. *Field Crops Res.* 124: 85-92

Granier C, Aguirrezabal L, Chenu K, Cookson SJ, Dautzat M, Hamard P, Thioux J-J, Rolland G, Bouchierd-Combaud S, Lebaudy A, Muller B, Simonneau T, Tardieu F (2006) PHENOPSIS, an automated platform for reproducible phenotyping of plant responses to soil water deficit in *Arabidopsis thaliana* permitted the identification of an accession with low sensitivity to soil water deficit. *New Phytol* 169: 623-635

Guldan SJ, Brun WA (1985) Relationship of cotyledon cell number and seed respiration to soybean seed growth. *Crop Sci* 25: 815-819

Hall AJ (1984) Tolerancia a stress hídrico en maíz: bases fisiológicas y morfológicas. *Actas IIIº Congreso Nacional del Maíz.* pp. 11-23

Hammer GL, Farquhar GD, Broad IJ (1997) On the extent of genetic variation for transpiration efficiency in sorghum. *Aust J Agric Res* 48: 649-656

Hufstetler EV, Boerma HR, Carter Jr TE, Earl HJ (2007) Genotypic variation for three physiological traits affecting drought tolerance in soybean. *Crop Sci* 47: 25-35

Impa SM, Nadaradjan S, Boominathan P, Shashidhar G, Bindumadhava H, Sheshshayee MS (2005) Carbon Isotope Discrimination Accurately Reflects Variability in WUE Measured at a Whole Plant Level in Rice. *Crop Sci* 45: 2517-2522

Inamullah, Isoda A (2005) Adaptive responses of soybean and cotton to water stress: I. Transpiration changes in relation to stomatal area and stomatal conductance. *Plant Production Science* 8: 16-26

ISO/FDIS 11274 (1998) Soil quality. Determination of the water-retention characteristic. Laboratory methods. 20 p

Jackson P, Robertson M, Cooper M, Hammer G (1996) The role of physiological understanding in plant breeding; from a breeding perspective. *Field Crops Res* 49: 11-37

Jandel S (1994) Table Curve V.2D. Jandel Scientific, Corte Madera, CA, USA

Jarvis PG, McNaughton KG, Ford AMaED (1986) Stomatal Control of Transpiration: Scaling Up from Leaf to Region. *Advances in Ecological Research* Academic Press, pp 1-49

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

Jiang H, Egli DB (1995) Soybean seed number and crop growth rate during flowering. *Agron J* 87: 264-267

Jones JW, Boote KJ, Jagtap SS, Mishoe JW (1991) Soybean development. In: Hanks J, Ritchie JT (eds) *Modeling plant and soil systems.* Agronomy Series 31, ASA CSSA SSSA, Madison, Wi, pp. 71-90

Kantolic A, Giménez PI, de la Fuente EB (2003) Ciclo Ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad de soja. En: *Producción de granos –*

Bases funcionales para su manejo. Satorre EH, Benech Arnold RL, Slafer GA, de la Fuente EB, Miralles DJ, Otegui ME y Savin R (eds). pp 165-201. Editorial Facultad Agronomía-Universidad de Buenos Aires

Khan H, Link W, Hocking T, Stoddard F (2007) Evaluation of physiological traits for improving drought tolerance in faba bean (*Vicia faba* L.). *Plant and Soil* 292: 205-217

Kumudini S, Hume DJ, Chu G (2001) Genetic Improvement in Short Season Soybeans: I. Dry Matter Accumulation, Partitioning, and Leaf Area Duration. *Crop Sci.* 41, 391-398

Krishnamurthy L, Vadez V, Devi MJ, Serraj R, Nigam SN, Sheshshayee MS, Chandra S, Aruna R (2007) Variation in transpiration efficiency and its related traits in a groundnut (*Arachis hypogaea* L.) mapping population. *Field Crops Res* 103: 189-197

Levitt J (1980) Responses of plants to environmental stresses. 2nd ed., Vol.2. Academic Press, New York

Liu F, Jensen CR, Andersen MN (2004a) Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development: its implication in altering pod set. *Field Crops Res* 86: 1-13

Liu F, Jensen CR, Andersen MN (2004b) Pod Set Related to Photosynthetic Rate and Endogenous ABA in Soybeans Subjected to Different Water Regimes and Exogenous ABA and BA at Early Reproductive Stages. *Ann Bot* 94: 405-411

Liu F, Jacobsen S-E, Jensen CR, Andersen MN (2005) Stomatal control and water use efficiency of soybean (*Glycine max* L. Merr.) during progressive soil drying. *Environmental and Experimental Botany* 54: 33-40

Ludlow MM, Muchow RC (1990) A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Ad Agron* 43: 107-153

Manavalan LP, Guttikonda SK, Phan Tran L-S, Nguyen HT (2009) Physiological and Molecular Approaches to Improve Drought Resistance in Soybean. *Plant and Cell Physiology* 50: 1260-1276

Masle J, Farquhar GD, Wong SC (1992) Transpiration Ratio and Plant Mineral Content Are Related Among Genotypes of a Range of Species. *Aust J Plant Physiol* 19: 709-721

Mian MAR, Ashley DA, Boerma HR (1998) An additional QTL for water use efficiency in soybean. *Crop Sci* 38: 390-393

Mian MAR, Ashley DA, Parrott WA, Boerma HR, Bailey MA, Wells R, Carter Jr. TE (1996) Molecular markers associated with water use efficiency and leaf ash in soybean. *Crop Sci* 36: 1252-1257

Misra SC, Shinde S, Geerts S, Rao VS, Monneveux P (2010) Can carbon isotope discrimination and ash content predict grain yield and water use efficiency in wheat? *Agric Water Manag* 97: 57-65

Morgan JM (1984) Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol* 35: 299-319

Mortlock MY, Hammer GL (2000) Genotype and Water Limitation Effects on Transpiration Efficiency in Sorghum. *Journal of Crop Production* 2: 265-286

Nageswara Rao RC, Udayakumar M, Farquhar GD, Talwar HS, Prasad TG (1995) Variation in carbon isotope discrimination and its relationship to specific leaf area and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase content in groundnut genotypes. *Aust J Plant Physiol* 22: 545-551

Nageswara Rao RC, Williams JH, Wadia KDR, Hubick KT, Farquhar GD (1993) Crop growth, water-use efficiency and carbon isotope discrimination in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes under end-of season drought conditions. *Ann Appl Biol* 122: 357-367

Nageswara Rao RC, Wright GC (1994) Stability of the relationship between specific leaf area and carbon isotope discrimination across environment in peanut. *Crop Sci* 34: 98-103

Nautiyal PC, Rachaputi NR, Joshi YC (2002) Moisture-deficit-induced changes in leaf-water content, leaf carbon exchange rate and biomass production in groundnut cultivars differing in specific leaf area. *Field Crops Res.* 74: 67-79

Nobel P (2008) *Physicochemical and environmental plant physiology* (forth ed). Elsevier/Academic Press Burlington MA

Olioso A, Carlson TN, Brisson N (1996) Simulation of diurnal transpiration and photosynthesis of a water stressed soybean crop. *Agricultural and Forest Meteorology* 81: 41-59

Oya T, Nepomuceno AL, Neumaier N, Farias JR, Tobita S, Ito O (2004) Drought Tolerance Characteristics of Brazilian Soybean Cultivars - Evaluation and characterization of drought tolerance of various Brazilian soybean cultivars in the field. *Plant Prod Sci* 129, 129-137

Passioura J (2007) The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. *J Exp Bot* 58: 113-117

Passioura JB (1977) Grain yield, harvest index and water use of wheat. *J Aust Inst Agric Sci* 43: 117-12.

Passioura JB (1996) Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation* 20: 79-83

Penman H L (1948) Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. Roy. Soc. Londres*, A193, 120-146

Polley, HW (2002) Implications of Atmospheric and Climatic Change for Crop Yield and Water Use Efficiency. *Crop Sci* 42: 131-140

R Development Core Team (2010). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>

Rebetzke GJ, Condon AG, Richards RA, Farquhar GD (2002) Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rainfed bread wheat. *Crop Sci* 42: 739-745

Reymond M, Muller B, Tardieu F (2004) Dealing with the genotype x environment interaction via a modelling approach: A comparison of QTLs of maize leaf length or width with QTLs of model parameters. *J. Exp. Bot.* 55: 2461-2472

Richards RA (2006) Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scarce environments. *Agric Water Manag* 80: 197-211

Rossi RL (2007) Actualización y visión del complejo sojero y agroindustrial argentino. En: *Soja Actualización 2007. Informe de Actualización Técnica N° 7*. INTA Estación Experimental Agropecuaria Marcos Juárez. pp. 9-13

Roussel M, Dreyer E, Montpied P, Le-Provost G, Guehl J-M, Brendel O (2009) The diversity of ¹³C isotope discrimination in a *Quercus robur* full-sib family is associated with differences in intrinsic water use efficiency, transpiration efficiency, and stomatal conductance. *J Exp Bot* 60: 2419-2431

Sadok W, Sinclair TR (2009) Genetic variability of transpiration response to vapor pressure deficit among soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) genotypes selected from a recombinant inbred line population. *Field Crops Res* 113: 156-160

Sadras VO, Villalobos FJ, Fereres E, Wolfe DW (1993) Leaf responses to soil water deficits: Comparative sensitivity of leaf expansion rate and leaf conductance in field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Soil* 153: 189-194

Sadras VO, Whitfield DM, Connor DJ (1991) Transpiration efficiency in crops of semi-dwarf and standard-height sunflower. *Irrigation Science* 12: 87-91

Sall K, Sinclair TR (1991) Soybean genotypic differences in sensitivity of symbiotic nitrogen fixation to soil dehydration. *Plant Soil* 133: 31-37

Saranga Y, Flash I, Yakir D (1998) Variation in Water-Use Efficiency and Its Relation to Carbon Isotope Ratio in Cotton. *Crop Sci* 38: 782-787

Serraj R, Vadez V, Sinclair TR (2001) Feedback regulation of symbiotic N₂ fixation under drought stress. *Agronomie* 21: 621-626

Sinclair TR, Hammer GL, van Oosterom EJ (2005) Potential yield and water-use efficiency benefits in sorghum from limited maximum transpiration rate. *Functional Plant Biology* 32: 945-952

Sinclair TR, Purcell LC, King CA, Sneller CH, Chen P, Vadez V (2007) Drought tolerance and yield increase of soybean resulting from improved symbiotic N₂ fixation. *Field Crops Res* 101: 68-71

Sinclair TR, Purcell LC, Vadez V, Serraj R (2001) Selection of soybean (*Glycine max*) lines for increased tolerance of N₂ fixation to drying soil. *Agronomie* 21: 653-657

Sinclair TR, Purcell LC, Vadez V, Serraj R, Andy King C, Nelson R (2000) Identification of soybean genotypes with N₂ fixation tolerance to water deficits. *Crop Sci* 40: 1803-1809

Sinclair TR, Salado-Navarro LR, Salas G, Purcell LC (2007) Soybean yields and soil water status in Argentina: Simulation analysis. *Agric Syst* 94: 471-477

Sinclair TR, Zwieniecki MA, Holdbrook NM (2008) Low leaf hydraulic conductance associated with drought tolerance in soybean. *Physiologia Plantarum* 132: 446-451

Sinclair TR, Tanner CB, Bennett JM (1984). Water-use efficiency in crop production. *BioScience* 34: 36-40

Sinclair TR, Messina CD, Beatty A, Samples M (2010) Assessment across the united states of the benefits of altered soybean drought traits. *Agron. J.* 102: 475-482

Soy Stat. 2008. The American Soybean Association. Disponible en <http://www.soystats.com/2008/default.htm>. Acceso: 05/09/2008

Specht JE, Williams JH, Weidenbenner CJ (1986) Differential responses of soybean genotypes subjected to a seasonal soil water gradient. *Crop Sci* 26: 922-934

Specht JE, Hume DJ, Kumudini SV (1999) Soybean yield potential - A genetic and physiological perspective. *Crop Sci* 39: 1560-1570

Steel RGD, Torrie JH (1960) Principles and procedures of statistics with special reference to the biological sciences. Mc Graw Hill, New York. pp. 109-110

Stiller WN, Constable GA, Reid PE, Read JJ (2005) Selection for water use efficiency traits in a cotton breeding program: Cultivar differences. *Crop Sci* 45: 1107-1113

Tambussi EA, Bort J, Araus JL (2007) Water use efficiency in C3 cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. *Ann Appl Biol* 150: 307-321

Tanner CB, Sinclair TR (1983) Efficient water use in crop production: research or re-research? In: Taylor HM, Jordan WR, Sinclair TR (eds) Limitations to Efficient Water Use in Crop Production. ASA, CSSA, and SSSA: Madison, WI., pp. 1.-27

Tardieu F (2005) Plant tolerance to water deficit: Physical limits and possibilities for progress. *Comptes Rendus - Geoscience* 337: 57-67

Turner NC, Jones MM (1980) Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In *Adaptation of Plants to Water and High Temperatures Stress* (Turner NC, Kramer PJ, Eds.). Wiley, New York. pp.87-103

Vega CRC, Andrade FH, Sadras VO (2001) Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crop Res* 72: 163-175

Wiersma JV, Bailey TB (1975) Estimation of leaflet, trifoliolate, and total leaf areas of soybeans. *Agronomy Journal* 67: 26-30

Wright GC, Nageswara Rao RC, Farquhar GD (1994) Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in peanut under water deficit conditions. *Crop Sci* 34: 92-97

Xin Z, Aiken R, Burke J (2009) Genetic diversity of transpiration efficiency in sorghum. *Field Crops Res* 111: 74-80

APÉNDICE I

Caracterización de la evolución del déficit hídrico con un modelo trifásico y comparación entre genotipos dentro de cada tanda del Experimento 1

Para evaluar el comportamiento de un conjunto de G sometidos a condiciones hídricas limitantes es necesario que la evolución del DH sea comparable entre G (Granier et al. 2006). Por lo tanto, con el objetivo de determinar si la evolución del DH fue similar entre G dentro de cada tanda, se caracterizó la evolución del contenido gravimétrico de agua en función del tiempo mediante un modelo trifásico (Fig. I.1).

Para ello, se ajustaron ecuaciones condicionales (Ecs. I.1-I.3) que permitieron la estimación de tasas y momentos de cambios de fases. Los ajustes se realizaron individualmente para cada unidad experimental (maceta) y por genotipo en las Tandas 1 y 2 del Experimento 1.

Teniendo en cuenta cada fase, el contenido gravimétrico de agua diario (g) durante el DH se determinó como:

$$g = g_{idh} - TS_i * t \quad \text{para} \quad t < t_{iTSf} \quad (\text{Ec. I.1})$$

$$g = g_{idh} - TS_i * t_{iTSf} - TS_f * (t - t_{iTSf}) \quad \text{para} \quad t_{iTSf} < t < t_{iplateu} \quad (\text{Ec. I.2})$$

$$g = g_{idh} - TS_i * t_{iTS} - TS_f * (t_{iplateu} - t_{iTS}) \quad \text{para} \quad t > t_{iplateu} \quad (\text{Ec. I.3})$$

donde:

g contenido gravimétrico de agua diario [$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$]

t días desde el inicio del DH [día]

g_{idh} contenido gravimétrico de agua al inicio del DH [$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$]

TS_i tasa de secado inicial del sustrato [$\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$]

t_{iTSf} día de inicio de la tasa de secado final del sustrato [día]

TS_f tasa de secado final del sustrato [$\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$]

$t_{iplateu}$ día del inicio del plateau [día]

El contenido gravimétrico de agua final (correspondiente al plateau en fase 3; $g_{iplateu}$) fue estimado la Ec. I.3.

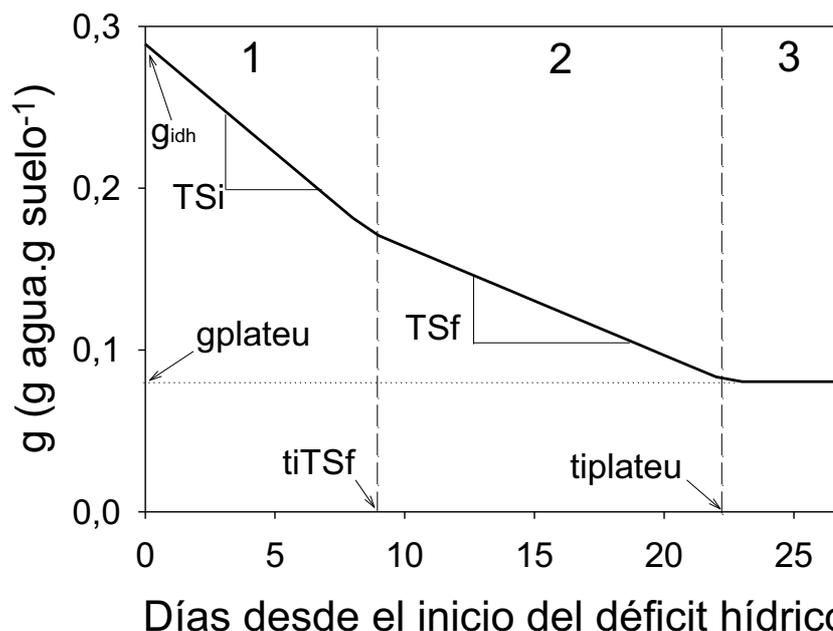


Fig. I.1. Modelo de la dinámica del contenido gravimétrico de agua del sustrato (g) en tratamientos de déficit hídrico (línea llena). El modelo presenta 3 fases con pendientes distintas (1, 2 y 3). Los parámetros contenido gravimétrico de agua al inicio del déficit hídrico (g_{idh}), tasa de secado inicial del sustrato (TSi), día de inicio de la tasa de secado final del sustrato ($tiTSf$), tasa de secado final del sustrato (TSf), día del inicio del plateau ($tiplateu$) y contenido gravimétrico de agua final (g_{plateu}) del modelo fueron usados para comparar la evolución del déficit hídrico en los genotipos evaluados en cada una de las tandas. Los parámetros de cada fase fueron estimados según las Ec. I.1 a I.2.

Los modelos trifásico de la dinámica del contenido gravimétrico de agua se ajustaron utilizando TableCurve V 3.0 (Jandel Scientific 1991). Los parámetros de los modelos trifásicos de cada genotipo se compararon mediante ANOVA bajo el supuesto de un diseño en bloques completamente aleatorizados (DBCA).

Resultados

La evolución del DH en cada genotipo presentó el mismo patrón general, siendo los ajustes del modelo trifásico en todos los casos significativos ($p < 0.0001$, Tabla I.1).

En ambas tandas, los parámetros que caracterizaron la evolución del déficit hídrico no difirieron ($p < 0.05$) entre G; por lo que dentro de cada tanda la intensidad (tasa de secado inicial y final) y magnitud (contenido gravimétrico final) del déficit hídrico fueron similares para todos los G (Tabla I.2). Debido a que no se encontraron diferencias entre G en los parámetros que caracterizaron la evolución del DH, la caracterización y comparación de la ET entre G durante la fase vegetativa pudo ser exitosa ya que se lograron niveles de DH similares entre G.

Tabla I.1. Ajuste y estimación de parámetros de modelos de evolución del déficit hídrico (Ec. I.1-I.3) en 36 genotipos de soja distribuidos en dos ensayos (Tanda 1 y 2). Los parámetros ajustados son: contenido gravimétrico de agua al inicio del déficit hídrico (g_{idh}), tasa de secado inicial del sustrato (TS_i), día de inicio de la TS_f (t_{iTSf}), tasa de secado final del sustrato (TS_f), día del inicio del plateau ($t_{iplateau}$) y contenido gravimétrico de agua en el plateau ($g_{plateau}$). Entre paréntesis, se presenta el error estándar de la media. En todos los genotipos el nivel de significancia del ajuste del modelo trifásico es <0.0001 .

Tanda	Genotipo	r^2	g_{idh}	TS_i	t_{iTSf}	TS_f	$t_{iplateau}$	$g_{plateau}$
			$g \cdot g^{-1}$	$g \cdot g^{-1} \cdot día^{-1}$	día	$g \cdot g^{-1} \cdot día^{-1}$	día	$g \cdot g^{-1}$
1	ADM 50048	0.831	0.285 (0.005)	-0.0072 (0.0007)	12.1 (1.94)	-0.0033 (0.0010)	22.1 (2.2)	0.165 (0.020)
	Champaquí 540	0.897	0.287 (0.003)	-0.0060 (0.0004)	13.0 (1.55)	-0.0029 (0.0006)	23.2 (1.9)	0.180 (0.012)
	DM 4200 RR	0.732	0.288 (0.006)	-0.0063 (0.0009)	12.1 (5.55)	-0.0044 (0.0013)	22.7 (2.4)	0.165 (0.027)
	DM 4800 RR	0.896	0.285 (0.004)	-0.0086 (0.0006)	11.3 (1.14)	-0.0031 (0.0008)	21.5 (1.9)	0.156 (0.017)
	Forrest	0.811	0.286 (0.006)	-0.0075 (0.0009)	11.6 (2.19)	-0.0032 (0.0011)	22.7 (2.9)	0.163 (0.019)
	Hood	0.788	0.284 (0.006)	-0.0077 (0.0009)	11.3 (1.99)	-0.0033 (0.0010)	22.0 (2.5)	0.160 (0.028)
	Lee	0.929	0.285 (0.002)	-0.0060 (0.0003)	12.3 (1.21)	-0.0027 (0.0006)	21.5 (1.5)	0.186 (0.008)
	Maravilla 45	0.908	0.286 (0.003)	-0.0063 (0.0004)	13.1 (1.31)	-0.0024 (0.0008)	21.4 (1.9)	0.183 (0.015)
	NA 5409 RG	0.955	0.284 (0.002)	-0.0074 (0.0003)	12.5 (0.8)	-0.0029 (0.0005)	22.0 (1.2)	0.163 (0.008)
	NA 5520 RG	0.764	0.285 (0.005)	-0.0060 (0.0007)	12.3 (2.24)	-0.0026 (0.0009)	23.6 (3.3)	0.181 (0.025)
	NA 5777 RG	0.975	0.286 (0.002)	-0.0072 (0.0002)	12.4 (0.54)	-0.0025 (0.0003)	22.1 (1.0)	0.173 (0.006)
	NA 6355 RG	0.894	0.285 (0.004)	-0.0076 (0.0006)	12.4 (1.58)	-0.0037 (0.0007)	23.2 (1.9)	0.151 (0.020)
	NA 6411RG	0.916	0.290 (0.004)	-0.0069 (0.0005)	13.0 (1.46)	-0.0030 (0.0009)	21.5 (1.9)	0.175 (0.011)
	NA 6445 RG	0.932	0.285 (0.003)	-0.0081 (0.0004)	11.3 (0.83)	-0.0028 (0.0005)	22.2 (1.6)	0.163 (0.016)
	NA 7053 RG	0.974	0.285 (0.002)	-0.0081 (0.0003)	12.5 (0.57)	-0.0023 (0.0005)	21.2 (1.4)	0.164 (0.003)
	NA 7636 RG	0.937	0.287 (0.003)	-0.0080 (0.0005)	12.6 (0.93)	-0.0024 (0.0007)	22.9 (2.3)	0.162 (0.019)
	NA 8000 RG	0.715	0.285 (0.009)	-0.0092 (0.0013)	11.2 (2.13)	-0.0027 (0.0017)	21.8 (4.8)	0.153 (0.034)
	Nueva Andrea 66							
	RR	0.586	0.284 (0.008)	-0.0067 (0.0013)	11.0 (2.46)	-0.0021 (0.0011)	22.2 (5.0)	0.186 (0.033)
	PI 416937	0.914	0.284 (0.003)	-0.0076 (0.0005)	12.1 (1.24)	-0.0031 (0.0009)	21.0 (1.8)	0.165 (0.014)
TJ 2049	0.782	0.284 (0.005)	-0.0071 (0.0007)	11.0 (1.59)	-0.0022 (0.0010)	21.4 (3.5)	0.183 (0.011)	
2	Anta 80	0.981	0.291 (0.003)	-0.0137 (0.0006)	8.5 (0.46)	-0.0049 (0.0003)	22.8 (0.7)	0.104 (0.008)
	BR-16	0.780	0.291 (0.009)	-0.0131 (0.0017)	9.5 (1.43)	-0.0043 (0.0010)	23.8 (2.7)	0.106 (0.031)
	Bragg	0.940	0.287 (0.004)	-0.0097 (0.0005)	14.7 (1.42)	-0.0052 (0.0009)	24.2 (1.3)	0.096 (0.006)
	BRS-133	0.913	0.291 (0.007)	-0.0132 (0.0015)	8.3 (1.39)	-0.0063 (0.0008)	22.8 (1.3)	0.090 (0.011)
	EMBRAPA 59	0.777	0.289 (0.009)	-0.0134 (0.0017)	9.4 (1.30)	-0.0039 (0.0009)	24.5 (3.0)	0.105 (0.029)
	FLE 0072-174	0.893	0.296 (0.007)	-0.0107 (0.0014)	8.1 (2.11)	-0.0066 (0.0006)	24.7 (1.2)	0.100 (0.006)
	FLE 97093428	0.920	0.294 (0.005)	-0.0116 (0.0010)	9.5 (1.19)	-0.0055 (0.0005)	24.7 (1.3)	0.101 (0.011)
	Línea Paraná	0.943	0.286 (0.004)	-0.0118 (0.0006)	12.4 (0.8)	-0.0040 (0.0006)	24.0 (1.5)	0.093 (0.013)
	Munasqa	0.983	0.292 (0.002)	-0.0133 (0.0005)	8.7 (0.41)	-0.0053 (0.0002)	23.3 (0.5)	0.100 (0.011)
	NA 7053 RG	0.750	0.289 (0.009)	-0.0103 (0.0013)	12.2 (2.63)	-0.0050 (0.0015)	24.2 (2.8)	0.102 (0.043)
	NA 7118 RG	0.947	0.295 (0.004)	-0.0137 (0.0008)	9.9 (0.75)	-0.0051 (0.0006)	22.2 (1.0)	0.096 (0.011)
	NA 7321 RG	0.936	0.290 (0.005)	-0.0129 (0.0009)	9.3 (0.92)	-0.0056 (0.0005)	23.5 (1.1)	0.091 (0.006)
	NA 7636 RG	0.945	0.291 (0.004)	-0.0151 (0.0008)	9.4 (0.57)	-0.0042 (0.0005)	22.2 (1.2)	0.096 (0.015)
	NA 8000 RG	0.960	0.288 (0.003)	-0.0115 (0.0005)	12.1 (0.64)	-0.0038 (0.0005)	24.2 (1.3)	0.103 (0.013)
	NA 8100 RG	0.948	0.286 (0.004)	-0.0097 (0.0004)	14.5 (1.56)	-0.0057 (0.0008)	24.1 (1.1)	0.091 (0.020)
	Nueva Mercedes							
	70 RR	0.975	0.289 (0.003)	-0.0144 (0.0006)	8.7 (0.44)	-0.0049 (0.0003)	22.7 (0.7)	0.094 (0.008)
	OC salinidad	0.978	0.282 (0.002)	-0.0121 (0.0003)	12.2 (0.48)	-0.0040 (0.0004)	23.9 (1.0)	0.088 (0.022)
	RA 709	0.870	0.292 (0.007)	-0.0125 (0.0014)	8.4 (1.26)	-0.0052 (0.0006)	24.3 (1.6)	0.104 (0.016)
	TJ 2070	0.989	0.292 (0.003)	-0.0155 (0.0005)	8.5 (0.39)	-0.0062 (0.0003)	20.7 (0.5)	0.084 (0.005)

* Los modelos fueron ajustados para cuatro macetas por genotipo ($n=4$), salvo en los genotipos Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG de la Tanda 1 y Anta 80, BRS 133 y TJ2070 de la Tanda 2 donde se ajustaron para tres macetas ($n=3$).

Tabla I.2. Valores promedio, p valor del análisis de la varianza y valor de la mínima diferencia significativa para el efecto genotipo (G) de los parámetros contenido gravimétrico de agua al inicio del déficit hídrico (g_{idh}), tasa de secado inicial del sustrato (TS_i), día de inicio de la TS_f (t_{iTSf}), tasa de secado final del sustrato (TS_f), día del inicio del plateau ($t_{iplateu}$) y contenido gravimétrico de agua en el plateau (g_{plateu}) en el régimen déficit hídrico en 39 genotipos distribuidos en la Tanda 1 y 2 del experimento 1. Entre paréntesis, el error estándar de la media.

Tanda	Genotipo	g_{idh} g.g ⁻¹	TS_i g.g ⁻¹ .día ⁻¹	t_{iTSf} día	TS_f g.g ⁻¹ .día ⁻¹	$t_{iplateu}$ día	g_{plateu} g.g ⁻¹
1	ADM 50048	0.283 (0.002)	0.0074 (0.0010)	11.5 (0.3)	0.0034 (0.0009)	21.9 (0.4)	0.165 (0.012)
	CHAMPAQUI 540	0.287 (0.001)	0.0059 (0.0007)	13.5 (0.6)	0.0029 (0.0002)	22.9 (0.8)	0.180 (0.007)
	DM 4200 RR	0.288 (0.003)	0.0064 (0.0014)	11.8 (0.6)	0.0043 (0.0007)	23.2 (1.6)	0.164 (0.015)
	DM 4800 RR	0.285 (0.001)	0.0086 (0.0008)	11.3 (0.1)	0.0031 (0.0005)	21.6 (0.6)	0.155 (0.010)
	FORREST	0.286 (0.002)	0.0074 (0.0014)	11.8 (0.6)	0.0031 (0.0004)	22.8 (1.3)	0.162 (0.013)
	HOOD	0.283 (0.002)	0.0077 (0.0010)	11.6 (0.5)	0.0032 (0.0007)	22.1 (0.2)	0.160 (0.016)
	LEE	0.285 (0.001)	0.0061 (0.0005)	11.9 (0.2)	0.0028 (0.0003)	21.5 (0.5)	0.186 (0.005)
	MARAVILLA 45	0.286 (0.001)	0.0063 (0.0006)	13.2 (0.5)	0.0024 (0.0003)	22.0 (1.0)	0.182 (0.009)
	NA 5409 RG	0.284 (0.001)	0.0076 (0.0004)	12.2 (0.4)	0.0031 (0.0004)	21.9 (0.8)	0.162 (0.005)
	NA 5520 RG	0.285 (0.001)	0.0060 (0.0008)	12.6 (0.9)	0.0029 (0.0008)	23.3 (0.8)	0.182 (0.015)
	NA 5777 RG	0.287 (0.001)	0.0073 (0.0001)	12.1 (0.5)	0.0026 (0.0003)	22.1 (0.7)	0.172 (0.004)
	NA 6355 RG	0.286 (0.003)	0.0078 (0.0008)	12.0 (2.0)	0.0038 (0.0003)	23.0 (8.0)	0.151 (0.012)
	NA 6411RG	0.290 (0.005)	0.0069 (0.0006)	13.0 (1.0)	0.0030 (0.0002)	21.5 (0.3)	0.175 (0.008)
	NA 6445 RG	0.285 (0.001)	0.0082 (0.0004)	11.3 (0.2)	0.0028 (0.0005)	21.9 (1.0)	0.163 (0.009)
	NA 7053 RG	0.285 (0.002)	0.0082 (0.0005)	12.4 (0.5)	0.0023 (0.0001)	21.4 (0.9)	0.164 (0.002)
	NA 7636 RG	0.288 (0.001)	0.0081 (0.0004)	12.7 (0.6)	0.0037 (0.0007)	23.0 (5.0)	0.162 (0.013)
	NA 8000 RG	0.285 (0.001)	0.0092 (0.0017)	11.5 (0.4)	0.0026 (0.0007)	22.5 (1.3)	0.152 (0.023)
	NUEVA ANDREA 66 RR	0.284 (0.001)	0.0068 (0.0014)	10.8 (0.4)	0.0023 (0.0005)	21.7 (0.5)	0.186 (0.019)
	PI 416937	0.285 (0.001)	0.0078 (0.0006)	11.9 (0.5)	0.0030 (0.0003)	21.5 (0.6)	0.164 (0.009)
	TJ 2049	0.284 (0.001)	0.0069 (0.0013)	12.1 (1.1)	0.0033 (0.0013)	19.8 (1.7)	0.181 (0.006)
	Genotipo (G) ¹	0.4782	0.4761	0.1491	0.6844	0.5876	0.4784
	Bloque	0.7687	0.0542	0.0563	0.0191	0.0119	0.0568
2	ANTA 80	0.291 (0.001)	0.0138 (0.0001)	8.5 (0.5)	0.0049 (0.0003)	22.9 (0.3)	0.104 (0.007)
	BR-16	0.291 (0.002)	0.0133 (0.0021)	10.2 (1.6)	0.0046 (0.0006)	22.7 (1.5)	0.107 (0.018)
	BRAGG	0.291 (0.001)	0.0109 (0.0016)	12.4 (2.2)	0.0064 (0.0008)	23.2 (0.8)	0.095 (0.002)
	BRS-133	0.288 (0.002)	0.0124 (0.0024)	10.7 (1.8)	0.0064 (0.0008)	22.7 (0.9)	0.087 (0.005)
	EMBRAPA 59	0.286 (0.004)	0.0126 (0.0016)	9.8 (0.6)	0.0037 (0.0008)	25.2 (0.9)	0.106 (0.016)
	FLE 0072-174	0.296 (0.003)	0.0108 (0.0019)	9.5 (0.3)	0.0069 (0.0011)	24.0 (1.0)	0.100 (0.003)
	FLE 97093428	0.294 (0.002)	0.0112 (0.0016)	10.1 (0.4)	0.0058 (0.0004)	24.0 (5.0)	0.103 (0.008)
	Línea Paraná	0.289 (0.003)	0.0126 (0.0014)	11.2 (0.8)	0.0047 (0.0007)	23.2 (0.6)	0.093 (0.007)
	MUNASQA	0.292 (0.002)	0.0134 (0.0002)	8.7 (0.7)	0.0052 (0.0006)	23.1 (0.7)	0.100 (0.006)
	NA 7053 RG	0.292 (0.003)	0.0114 (0.0017)	11.1 (1.7)	0.0055 (0.0009)	23.9 (1.0)	0.103 (0.025)
	NA 7118 RG	0.294 (0.001)	0.0135 (0.0014)	11.1 (1.5)	0.0048 (0.0003)	22.3 (0.9)	0.096 (0.006)
	NA 7321 RG	0.290 (0.002)	0.0129 (0.0014)	11.2 (2.0)	0.0054 (0.0010)	23.5 (0.5)	0.091 (0.003)
	NA 7636 RG	0.291 (0.001)	0.0151 (0.0011)	9.4 (0.2)	0.0044 (0.0007)	22.0 (9.0)	0.096 (0.008)
	NA 8000 RG	0.293 (0.003)	0.0127 (0.0008)	10.2 (0.7)	0.0046 (0.0003)	23.3 (0.3)	0.103 (0.007)
	NA 8100 RG	0.292 (0.005)	0.0112 (0.001)	10.4 (1.9)	0.0067 (0.0003)	23.7 (0.8)	0.090 (0.011)
	NUEVA MERCEDES 70 RR	0.288 (0.001)	0.0144 (0.0006)	8.8 (0.4)	0.0049 (0.0003)	22.8 (0.6)	0.094 (0.003)
	OC salinidad	0.288 (0.003)	0.0141 (0.0007)	9.6 (0.1)	0.0050 (0.0003)	22.9 (0.3)	0.088 (0.003)
	RA 709	0.291 (0.001)	0.0124 (0.0019)	8.5 (0.3)	0.0052 (0.0006)	24.1 (0.3)	0.104 (0.009)
	TJ 2070	0.292 (0.001)	0.0154 (0.0005)	8.6 (0.5)	0.0061 (0.0006)	20.7 (0.6)	0.084 (0.003)
		Genotipo (G) ¹	0.498	0.5798	0.7457	0.0544	0.1987
	Bloque	0.3017	0.421	0.8517	0.0639	0.005	0.0739

* Los valores son promedios de cuatro macetas (n=4), salvo en los genotipos Forrest, A6411 RG, A7053 RG, A7636 RG y A8000 RG de la Tanda 1 y Anta 80, BRS 133 y TJ2070 de la Tanda 2 donde son el promedio de tres macetas (n=3).

¹ = p valor para las fuentes de variación del ANOVA bajo los supuestos de un diseño en bloques completamente aleatorizado.