

Estrés térmico por alta temperatura en soja (*Glycine max (L.) Merr.*):
análisis de la dinámica de producción y fijación de vainas y su efecto
sobre la determinación del rendimiento

Tesis presentada para optar al grado de Magíster de la Universidad de Buenos
Aires, Área Producción Vegetal

Josefina Molino
Ingeniera Agrónoma
Universidad Nacional del Litoral 2001.

U.E.E. INTA Oncativo



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

COMITÉ CONSEJERO

Claudia R.C. Vega

Ing. Agr. Universidad Nac. de Tucumán
Dra. Cs. Agrarias Universidad Nac. de Mar del Plata
Directora de Tesis

Adriana G. Kantolic

Ing. Agr. Universidad Nac. de Buenos Aires
Dra. Cs. Agropecuarias Universidad Nac. de Buenos Aires
Consejera de estudios:

JURADO DE TESIS

Claudia R.C. Vega

Ing. Agr. Universidad Nac. de Tucumán
Dra. Cs. Agrarias Universidad Nac. de Mar del Plata
Directora de Tesis

JURADO

María Elena Otegui

Ing. Agr. Universidad Nac. de Buenos Aires
Dra. Universidad París

JURADO

Laura Echarte

Ing. Agr. Universidad Nac. de Mar del Plata
Dra. Cs. Agrarias Universidad Nac. de Mar del Plata

Fecha de defensa de la tesis: 21 de julio de 2011.

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a mi familia, papi, mami, Emi, por haberme apoyado, acompañado y haber confiado en mí en todo momento. A Luis, que con su amor, hizo más fácil el camino que hoy llega a su fin.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco muy especialmente a mi papá, Victor, por los principios y valores que inculcó en mí. Sin su ejemplo de que mantener en el tiempo la misma línea de pensamiento y conducta y de que los logros vienen de la mano de sacrificio y trabajo duro -pilares fundamentales en una persona de bien- seguramente no sería la persona que hoy soy. Y a mi mamá, Betty, que además de ser la compañera de mi padre a lo largo de la vida, siempre aportó la cuota de lógica y sentido común necesaria para tomar mejor las decisiones. Agradezco a mi hermano, Emiliano, porque sé que puedo contar con él para lo que sea y en cualquier momento. A mis abuelos, Aquí, Yaya y Negra por confiar incondicionalmente en mí. Agradezco con todo mi corazón a Luis, por su paciencia, su compañía y su afecto en momentos difíciles. Agradezco profundamente a Susy que me brindó un hogar en Buenos Aires siempre que lo necesité.

Agradezco enormemente a mi directora Claudia Vega que confió en mí, dándome un lugar en sus proyectos para poder llevar adelante mi trabajo y siempre estuvo presente, ayudándome y dándome fuerzas para seguir adelante. Y a mi co-directora Adriana Kantolic, que sin conocerme aceptó formar parte de mi comité y las puertas de su oficina estuvieron abiertas siempre que lo necesité. A mis compañeros de trabajo Victor y José por comprender mi falta de tiempo para participar en el trabajo cotidiano de la agencia de extensión. Para finalizar, quiero agradecer a INTA por becarme. Este trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo de esta institución.

INDICE GENERAL

INDICE GENERAL	v
INDICE DE CUADROS	vii
INDICE DE FIGURAS	viii
DECLARACIÓN	x
ABREVIATURAS	xi
RESUMEN	xii
ABSTRACT	xiii
CAPÍTULO 1: Introducción	1
1.1. Ambiente y producción de la soja en Argentina	1
1.2. Efecto de la temperatura sobre los cultivos	1
1.3. Efectos de las altas temperaturas en soja	3
1.4. La generación del rendimiento en soja	4
1.5. Sensibilidad a la temperatura de los procesos involucrados en la generación del rendimiento en soja	6
1.6. OBJETIVO GENERAL	7
1.7. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	7
1.8. HIPOTESIS	7
1.9. Estructura de la tesis	7
CAPÍTULO 2: Materiales, métodos y caracterización del estrés	8
2.1. Sitio experimental y manejo del cultivo	8
2.2. Tratamientos y diseño experimental	8
2.3. Cuantificación del estrés térmico	10
2.4. Condiciones de crecimiento	10
2.5. Perfil de temperatura dentro de las carpas	12
2.6. Episodios de estrés térmico	12
CAPÍTULO 3: Estrés térmico por alta temperatura en soja: respuesta de los determinantes ecofisiológicos del rendimiento	16
3.1. Introducción	16
3.2. Materiales y Métodos	17
3.2.1. Variables medidas y cálculos	17
3.2.1.1. Fenología	17
3.2.1.2. Evolución de la biomasa	17
3.2.1.3. Captura de la radiación y estimación de la eficiencia de uso de la radiación	17
3.2.2. Análisis estadístico	18
3.3. Resultados	18
3.3.1. Fenología	18
3.3.2. Variación de los componentes del modelo ecofisiológico	19
3.3.3. Partición reproductiva	21
3.4. Discusión	24
CAPÍTULO 4: Estrés térmico por alta temperatura en soja: efectos sobre la generación y fijación de vainas	26
4.1. Introducción	26
4.2. Materiales y Métodos	27
4.2.1. Variables medidas y cálculos	27
4.2.1.1. Dinámica de producción y fijación de vainas	27
4.2.1.2. Relaciones fuente destino	27

4.2.2. Análisis estadístico	28
4.3 Resultados	28
4.3.1. Producción y fijación de vainas	28
4.3.1.1. Dinámica de producción y fijación de vainas	29
4.3.1.2. Aborto de vainas	34
4.4. Discusión	37
CAPÍTULO 5: Estrés térmico por alta temperatura en soja: contribución del peso de granos a la determinación del rendimiento	41
5.1 Introducción	41
5.2 Materiales y Métodos	42
5.2.1. Variables medidas y cálculos	42
5.2.1.1. Rendimiento y componentes	42
5.2.1.2. Relaciones fuente destino	42
5.2.1.3. Crecimiento de granos	42
5.2.2. Análisis estadístico	42
5.3 Resultados	43
5.3.1. Número de granos	43
5.3.2. Peso de granos	44
5.3.2.1. Efecto del estrés térmico sobre el peso de granos según el patrón temporal de fijación de vainas	45
5.3.2.2. Relaciones fuente destino	47
5.3.2.3. Dinámica del crecimiento de granos	48
5.3.3. Rendimiento en grano	52
5.4. Discusión	52
5.4.1. Crecimiento de granos	54
CAPÍTULO 6: Conclusiones generales	56
6.1. Aportes de la investigación	57
6.2. Futuras implicancias	59
Bibliografía	61

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Temperaturas horarias acumuladas sobre la óptima (Tso) durante los episodios de estrés térmico en dos genotipos de soja (DM 4200 y DM 4870) cultivados bajo dos condiciones hídricas (control y secano) y dos condiciones térmicas (control y estrés) durante dos años (Año 1: 2006-07; Año 2: 2007-08)	15
Cuadro 2. Fecha de siembra y de ocurrencia de los principales eventos fenológicos de los genotipos DM 4200 y DM 4870. Ensayos conducidos en Manfredi, Córdoba durante 2006-2007 y 2007-2008. Los eventos fenológicos son comienzo floración (R1), plena fructificación (R4), comienzo llenado de granos (R5), máximo tamaño semilla (R6) y plena madurez (R8)	18
Cuadro 3. Biomasa aérea a madurez fisiológica, radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi) acumulada hasta R6 (máximo tamaño de semilla) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en dos genotipos de soja (DM 4200 y DM 4870) cultivados bajo dos condiciones hídricas (riego y secano) y dos condiciones térmicas (control y estrés). Los datos de biomasa pertenecen a los dos años de evaluación (Año 1: 2006-07; Año 2: 2007-08), RFAi y EUR corresponden al año 2	20
Cuadro 4. Número de vainas marcadas por planta y número de vainas fijadas por planta a madurez en dos genotipos de soja (DM 4200 y DM 4870) cultivados bajo dos condiciones hídricas (riego y secano) y dos condiciones térmicas (control y estrés) durante dos años de experimentación (Año 1: 2006-07; Año 2: 2007-08)	29
Cuadro 5. Tasas de producción y fijación de vainas estimadas de acuerdo a la Ecuación 2 en los tratamientos riego control, riego estrés térmico, secano control y secano estrés térmico para los genotipos DM 4200 y DM 4870 durante los dos años de evaluación (Año 1: 2006-2007; Año 2: 2007-2008). b (vainas día ⁻¹ planta ⁻¹) indica la tasa de producción ó fijación de vainas durante la fase lineal.	32
Cuadro 6. Duración de los períodos de producción y fijación de vainas, estimados a partir de modelos lineal + plateau ajustados y porcentaje de aborto de vainas durante la fase lineal (FL) de producción (% aborto = $(100 - NVf/NVm) \times 100$) en los tratamientos riego control, riego estrés térmico, secano control y secano estrés térmico para los genotipos DM 4200 y DM 4870 durante los dos años de evaluación (Año 1: 2006-2007; Año 2: 2007-2008). C (días) y D (°C día) indican la duración de la fase lineal de producción ó fijación de vainas	33
Cuadro 7. Parámetros de modelos lineal + plateau ajustados a la evolución del peso seco de granos en vainas de la primera cohorte producida y de la cohorte producida inmediatamente antes de la imposición de estrés térmico durante el segundo año de evaluación	50

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Evolución de la temperatura media mensual (A) y precipitaciones año 1 (B) y año 2 (C) durante las semanas en que se desarrollaron los ensayos. Los triángulos llenos (DM 4200) y vacíos (DM 4870) indican estados fenológicos (triángulo lleno cuando coinciden). Los datos históricos son las medias de los registrados desde 1959-2008 en Manfredi, Córdoba	11
Figura 2. Ejemplos de patrones de evolución de la temperatura registrada por sensores ubicados dentro de los dispositivos para aumento de temperatura (carpas de polietileno). Los datos corresponden a los de 3 días consecutivos en carpa ubicada en un lote comercial de soja en determinaciones para la calibración del método de imposición de estrés. Manfredi, Córdoba, 2006. Temperatura mínima y máxima diaria corresponden a las registradas en casilla meteorológica	12
Figura 3. Evolución de temperaturas diarias en tratamientos control (ambiente) y estrés térmico en los genotipos de soja DM 4200 (A,B) y DM 4870 (C,D) durante el año 1 (A,C) y año 2 (B,D) de experimentación. Las líneas punteadas indican las temperaturas registradas en casilla meteorológica. Los sensores estuvieron ubicados a la mitad de la altura del canopeo. Nótese la diferencia de escalas en los ejes de abscisas	13
Figura 4. Tiempo térmico desde comienzo de floración a madurez (R1-R8) y comienzo de floración a inicio llenado de granos (R1-R5) durante el año 1 (A) y año 2 (B) de experimentación	19
Figura 5. Biomasa aérea acumulada en función de la radiación fotosintéticamente activa interceptada durante el periodo R2-R6 en los dos genotipos evaluados durante el año 2 de experimentación. Debido a ausencia de efectos de tratamientos, se ajustó un único modelo, donde la pendiente representa la EUR	21
Figura 6. Relación biomasa reproductiva/biomasa aérea total (Partición; A y B) y biomasa reproductiva/biomasa vegetativa (C y D) 14 días después del estrés térmico en DM 4200 (A y C) y 9 días después de estrés térmico para DM 4870 (B y D). Los datos son promedio por tratamientos de los dos años de ensayo (Año 1: 2006-2007; Año 2: 2007-2008). Las barras verticales indican error estándar. Nótese la diferencia de escalas	22
Figura 7. Biomasa de granos en función de la biomasa aérea en madurez fisiológica de plantas individuales del genotipo DM 4200 (A) y DM 4870 (B) durante los dos años de estudio. Se detallan los modelos ajustados que resultaron diferentes ($p < 0,0001$) donde la pendiente representa el valor de partición reproductiva. En ningún caso, el intercepto del modelo fue significativo	23
Figura 8. Dinámica del número de vainas marcadas (A y B) y fijadas (C y D) acumuladas para los genotipos DM 4200 (A, C) y DM 4870 (B, D) durante el año 1 de experimentación. Las barras verticales indican error estándar promedio. Las líneas horizontales muestran los momentos de estrés térmico	30

- Figura 9. Dinámica del número de vainas marcadas (A y B) y fijadas (C y D) acumuladas para los genotipos DM 4200 (A, C) y DM 4870 (B, D) durante el año 2 de experimentación. Las barras verticales indican error estándar promedio. Las líneas horizontales muestran los momentos de estrés térmico 31
- Figura 10. Porcentaje de aborto de vainas por planta cada 3 días para los genotipos DM 4200 (A, B, C) y DM 4870 (D, E, F) durante el año 1 de experimentación. *, **, ***, **** significativo al $p=0,10, 0,05, 0,01$ y $0,001$, respectivamente, con respecto al control regado. Las líneas horizontales muestran los momentos de estrés térmico 35
- Figura 11. Porcentaje de aborto de vainas por planta cada 3 días para los genotipos DM 4200 (A, B, C) y DM 4870 (D, E, F) durante el año 2 de experimentación. **, ***, **** significativo al $p=0,05, 0,01$ y $0,001$, respectivamente, con respecto al control regado. Las líneas horizontales muestran los momentos de estrés térmico 36
- Figura 12. Relación entre el porcentaje de aborto de vainas y la tasa de crecimiento de planta durante la etapa de producción de vainas (R2-R6) por vaina marcada (relación fuente destino F/D) en el año 1 (A) y 2 (B) de experimentación. Cada punto representa el promedio obtenido por genotipo 37
- Figura 13. Número de granos por planta a madurez en los genotipos DM 4200 (A, B) y DM 4870 (C, D) durante el año 1 (A, C) y el año 2 (B, D) de experimentación. Las barras verticales indican error estándar 44
- Figura 14. Peso seco promedio de grano a madurez en los genotipos DM 4200 (A, B) y DM 4870 (C, D) durante el año 1 (A, C) y el año 2 (B, D) de experimentación. Las barras verticales indican error estándar 45
- Figura 15. Peso de granos de las vainas determinadas entre -17 y +18 días desde la imposición del estrés térmico en los genotipos DM 4200 (A,B,C) y DM 4870 (D,E,F) logrados en los tratamientos riego estrés térmico (A,D), secano control (B,E) y secano estrés térmico (C,F) en relación al peso de granos en el tratamiento riego control durante el primer año (símbolos negros) y segundo año (símbolos grises) de evaluación. La línea muestra la relación 1:1 46
- Figura 16. Relación entre peso seco de granos y la tasa de crecimiento de planta durante la etapa de determinación del número de granos por grano fijado (F/D_{R2-R6} ; A) y la tasa de crecimiento de planta durante el llenado de granos por grano fijado (F/D_{R5-R8} ; B). Datos de dos años 48
- Figura 17. Dinámica del crecimiento de granos en vainas de la primera cohorte –producida (A, C) y en vainas producidas al momento del inicio del estrés (B, D) en DM 4200 (A, B) y DM 4870 (C, D). La línea horizontal indica el episodio de estrés térmico. Datos obtenidos durante el segundo año de experimentación 51
- Figura 18. Rendimiento promedio en grano por planta a madurez en los genotipos DM 4200 (A, B) y DM 4870 (C, D) durante el año 1 (A, C) y el año 2 de experimentación (B, D). ** significativo al $p=0,05$. Las barras verticales indican error estándar 52
- Figura 19 Esquema de los principales resultados hallados en este estudio por efecto de un episodio de estrés térmico durante la fase de fructificación combinado con condiciones de secano 56

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”.

Josefina Molino

ABREVIATURAS

DDR1= días desde floración.

DM= Don Mario.

EUR= eficiencia de uso de la radiación.

RC= riego control.

RET= riego estrés térmico.

RFAi= radiación fotosintéticamente activa interceptada.

SC= secano control.

SET= secano estrés térmico.

TCP= tasa de crecimiento de planta.

Tso= temperaturas horarias acumuladas sobre la óptima.

RESUMEN

En Argentina, y debido al amplio contexto geográfico donde crece, el cultivo de soja está expuesto frecuentemente a episodios de alta temperatura combinados con baja disponibilidad hídrica. Cuando ocurren durante etapas críticas, estas condiciones ambientales disminuyen el rendimiento del cultivo. Sin embargo, son escasos o inexistentes los estudios que evalúan los mecanismos ecofisiológicos que determinan la partición reproductiva y la generación del rendimiento en respuesta a la combinación de estos estreses abióticos. Los objetivos de esta tesis fueron estudiar la generación del rendimiento en soja, enfatizando el estudio de la dinámica de producción de estructuras reproductivas, la estabilidad de la partición reproductiva y de los mecanismos de compensación entre número y peso de granos en respuesta a la interacción de altas temperaturas y distintos niveles hídricos en suelo. Para ello, durante dos campañas, dos genotipos (DM 4200 y DM 4870) fueron evaluados ante la combinación de dos niveles de temperatura (impuestos como episodios estrés térmico de corta duración) y agua edáfica (riego y secano) durante la etapa crítica de generación de vainas. Se cuantificaron la evolución de la biomasa aérea, la eficiencia de uso de radiación, la dinámica de producción y fijación de vainas, el rendimiento y sus componentes (número y peso de granos) y las relaciones fuente/destino durante las etapas de determinación del número y del peso de los granos. La temperatura máxima promedio durante los episodios de estrés térmico superó en 5,6 °C a la registrada en tratamientos control. La tasa de fijación de vainas fue 38% inferior en condiciones de alta temperatura combinada con secano con respecto a los controles regados. El estrés térmico en fructificación redujo el número de granos en ambas condiciones hídricas, aunque en distinta magnitud (17% riego; 42% secano). En contraste con los controles, el componente peso de granos no logró compensar la reducción del número de granos en la combinación de estrés térmico y secano. En consecuencia, la alta temperatura con secano redujo la partición reproductiva (15%; $p < 0,05$) y el rendimiento fue consistentemente afectado (45% inferior a los controles regados). Los resultados de este estudio demuestran que la caída en partición reproductiva y, por ende, en rendimiento final no obedeció a fallas reproductivas ya que el número de vainas iniciadas fue similar en todos los tratamientos. La supervivencia de vainas se asoció con las condiciones ambientales durante las etapas tempranas de su desarrollo, alteradas por el episodio de estrés térmico. Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de discriminar los efectos del estrés abiótico según el patrón temporal de fijación de vainas.

Palabras claves: soja; *Glycine max* (L.) Merr; estrés térmico; disponibilidad hídrica; número de granos; partición de asimilados; producción temporal de vainas; supervivencia temporal de vainas; peso de granos; rendimiento.

ABSTRACT

In Argentina, and owing to its ample geographical location, the soybean crop is frequently exposed to episodes of heat stress in combination with low soil water availability. When occurring during critical periods, these abiotic stresses decrease crop yield. Few studies, however, evaluated the eco - physiological mechanisms underlying reproductive partitioning and yield generation in response to abiotic stress, particularly the combination of water and heat stress. The objectives of this Thesis were to study yield generation in soybean, emphasizing particularly the study of pod production and survival dynamics, reproductive partitioning stability and the ability of the soybean plant to compensate grain number reduction through grain weight increases in response to water and heat stress interaction. During two years, two soybean genotypes (DM 4200 y DM 4870) were grown under the combination of two air temperatures (heat episodes of short duration) and soil water availability (dryland and irrigation) during the critical period of seed number determination. Aboveground biomass production, radiation use efficiency, dynamics of pod production and survival, yield and yield components (grain number and weight) and source – sink relations during grain number and grain weight determination were recorded. During the heat episodes, maximum air temperature was raised 5,6 °C over controls. Under heat and water stress, pod survival rate was 38% lower than in controls. Heat stress during pod set reduced grain number under both dryland and irrigation in a different magnitude (17% irrigation; 42% dryland). Grain weight increase in response to grain number reduction did not compensate yield losses in the heat and water stress treatment. Consequently, the combination of water and heat stress reduced reproductive partitioning (15% regarding controls; $p < 0,05$) and yield (45% in comparison to the control treatment). The results of this study support the notion that reproductive partitioning and yield reduction were not related to reproductive failures but to pod survival since the number of initiated pods was similar in all treatments. Pod survival was related to plant status during early development of each pod as affected by heat stress episodes. These results emphasize the need to discriminate heat stress effects considering temporal patterns of pod production and survival.

Key words: soybean; *Glycine max* (L.) Merr; heat stress; water availability; grain number; reproductive partitioning; temporal pod production and survival; grain weight; grain yield.

CAPITULO 1: Introducción

1.1. Ambiente y producción de la soja en Argentina

Los actuales niveles de producción de soja [*Glycine max* (L.) Merr.] en Argentina posicionan al país en tercer lugar entre los países productores de esta oleaginosa en el mundo. Esto ha sido consecuencia de la continua incorporación de tecnología, del menor costo de producción que presenta el cultivo en relación a otros cultivos de granos y a un proceso de crecimiento sostenido que se inició a partir de la década del '60, cuando el cultivo de granos, en particular de maíz, trigo, girasol y soja, propios de la región pampeana central, se expandió hacia las zonas perimetrales de esa región y también a regiones extrapampeanas (Sagpya 2004b). El amplio contexto geográfico donde crece el cultivo de soja en la Argentina lo expone a condiciones ambientales muy diferentes en términos de precipitaciones, radiación y temperatura (Dardanelli et al. 2006). En zonas de la pampa semiárida, norte y noreste del país, donde la soja llega a ocupar 16% de la superficie nacional (Sagpya 2004a), son frecuentes combinaciones de estas variables ambientales que aumentan la probabilidad de ocurrencia de estrés hídrico, térmico y/o su combinación. A esto, se suman variables de manejo que tienden a incrementar la exposición del cultivo a condiciones de altas temperaturas y alta demanda atmosférica. Por ejemplo, la falta de rotaciones tiende a reducir la capacidad de acumulación de agua en suelos al fomentar la pérdida de carbono y de estructura de los horizontes superficiales (Díaz Zorita et al. 2002). Asimismo, en muchas regiones sojeras ha habido un adelantamiento progresivo de las fechas de siembra que, en asociación con la inclusión de genotipos de grupos cortos, ha tendido a ubicar las etapas reproductivas de los cultivos en los meses de mayor probabilidad de ocurrencia de altas temperaturas y sequía.

Las consecuencias del déficit hídrico sobre el crecimiento y el rendimiento de los cultivos han sido ampliamente investigados en numerosos cultivos, incluido la soja (ver Prasad y Staggenborg (2008) para una revisión exhaustiva). Los efectos de la exposición de los cultivos a altas temperaturas están, comparativamente, menos comprendidos, aunque es claro que el incremento de la temperatura y de la frecuencia de episodios de estrés térmico como consecuencia del cambio climático global provocaría un impacto negativo sobre su rendimiento (Boote *et al.* 2005; Craufurd y Wheeler 2009). Es esperable que las altas temperaturas generen mayor estrés si son acompañadas por déficit hídrico (Stone 1999). Sin embargo, son escasos los estudios que han abordado ambos estreses conjuntamente (Reynolds *et al.* 2010). En cultivos con un adecuado suministro de humedad, la temperatura del canopeo se encuentra generalmente por debajo de la del ambiente, como resultado de la pérdida de calor latente a través de la transpiración. Esto contrasta con cultivos expuestos a déficit hídrico, donde la temperatura de las hojas puede estar incluso por encima de la del ambiente al reducirse la transpiración por el cierre estomático (Idso *et al.* 1981; Reynolds *et al.* 2001). En las siguientes secciones se resume el estado actual del conocimiento de los efectos de elevadas temperaturas sobre los cultivos de grano, en general, y de soja, en particular, haciendo especial hincapié en aquellas condiciones que pueden conducir a caídas notorias en el rendimiento.

1.2. Efecto de la temperatura sobre los cultivos

La temperatura ejerce una regulación compleja de la mayoría de los procesos de desarrollo y crecimiento de las plantas. El momento y la velocidad con la que se inician

y diferencian los órganos vegetativos y reproductivos pueden ser generalmente bien descritos de acuerdo al modelo de tiempo térmico (Bonhomme 2000). De acuerdo a este modelo, incrementos en la temperatura por encima de una temperatura base hasta una temperatura óptima producen incrementos lineales en la tasa de desarrollo. Por encima de la temperatura o del rango de temperaturas óptimas, la tasa de desarrollo comienza a reducirse. Estos efectos de la temperatura tienen importante impacto en la adaptación de los cultivos y en su rendimiento, al condicionar la duración del ciclo y de determinadas etapas claves en las que se define el rendimiento, conocidas como períodos críticos (Reynolds *et al.* 2001). La temperatura también regula el crecimiento, al modificar la tasa a la que ocurren los principales procesos de ganancia y pérdida de carbono, la fotosíntesis y la respiración (Stone 1999). Las temperaturas en las que se optimiza el intercambio neto de carbono varían según la especie y las condiciones de crecimiento, pero en general, se encuentran en el rango de 20 - 30°C en plantas con metabolismo C₃ y de 25 - 40°C en plantas con metabolismo C₄ (Loomis y Connor 1996).

Además de los efectos generales de la temperatura sobre los principales procesos de desarrollo y crecimiento, la temperatura baja puede ocasionar daños sobre los diferentes órganos de las plantas y, en el caso de afectar órganos reproductivos, repercutir en el rendimiento del cultivo. Por ejemplo, temperaturas bajas durante la fase de iniciación de primordios florales en girasol, incrementaron el número de flores no funcionales por capítulo (Chimenti y Hall 2001), reduciendo el número final de granos. También, temperaturas bajas cercanas al momento de floración pueden reducir la fecundidad y supervivencia de las flores en muchas especies (Hedhly 2011).

Stone (1999) ha definido como estrés térmico al efecto perjudicial de la exposición a altas temperaturas sobre el rendimiento y la calidad. Las primeras respuestas de las plantas a temperaturas moderadamente altas se evidencian a través de cambios en las tasas y duraciones de procesos fisiológicos de crecimiento y desarrollo. Los efectos del estrés térmico por alta temperatura sobre los componentes del rendimiento (número y peso de las semillas) o la calidad de los granos pueden clasificarse en indirectos o directos. Los efectos indirectos resultan cuando la temperatura afecta los componentes del rendimiento como consecuencia de sus efectos sobre otros procesos, como fotosíntesis o translocación de asimilados a los granos (Stone 1999). Por ejemplo, estudios realizados con arveja encontraron que, ante la combinación de estrés hídrico y moderado estrés térmico, la caída en el número de destinos reproductivos por planta fue consecuencia de la disminución de la tasa de crecimiento por planta (Guilioni *et al.* 2003). En los efectos directos, en cambio, la temperatura afecta al componente de rendimiento que se define prioritariamente durante el episodio, modificando, su generación, supervivencia o crecimiento posterior (Rondanini *et al.* 2006), o alterando su composición química o calidad (Pádua *et al.* 2009). Bajo muy altas temperaturas, asimismo, algunos procesos se ven severamente retardados, por ejemplo, la actividad enzimática y otros nuevos son inducidos, como la síntesis de proteínas de choque térmico (Stone 1999).

En varios cultivos, existen antecedentes de efectos directos de breves períodos de estrés térmico en el desarrollo, funcionalidad y supervivencia de los órganos reproductivos. Por ejemplo, estudios en maní determinaron que las etapas más sensibles a las altas temperaturas se encuentran 4 días antes y durante anthesis, produciéndose una reducción en el número de frutos de 6% por cada °C por encima de 33°C, debido a pérdidas en la viabilidad del polen y disminuciones en el crecimiento del tubo polínico (Prasad *et al.* 2001). Se ha reportado que temperaturas medias diarias superiores a 23 °C afectaron negativamente el rendimiento de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.) por su efecto

en la disminución de la fijación de granos, a razón de 6,5% por cada °C por encima de 23 °C (Prasad *et al.* 2002). En colza canola, siete días de estrés térmico en floración redujeron significativamente el rendimiento a través de disminuciones en el número de vainas, exposiciones a altas temperaturas en esta fase redujeron también el peso de las semillas (Angadi *et al.* 2000). De manera similar, exposiciones a temperaturas superiores a 35°C durante la etapa de crecimiento del embrión de girasol (*Helianthus annuus* L.) acortaron la duración de esta etapa, reduciendo el peso final del grano y el contenido final de aceite (Rondanini *et al.* 2003), mientras que en trigo, episodios de alta temperatura de seis días de duración durante pre o post anthesis provocaron disminuciones significativas del peso final de los granos (Calderini *et al.* 1999). Altas temperaturas aplicadas durante el período post anthesis provocaron un acortamiento en la duración del llenado de granos en cebada, lo que condujo a reducciones en el peso final de los granos y en la calidad comercial (Savin *et al.* 1997; Passarella *et al.* 2002).

La magnitud de los efectos del estrés por alta temperatura en los cultivos depende tanto del rango térmico explorado como de la duración del estrés y del resto de las condiciones ambientales. En trigo, por ejemplo, breves períodos de altas temperaturas durante el llenado de granos resultaron más perjudiciales para los componentes peso de grano y composición de proteínas que temperaturas moderadamente altas aplicadas durante un lapso más prolongado de tiempo (Wardlaw *et al.* 2002). Por otro lado, en un estudio reciente en el que se analizaron las asociaciones entre datos climáticos y rendimientos históricos de colza en Canadá (Kutcher *et al.* 2010) se encontró que los mayores impactos negativos sobre el rendimiento se producían en años con temperatura máxima superior a 30 °C y déficit hídrico durante el inicio de floración. Aún así, son escasos los trabajos que valoran el impacto relativo y combinado del estrés térmico y el estrés hídrico sobre el desarrollo y la determinación del rendimiento de cultivos y su posible interacción bajo condiciones de campo (Wardlaw y Wrigley 1994; Barnabás *et al.* 2008).

Se conoce la existencia de numerosos mecanismos adaptativos (i.e. estabilidad de membranas, acumulación de solutos, depuración de especies reactivas de oxígeno, producción de antioxidantes, síntesis de proteínas de choque térmico) que pueden atenuar los efectos de estas condiciones de estrés (Wahid *et al.* 2007). Estudios recientes en arroz (*Oryza sativa* L.) proponen que un conjunto de mecanismos de defensa se ponen en funcionamiento frente a estrés térmico en genotipos tolerantes, entre ellos, alta actividad de la enzima ATPasa, mayor generación de sustancias antioxidantes en hoja y fuerte actividad en raíces (Cao *et al.* 2009). Sin embargo, no están claros los mecanismos fisiológicos involucrados en la determinación del rendimiento que probablemente estén asociados con mayor tolerancia a las interacciones entre estrés térmico y déficit hídrico.

1.3. Efectos de las altas temperaturas en soja

En la literatura relacionada con soja, los estudios del efecto del estrés por alta temperatura generalmente sólo describen o cuantifican la disminución del rendimiento y sus componentes al final del ciclo, siendo escasos los trabajos que discuten cuáles son los procesos o mecanismos involucrados. En soja, existe controversia acerca de los rangos de temperatura que generarían disminuciones de la tasa fotosintética y del rendimiento. Hay trabajos que postulan disminuciones de la tasa fotosintética con temperaturas de 32°C (Vu *et al.* 1997), mientras que otros sostienen que la fotosíntesis y el crecimiento vegetativo en soja pueden continuar aún con temperaturas medias diarias de hasta 39°C (Pan 1996). Sin embargo, temperaturas alrededor de los 26°C resultaron

nocivas para el crecimiento reproductivo (Baker *et al.* 1989; Boote *et al.* 1997). Gibson y Mullen (1996) encontraron que un régimen térmico de 35°C durante el día y entre 20°C y 30°C durante la noche aplicado desde R1 (comienzo de floración) (Fehr y Caviness 1977) a R5 (comienzo de llenado de granos) provocó disminuciones del rendimiento cercanas al 16%. En esta misma especie, estudios llevados a cabo en ambiente controlado mostraron reducciones en el rendimiento del orden del 35% con temperaturas medias diarias de 27,5 °C con respecto al control de 17,5 °C; siendo el 88% de la variación en rendimiento explicada por diferencias en el número de granos entre tratamientos (Heinemann *et al.* 2006). Thomas y Raper (1978) reportaron reducciones en el número de vainas a partir de 22 °C de temperatura media diaria.

Trabajos realizados en cámaras de crecimiento donde se combinó estrés hídrico y térmico, concluyeron que los efectos sobre el rendimiento se ejercieron a través de modificaciones de la tasa fotosintética y del número de granos (Ferris *et al.* 1999); si bien estos resultados presentados apoyan la hipótesis de efectos indirectos mediados por la tasa de crecimiento del cultivo, por tratarse de una evaluación final a cosecha no puede descartarse la existencia de efectos directos, tales como modificaciones del patrón temporal de generación, mortandad y fijación de vainas. Identificar la sensibilidad de los distintos mecanismos fisiológicos involucrados en la determinación del rendimiento que son afectados por el estrés térmico constituye un primer paso para desarrollar tecnologías que permitan minimizar el impacto de este tipo de estrés abiótico basadas en la búsqueda de procesos fisiológicos asociados a caracteres secundarios que permitan incrementar la tolerancia a ellos. Para esto, debe conocerse el efecto de la temperatura sobre cada uno de los procesos que regulan la generación del rendimiento en soja.

1.4. La generación del rendimiento en soja

En soja, el rendimiento está principalmente asociado con las variaciones en el número de granos por unidad de superficie, componente que se define durante las fases de floración y fructificación del cultivo (Egli 1998). Reducciones en el suministro de asimilados durante este período, reconocido como crítico para el cultivo (Egli 1998) incrementan la mortandad de flores y frutos y reducen su número final. Es conocida la estrecha asociación entre el número de vainas y granos que logran fijarse y la tasa de crecimiento de las plantas durante el período crítico (Board y Tan 1995; Vega *et al.* 2001b). La partición reproductiva (definida como la relación entre la tasa de crecimiento de los órganos reproductivos y la tasa de crecimiento de la planta) durante esta fase y el índice de cosecha (la relación entre el rendimiento y la biomasa aérea total acumulada al final del ciclo) son considerados bastante estables en este cultivo (Vega *et al.* 2001), al menos bajo condiciones potenciales y de estrés lumínico y poblacional.

Experiencias realizadas en soja sin suministro de riego entre R1-R4 reportaron reducción significativa del número de granos y aumento significativo del peso de granos, sin variación en el rendimiento final con respecto al control sin déficit (Kadhem *et al.* 1985). Coincidentemente, en tratamientos de sequía en soja con hábito de crecimiento indeterminado el número de vainas fue reducido sin efecto sobre el rendimiento cuando la restricción hídrica se impuso temprano (R1-R4), debido a que existió aumento en el peso de los granos (Andriani *et al.* 1991). Dicha compensación entre componentes no existió cuando el déficit hídrico fue impuesto hasta etapas más avanzadas del ciclo. Particularmente, el período inmediatamente después de antesis de cada flor, cuando ocurre una activa división celular en los ovarios y aún no se han alongado activamente las vainas, ha sido determinado como el más crítico para el aborto de vainas bajo sequía severa (Liu *et al.* 2003).

Existen también evidencias sobre mecanismos que regulan el número de vainas que se establecen que no están directamente asociados con el suministro diario de asimilados. Por un lado, la duración de las sub-fases reproductivas posteriores a la floración está directamente asociado con el número de granos y vainas en un amplio rango de condiciones (Calviño *et al.* 2003; Kantolic y Slafer 2005, 2007). También, la distribución temporal de la floración y los patrones de producción y supervivencia de vainas resultarían relevantes en la definición del número final de vainas (Bruening y Egli 2000; Egli y Bruening 2006b), ya que existirían procesos de dominancia o interferencia de vainas tempranas sobre las más tardías que regularían el aborto de estas últimas (Egli 2005). Bangerth (1989) hipotetizó la existencia de “dominancia primogénita” de los primeros órganos desarrollados sobre los más jóvenes, a través del transporte de un regulador de crecimiento que impediría el desarrollo de estos últimos. En soja, la citocinina, favorecería la fijación de flores y vainas tardías redistribuyendo asimilados hacia estos órganos a expensas de tejidos vegetativos (tallos-raíz) de las plantas (Nagel *et al.* 2001), aunque bajo condiciones estresantes, este mecanismo aparecería potencialmente como una desventaja. Estas evidencias han brindado algunos elementos para explicar cómo el suministro de asimilados podría limitar el crecimiento y supervivencia de destinos tan poco demandantes como flores y vainas pequeñas (Egli y Bruening 2002a). Además, la falta de respuesta en el número de vainas y granos por nudo ante muy alta disponibilidad de asimilados (Egli y Bruening 2002b) hace suponer la existencia de otros procesos involucrados en la supervivencia de vainas y granos de soja que operan a niveles de organización menores al de planta entera (i.e. nudo o inflorescencia). Recientemente, Egli (2010) propuso que existen fases de sensibilidad en los frutos de soja para reaccionar frente a la disponibilidad de asimilados y jerarquías entre edades y estados de frutos que explicarían las diferencias existentes entre patrones de fijación de granos en soja. Lo anterior es coincidente con lo propuesto por Wubs *et al.* (2009) para cultivos con hábito de crecimiento indeterminado.

El segundo componente de rendimiento del cultivo, el peso de los granos, tiene un rango de variabilidad mucho menor que el número de granos (Sadras 2007). Sin embargo, es particularmente sensible a la disponibilidad de asimilados luego de floración (Borrás *et al.* 2004). Períodos de estrés hídrico impuestos durante el llenado de granos de soja provocaron reducciones significativas del rendimiento debido al menor crecimiento de los granos, como consecuencia del desencadenamiento de una senescencia acelerada (Brevedan y Egli 2003). En condiciones de campo, los granos de soja raramente alcanzan su peso potencial (Borrás *et al.* 2004), lo cual podría permitir cierto grado de compensación entre los componentes del rendimiento. Por ejemplo, en tratamientos de sequía en soja aplicada poco después de floración pero revertida durante el llenado de granos, el rendimiento no se modificó debido a que existió aumento en el peso de los granos (Andriani *et al.* 1991). Aparentemente, dicha compensación se debe a que, aunque algunos efectos tempranos condicionan el tamaño final de las semillas (i.e. división de células de cotiledones, crecimiento inicial de vainas; (Egli *et al.* 1981; Egli *et al.* 1989; Peterson *et al.* 1992; Munier-Jolain y Ney 1998), el contenido de agua de las semillas se incrementa hasta cerca del momento de madurez fisiológica (Borrás *et al.* 2004), permitiendo que las semillas puedan capturar mejoras en la disponibilidad de asimilados por semilla hasta muy avanzado el llenado de los granos.

Un aspecto adicional a tener en cuenta en el estudio de la definición del rendimiento de soja es la alta superposición de las etapas de definición del número y peso de granos durante el ciclo del cultivo. La superposición se manifiesta en diferentes posiciones de la planta (i.e. mientras se define el número de vainas en los nudos superiores, los granos de las vainas ubicadas en el tercio medio o inferior de la planta

están en la fase activa de crecimiento) e incluso, dentro de un mismo nudo (i.e. los granos de las vainas proximales comienzan a crecer mientras las vainas distales o de nudos secundarios pueden aún abortar). Este patrón temporal agrega complejidad a la comprensión de cómo diferentes condiciones ambientales regulan la definición de cada uno de los componentes numéricos del rendimiento y sus interrelaciones.

1.5. Sensibilidad a la temperatura de los procesos involucrados en la generación del rendimiento en soja

De las secciones anteriores surge que el rendimiento en soja está muy relacionado con las condiciones de crecimiento durante el período crítico que condicionan la definición del número de granos y que los efectos de diferentes estreses, como la sequía, ejercerían su efecto tanto en la actividad de la fuente (disminución de la tasa fotosintética) como de los destinos (incapacidad para utilizar fotoasimilados) regulando el aborto de vainas (Liu *et al.* 2004). En este contexto, es necesario comprender cómo estos procesos y mecanismos pueden ser afectados por el estrés térmico y su combinación con déficit hídrico.

Por un lado, incrementos en la temperatura durante la fase de fructificación pueden reducir la fotosíntesis y el aporte de asimilados a las vainas promoviendo su aborto. Las temperaturas cardinales que definen las dinámicas de asimilación de carbono y su distribución hacia las vainas son similares en ausencia de episodios de estrés (Boote *et al.* 1998). Sin embargo, no puede descartarse que la exposición a breves episodios de temperaturas altas puedan alterar estas relaciones ni si existen interacciones con el nivel hídrico en suelo. Más aún, el rango de temperaturas que optimiza la tasa de producción de vainas (21,5 a 26,5°C; (Boote *et al.* 1998) es más estrecho que el que optimiza los procesos de crecimiento y partición, sugiriendo la existencia de otros mecanismos sensibles a la regulación por parte de la temperatura.

Al igual que ocurre en las restantes fases del ciclo del cultivo, la temperatura regula la duración del período crítico. Incrementos en la temperatura media en el rango comprendido entre 6 y 25°C tienden a incrementar la tasa de desarrollo, reduciendo la duración de la fase. Por el contrario, aumentos por encima de 30°C en la temperatura media tienden a incrementar la duración de la fase, al encontrarse en el rango de temperaturas supra-óptimas para la tasa de desarrollo. Sin embargo, no está claro si la exposición a temperaturas altas durante un tiempo suficientemente breve como para no modificar sustancialmente la temperatura media, puede modificar la tasa de desarrollo ni, eventualmente, cuál sería el sentido de dicha modificación (i.e. acortaría la fase, por incrementar levemente la temperatura en el rango subóptimo o reducirla, por incluir temperaturas en el rango supra-óptimo). Se sabe que el estrés hídrico tiende a reducir la duración de las fases reproductivas (Desclaux y Roumet 1996) pero no existen estudios que hayan analizado en detalle la dinámica temporal de fijación y aborto de vainas en respuesta a estrés térmico, hídrico y su interacción.

Finalmente, si bien han sido estimadas las temperaturas cardinales que regulan el ritmo de crecimiento de los granos, no existen estudios que hayan explorado si la capacidad de compensación a través del peso de granos en respuesta a estrés térmico, hídrico y su interacción, puede ser modificada cuando el estrés ocurre en etapas tempranas del desarrollo de las semillas. Si, a través de alguno de los mecanismos detallados arriba, un estrés reduce el número de semillas más que lo que se afecta la tasa de crecimiento de las plantas, se generaría una relación disponibilidad de asimilados por semilla más elevada que, al menos en algunas especies, se asocia con un mayor ritmo de crecimiento de las semillas (Gambín *et al.* 2006). Pero si el estrés afectara alguna de las

características de las semillas que se encuentran asociadas con su tamaño final (número de células de los cotiledones, crecimiento inicial de las vainas), los granos resultarían incapaces de responder a esta mejora, limitándose la capacidad compensatoria a través del peso de los granos.

La presente tesis pretende analizar las consecuencias de episodios de alta temperatura sobre el rendimiento del cultivo de soja, haciendo énfasis en mecanismos involucrados con el crecimiento del cultivo y explorando posibles efectos directos a través de modificaciones en la generación y supervivencia de órganos reproductivos. Como marco experimental se estudiarán dichos mecanismos bajo dos situaciones hídricas, tratando de profundizar el estudio de las interacciones entre las altas temperaturas y la disponibilidad hídrica.

1.6. OBJETIVO GENERAL

Estudiar los efectos de breves episodios de estrés térmico durante fructificación y su posible interacción con déficit hídrico sobre los procesos vinculados con la generación del rendimiento de soja.

1.7. OBJETIVOS ESPECIFICOS

Frente a breves episodios de alta temperatura durante la fase reproductiva, aplicados en cultivos de soja bajo dos niveles de disponibilidad hídrica en suelo, se pretende:

- 1- Analizar el crecimiento y la partición reproductiva
- 2- Estudiar la dinámica de producción y fijación de vainas
- 3- Indagar si se modifica la compensación entre número y peso de granos, mecanismo que otorga estabilidad al rendimiento de soja.

1.8. HIPOTESIS

Breves episodios de altas temperaturas durante la fase de fructificación en soja combinados con baja disponibilidad hídrica en suelo provocarán mermas en el rendimiento debido a:

- 1- Una menor biomasa aérea total de planta y una menor partición reproductiva.
- 2- Una menor tasa de establecimiento de vainas, debido a un incremento en el aborto.
- 3- Una disminución en la capacidad de compensación entre los componentes número y peso de granos debido a la incapacidad del peso de granos para responder a relaciones fuente/destino más favorables.

1.9. Estructura de la tesis

El cuerpo de la presente tesis ha sido desarrollado en los siguientes capítulos: Capítulo 2: Materiales, métodos y caracterización del estrés, Capítulo 3: Estrés térmico por alta temperatura en soja: respuesta de los determinantes ecofisiológicos del rendimiento, Capítulo 4: Estrés térmico por alta temperatura en soja: efectos sobre la generación y fijación de vainas, Capítulo 5: Estrés térmico por alta temperatura en soja: contribución del peso de granos a la determinación del rendimiento y Capítulo 6: Conclusiones generales.

CAPÍTULO 2: Materiales, métodos y caracterización del estrés

En este capítulo se describen los experimentos que se realizaron. En particular, se brinda una descripción detallada de la forma en que se impusieron los tratamientos y cómo se cuantificó el estrés térmico. En los capítulos siguientes, se describen los métodos particulares utilizados para abordar los diferentes objetivos de la tesis.

2.1. Sitio experimental y manejo del cultivo

Se realizó un experimento en la EEA INTA Manfredi – Córdoba (Lat. 31° 51' 32,83'' S; Long. 63° 44' 15,21''W) durante las campañas agrícolas 2006/2007 (año 1) y 2007/2008 (año 2). El suelo sobre el que se realizaron los experimentos es un Haplustol éntico, perteneciente a la serie Oncativo, clasificado por su capacidad de uso como IIIc (INTA 1987). Se caracteriza por ser un suelo profundo, bien drenado, con buena capacidad de almacenaje y su única limitante es climática. Esto último se debe a que se encuentra distribuido en una zona donde las precipitaciones se concentran durante primavera –verano (70%), con una media histórica anual de 760 mm. Los análisis de suelo realizados previo a la siembra arrojaron valores de materia orgánica superiores a 2,5% (buen contenido) y de fósforo extractable por encima de las 45 ppm (muy bien provisto) en ambos años. La temperatura media anual es de 16,8 °C. y las máximas promedio históricas de los meses de enero y febrero son 29,2 y 27,8 °C, respectivamente. Durante estos meses, en el 50% de los años ocurren episodios de por lo menos 5 días de duración donde se registran temperaturas máximas diarias superiores a 32°C.

La siembra se realizó en forma manual, en surcos distanciados a 35 cm (año 1) o 52,5 cm (año 2), los días 21 de diciembre de 2006 y 20 de noviembre de 2007. Las densidades de siembra fueron 22 (año 1) y 25 (año 2) plantas m⁻². Se sembró un 30% más de semilla que la requerida y luego se ralearon plántulas para lograr la densidad objetivo en cada caso. Previo a la siembra, las semillas fueron inoculadas con cepas comerciales de *Bradyrhizobium japonicum*. El cultivo se mantuvo libre de plagas y enfermedades durante todo su ciclo.

2.2. Tratamientos y diseño experimental

Se realizaron experimentos donde se combinaron dos niveles de temperatura, dos genotipos y dos situaciones de disponibilidad hídrica en suelo. El diseño de los ensayos fue en parcelas sub-subdivididas con tres repeticiones, constituyendo el nivel hídrico la parcela principal, los genotipos la subparcela y el estrés térmico la sub-subparcela, es decir la unidad experimental. Las dimensiones de las subparcelas fueron 6 m de largo x 2,1 m de ancho, incluyendo 6 (año 1) o 4 surcos (año 2). Las sub-subparcelas tuvieron 2 m de largo x 2,1 m de ancho.

Los tratamientos de temperatura incluyeron dos niveles: i) control (temperatura ambiente) y ii) con episodios de alta temperatura. Durante el primer año, los tratamientos de alta temperatura se impusieron por 5 días consecutivos estando el cultivo en estado fenológico R4 (plena fructificación) (Fehr y Caviness 1977). En el segundo año de experimento, los tratamientos de alta temperatura fueron impuestos también en R4 por 14 (Don Mario (DM) 4200) y 10 (Don Mario (DM) 4870) días consecutivos. El aumento de temperatura se logró mediante la utilización de carpas construidas con polietileno cristal de 100 micrones montado sobre una estructura de

varillas de hierro liso de 12 mm de diámetro. Las dimensiones de las estructuras de hierro fueron de 2 m de largo x 1,90 m de ancho y 1,20 m de altura. Las carpas permanecieron cerradas hasta el nivel del suelo sólo seis horas al día (desde 10:00 a.m. a 04:00 p.m.) durante los días de tratamiento.

Debido a las condiciones ambientales reinantes al momento de imposición del estrés térmico (días nublados) durante el primer año de experimentación, se reforzó el incremento de la temperatura mediante caloventores dentro de las carpas que permanecieron encendidos durante las 6 horas diarias de tratamiento a lo largo del episodio de estrés térmico. En el año 2 no fue necesario el uso de caloventores.

Para cuantificar posibles diferencias en radiación incidente causadas por el polietileno, en el primer año de experimento se instalaron las mismas estructuras de hierro con polietileno sólo en el techo (carpas testigo) sobre plantas testigo. Durante la imposición de los episodios de estrés térmico, sensores conectados a data-loggers y ubicados a la mitad de la altura del canopeo (Cava-Devices, Buenos Aires, Argentina) registraron la temperatura del aire cada quince minutos. Para suprimir el efecto de la radiación solar directa sobre los sensores, éstos se protegieron mediante dos tubos de PVC de 0,25 m de largo abiertos en los extremos (uno dentro del otro). El tubo exterior era de 0,11 m de diámetro y el interior 0,06 m de diámetro.

Debido a limitantes en el número de sensores (sólo 12), se colocaron dos en parcelas testigo (riego a temperatura ambiente) y el resto dentro de las carpas a la mitad de la altura del canopeo. Estos 10 sensores restantes se colocaron uno dentro de cada carpa en las parcelas de estrés térmico, excepto en secano repetición 3 (sin sensores). Previamente a la imposición del estrés térmico se caracterizó el perfil de temperatura dentro de la carpa, ubicando los sensores a diferentes alturas del canopeo (a nivel de suelo, mitad del canopeo, techo de la carpa).

Los genotipos utilizados, pertenecientes al grupo de madurez IV (DM 4200 y DM 4870) y de hábito de crecimiento indeterminado, fueron seleccionados por presentar similar longitud de la fase reproductiva (R1 (comienzo floración) a R8 (plena madurez)) pero distinta duración de la subfase R1 a R5 (comienzo llenado granos; subfase R1-R5 mayor en DM 4870).

Dentro de cada experimento, se manejó diferencialmente la disponibilidad hídrica. Durante la etapa siembra a R1, la totalidad del ensayo fue regado mediante riego por goteo. A partir de R1, se interrumpió el riego en la mitad del ensayo, generando así dos niveles de agua en el suelo: i) control con riego suplementario durante todo el ciclo, y ii) sin riego. En este último, la baja disponibilidad hídrica se logró interrumpiendo el riego por goteo a partir de R1 y durante el primer año se complementó con coberturas plásticas en suelo para minimizar la entrada de agua por precipitaciones. Durante el primer año se registraron precipitaciones de 239 mm entre R1-R6 (máximo tamaño de semilla), y 189 mm entre R6 y madurez. El segundo año recibió precipitaciones mayores durante R1-R6 (303 mm) y sólo de 23 mm luego de R6 (Figura 1 B, C).

De este modo, de la combinación de los dos niveles de disponibilidad hídrica en suelo y los dos niveles de temperatura generados, quedaron conformados cuatro tratamientos: (i) Riego control (RC), riego suplementario durante todo el ciclo sumado a temperatura ambiente, (ii) Riego estrés térmico (RET), riego suplementario durante todo el ciclo sumado a episodio de alta temperatura, (iii) Secano control (SC), sin riego a partir de R1 sumado a temperatura ambiente y (iv) Secano estrés térmico (SET), sin riego a partir de R1 sumado a episodio de alta temperatura.

2.3. Cuantificación del estrés térmico

El estrés térmico dentro de las carpas se cuantificó a través de la sumatoria de las temperaturas horarias acumuladas sobre un valor óptimo (T_{so}) mediante la ecuación 1 (Ec.1):

$$T_{so} = \sum_1^n (T_x - T_o), \text{ para } T_x > T_o \quad (\text{Ec.1})$$

Donde T_x es la temperatura media horaria del aire y T_o es la temperatura óptima. Para el cálculo de T_{so} (en °Ch) se utilizó una temperatura óptima de 26°C; temperatura alrededor de la cual el crecimiento reproductivo en soja comenzaría a disminuir (Baker *et al.* 1989; Boote *et al.* 1997).

2.4. Condiciones de crecimiento

Considerando todos los meses de desarrollo del cultivo (noviembre- abril), la temperatura media fue inferior a la histórica en solamente 0,46 °C durante el primer año de ensayo, y superior en 1,7 °C durante el segundo año (Figura 1A). Esas diferencias estuvieron dadas por el alejamiento de los valores históricos que presentaron los datos en los meses de enero en ambos años y febrero durante el primer año de evaluación. Las precipitaciones totales del período fueron superiores en 25 mm a la media histórica (493,7 mm período diciembre - abril) durante el primer año de evaluación, mientras que durante el segundo año estuvieron 10 mm por debajo de las registros históricos. Los valores de radiación fueron 6% inferiores a los históricos durante el año 1 y 11% superiores durante el año 2 (datos no mostrados).

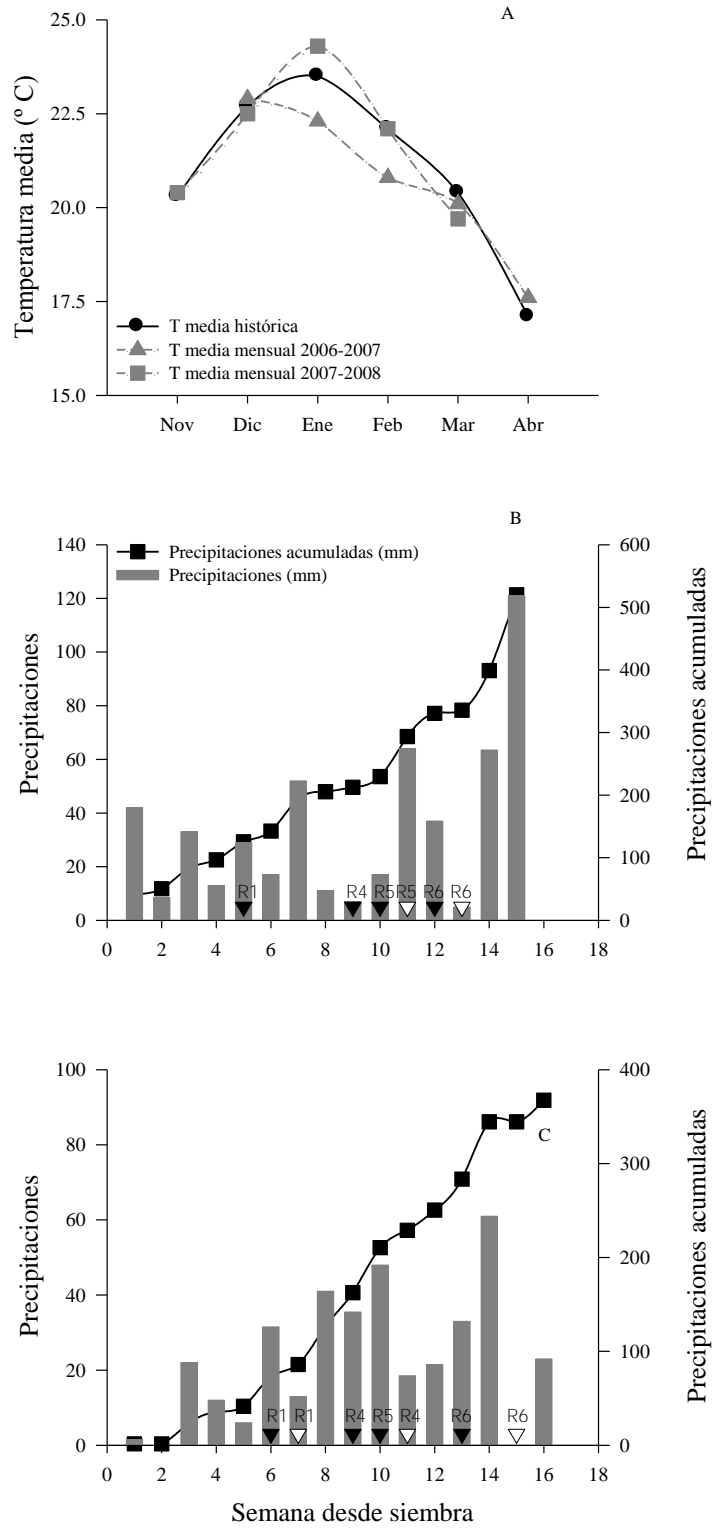


Figura 1. Evolución de la temperatura media mensual (A) y precipitaciones año 1 (B) y año 2 (C) durante las semanas en que se desarrollaron los ensayos. Los triángulos llenos (DM 4200) y vacíos (DM 4870) indican estados fenológicos (triángulo lleno cuando coinciden). Los datos históricos de temperatura son las medias de los registrados desde 1959-2008 en Manfredi, Córdoba.

El polietileno de las carpas suprimió la radiación incidente en un 10%. Sin embargo, debido al breve período en el que las carpas permanecieron colocadas, la

RFAi (radiación fotosintéticamente activa interceptada) acumulada por los tratamientos estresados durante los episodios de estrés térmico fue inferior sólo en un 2% respecto a las parcelas control (75,6 y 77,3 MJ m⁻² en 2006-07, y 243,6 y 247,7 MJ m⁻² en 2007-08). La diferencia entre años se debió a la menor duración del episodio de estrés térmico y menores valores de radiación incidente durante el año 1.

2.5. Perfil de temperatura dentro de las carpas

Las carpas incrementaron la temperatura del aire solamente entre las 12:00 y las 18:00 horas del día. No se registraron diferencias en las temperaturas registradas durante la noche y el comienzo de la mañana entre sensores ubicados en distintas posiciones dentro de las carpas, aunque fueron levemente superiores a la temperatura mínima registrada. Además, durante las horas en que se produjeron diferencias, la temperatura a la mitad de la altura del canopeo fue, en promedio, 1,2 °C inferior a la del techo de la carpa y 4,3 °C superior a la registrada a nivel del suelo. En resumen, las diferencias de temperatura ocurrieron durante el momento del día en que las carpas permanecieron cerradas (10:00 a 16:00) más un lapso de dos horas (hasta las 18:00) y durante ese período existió un patrón de perfil de temperaturas dentro del canopeo desde el techo de las carpas hacia el suelo (Figura 2).

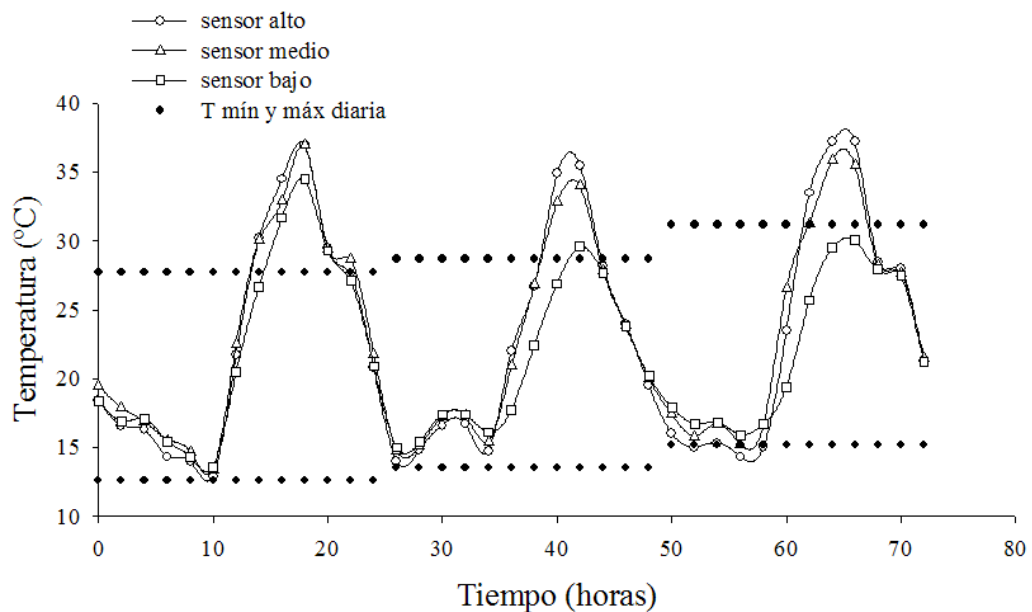


Figura 2. Ejemplos de patrones de evolución de la temperatura registrada por sensores ubicados dentro de los dispositivos para aumento de temperatura (carpas de polietileno). Los datos corresponden a los de 3 días consecutivos en carpa ubicada en un lote comercial de soja en determinaciones para la calibración del método de imposición de estrés. Manfredi, Córdoba, 2006. Temperatura mínima y máxima diaria corresponden a las registradas en casilla meteorológica.

2.6. Episodios de estrés térmico

Durante el primer año, los tratamientos se impusieron entre los 32 - 36 DDR1 (días desde floración) en DM 4200 y 30 - 34 DDR1 en DM 4870 (Figura 3 A, C). En el segundo año de experimento, los tratamientos de alta temperatura fueron impuestos entre 28 - 41 DDR1 en DM 4200 y 24 - 33 DDR1 en DM 4870 (Figura 3 B,D).

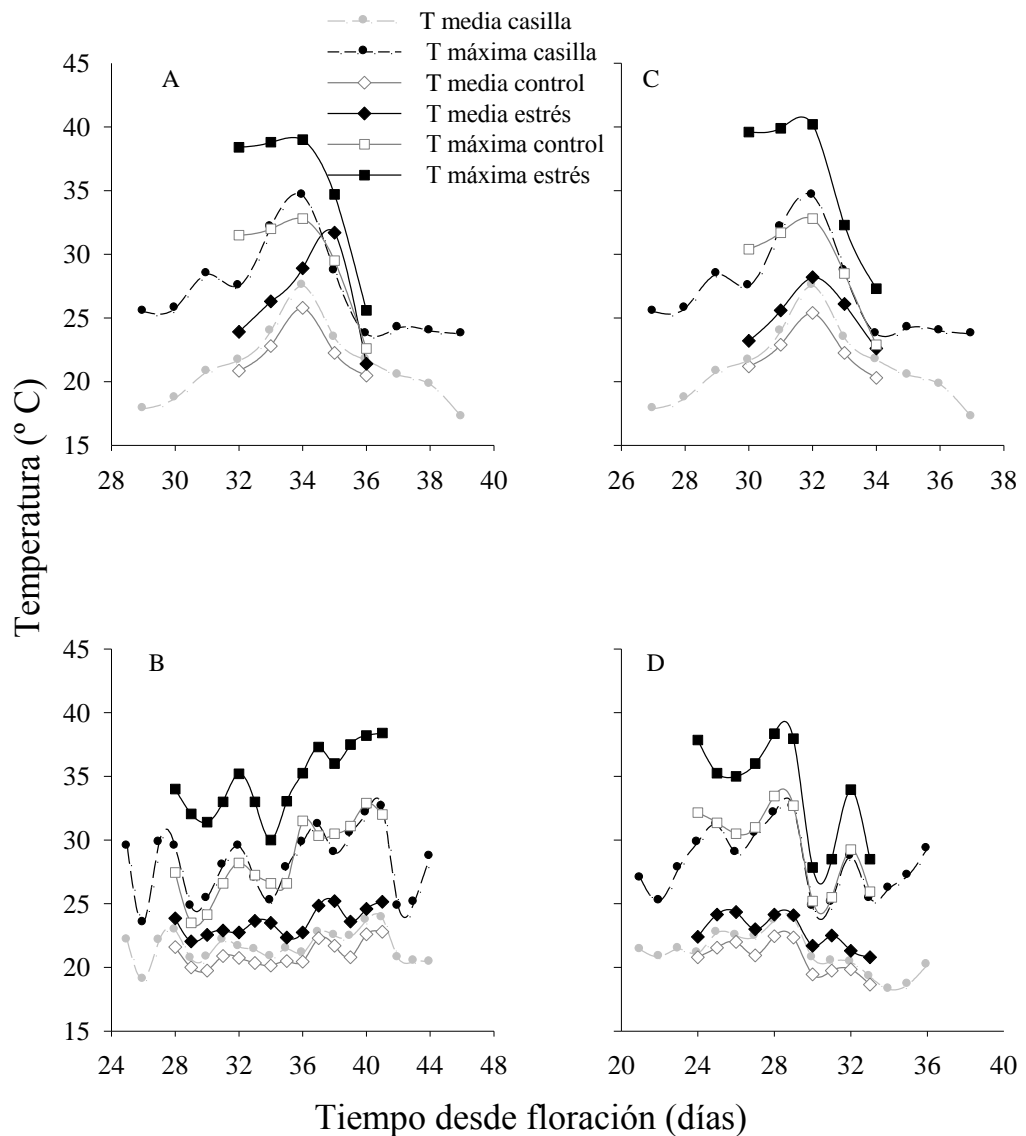


Figura 3. Evolución de temperaturas diarias en tratamientos control (ambiente) y estrés térmico en los genotipos de soja DM 4200 (A,B) y DM 4870 (C,D) durante el año 1 (A,C) y año 2 (B,D) de experimentación. Las líneas punteadas indican las temperaturas registradas en casilla meteorológica. Los sensores estuvieron ubicados a la mitad de la altura del canopeo. Nótese la diferencia de escalas en los ejes de abscisas.

La temperatura media del aire en los tratamientos control durante los episodios de estrés térmico fue, en promedio, de 22,4°C y 20,9°C, para el primer año y segundo año, respectivamente, mientras que las máximas alcanzaron valores promedio alrededor de los 29°C en ambos años. Durante el año 1, las mayores temperaturas se registraron hacia el principio del episodio de estrés mientras que en el año 2 las temperaturas fueron más constantes. Las temperaturas medias diarias de las parcelas control durante los episodios de estrés térmico fueron levemente inferiores a las registradas en casilla meteorológica para el mismo período (1,25 °C y 1 °C, para el primer y segundo año de ensayos, respectivamente) mientras que las máximas fueron similares (0,24 °C más en parcelas control versus casilla meteorológica; Figura 3).

La cuantificación del estrés térmico a través de la Tso arrojó diferencias significativas para la interacción año x condición térmica ($p < 0,01$), resultando la Tso mayor en las parcelas calentadas durante el año 2 con respecto a las mismas en año 1 (Cuadro 1). La temperatura media diaria de las parcelas con estrés térmico durante los episodios fue 25,75°C y 23,2°C durante el año 1 y 2, respectivamente. Las temperaturas máximas promedio de los episodios de estrés térmico superaron a sus respectivos controles en 6°C (año 1) y 5°C (año 2).

Cuadro 1. Temperaturas horarias acumuladas sobre la óptima (Tso) durante los episodios de estrés térmico en dos genotipos de soja (DM 4200 y DM 4870) cultivados bajo dos condiciones hídricas (control y secano) y dos condiciones térmicas (control y estrés) durante dos años (Año 1: 2006-07; Año 2: 2007-08).

Año	Genotipo	Condición hídrica	Condición térmica	Tso (°Ch)
1	DM4200	Riego	Control	30,56
			Estrés	230,25
	DM4870	Riego	Control	28,26
			Estrés	241,22
	DM4200	Secano	Control	29,22
			Estrés	238,40
DM4870	Secano	Control	27,65	
		Estrés	236,65	
2	DM4200	Riego	Control	65,60
			Estrés	373,27
	DM4870	Riego	Control	52,71
			Estrés	359,34
	DM4200	Secano	Control	62,87
			Estrés	380,65
DM4870	Secano	Control	57,23	
		Estrés	362,65	
Año				***
Condición hídrica				NS
Genotipo				NS
Condición térmica				****
Año * Condición hídrica				NS
Año * Genotipo				NS
Año * Condición térmica				***
Condición hídrica * Genotipo				NS
Condición hídrica * Condición térmica				NS
Genotipo * Condición térmica				NS
Año * Condición hídrica * Genotipo				NS
Año * C. hídrica * C. térmica				NS
Año * Genotipo * C. térmica				NS
C. hídrica * C. térmica * Genotipo				NS
Año * C. hídrica * Genotipo C. térmica				NS

,* significativo al p= 0,01 y 0,001, respectivamente; NS no significativo.

CAPÍTULO 3: Estrés térmico por alta temperatura en soja: respuesta de los determinantes ecofisiológicos del rendimiento

3.1. Introducción

La biomasa total producida durante el ciclo de un cultivo es el resultado de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi) acumulada y de la eficiencia con que ésta es convertida en biomasa (EUR; (Andrade *et al.* 2005). El ambiente ejerce una fuerte regulación del primer componente, no sólo a través de la cantidad de radiación incidente, sino también a través de los factores ambientales que regulan el desarrollo del cultivo (fotoperíodo y temperatura) y de aquellos que modifican la aparición, expansión y decaimiento del índice de área foliar del cultivo (temperatura, nivel de recursos, cantidad y disposición de las plantas (Loomis y Connor 1996). Condiciones de estrés hídrico al inicio del período reproductivo en soja redujeron el área foliar del cultivo, por su efecto sobre el proceso de expansión foliar (Andriani *et al.* 1991). Breves períodos de estrés hídrico aplicados durante el llenado de granos en soja provocaron reducciones significativas del rendimiento debido al acortamiento de la fase de llenado de granos como consecuencia del desencadenamiento de una senescencia foliar acelerada (Breedan y Egli 2003).

La eficiencia en el uso de la radiación es, comparativamente, menos variable pero, en el caso del cultivo de soja puede variar entre 0,66 y 1,26 g MJ⁻¹ en respuesta al contenido de nitrógeno foliar (Sinclair y Horie 1989), al valor energético contenido en los granos (Sinclair y Muchow 1999), a la disponibilidad hídrica (Andriani *et al.* 1991).

Aunque escasos estudios demuestran que la biomasa en soja puede ser afectada por la exposición a altas temperaturas en combinación con déficit hídrico, son inexistentes las investigaciones que hayan analizado cuáles factores ecofisiológicos son generalmente modificados en estas situaciones (Baker *et al.* 1989; Ferris *et al.* 1999). Se ha postulado que el crecimiento vegetativo en soja es menos afectado que el reproductivo cuando el cultivo es expuesto a altas temperaturas (Baker *et al.* 1989; Boote *et al.* 1997). Es esperable entonces, que cambios relacionados con la partición reproductiva puedan intervenir en estas respuestas a la combinación de estreses.

La mayoría de los antecedentes que han estudiado la partición reproductiva en soja indican que este carácter es altamente estable (Spaeth *et al.* 1984; Vega *et al.* 2001). El patrón de localización de meristemas que le confiere alta plasticidad reproductiva, sumado a un bajo umbral de tasa de crecimiento por planta requerido para fijar granos, le otorgan a esta especie un índice de partición reproductiva estable en condiciones potenciales (Vega *et al.* 2000). Sin embargo, estos aspectos han sido analizados en ausencia de estrés térmico y/o hídrico, y, por lo tanto, no es posible descartar cambios causados por estos estreses abióticos.

Por otro lado, se encuentra ampliamente documentada en la literatura la asociación que existe entre el número de vainas y granos en soja con el suministro de asimilados durante la fase de fructificación (Jiang y Egli 1995; Egli 1998) y con la tasa de crecimiento del cultivo y de las plantas durante dicha etapa (Board y Tan 1995; Vega *et al.* 2001b). Es posible, entonces, que cambios en la partición reproductiva puedan estar mediados por la regulación del número de estructuras reproductivas fijadas durante las etapas críticas.

En este capítulo, se analizarán los efectos causados por altas temperaturas y su interacción con niveles hídricos de suelo contrastantes sobre la biomasa total, utilizando un marco ecofisiológico general y enfatizando el estudio de la partición de biomasa hacia estructuras reproductivas.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Variables medidas y cálculos

3.2.1.1. Fenología

Al inicio del cultivo, se identificaron 6 plantas (año 1) y 10 plantas (año 2) por unidad experimental y en ellas se registró la fenología cada 7 días durante todo el ciclo del cultivo según la escala de Fehr y Caviness (1977) y en la etapa de producción de vainas cada 3 días.

3.2.1.2. Evolución de la biomasa

Se cuantificó la evolución de la biomasa mediante cortes en los estadíos R2 (plena floración), R5 (comienzo de llenado de granos), R6 (máximo tamaño de semilla) y R8 (plena madurez). En cada unidad experimental, la muestra estuvo compuesta por 4 plantas, excepto en R8 cuando se cosecharon todas las plantas donde se efectuó la técnica de pintado (Capítulo 4). Todas las plantas muestreadas fueron tomadas de los surcos centrales de la unidad experimental. En todos los casos, las plantas fueron separadas en tallos, hojas, flores y/o vainas. Cada uno de estos componentes se secó en estufa con circulación de aire forzada a 60 °C. No se consideraron hojas y pecíolos caídos. A partir de los datos de muestreos de biomasa se usaron modelos logísticos para el cálculo de la biomasa acumulada y de las tasas de crecimiento por planta (InfoStat 2009).

Para el análisis de partición, se usaron dos aproximaciones. Inmediatamente, luego de remover el estrés térmico se analizaron las relaciones entre la biomasa reproductiva y la biomasa aérea total por planta (partición) y entre la biomasa reproductiva y la biomasa vegetativa por planta. En R8, para cada tratamiento, se calculó el coeficiente de partición como la pendiente de la relación lineal entre biomasa de granos y biomasa total por planta a madurez.

3.2.1.3. Captura de radiación y estimación de la eficiencia de uso de la radiación

En el segundo año de experimentación, se calculó la interceptación de radiación por el cultivo, expresada como porcentaje de la radiación incidente, como $(100 - I/I_0) \times 100$, donde I es la radiación incidente por debajo del estrato inferior de hojas verdes, e I_0 es la radiación incidente arriba del canopeo. Los valores de I e I_0 fueron obtenidos mediante el uso de ceptómetro (Cava-Devices, Buenos Aires, Argentina). Se realizaron 3 mediciones por unidad experimental previas a los muestreos de biomasa, entre las 11:00 a.m. y 01:00 p.m. en días despejados. La radiación fotosintéticamente activa diaria fue estimada como el 50% de la radiación incidente (Monteith 1972) registrada por radiómetro en casilla meteorológica ubicada a 200 metros del ensayo. El porcentaje de interceptación de los días comprendidos entre dos mediciones realizadas se estimó por interpolación lineal. La radiación fotosintéticamente activa interceptada se obtuvo aplicando el porcentaje de interceptación obtenido por interpolación al dato de radiación fotosintéticamente activa diaria. La radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada se calculó por sumatoria de la radiación fotosintéticamente activa interceptada diaria.

En el segundo año de experimentación, la eficiencia de uso de la radiación (EUR) fue estimada para cada tratamiento como la pendiente de la regresión lineal entre la biomasa acumulada y la radiación interceptada acumulada entre dos etapas del cultivo (i.e. R2-R6).

3.2.2. Análisis estadístico

Las variables se analizaron mediante análisis de la varianza (ANAVA), utilizando el paquete estadístico Infostat (InfoStat 2009). Para el análisis del efecto año, se utilizó la rutina de modelos lineales mixtos. En los casos en que se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, se realizaron comparaciones de medias. Para el análisis de diferencias de pendientes en los modelos lineales para las variables RUE y partición se utilizó análisis de regresión con variables auxiliares (dummy) (InfoStat 2009).

3.3. Resultados

3.3.1. Fenología

La duración total del ciclo de los genotipos seleccionados para este estudio fue prácticamente similar -en promedio 105 (año 1) y 110 días (año 2) entre emergencia y madurez fisiológica-. La mayor diferencia en duración de ciclo se observó bajo riego en el año 2, cuando se registró adelantamiento de la madurez fisiológica en las parcelas bajo secano respecto a las regadas en ambos genotipos (Cuadro 2).

Cuadro 2. Fecha de siembra y de ocurrencia de los principales eventos fenológicos de los genotipos DM 4200 y DM 4870. Ensayos conducidos en Manfredi, Córdoba durante 2006-2007 y 2007-2008. Los eventos fenológicos son comienzo floración (R1), plena fructificación (R4), comienzo llenado de granos (R5), máximo tamaño semilla (R6) y plena madurez (R8).

	Año 1: 2006-2007		Año 2: 2007-2008	
	DM 4200	DM 4870	DM 4200	DM 4870
Fecha siembra	21-12-2006	21-12-2006	20-11-2007	20-11-2007
R1	22-1-2007	25-1-2007	27-12-2007	8-1-2008
R4	20-2-2007	23-2-2007	22-1-2008	1-2-2008
R5	25-2-2007	7-3-2007	29-1-2008	19-2-2008
R6	15-3-2007	22-3-2007	19-2-2008	3-3-2008
R8	12-4-2007	15-4-2007	15-3-2008 ^a 13-3-2008 ^b	22-3-2008 ^a 16-3-2008 ^b

^a Fechas correspondientes a tratamientos de riego.

^b Fechas correspondientes a tratamientos de secano.

Los genotipos de soja utilizados en este estudio presentaron prácticamente la misma longitud en la totalidad de su período reproductivo, es decir, desde comienzo de floración (R1) a plena madurez (R8), siendo sólo 4% más larga en DM 4870 que en DM 4200. En cambio, la duración de la subfase comienzo de floración (R1) a comienzo de llenado de granos (R5) fue 18,5% más larga en DM 4870 que en DM 4200 (promedio de dos años; Figura 4).

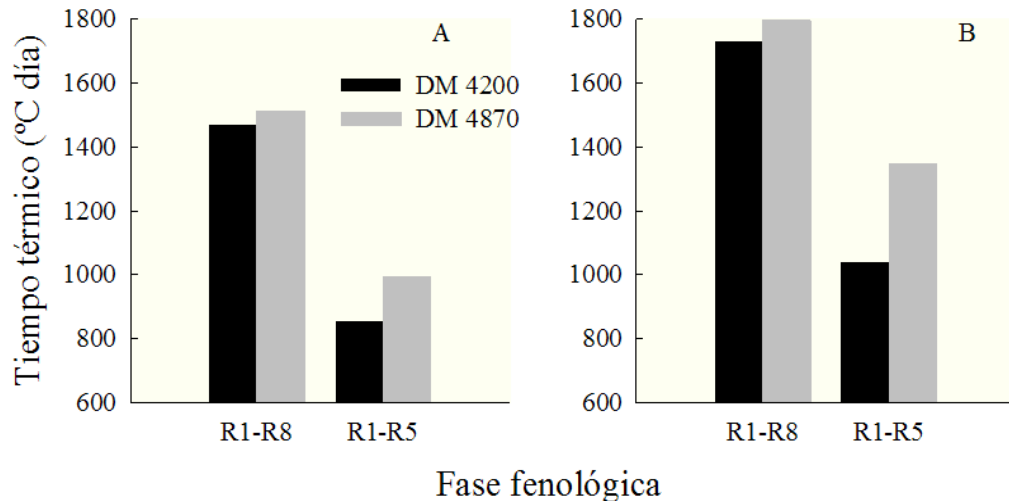


Figura 4. Tiempo térmico desde comienzo de floración a madurez (R1-R8) y comienzo de floración a inicio llenado de granos (R1-R5) durante el año 1 (A) y año 2 (B) de experimentación. Los datos de año 2 corresponden a tratamientos de riego.

El adelantamiento de la fecha de siembra en el año 2 produjo una mayor duración de las fases reproductivas. En efecto, el fotoperíodo promedio explorado durante la fase reproductiva fue de 14,2 horas, resultando más largo en relación al explorado durante el año 1 en la misma etapa del ciclo (13,6 horas).

3.3.2. Variación de los componentes del modelo ecofisiológico

La biomasa aérea por planta a madurez fue menor ($p < 0,001$) en año 1 con respecto al año 2. Tanto el estrés térmico, como la condición de secano redujeron ($p < 0,01$) la biomasa aérea producida por planta (Cuadro 3). Durante el primer año, las plantas que crecieron en condiciones de secano control acumularon un 17,5% menos de biomasa total durante el período R2-R6 que las plantas de las parcelas riego control. En el año 2, la biomasa total R2-R6 de las plantas en secano control fue 9% menos que en riego control.

La RFAi acumulada hasta R6 (sólo medida durante el año 2) no difirió entre tratamientos. Se detectaron diferencias significativas entre genotipos ($p < 0,01$; Cuadro 3), presentando DM 4870 mayor acumulación de RFAi a R6 con respecto a DM 4200. En R4, el porcentaje de RFAi superó el 95% en todos los tratamientos evaluados. Durante la etapa R2-R6, no existieron diferencias significativas entre tratamientos en la eficiencia de uso de la radiación ($p > 0,10$; Cuadro 3). La TCP (tasa de crecimiento por planta) en fructificación (R4) no difirió entre tratamientos ($p > 0,10$). Cuando la TCP fue analizada para un período más amplio, desde R2 a pasado R6, tanto las plantas sometidas a estrés térmico como a secano presentaron menores ($p < 0,05$) TCP que los controles. La reducción observada fue del 20% en estrés térmico y del 17% en secano. Esta TCP explicó ($p < 0,01$) el 41% del número de vainas fijadas por planta.

Cuadro 3. Biomasa aérea a madurez fisiológica, radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi) acumulada hasta R6 (máximo tamaño de semilla) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en dos genotipos de soja (DM 4200 y DM 4870) cultivados bajo dos condiciones hídricas (riego y secano) y dos condiciones térmicas (control y estrés). Los datos de biomasa pertenecen a los dos años de evaluación (Año 1: 2006-07; Año 2: 2007-08), RFAi y EUR corresponden al año 2.

Genotipo	Condición hídrica	Condición térmica	Año 1		Año 2	
			Biomasa g pl ⁻¹	Biomasa g pl ⁻¹	RFAi acum. MJ m ⁻²	EUR ^a g MJ ⁻¹
DM4200	Riego	Control	23,20	35,93	652,88	0,69
		Estrés	24,98	32,02	648,49	0,68
	Secano	Control	22,75	27,28	649,94	0,63
		Estrés	16,22	18,92	648,23	0,58
DM4870	Riego	Control	25,32	30,44	734,43	0,72
		Estrés	19,91	28,07	723,42	0,59
	Secano	Control	24,35	30,48	721,31	0,69
		Estrés	16,21	23,88	705,20	0,67
Condición hídrica						
Riego			23,35	31,61	689,80	0,67
Secano			19,88	25,14	681,17	0,64
Genotipo						
4200			21,78	28,53	649,88	0,64
4870			21,44	28,21	721,09	0,67
Condición térmica						
Control			23,90	31,03	689,64	0,68
Estrés			19,33	25,72	681,33	0,63
			Biomasa g pl ⁻¹		RFAi acum. MJ m ⁻²	EUR g MJ ⁻¹
Año			****			
Condición hídrica			***		NS	NS
Genotipo			NS		***	NS
Condición térmica			***		NS	NS
Año * Condición hídrica			NS			
Año * Genotipo			NS			
Año * Condición térmica			NS			
Condición hídrica * Genotipo			NS		NS	NS
Condición hídrica * Condición tér			NS		NS	NS
Genotipo * Condición térmica			NS		NS	NS
Año * Condición hídrica * Genotipo			NS			
Año * C. hídrica * C. térmica			NS			
Año * Genotipo * C. térmica			NS			
C. hídrica * C. térmica * Genotipo			NS		NS	NS
Año * C. hídrica * Genotipo C.térmica			NS			

, * significativo al p= 0,01 y 0,001, respectivamente; NS no significativo.

^a Calculada como la pendiente de la regresión lineal entre biomasa acumulada (g m⁻²) y radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (MJ m⁻²) entre R2 y R6.

La EUR también se evaluó a través del análisis de regresión con variables auxiliares. A través de este método tampoco se detectaron diferencias entre tratamientos

($p > 0,10$), por lo que se ajustó un único modelo de EUR para todos los datos del año 2 (Figura 5).

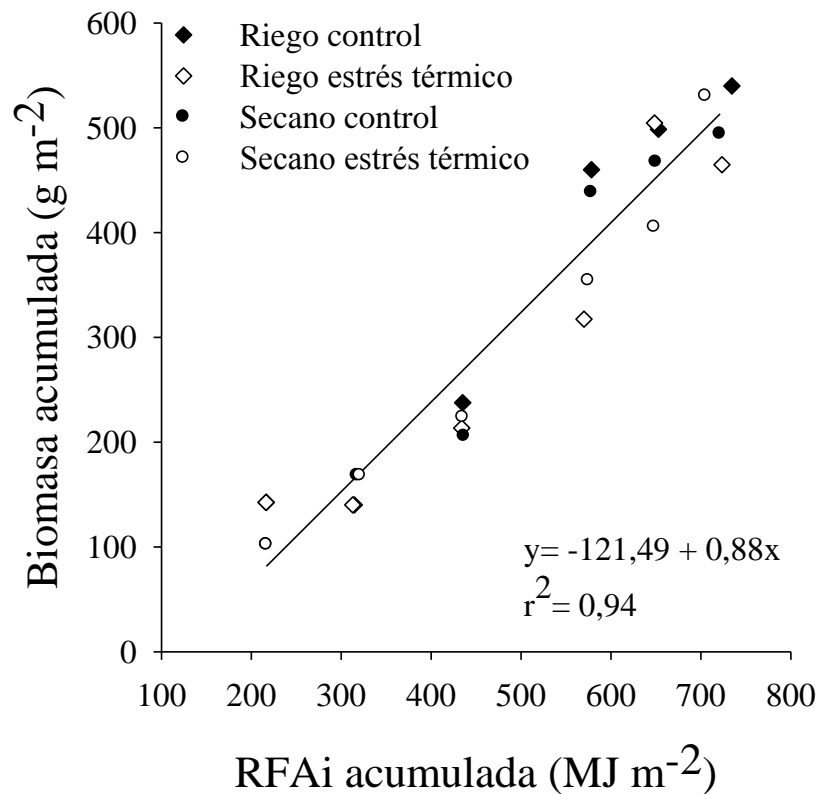


Figura 5. Biomasa aérea acumulada en función de la radiación fotosintéticamente activa interceptada durante el periodo R2-R6 en los dos genotipos evaluados durante el año 2 de experimentación. Debido a ausencia de efectos de tratamientos, se ajustó un único modelo, donde la pendiente representa la EUR.

3.3.3. Partición reproductiva

La partición reproductiva y la relación biomasa reproductiva/biomasa vegetativa por planta, calculadas inmediatamente después de remover el estrés térmico, disminuyeron en forma significativa en los tratamientos estresados térmicamente ($p < 0,01$; Figura 6). Luego de removido el estrés térmico, la biomasa reproductiva en las parcelas calentadas fue 31% inferior con respecto a la situación de temperatura ambiente, mientras que la biomasa vegetativa se redujo solo un 14%. La partición reproductiva también reflejó diferencias para la condición hídrica ($p < 0,05$). Se detectó diferencia entre genotipos ($p < 0,001$), siendo ambas relaciones mayores en DM 4200 con respecto a DM 4870. Probablemente, las diferencias entre genotipos se deban al momento de ocurrencia o duración de las etapas reproductivas de cada genotipo. No se evidenció efecto de año ($p > 0,10$) entre los valores de estas relaciones.

La Tso, variable a través de la cual se cuantificó el estrés térmico (Cuadro 1), explicó (DM 4200: $p < 0,05$, $r^2 = 0,60$; DM 4870: $p < 0,01$, $r^2 = 0,78$) las variaciones en partición observadas inmediatamente después de removido el estrés térmico.

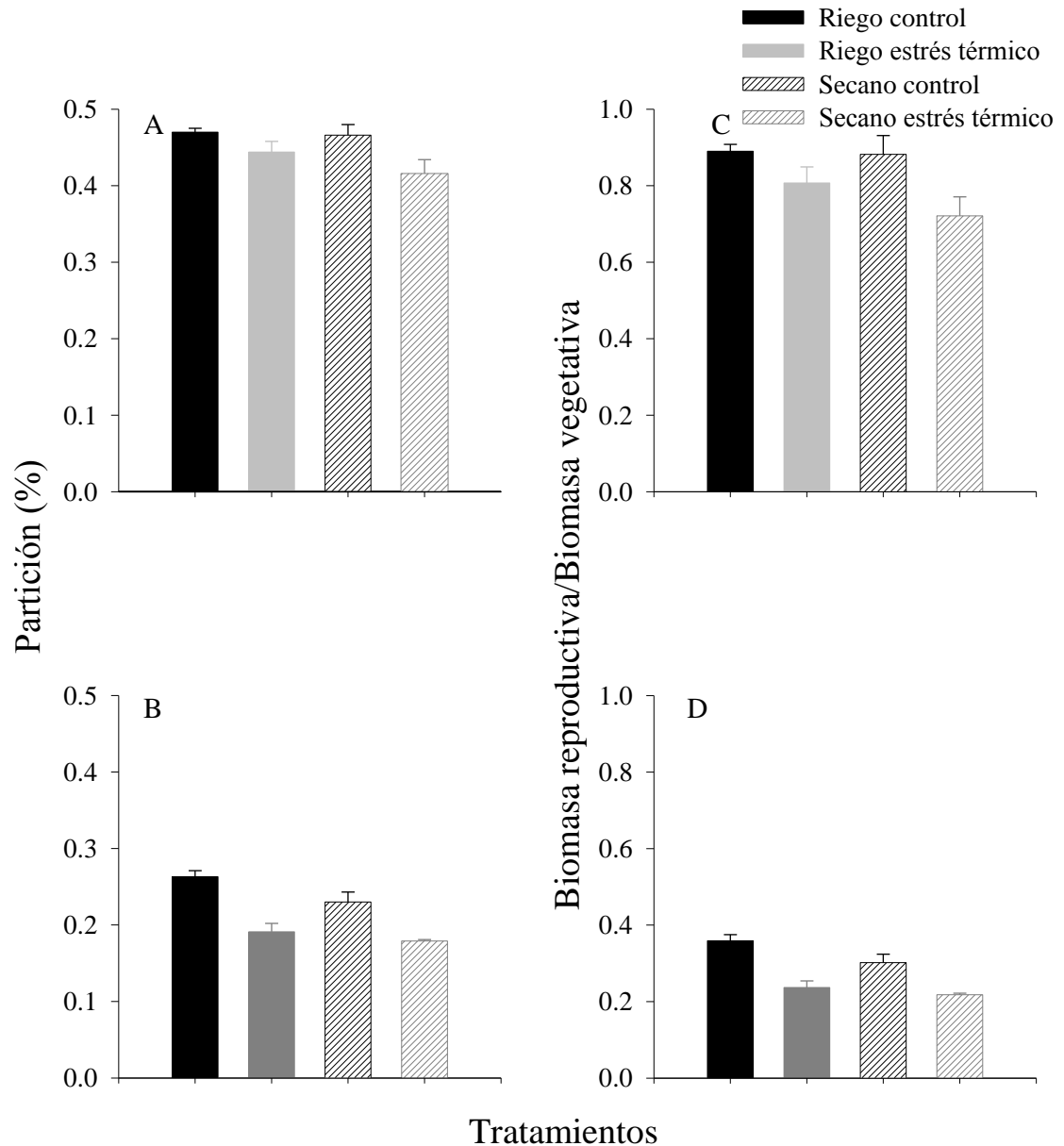


Figura 6. Relación biomasa reproductiva/biomasa aérea total (Partición; A y B) y biomasa reproductiva/biomasa vegetativa (C y D) inmediatamente después de removido el estrés térmico en DM 4200 (A y C) y DM 4870 (B y D). Los datos son promedio por tratamientos de los dos años de ensayo (Año 1: 2006-2007; Año 2: 2007-2008). Las barras verticales indican error estándar. Nótese la diferencia de escalas.

En madurez, la partición reproductiva difirió entre tratamientos, pudiendo establecerse modelos entre la biomasa de granos y la biomasa aérea total estadísticamente distintos (Figura 7). En ambos genotipos, se pudo distinguir una disminución significativa de la partición reproductiva ($p < 0,05$) cuando las plantas fueron sometidas a la combinación de altas temperaturas y secano.

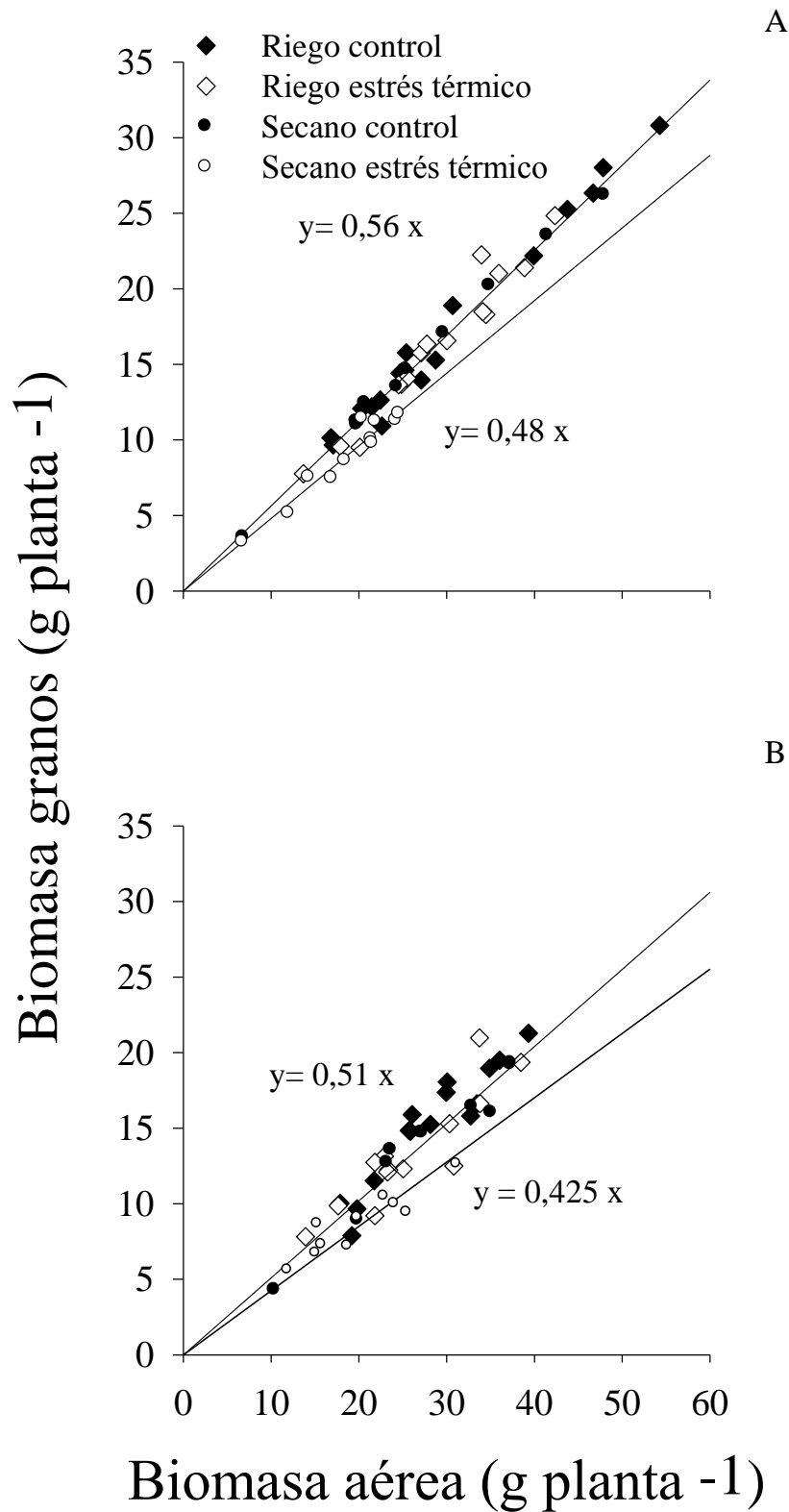


Figura 7. Biomasa de granos en función de la biomasa aérea en madurez fisiológica de plantas individuales de los genotipos DM 4200 (A) y DM 4870 (B) durante los dos años de estudio. Se detallan los modelos ajustados que resultaron diferentes ($p < 0,0001$) donde la pendiente representa el valor de partición reproductiva. En ningún caso, el intercepto del modelo fue significativo.

3.4. Discusión

La madurez del cultivo se adelantó en seco durante el año 2 (Cuadro 2), y probablemente el acortamiento del ciclo esté asociado con un proceso de senescencia acelerada (Brevedan y Egli 2003), ya que las precipitaciones ocurridas después de R6 alcanzaron sólo 23 mm.

Las altas temperaturas no afectaron la fenología del cultivo. Si bien, los episodios de estrés térmico produjeron un aumento de 3,35°C (año 1) y 2,30°C (año 2) de la temperatura media diaria con respecto a la situación control, en ningún momento la temperatura media diaria de las parcelas con estrés térmico superó los 30°C, temperatura a partir de la cual tiende a incrementarse la duración de la fase por encontrarse en el rango de temperaturas supraóptimas para la tasa de desarrollo (Boote *et al.* 1998). Si bien es posible que durante la ocurrencia del episodio de alta temperatura, la tasa de desarrollo haya sido afectada, la posterior remoción diaria del estrés explicaría la ausencia de efectos marcados sobre la temperatura media y sobre la fenología a nivel de planta y cultivo.

En madurez, la biomasa total por planta fue reducida significativamente por estrés térmico (18%) y la condición de seco (17%; Cuadro 3) respecto a la mejor condición ambiental (riego control). La diferencia en biomasa detectada entre años se debió a la menor duración del ciclo y la peor calidad en el ambiente de crecimiento que experimentó el cultivo en el año 1, debido al retraso en la fecha de siembra. La menor disminución proporcional de biomasa en SC durante el año 2 en R2-R6, posiblemente se debió al mayor aporte de precipitaciones registradas este año durante el período crítico (303 mm) con respecto a año 1 (239 mm). Disminuciones en la biomasa total fueron reportadas en soja por efecto de altas temperaturas, déficit hídrico y la combinación de ambos estreses (Ferris *et al.* 1999), aunque estos experimentos se realizaron en cámaras de crecimiento y las altas temperaturas se impusieron durante las 24 horas mientras duró el episodio de estrés térmico.

La reducción observada en biomasa a madurez ante condiciones de estrés no pudo ser explicada por cambios en EUR durante el período crítico para la determinación del rendimiento. La potencial inexistencia de cambios en EUR podría atribuirse a distintos aspectos como: (i) brevedad del episodio de estrés, (ii) que no se midió exclusivamente durante el episodio de estrés, sino se consideró un período más amplio de acumulación de la materia seca, (iii) la fijación de vainas y el crecimiento de granos finalizan después de R6 y debido a que la biomasa a madurez si fue afectada, no deberían descartarse cambios en EUR durante etapas más tardías, (iv) aspectos de método, ya que los muestreos destructivos de biomasa estuvieron conformados por pocas plantas y (v) se midió en uno sólo de los años de experimentación. Sin embargo, debido a los efectos negativos de las altas temperaturas y la condición de seco detectados sobre la TCP calculada hasta pasado R6, que explicarían la reducción de biomasa total observada a madurez, no deberían descartarse efectos de estos estreses sobre EUR. Reducciones en EUR por exposición a altas temperaturas alrededor de floración han sido reportadas en maíz (Cicchino *et al.* 2010). Posiblemente, los resultados contrastantes del efecto del estrés térmico sobre EUR entre el mencionado trabajo y el presente radiquen en diferencias en la intensidad del estrés térmico impuesto. Cicchino *et al.* (2010) impusieron condiciones de alta temperatura durante un período más prolongado de tiempo y las temperaturas acumuladas causantes de estrés resultaron, en promedio, mayores que en el presente trabajo.

En contraposición a EUR, claramente fue detectado que tanto el estrés térmico como la condición de seco redujeron significativamente la partición reproductiva, medida inmediatamente después del episodio de estrés térmico (Figura 6A y B). Las

diferencias en partición entre tratamientos de temperatura se asociaron con el tiempo acumulado de estrés térmico a través de los días con episodios de estrés (Tso). En secano, disminuciones en el potencial agua de órganos florales (Prasad y Staggenborg 2008) pueden haber mediado para que se manifieste esta incapacidad de los destinos para utilizar fotoasimilados (Liu *et al.* 2004).

La relación biomasa reproductiva/biomasa vegetativa fue afectada por las altas temperaturas (Figura 6C y D), reflejando un efecto proporcionalmente mayor del estrés térmico sobre la biomasa reproductiva que sobre la biomasa vegetativa. Estudios del efecto de las altas temperaturas detectaron que el crecimiento reproductivo en soja es más sensible que el vegetativo. Hay trabajos que sostienen que el crecimiento vegetativo en soja puede continuar aún con temperaturas medias diarias de hasta 39°C (Pan 1996), aunque, temperaturas alrededor de los 26°C perjudicarían el crecimiento reproductivo (Baker *et al.* 1989; Boote *et al.* 1997).

El efecto de las altas temperaturas y de la condición de secano sobre la partición reproductiva (que pudo detectarse en forma anticipada, inmediatamente luego del estrés), se acentuó bajo condiciones de SET en madurez fisiológica (Figura 7). Este tratamiento no sólo provocó una caída en la biomasa total por planta a madurez (Cuadro 3), sino que también redujo más que proporcionalmente la biomasa alojada en granos. Es probable que haya ocurrido acumulación de carbohidratos no estructurales en destinos alternativos a los granos (tallos, hojas), por lo que el problema puede haber radicado en el control de la partición de asimilados hacia órganos cosechables (Allen Jr. *et al.* 1991). Estos resultados contrastan con los reportados para arveja por Guilioni *et al.* (2003) donde la combinación de estrés hídrico y moderado estrés térmico no mostró cambios en partición. Posiblemente, tanto los rangos térmicos explorados como la diferente sensibilidad de las especies, pueden estar involucrados en estas diferentes respuestas.

Hay trabajos que postulan que la caída de la partición es consecuencia de fallas reproductivas, como disminución de la producción, viabilidad y recepción del polen por los estigmas (Boote *et al.* 2005; Prasad *et al.* 2006b). Sin embargo, en este estudio las caídas significativas en la partición -y, por ende, en el rendimiento final- no obedecieron a fallas reproductivas, ya que la generación de estructuras (vainas producidas ≥ 10 mm) no difirió entre tratamientos (Capítulo 4). En consecuencia, la reducción de la partición en SET probablemente obedeció a fallas en el desarrollo del embrión (Wahid *et al.* 2007) por falta de asimilados disponibles en órganos reproductivos o eventuales efectos directos del estrés.

Los resultados del presente estudio demuestran que la caída de rendimiento en parcelas bajo SET obedeció a factores ligados con la distribución del carbono hacia estructuras reproductivas. Sin embargo, procesos vinculados con señales hormonales, particularmente ácido abscísico (ABA) en condiciones de secano (Prasad y Staggenborg 2008) y etileno bajo estrés térmico (Djanaguiraman *et al.* 2011) no deberían descartarse.

Reducciones significativas en partición reproductiva por efecto de altas temperaturas han sido reportadas en maní (Wheeler *et al.* 1997; Craufurd *et al.* 2002), arroz (Prasad *et al.* 2006b), colza (Angadi *et al.* 2000) y sorgo (Prasad *et al.* 2006a). En base a la revisión bibliográfica realizada, ésta es la primera vez que se reportan efectos negativos del estrés térmico sobre la partición reproductiva en soja cuando aquel ocurre coincidentemente con baja disponibilidad hídrica.

En el siguiente capítulo, se abordaran estudios más detallados sobre la generación y supervivencia de estructuras reproductivas como procesos directamente afectados por limitaciones térmicas e hídricas impuestas durante la etapa crítica de determinación del rendimiento.

CAPÍTULO 4: Estrés térmico por alta temperatura en soja: efectos sobre la generación y fijación de vainas.

4.1. Introducción

Como en la mayor parte de las fanerógamas, el número de frutos y semillas que produce un cultivo de soja es sólo una pequeña proporción de la cantidad de flores que diferencia y produce el cultivo (Egli 2005). La mortandad de órganos reproductivos no está del todo comprendida, pero se sabe que resulta relevante tanto la provisión de asimilados por parte de las hojas como la capacidad de los órganos reproductivos para utilizarlos y prosperar exitosamente (Egli y Bruening 2002a, 2002b).

La mayoría de las condiciones de estrés que deprimen el rendimiento lo hacen principalmente disminuyendo la cantidad de vainas que establece el cultivo. En varios cultivos anuales, se han reportado efectos de breves períodos de estrés térmico durante las etapas de definición del número y peso de granos. Por ejemplo, seis días de exposición a temperaturas mayores a 33°C desde 9 días después de floración redujeron significativamente la producción de flores, la determinación y el número de frutos en maní (*Arachis hypogaea* L.) (Prasad *et al.* 2000).

Recientemente, se ha puesto en evidencia la relevancia que tienen los patrones de producción y fijación de vainas en la definición del número final de granos en soja (Egli y Bruening 2006b). La aparición y supervivencia de flores y vainas responden de manera dinámica a cambios en el flujo de asimilados durante la etapa de determinación del número de vainas. Generalmente, el aborto de flores y vainas jóvenes es el mecanismo preponderante en definir el número final de vainas pero, ante restricciones severas, la mortandad de vainas de mayor tamaño puede incrementarse (Egli y Bruening 2006a).

Los efectos del estrés por alta temperatura sobre el número de granos y el rendimiento en soja han sido analizados, particularmente en estudios de potenciales efectos de cambio climático. Para ello, la experimentación ha sido generalmente realizada en cámaras de crecimiento o invernáculo donde el ambiente pudo ser enriquecido con distintos tenores de CO₂ (Baker *et al.* 1989), (Ferris *et al.* 1999) (Heinemann *et al.* 2006). Sin embargo, estos estudios sólo valoraron el rendimiento en madurez fisiológica, sin identificar los mecanismos de generación de los componentes de rendimiento que puedan estar involucrados.

Se desconoce en qué medida condiciones de estrés térmico breve, impuesto durante el período de formación de vainas, pueden modificar los patrones con los que se define el número de vainas.

El presente estudio enfatiza el análisis de las dinámicas de producción y fijación de estructuras reproductivas ante el impacto de episodios de estrés térmico durante las etapas más asociadas con la determinación del número de granos. Éste sería el primer estudio que caracteriza el patrón temporal de producción y fijación de vainas, discriminando si las pérdidas de granos ante la combinación de estrés térmico y distinta disponibilidad hídrica en suelo se deben a procesos de generación o de aborto de estructuras reproductivas.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Variables medidas y cálculos

4.2.1.1. Dinámica de producción y fijación de vainas

La dinámica de producción de vainas se determinó cada tres días en plantas individuales (año 1: n=45, aproximadamente 12 plantas por tratamiento; año 2: n= 60, 15 plantas por tratamiento), a través del método de pintado utilizado por Egli y Bruening (2002a). Este método consiste en marcar periódicamente las vainas ≥ 10 mm de longitud con pintura acrílica en el pedicelo y en la base de la vaina. El color de pintura se cambió cada vez que se pintó (cada 3 días) para poder identificar en madurez el momento en que cada vaina individual comenzó a desarrollarse. Se registró el número de vainas pintadas en cada ocasión. A cosecha, se clasificaron las vainas por color (cada color representó una edad de vaina). Esta técnica permitió discriminar, en madurez, cómo los diferentes tratamientos modificaron la producción y supervivencia de vainas iniciadas en diferentes momentos del ciclo del cultivo. Con los valores acumulados de vainas producidas y vainas fijadas en función de días desde floración, se ajustó un modelo lineal + plateau (Ec.2) que permitió cuantificar la tasa y duración de las fases de producción y fijación de vainas en cada tratamiento. El modelo ajustado fue el siguiente:

$$\begin{aligned} NV &= a + bx && \text{si } x \leq c \\ NV &= P && \text{si } x > c \end{aligned} \quad (\text{Ec.2})$$

Donde NV es el número de vainas producidas ó fijadas por planta en madurez; a es la ordenada al origen; b es la tasa de producción ó fijación de vainas por planta durante la fase lineal, y c indica el día desde R1 cuando finalizó la fase lineal de producción o fijación de vainas. P es el número final (plateau) de vainas producidas ó fijadas por planta. Donde se observó fase lag (i.e. Figura 8A) se excluyeron los puntos correspondientes a la fase lag para evitar distorsiones del ajuste lineal + plateau.

Se calculó el porcentaje de aborto de vainas durante la fase lineal en cada tratamiento como:

$$\% \text{ aborto} = (100 - NV_f/NV_m) \times 100 \quad (\text{Ec.3})$$

Donde % aborto es el porcentaje de aborto durante la fase lineal de producción de vainas, NV_f es el número de vainas fijadas y NV_m es el número de vainas marcadas o producidas.

4.2.1.2. Relaciones fuente destino

Se cuantificó la cantidad de asimilados disponibles por vaina producida y por vaina fijada durante la etapa de producción de vainas (R2 - R6), mediante el cociente entre la tasa de crecimiento por planta durante dicha etapa sobre el número de vainas correspondiente en cada caso. Se usaron modelos logísticos para ajustar la variable biomasa de plantas y calcular las tasas de crecimiento durante distintos estadios reproductivos (InfoStat 2009).

4.2.2. Análisis estadístico

Las variables se analizaron mediante análisis de la varianza (ANAVA), utilizando el paquete estadístico Infostat (InfoStat 2009), excepto las variables tasa de producción y fijación de vainas (ver abajo). El análisis de las variables determinadas los dos años de experimentación se realizó con la rutina de modelos lineales mixtos incluyendo año como cuarto factor. En los casos en que se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, se realizaron tests de comparaciones de medias. Los parámetros de los modelos lineal + plateau de evolución del número de vainas producidas y número de vainas fijadas fueron estimados por repetición a través del programa Table Curve V. 2D (Jandel 1994). Para el análisis de diferencias de pendientes en modelos lineales para las variables tasa de producción y fijación de vainas se utilizó análisis de regresión con variables auxiliares (dummy) (InfoStat 2009).

Se utilizó análisis de regresión para estimar relaciones entre el porcentaje de aborto y la tasa de crecimiento de planta (R2-R6) por vaina marcada y por vaina fijada.

4.3. Resultados

4.3.1. Producción y fijación de vainas

No existió efecto de los tratamientos aplicados sobre el número total de vainas que alcanzaron un tamaño mayor a 10 mm de longitud ($p > 0,10$). En cambio, sí fueron significativos los efectos de la condición térmica ($p < 0,001$) y de la condición hídrica ($p < 0,10$) sobre el número de vainas fijadas a madurez, indicando aborto de vainas \geq a 10 mm de longitud. El genotipo DM 4200 superó ($p < 0,10$) a DM 4870 en el número de vainas fijadas (Cuadro 4).

Cuadro 4. Número de vainas marcadas por planta y número de vainas fijadas por planta a madurez en dos genotipos de soja (DM 4200 y DM 4870) cultivados bajo dos condiciones hídricas (riego y seco) y dos condiciones térmicas (control y estrés) durante dos años de experimentación (Año 1: 2006-07; Año 2: 2007-08).

Genotipo	Condición hídrica	Condición térmica	Año 1		Año 2	
			Vainas marcadas planta ⁻¹	Vainas sobrevivientes planta ⁻¹	Vainas marcadas planta ⁻¹	Vainas sobrevivientes planta ⁻¹
DM4200	Riego	Control	53	39	66	46
		Estrés	60	40	67	43
	Secano	Control	57	39	56	36
		Estrés	66	34	40	22
DM4870	Riego	Control	48	38	67	39
		Estrés	60	27	67	31
	Secano	Control	54	37	60	41
		Estrés	46	22	61	31
Condición hídrica						
	Riego		55	36	66	39
	Secano		55	33	54	32
Genotipo						
	4200		59	38	59	36
	4870		52	31	64	35
Condición térmica						
	Control		53	38	62	40
	Estrés		58	30	59	32
			Vainas marcadas planta ⁻¹	Vainas sobrevivientes planta ⁻¹		
Año			NS	NS		
Condición hídrica			NS	*		
Genotipo			NS	*		
Condición térmica			NS	****		
Año * Condición hídrica			NS	NS		
Año * Genotipo			NS	NS		
Año * Condición térmica			NS	NS		
Condición hídrica * Genotipo			NS	NS		
Condición hídrica * Condición térmica			NS	NS		
Genotipo * Condición térmica			NS	NS		
Año * Condición hídrica * Genotipo			NS	NS		
Año * C. hídrica * C. térmica			NS	NS		
Año * Genotipo * C. térmica			NS	NS		
C. hídrica * C. térmica * Genotipo			NS	NS		
Año * C. hídrica * Genotipo * C. térmica			NS	NS		

*, **** significativo al p= 0,10 y 0,001, respectivamente; NS no significativo.

4.3.1.1. Dinámica de producción y fijación de vainas

La producción de vainas de tamaño mayor a 1 cm se inició entre los 15 -22 días desde R1 y se extendió hasta los 38-49 días desde R1 (Fig. 8 y 9). De acuerdo al registro

frecuente de vainas aparecidas, los tratamientos de estrés se aplicaron cuando se habían producido entre un 43 y un 74% del total de frutos.

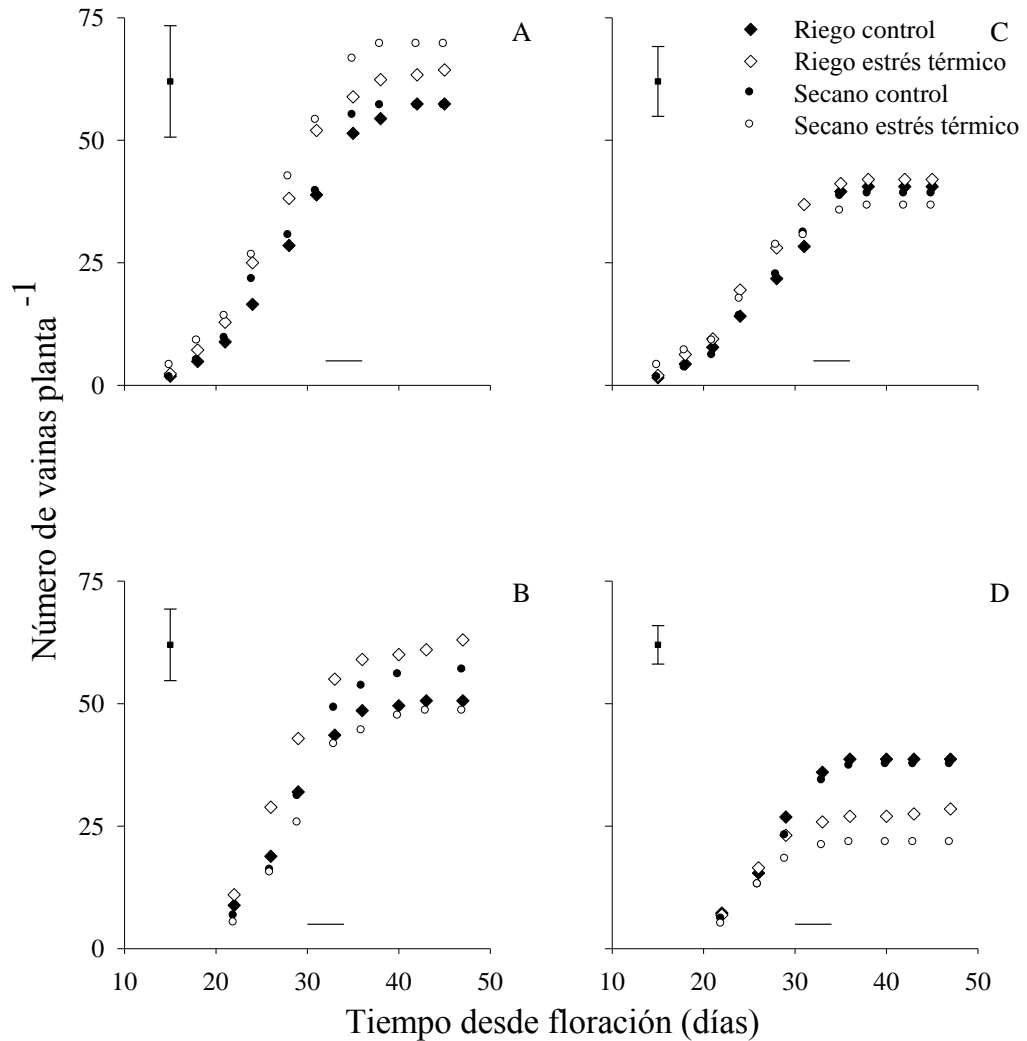


Figura 8. Dinámica del número de vainas marcadas (A y B) y fijadas (C y D) acumuladas para los genotipos DM 4200 (A, C) y DM 4870 (B, D) durante el año 1 de experimentación. Las barras verticales indican error estándar promedio. Las líneas horizontales muestran los momentos de estrés térmico.

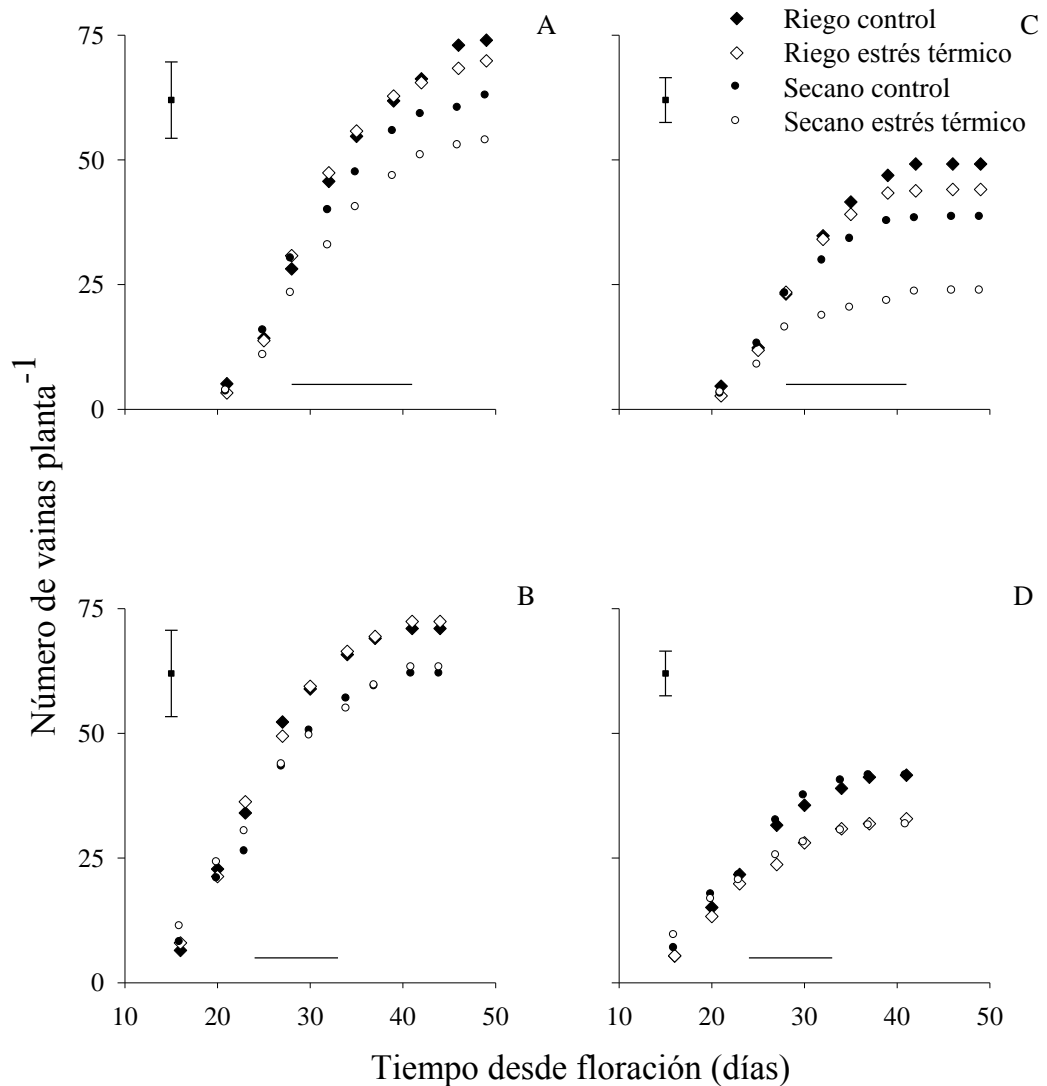


Figura 9. Dinámica del número de vainas marcadas (A y B) y fijadas (C y D) acumuladas para los genotipos DM 4200 (A, C) y DM 4870 (B, D) durante el año 2 de experimentación. Las barras verticales indican error estándar promedio. Las líneas horizontales muestran los momentos de estrés térmico.

Al ajustar el modelo bi-lineal para describir la dinámica de producción de vainas, la tasa de producción de vainas se mantuvo, en promedio, en 3,4 vainas por planta por día (Cuadro 5). No se encontraron efectos significativos de los tratamientos sobre la duración de la fase de producción de vainas, aunque ésta fue menor en el genotipo DM 4870 en el año 1 ($p < 0,05$; Cuadro 6).

Por el contrario, se encontraron efectos significativos de los tratamientos sobre la tasa de fijación de vainas. La tasa de fijación de vainas fue significativamente menor ($p < 0,05$) en SET en ambos años en el genotipo DM 4870 (Figuras 8D y 9D) y en el año 2 en DM 4200 ($p < 0,01$; Cuadro 5; Figura 9C). En estos casos, la tasa se redujo, en promedio, un 29% con relación al control regado. Sólo en un caso (DM 4870, año 1), el estrés redujo significativamente la tasa de fijación de vainas bajo condiciones de riego.

Cuadro 5. Tasas de producción y fijación de vainas estimadas de acuerdo a la Ecuación 2 en los tratamientos riego control, riego estrés térmico, secano control y secano estrés térmico para los genotipos DM 4200 y DM 4870 durante los dos años de evaluación (Año 1: 2006-2007; Año 2: 2007-2008). b (vainas día⁻¹ planta⁻¹) indica la tasa de producción ó fijación de vainas durante la fase lineal

Genotipo	Condición hídrica	Condición Térmica	Año 1		Año 2	
			Tasa de producción b (vainas día ⁻¹ p ⁻¹)	Tasa de fijación b (vainas día ⁻¹ p ⁻¹)	Tasa de producción b (vainas día ⁻¹ p ⁻¹)	Tasa de fijación b (vainas día ⁻¹ p ⁻¹)
DM 4200	Riego	Control	2,80b	2,06a	3,61a	2,74a
		Estrés	3,52b	2,72a	3,86a	2,63a
	Secano	Control	2,92b	2,13a	3,22a	2,33a
		Estrés	3,71a	2,02a	2,63b	1,25b
DM 4870	Riego	Control	3,31a	2,76a	3,56a	2,20a
		Estrés	4,15a	2,18b	3,68a	1,66a
	Secano	Control	3,99a	2,65a	3,24a	2,30a
		Estrés	3,26a	1,97b	2,67a	1,48b

a, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos por genotipo al $p=0,05$.

Cuando se analizó la duración de la fase de fijación de vainas en tiempo térmico, el año explicó mayoritariamente (54%) y la interacción año * genotipo en menor medida (21%) la varianza total no debida al error de esta variable. El genotipo explicó el 10% de la varianza en la duración de la fijación de vainas. La interacción año * genotipo fue significativa, resultando la fase de fijación de vainas menor en DM 4870 en el año 1 (Cuadro 6). Considerados en conjunto, los efectos de la condición hídrica y térmica sobre la duración de la fijación de vainas no fueron significativos ($p>0,10$), pero se observó interacción significativa para la condición térmica * año (ésta explicó el 8% de la varianza total no debida al error). Dicha interacción estuvo explicada por acortamientos de la duración de la fijación de vainas ante estrés térmico sólo en año 1. Considerando todas las situaciones analizadas, el número de vainas fijadas estuvo más estrechamente correlacionado con la tasa de fijación ($r^2=0.54$, $p<0,01$) que con la duración del período de fijación de vainas ($r^2=0.13$, $p=0.16$).

Cuadro 6. Duración de los períodos de producción y fijación de vainas, estimados a partir de modelos lineal + plateau ajustados y porcentaje de aborto de vainas durante la fase lineal (FL) de producción ($\% \text{ aborto} = (100 - NVf/NVm) \times 100$) en los tratamientos riego control, riego estrés térmico, secano control y secano estrés térmico para los genotipos DM 4200 y DM 4870 durante los dos años de evaluación (Año 1: 2006-2007; Año 2: 2007-2008). C (días) y D ($^{\circ}\text{C}$ día) indican la duración de la fase lineal de producción ó fijación de vainas.

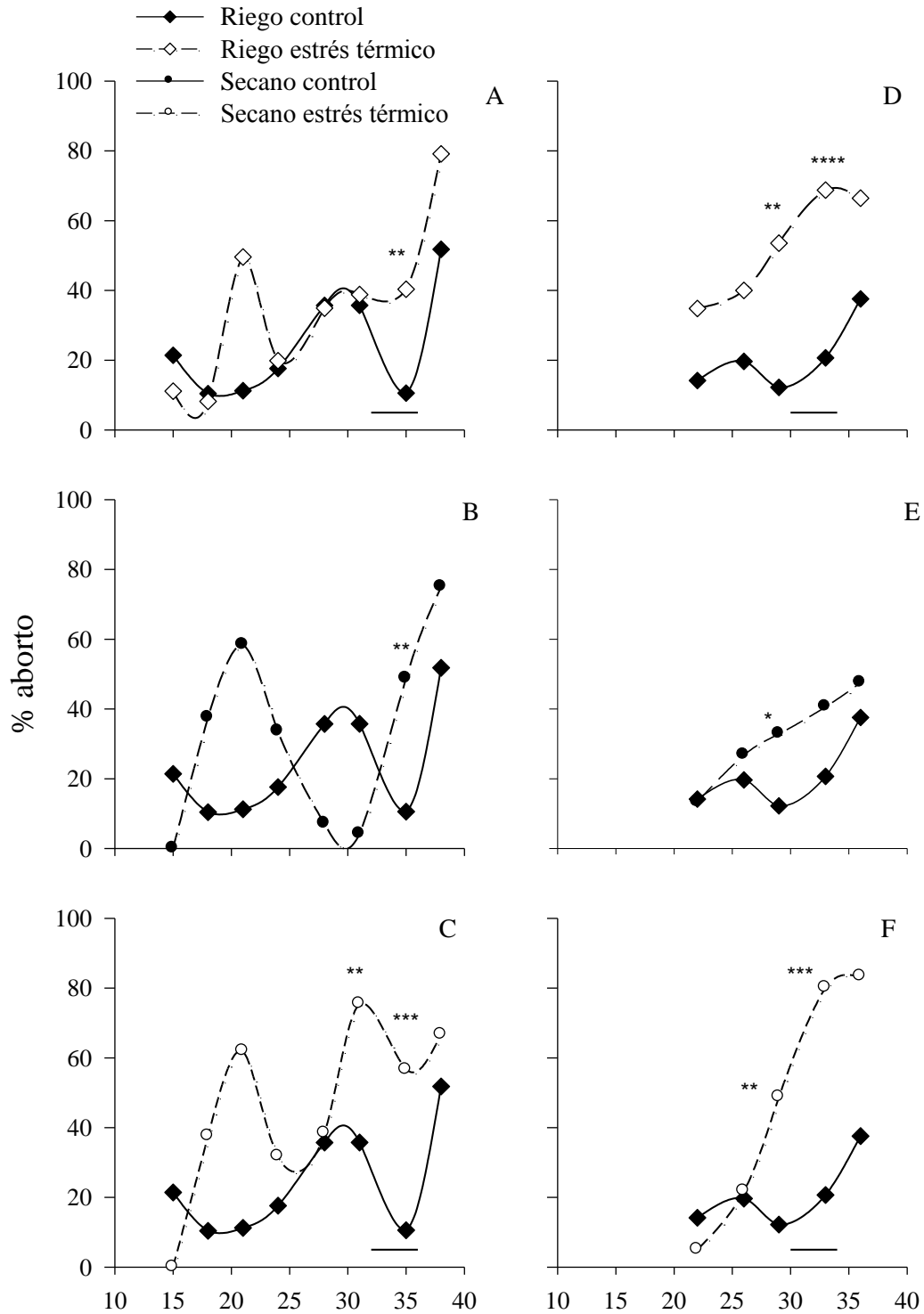
Genotipo	Condición hídrica	Condición térmica	Año 1				Año 2					
			Duración de la producción		Duración de la fijación		Duración de la producción		Duración de la fijación			
			C (días)	D ($^{\circ}\text{C}$ día)	C (días)	D ($^{\circ}\text{C}$ día)	% aborto FL	C (días)	D ($^{\circ}\text{C}$ día)	C (días)	D($^{\circ}\text{C}$ día)	% aborto FL
DM4200	Riego	Control	19	291,7	20	302,8	24,3	18	298,9	16	275,6	26,6
		Estrés	17	262,1	16	239,3	35,3	16	245,3	15	222,8	32,1
	Secano	Control	19	286,7	18	264,4	33,0	18	311,1	16	270,4	34,3
		Estrés	18	274,1	17	256,3	46,0	19	331,0	16	283,4	49,8
DM4870	Riego	Control	15	235,9	14	216,1	20,8	18	302,3	17	277,6	34,0
		Estrés	14	214,1	12	176,2	49,3	20	331,7	18	301,7	49,1
	Secano	Control	14	214,0	14	210,2	32,2	19	308,2	17	278,6	28,7
		Estrés	13	210,4	11	157,7	47,8	20	337,3	19	316,4	44,2
			Duración de la producción				Duración de la fijación				% aborto FL	
Año			***				**				NS	
Condición hídrica			NS				NS				**	
Genotipo			**				**				NS	
Condición térmica			NS				NS				****	
Año * Condición hídrica			NS				NS				NS	
Año * Genotipo			****				****				NS	
Año * Condición térmica			NS				**				NS	
Condición hídrica * Genotipo			NS				NS				NS	
Condición hídrica * Condición térmica			NS				NS				NS	
Genotipo * Condición térmica			NS				NS				NS	
Año * Condición hídrica * Genotipo			NS				NS				NS	
Año * C. hídrica * C. térmica			NS				NS				NS	
Año * Genotipo * C. térmica			NS				NS				NS	
C. hídrica * C. térmica * Genotipo			NS				NS				NS	
Año * C. hídrica * Genotipo * C. térmica			NS				NS				NS	

** , *** , **** significativo al $p=0,05, 0,01$ y $0,001$, respectivamente; NS no significativo.

4.3.1.2. Aborto de vainas

Aún bajo condiciones de riego y en ausencia de estrés térmico, no prosperaron todas las vainas que alcanzaron una longitud de 10 mm. En esta situación, el aborto de vainas durante la fase lineal de producción de vainas fue de 26% en promedio (Cuadro 6). Ambos factores de estrés incrementaron el aborto de vainas (Cuadro 6; $p < 0,05$), pero la combinación de secano y estrés térmico exacerbó el aborto hasta más del 40%. Ambos años exhibieron patrones similares de aborto de vainas ($p > 0,10$).

En general, el aborto tendió a ser mayor en las vainas producidas hacia el final del período de producción que en las primeras fijadas a los pocos días de R1 (Figuras 10 y 11). La exposición a estrés térmico bajo condiciones de secano incrementó significativamente el aborto de las vainas que se produjeron inmediatamente antes (año 1) y durante (años 1 y 2) el episodio de altas temperaturas (Figuras 10CF y 11 CF). En este estudio, pudo establecerse que las vainas producidas hasta alrededor de los 28 DDR1 bajo SET no sufrieron abortos significativamente distintos a los de las vainas control, pero el porcentaje de aborto de las vainas producidas después (DM 4200) y desde (DM 4870) los 28 DDR1 hasta la finalización del episodio de alta temperatura fue significativamente mayor al de los controles regados (Figuras 10 CF y 11 CF). Bajo RET, el aborto de vainas de DM 4870 presentó la misma tendencia que la encontrada para SET (Figuras 10D y 11 D), no siendo así en DM 4200 donde sólo una cohorte de vainas fijadas durante el episodio de estrés térmico mostró diferencias con RC (Figuras 10A y 11 A). En ausencia de estrés térmico, en condiciones de secano se produjo un aborto significativamente mayor que bajo riego, en tres de las cuatro situaciones analizadas (Figuras 10 BE y 11 B); sin embargo, el aborto en estos casos fue menor al que se produjo bajo SET.



Momento de producción de la vaina (días desde R1)

Figura 10. Porcentaje de aborto de vainas por planta cada 3 días para los genotipos DM 4200 (A, B, C) y DM 4870 (D, E, F) durante el año 1 de experimentación. *, **, ***, **** significativo al $p=0,10$, $0,05$, $0,01$ y $0,001$, respectivamente, con respecto al control regado. Las líneas horizontales muestran los momentos de estrés térmico

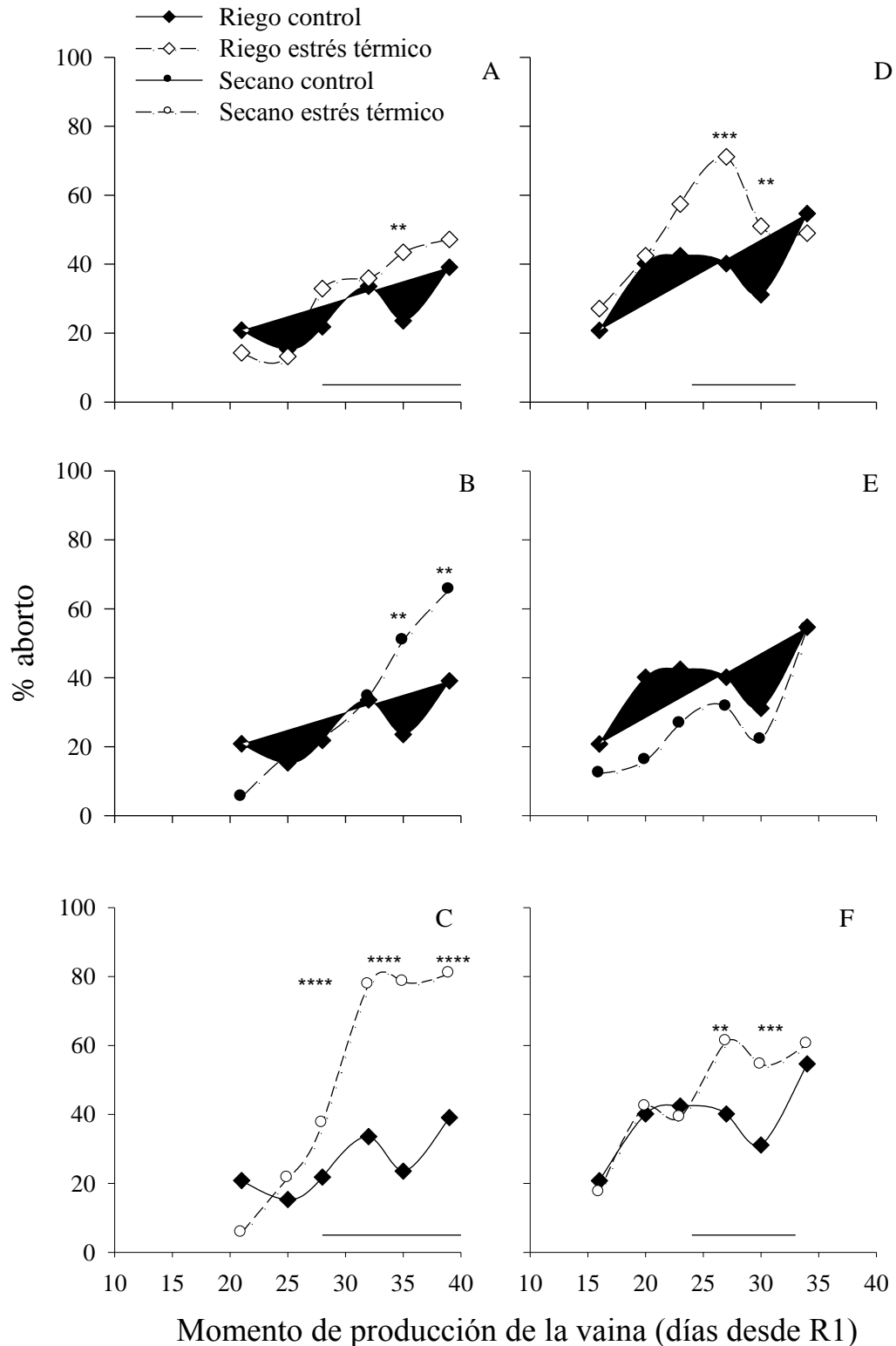
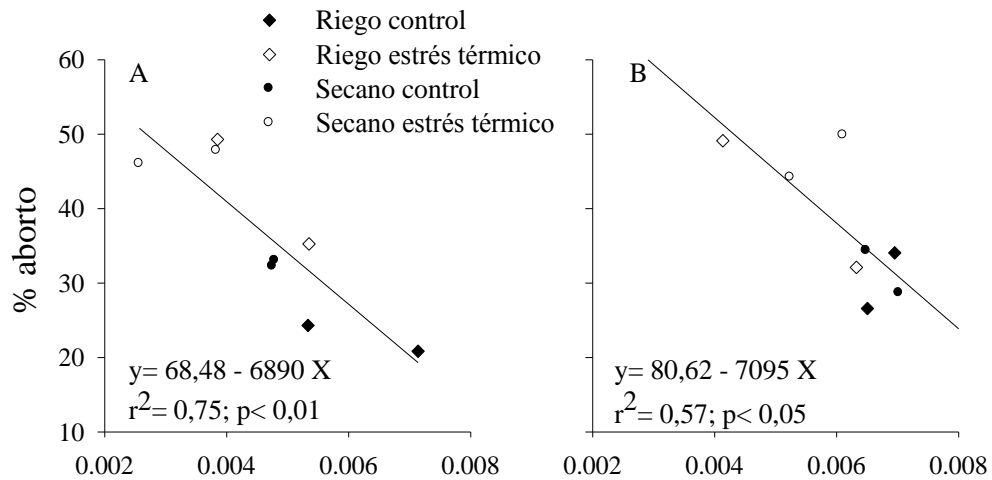


Figura 11. Porcentaje de aborto de vainas por planta cada 3 días para los genotipos DM 4200 (A, B, C) y DM 4870 (D, E, F) durante el año 2 de experimentación. **, ***, **** significativo al $p= 0,05$, $0,01$ y $0,001$, respectivamente, con respecto al control regado. Las líneas horizontales muestran los momentos de estrés térmico

En ambos años de experimentación, el aborto de estructuras reproductivas se asoció negativamente con la cantidad de asimilados por vaina producida (relación fuente-destino durante la etapa R2-R6; Figura 12). En cambio, no se encontró relación

alguna entre el porcentaje de aborto y la tasa de crecimiento de la planta durante la etapa de producción de vainas por vaina fijada ($p = 0,72$; $r^2 = 0,009$; datos no mostrados)



Relación F/D durante la producción de vainas (g día⁻¹ vaina marcada⁻¹)

Figura 12. Relación entre el porcentaje de aborto de vainas y la tasa de crecimiento de planta durante la etapa de producción de vainas (R2- R6) por vaina marcada (relación fuente destino F/D) en el año 1 (A) y 2 (B) de experimentación. Cada punto representa el promedio obtenido por genotipo.

4.4. Discusión

La exposición a breves episodios de alta temperatura durante el período de fructificación y la condición de secano redujeron el número de vainas, por su efecto sobre los patrones temporales de fijación de vainas, no detectándose efectos sobre los patrones de producción de estructuras reproductivas. Bajo SET el patrón temporal de fijación de vainas fue modificado por caída significativa de la tasa de fijación de vainas (Cuadro 5).

La menor duración de la etapa de fijación de vainas observada en parcelas bajo estrés térmico en año 1 no pudo ser explicada por la temperatura media de la fase ni por Tso, por lo que podría deberse a la menor calidad ambiental principalmente en términos de radiación que experimentó el cultivo en esta etapa como consecuencia de la fecha de siembra tardía. El acortamiento de esta fase observada en DM 4870 en año 1, pudo obedecer al mayor efecto ejercido por el fotoperíodo en este año debido a la fecha de siembra más tardía y a una mayor sensibilidad a la longitud del día del genotipo DM 4870.

Si bien, a escala de cultivo, el número de vainas que se establecen está fuertemente condicionado por la disponibilidad de asimilados, actualmente se acepta que la supervivencia de destinos tan poco demandantes de asimilados como son las flores y vainas pequeñas de soja no depende exclusivamente del suministro de carbono (Egli y Bruening 2002a). Aparentemente, a lo largo de su desarrollo y crecimiento cada fruto atraviesa fases con distinta sensibilidad a la reducción en la disponibilidad de asimilados (Egli 2010) y dentro de cada planta se establecen jerarquías entre edades y estados de frutos que explicarían las diferencias existentes entre patrones de fijación de granos. En este contexto, el patrón temporal de la producción de flores ejercería un rol fundamental en la dinámica de producción y supervivencia de vainas de (Munier-Jolain

et al. 1994; Egli y Bruening 2006b). Analizando plantas de soja en ambientes sin estrés, se ha postulado que vainas que superen una longitud umbral de 10 mm (Egli y Bruening 2006b) o 12 mm (Duthion y Pigeaire 1991) tendrían altas probabilidades de supervivencia, independientemente de cuándo alcancen dicha longitud crítica. El logro de vainas de 12 mm de longitud estaría asociado con el final de la división de las células en los cotiledones y el comienzo de la expansión celular (Westgate y Peterson 1993). Con la aproximación utilizada en este estudio, que permitió describir las dinámicas de producción y supervivencia de vainas a partir de recuentos efectuados cada 3 días, se demostró que el estrés térmico impuesto durante la fase de producción de vainas, aún en la condición de menor disponibilidad hídrica en suelo no afectó el número ni el patrón de generación de vainas pero disminuyó su supervivencia aún cuando las mismas superaron la longitud umbral de 10 mm (Cuadro 4). Por lo tanto, parecería que la fase de sensibilidad de las vainas es más extensa bajo condiciones que presenten algún tipo de limitación para el crecimiento de las plantas. Coincidentemente, en experimentos que aplicaron sombreos durante el período de producción de vainas, se encontró que las vainas grandes (máxima longitud) sólo abortaron bajo condiciones de sombreado intenso y aplicado hacia el final del período de establecimiento de vainas (Egli y Bruening 2006a).

El similar número de vainas producidas en todos los tratamientos estaría indicando ausencia de efectos de los estreses impuestos sobre los procesos de supervivencia de flores y fecundación. Resultados similares han sido reportados en girasol bajo estrés por sombreado (Cantagallo y Hall 2002). Sin embargo, y habiéndose concretado exitosamente el proceso de fecundación, el número de vainas fijadas a madurez se vio afectado en forma negativa por el tratamiento de alta temperatura y la condición de secano. En otras palabras, tanto el estrés térmico como la situación de secano exacerbaron el aborto de vainas de dimensiones mayores a 10 mm. (Cuadro 6). La estrecha relación entre el aborto y la relación fuente destino que se estableció durante R2-R6 (Figura 12), considerando como destinos las vainas que se produjeron, respalda la idea de que el aborto podría obedecer más a la economía de carbono que a efectos directos sobre la funcionalidad de las vainas jóvenes.

En general, no se modificó el aborto de las vainas que habían alcanzado una longitud mayor a 10 mm varios días antes del estrés, lo que sugiere que éstas eran, en el momento de aplicado el evento de alta temperatura, menos sensibles a los mecanismos que acentuaron la mortandad de vainas. Las vainas jóvenes iniciando desarrollo en el momento de aplicación del estrés térmico fueron las más afectadas, a pesar del mínimo requerimiento de carbono que presentarían estas estructuras. Debido a que el evento de alta temperatura se aplicó hacia el final del período de fijación, las vainas directamente afectadas fueron también las menos jerárquicas por ser las más tardías en la planta (Egli y Bruening 2006a). Por lo tanto, queda el interrogante si un estrés aplicado en momentos más tempranos de la etapa de producción de vainas ejercería efectos similares a los encontrados en este trabajo. La existencia de una estructura jerárquica entre edades de frutos es un fenómeno bastante frecuente en los cultivos. A través de ella, los primeros frutos fijados ejercen dominancia por sobre los más jóvenes (Cárcova y Otegui 2001) provocando en estos últimos menor desarrollo inicial del embrión, estructura embrional desorganizada y en casos extremos reabsorción total del embrión (Cantagallo *et al.* 2004). Este menor desarrollo inicial del embrión podría estar mediado por efectos directos del tamaño y/o tasas de crecimiento de los ovarios (Cárcova y Otegui 2007). Efectos positivos de la fertilización sincronizada sobre la determinación del número de granos han sido reportados en otras especies como el maíz. En dicha especie, una mayor tasa de crecimiento de los ovarios más relegados (Cárcova y Otegui

2007) mejora las dinámicas de floración y fertilización y la supervivencia de estos destinos (Cárcova *et al.* 2000).

En soja, los efectos de dominancia se manifiestan principalmente a nivel de nudo (Bruening y Egli 2000; Egli y Bruening 2002b). En cultivares de hábito indeterminado, y aún cuando está cercano el final de la producción de vainas, pueden aparecer vainas en posiciones menos jerárquicas en nudos intermedios o en posiciones más jerárquicas, en nudos apicales. Esto ilustra el alto grado de asincronía que presenta esta especie. Se ha postulado que el desarrollo simultáneo de la mayor cantidad de vainas posibles reduciría la competencia entre ellas (Egli y Bruening 2002a). Existen en la literatura, sin embargo, resultados contradictorios en lo que respecta a la ventaja ó no de que la floración y el desarrollo de vainas de soja ocurran en un período relativamente corto de tiempo (sincronía), o por el contrario, estas fases abarquen proporcionalmente mayor parte del ciclo total del cultivo (asincronía). La sincronía minimizaría la competencia entre vainas pequeñas en desarrollo y aquellas que contienen granos en crecimiento (Egli y Bruening 2002a, 2006a), mientras que la asincronía disminuiría la demanda instantánea por parte de destinos reproductivos y la distribuiría mejor en el tiempo, como consecuencia de distintos momentos de floración y desarrollo de vainas (Kantolic y Slafer 2001, 2005). Recientemente, Mohapatra *et al.* (2011) han propuesto, para el cultivo de arroz, un ideotipo que más que una asincronía o sincronía extremas en el desarrollo de la panoja presente un nivel intermedio de dominancia apical que favorezca el establecimiento de un mayor número de granos. Es importante destacar que los estudios de sincronía citados anteriormente fueron llevados a cabo en condiciones potenciales de crecimiento. En este estudio, no se encontraron asociaciones entre la tasa de producción de estructuras (un estimador del número de vainas que aparecen coetáneamente) y la supervivencia. Es posible que en condiciones de estrés térmico, limitaciones en la cantidad de asimilados disponibles y/o señales hormonales interfieran en el establecimiento de vainas.

Este estudio ha demostrado que en condiciones de alta temperatura y, particularmente bajo condiciones de restricciones hídricas, se acentúa la mortandad de determinado grupo coetáneo de vainas. Esto permite avanzar en la comprensión de mecanismos involucrados en la posible tolerancia al estrés por alta temperatura. Más allá de identificar posibles mecanismos involucrados en mantener alta la fijación de carbono bajo condiciones de alta temperatura (Reynolds *et al.* 2007), parecería clave avanzar en la comprensión de los mecanismos que regulan las jerarquías entre diferentes vainas de la planta. Se ha sugerido que la presencia de reguladores de crecimiento controlaría la dominancia entre edades de vainas e impediría el desarrollo de los frutos más jóvenes, tal como fuera hipotetizado por Bangerth (1989). Experimentos recientes demostraron que episodios de estrés térmico durante la fase reproductiva en soja incrementan la tasa de producción de etileno causando reducciones significativas en el número de vainas fijadas (Djanaguiraman y Prasad 2010). Posiblemente, reducir la síntesis o la sensibilidad al etileno, mediante el uso de inhibidores (Djanaguiraman y Prasad 2010), contribuya a mejorar el establecimiento de vainas frente a condiciones de estrés térmico.

En resumen, la exposición del cultivo de soja a episodios de alta temperatura, causante de estrés térmico durante plena fructificación (R4) y la condición de secano provocaron un incremento del porcentaje de aborto de vainas con respecto a las situaciones control. El aborto de vainas redujo la tasa de fijación de vainas durante la fase lineal (en 3 de 4 casos), lo que se tradujo en un menor número de vainas fijadas. Claramente, se encontró que la supervivencia de las vainas no dependió del momento en que alcanzaron la longitud crítica de 10 mm, sino de las características del ambiente

durante su desarrollo temprano alteradas por el episodio de estrés. Se determinó que las vainas más susceptibles a sufrir aborto fueron las producidas entre -1 día desde la imposición del estrés térmico y durante todo el episodio. Se encontró una estrecha asociación negativa entre el aborto de estructuras y la cantidad de asimilados por vainas producida.

CAPÍTULO 5: Estrés térmico por alta temperatura en soja: contribución del peso de granos a la determinación del rendimiento.

5.1. Introducción

El rendimiento en grano de un cultivo de soja depende de la contribución de dos componentes principales, el número de granos y el peso individual de los mismos. En soja, se ha estudiado que el componente principal del rendimiento, número de granos responde a variaciones ambientales durante el período crítico (Egli 1998) y es el componente que mejor explica las variaciones en rendimiento. Sin embargo, debido a la alta superposición de etapas que presenta el cultivo durante su ciclo es posible que las condiciones de crecimiento de la planta durante la etapa de determinación del número de granos también ejerzan algún efecto sobre el peso de granos. De hecho, el período crítico para la definición del número de granos finaliza entre R5 (comienzo de llenado de granos, según la escala de Fehr y Caviness 1977) y R6 (pleno llenado de granos). En este estadio que normalmente se determina en los cuatro nudos superiores del cultivo, las semillas de sojas indeterminadas que crecen en distintas posiciones en la planta pueden encontrarse en la etapa de formación del embrión o en activo crecimiento.

El peso seco final de los granos puede describirse como el producto de dos componentes, la tasa de crecimiento de grano y la duración del período efectivo de llenado. Ambos componentes varían según la composición genética del material y las condiciones ambientales prevalecientes durante la etapa en que los granos crecen activamente (Egli 1998). Sin embargo, existen algunos eventos tempranos, previos al crecimiento activo de los granos, que modifican su tamaño final. Existen relaciones positivas entre el tamaño del ovario durante los estados tempranos del desarrollo de la vaina con el tamaño de células del embrión (Peterson *et al.* 1992). A su vez, la tasa con la que se acumulan reservas en la semilla está alta y positivamente relacionada con el número de células que se diferencian en los cotiledones (Egli *et al.* 1981; Egli *et al.* 1989; Munier-Jolain y Ney 1998).

En maíz, se ha demostrado que la tasa de crecimiento del grano es función de la tasa de crecimiento de la planta por grano durante el período crítico, comprendido entre 15 días antes y 15 días después de floración (Gambín *et al.* 2006), lo que indica que el peso potencial del grano comenzaría a definirse en simultáneo con la determinación del número de granos. En soja, el peso de granos responde marcadamente al incremento en la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado (Borrás *et al.* 2004). Sin embargo no se conoce si existe alguna relación entre la disponibilidad de asimilados por granos durante el período de determinación del número de granos con el peso de granos y, menos aún si esta relación puede ser modificada por condiciones de estrés. En el presente capítulo, se analizará la determinación del componente peso de granos y su contribución al rendimiento, a través de los efectos del estrés térmico y su combinación con diferente disponibilidad hídrica en suelo sobre la tasa y la duración del llenado de granos. Para ello, se harán estudios detallados en dos cohortes de vainas cuyo desarrollo ocurrió al inicio de la fase de producción de vainas e inmediatamente antes de la imposición del estrés térmico. Además, mediante la exploración de relaciones fuente destino durante el período de determinación del número de granos y durante el llenado efectivo de granos se explorarán las bases funcionales de esta respuesta

5.2. Materiales y Métodos

5.2.1. Variables medidas y cálculos

5.2.1.1. Rendimiento y componentes

En R8 (plena madurez), se determinó el rendimiento y peso seco de tallos en aquellas plantas individuales donde se siguió la dinámica de producción de vainas a través del método de pintado (Capítulo 4). Las vainas se separaron por cohortes (momento en que alcanzaron la longitud mínima de 10 mm), determinándose el número y peso seco de granos. Los granos, vainas y tallos fueron secados en estufa con circulación de aire forzada a 60 °C previo a ser pesados.

5.2.1.2. Relaciones fuente destino

Se cuantificó la cantidad de asimilados disponibles por granos durante la etapa de determinación del número de granos (F/D_{R2-R6}) y durante el llenado efectivo de granos (F/D_{R5-R8}), mediante el cociente entre la tasa de crecimiento de planta durante dichas etapas sobre el número de granos fijados. El valor de biomasa considerado en R8 estuvo compuesto por la biomasa obtenida en este muestreo más la biomasa de hojas del estado R6 (ya que a madurez, la senescencia y caída de hojas es casi total). Se usaron modelos logísticos para la estimación de biomasa por planta y el cálculo de tasas de crecimiento (InfoStat 2009) a partir de muestreos de biomasa efectuados en R2, R5 y R6 compuestos por 4 plantas por unidad experimental (Capítulo 3) y en R8 compuestos por plantas donde se siguió la dinámica de producción de vainas. Cuando significativos, se ajustaron modelos lineales para la relación entre peso de granos y fuente destino por grano durante la etapa de producción de vainas y entre peso de granos y la fuente destino disponible por grano durante el llenado efectivo.

5.2.1.3. Crecimiento de los granos

Durante el segundo año de experimento, se analizó la dinámica del crecimiento de granos pertenecientes a vainas de dos edades: las primeras en desarrollarse (vainas cuya longitud superaba los 10 mm en la primera fecha de pintado; primera cohorte) y aquellas que comenzaron a desarrollarse inmediatamente antes de la imposición del estrés térmico. Para esto, y cada 7 días desde que se pintaron hasta madurez fisiológica, se cosecharon vainas (3 por planta) de 3 plantas por tratamiento. Con el objetivo de evitar posibles desbalances en la relación fuente – destino por la extracción de vainas, se eligieron a priori distintas plantas para ser muestreadas en cada fecha de muestreo, relevándose en ellas mediante técnica de pintado vainas de similar edad. Los granos fueron secados en estufa con circulación de aire forzada a 60 °C para determinar peso seco y estimar los parámetros de crecimiento del grano. La duración del período efectivo y la tasa de llenado fueron estimados mediante modelos lineales ajustados con el programa Table Curve 2D (Jandel 1994). Se identificaron flores sobre el tallo principal ($n=4$) con el objetivo de cuantificar el tiempo entre la aparición de flor y la llegada a vaina de 10 mm. Se consideró duración de la fase lag el período comprendido entre aparición de flor e inicio del llenado efectivo de granos.

5.2.2. Análisis estadístico

Las variables se analizaron mediante análisis de la varianza (ANAVA), utilizando el paquete estadístico Infostat (InfoStat 2009); el análisis de las variables

determinadas los dos años de experimentación se realizó con la rutina de modelos lineales mixtos incluyendo año como cuarto factor. En los casos en que se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, se realizaron tests de comparaciones de medias. Para el análisis de diferencias de pendientes en modelos lineales para la variable tasa de crecimiento de granos se utilizó análisis de regresión con variables auxiliares (dummy) (InfoStat 2009). Se utilizó análisis de regresión para estimar relaciones entre peso de granos y la fuente destino por grano durante la etapa de producción de vainas y entre peso de granos y la fuente destino disponible por grano durante el llenado efectivo. También se estimaron las relaciones entre tasa de crecimiento de granos y duración de llenado de granos de las dos cohortes evaluadas con las relaciones fuente/destino calculadas mediante análisis de regresión.

5.3. Resultados

5.3.1. Número de granos

No se encontraron diferencias entre años ($p > 0,10$) en el número de granos por planta. El número de granos por planta se redujo significativamente por la condición de alta temperatura (17%; $p < 0,001$) y por la condición hídrica (11,5%; $p < 0,01$; Figura 13) en los dos genotipos evaluados. La combinación de estrés térmico y seco generó un 42% de reducción en número de granos con respecto a la mejor situación de cultivo analizada (RC). El subcomponente del número de granos, número de nudos en tallo principal se redujo 4 nudos en promedio bajo altas temperaturas en relación a los controles ($p < 0,05$; datos no mostrados). El número de granos por vaina no fue afectado por los tratamientos ($p > 0,10$). El valor obtenido fue 2,4 granos por vaina en promedio para ambos años.

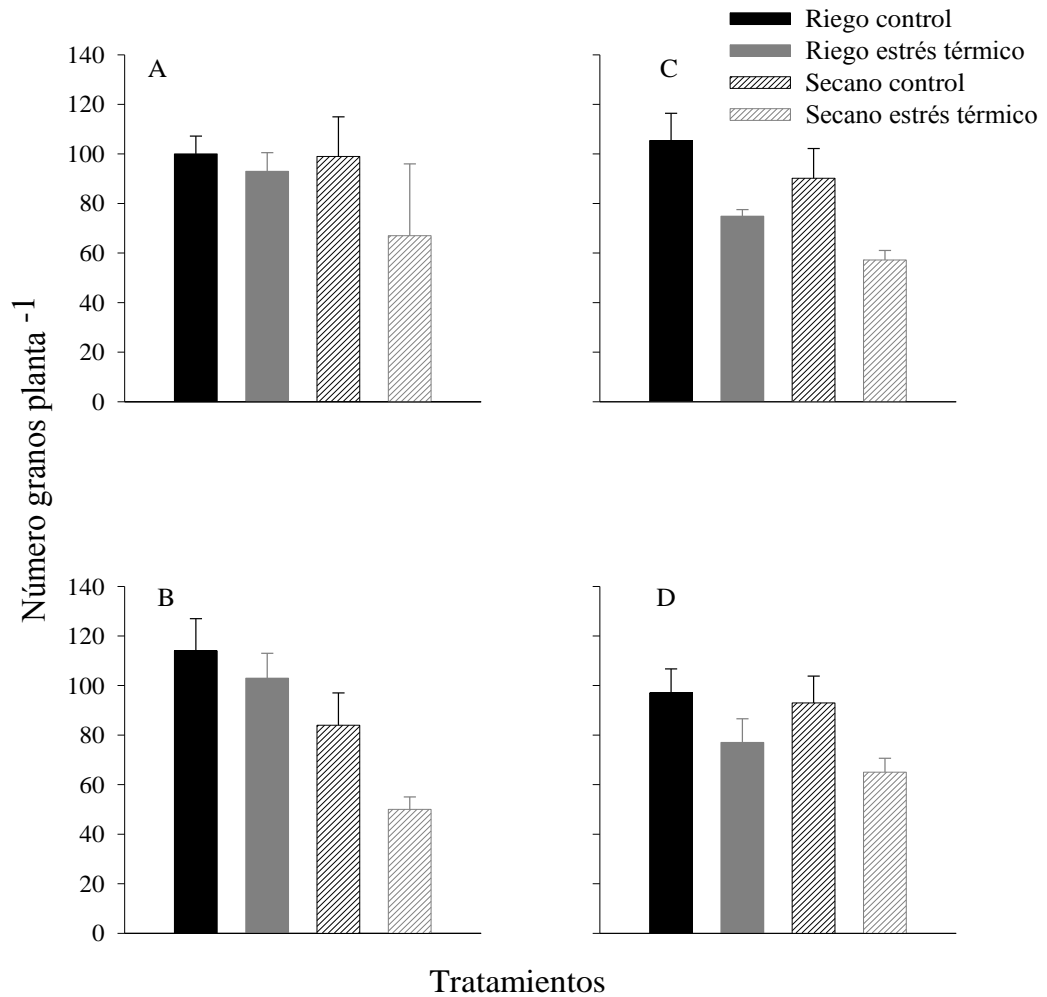


Figura 13. Número de granos por planta a madurez en los genotipos DM 4200 (A, B) y DM 4870 (C, D) durante el año 1 (A, C) y el año 2 (B, D) de experimentación. Las barras verticales indican error estándar.

5.3.2. Peso de granos

El peso de granos promedio fue significativamente ($p < 0,001$) mayor en año 2 con respecto a año 1 y en DM 4200 que en DM 4870 ($p < 0,05$; Figura 14), pero no se registraron diferencias significativas debidas a tratamientos ($p > 0,10$).

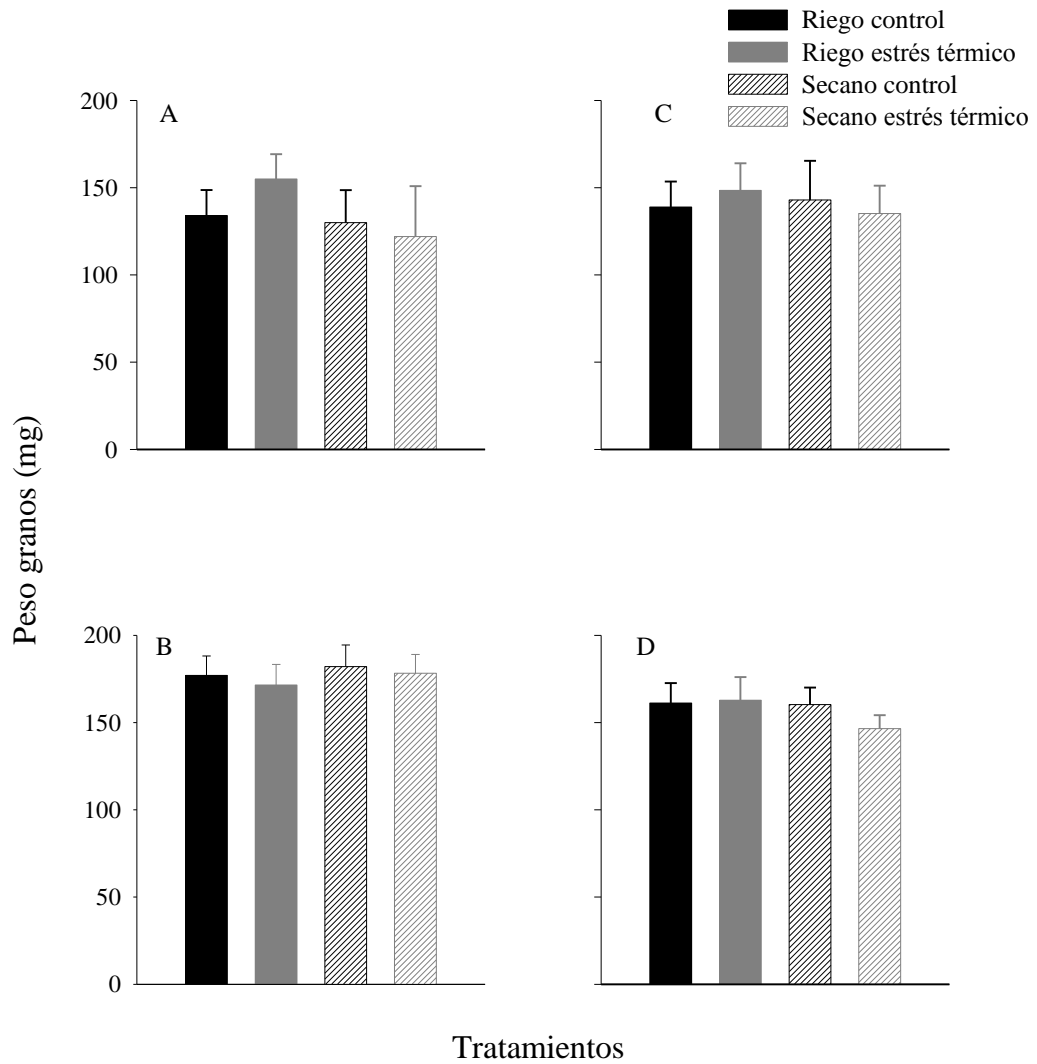


Figura 14. Peso seco promedio de grano a madurez en los genotipos DM 4200 (A, B) y DM 4870 (C, D) durante el año 1 (A, C) y el año 2 (B, D) de experimentación. Las barras verticales indican error estándar.

5.3.2.1. Efecto del estrés térmico sobre el peso de granos según el patrón temporal de fijación de vainas

Bajo condiciones de riego en el año 1, el peso de granos pertenecientes a la mayoría (DM 4870) o todas (DM 4200) las edades de vainas fijadas tendió a ser mayor en las plantas sometidas a altas temperaturas. Sin embargo, esta tendencia no se repitió en el año 2 (Figuras 15 A y D). Cuando se discriminó el efecto de SET, se observó que los granos de las últimas cuatro edades de vainas (DM 4200) y casi la totalidad de las edades de vainas que lograron fijarse y llegar a madurez (DM 4870) sufrieron disminuciones en el peso de sus granos, que en promedio fueron de 15% (Figura 15 C y F). En DM 4200, las cohortes cuyos granos sufrieron reducciones en el peso por la exposición a condiciones de SET aportaron un 27% (año 1) y un 31% (año 2) menos al rendimiento en comparación con los controles regados. Esta reducción fue del 6% en DM 4870 (año 1). Sin embargo, tanto el peso de granos de vainas que se fijaron durante el episodio de estrés térmico como el peso de granos promedio de las restantes cohortes de vainas no difirieron estadísticamente ($p > 0,10$) en ninguna de las situaciones analizadas.

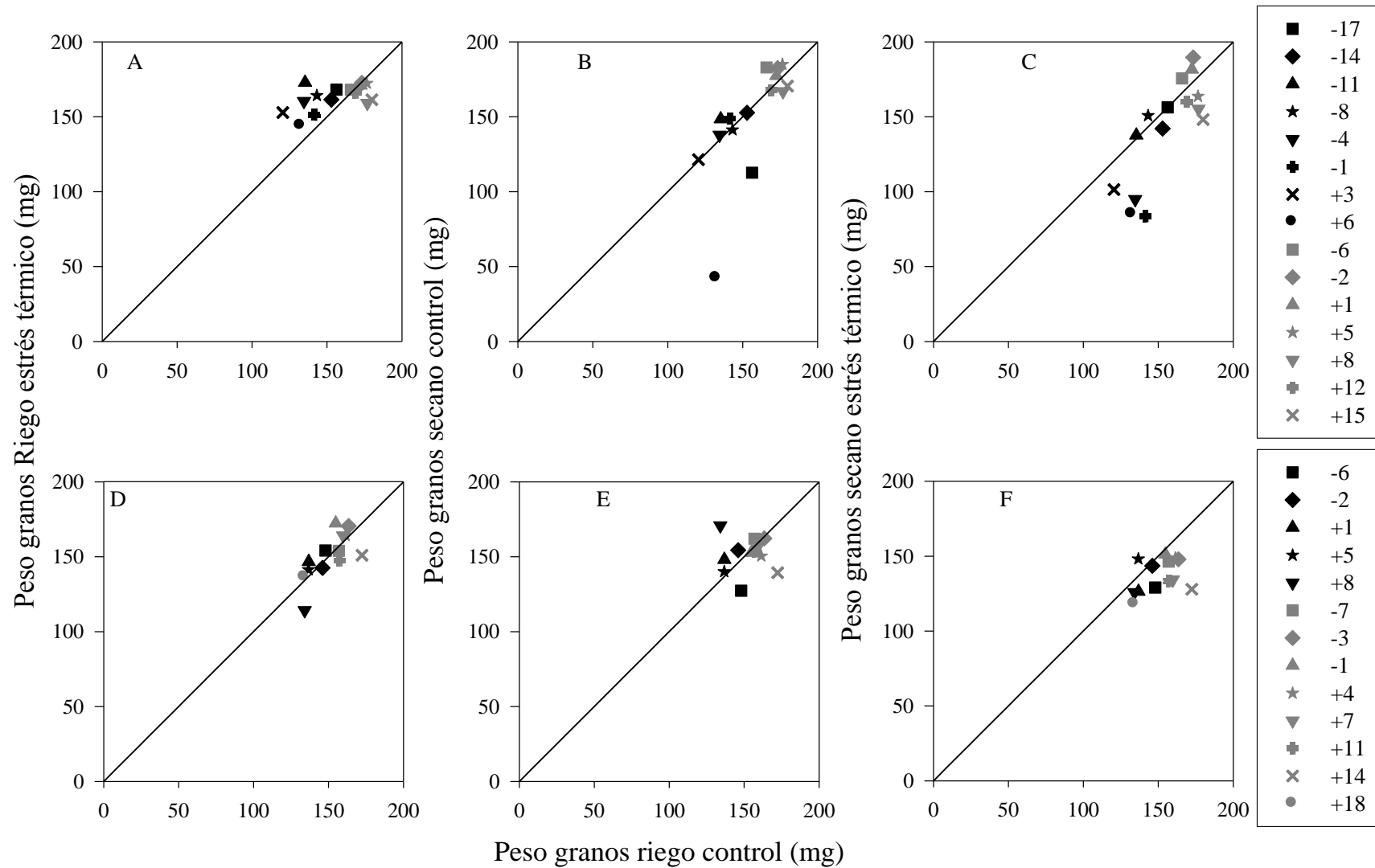


Figura 15. Peso de granos de las vainas determinadas entre -17 y +18 días desde la imposición del estrés térmico en los genotipos DM 4200 (A,B,C) y DM 4870 (D,E,F) logrados en los tratamientos riego estrés térmico (A,D), secano control (B,E) y secano estrés térmico (C,F) en relación al peso de granos en el tratamiento riego control durante el primer año (símbolos negros) y segundo año (símbolos grises) de evaluación. La línea muestra la relación 1:1.

5.3.2.2. Relaciones fuente destino

La disponibilidad de asimilados por grano fijado durante la etapa de determinación del número de granos (F/D_{R2-R6}) no difirió entre tratamientos ($p > 0,10$). La disponibilidad de asimilados por grano fijado durante el llenado de granos (F/D_{R5-R8}) resultó mayor ($p < 0,10$) en año 2 con respecto a año 1 y fue superior ($p < 0,05$) en DM 4200 versus DM 4870, no detectándose diferencias significativas entre tratamientos hídricos y térmicos. A través de tratamientos y campañas, pudo establecerse que el peso de granos se relacionó positiva y significativamente ($p < 0,01$; $r^2 = 0,51$) con la tasa de crecimiento de la planta durante la etapa de determinación del número de granos por grano fijado (F/D_{R2-R6} ; Figura 16A). La relación entre el peso de granos y la disponibilidad de asimilados por grano durante la etapa de llenado fue mucho más estrecha ($p < 0,001$; $r^2 = 0,70$; Figura 16B). En ninguna de las dos relaciones analizadas se detectaron respuestas diferenciales del peso de granos en función de los tratamientos aplicados.

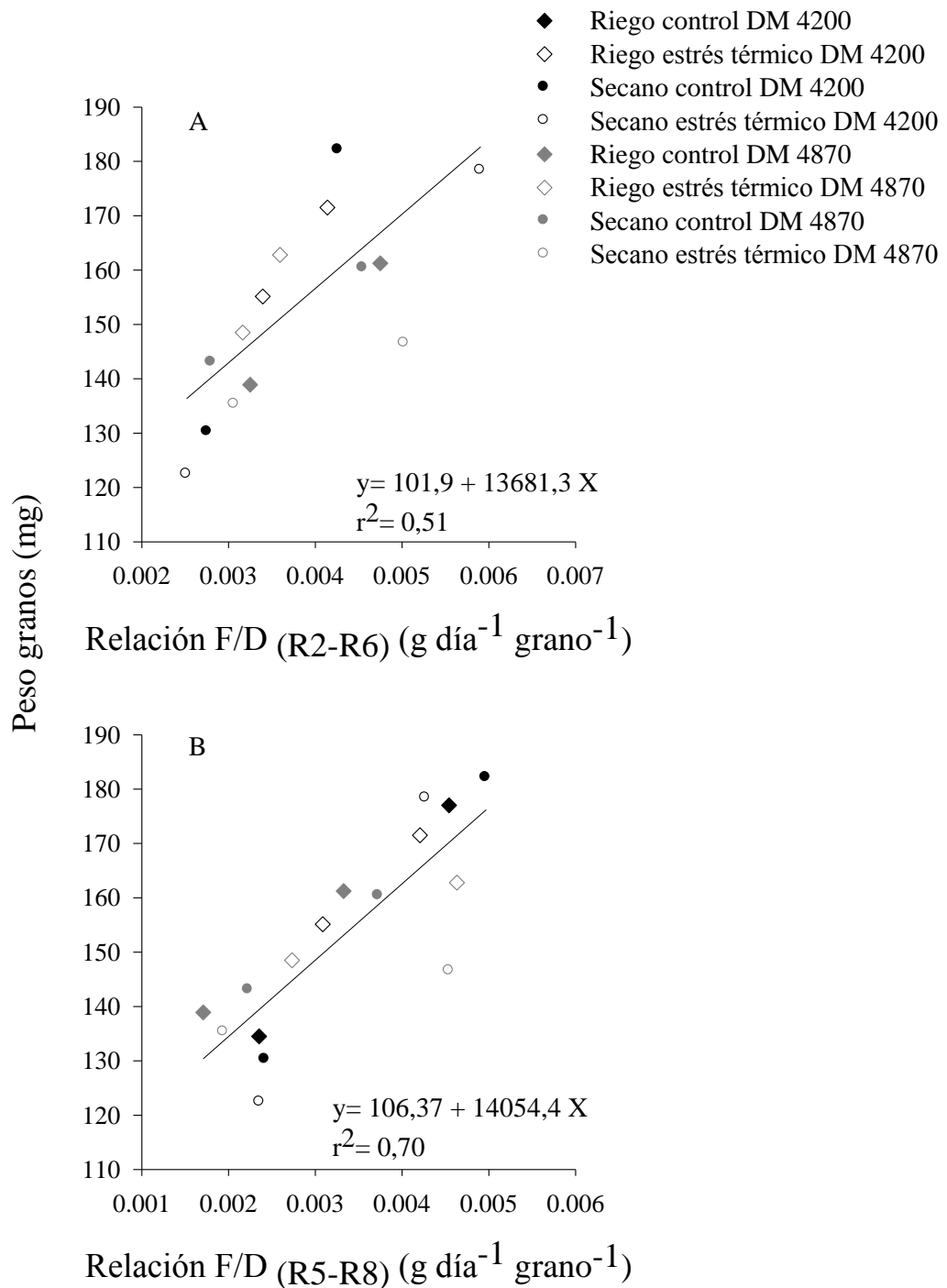


Figura 16. Relación entre peso seco de granos y la tasa de crecimiento de planta durante la etapa de determinación del número de granos por grano fijado (F/D_{R2-R6}; A) y la tasa de crecimiento de planta durante el llenado de granos por grano fijado (F/D_{R5-R8}; B). Datos de dos años.

5.3.2.3. Dinámica del crecimiento de granos

El peso de granos no difirió ($p > 0,10$) entre tratamientos en ninguna de las dos cohortes de vainas evaluadas. Asimismo, no se encontraron efectos significativos de los

tratamientos sobre la duración de la fase lag en ninguna de las dos cohortes analizadas ($p > 0,10$) ni en la tasa de crecimiento de granos formados en la primera ($p = 0,996$) y en la segunda ($p = 0,415$) cohorte de vainas (Cuadro 7). En DM 4870, la duración del llenado efectivo fue menor ($p < 0,05$) en condiciones de estrés térmico en granos de la primer cohorte (Figura 17 B). No se encontró asociación entre tasa de crecimiento de granos con la disponibilidad de asimilados por grano durante la etapa de determinación del número de granos (F/D_{R2-R6}), ni con la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado (F/D_{R5-R8}). La duración de llenado de granos de las cohortes evaluadas no pudo ser explicada por ninguna de las relaciones fuente/destino calculadas.

Cuadro 7. Parámetros de modelos lineal + plateau ajustados a la evolución del peso seco de granos en vainas de la primera cohorte producida y de la cohorte producida inmediatamente antes de la imposición de estrés térmico durante el segundo año de evaluación.

Genotipo	Condición hídrica	Granos de vainas de primera cohorte					Granos de vainas de cohorte previa al estrés térmico			
		Condición térmica	Fase lag (días) ^a	Tasa (mg día ⁻¹)	Duración (días) ^b	Peso (mg)	Fase lag (días)	Tasa (mg día ⁻¹)	Duración (días)	Peso (mg)
DM4200	Riego	Control	13	4,0	39 a	157,2	14	5,0	35	176,7
		Estrés	14	4,4	41 a	179,7	13	5,7	32	180,5
	Secano	Control	13	4,2	38 a	162,7	12	4,7	37	174,6
		Estrés	15	4,1	42 a	167,9	13	5,3	36	188,7
DM4870	Riego	Control	14	3,3	46 a	150,8	16	4,7	33	158,0
		Estrés	16	4,0	38 b	154,6	16	5,5	28	156,0
	Secano	Control	13	3,9	42 a	164,8	16	4,9	32	160,5
		Estrés	13	4,1	37 b	150,9	15	4,9	32	161,2

^a Fase lag calculada como el tiempo en días desde aparición de flor a inicio de llenado efectivo. Se consideró inicio del llenado efectivo a la diferencia en días entre el parámetro del modelo que representa el final de la fase lineal menos duración del llenado efectivo (D)

^b Duración del llenado efectivo de granos calculada como el cociente entre el peso seco de granos a madurez fisiológica y la tasa de crecimiento del grano durante la fase lineal.

^a Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos al p=0,05.

La ausencia de letras indica falta de diferencias significativas entre tratamientos.

En promedio, los granos provenientes de vainas de aparición más tardía presentaron mayores tasas que las de la primera cohorte ($p < 0.001$). Sólo en DM 4870, la duración del llenado (en días; Cuadro 7 y en tiempo térmico, datos no mostrados) fue mayor ($p < 0.05$) en los granos de las primeras vainas producidas (ca. 41 d) que en las más tardías (ca. 31 d; Cuadro 7). Las cohortes en DM4200 no presentaron diferencias significativas en términos de duración del llenado. Considerando las dos cohortes en conjunto, y a través de todos los tratamientos, la relación entre la tasa y duración del crecimiento fue negativa y lineal ($p < 0.001$; $r^2 = 0,73$). Sólo en DM4200, la tasa de crecimiento del grano explicó en un 64% la variación del peso de granos.

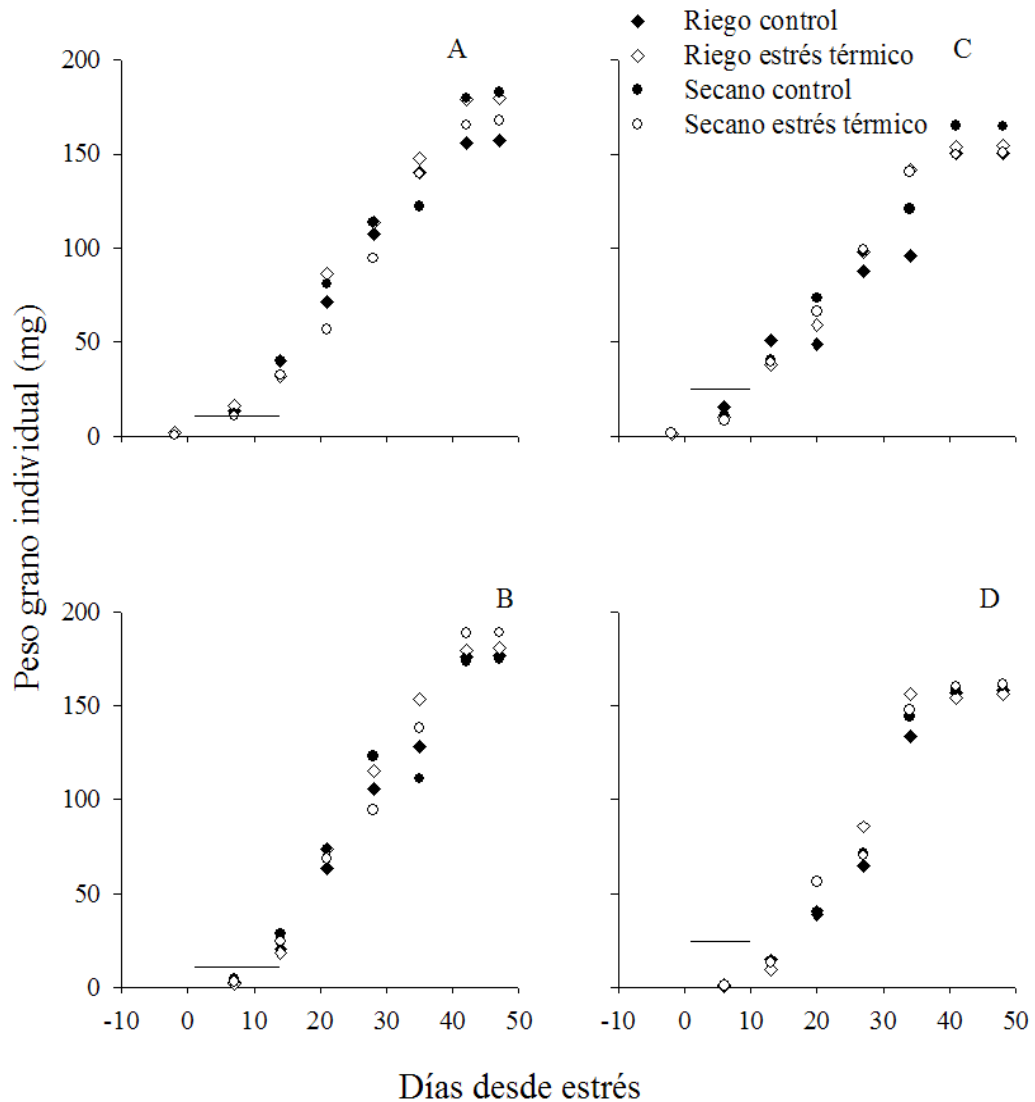


Figura 17. Dinámica del crecimiento de granos en vainas de la primera cohorte producida (A, C) y en vainas producidas al momento del inicio del estrés (B, D) en DM 4200 (A, B) y DM 4870 (C, D). La línea horizontal indica el episodio de estrés térmico. Datos obtenidos durante el segundo año de experimentación.

5.3.3. Rendimiento en grano

En los dos genotipos evaluados, el rendimiento en grano fue afectado por la interacción condición hídrica * condición térmica ($p < 0,05$), siendo significativamente menor en SET con respecto a los demás tratamientos (Figura 18). Entre años, el rendimiento fue menor ($p < 0,05$) en la primera campaña. La condición hídrica, la condición térmica y el año explicaron el 32, 39 y 15% de la varianza total no debida al error, mientras que la interacción condición hídrica x térmica explicó el 10% de la varianza total no debida al error. Considerando en conjunto todas las situaciones evaluadas, el componente número de granos explicó el 84,5% de la variación del rendimiento, mientras que el peso de granos sólo lo hizo en un 28%.

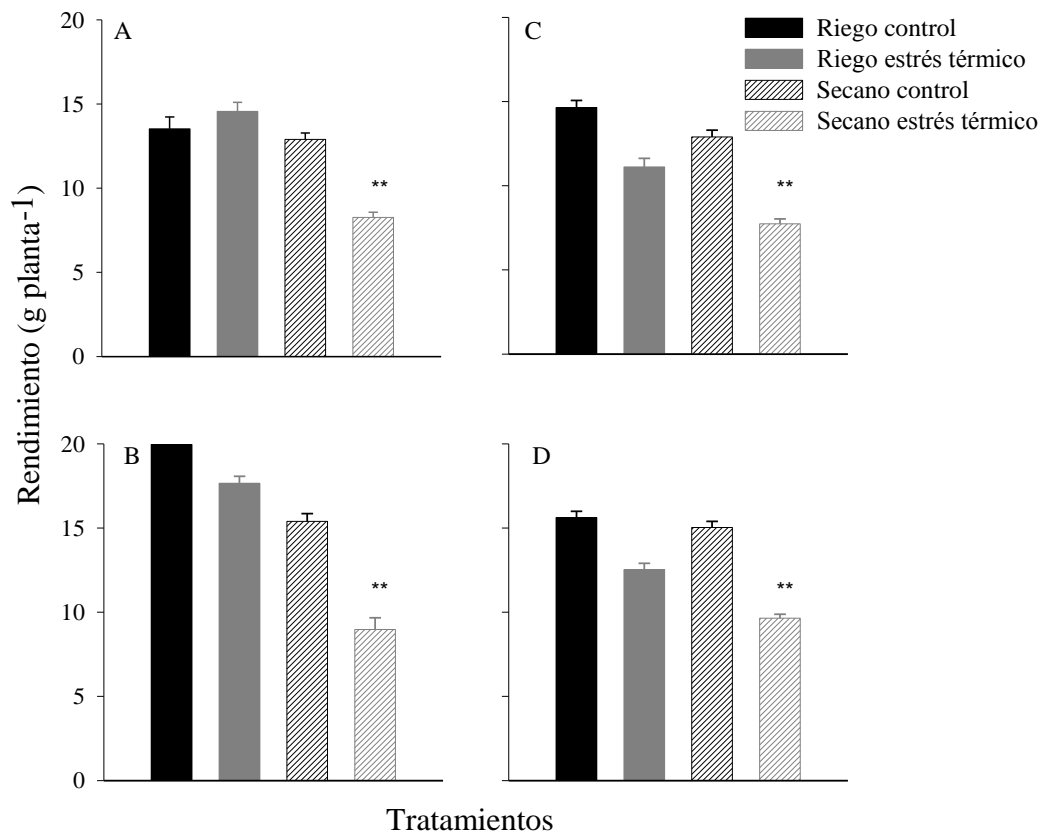


Figura 18. Rendimiento promedio en grano por planta a madurez en los genotipos DM 4200 (A, B) y DM 4870 (C, D) durante el año 1 (A, C) y el año 2 de experimentación (B, D). ** significativo al $p = 0,05$. Las barras verticales indican Error estándar.

5.4. Discusión

El estrés térmico y el secano redujeron significativamente el número de granos. Estas caídas estuvieron asociadas a mermas en el número de vainas por mayor aborto de las estructuras reproductivas en formación durante el período de estrés (Capítulo 4) más que al aborto de granos, ya que el número de granos por vaina se mantuvo invariable. En general, el número de granos por vaina tiene alto grado de control genético y resulta poco modificado ante cambios en la disponibilidad de recursos (Egli 1998). Parecería que el estrés producido por exposición a temperaturas altas tampoco modifica este subcomponente. Además, se encontró que el estrés térmico afectó la elongación de los últimos entrenudos, ya que se produjo una disminución en el número de nudos en

condiciones de estrés. Existen pocas evidencias de cómo la elongación de los últimos entrenudos de sojas indeterminadas (que, temporalmente coincide con el período de crecimiento de los granos) puede ser modificada por diferente oferta de recursos (Akhter y Sneller 1996). Si bien no fue evaluado en este trabajo, no puede descartarse que el estrés haya modificado fuertemente el número de vainas por nudo, ya que este subcomponente es el más sensible a cambios en la disponibilidad de asimilados (Board y Tan 1995; Board et al. 1999).

El peso de granos promedio difirió entre años. Esta diferencia entre años estaría explicada por la menor calidad del ambiente durante llenado de granos en año 1 (sembrado en una fecha de siembra tardía) que habría acentuado las limitaciones por fuente usuales en el cultivo de soja (Borrás et al. 2004). Las fechas de siembra tardías, exponen al cultivo a fotoperíodos más cortos y menores niveles de radiación que pueden traducirse en un menor peso de los granos, al acortar la duración del llenado y reducir la fotosíntesis tardía (Calviño et al. 2003). En este estudio durante el primer año los cultivos recibieron un 14% menos de radiación.

No se registraron efectos significativos de los tratamientos sobre el componente peso de granos promedio, contrariamente a lo reportado por Gibson y Mullen (1996) y Ferris et al. (1999). Estos autores reportaron disminuciones del peso de granos en plantas de soja sometidas a altas temperaturas durante la fase reproductiva. Dichos experimentos, realizados en cámaras de crecimiento exploraron temperaturas mayores a las usadas en este estudio y fueron impuestas durante 24 horas del día (a diferencia de los episodios de 6 horas diarias generados en este estudio). Posiblemente exista una respuesta cuantitativa del peso de granos a la magnitud del estrés. Sin embargo, no se encontró asociación entre la Tso, variable mediante la cual se cuantificó el estrés térmico en este estudio (Capítulo 2) y el peso de granos promedio alcanzado.

La relación fuente destino durante la etapa de determinación del número de granos, calculada como la tasa de crecimiento de planta por grano fijado explicó parte de la variación del peso de granos a través de todas las situaciones evaluadas (Figura 16A). Esto es coincidente con lo propuesto por Gambín et al. (2006) quienes encontraron que el peso potencial de granos en maíz estuvo asociado con la disponibilidad de asimilados por grano durante la etapa crítica. Estos autores también informaron que una mayor relación fuente/destino por grano alrededor de floración resultó en un mayor peso de granos final dado por una mayor tasa de llenado durante el llenado efectivo. Por otro lado, la relación fuente destino durante la etapa de llenado de granos también se asoció con el peso de granos a través de todos los tratamientos (Figura 16B). Estos resultados son similares a los reportados por Borrás et al. (2004) y más recientemente por Rotundo et al. (2009) en genotipos de soja con bajo contenido proteico. Borrás et al. (2004) proponen un modelo lineal plateau entre peso de granos y la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado de granos en soja. En este estudio el hecho de poder ajustar un modelo lineal, indicaría que la relación entre estas variables se hallaba en la zona lineal de respuesta del modelo. También, en maíz, la cantidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo, explicó parte de las variaciones en duración en llenado efectivo (Gambín et al. 2006). Sin embargo, en este estudio, tanto la tasa de llenado de granos como la duración del llenado de granos de las dos cohortes analizadas no pudieron ser explicadas por ninguna de las relaciones fuente/destino calculadas. La tasa de llenado explicó mayoritariamente la variación del peso de granos de las cohortes analizadas en DM 4200. Asimismo, dentro de cada genotipo fue evidente una relación negativa entre la tasa y duración del llenado como factores determinantes del peso de granos en cada cohorte. La falta de asociación entre la tasa y duración de llenado de granos de las dos cohortes analizadas con variables

fuente-destino podría estar asociada con su baja representatividad a nivel de planta entera.

Las relaciones fuente/destino calculadas para la etapa de determinación del número de granos y para la etapa de llenado de granos no difirieron entre tratamientos. Dado que no se encontró asociación alguna entre el porcentaje de aborto de vainas con la disponibilidad de asimilados por vaina fijada porque el aborto de vainas ocurrió en función de la disponibilidad de asimilados por vaina marcada (Figura 12, Capítulo 4), es posible sugerir que la disponibilidad de asimilados por vaina fijada, y por grano fijado - porque el número de granos por vaina en este estudio no varió-, fue constante. Lo anterior explicaría la falta de diferencias en las relaciones fuente/destino durante la determinación del número de granos entre tratamientos térmicos e hídricos. De la misma manera, y si bien, la relación fuente/destino durante la etapa de llenado de granos explicó el peso de granos, ésta fue similar en los tratamientos diferenciales de temperatura y disponibilidad hídrica. La relación fuente/destino de la etapa de llenado de granos fue mayor en año 2 con respecto a año 1, lo que resultó en granos más pesados durante el segundo año, posiblemente debido a la mayor calidad ambiental en la que ocurrió esta etapa durante el segundo año de experimentación. Además, la fuente/destino de la etapa de llenado de granos fue mayor en DM 4200 con respecto a DM 4870, lo que se tradujo en granos más pesados en el primer genotipo, probablemente como resultado de una etapa de llenado de granos más prolongada y la de calidad ambiental explorada más tempranamente en el ciclo.

El peso de granos en RET y SC contribuyó a mantener los niveles de rendimiento alcanzados por los controles regados (Figura 18), manifestando un claro mecanismo de compensación frente a la reducción del número de granos (Gambin y Borrás 2010).

En SET, contrariamente a lo esperado, la disponibilidad de asimilados por grano fijado en las dos etapas consideradas fue similar a los demás tratamientos evaluados. Esto derivó en peso de granos también similares entre tratamientos, que no pudieron contrarrestar la reducción sufrida en el número de granos, impidiendo que se manifieste compensación entre componentes. Dichos procesos explicaron la caída significativa de rendimiento en ambos años de experimentación. Dado que, como fue sugerido anteriormente, la disponibilidad de asimilados por vaina fijada sería constante, en este estudio también resultaría constante la cantidad de asimilados por grano fijado, ya que el número de granos por vaina se mantuvo invariable. Posiblemente, y debido al alto grado de control genético que tiene el componente número de granos por vaina, se requieran situaciones de estrés más intenso para modificarlo y de esa manera provocar cambios en la disponibilidad de asimilados por grano fijado entre tratamientos. De esta manera se podría evaluar la capacidad del componente peso de granos para responder a relaciones fuente/destino más favorables.

5.4.1. Crecimiento de granos

En general, dentro de cada cohorte muestreada, las mayores (no significativas) tasas de crecimiento de grano se obtuvieron cuando el cultivo fue expuesto a altas temperaturas en condiciones de riego (Cuadro 7). Estos resultados son coincidentes con los obtenidos por Egli y Wardlaw (1980) y Ferris et al. (1999) cuando expusieron al cultivo a episodios de altas temperaturas. Reducciones en las tasas de crecimiento de granos fueron reportadas cuando el cultivo fue sometido a temperaturas superiores a los 30 °C (Egli y Wardlaw 1980; Gibson y Mullen 1996). La duración del llenado efectivo

de granos evaluado a nivel de cohortes no reflejó diferencias significativas entre tratamientos en 3 de 4 casos, aunque estuvo correlacionada negativamente con la tasa de llenado. Considerando que la temperatura durante el período fue de 20,5°C, este tipo de respuesta era esperable, ya que es conocida la relativa insensibilidad del cultivo de soja a temperaturas entre 20 y 30 °C durante la etapa de llenado de granos (Egli y Wardlaw 1980). Por otra parte, al contrastar los resultados obtenidos en las distintas cohortes de vainas consideradas en este estudio se observó que los granos pertenecientes a vainas de la cohorte previa al estrés térmico presentaron mayores tasas de crecimiento de grano. En DM 4870, los granos de la segunda sufrieron reducciones en la duración del llenado efectivo (Cuadro 7; Figura 17D). Se ha indicado que existiría un efecto de la “edad” del grano, es decir, del momento de inicio de su desarrollo sobre la tasa y duración del crecimiento de granos. Los resultados de este trabajo son coincidentes con los de Gbikpi y Crookston (1981) quienes reportaron que granos provenientes de las primeras vainas fijadas en la planta presentaron menores tasas de crecimiento que los fijados posteriormente, aunque existen publicaciones donde se manifestaron pequeñas diferencias en tasa de crecimiento entre diferentes “edades” de granos (Egli et al. 1978). Las mayores duraciones del período efectivo de llenado experimentadas por los granos de vainas de la primera cohorte producida en DM 4870 muestran una tendencia similar a lo observado por Egli (1998), quién reportó que la duración de la etapa de llenado de granos provenientes de flores que fueron polinizadas al inicio de la etapa R1 fue mayor comparada con la de granos desarrollados durante la etapa fenológica R4,5. Spaeth y Sinclair (1983) también reportaron menores duraciones de llenado en granos de vainas situadas en los nudos superiores de las plantas (probablemente más jóvenes) comparadas con las de granos de los nudos inferiores. Estos autores mostraron que la iniciación secuencial sobre los nudos del tallo principal y el orden de los racimos son las dos principales fuentes de variación en lo que respecta al inicio del crecimiento de un grano individual. En el presente estudio, han podido establecerse con claridad relaciones entre la tasa de llenado y la duración dentro de cada cohorte aunque estas variables no explicaron el peso de granos a nivel promedio. Estas limitaciones posiblemente radicarón en que, sí bien, las vainas siempre fueron tomadas del tallo principal, no se tuvieron en cuenta la posición en el tallo principal ni el orden del racimo al que pertenecían. Detalles como estos deberían ser tenidos en cuenta para futuras investigaciones ya que se han reportado efectos diferenciales sobre la tasa de crecimiento de granos según su localización en el canopeo en cultivos de soja (Munier-Jolain et al. 1994).

CAPÍTULO 6: Conclusiones generales

En el presente trabajo se estudiaron los efectos de breves episodios de estrés térmico y su interacción con condiciones de secano durante la fase reproductiva sobre el rendimiento y sus componentes en soja. Los experimentos realizados permitieron profundizar en: (i) cómo el estrés térmico combinado con secano modifica la partición reproductiva, postulada como estable en general (Capítulo 3), (ii) los efectos sobre el patrón temporal de producción y fijación de vainas y granos (Capítulo 4) y (iii) la contribución del peso de granos al rendimiento como proceso compensatorio de reducciones en el número de granos (Capítulo 5). Los principales resultados hallados en este trabajo se sintetizan en la Figura 19.

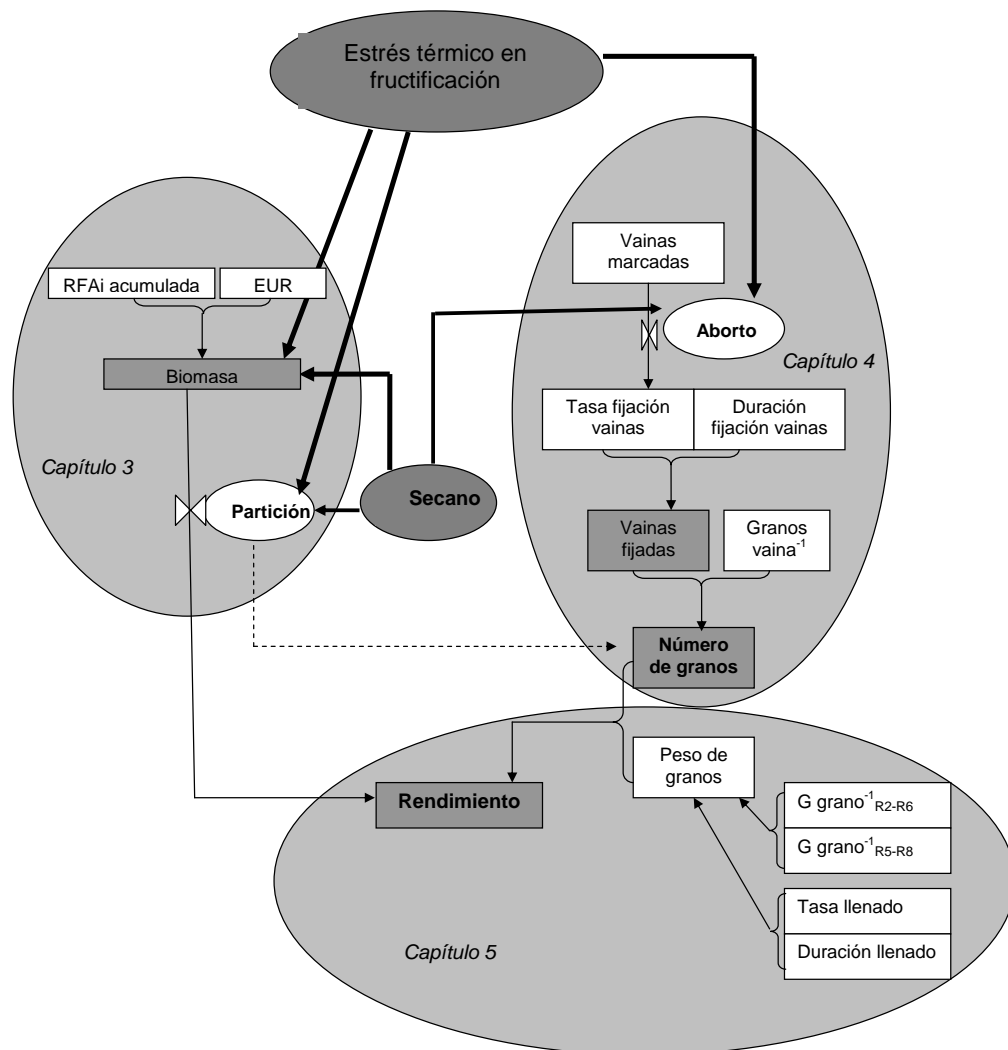


Figura 19 Esquema de los principales resultados hallados en este estudio por efecto de un episodio de estrés térmico durante la fase de fructificación combinado con condiciones de secano.

6.1. Aportes de la investigación

A partir de los ensayos descriptos y resultados obtenidos en el presente trabajo se ha logrado aumentar el conocimiento de la ecofisiología de soja ante episodios de alta temperatura, teniendo en cuenta también, la interacción con la disponibilidad hídrica. Este tipo de estudio adquiere cada vez más importancia debido a que el cultivo de soja en Argentina crece en ambientes donde son frecuentes combinaciones de variables ambientales que aumentan la probabilidad de ocurrencia de estrés hídrico, térmico y/o su combinación. A esto, se suma el incremento de la temperatura y sus interacciones asociado con el cambio climático global que provocaría un impacto negativo sobre el desarrollo y rendimiento de los cultivos de grano (Boote *et al.* 2005).

En este estudio, se registró que el estrés térmico y la condición de secano aplicados durante la fase de fructificación tuvieron un efecto negativo sobre el crecimiento (TCP entre etapas de floración plena y llenado de granos) que explicaría la reducción de biomasa total por planta observada a madurez. También se demostró y cuantificó que tanto un breve episodio de estrés térmico como una situación de secano durante la fase de fructificación provocan reducciones significativas en la partición reproductiva inmediatamente después de removido el estrés térmico (Figura 6 A y B). La mayor sensibilidad a las altas temperaturas detectadas para el crecimiento reproductivo de soja (Baker *et al.* 1989; Boote *et al.* 1997) con respecto al crecimiento vegetativo (Pan 1996), explicarían las reducciones en partición bajo estrés térmico en este estudio. Las diferencias halladas en partición inmediatamente después del estrés térmico entre tratamientos diferenciales de temperatura se asociaron a las horas de estrés térmico acumuladas durante los episodios de estrés (Tso; $p < 0,05$, $r^2 = 0,69$). Sin embargo la variable Tso no explicó la partición reproductiva en madurez fisiológica ($p > 0,10$, $r^2 = 0,33$), porque el estrés térmico fue aplicado como un breve episodio durante el período crítico para la determinación del rendimiento. En secano, disminuciones en el potencial agua de órganos florales (Prasad y Staggenborg 2008) pueden haber mediado para que se manifieste esta incapacidad de los destinos para utilizar fotoasimilados (Liu *et al.* 2004). La condición de secano, como factor principal, alcanzó una magnitud tal que sus efectos negativos fueron observados sobre partición reproductiva medida después del episodio de estrés térmico, sobre el número de vainas fijadas y sobre el número de granos, aunque no se detectaron reducciones significativas en partición a madurez y rendimiento, bajo este tratamiento.

Tanto, inmediatamente después de removido el estrés térmico (Figura 6), como en madurez fisiológica (Figura 7), la combinación de altas temperaturas y secano no sólo impactó sobre la acumulación de biomasa total, sino también sobre la partición reproductiva, provocando caídas significativas en el rendimiento final (Figura 18). Este tipo de respuesta difirió de la observada en otra leguminosa (arveja; (Guilioni *et al.* 2003) bajo combinación de estrés hídrico y moderado estrés térmico donde se postuló que la caída en el número de granos fue consecuencia de disminuciones en la TCP. Bajo condiciones de SET, limitaciones en la distribución del carbono hacia estructuras reproductivas -y potencialmente otros mecanismos no evaluados en este trabajo (como regulación hormonal)- afectaron el crecimiento reproductivo en mayor proporción que el vegetativo y provocaron caídas en la biomasa total por planta a madurez. A través del método de seguimiento de estructuras reproductivas empleado fue posible descartar que disminuciones significativas en la partición -y, por ende, en el rendimiento final- obedecieran a fallas reproductivas, ya que la generación de estructuras (vainas producidas ≥ 10 mm) no difirió entre tratamientos (Capítulo 4). Estos resultados permiten aceptar la primera hipótesis de trabajo.

En este trabajo pudo establecerse que la fijación de vainas no depende del logro de una longitud crítica de 10 mm, sino de las características del episodio de estrés en relación con el patrón de crecimiento de las plantas. Este tipo de respuesta difiere de la observada en soja cultivada bajo condiciones potenciales (Egli y Bruening 2006b), donde el logro de vainas de 10 mm estaría asociado con altas probabilidades de supervivencia. El método utilizado, permitió, asimismo, identificar cambios en el patrón temporal de fijación de vainas. Se determinó que episodios de estrés térmico en interacción con secano provocaron una drástica caída en la tasa de fijación de vainas, producto de un aumento en el aborto de vainas. La estrecha asociación encontrada entre el aborto y la relación fuente destino que se estableció durante R2-R6, considerando como destinos las vainas que se produjeron (Figura 12) respalda la idea de que el aborto podría obedecer más a la economía del carbono que a efectos directos sobre la funcionalidad de las jóvenes vainas. Sin embargo, parecen existir distintas fases de sensibilidad en frutos de soja para reaccionar frente a la disponibilidad de asimilados y jerarquías entre edades y estados de frutos explicarían las diferencias existentes entre patrones de fijación de granos (Egli 2010).

El proceso de aborto resultó diferente entre las distintas edades de vainas. Las más afectadas fueron las vainas jóvenes iniciando desarrollo en el momento de aplicación del estrés térmico, a pesar del mínimo requerimiento de carbono que presentarían estas estructuras. La existencia de una estructura jerárquica entre edades de frutos es un fenómeno bastante frecuente en los cultivos. En soja, los efectos de dominancia se manifiestan principalmente a nivel de nudo (Bruening y Egli 2000; Egli y Bruening 2002b). En cultivares de hábito indeterminado, y aún cuando está cercano el final de la producción de vainas, pueden aparecer vainas en posiciones menos jerárquicas en nudos intermedios o en posiciones más jerárquicas, en nudos apicales. Esto ilustra el alto grado de asincronía que presenta esta especie. Según lo relevado en antecedentes, la sincronía en el establecimiento de frutos resultaría beneficiosa en condiciones potenciales de crecimiento. En este estudio, no se encontraron asociaciones entre la tasa de producción de estructuras (un estimador del número de vainas que aparecen coetáneamente) y la supervivencia. Es posible que en condiciones de estrés térmico, limitaciones en la cantidad de asimilados disponibles y/o señales hormonales interfirieran en el establecimiento de vainas. Resulta substancial recalcar que estos resultados refuerzan la importancia de incorporar el tiempo en el estudio de procesos que ocurren en forma dinámica (Egli y Bruening 2006b).

Hasta el presente, éste sería el primer estudio que abordó la dinámica de producción y fijación de vainas y sus componentes tasa y duración bajo condiciones de estrés por alta temperatura y secano. Se demostró que bajo SET la tasa de fijación de vainas cayó significativamente debido al incremento registrado en el aborto de vainas. Estos resultados permiten aceptar la segunda hipótesis planteada.

La reducción en el número de vainas fijadas se asoció directamente con el número de granos logrados, dado que el número de granos por vaina no sufrió cambios. El estrés térmico y el secano redujeron significativamente el número de granos aunque no se registraron efectos de los estreses aplicados sobre el otro componente numérico del rendimiento, el peso de granos promedio. A través de la variación debida a años y tratamientos, el peso de granos pudo ser explicado parcialmente mediante relaciones fuente-destino, establecidas tanto en etapas tempranas (R2-R6) como durante el llenado.

La relación fuente destino durante la etapa de determinación del número de granos, calculada como la tasa de crecimiento de planta durante esta etapa por grano fijado explicó parte ($\approx 0,50$) del peso de granos obtenido a través de todas las situaciones evaluadas (Figura 16A), semejante a lo demostrado por Gambín et al. (2006) en maíz

creciendo en condiciones sin estrés. La relación fuente destino durante la etapa de llenado de granos también se asoció fuertemente con el peso de granos a través de todos los tratamientos (Figura 16B). Estos resultados son similares a los reportados por Borrás et al. (2004) y por Rotundo et al. (2009) en genotipos de soja con bajo contenido proteico.

Las relaciones fuente/destino calculadas para la etapa de determinación del número de granos no difirieron entre tratamientos. Probablemente, el aborto de vainas sería el proceso mediante el cual la fuente por vaina fijada y por grano fijado, en este estudio, se mantendría constante. Como consecuencia, no se observaron respuestas de las relaciones fuente/destino durante la determinación del número de granos a los tratamientos térmicos e hídricos aplicados. Sí bien se observó que la fuente/destino por vaina fijada durante el llenado de granos explicó la variación del peso de granos, no fue posible detectar estadísticamente que la fuente/destino variara entre tratamientos. Tampoco fue posible encontrar que el peso de grano responda a la relación fuente-destino bajo un modelo lineal-plateau (zona de saturación), postulado para soja (Borrás et al. 2004), lo que permite inferir que los tratamientos generaron rangos de fuente-destino y peso de granos en la zona lineal de respuesta.

Contrariamente a lo esperado, en SET, la disponibilidad de asimilados por grano fijado en las dos etapas consideradas fue similar a los demás tratamientos evaluados. Estos resultados por ende, no sustentan evidencia para aceptar la tercera hipótesis de este trabajo. La ausencia de diferencias en las relaciones fuente/destino generadas a través de distintos tratamientos derivó en peso de granos similares entre tratamientos. En SET, ausencia de mecanismos de compensación entre componentes y una fuerte reducción en el número de estructuras reproductivas explicaron el mínimo rendimiento en grano observado (Figura 18). Posiblemente se requieran estreses más intensos para modificar el componente número de granos por vaina y de esta manera lograr mayores rangos en la disponibilidad de asimilados por grano fijado, lo que permitiría evaluar la capacidad del componente peso de granos para responder a relaciones fuente/destino más favorables. Éste sería el primer estudio que indaga acerca de la asociación entre el peso de granos y las relaciones fuente destino en distintas etapas del cultivo de soja sometido a distintas combinaciones de temperatura y disponibilidad hídrica.

6.2. Futuras implicancias

En este trabajo de tesis se consiguió imponer breves episodios de estrés térmico y condiciones de secano sobre un cultivo de soja. Los episodios de alta temperatura impuestos por 6 horas diarias durante el momento del día en que se registran temperaturas pico permitieron generar condiciones de crecimiento de cultivo semejantes a lo que ocurre en condiciones de campo. En condiciones de campo, generalmente los estreses se maximizan alrededor de los picos diarios de temperatura, sin efectos de temperaturas supraóptimas durante la noche. Por primera vez, se demostraron a campo efectos de la combinación de estreses sobre la partición reproductiva y la dinámica de estructuras reproductivas (producción, fijación y aborto de granos) como mecanismos reguladores del rendimiento en grano. Sin embargo, futuras investigaciones deberían estar dedicadas a determinar con más precisión los mecanismos que intervienen en la partición de asimilados entre estructuras vegetativas y reproductivas, ya que se ha sugerido que órganos reproductivos y vegetativos difieren en las temperaturas óptimas para su desarrollo y crecimiento. En este estudio, cambios en la partición sustentan evidencia de que el crecimiento vegetativo fue afectado en menor medida que el reproductivo ante el impacto de estreses combinados. Un estudio aún más detallado que

el reportado que discrimine la posición de las vainas en la planta, permitiría diferenciar si la exposición a altas temperaturas afecta diferencialmente a las vainas según su tamaño, edad o posición en la planta. Por ejemplo, en girasol, las flores ubicadas en las posiciones más jerárquicas establecen granos independientemente del nivel de radiación o del momento de sombreo que reciban; en posiciones intermedias, existe una alta sensibilidad al sombreo aplicado durante las etapas tempranas de desarrollo embrionario, mientras que en las posiciones centrales y menos jerárquicas el aborto es promovido por el sombreo aplicado en cualquier momento de su desarrollo aunque con efectos más marcados inmediatamente después de la fecundación (Cantagallo et al. 2004). La identificación de estos aspectos permitiría el diseño de genotipos más adaptados, con potencial de ser desarrollados por programas de mejoramiento.

Experimentos abocados a detectar valores umbrales de respuesta a la temperatura combinando distintos momentos, intensidades y duraciones de estrés permitirán cuantificar la sensibilidad de procesos determinantes del rendimiento como tasa y duración de la fase de fijación de vainas y la determinación del peso de granos, frente a este estrés abiótico. También, permitirían postular mecanismos que puedan ser tomados como punto de partida hacia la selección de genotipos, el diseño de prácticas de manejo y/o mejoras genéticas para futuros escenarios climáticos en investigaciones posteriores. Además, para futuras líneas de investigación que busquen abordar cuestiones más detalladas de los procesos de producción y fijación de vainas y del patrón temporal de fijación debería tenerse en cuenta la posible integración de los procesos fisiológicos evaluados con otros mecanismos a nivel celular o molecular (Wahid *et al.* 2007). Es posible que otros aspectos como la participación de reguladores del crecimiento en el proceso de dominancia o interferencia entre vainas, y/o efectos sobre la actividad enzimática estén involucrados en la respuesta del rendimiento a este tipo de estrés.

Bibliografía

- Akhter M, Sneller CH (1996) Yield and yield components of early maturing soybean genotypes in the mid-south. *Crop Science* **36**, 877-882.
- Allen Jr. LH, Bisbal EC, Boote KJ, Jones PH (1991) Soybean dry matter allocation under subambient and superambient levels of carbon dioxide. *Agronomy Journal* **83**, 875-883.
- Andrade FH, Sadras VO, Vega CRC, Echarte L (2005) Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean. Their application to crop management, modeling and breeding. *Journal of Crop Improvement* **14**, 51-101.
- 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.
- Angadi SV, Cutforth HW, Miller PR, McConkey BG, Entz MH, Brandt SA, Volkmar KM (2000) Response of three brassica species to high temperature stress during reproductive growth. *Canadian Journal of Plant Science* **80**, 693-701.
- Baker JT, Allen LH, Jr., Boote KJ, Jones P, Jones JW (1989) Response of Soybean to Air Temperature and Carbon Dioxide Concentration. *Crop Sci* **29**, 98-105.
- Bangerth F (1989) Dominance among fruits/sinks and the search for a correlative signal. *Physiology Plantarum* **76**, 608-614.
- Barnabás B, Jäger K, Feher A (2008) The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment* **31**, 11-38.
- Board J, Kang M, Harville B (1999) Path analyses of the yield formation process for late-planted soybean. *Agron. J.* **91**, 128-135.
- Board JE, Tan Q (1995) Assimilatory capacity effects on soybean yield components and pod number. *Crop Sci* **35**, 846-851.
- Bonhomme R (2000) Bases and limits to using "degree.days" units. *European Journal of Agronomy* **13**, 1-10.
- Boote K, Allen Jr. LH, V Prasad PV, Baker JT, Gesch RW, Snyder AM, Pan D, Thomas MG (2005) Elevated temperature and CO₂ impacts on pollination, reproductive growth, and yield of several globally important crops. *Journal of Agric. Meteorol.* **60**, 469-474.
- Boote KJ, Jones JW, Hoogenboom G (1998) Simulation of crop growth : CROPGRO model. In 'Agricultural systems modeling'. (Eds RM Peart and RB Curry) pp. 651-692. (M. Dekker: New York)
- Boote KJ, Pickering NB, Allen LHJ (1997) Plant modeling: Advances and gaps in our capability to predict future crop growth and yield. In 'Advances in Carbon Dioxide Effects Research'. (Eds LHJ Allen, MB Kirkham, DM Olszyk and CE Whitman) pp. 179-228. (ASA Special Publication: Madison, Wisconsin)
- Borrás L, Slafer GA, Otegui ME (2004) Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* **86**, 131-146.
- Brevedan RE, Egli DB (2003) Short Periods of Water Stress during Seed Filling, Leaf Senescence, and Yield of Soybean. *Crop Sci* **43**, 2083-2088.
- Bruening WP, Egli DB (2000) Leaf starch accumulation and seed set at phloem-isolated nodes in soybean. *Field Crops Research* **68**, 113-120.
- Calderini DF, Abeledo LG, Savin R, Slafer GA (1999) Final grain weight in wheat as affected by short periods of high temperature during pre- and post-anthesis under field conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* **26**, 453-458

- Calviño PA, Sadras VO, Andrade FH (2003) Development, growth and yield of late-sown soybean in the southern Pampas. *European Journal of Agronomy* **19**, 265-275.
- Cantagallo JE, Hall AE (2002) Seed number in sunflower as affected by light stress during the floret differentiation interval. *Field Crop Research* **74**, 173-181.
- Cantagallo JE, Hall AJ, Medan D (2004) Grain number in sunflower as affected by shading during floret growth, anthesis and grain setting. *Field Crops Research* **85**, 191-202.
- Cao Y-Y, Duan H, Yang L-N, Wang Z-Q, Liu L-J, Yang J-C (2009) Effect of High Temperature During Heading and Early Filling on Grain Yield and Physiological Characteristics in Indica Rice *Acta Agronomica Sinica* **35**, 512-521.
- Cárcova J, Otegui ME (2001) Ear Temperature and Pollination Timing Effects on Maize Kernel Set. *Crop Sci* **41**, 1809-1815.
- Cárcova J, Otegui ME (2007) Ovary Growth and Maize Kernel Set. *Crop Sci* **47**, 1104-1110.
- Cárcova J, Uribebarrea M, Borrás L, Otegui ME, Westgate ME (2000) Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in maize. *Crop Science* **40**, 1056-1061.
- Chimenti CS, Hall AJ (2001) Grain number responses to temperature during floret differentiation in sunflower. *Field Crops Research* **72**, 177-184.
- Cicchino M, Edreira JIR, Uribebarrea M, Otegui ME (2010) Heat Stress in Field-Grown Maize: Response of Physiological Determinants of Grain Yield. *Crop Sci* **50**, 1-11.
- Craufurd PQ, Prasad PVV, Summerfield RJ (2002) Dry Matter Production and Rate of Change of Harvest Index at High Temperature in Peanut. *Crop Sci* **42**, 146-151.
- Craufurd PQ, Wheeler TR (2009) Climate change and the flowering time of annual crops. *J. Exp. Bot.* **60**, 2529-2539.
- Dardanelli JL, Balzarini M, Martinez MJ, Cuniberti M, Resnik S, Ramunda SF, 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.
- Desclaux D, Roumet P (1996) Impact of drought stress on the phenology of two soybean (*Glycine max* L. Merr) cultivars. *Field Crops Research* **46**, 61-70.
- Díaz Zorita M, Duarte GA, Grove JH (2002) A review of no-till and soil Management for sustainable crop production in the subhumid and semiarid Pampas of Argentina. *Soil and tillage research* **65**, 1-18.
- Djanaguiraman M, Prasad PVV (2010) Ethylene production under high temperature stress causes premature leaf senescence in soybean. *Functional Plant Biology* **37**, 1071-1084.
- Djanaguiraman M, Prasad PVV, Al - Khatib K (2011) Ethylene perception inhibitor 1-MCP decreases oxidative damage of leaves through enhanced antioxidant defense mechanisms in soybean plants grown under high temperature stress. *Environmental and Experimental Botany* **71**, 215-223.
- Duthion C, Pigeaire A (1991) Seed lengths corresponding to the final stage in seed abortion of three grain legumes. *Crop Sci* **31**, 1579-1583.
- Egli DB (1998) 'Seed biology and the yield of grain crops.' (CAB International: Oxford)
- Egli DB (2005) Flowering, pod set and reproductive success in soya bean. *Journal of Agronomy and Crop Science* **191**, 283-291.
- Egli DB (2010) SOYPOD: A Model of Fruit Set in Soybean. *Agron J* **102**, 39-47.
- Egli DB, Bruening WP (2002a) Flowering and fruit set dynamics at phloem-isolated nodes in soybean. *Field Crops Research* **79**, 9-19.

- Egli DB, Bruening WP (2002b) Synchronous flowering and fruit set at phloem-isolated nodes in soybean. *Crop Science* **42**, 1535–1540.
- Egli DB, Bruening WP (2006a) Fruit development and reproductive survival in soybean: Position and age effects. *Field Crops Research* **98**, 195-202.
- Egli DB, Bruening WP (2006b) Temporal profiles of pod production and pod set in soybean. *European Journal of Agronomy* **24**, 11-18.
- Egli DB, Fraser J, Leggett JE, Poneleit CG (1981) Control of seed growth rate in soybeans. *Annals of Botany* **48**, 171-176.
- Egli DB, Leggett JE, Wood JM (1978) Influence of soybean seed size and position on the rate and duration of filling. *Agronomy Journal* **70**, 127-130.
- Egli DB, Ramseur EL, Zhen-Wen Y, C.H. S (1989) Source-sink alterations affect the number of cell in soybean cotyledons. *Crop Science* **29**, 732-735.
- Egli DB, Wardlaw IF (1980) Temperature response of seed growth characteristics of soybean. *Agronomy Journal* **72**, 560-564.
- Fehr WR, Caviness CE (1977) 'Stages of soybean development.' Iowa State University, 80, Ames, IO.
- Ferris R, Wheeler TR, Ellis RH, Hadley P (1999) Seed Yield after environmental stress in soybean grown under elevated CO₂. *Crop Science* **39**, 710-718.
- Gambin BL, Borrás L (2010) Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: a comparison across crop species. *Annals of Applied Biology* **156**, 91-102.
- Gambín BL, Borrás L, Otegui ME (2006) Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* **95**, 316-326.
- Gbikpi PJ, Crookston RK (1981) Effect of Flowering Date on Accumulation of Dry Matter and Protein in Soybean Seeds. *Crop Sci* **21**, 652-655.
- Gibson LR, Mullen RE (1996) Influence of day and night temperature on soybean seed yield. *Crop Science* **36**, 98-104.
- Guilioni L, Lecoœur J, Wéry J (2003) High temperature and water deficit may reduce seed number in field pea purely by decreasing plant growth rate. *Functional Plant Biology* **30**, 1151-1164.
- Hedhly A (2011) Sensitivity of flowering plant gametophytes to temperature fluctuations. *Environmental and Experimental Botany* doi: **10.1016/j.envexpbot.2011.03.016**.
- Heinemann AB, Maia A, Dourado-Neto D, Ingram KT, Hoogenboom G (2006) Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) growth and development response to CO₂ enrichment under different temperature regimes. *European Journal of Agronomy* **24**, 52-61.
- Idso SB, Jackson RD, Pinter P.J. J, Reginato RJ, Hatfield JL (1981) Normalizing the stress-degree-day parameter for environmental variability. *Agric. Meteorol.* **24**, 45-55.
- InfoStat (2009) InfoStat Version 2009 Grupo InfoStat FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina
- INTA (1987) Carta de suelos de la República Argentina. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Recursos Renovables de la Nación. Hoja 3163-32- Oncativo.
- Jandel S (1994) Table Curve V.2D. Jandel Scientific, Corte Madera, CA.
- Jiang H, Egli DB (1995) Soybean seed number and crop growth rate during flowering. *Agronomy Journal* **87**, 264-267.
- Kadhém FA, Specht JE, Williams JH (1985) Soybean irrigation serially timed during stages R1 to R6. II. Yield componentes responses. *Agron J* **77**, 299-304.
- Kantolic AG, Slafer GA (2001) Photoperiod sensitivity after flowering and seed number determination in indeterminate soybean cultivars. *Field Crops Research* **72**, 109-118.

- Kantolic AG, Slafer GA (2005) Reproductive development and yield components in indeterminate soybean as affected by post-flowering photoperiod. *Field Crops Research* **93**, 212-222.
- Kantolic AG, Slafer GA (2007) Development and Seed Number in Indeterminate Soybean as Affected by Timing and Duration of Exposure to Long Photoperiods after Flowering. *Ann Bot* **99**, 925-933.
- Kutcher HR, Warland JS, Brandt SA (2010) Temperature and precipitation effects on canola yields in Saskatchewan, Canada *Agricultural and Forest Meteorology* **150**, 161-165.
- Liu F, Andersen MN, Jensen CR (2003) Loss of pod set caused by drought stress is associated with water status and ABA content of reproductive structures in soybean. *Functional Plant Biology* **30**, 271-280.
- Liu F, Jensen CR, Andersen MN (2004) Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development: its implication in altering pod set. *Field Crops Research* **86**, 1-13.
- Loomis RS, Connor DJ (1996) 'Crop Ecology. Productivity and Management in Agricultural Systems.' (Cambridge University Press: Cambridge, England)
- Mohapatra PK, Panigrahi R, Turner NC (2011) Physiology of Spikelet Development on the Rice Panicle: Is Manipulation of Apical Dominance Crucial for Grain Yield Improvement? . *Advances in Agronomy* **110**, 333-359.
- Monteith JL (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.* **9**, 747-766.
- Munier-Jolain N, Ney B (1998) Seed growth rate in grain legumes II. Seed growth rate depends on cotyledon cell number. *J. Exp. Bot.* %R 10.1093/jexbot/49.329.1971 **49**, 1971-1976.
- Munier-Jolain N, Ney B, Duthion C (1994) Reproductive Development of an Indeterminate Soybean as Affected by Morphological Position. *Crop Sci* **34**, 1009-1013.
- Nagel L, Brewster R, Edell WER, Reese RN (2001) Cytokinin regulation of flower and pod set in soybeans (*Glycine max* (l.) Merr.). *Annals of Botany* **88**, 27-31.
- Pádua GPd, Carvalho MLMD, França-Neto JDB, Guerreiro MC, Guimarães RM (2009) Response of soybean genotypes to the expression of green seed under temperature and water stresses. *Revista Brasileira de Sementes* **31**, 140-149.
- Pan D (1996) Soybean responses to elevated temperature and CO₂. In 'PhD dissertation'. University of Florida, Gainesville p. 224
- Passarella VS, Savin R, Slafer GA (2002) Grain weight and malting quality in barley as affected by brief periods of increased spike temperature under field conditions. *Australian Journal of Agricultural Research* **53**, 1219-1227.
- Peterson CM, Mosjidis CO, Dute RR, Westgate ME (1992) A flower and pod staging system for soybean. *Annals of Botany*.
- Prasad PVV, Boote KJ, Allen LH (2006a) Adverse high temperature effects on pollen viability, seed-set, seed yield and harvest index of grain-sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] are more severe at elevated carbon dioxide due to higher tissue temperatures. *Agricultural and Forest Meteorology* **139**, 237-251.
- Prasad PVV, Boote KJ, Allen LH, Sheehy JE, Thomas JMG (2006b) Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crop Research* **95**, 398-411.
- Prasad PVV, Boote KJ, Allen LH, Thomas JMG (2002) Effects of elevated temperature and carbon dioxide on seed-set and yield of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.) *Global Change Biology* **8**, 710-721.

- Prasad PVV, Craufurd PQ, Kakani VG, Wheeler TR, Boote KJ (2001) Influence of high temperature during pre- and post-anthesis stages of floral development on fruit-set and pollen germination in peanut
Functional Plant Biology **28**, 233-240.
- Prasad PVV, Craufurd PQ, Summerfield RJ, Wheeler TR (2000) Effects of short episodes of heat stress on flower production and fruit-set of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *J. Exp. Bot.* **51**, 777-784.
- Prasad PVV, Staggenborg SA (2008) Impacts of Drought and/or Heat Stress on Physiological, Developmental, Growth, and Yield Processes of Crop Plants. In 'Response of crops to limited water: Understanding and modeling water stress effects on plant growth processes'. (Ed. Z Ristic) pp. 301-355. (Advances in Agricultural Systems Modeling: Madison)
- Reynolds MP, Hays D, Chapman SC (2010) Breeding for adaptation to heat and drought stress. In 'Climate Change & Crop Production'. (Ed. MP Reynolds). (CAB International: Oxfordshire, U.K.)
- Reynolds MP, Nagarajan S, Razzaque MA, Ageeb OAA (2001) Heat Tolerance. In 'Application of Physiology in Wheat Breeding'. (Eds MP Reynolds, JI Ortiz-Monasterio and A McNab) pp. 124-135. (CIMMYT: Mexico, D.F.)
- Reynolds MP, Pierre CS, Saad ASI, Vargas M, Condon AG (2007) Evaluating Potential Genetic Gains in Wheat Associated with Stress-Adaptive Trait Expression in Elite Genetic Resources under Drought and Heat Stress. *Crop Sci* **47**, S-172-189.
- Rondanini D, Hall AJ, Mantese A, Savin R (2006) Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night high temperature regimes during grain filling: Effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. *Field Crops Research* **96**, 48-62.
- Rondanini D, Hall AJ, Savin R (2003) Dynamics of fruit growth and oil quality of sunflower (*Helianthus annuus* L.) exposed to brief intervals of high temperature during grain filling. *Field Crops Research* **83**, 79-90.
- Rotundo JL, Borrás L, Westgate ME, Orfc JH (2009) Relationship between assimilate supply per seed during seed filling and soybean seed composition
Field Crop Research **112**, 90-96.
- Sadras VO (2007) Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research* **100**, 125-138.
- Sagpya. 2004a. Indicadores del sector sojero 2003/2004 [Online] <http://www.sagpya.mecon.gov.ar/new/00/nuevositio/agricultura/cultivos/granos/soja.php> (verified Noviembre 2009).
- Sagpya. 2004b. Soja - Informe general [Online] <http://www.sagpya.mecon.gov.ar/new/00/agricultura/otros/estimaciones/soja/infsoja.php> (verified Noviembre 2009).
- Savin R, Stone PJ, Nicolas ME, Wardlaw IF (1997) Grain growth and malting quality of barley. 1. Effects of heat stress and moderately high temperature. *Australian Journal of Agriculture Research* **48**, 615-624.
- Sinclair TR, Horie T (1989) Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Sci.* **29**, 90-98.
- Sinclair TR, Muchow RC (1999) Radiation use efficiency. *Adv. Agron.* **65**, 215-265.
- Spaeth SC, Randall HC, Sinclair TR, Vendeland JS (1984) Stability of soybean harvest index. *Agronomy Journal* **76**, 482-486.
- Spaeth SC, Sinclair TR (1983) Soybean seed growth. I. Timing of growth of individual seeds *Agronomy Journal* **76**, 123-127.

- Stone PJ (1999) 'The effects of heat stress on cereal yield and quality. . In Crop responses and adaptations to temperature stress. A. Basra (ed.), Food Products Press, NY.'
- Thomas JF, Raper CDJ (1978) Effect of day and night temperature during floral induction on morphology of soybeans *Agronomy Journal* **70**, 893-898.
- Vega CRC, Andrade FH, Sadras VO (2001) Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research* **72**, 163-175.
- Vega CRC, Andrade FH, Sadras VO, Uhart SA, Valentinuz OR (2001b) Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower and maize. *Crop Science* **41**, 748-754.
- Vega CRC, Sadras VO, Andrade FH, Uhart SA (2000) Reproductive allometry in Soybean, Maize and Sunflower. *Annals of Botany* **85**, 461-468.
- Vu JCV, Allen LHJ, Boote KJ, Bowes G (1997) Effects of elevated CO₂ and temperature and photosynthesis on Rubisco in rice and soybean. *Plant, Cell and Environment* **20**, 68-76.
- Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR (2007) Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany* **61**, 199-223.
- Wardlaw I, Wrigley C (1994) Heat tolerance in temperate cereals: an overview. *Australian Journal of Plant Physiology* **21** (6), 695-703
- Wardlaw IF, Blumenthal C, Larroque O, Wrigley CW (2002) Contrasting effects of chronic heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. *Functional Plant Biology* **29**, 25-34.
- Westgate ME, Peterson CM (1993) Flower and pod development in water-deficient soybeans (*Glycine max* L. Merr.). *J. Exp. Bot.* **44**, 109-117.
- Wheeler TR, Chatzialioglou A, Craufurd PQ, Ellis RH, Summerfield RJ (1997) Dry Matter Partitioning in Groundnut Exposed to High Temperature Stress. *Crop Sci* **37**, 1507-1513.
- Wubs AM, Ma Y, Heuvelink E, Marcelis LFM (2009) Genetic differences in fruit-set patterns are determined by differences in fruit sink strength and a source : sink threshold for fruit set. *Ann Bot* **104**, 957-964.