UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

EVALUACIÓN DE DIFERENTES TRAITS ASOCIADOS A LA TOLERANCIA A
LA SEQUÍA EN LA DISCRIMINACIÓN DE CULTIVARES DE SOJA DENTRO
DE LOS PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO

por

Juan Marco PARENTELLI NEME

Romina Andrea ROSTÁN CARRASQUERA

Giuliana María VERA SIRI

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo

MONTEVIDEO
URUGUAY
2019

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. (MSc.) Álvaro Otero

Ing. Agr. (MSc.) Sergio Ceretta

Ing. Agr. (PhD.) Omar Borsani

Fecha: 02 de agosto de 2019

Autores:

Juan Marco Parentelli Neme

Romina Andrea Rostán Carrasquera

Giuliana María Vera Siri

AGRADECIMIENTOS

Agradecer a mi familia, especialmente a mis padres y mi novia por el apoyo incondicional en todos estos años de carrera, a mis amigos y compañeras de tesis Giuliana y Romina por el lindo grupo de trabajo y humano que formamos.

Juan

A toda mi familia, especialmente a mis padres y hermanos, por el apoyo incondicional durante toda la carrera. Además agradecer a mis compañeros de facultad y a mis compañeros de tesis Juan y Giuliana, por los momentos compartidos durante este tiempo.

Romina

A toda la gente que me acompañó durante toda la carrera, especialmente a mi familia por su apoyo incondicional. Les agradezco también a mis compañeros de tesis Romina y Juan por los momentos compartidos y a los de facultad.

Giuliana

Agradecer muy especialmente a nuestro tutor Ing. Agr. (MSc.) Álvaro Otero por su constante orientación y compromiso a lo largo de todo el trabajo.

Al Ing. Agr. (PhD.) Omar Borsani por su colaboración como tutor como parte de facultad.

Además agradecer a todo el personal de INIA “La Estanzuela”, especialmente al Ing. Agr. (MSc.) Sergio Ceretta, por brindarnos su colaboración en todo el período experimental.

Al personal de Biblioteca Facultad de Agronomía, en especial a la Lic. Sully Toledo.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VIII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	2
2.1 CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DEL CULTIVO DE SOJA.....	2
2.1.1 <u>Estados de desarrollo del cultivo</u>	2
2.1.1.1 Etapa vegetativa.....	2
2.1.1.2 Etapa reproductiva.....	2
2.1.2 <u>Crecimiento del cultivo</u>	3
2.1.3 <u>Factores que afectan el crecimiento y desarrollo del cultivo</u>	5
2.1.3.1 Temperatura.....	5
2.1.3.2 Fotoperíodo.....	6
2.1.3.3 Respuesta conjunta a la temperatura y al fotoperíodo.....	6
2.1.3.4 Agua.....	7
2.1.3.5 Radiación solar.....	8
2.1.3.6 Nutrientes.....	8
2.2 CARACTERÍSTICAS GENÉTICAS DEL CULTIVO DE SOJA.....	10
2.3 DÉFICIT HÍDRICO Y TOLERANCIA A LA SEQUÍA.....	10
2.3.1 <u>Estrategias frente al estrés hídrico y tolerancia a la sequía</u>	12
2.3.2 <u>Déficit hídrico en el cultivo de soja</u>	14

2.3.3 <u>Algunos caracteres fisiológicos relacionados a la tolerancia a la sequía</u>	14
2.3.3.1 Evolución de la cobertura vegetal	14
2.3.3.2 Índice de área foliar	15
2.3.3.3 Conductancia estomática de la hoja	16
2.3.3.4 Potencial osmótico	18
2.3.3.5 Reflectancia	19
2.4 COMPONENTES DEL RENDIMIENTO DE LA SOJA	23
2.4.1 <u>Número de granos</u>	25
2.4.2 <u>Número de vainas y granos</u>	25
2.4.3 <u>Peso de granos</u>	26
2.5 HIPÓTESIS	28
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	29
3.1 LOCALIZACIÓN Y PERÍODO EXPERIMENTAL	29
3.2 MANEJO DEL CULTIVO DE SOJA	29
3.3 EXPERIMENTOS	31
3.3.1 <u>Diseño del experimento</u>	31
3.3.2 <u>Tratamientos</u>	31
3.3.3 <u>Diseño y manejo del ambiente bajo riego</u>	32
3.3.4 <u>Evaluaciones</u>	34
3.3.4.1 Contenido de agua en el suelo	34
3.3.4.2 Fenología	34
3.3.4.3 Evolución de la cobertura verde del cultivo	34
3.3.4.4 Índice de área foliar	34
3.3.4.5 Conductancia estomática	35
3.3.4.6 Potencial osmótico en turgencia	35
3.3.4.7 Reflectancia de la canopia	36

3.3.4.8 Cosecha y componentes del rendimiento	37
3.3.5 <u>Análisis estadístico</u>	38
4. <u>RESULTADOS</u>	39
4.1 CONTENIDO DE AGUA EN EL SUELO.....	39
4.2 CONDICIONES DE TEMPERATURA Y DÉFICIT DE PRESIÓN DE VAPOR (DPV) DEL AIRE.....	40
4.3 CARACTERES FISIOLÓGICOS EVALUADOS.....	40
4.3.1 <u>Evolución de la fenología del cultivo</u>	40
4.3.2 <u>Evolución de la cobertura vegetal</u>	43
4.3.3 <u>Índice de área foliar</u>	45
4.3.4 <u>Conductancia estomática de la hoja</u>	48
4.3.5 <u>Potencial osmótico de las hojas en saturación</u>	53
4.3.6 <u>Reflectancia de la canopia</u>	56
4.3.6.1 Análisis del espectro radiométrico global.....	56
4.3.6.2 Análisis de los índices de vegetación	58
4.3.7 <u>Rendimiento de grano y componentes del rendimiento</u>	67
5. <u>DISCUSIÓN</u>	72
5.1 CARACTERIZACIÓN DE LOS AMBIENTES.....	72
5.2 CARACTERES FISIOLÓGICOS.....	73
5.2.1 <u>Evolución de la fenología del cultivo</u>	73
5.2.2 <u>Evolución de la cobertura del cultivo</u>	74
5.2.3 <u>Índice de área foliar</u>	74
5.2.4 <u>Conductancia estomática (gs)</u>	75
5.2.5 <u>Potencial osmótico</u>	77
5.2.6 <u>Reflectancia de la canopia</u>	78
5.2.7 <u>Rendimiento de grano y sus componentes</u>	80

6. <u>CONCLUSIONES</u>	83
7. <u>RESUMEN</u>	84
8. <u>SUMMARY</u>	85
9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	86

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Caracterización hídrica del suelo brunosol éutrico típico de INIA “La Estanzuela”	29
2. Fertilización y control de malezas previas a la siembra del cultivo	30
3. Aplicaciones de agroquímicos durante la etapa del cultivo.....	31
4. Cantidad de agua de riego aplicada en el cultivo de soja 2017-2018.....	33
5. Precipitación acumulada y temperatura media diaria por década en el ciclo del cultivo de soja	33
6. Mediciones de conductancia estomática según fecha y momento del día.....	35
7. Índices de vegetación evaluados	37
8. Duración de los estadios fenológicos del cultivo de soja bajo secano	43
9. Conductancia estomática de las hojas ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para riego y secano para el 11 de enero de 2018 (estadio V7)	49
10. Conductancia estomática de las hojas ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para riego y secano para el 1 de febrero de 2018 (estadio R1)	50
11. Conductancia estomática de las hojas ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para riego y secano para el 14 de febrero de 2018 (estadio R3)	51
12. Conductancia estomática de las hojas ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para riego y secano para el 7 de marzo de 2018 (estadio R5).....	52
13. Potencial osmótico de la hoja en saturación (MPa) para los diferentes cultivares en riego y en secano, en tres estadios fenológicos: R1 (31 de enero), R3 (15 de febrero) y R5 (8 de marzo).....	54
14. Índice de vegetación de la canopia en riego y secano, 11 de enero de 2018 (V7)	61
15. Índice de vegetación de la canopia en riego y secano, 30 de enero de 2018 (R1)	62

16. Índice de vegetación de la canopia en riego y seco, 13 de febrero de 2018 (R3).....	63
17. Índice de vegetación de la canopia en riego y seco, 6 de marzo de 2018 (R5)	64
18. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre los índices de vegetación (reflectancia) y el rendimiento final en la cosecha	65
19. Rendimiento y componentes del rendimiento para cada cultivar en riego y seco.....	68

Figura No.

1. Esquema resumen de estrategias frente al estrés hídrico	13
2. Comportamiento estomático en diferentes condiciones ambientales	18
3. Procesos de dispersión, absorción y transmisión de la radiación	20
4. Firmas espectrales de los diferentes objetos de la superficie	21
5. Curva estándar de la reflectancia de la vegetación	22
6. Componentes numéricos del rendimiento en el cultivo de soja.....	24
7. Evolución del contenido de agua en el suelo (mm) a la profundidad radicular según días a la siembra medido con sensores 10HS.....	39
8. Temperatura del aire y déficit de presión de vapor (DPV) para los cuatro estadios evaluados: V7 (11 de enero), R1 (1 de febrero), R3 (14 de febrero) y R5 (8 de marzo)	40
9. Duración de los estadios fenológicos de los cultivares de soja en el ambiente de seco.....	41
10. Duración de los estadios fenológicos de los cultivares de soja en el ambiente bajo riego	42
11. Evolución de la cobertura verde promedio (%) bajo el ambiente de seco para los diferentes cultivares de soja	44
12. Evolución de la cobertura verde promedio (%) bajo el ambiente de riego para los diferentes cultivares de soja	44

13. Evolución de la cobertura verde promedio (%) para los ambientes bajo riego y seco	45
14. Evolución del índice de área foliar (IAF) en seco para los diferentes cultivares de soja	46
15. Evolución del índice de área foliar (IAF) en riego para los diferentes cultivares de soja	47
16. Evolución del índice de área foliar promedio para los ambientes de riego y seco	48
17. Rendimiento cosechado en función de la relación de gs mañana/gs tarde para riego (azul) y seco (rojo) en el estadio R1 (1 de febrero), R3 (14 de febrero), R5 (7 de marzo), promedio por cultivar	53
18. Rendimiento en función de potencial osmótico de la hoja en saturación (MPa) para los diferentes cultivares en riego y en seco, en dos estadios fenológicos: R3 y R5	55
19. Análisis espectral con el p-valor de cada longitud de onda para cada cultivar en el ambiente de seco estudiando las cuatro fechas: 11 de enero (A), 30 de enero (B), 13 de febrero (C) y 6 de marzo (D)	57
20. Análisis espectral con el p-valor de cada longitud de onda para cada cultivar en el ambiente de riego estudiando las cuatro fechas: 11 de enero (A), 30 de enero (B), 13 de febrero (C) y 6 de marzo (D)	58
21. Relación entre el índice PRI (en R3) y rendimiento final	66
22. Rendimiento de grano de los cultivares para riego y seco	67
23. Relación entre rendimiento y número de granos (A), número de vainas (B) y peso de mil granos (C); relación entre número de vainas y granos (D), para riego (azul) y seco (rojo), promedio por cultivar	69
24. Peso de mil granos en función de número de granos por metro lineal para ambos experimentos, promedio por cultivar	70
25. Número de vainas en función de número de granos por vaina para riego y seco, todos los cultivares, todas las parcelas	71

1. INTRODUCCIÓN

El cultivo de soja en Uruguay ha tenido una gran expansión a partir de la zafra 2001/2002, pasando a ser el principal rubro agrícola. El área cultivada pasó de aproximadamente 10.000 hectáreas en la siembra del año 2001 a 1,33 millones de hectáreas en el año 2014 (MGAP. DIEA, 2018). Algunas de las causas que llevaron a este desarrollo fueron, entre otros, los altos precios internacionales, la implementación de la siembra directa y de la semilla transgénica resistente al glifosato. Este cultivo se ha convertido en uno de los negocios más rentables dentro de la agricultura en los meses estivales, aunque en los últimos años hubo una disminución en el área sembrada, lo cual puede deberse en parte a la bajada en los precios.

Durante el año agrícola 2017/18, la superficie total sembrada con cultivos de verano con destino a grano seco fue de 1,2 millones de hectáreas. El cultivo de soja, con 1,1 millones de hectáreas aportó el 92% del área. El rendimiento medio de soja a nivel nacional fue estimado en 1.214 kg.ha⁻¹ y en condiciones bajo riego se estimó en 2.829 kg.ha⁻¹, un 137% superior al rendimiento de secano. Esta variación en los rendimientos se explica por el déficit hídrico que afectó a los cultivos de verano en la zafra 2017/2018 (MGAP. DIEA, 2018).

La soja en Uruguay se siembra básicamente bajo condiciones de secano, solo un 0,8 % del área se realiza bajo riego (MGAP. DIEA, 2017), lo que somete a la misma a depender de las características climáticas, en especial las precipitaciones. En estas condiciones, la baja capacidad de almacenamiento de agua disponible de los suelos en relación al consumo del cultivo; las elevadas demandas atmosféricas durante los meses de verano, donde se determina mayoritariamente el rendimiento; la variabilidad en volumen, intensidad y distribución de las precipitaciones (principal fuente de recarga hídrica de los suelos) afectan el potencial y la variabilidad de los rendimientos.

El objetivo de este trabajo es la búsqueda e identificación de caracteres fisiológicos evaluados en el campo (traits), que permitan la discriminación y pronóstico del comportamiento productivo entre cultivares de alto rendimiento de soja, como herramienta de toma de decisiones en la selección dentro del programa de mejoramiento de soja, con especial énfasis en la tolerancia a la sequía.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DEL CULTIVO DE SOJA

2.1.1 Estados de desarrollo del cultivo

La escala desarrollada por Fehr y Caviness (1977), es la escala más utilizada para la descripción de los estadios fenológicos externos del cultivo de soja, que está compuesta por dos partes, una utilizada para los estadios vegetativos y la otra, para los reproductivos.

2.1.1.1 Etapa vegetativa

La etapa vegetativa comienza en la emergencia y termina cuando la primera flor se visualiza en la planta. El primer estadio se identifica como VE, que corresponde a la emergencia de la plántula, donde los cotiledones se encuentran por encima de la superficie del suelo. A partir de aquí el resto de los estados vegetativos se los identifican por el número de nudos. V1 (1^{er}. nudo) se considera cuando el par de hojas opuestas unifoliadas están totalmente expandidas, y V2 (2^{do}. nudo) corresponde a la primera hoja trifoliada totalmente expandida (Fehr y Caviness, 1977).

En el estadio V3 se aprecian tres nudos en el tallo principal con hojas completamente desarrolladas comenzando por el nudo unifoliado. Luego se siguen contabilizando los nudos (Vn), donde n corresponde al número de nudos en el tallo principal con hojas completamente desarrolladas comenzando por el nudo unifoliado (Fehr y Caviness, 1977).

2.1.1.2 Etapa reproductiva

El primer estadio reproductivo, correspondiente al inicio de floración se denomina R1 y presenta una flor abierta en cualquier nudo del tallo principal. Luego en R2 (plena floración) se observa una flor abierta en uno de los nudos superiores del tallo principal con hojas totalmente desplegadas. El siguiente estadio, R3 (inicio de formación de vainas), corresponde a una vaina en uno de los cuatro nudos superiores del tallo principal que mide 5 mm de largo y presenta hojas totalmente desplegadas (Fehr y Caviness, 1977).

En cuanto al estadio R4, las vainas están completamente desarrolladas, una vaina de mayor tamaño (2 cm) se encuentra en uno de los 4 nudos superiores del tallo principal con hojas totalmente desplegadas (Fehr y Caviness, 1977). En esta etapa comienza el período crítico de determinación del rendimiento y se extiende hasta R6 (Giménez, 2014). En R5, correspondiente al inicio de formación de semillas, éstas presentan un largo

aproximado de 3 mm, estando ubicadas en una vaina en uno de los 4 nudos superiores del tallo principal (Fehr y Caviness, 1977).

Con respecto a R6 (semilla completamente desarrollada), una vaina en cualquiera de los cuatro nudos superiores del tallo principal contiene una semilla verde que llena la cavidad de dicha vaina, con hojas totalmente desplegadas. En R7 (inicio de maduración), una vaina en cualquier nudo del tallo principal ha alcanzado su color de madurez. Por último en R8 (maduración completa), el 95 % de las vainas de la planta han alcanzado el color de madurez. Se necesita luego de R8 baja humedad relativa ambiente para que las semillas reduzcan su humedad a menos del 15 % (Fehr y Caviness, 1977).

2.1.2 Crecimiento del cultivo

La soja es una especie C3, con menor eficiencia de uso de la radiación (EUR) que las plantas C4 (por ej. maíz), de modo tal que las hojas alcanzan un nivel de saturación de luz, a menores valores que las hojas de las plantas C4. El crecimiento de la plántula comienza con la germinación de la semilla, diferenciándose en el embrión al menos tres hojas, las dos unifoliadas y la primera trifoliada con sus respectivas yemas. Durante la germinación-emergencia la diferenciación de hojas ocurre en el meristema apical. Luego de la emergencia, el crecimiento continúa en el ápice del tallo principal, hasta que el meristema apical cambia al estado reproductivo. A partir de los meristemas axilares también se diferencian nuevas estructuras vegetativas, por lo tanto, en muy poco tiempo el número de hojas potenciales diferenciadas es muy elevado (Toledo, s.f.).

En cuanto a la diferenciación floral, la transición interna del estado vegetativo al reproductivo incluye dos eventos importantes: a) la iniciación floral (en un meristema axilar) y b) la transformación del ápice. Dentro del tallo principal, la diferenciación comienza en un nudo ubicado en una posición intermedia y progresa hacia yemas axilares de nudos superiores e inferiores. En relación a la acumulación de materia seca en la planta, se puede dividir en tres momentos: una etapa de crecimiento vegetativo lento hasta R1, donde predomina el desarrollo del área foliar, otra etapa de crecimiento lineal acelerado hasta R5, que corresponde a la formación de hojas, tallos, flores y vainas, y por último, a partir de R5 el crecimiento vegetativo disminuye, continuando con un crecimiento reproductivo lineal que culmina en R7 (Toledo, s.f.).

El término que describe con más precisión el crecimiento de un cultivo es la acumulación de materia seca por unidad de superficie y por unidad de tiempo, o sea, la tasa de crecimiento del cultivo (TCC). La misma es usualmente expresada en $\text{g.m}^{-2}\text{suelo.día}^{-1}$. Está estrechamente relacionada a la

intercepción de radiación solar y es dependiente del índice de área foliar (IAF) del cultivo (Gardner et al., 1985). La TCC aumenta a medida que aumenta el IAF hasta que alcanza un valor crítico capaz de interceptar el 95% de la radiación solar incidente (IAF crítico) y se encuentra entre 3,1 y 4,5. Si el cultivo no logra alcanzar el IAF crítico, la primera consecuencia es su menor eficiencia en la captación de la radiación y esto lleva a una menor TCC, por lo tanto el rendimiento disminuye (Toledo, s.f.).

Debido a que las hojas son el principal órgano fotosintético de la planta, a veces es conveniente expresar el crecimiento por unidad de superficie foliar. La tasa de acumulación de materia seca por unidad de área foliar, por unidad de tiempo es llamada tasa de asimilación neta (TAN) y es usualmente expresada en g.m^{-2} (área foliar) día^{-1} . La TAN es una medida de la eficiencia fotosintética promedio de las hojas del cultivo y a medida que el cultivo crece y el IAF se incrementa, más hojas comienzan a sombreadarse, causando una disminución de la TAN. En canopeos con un alto IAF, las hojas jóvenes en la parte superior absorben la mayor proporción de radiación, teniendo una alta tasa de asimilación de CO_2 , y translocando gran cantidad de asimilados hacia otras partes de la planta. En contraste, las hojas viejas en la parte inferior del canopeo, que están sombreadas, tienen una baja tasa de asimilación de CO_2 y aportan pocos asimilados hacia otras partes. Asimismo, la tasa de asimilación neta es una medida promedio de la tasa de intercambio neto de CO_2 por unidad de área foliar del canopeo de los cultivos (Gardner et al., 1985).

Por otro lado, un aspecto importante del ciclo del cultivo de soja es que el período de aparición de hojas está parcialmente superpuesto con las fases de floración y fructificación. El grado de superposición entre fases vegetativas y reproductivas está, parcialmente, asociado con el hábito de crecimiento (Bernard, citado por Kantolic, 2008).

Según Fassio et al. (2017), el cultivo de soja puede presentar tres tipos de hábitos de crecimiento. En primer lugar, el indeterminado, donde los cultivares con este tipo de crecimiento luego de la floración tienen una mayor superposición entre los crecimientos vegetativo y reproductivo, lo que determina que la planta siga creciendo en altura. En segundo lugar, en el tipo determinado, los cultivares detienen la formación de nudos en el tallo principal, por lo que su crecimiento en altura cesa poco tiempo después de iniciada la floración. Por último, los semi-determinados también siguen creciendo vegetativamente, pero no en el tallo principal sino en las ramas, lo cual se denomina ramificación y es la razón de que a igual grupo de madurez (GM), los cultivares indeterminados sean generalmente más altos que los cultivares determinados.

Si bien existen diferencias en el momento en que cesa la aparición de hojas en el tallo principal, en todos los genotipos es considerable una superposición entre estados reproductivos y la aparición de hojas, ya que la producción de nudos y hojas en las ramas es máxima entre R1 y R5 en todos los hábitos de crecimiento (Board y Settimi, Egli et al., citados por Kantolic, 2008). La superposición entre fases y su magnitud, así como las diferencias entre hábitos de crecimiento, dependen de las condiciones ambientales. Los fotoperíodos cortos y la ocurrencia de condiciones ambientales adversas reducen tanto el número de nudos que aparecen en el tallo principal en cultivares indeterminados (Bernard, Caffaro y Nakayama, citados por Kantolic, 2008) como el crecimiento y el número de nudos de las ramas (Settimi y Board, Kantolic et al., Frederick et al., citados por Kantolic, 2008).

2.1.3 Factores que afectan el crecimiento y desarrollo del cultivo

2.1.3.1 Temperatura

La soja se adapta mejor en las regiones donde las temperaturas oscilan entre 20 y 30°C, siendo la óptima para su desempeño entorno a 30°C. Regiones con temperaturas menores o iguales a 10°C son inadecuadas para el cultivo porque presenta escaso o nulo crecimiento. Por otro lado, temperaturas por encima de 40°C tienen un efecto adverso en la tasa de crecimiento, provocando daños en la floración y disminuyendo la capacidad de retención de vainas. Esos problemas se acentúan cuando ocurren déficits hídricos. Se recomienda que la siembra del cultivo no sea realizada cuando el suelo este por debajo de 20°C porque la germinación y la emergencia de la planta se verán comprometidas. Una banda de temperatura del suelo adecuada para la siembra varía entre 20 y 30°C siendo 25°C la ideal para una emergencia rápida y uniforme (Farias et al., 2007).

La floración de soja solamente es inducida cuando ocurren temperaturas por encima de 13°C. Asimismo, el cultivo florece antes de tiempo cuando las mismas son altas, lo que puede traer como consecuencia una disminución en la altura de la planta. Este problema puede ser agravado si para el mismo tiempo ocurre una insuficiencia hídrica y/o fotoperiódica durante la fase de crecimiento. Las diferencias de fecha de floración, entre años, presentado por un cultivar sembrado en una misma época, son debidas a variaciones de temperatura (Farias et al., 2007). Según estos autores, la maduración puede ser acelerada por la ocurrencia de altas temperaturas y cuando se asocian a períodos de alta humedad contribuye a disminuir la calidad de las semillas. La temperatura determina la longitud de cada una de las etapas (habitualmente medida en días). La relación entre la duración de cada etapa fenológica y la temperatura no es lineal, por ello se prefiere caracterizar la

longitud de una etapa a través de su inversa. Esta función inversa de la duración se llama tasa de desarrollo y su unidad es grados días (Toledo, s.f.).

2.1.3.2 Fotoperíodo

La adaptación de diferentes cultivares a determinadas regiones depende, además de las exigencias hídricas y térmicas, de sus exigencias fotoperiódicas. La sensibilidad al fotoperíodo es una característica variable entre cultivares, es decir, cada cultivar posee su fotoperíodo crítico, por encima del cual la floración se ve atrasada. Por esta razón, la soja es considerada una planta de día corto (Farias et al., 2007). Durante la mayor parte del ciclo la soja es sensible al fotoperíodo. Sin embargo, hay una etapa inicial denominada fase juvenil en la que la mayoría de los genotipos presentan insensibilidad. La duración de la fase juvenil varía, según el genotipo, entre 8 y 33 días con temperaturas óptimas (Shanmugasundaram y Tsou, Board y Settimi, Ellis et al., Collison et al., citados por Kantolic, 2008).

Existen a nivel mundial genotipos con un rango muy amplio de sensibilidad fotoperiódica: los que son insensibles, los que tienen valores críticos altos adaptados a mayores latitudes, y que florecen con fotoperíodos muy largos, y por último los que están adaptados a bajas latitudes, que florecen con fotoperíodos más cortos y que poseen alta sensibilidad (Toledo, s.f.). A su vez, se ha encontrado variabilidad en la sensibilidad fotoperiódica post-floración de genotipos comerciales de soja dentro de un mismo grupo de madurez (Kantolic y Slafer, 2001). El rol principal del fotoperíodo es el de inducir la floración en plantas de día corto, lo que significa que al acortarse la duración de los días (menos horas de luz), aumenta la velocidad de desarrollo y se adelanta el inicio de la floración. El momento de ocurrencia de la misma va a depender de un valor crítico que posee cada cultivar, y por debajo de dicho umbral, la etapa emergencia-floración no modifica su longitud por efecto del fotoperíodo (Toledo, s.f.).

Durante el período de llenado de granos, la exposición a fotoperíodos largos hace incrementar la duración de la fase “lag”, previa al crecimiento activo de la semilla (Zheng et al., Kantolic, citados por Kantolic, 2008), disminuye la tasa de crecimiento de la misma (Thomas y Raper, Morandi et al., Giménez et al., Zheng et al., citados por Kantolic, 2008), reduce la tasa de translocación de nitrógeno desde las hojas hacia las semillas (Raper y Kramer, citados por Kantolic, 2008) y baja la senescencia foliar (Han et al., citados por Kantolic, 2008).

2.1.3.3 Respuesta conjunta a la temperatura y al fotoperíodo

En el cultivo de soja la regulación de la duración de las diferentes fases

de desarrollo está influenciada simultáneamente por la temperatura y por el fotoperíodo; por lo tanto, la fenología del cultivo depende, finalmente, de la respuesta genotípica a ambos factores (Kantolic, 2008). La respuesta al fotoperíodo cambia según la temperatura, y esta afecta significativamente a aquellos grupos de madurez (GM) de menor sensibilidad al fotoperíodo (Toledo, s.f.). Los cultivares de GM corto son más dependientes de la temperatura que del fotoperíodo, debido a su baja sensibilidad a este factor (Sinclair et al., citados por Kantolic, 2008) y sin embargo, la tasa de desarrollo luego de R5 resulta más afectada por el fotoperíodo que por los cambios en la temperatura (Grimm et al., citados por Kantolic, 2008).

La temperatura y el fotoperíodo tienen una dinámica estacional, y es posible que se den fuertes cambios en el desarrollo según época de siembra y localidad, dado que el cultivo presenta una respuesta cuantitativa y continua a ambos factores. Como en fechas muy tempranas la floración ocurre bajo condiciones de fotoperíodo relativamente largo, la duración de las fases posteriores a la floración es más larga con relación a fechas más tardías (Kantolic, 2008).

Existen interacciones entre temperatura y fotoperíodo sobre la producción de primordios florales, la partición y el crecimiento de las semillas (Rapery Thomas, Raper y Kramer, citados por Kantolic, 2008). Además, Cober et al., citados por Kantolic (2008), han estimado que el grado de disminución en la sensibilidad fotoperiódica frente a temperaturas bajas, depende del rango térmico y de la constitución genética. Debido a esta interacción es que, bajo condiciones de día largo, variedades muy sensibles al fotoperíodo pueden llegar a florecer más temprano bajo temperaturas frescas que bajo temperaturas cálidas.

2.1.3.4 Agua

El agua constituye aproximadamente el 90% del peso de la planta actuando en, prácticamente, todos los procesos fisiológicos y bioquímicos. Desempeña la función de solvente, a través de la cual gases, minerales y otros solutos entran a las células y se mueven a través de la planta. Tiene además un papel importante en la regulación térmica del cultivo, actuando tanto en el enfriamiento como en el mantenimiento y la distribución de calor (Farias et al., 2007). La disponibilidad de agua es importante principalmente en dos períodos de desarrollo de la soja: germinación-emergencia y floración-llenado de grano. Durante el primer período tanto un exceso como una falta de agua es perjudicial para el establecimiento del cultivo y la obtención de una buena uniformidad en la población de plantas, siendo el exceso hídrico más perjudicial que el déficit. Una semilla de soja necesita absorber como mínimo 50% de su peso en agua para asegurar una buena germinación. En esa fase el contenido de agua no

solo, no debe exceder el 85% del total máximo disponible, sino que tampoco ser inferior a 50% (Farias et al., 2007).

La necesidad de agua en el cultivo de soja va aumentando con el desarrollo de este, llegando a un máximo en la floración-llenado de grano (7 a 8 mm/día), descendiendo luego de ese período. En general, el consumo más elevado de agua coincide con el período en el que el cultivo presenta la mayor altura y el mayor índice de área foliar. El requerimiento total de agua de la soja, para obtener el máximo rendimiento, varía de 450 a 800 mm por ciclo, dependiendo, del manejo del cultivo, de la duración de su ciclo y de las condiciones climáticas (Farias et al., 2007). En Uruguay se conoce que en la mayoría de los años se dan deficiencias hídricas para el cultivo en cuestión, encontrando deficiencias máximas de hasta 470 mm en años “niña” (Giménez y García, citados por Capurro, 2016). Por lo tanto, el agua y su disponibilidad son los factores que explican la variabilidad de los rendimientos entre años (Sawchik y Ceretta, Andersen et al., Giménez y García, citados por Capurro, 2016).

2.1.3.5 Radiación solar

Una de las principales variables agrometeorológicas que regulan los procesos metabólicos de las plantas es la radiación solar (Cárcova et al., citados por Gerster y Bacigaluppo, 2009). La intercepción y la eficiencia de conversión de la radiación solar, junto con la temperatura media diaria influyen en la tasa de crecimiento del cultivo. Se necesitan temperaturas medias diarias cercanas a los 26°C y máxima intercepción de luz durante el período de crecimiento reproductivo (R2-R5) para cumplir con los requerimientos en las etapas reproductivas del cultivo (Board y Harville, citados por Gerster y Bacigaluppo, 2009). Antes de llegar a R5 se necesita entonces lograr la máxima cobertura de canopeo. En cambio después de R5 hasta R7 (inicio de llenado a madurez fisiológica) es necesario condiciones de alta radiación solar para lograr un óptimo llenado de granos (Gerster y Bacigaluppo, 2009).

La tasa fotosintética máxima y la saturación de luz de la soja se relacionan con la densidad de flujo radiante bajo el cual las plantas están creciendo. Es así que plantas cultivadas bajo mayor radiación solar, presentan mayores tasas fotosintéticas y puntos de saturación de luminosidad más elevados que los cultivares con menores niveles de luz (Burnside y Böhning, Brun y Cooper, Bowes et al., Crookston et al., citados por Melges et al., 1989).

2.1.3.6 Nutrientes

La eficiencia nutricional en un cultivo no solo depende de la absorción total de nutrientes, sino también del crecimiento del cultivo y del destino o

redistribución que estos tengan dentro de la planta. Las concentraciones de estos dependen de como el cultivo particiona biomasa y nutrientes entre los destinos dentro de la parte aérea, como pueden ser tallos y hojas en el período vegetativo; vainas y granos en el período reproductivo. Es conocido que la soja destina a las hojas, una fracción mayor de nitrógeno (N) asimilado que de biomasa, durante el período vegetativo. Esta diferencia en partición está relacionada con el importante papel que cumple este nutriente como parte del aparato fotosintético (Scheiner et al., 2000).

La soja necesita acumular grandes cantidades de N para su normal crecimiento, sus requerimientos oscilan entre 60 y 80 kg por tonelada de grano (Andrade et al., EMBRAPA, Ferraris, García, González, Scheiner, citados por Ferraris y González, 2014). Para cubrir esta demanda de N el cultivo no solo absorbe el nutriente desde el suelo, sino que desarrolla el mecanismo de fijación biológica de nitrógeno (FBN), característica de ésta y otras especies de la familia de las leguminosas. La importancia relativa de ambas fuentes depende del estadio de desarrollo y de la abundancia de N inorgánico disponible en el suelo, mineralizado durante la estación de cultivo o suministrado por fertilización. Durante las primeras etapas del ciclo el N mineral disponible en el suelo es la fuente más importante, debido a que la FBN no se establece hasta alrededor de los 30 días desde la emergencia (Zapata et al., citados por Ferraris y González, 2014). Sin embargo, el mecanismo de la FBN es el que cubre la mayor parte de los requerimientos durante la fase reproductiva (Ferraris y González, 2014).

Los microorganismos encargados de realizar la FBN son bacterias del género *Rhizobium*, capaces de formar nódulos en las raíces y tallos de las leguminosas y, en simbiosis con éstas, fijan el nitrógeno atmosférico (Freire y Sato, 1999). En cuanto al comportamiento de los *Rhizobium* ante condiciones de estrés hídrico en la planta, se ha observado que el tamaño de la población de las bacterias se mantuvo igual a pesar de las condiciones ambientales adversas (sequía), debido a que las plantas liberan en sus exudados una variedad de hidratos de carbono y otras moléculas pequeñas. Estas moléculas, además de las raíces y nódulos en sí mismos, pudieron haber protegido físicamente a las bacterias, lo que permite una mayor supervivencia (Barthelemy-Delaux et al., citados por Pastorino, 2016). Los *Rhizobium* presentan tolerancia a temperaturas de 40°C, pudiendo crecer a la misma velocidad que a 28°C. Algunas cepas crecen a 45°C aunque a menor velocidad. Estos resultados sugieren una muy buena adaptación de estos aislamientos a las altas temperaturas (Gómez et al., 2017). Contrariamente a lo anterior, Sinclair y Serraj, Serraj et al., citados por Giménez (2014), mencionan que la FBN es especialmente vulnerable a las deficiencias de agua en el suelo.

En cuanto al fósforo (P) se conoce que su disponibilidad puede afectar la partición de nutrientes, ya que éste está íntimamente vinculado al metabolismo y crecimiento de las plantas superiores e interviene en numerosos procesos. Por ejemplo, deficiencias de P durante el desarrollo del grano puede promover senescencia prematura y éste ser removilizado más extensamente que el N (Scheiner et al., 2000).

2.2 CARACTERÍSTICAS GENÉTICAS DEL CULTIVO DE SOJA

Los cultivares de soja suelen ser clasificados de acuerdo a su grupo de madurez (GM), a la longitud de su ciclo productivo; comenzando por grupos muy cortos: 000, 00, 0, I, II y sucesivamente hasta el grupo X. El grupo 000 es tolerante a las bajas temperaturas y prácticamente indiferente al fotoperíodo. En el otro extremo, los grupos de denominación más alta requieren de días más cortos para inducir la floración (Fassio et al., 2017).

Los genotipos que se adaptan mejor al rango de latitudes y fechas de siembra de Uruguay, son los pertenecientes a los GM IV, V, VI y VII. Los GM menor a 5,4 corresponden a ciclos cortos, GM entre 5,4 y 6,2 a ciclos medios y GM mayor a 6,2 pertenecen a ciclos largos. Una de las causas de pérdidas de rendimiento significativas es una elección inadecuada del ciclo del cultivar para una región y fecha de siembra determinada. Así por ejemplo, si se siembran cultivares de ciclo más largo que lo recomendado se retrasa demasiado el inicio del período reproductivo, que determina una reducción de la tasa de llenado de grano a causa de menores temperaturas e intercepción de radiación por unidad de tiempo y espacio. De esta manera el atraso de la madurez fisiológica y de cosecha hace que aumente la probabilidad de que el rendimiento sea afectado por humedad ambiente, heladas y condiciones de piso (Fassio et al., 2017).

2.3 DÉFICIT HÍDRICO Y TOLERANCIA A LA SEQUÍA

El déficit hídrico en las plantas hace referencia a las situaciones en donde las pérdidas de agua por transpiración superan las ganancias por absorción; lo que distorsiona el funcionamiento normal de las plantas (Kramer, citado por Carámbula y Terra, 2000). Según Noggle y Fritz, citados por Gómez (1998), la mayor parte del agua es transpirada por las hojas, y solo una pequeña fracción (generalmente menor del 1%) del agua absorbida por las plantas es utilizada en reacciones metabólicas.

En situaciones de déficit hídrico, se produce una disminución del potencial hídrico de los tejidos de la planta, y en consecuencia una disminución del potencial hídrico del tejido conductor u órgano de la planta, de tal manera que el agua es retenida en la matriz vegetal con mayor fuerza. Esto provoca competencia por el agua entre los diversos tejidos y órganos de la planta

(Kramer, citado por Gómez, 1998), ya que el agua se mueve desde los tejidos con mayor potencial hídrico (menos negativos) a aquellos que tienen menor potencial hídrico (más negativos). El déficit hídrico varía desde pequeños efectos medibles a nivel de la planta hasta sequías severas que pueden conducir a la marchitez permanente y finalmente a la muerte de la planta (Levitt, citado por Carámbula y Terra, 2000).

El estrés hídrico según Ritchie, Kramer, Noggle y Fritz, citados por Gómez (1998), puede producirse tanto por deficiencia en el suministro de agua en la zona de raíces como por una excesiva demanda atmosférica de agua, afectando, prácticamente todos los aspectos del crecimiento de la planta, modificando su anatomía, morfología, fisiología y hasta su bioquímica. De acuerdo a Turner y Begg, Hale y Orcutt, Chantzoulakis et al., citados por Gómez (1998), la tasa de expansión celular y el tamaño final de la célula son la primer consecuencia de la pérdida de turgencia, lo cual puede ser el primer efecto del estrés. El estrés hídrico hace además disminuir la tasa neta de fotosíntesis por unidad de área foliar (Gómez, 1998). Esta disminución puede deberse, de acuerdo con Kramer, citado por Gómez (1998), a la reducción del área foliar, de la actividad de la maquinaria protoplásmica deshidratada, y del cierre de los estomas. Este último factor es lo que provoca en mayor parte la mayor reducción de fotosíntesis por unidad de superficie foliar que se produce en las plantas sometidas a deficiencia hídrica (Gómez, 1998). Diversos autores coinciden en afirmar que la reducción en la fotosíntesis neta está siempre relacionada con una disminución de la conductancia estomática (Turner y Begg, Hsiao, Hale y Orcutt, citados por Gómez, 1998).

Las condiciones climáticas de Uruguay, en especial las precipitaciones y la capacidad de almacenamiento de agua disponible del suelo causan períodos de deficiencia hídrica, donde la demanda de agua supera a la disponible (Agorio et al., Sawchik y Ceretta, citados por Capurro 2016, Otero et al. 2017). Además la gran variabilidad interanual de las precipitaciones (Castaño et al., citados por Capurro, 2016) puede agravar esta situación provocando frecuentes períodos deficitarios que determinan que los rendimientos entre años sean altamente variables (Henry, Sawchik y Ceretta, Andersen et al., Giménez y García-Petillo, citados por Capurro, 2016). Históricamente Uruguay ha sufrido graves sequías especialmente en los años: 1916-1917, 1942-1943, 1964-1965, 1988-1989, 2005-2006 y otras de menor relevancia (Bartaburu et al., 2009).

Además de las precipitaciones es posible suministrar agua a los cultivos mediante el riego, existiendo diversas estrategias para realizarlo. Una de ellas es ajustando la lámina bruta a aplicar, tomando como criterio el agotamiento del agua del suelo hasta un umbral (P) determinado (Otero et al., 2017). Este

corresponde a la fracción de agua del suelo que un cultivo puede extraer de la zona radicular sin sufrir estrés hídrico (Allen et al., citados por Sawchik, 2012) o reducción del rendimiento y siempre que se riega se busca llegar a capacidad de campo con la lámina de reposición (Otero et al., 2017). El umbral puede oscilar entre 0,3 y 0,5, rango mayormente utilizado para diferentes cultivos. Este valor depende y se ajusta teniendo en cuenta la demanda atmosférica, el estado del cultivo y el tipo de suelo (Sawchik, 2012). Por debajo de dicho umbral el agua limita y disminuye algunas de las funciones fisiológicas de la planta (Otero et al., 2017). Uno de los problemas que tiene la metodología de programación del riego mediante el umbral, es que se precisa conocer con exactitud el contenido de agua del suelo. Para ello se requieren muestreos diarios o muy frecuentes con sensores de humedad (Sawchik, 2012).

2.3.1 Estrategias frente al estrés hídrico y tolerancia a la sequía

Los diferentes órganos de la planta tienen distintas capacidades para tolerar o resistir períodos de déficit hídrico con mayor o menor éxito, aunque no existe un solo proceso vital que no sea afectado por la falta de agua (Carámbula y Terra, 2000). Se entiende por tolerancia a la sequía, la capacidad que tienen ciertas especies para producir materia seca en áreas expuestas a déficits hídricos (Fisher, citado por Carámbula y Terra, 2000), siendo en general un proceso de características complejas (Larcher, citado por Carámbula y Terra, 2000).

Se han identificado en las plantas tres estrategias principales que permiten la supervivencia de las mismas a la sequía: a) el escape al período de estrés hídrico, b) la evitación y c) la tolerancia al mismo (Figura No. 1). El escape es cuando las plantas están temporalmente ausentes durante el período de sequía, debido a mecanismos tales como la caída de las hojas, y que completan su ciclo de vida muy rápidamente, entrando en un estado de latencia durante el largo período de sequía. La evitación incluye una variedad de mecanismos que retrasan o impiden el impacto negativo del estrés. Esto implica la reducción al mínimo de la pérdida de agua en las plantas que experimentan sequía, por ejemplo, a través del cierre de los estomas evitando así disminuciones de potencial hídrico y subsiguiente embolia. La tolerancia a la sequía involucra procesos fisiológicos del sistema vascular del xilema y/o células de las hojas, que son capaces de resistir a la deshidratación (en plantas capaces de sostener potenciales de agua muy negativos), a través de la construcción de conductos del xilema resistentes a la cavitación y el mantenimiento de la turgencia de la célula (Delzon, 2015).

Figura No. 1. Esquema resumen de estrategias frente al estrés hídrico. Fuente: adaptado de Delzon (2015).

Durante el proceso de intercambio de gases, donde las plantas incorporan el carbono de la atmósfera, también ocurre una “pérdida” (transpiración) de vapor de agua desde la planta a la atmósfera. De este modo, la eficiencia en el uso del agua de las plantas se entiende de manera general como el volumen de agua que éstas necesitan transpirar para incorporar a su biomasa una determinada cantidad de carbono de la atmósfera (CO₂). De esta manera, la eficiencia en el uso del agua de las plantas dependerá principalmente de dos tipos de factores: 1) las características propias de la especie y variedad, relacionadas con la capacidad de optimización de los procesos de asimilación de carbono y de evapotranspiración de agua; y 2) las características del ambiente en el que crece y se desarrolla la planta. El recubrimiento de las hojas con una epidermis poco permeable y el control de la apertura de los estomas (que obedece en gran parte a la disponibilidad de agua en las raíces) es el mecanismo para evitar la deshidratación. De esta forma, la planta ajusta su gasto a la disponibilidad hídrica, reduciendo fuertemente (hasta la décima parte) el agua transpirada (Medrano et al., 2007).

2.3.2 Déficit hídrico en el cultivo de soja

En Uruguay, la disponibilidad de agua para el cultivo de soja es una de las principales limitantes del rendimiento. En los últimos 10 años, más del 60% de la variabilidad anual del rendimiento está explicado por las precipitaciones ocurridas entre setiembre y marzo. Los suelos agrícolas de Uruguay presentan en general, una baja capacidad de almacenamiento de agua, y alta variabilidad espacial, que en combinación con la variabilidad climática determina una alta probabilidad de ocurrencia de períodos de sequía de diferente intensidad y duración, a lo largo del ciclo (Ceretta y Silva, 2012).

Las características morfológicas y fisiológicas de la soja tales como la posibilidad de ramificar, extender su etapa de floración y la producción de un número de estructuras reproductivas superior a las que realmente concreta, son mecanismos que permiten compensar deficiencias hídricas transitorias (Andrade et al., citados por Giménez, 2014).

A una misma intensidad y duración del déficit hídrico, el efecto sobre el rendimiento se modificará dependiendo de la etapa de desarrollo en la que ocurra (García y Ferrarotto, citados por Giménez, 2014). Es así, que en el período entre R4 y R6, comprendido entre la fructificación avanzada y el llenado de granos es la etapa de mayor sensibilidad frente a déficits hídricos (Giménez, 2014), es decir este momento es considerado el período más crítico para la determinación del rendimiento. Esto se debe, a que durante este período la capacidad de compensación del cultivo se ve reducida, ya que además al aborto floral por deficiencias hídricas se le suma el de las vainas de menor tamaño, que son las que presentan mayor susceptibilidad de abscisión. Las pérdidas de rendimiento en el período crítico resultan de disminuciones en el número de vainas por planta (Momen et al. 1979, Korte et al. 1983, Pandey et al. 1984), reducciones en los granos por vaina y peso de granos (Baigorri y Croatto, citados por Giménez, 2014) siendo afectado de esta manera el principal componente del rendimiento que es el número de granos por superficie (Giménez, 2014).

2.3.3 Algunos caracteres fisiológicos relacionados a la tolerancia a la sequía

2.3.3.1 Evolución de la cobertura vegetal

La cobertura vegetal del suelo es una medición importante de la implantación del cultivo y el vigor temprano (caracterizados por un rápido desarrollo del área foliar y/o de la biomasa sobre la superficie del suelo). Los genotipos con mayor cobertura temprana interceptan mejor la radiación incidente, aumentando de esta forma el sombreado del suelo y disminuyendo la evaporación. Esto incrementa la eficiencia del uso del agua, lo cual permitiría

llevar a un aumento de la competitividad con las malezas y potencialmente reducir la erosión del suelo (Mullan y Barceló García, 2013). Por lo tanto se podría hipotetizar que a partir de la evolución de la cobertura vegetal se podría diferenciar el comportamiento de distintos genotipos.

La precisa caracterización de la evolución de la cobertura del suelo y el vigor temprano normalmente se ha conseguido mediante métodos de muestreo destructivos. Los métodos desarrollados para la evaluación de un alto número de genotipos mediante la medición de la cobertura del suelo son: evaluación visual, análisis digital de imágenes, o mediante métodos radiométricos, como el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI), etc. El primer método, permite un enfoque rápido y de baja tecnología, pero es subjetivo, por lo cual podría carecer de una adecuada resolución para distinguir entre los genotipos, mientras que el análisis digital de imágenes o fotografías permite una medición más cuantitativa y objetiva. Este último método se basa en medir la cantidad de píxeles verdes en relación a la superficie total de la imagen, expresándolos en porcentaje verde del área total. Las mediciones pueden realizarse bajo la mayoría de las condiciones ambientales, en cambio para efectos de procesamiento de fotografías, lo mejor es tomarlas cuando la luz es difusa (es decir, cuando hay una cobertura continua de nubes), no existe sombra mínima, cuando las superficies de las plantas están secas (Mullan y Barceló García, 2013), a los efectos de reducir el brillo de la canopia.¹

Hay varios desarrollos de software para el proceso de las imágenes, como lo son: Easy Leaf Area© (Easlon et al., 2014) y Canopy Analysis© (Korhonen y Heikkinen, 2009). En los últimos años se ha desarrollado una aplicación para calcular fácil y rápidamente a nivel de campo la cobertura del tapiz vegetal o dosel: Canopeo©. La misma cuantifica el porcentaje de cobertura vegetal verde de cualquier cultivo agrícola, césped o pastizal a partir de fotografías o vídeos obtenidos con el móvil (Urquijo, 2015).

2.3.3.2 Índice de área foliar

El índice de área foliar representa la superficie de lámina verde de las hojas por unidad de área de suelo (Pask y Pietragalla, 2013). Conocer la cantidad y distribución espacial de tejido verde es fundamental para poder evaluar la intercepción de radiación solar, la fotosíntesis, transpiración y respiración de las hojas (Olivas et al., citados por Nafarrate, 2017) y en consecuencia la canopia del cultivo.

El área foliar junto con la biomasa, se relaciona con la productividad, lo que además se relaciona con el almacenamiento de carbono y el crecimiento de

¹ Otero, A. 2019. Com. personal.

las plantas (Yang et al., citados por Nafarrate, 2017), pudiendo lograr un mayor aprovechamiento de los recursos hídricos y nutricionales, y de esta manera un aumento en el rendimiento (Aguilar et al., 2005). Por el contrario en situaciones donde se da una menor intercepción de radiación, se ve reducida la cantidad de fotoasimilados sintetizados, así como también la cantidad de estos que serán translocados hacia los órganos reproductivos. Esto hace que aumente el aborto de flores, óvulos y vainas (Thomas y Costa, citados por Grasso y Montero, 2011).

El IAF presenta variaciones en tiempo y espacio. Las diferencias estacionales en el IAF pueden deberse a diversos factores, entre los que se encuentran, cambios generados por el crecimiento y desarrollo del cultivo, su genética, su arquitectura, las condiciones climáticas, las propiedades del suelo, los contaminantes aéreos y gases, la herbivoría, entre otros (Pokorný et al., Jonckheere et al., citados por Nafarrate, 2017). Además el área foliar de la planta y en consecuencia su IAF se ven afectados negativamente por el déficit hídrico debido a la menor turgencia de los tejidos por la falta de agua (Karam et al., 2005), menor expansión y crecimiento foliar.

Para una misma especie, los diferentes cultivares o genotipos pueden presentar variaciones significativas en su capacidad para interceptar la radiación solar, ya que ésta depende de la cantidad de área foliar, de la distribución espacial de las hojas y de la evolución de los estadios fenológicos, es decir de los cambios fisiológicos y morfológicos por los que atraviesa la planta durante su ciclo (Boote et al., Singh y White, citados por Warnock et al., 2006).

2.3.3.3 Conductancia estomática de la hoja

La conductancia estomática mide el flujo de agua desde la hoja hacia la atmósfera circundante por unidad de superficie foliar y por tiempo, representa el grado de apertura de los estomas y se relaciona directamente con la disponibilidad de agua por las plantas y la demanda atmosférica. El cierre estomático supone uno de los mecanismos más rápidos para evitar la pérdida de agua por la planta en caso de déficit hídrico, y representa el mecanismo más importante (aunque no es el único) para evitar la deshidratación de los tejidos de la planta. El déficit hídrico provoca un descenso del potencial hídrico, del contenido de agua en la planta y de la conductividad hídrica dentro de la planta, así como un aumento de la síntesis del ácido abscísico. Estos hechos dan lugar a un descenso de la conductancia estomática y del área foliar total, así como cambios metabólicos provocados por la disminución de la concentración de agua en las células (Medrano et al., 2007).

La conductancia estomática (gs) mide la tasa de intercambio gaseoso y la transpiración a través de los estomas de la hoja (H_2O), factores que están determinados por el grado de apertura estomática. Por consiguiente, la conductancia estomática es una función de la densidad, tamaño y grado de apertura de los estomas; lo que implica que al tener mayor cantidad de estomas abiertos se obtenga una mayor conductancia, lo cual indica a su vez, que las tasas de fotosíntesis y transpiración sean potencialmente más altas (Pietragalla y Pask, 2013). Un cierre estomático temprano tiene sus ventajas y desventajas que pueden depender de la duración del estrés hídrico. Los cultivares que tienen cierre prematuro podrían ahorrar agua, aumentando sus posibilidades de sobrevivir. Sin embargo, una desventaja es que en un estrés a corto plazo esto implicaría limitar una potencial asimilación de carbono (Hufstetler et al., citados por Casaretto, 2013).

El seguimiento de la conductancia estomática en condiciones de déficit hídrico es un rasgo fisiológico que podría ser utilizado para el mejoramiento de la tolerancia al déficit hídrico (Vignes et al., citados por Casaretto, 2013). Por lo tanto, la conductancia estomática ha sido propuesta como una herramienta de selección de cultivares (Condón et al., 2008). A su vez, Gilbert et al. (2010), sugieren que es posible realizar una selección de genotipos con menor conductancia estomática como una estrategia para producción del cultivo de soja eficiente en el uso de agua.

Al relacionar gs con el déficit de presión de vapor (DPV), se ha observado que cuando éste es alto, dado por una alta temperatura y una baja humedad, tendrá efectos negativos en la conductancia estomática y la tasa fotosintética (Bobich et al., 2010). La relación entre el DPV y la gs no es lineal y depende del genotipo evaluado. El cierre estomático entonces se produce cuando se dan condiciones de demanda atmosférica de agua elevada (Fernández et al., 1997). Se considera que al aumentar el DPV, aumentaría la transpiración pero hasta cierto punto, y no necesariamente aumentando la eficiencia fotosintética (Azcón-Bieto y Talón, Salisbury y Ross, citados por Beluzán, 2013). Esto es debido principalmente a la respuesta que tienen los estomas frente al estrés hídrico, modificando así la transpiración (Hernández et al., citados por Beluzán, 2013). La pérdida de agua por parte de la planta es dependiente del DPV y del comportamiento de los estomas frente a diferentes DPV (Ford y Thorne 1974, Grange y Hand 1987, Assmann y Grantz 1990).

Una planta típica en un día normal experimenta su máxima apertura estomática durante las horas de la mañana y hacia mediodía (Figura No. 2). Sin embargo, en este último momento hay plantas que reducen su conductividad, cuando se presentan los mayores valores de DPV. En suelos con bajo

contenido de agua, el cultivo suele abrir sus estomas sólo durante las primeras horas del día (Squeo y León, 2007).

Figura No. 2. Comportamiento estomático en diferentes condiciones ambientales.

Fuente: tomado de Squeo y León (2007).

2.3.3.4 Potencial osmótico

El potencial hídrico es utilizado para medir el estado hídrico de la planta (Klepper 1968, Goode y Higgs 1973). Su magnitud depende tanto de factores externos como internos a la planta (Jones, citado por Pagán, 2012), lo que causa que los valores sufran variaciones importantes dependiendo del momento del día que se mida (Elfving et al., Ruiz-Sánchez et al., citados por Pagán, 2012), de la etapa de crecimiento (Winkel y Rambal, Ruiz-Sánchez et al., citados por Pagán, 2012), de la edad de la hoja (Knipling, citado por Pagán, 2012) y de la orientación y posición que ocupan en el dosel (Sánchez-Blanco, citado por Pagán, 2012).

El potencial hídrico de la planta se define desde el punto de vista energético como el trabajo que habría que realizar a una unidad de masa de agua ligada a los tejidos de una planta (o al suelo), para llevarla de ese estado al de agua pura (Aguirreolea y Sánchez-Díaz, 2008) y consta de cuatro componentes: potencial de presión, osmótico o de soluto, de matriz y gravitacional, siendo fundamentalmente los dos primeros los que determinan el potencial hídrico de las células vegetales (Aguirreolea y Sánchez-Díaz, 2008).

Uno de los cambios fisiológicos de las plantas y sus tejidos para poder evitar la deshidratación por el estrés hídrico es el aumento en valores absolutos del potencial osmótico (que siempre toma valores negativos), a éste proceso se le denomina ajuste osmótico. Se ha evidenciado que hay plantas que tienen la capacidad de reducir su potencial osmótico cuando están sometidas a un estrés

hídrico lento (Azcón-Bieto y Talón, 2008). Dicha disminución ayuda a mantener una turgencia positiva cuando la planta se encuentra en condiciones de sequía, permitiendo que continúe con los procesos de apertura estomática, fotosíntesis, expansión y crecimiento celular, etc. Por otro lado, el ajuste osmótico retrasa la deformación de las hojas y mantiene el crecimiento de la raíz (Turner y Begg, Azcón-Bieto y Talón, citados por Gómez, 1998).

El ajuste osmótico refiere a la acumulación de solutos y la consecuente disminución del potencial hídrico total de hojas, tallos y raíces; y como consecuencia las plantas pueden absorber agua y mantener la actividad fisiológica por más tiempo. Un factor importante para el crecimiento y para lograr sobrevivir durante un estrés hídrico, es la activa acumulación de solutos en la célula, lo que puede contribuir a mantener la turgencia (Silva et al., citados por Romero, 2010). Además, el ajuste osmótico se ve afectado por diferentes factores, tales como: tasa de desarrollo, edad de la planta, grado del estrés, condiciones medioambientales, diferencia en cultivos y en los tejidos u órganos expuestos (Hale y Orcutt, Turner y Begg, citados por Gómez, 1998).

Varios de los roles que cumplen los solutos dentro de la célula son: poder estabilizar y proteger macromoléculas, enzimas y membranas (por ejemplo, azúcares y alcoholes que pueden actuar como buscadores de oxígeno activado, reduciendo el daño a la célula), permitir procesos dependientes de la turgencia (por ejemplo, crecimiento y actividad estomática) y sobre todo, pueden proteger al sistema fotosintético complejo durante el estrés por déficit hídrico. Por lo tanto, el ajuste osmótico se ha identificado como un mecanismo que mantiene las funciones fisiológicas en situaciones de estrés por sequía. Este parámetro puede ser calculado como la diferencia de potencial osmótico en completa turgencia entre plantas estresadas y no estresadas (Saint y Téllez, 2013).

Cabe destacar, en cuanto al comportamiento de los cultivares, que el potencial hídrico foliar es el que más se asoció como mejor indicador de los efectos de estrés hídrico sobre los rendimientos (Salinas et al., 1996).

2.3.3.5 Reflectancia

La atmósfera afecta el camino de la radiación solar incidente hacia la superficie de la tierra mediante los mecanismos de dispersión, absorción, reflexión y emisión (Figura No. 3). La reflectancia es el proceso mediante el cual una porción de la radiación incidente vuelve hacia atrás (es reflejada). Las características de la superficie del objeto determinan la forma en que la energía se refleja en el mismo. Por esta razón, la reflectancia puede ser especular o difusa. La primera, es la que se da en superficies planas, donde los ángulos de incidencia y reflexión son iguales, mientras que la segunda, se da sobre

superficies ásperas donde la reflectancia ocurre uniformemente en todas las direcciones (Gasó, 2015).

Figura No. 3. Procesos de dispersión, absorción y transmisión de la radiación.

Fuente: tomado de Gasó (2015).

El espectro electromagnético se divide en tres grandes regiones: ultravioleta, visible y microondas. La región del espectro visible es aquella que es capaz de ser detectada por el ojo humano y se extiende desde 0,4 a 0,7 μm . En esta región y en la del infrarrojo cercano (0,7-1,3 μm) se intercepta el máximo de energía solar que llega a la tierra (Conway, citado por Gasó, 2015). Las longitudes de onda usadas para calcular la mayoría de los índices relacionados con el dosel de las plantas se ubican en estas regiones (Pietragalla et al., 2013).

La proporción reflejada de la radiación solar incidente (reflectancia) desde el dosel vegetal a diferentes longitudes de onda, está influenciada por las propiedades ópticas de la planta, dando una firma espectral única y característica de los componentes que constituyen el dosel del cultivo como, por ejemplo, proteínas, lignina, celulosa, azúcar, almidón, agua, pigmentos, etc. (Pietragalla et al., 2013). La superficie de la tierra está cubierta por suelo, agua, rocas y vegetación. El conocimiento de las propiedades espectrales de cada objeto es fundamental para la elección de las bandas del espectro electromagnético que caracterizan a cada objeto y para su posterior estudio mediante sensores remotos. En la Figura No. 4 se representan las firmas espectrales de diferentes objetos típicos en la superficie terrestre (Gasó, 2015).

Figura No. 4. Firmas espectrales de los diferentes objetos de la superficie.

Fuente: tomado de Gaso (2015).

Las técnicas de percepción remota, se enfocan en evaluar el espectro radiométrico de la luz reflejada en diferentes superficies (Araus, Peñuelas, Araus et al., citados por Gutiérrez-Rodríguez, 2004). La medición y el análisis del espectro reflejado pueden utilizarse para recabar una gran cantidad de información sobre el estado fisiológico del dosel de un cultivo. Los índices de vegetación (reflectancia) se basan en relaciones y/o ecuaciones simples entre determinadas longitudes de onda, que resumen gran cantidad de información, contenida en un espectro de reflectancia (Gutiérrez-Rodríguez, 2004). Estos índices de vegetación permiten relacionar y estimar posteriormente información como la biomasa verde, el área fotosintética de la canopia, la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (PAR) absorbida, su potencial fotosintético y las características de la variedad (por ejemplo, presencia de ceras epicuticulares y la arquitectura del dosel). El rendimiento de biomasa en diferentes cultivos además ha sido relacionado usando índices de reflectancia espectral en diferentes etapas del ciclo del cultivo. Las relaciones entre las diferentes partes de la firma espectral pueden usarse también para evaluar los efectos de las deficiencias nutricionales y estreses medio ambientales mediante la estimación de la concentración de clorofila y de carotenoides, la eficiencia del uso de la radiación fotosintética y el contenido de agua (Pietragalla et al., 2013) que refleja la Figura No. 5.

Figura No. 5. Curva estándar de la reflectancia de la vegetación.
Fuente: tomado de Aguilar et al. (2010).

Uno de los índices de vegetación más conocidos es el NDVI (Índice de Diferencia de Vegetación Normalizada), el cual mide el contraste de reflectancia entre el espectro rojo (680 nm) y el infrarrojo cercano (900 nm) y se calcula de la siguiente manera: $NDVI = (RNIR - RRED) / (RNIR + RRED)$, donde: RNIR y RRED es la reflectancia en el espectro infrarrojo cercano y en el rojo, respectivamente (Araus, Peñuelas, Araus et al., citados por Gutiérrez-Rodríguez, 2004). El NDVI puede utilizarse como un indicador de la biomasa de la canopia, del índice de área foliar (IAF), de la radiación interceptada y de la capacidad fotosintética de un cultivo (Gutiérrez-Rodríguez, 2004). Probablemente, a nivel continental y global es el índice más usado para analizar la vegetación. Durante el ciclo de un cultivo, con el índice NDVI se puede evaluar la absorción de radiación, uno de los parámetros que determina biomasa y rendimiento final (Gamon et al., citados por Gutiérrez-Rodríguez, 2004). Carlson y Ripley, citados por Gutiérrez-Rodríguez (2004) hallaron para trigo, que la radiación interceptada y el IAF mostraron una alta correlación con el NDVI. El rendimiento de grano también puede ser predicho con medidas sucesivas de NDVI durante la estación de crecimiento (Wiegand et al., 1991).

El índice de reflectancia fotoquímica (PRI) está asociado a la medición de la reflectancia que relaciona los niveles de clorofila y carotenoides. En la medida en que la actividad fotosintética se correlaciona con el cambio de clorofila/carotenoides en respuesta al estrés, ontogenia o senescencia, el PRI puede proporcionar una medida efectiva de las tasas de fotosíntesis relativas (Garbulsky et al., 2010). La disminución en el rendimiento cuántico del

fotosistema II en soja bajo estrés hídrico fue acompañada por la disminución significativa en el índice PRI y del contenido de clorofila (Isoda et al., 2005). A su vez el PRI fue un buen predictor de la eficiencia fotosintética o variables relacionadas con los rendimientos (Garbulsky et al., 2010).

El índice de reflectancia-senescencia de la planta (PSRI) está diseñado para que la sensibilidad del mismo a la relación de carotenoides (como alfa y beta carotenos) y a la clorofila sea máxima. Un aumento de PSRI indica un aumento del estrés del dosel y el inicio de la senescencia del mismo. El valor de este índice varía de -1 a 1 y el intervalo común para la vegetación verde es de -0,1 a 0,2 (Merzlyak et al., 1999).

En cuanto al índice simple de la relación de reflectancias entre Red y Green (longitudes de onda del rojo y verde), se ha asociado éste a la expresión relativa de enrojecimiento de la hoja causado por la antocianina. Dicho índice, es un indicador de la producción de hojas, el estrés y la floración en algunas plantas. El valor de este índice varía de 0,1 a más de 8 (Gamon y Surfus, 1999).

En cuanto al NDWI (Índice de la Diferencia Normalizada de Agua), se destaca que presenta sensibilidad a los cambios en el contenido de agua de la vegetación en la reflectancia a 867 nm y 1241 nm, que son longitudes de onda ligeramente diferentes en cuanto a las propiedades de absorción de agua líquida. El valor de este índice varía de -1 a 1, cuyo intervalo común para la vegetación verde es de -0,1 a 0,4 (Gao, 1996).

Centrándose en el índice MCARI (Modified Chlorophyll Absorption Ratio Index), éste representa una medida de la profundidad de absorción de clorofila a 670 nm en relación con la reflectancia a 550 y 700 nm (Daughtry et al., citados por Haboudane et al., 2002). Aunque Haboudane et al. (2004) sostienen que en primer lugar MCARI fue desarrollado para ser sensible a la variación del contenido de clorofila, Daughtry et al., citados por Haboudane et al. (2004) encontraron que el IAF, el contenido de clorofila y la interacción contenido de clorofila – IAF representaron, respectivamente, 60%, 27% y 13% de la variación de MCARI. Por lo tanto, este índice tiene gran potencial para las predicciones del IAF, aunque no se consideró en su formulación ninguna banda (o longitud de onda) del infrarrojo cercano (Haboudane et al., 2004).

2.4 COMPONENTES DEL RENDIMIENTO DE LA SOJA

El rendimiento de grano se caracteriza como la expresión final de muchos procesos fisiológicos individuales, los cuales interactúan con el clima y el ambiente durante el ciclo del cultivo. Según Salvagiotti, citado por Pérez y Velara (2018) el rendimiento potencial se obtiene en sitios donde no existen limitantes ambientales y se usan genotipos con la mayor adaptabilidad a esos

ambientes. La medición de esta variable debe ser precisa para demostrar una asociación (significativa) entre las características fisiológicas y la productividad (Pietragalla y Pask, 2013).

La productividad del cultivo de soja puede definirse en base a la biomasa producida por el cultivo y el índice de cosecha (proporción de la biomasa producida acumulada en los órganos cosechados). En general, el rendimiento obtenido se explica mejor por cambios en la biomasa producida que por el índice de cosecha. Pero desde el punto de vista agrícola y comercial el peso total de los granos es el reflejo más importante del rendimiento. El peso total de los granos es consecuencia por un lado, del número de granos totales por unidad de área y es el principal componente del rendimiento (Figura No. 6), como lo es en la gran mayoría de los cultivos de grano (Nico, 2016). Por otro lado, el segundo componente del rendimiento corresponde al peso de los granos y tiene un rango de variabilidad mucho menor que el número de granos (Sadras, citado por Molino, 2011). Si bien existen compensaciones entre ambos componentes, sobre todo a nivel genotípico, poseen una cierta independencia que permite suponer que un aumento en cualquiera de los dos, puede producir un aumento en el rendimiento (Kantolic, 2003).

Figura No. 6. Componentes numéricos del rendimiento en el cultivo de soja.
Fuente: tomado de Nico (2016).

2.4.1 Número de granos

A lo largo de casi todo el ciclo del cultivo, desde la emergencia hasta después de R5 se generan las estructuras responsables de que haya más o menos granos por unidad de superficie. En cambio, no todo este período es igualmente importante en la determinación del número final de granos a ser llenados. Existen períodos más críticos en los cuales, si las condiciones no son favorables, se darán pérdidas importantes del número de granos, por lo tanto en esta etapa aumentarán las pérdidas a medida que las condiciones favorables no sean las óptimas, como ser temperaturas frescas y fotoperíodos largos, siendo la respuesta a este último factor altamente dependiente de la sensibilidad fotoperiódica del cultivar (Kantolic, 2003).

El número de granos también está relacionado positivamente con la duración del período crítico, independientemente de que la exposición a días largos abarque una parte o todo el período crítico, dándose una respuesta netamente cuantitativa (Kantolic y Slafer, citados por Kantolic y Nico, 2011).

En cuanto al número de nudos en el tallo principal no es muy afectado por la disponibilidad de recursos, y sí depende directamente de la cantidad de nudos que se diferencian en el mismo durante la etapa vegetativa. Para una misma y particular condición fotoperiódica, dada por la fecha de siembra y la latitud, las variedades más sensibles que corresponden a los grupos de madurez más largos, y a su vez que poseen hábito de crecimiento indeterminado, suelen tener más nudos en el tallo principal. Por lo tanto, la principal práctica de manejo que condiciona el número de nudos en el tallo es la elección de la variedad en cada localidad y en cada fecha de siembra (Kantolic, 2003).

El crecimiento y la supervivencia de estos nudos están condicionados por la tasa de crecimiento del cultivo y los factores ambientales que la regulan. Cuando ocurren deficiencias nutricionales e hídricas principalmente luego de floración el número de nudos en las ramas se ve muy afectado, en cambio el número de nudos en el tallo principal no sufre variaciones (Kantolic, 2003).

2.4.2 Número de vainas y granos

Con respecto al número de vainas por nudo es el resultado de los fenómenos de generación y mortandad de flores y frutos (Kantolic, 2003). Un bajo porcentaje de estas logran convertirse en vainas maduras con semillas (20 al 60 %). Esto no está relacionado con la viabilidad del polen o la falta de fertilización, dado que la gran mayoría de las flores que abortan están fecundadas (Abernethy et al., citados por Quijano, 2015). La generación comienza con la iniciación de primordios florales tempranamente en el ciclo, y

continúa con su posterior desarrollo y crecimiento, hasta convertirse en estructuras florales fértiles (Kantolic, 2003).

La falta de respuesta en el número de vainas y granos por nudo ante muy alta disponibilidad de asimilados hace suponer la existencia de otros procesos involucrados en la supervivencia de las mismas, que operan a niveles de organización menores al de planta entera (Egli y Bruening, citados por Molino, 2011).

Además de esto, Kantolic (2003) plantea que toda condición ambiental que favorezca el ritmo de fotosíntesis y la tasa de crecimiento del cultivo, conducirá a maximizar el número de vainas por nudo. A su vez Nico (2016), menciona que la extensión del fotoperíodo aumenta el número de vainas en racimos laterales y retrasan la elongación de las vainas en los racimos primarios, es decir, los días largos durante post-floración producen un aumento en el número de vainas por nudo al darse un mecanismo de atenuación de la interferencia entre vainas de distinta jerarquía.

El número de granos por vaina, tiene alto grado de control genético. Por ejemplo algunos genotipos tienen una alta proporción de vainas con tres lóculos fértiles, en cambio en otros predominan las vainas con dos lóculos, sin embargo esta característica generalmente no está relacionada a su rendimiento potencial, debido a que es complementada por el número total de vainas. A su vez, uno o más de los granos de la vaina pueden abortar antes de comenzar su fase de llenado efectivo, cambiando así el número de granos logrado por vaina. El aborto de los granos es inferior que el de las vainas y por lo general, su magnitud no tiene un efecto significativo en el rendimiento, excepto que se den ataques intensos de plagas o enfermedades que directamente afecten su supervivencia (Kantolic, 2003).

2.4.3 Peso de granos

Con respecto al segundo componente del rendimiento (el peso de los granos) comienza a aumentar sostenidamente entorno a 10 días luego de la fecundación, cuando la vaina ha alcanzado su máxima longitud, hasta alcanzar aproximadamente la madurez fisiológica (Kantolic, 2003).

El peso del grano depende de su tasa o ritmo de crecimiento y de la duración del período de llenado. Estos atributos están determinados genéticamente pero también varían de acuerdo a las condiciones ambientales (Kantolic et al., citados por Álvarez, 2010). La tasa de crecimiento del grano se maximiza cuando la temperatura se encuentra alrededor de los 23,5°C, mientras que los fotoperíodos largos tienden a reducir la velocidad con la que crecen los granos. La mayoría de las variaciones en el tamaño de la semilla se

asocian a cambios en la duración del período efectivo de llenado, relacionado a cambios ambientales (Kantolic, 2003).

La variable en cuestión es sensible a la disponibilidad de asimilados luego de floración (Borras et al., citados por Molino, 2011). La posibilidad de compensar disminuciones en el número de granos con aumentos en el peso se va reduciendo, a medida que progresa el ciclo, ya que las disminuciones en la fotosíntesis pueden comprometer la disponibilidad de asimilados por semilla, reduciendo su tasa de crecimiento o la duración del llenado. Esta capacidad de compensación hace que el período R1-R3 no se considere crítico para el rendimiento. Posteriores limitaciones (principalmente durante la etapa R4-R6) sí tienen un efecto directo sobre el rendimiento, al causar una reducción en el número de granos, sin poder compensar a través de un mayor peso de los mismos (Kantolic, 2003).

En cuanto a las reducciones del área foliar provocada por defoliaciones, se tiene que las tardías suelen reducir el rendimiento de soja ya que el peso de las semillas está frecuentemente limitado por fuente (Egli, Borras et al., citados por Enrico et al., 2011). En experimentos en los que se redujo el área foliar durante el período de llenado de granos, se encontró que la proporción de la reducción en el peso de las semillas estuvo linealmente asociada con disminuciones en la relación fuente/destino, por debajo de un cierto umbral, correspondiente a cultivos con alto IAF y bajo número de granos. Estas reducciones estuvieron asociadas principalmente a disminuciones en la tasa de crecimiento de las semillas (Enrico et al., citados por Enrico et al., 2011).

La utilización de variedades precoces aumenta la posibilidad de lograr altos rendimientos, debido a que ubican el período crítico durante la primera parte del verano, en donde los niveles de radiación son altos. Esta práctica tiene dos puntos débiles, por un lado, el acortamiento de la etapa prefloración que disminuye el índice de área foliar cayendo por debajo del nivel que permite interceptar la máxima radiación; y por otro lado, las variedades de ciclo corto son poco sensibles al fotoperíodo y debido a que las temperaturas son altas en el momento en el que ocurre el período crítico, la etapa tiende a acortarse. En situaciones donde se atrasa la fecha de siembra, se retrasa también la ubicación del período crítico hacia momentos con menor radiación incidente y baja la expectativa del rendimiento. Cuando el nivel inicial de agua o la fertilidad química y estructural del suelo son bajas, podría resultar útil elegir variedades de ciclo más largo, las cuales exploran un ambiente con menos radiación incidente, pero mantienen una alta eficiencia de interceptación (Kantolic, 2003).

2.5 HIPÓTESIS

Hipótesis general: los genotipos de soja con mayor tolerancia a la sequía, presentan caracteres fisiológicos identificables en el campo que podrían servir para discriminar su comportamiento y su rendimiento final.

Hipótesis específicas:

1) Diferentes genotipos de soja presentan distinto comportamiento de la conductancia estomática en el campo a igualdad de condiciones ambientales y es posible discriminarlos. Existen diferencias en gs entre el ambiente bajo riego y seco.

2) El potencial osmótico en turgencia está relacionado con la tolerancia a la sequía en muchos cultivos. Este parámetro es potencialmente útil para discriminar cultivares.

3) La firma espectral de la reflectancia y algunos de los índices de vegetación permiten discriminar entre situaciones de riego y seco, y es posible utilizarlos para diferenciar cultivares bajo estrés leve.

4) Algunos componentes del rendimiento final permiten discriminar entre cultivares.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 LOCALIZACIÓN Y PERÍODO EXPERIMENTAL

El ensayo se realizó en la Unidad de Cultivos de secano del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (La Estanzuela), localizada en el km 11 de la ruta 50, en el paraje Semillero, departamento de Colonia, República Oriental del Uruguay.

El cultivo de soja se realizó en un suelo clasificado como brunosol éutrico típico, perteneciente al grupo CONEAT 10.6a; el cual presenta un horizonte argilúvico y que carece de transición abrupta entre los horizontes A y B. La relación de porcentajes de arcilla entre los horizontes B y A es de 1,2 o mayor pero menor de 2 (Altamirano et al., 1976). En el Cuadro No. 1 se visualizan las características hídricas de dicho suelo.

Cuadro No. 1. Caracterización hídrica del suelo brunosol éutrico típico de INIA “La Estanzuela”.

Profundidad cm	Da* g.cm⁻³	CC**% volumen.....	PMP***	AD****	mm AD***** horizonte⁻¹
0-20	1,23	37,2	21,4	15,8	31,6
20-50	1,36	41,0	23,3	17,8	53,3
50-65	1,38	36,5	19,9	16,6	24,9
65-90	1,39	38,1	21,2	16,9	42,1

* Densidad aparente. ** Capacidad de campo (0,01 MPa). *** Punto de marchitez permanente (1,5 MPa). **** Agua disponible (CC-CMP). ***** Cantidad de agua disponible en milímetros según horizonte en el suelo.

Fuente: adaptado de Capurro (2016).

3.2 MANEJO DEL CULTIVO DE SOJA

En cuanto al manejo previo a la siembra, se realizó una fertilización con fosfato de amonio y sulfato doble de K y Mg en la primera fecha, y en las posteriores se aplicaron diferentes herbicidas para el control de malezas, tal como ilustra el Cuadro No. 2. Cabe destacar que el cultivo antecesor a la soja fue maíz.

Cuadro No. 2. Fertilización y control de malezas previas a la siembra del cultivo.

Fecha	Aplicaciones
12/10/2017	Fertilización basal: 50 kg.ha ⁻¹ fosfato de amonio (18-46/46-0) + 100 kg.ha ⁻¹ sulfato doble de K y Mg (21,5 K 20 + 10,5 Mg + 21 S)
12/10/2017	Herbicida Panzer, (3 L.ha ⁻¹) + 2-4 D amina, (800 mL.ha ⁻¹)
23/10/2017	Herbicida pre-emergente Dual Gold 960 EC (1,7 L.ha ⁻¹) + Sencor 480 SC (1,1 L.ha ⁻¹) + Boral (1 L.ha ⁻¹) + Round Up Full II (2,5 L.ha ⁻¹)

La siembra del cultivo de soja se realizó el día 23 de noviembre de 2017 y se constató la emergencia del mismo el día 4 de diciembre. Durante la etapa de cultivo se realizaron aplicaciones de herbicidas, insecticidas y fertilizantes foliares en 4 fechas (02/01, 23/01, 12/02 y 01/03, Cuadro No. 3). La cosecha total de la parcela se realizó con una cosechadora experimental el día 16 de mayo de 2018; la cual fue retrasada por la alta precipitación antecedente.

Cuadro No. 3. Aplicaciones de agroquímicos durante la etapa de cultivo.

Producto	Dosis
Alsystin (insecticida)	150 mL.ha ⁻¹
Intrepid (insecticida)	150 mL.ha ⁻¹
Round Up UltraMax (herbicida)	2 kg.ha ⁻¹
Basfoliar (Fertilizante foliar)	1 kg.ha ⁻¹
Coadyuvante GRUN OL	700 mL ha ⁻¹
Curyom 550 EC (insecticida)	300 mL.ha ⁻¹
Solomon ^{Oteq} (insecticida)	300 mL.ha ⁻¹
Basfoliar	1 kg.ha ⁻¹
Coadyuvante GRUN OL	700 mL.ha ⁻¹
Curyom 550 EC	300 mL.ha ⁻¹
Solomon ^{Oteq}	300 mL.ha ⁻¹
Coadyuvante GRUN OL	700 mL.ha ⁻¹
Curyom 550 EC	300 mL.ha ⁻¹
Solomon ^{Oteq}	300 mL.ha ⁻¹
Clorpirifos 48 (insecticida)	800 mL.ha ⁻¹
Coadyuvante GRUN OL	700 mL.ha ⁻¹

3.3 EXPERIMENTOS

3.3.1 Diseño del experimento

El trabajo experimental se llevó a cabo en dos ensayos en sitios adyacentes, uno bajo riego y el otro en seco, donde se evaluó el comportamiento productivo y fisiológico de 20 cultivares de soja. El diseño experimental fue de bloques completamente aleatorizados, con tres repeticiones. Cada bloque consistió de 20 parcelas, de 5 m de largo, con 4 surcos a 0,42 m entre surcos. Al comienzo y fin de cada bloque se sembró una parcela adicional de 8 surcos con el fin de uniformizar el efecto borde en todo el ensayo. La siembra se efectuó utilizando una sembradora de precisión neumática, lo que garantiza una distribución uniforme del cultivo, entre 11 y 12 plantas por metro lineal, medidas al final del ensayo.

3.3.2 Tratamientos

Cada ensayo (ambiente bajo riego y seco) constó de 20 cultivares diferentes, que fueron selecciones elite del programa de mejoramiento genético

de INIA, dentro de los cuales se seleccionaron 9 cultivares (subrayados) para las medidas fisiológicas.

Cultivares:

- 1248 5
- 100-14
- 136 TARD-7
- 813 9
- 813 17
- 85-2-8-19
- DM 6.2i
- DM 6.8i
- GÉNESIS 5601
- 133 TARD-21
- 104-18
- 104-19
- 114-13
- 114-9
- 124-15
- GÉNESIS 5602
- NA 5509 RG
- 102-4
- NA 5909 RG
- YM10-3310

3.3.3 Diseño y manejo del ambiente bajo riego

El riego se realizó con un ala autoportante de 22 m en cada lateral, que aplicaba una pluviometría no erosiva entre 10-20 mm por día. Cada fecha de riego se realizó cuando el contenido de agua en el suelo llegaba al umbral permitido de agotamiento de agua ($p=0,40$) en el perfil de humedecimiento. El agotamiento permitido del 40% del agua disponible en el perfil corresponde a su vez a 60% del agua disponible. El contenido de agua en el suelo se monitorea con sensores de capacitancia (Meter Group, USA), y a través del balance hídrico del suelo.

Durante el ciclo del cultivo se realizaron 13 riegos (Cuadro No. 4) los cuales sumaron un total de 196 mm, a esto se le adicionaron las precipitaciones ocurridas en el período que se visualizan en el Cuadro No. 5 junto con la temperatura media.

Cuadro No. 4. Cantidad de agua de riego aplicada en el cultivo de soja 2017-2018.

Fecha	Lámina aplicada (mm)
28/11/2017	12
05/12/2017	12
13/12/2017	12
27/12/2017	10
08/01/2018	15
26/01/2018	20
01/02/2018	20
08/02/2018	15
20/02/2018	15
27/02/2018	18
05/03/2018	12
07/03/2018	0
10/03/2018	20
12/03/2018	15
Total	196

Cuadro No. 5. Precipitación acumulada y temperatura media diaria por década en el ciclo del cultivo de soja.

Mes	Década	Precipitaciones (mm)	Temperatura media (°C)
Oct.	1	52,3	15,9
	2	17,2	15,9
	3	52,2	17,0
Nov.	1	31,3	18,9
	2	29,9	18,1
	3	0,0	17,8
Dic.	1	6,1	21,6
	2	67,1	21,1
	3	54,6	24,1
Ene.	1	8,5	23,8
	2	142,0	23,8
	3	2,9	23,0
Feb.	1	75,5	24,7
	2	0,6	22,1
	3	0,0	20,8
Mar.	1	6,0	22,8
	2	125,0	19,6

3.3.4 Evaluaciones

En cada una de las 3 parcelas de los 9 cultivares seleccionados se llevaron a cabo periódicamente durante el crecimiento del cultivo las siguientes evaluaciones: contenido de agua en el suelo, fenología, porcentaje de cobertura verde, índice de área foliar (IAF), conductancia estomática, potencial osmótico en turgencia, reflectancia de la canopia, y en la cosecha, los componentes del rendimiento.

3.3.4.1 Contenido de agua en el suelo

Para medir el contenido de agua en el suelo se utilizaron sensores de capacitancia (FDR, 10HS Meter Group, USA); instalados en un punto central de cada ensayo (riego y secano), a 4 profundidades (15, 30, 45 y 60 cm), registrando datos cada 15 minutos. El equipo de colecta y transmisión de datos fue un registrador Tegra (Tegra S.A., UY) que permitía el registro, almacenaje y transmisión web de los datos de cada ensayo.

3.3.4.2 Fenología

La evolución del desarrollo del cultivo se llevó a cabo a través de la fenología del mismo y la escala utilizada fue la desarrollada por Fehr y Caviness (1971). Se realizaron observaciones visuales dos veces por semana teniendo como criterio de definición del estadio de la parcela, cuando el 50% de la misma estaba en un determinado estadio. Se expresaron los estadios desde el día de siembra hasta madurez fisiológica.

3.3.4.3 Evolución de la cobertura verde del cultivo

La cobertura verde del cultivo se obtuvo midiendo la relación entre la cantidad de píxeles totales de una imagen fotográfica del área del cultivo y la cantidad de píxeles verdes de la canopia del mismo. Para tal medida se utilizó la aplicación Canopeo® (Oklahoma State University, USA) en un teléfono móvil. Se realizaron 3 muestreos por parcela una vez por semana, hasta alcanzar el estado reproductivo y luego cada 15 días. Cabe destacar que el momento del día empleado para esta medición fue la mañana (aprox. 10 a.m.). Los datos se registraron mediante una aplicación accesoria desarrollada para manejo de datos de los programas de mejoramiento, denominada Field Book® (Kansas State University, USA) que permitió llevar un registro ordenado de todos los datos obtenidos por parcela, bloque y ensayo, los cuales fueron finalmente enviados a un excel.

3.3.4.4 Índice de área foliar

A los efectos de medir la evolución del índice de área foliar de la soja en

las parcelas bajo estudio, se utilizó un ceptómetro lineal (modelo LP-80, Meter Group, USA), con 8 sensores PAR. Se realizaron medidas una vez por semana hasta llegar al estado reproductivo (R1) y luego cada 15 días. En dos sitios equidistantes dentro de cada parcela se midió la intercepción de luz. En cada uno de estos sitios se midió una o dos veces la luz incidente sobre la canopia, y en forma transversal a las filas de siembra de 3 a 4 posiciones en la superficie del suelo bajo la cubierta de la canopia.

3.3.4.5 Conductancia estomática

La conductancia estomática (gs) de las hojas fue medida con un porómetro de difusión dinámica AP4 (Delta-T Devices, UK) en todas las parcelas de los cultivares seleccionados. Se recalibraba el porómetro cada vez que la diferencia de temperatura entre las medidas fuera superior a 3°C. Las mediciones de conductancia se realizaron en 4 momentos, correspondientes a 4 estadios fenológicos (V7, R1, R3 y R5). Se seleccionaron 3 hojas por parcela y se midió la conductancia estomática en el folíolo central de la 3^a- 4^a. hoja expandida y en buen estado, en tres momentos del día: mañana (8:00~9:00), mediodía (11:00~12:00) y tarde (13:00~15:00). Se buscó que todas las hojas estuvieran en la misma posición relativa respecto al Sol, a los efectos de minimizar la variabilidad entre las medidas. Los detalles de las mediciones se visualizan en el Cuadro No. 6.

Cuadro No. 6. Mediciones de conductancia estomática según fecha y momento del día.

Estadio	Fecha	Mañana	Mediodía	Tarde
V7	11/1/2018	7:30	12:00	-
R1	1/2/2018	8:39	11:06	13:20
R3	14/2/2018	8:39	11:06	16:08
R5	7/3/2018	9:04	11:39	14:23

Se evaluó la diferencia relativa entre la gs en la mañana respecto a la gs en la tarde como se aprecia en la ecuación 1.

$$\text{Ecuación 1. } \frac{\text{gs mañana} - \text{gs tarde}}{\text{gs mañana}}$$

3.3.4.6 Potencial osmótico en turgencia

Se evaluó el potencial osmótico en turgencia de los dos ensayos (riego y seco) en 3 estadios fenológicos R1, R3 y R5. Para evaluar el potencial osmótico en turgencia, se muestrearon 5-6 folíolos centrales por parcela de la

3^a-4^a. hoja expandida en buen estado y de tamaño similar. Los folíolos de cada parcela fueron puestos en un tubo Falco de 100 mL con agua destilada, previamente identificado. Los tubos con las muestras fueron puestos con hielo en un contenedor térmico hasta que fueron llevados al laboratorio, con un máximo de media hora entre el muestreo y la llegada al laboratorio. En este, cada muestra fue puesta en el refrigerador (6°C) por 15 horas.

Para la medición del potencial osmótico en turgencia se siguió el procedimiento de Bartlett et al. (2012), Mart et al. (2016), donde de los 5-6 folíolos seleccionados en la muestra se eligieron 3 de ellos, en los cuales la homogeneidad visual de los mismos fuera mayor. Cada folíolo fue secado con un papel secante para retirar el exceso de agua y se extrajo de cada uno un círculo de 3,8 cm de diámetro del centro de la hoja, procurando evitar la mayor cantidad de venas posibles. Este tejido muestreado fue puesto en nitrógeno líquido para la destrucción de las membranas celulares y se dejó descongelar por unos 30 s. Luego se hicieron punciones con una aguja hipodérmica en toda la superficie del círculo para facilitar el intercambio de agua. Cada muestra individual fue puesta en un potenciómetro de punto de rocío (Dew Point PotentiaMeter, WP4C, Meter Group, US) previamente calibrado. El potencial osmótico en turgencia fue expresado en MPa.

3.3.4.7 Reflectancia de la canopia

La reflectancia se evaluó a nivel de la canopia en los dos ensayos (riego y seco) en 4 estadios fenológicos: V7, R1, R3 y R5. Las medidas de reflectancia se realizaron en días claros, casi sin nubes entre las 11 y las 15 horas. A tal efecto se utilizó un espectroradiómetro PSR 2500 (Spectral Evolution, US), con un rango espectral de 350 nm a 2500 nm, y una resolución de 3 nm. Para las medidas de la canopia, el ángulo del campo de visión fue de 23°, lo que permitió un área de muestreo de unos 35 cm de diámetro. Cada medida, fue el promedio de 10 barridos (scans). Para la calibración de referencia se utilizó un panel 99% blanco de 12,7x12,7 cm para medir la radiación solar incidente. La reflectancia se evaluó realizando 3 medidas por parcela a unos 60 cm entre el sensor y la superficie de la canopia con el eje central en el área de muestreo en el centro de la fila de plantación.

Para la visualización y manejo de las firmas espectrales de las medidas, se utilizó el software DARWin SP Version 1.2 (US). Posteriormente los datos fueron exportados con formato CSV, para su posterior análisis y cálculo de los índices en Excel.

Con los datos de los espectros radiométricos de las parcelas, se calculó para cada muestra diferentes índices de vegetación a partir de la reflectancia (Cuadro No. 7), teniendo en cuenta diferentes longitudes de onda

seleccionadas en cada caso. Posteriormente, se promediaron los índices de vegetación de cada una de las 3 muestras en cada parcela obteniendo el promedio de cada índice por parcela.

Cuadro No. 7. Índices de vegetación evaluados.

Índice	Fórmula	Referencia
NDVI	$(R_{801}-R_{670}) / (R_{801}+R_{670})$	Daughtry et al. (2000)
NDVI ₇₀₅	$(R_{750}-R_{705}) / (R_{750}+R_{705})$	Gitelson y Merzlyak (1999)
MCARI	$[(R_{700}-R_{670})-0.2(R_{700}-R_{550})] \times (R_{700}/R_{670})$	Haboudane et al. (2002)
M-Index	$(R_{780}-R_{710}) / (R_{780}-R_{680})$	Singh et al. (2013)
PRI	$(R_{531}-R_{570}) / (R_{531}+R_{570})$	Gamon et al. (2011)
sPRI	$(PRI+1) / 2$	Letts et al. (2008)
NDWI	$(R_{860}-R_{1240}) / (R_{860}+R_{1240})$	Gao et al. (1996)
R653/931	(R_{653} / R_{931})	Singh et al. (2013)
Red/Green	$\sum(R_{600}:R_{699}) / \sum(R_{500}:R_{599})$	Tucker (1979)
Red-Edge NDVI	$(NIR-\text{Red edge}) / (NIR +\text{Red edge})$	Gitelson y Merzlyak (1999)
Chl- Index	$\sum(R_{840}:R_{870}) / \sum(R_{720}:R_{730})$	Singh et al. (2013)
R650/940	(R_{650} / R_{940})	Singh et al. (2013)

3.3.4.8 Cosecha y componentes del rendimiento

La cosecha total de cada parcela se realizó el 16 de mayo de 2018, debido a la cantidad de precipitación antecedente ésta se retrasó un poco más del óptimo. El peso de grano final de cada parcela se corrigió a 13% de humedad de acuerdo al porcentaje de humedad del grano en el momento de la cosecha.

Previo a la cosecha final y con defoliado total de las plantas, el 16 de abril de 2018 se realizó un muestreo para evaluar los componentes del rendimiento, que consistió en elegir un metro lineal de plantas de los cultivares seleccionados por parcela, en todas las parcelas del ensayo. Esto se realizó de manera tal, que las muestras escogidas fueran representativas del resto de la parcela, por lo tanto, no debían estar afectadas por plagas, enfermedades, pisoteo, etc., es decir, encontrarse en buen estado sanitario. Luego de esto se

cortaron las plantas por la base del tallo de modo de extraer la mayor parte de la planta. Se determinan a partir de esto los componentes de rendimiento: número de plantas, vainas y granos, y peso de los mismos. Mediante la determinación de dichos componentes se obtiene un rendimiento estimado por hectárea.

3.3.5 Análisis estadístico

Los parámetros fisiológicos analizados fueron: duración de los estadios fenológicos, potencial osmótico, conductancia estomática, índices de vegetación (reflectancia de la canopia), rendimiento y sus componentes. Se realizaron diferentes análisis estadísticos con el programa InfoStat versión 2018, para llevar a cabo el análisis de varianza, tomando en cuenta el diseño original de bloques completos al azar en dos ambientes (riego y seco). Se realizó el análisis de varianza y la diferencia de medias de ambos ambientes (riego y seco) para el total de los cultivares; mientras que para el análisis de las medias de los mismos se realizó para cada uno de los ambientes. El método de comparación de las medias utilizado fue LSD Fisher, considerando un nivel de significación de 0,05.

En el caso de la comparación de los cultivares en cada uno de los ambientes para la reflectancia de la canopia en todo el espectro radiométrico (firma espectral), utilizando todas las longitudes medidas, donde no se compararon las medias de los mismos, sino que se utilizó el p-valor del factor cultivar del análisis de varianza para cada una de las longitudes de onda medidas. Se prefirió este análisis, al clásico análisis de medias, ya que se busca identificar cuáles longitudes de onda son diferentes o iguales entre los cultivares dentro de cada ambiente, indistintamente de cuál es el mayor o menor.

4. RESULTADOS

4.1 CONTENIDO DE AGUA EN EL SUELO

En la Figura No. 7 se aprecia la evolución del contenido de agua en el perfil del suelo a la profundidad radicular, tanto en el ambiente de secano como en el de riego, que está comprendido entre los límites de CC y CMP, superior e inferior respectivamente. A su vez entre estos límites, se encuentra el umbral de agotamiento permitido del agua disponible en el suelo (P_40% AD). Para las condiciones bajo secano se observa que en dos períodos, uno comprendido entre los 60 y 80 días después de la siembra, y el otro entre los 100 y 120 días, el contenido de agua en el suelo se encuentra por debajo de dicho umbral, mientras que en el ambiente bajo riego esto ocurre sólo en cortos períodos. Por otro lado, en la mayor parte del ciclo el contenido de agua en el suelo en este último ambiente se encuentra por encima de secano, excepto en dos momentos (entre los 80 y 100 días y al final del período).

CC= capacidad de campo; CMP= coeficiente de marchitez permanente; P_40%_AD= umbral de agotamiento permitido del agua en el suelo

Figura No. 7. Evolución del contenido de agua en el suelo (mm) a la profundidad radicular según días a la siembra medido con sensores 10HS.

4.2 CONDICIONES DE TEMPERATURA Y DÉFICIT DE PRESIÓN DE VAPOR (DPV) DEL AIRE

En la Figura No. 8 se puede apreciar la evolución de la temperatura y el DPV del aire, para los cuatro estadios fenológicos en donde se evaluó la conductancia estomática. Se constata una evolución similar diaria para dichas variables y el máximo del DPV se da cuando la temperatura del aire es máxima. Para los estadios V7 y R3 se registraron valores de DPV más altos comparados con el resto de las fechas, presentando en el primero mayor temperatura que el resto y un comportamiento más variable entre las curvas.

Figura No. 8. Temperatura del aire y déficit de presión de vapor (DPV) para los cuatro estadios evaluados: V7 (11 de enero), R1 (1 de febrero), R3 (14 de febrero) y R5 (8 de marzo).

4.3 CARACTERES FISIOLÓGICOS EVALUADOS

4.3.1 Evolución de la fenología del cultivo

Se evidenció un cambio significativo en la longitud de algunas de las etapas fenológicas de acuerdo al ambiente en que se desarrollaron los cultivares de soja (Cuadro No. 8). En el cultivo bajo el ambiente de secano (Figura No. 9) se aprecia que el largo total del ciclo para los cultivares seleccionados fue similar en cuanto a su duración en días, así como también en

las etapas tempranas del cultivo, dentro del período vegetativo del mismo (siembra-V7). Por el contrario, en las etapas siguientes se observan diferencias en cuanto a la duración de cada subperíodo establecido.

Figura No. 9. Duración de los estadios fenológicos de los cultivares de soja en el ambiente de secano. Promedio de 3 parcelas por cultivar.

En el ambiente con riego (Figura No. 10) se observa, al igual que en el de secano, un comportamiento similar entre los cultivares en cuanto al largo del período vegetativo y total del ciclo, presentando diferencias sólo en la duración de la fase reproductiva.

En cuanto al análisis estadístico visualizado en el Cuadro No. 8 puede determinarse que tanto para el ambiente bajo riego como para el de secano, hay diferencias significativas entre cultivares en todas las etapas fenológicas del cultivo. Al comparar ambos ambientes, en secano se observa que el periodo V1-V7 es significativamente mayor que en el ambiente de riego, y por el contrario en la fase floración-inicio de formación de vainas (R1-R3) ocurre un acortamiento de dicha etapa, dado que es significativamente menor que en el ambiente bajo riego.

Figura No. 10. Duración de los estadios fenológicos de los cultivares de soja en el ambiente bajo riego. Promedio de 3 parcelas por cultivar.

Cuadro No. 8. Duración de los estadios fenológicos del cultivo de soja bajo secano y riego.

Cultivar	Siembra-V1	V1-V4	V4-V7	V7-R1	R1-R3	R3-R5	R5-R6	Siembra-R6
SECANO								
136 TARD-7	17,0 c	16,0 a	12,0 bc	32,3 a	9,3 bc	16,7 bc	11,3 cd	115,0 ab
DM 6.8i	18,7 b	14,0 bc	12,0 bc	31,0 ab	7,0 c	14,7 bc	14,7 b	112,3 b
813_9	18,7 b	14,0 bc	11,7 bc	31,7 a	7,0 c	17,3 bc	14,0 b	115,0 ab
813_17	18,7 b	13,7 bc	11,7 bc	31,0 ab	7,0 c	17,7 bc	13,0 bc	115,0 ab
DM 6.2i	19,7 a	13,3 c	13,3 ab	22,3 c	14,7 a	14,7 bc	14,3 b	112,3 b
GÉNESIS 5601	17,0 c	16,0 a	12,0 bc	24,7 c	13,3 ab	18,0 b	13,3 bc	114,3 ab
85-2-8-19	18,7 b	14,3 bc	13,0 abc	24,7 c	12,3 ab	14,0 c	19,7 a	112,0 b
1248_5	18,7 b	15,0 ab	11,3 c	28,3 b	10,0 bc	14,7 bc	14,0 b	112,3 b
100-14	20,0 a	13,0 c	14,0 a	29,7 ab	6,3 c	23,0 a	10,3 d	117,6 a
Promedio	18,6 ns	14,4 a	12,3 a	28,4 ns	9,7 b	16,8 ns	13,8 ns	114,0 ns
RIEGO								
136 TARD-7	17,0 b	16,0 a	10,0 ab	33,0 a	9,0 c	20,3 ab	13,3 abc	115,0 bcd
DM 6.8i	18,7 a	12,3 cd	11,0 a	26,3 c	14,7 a	18,0 cd	13,0 bc	115,0 bcd
813_9	18,7 a	14,3 b	10,3 ab	29,3 b	12,0 b	18,7 bcd	12,3 c	115,3 abc
813_17	18,7 a	14,3 b	10,3 ab	24,7 c	15,0 a	20,0 abc	14,0 abc	117,0 ab
DM 6.2i	19,0 a	14,3 b	9,7 ab	24,7 c	15,0 a	13,3 f	14,7 abc	111,0 d
GÉNESIS 5601	18,7 a	12,0 b	11,3 a	25,7 c	15,0 a	15,7 e	14,0 abc	112,3 cd
85-2-8-19	18,7 a	13,7 bc	10,3 ab	25,0 c	15,3 a	17,3 de	14,0 abc	114,3 bcd
1248_5	18,7 a	14,0 b	8,7 b	25,7 c	15,0 a	19,7 abc	14,3 ab	117,0 ab
100-14	18,7 a	12,0 b	11,3 a	30,0 b	11,3 bc	21,0 a	15,0 a	119,3 a
Promedio	18,5	13,7 b	10,3 b	27,2	13,6 a	18,2	13,8	115,1

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). ns=no significativo

4.3.2 Evolución de la cobertura vegetal

Se pueden identificar tres etapas en la evolución de la cobertura vegetal (Figuras No. 11 y No. 12). En el ambiente de secano, la primera etapa representa las fases iniciales del cultivo, y presenta incrementos crecientes donde todos los cultivares evolucionan de forma similar. En la segunda etapa se observan incrementos decrecientes, donde el cultivar 813_17 muestra una evolución inferior al resto. Por último, en la tercera fase se llega a una cobertura máxima y luego se aprecia una caída acentuada en todos los cultivares hasta la senescencia de la canopia (Figura No. 11).

(n=9 medidas por cultivar por fecha)

Figura No. 11. Evolución de la cobertura verde promedio (%) bajo el ambiente de secano para los diferentes cultivares de soja.

(n=9 medidas por cultivar por fecha)

Figura No. 12. Evolución de la cobertura verde promedio (%) bajo el ambiente de riego para los diferentes cultivares de soja.

Por otro lado, en el caso del ambiente bajo riego se puede observar una evolución similar al ambiente en seco, con la diferencia que la caída luego de cobertura máxima es más lenta, siendo más marcada para el cultivar 100-14 y siendo el cultivar 813_17 nuevamente el que posee menor cobertura durante la mayor parte del ciclo (Figura No. 12). El porcentaje de cobertura verde promedio bajo riego es superior a seco entre los 40 y 54 días a la siembra, mientras que en el resto del período es similar entre los ambientes (Figura No. 13).

Las barras representan el error estándar de la media (n=3)

Figura No. 13. Evolución de la cobertura verde promedio (%) para los ambientes bajo riego y seco.

4.3.3 Índice de área foliar

Al analizar la evolución del índice de área foliar para los cultivares seleccionados en seco y riego (Figuras No. 14 y No. 15) se aprecian diferencias entre ambos ambientes. En primer lugar, los valores de IAF que alcanzaron los cultivares bajo riego fueron marcadamente mayores que en seco (presentando un máximo cercano a 7 y 5 respectivamente) y a su vez la tasa de crecimiento también fue mayor (Figura No. 16).

En el ambiente de secano, los cultivares no presentaron grandes diferencias entre sí, teniendo un comportamiento similar en todo el ciclo. La curva de IAF indica para todos los cultivares en este ambiente un incremento similar hasta entrada la fase reproductiva y luego un descenso hacia fines del ciclo.

Por otro lado, los cultivares en el ambiente con riego presentan un comportamiento diferente, teniendo el 100-14 un mayor IAF desde el inicio de la fase reproductiva (día 63) pero una caída marcada a partir de R4 (día 92), contrario al caso del cultivar 813_17 que tuvo el menor IAF hasta llegar al inicio de la fase reproductiva, superando luego al resto de los cultivares.

(n=4 medidas por cultivar por fecha)

Figura No. 14. Evolución del índice de área foliar (IAF) en secano para los diferentes cultivares de soja.

(n=4 medidas por cultivar por fecha)

Figura No. 15. Evolución del índice de área foliar (IAF) en riego para los diferentes cultivares de soja.

En la Figura No. 16 se puede observar que el IAF promedio en cada ambiente tuvo una evolución similar hasta alcanzar los 43 días aproximadamente y luego se mantiene superior el IAF en el ambiente bajo riego, haciéndose cada vez más notoria la diferencia entre ambas curvas.

Las barras representan el error estándar de la media (n=2)

Figura No. 16. Evolución del índice de área foliar promedio para los ambientes de riego y seco.

4.3.4 Conductancia estomática de la hoja

Se evaluó la conductancia estomática de la hoja en 4 fechas correspondientes a diferentes estadios fenológicos del cultivo. En la primera fecha (V7, Cuadro No. 9), se puede observar que la misma fue mayor al mediodía que en la mañana para todos los cultivares, tanto para el ambiente bajo riego como para el de seco. Excepto en la mañana en seco, se encontraron diferencias significativas entre los cultivares. Al comparar los dos ambientes se pueden apreciar diferencias significativas, presentando una mayor conductancia en riego, tanto en la mañana como al mediodía.

Cuadro No. 9. Conductancia estomática de las hojas ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para riego y seco para el 11 de enero de 2018 (estadio V7).

Cultivar	Mañana ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Mediodía ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Tarde ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
SECANO			
136 TARD-7	155,2 ns	282,2 bc	sd
DM 6.8i	140,0	443,7 abc	
813_9	152,5	261,8 c	
813_17	176,9	348,5 abc	
DM 6.2i	140,6	498,8 a	
GÉNESIS 5601	149,8	420,5 abc	
85-2-8-19	167,3	468,1 ab	
1248_5	166,3	417,3 abc	
Promedio	156,1 b	392,6 b	
RIEGO			
136 TARD-7	210,0 ab	505,0 ab	sd
DM 6.8i	210,8 ab	546,7 ab	
813_9	193,7 b	460,8 b	
813_17	207,2 ab	610,8 a	
DM 6.2i	219,3 ab	498,3 ab	
GÉNESIS 5601	193,7 b	551,7 ab	
85-2-8-19	203,3 ab	547,5 ab	
1248_5	224,3 a	522,0 ab	
Promedio	207,8 a	530,4 a	

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). sd=sin dato, ns=no significativo, n=9

La conductancia estomática de las hojas en la segunda fecha (R1, Cuadro No. 10), es mayor en la mañana que al mediodía y en la tarde, para los dos ambientes. En seco, en los tres momentos del día evaluados, se encuentran diferencias significativas entre los cultivares pero sin embargo, en riego solo se evidencian en la mañana y en la tarde. Por otro lado, al comparar estadísticamente ambos ambientes la conductancia estomática de las hojas bajo riego es siempre mayor que en seco.

Se destaca la importancia de una reducción relativa promedio del 40% en conductancia estomática entre la mañana y la tarde, tanto en seco como en riego, no presentando diferencias significativas entre ambos ambientes, pero

sí se encontraron diferencias entre los cultivares en el ambiente con mayor déficit hídrico en el suelo (Cuadro No. 10).

Cuadro No. 10. Conductancia estomática de las hojas ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para riego y secano el 1 de febrero de 2018 (estadio R1).

Cultivar	Mañana ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Mediodía ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Tarde ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Relación mañana/tarde
SECANO				
136 TARD-7	288,5 bc	97,7 b	160,6 b	0,44 a
DM 6.8i	327,1 abc	168,3 a	205,6 ab	0,34 ab
813_9	300,2 bc	148,1 ab	173,4 ab	0,41 ab
813_17	241,9 c	134,4 ab	190,4 ab	0,21 b
DM 6.2i	329,5 abc	94,3 b	163,7 b	0,50 a
GÉNESIS 5601	334,1 ab	107,3 ab	167,6 ab	0,50 a
85-2-8-19	411,1 a	136,3 ab	189,4 ab	0,52 a
1248_5	314,8 bc	138,9 ab	210,3 a	0,31 ab
Promedio	318,4 b	128,2 b	182,6 b	0,40 ns
RIEGO				
136 TARD-7	454,2 ab	214,9 ns	306,2 a	0,30 ns
DM 6.8i	617,8 a	216,0	281,1 ab	0,52
813_9	437,7 b	284,3	288,1 ab	0,33
813_17	469,6 ab	236,6	292,4 ab	0,34
DM 6.2i	583,9 ab	172,4	301,1 ab	0,48
GÉNESIS 5601	415,5 b	214,9	211,9 b	0,46
85-2-8-19	468,2 ab	203,9	310,9 a	0,32
1248_5	592,2 ab	224,3	313,0 a	0,47
Promedio	504,9 a	220,9 a	288,1 a	0,40

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). ns=no significativo, n=9

En cuanto a la conductancia estomática de las hojas durante los días 14 de febrero y 7 de marzo (Cuadros No. 11 y No. 12), al igual que en la fecha anterior (R1), se observa una mayor conductancia estomática en la mañana, tanto en el ambiente bajo riego como en el de secano. Para ambas fechas al comparar dichos ambientes se observa que para riego la conductancia estomática es significativamente mayor en todos los casos excepto para la tarde correspondiente al 14 de febrero. En cuanto a la reducción relativa de la conductancia estomática de la mañana respecto a la tarde, se aprecian diferencias significativas entre riego y secano, siendo más del doble la

reducción en el ambiente bajo riego que en el de seco, lo cual está fundamentalmente explicado por una mayor conductancia en la mañana y no por una reducción en la tarde.

Analizando las fechas por separado, se aprecia, por un lado, que para el 14 de febrero (R3) bajo el ambiente de seco, se encuentran diferencias significativas en gs entre los cultivares en las mediciones realizadas al mediodía y en la tarde, mientras que en riego estas diferencias se observan solo al mediodía. Por otro lado, en la fecha 7 marzo (R5) se observan diferencias significativas en los tres momentos del día evaluados en seco, y en riego solo hay diferencias en las medidas de la tarde.

Cuadro No. 11. Conductancia estomática de las hojas ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para riego y seco para el 14 de febrero de 2018 (estadio R3).

Cultivar	Mañana ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Mediodía ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Tarde ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Relación mañana/tarde
SECANO				
136 TARD-7	437,8 ns	272,3 ab	353,9 ab	0,12 ns
DM 6.8i	413,0	277,3 ab	346,6 ab	0,12
813_9	485,6	285,4 ab	345,4 ab	0,26
813_17	381,6	268,8 ab	396,1 a	-0,07
DM 6.2i	372,4	271,6 ab	317,9 ab	0,14
GÉNESIS 5601	410,8	229,6 b	296,7 ab	0,28
85-2-8-19	362,3	356,7 a	274,1 b	0,15
1248_5	338,6	327,3 ab	284,1 b	0,14
Promedio	400,3 b	286,1 b	326,8 ns	0,14 b
RIEGO				
136 TARD-7	567,3 ns	318,1 ab	315,9 ns	0,43 ab
DM 6.8i	732,2	406,6 a	299,1	0,60 a
813_9	569,4	316,0 ab	381,3	0,31 ab
813_17	594,6	211,0 b	308,1	0,43 ab
DM 6.2i	747,8	322,6 ab	310,8	0,60 a
GÉNESIS 5601	550,0	349,8 a	323,5	0,44 ab
85-2-8-19	460,6	385,6 a	344,2	0,25 b
1248_5	657,2	347,1 a	297,1	0,54 ab
Promedio	609,9 a	332,1 a	322,5	0,45 a

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). ns=no significativo, n=9

Cuadro No. 12. Conductancia estomática de las hojas ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para riego y secano para el 7 de marzo de 2018 (estadio R5).

Cultivar	Mañana ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Mediodía ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Tarde ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Relación mañana/tarde
SECANO				
136 TARD-7	99,6 b	102,2 ab	80,7 b	0,39 ns
DM 6.8i	122,6 ab	115,1 ab	94,2 ab	0,38
813_9	120,0 ab	74,8 b	91,1 ab	0,23
813_17	122,4 ab	115,1 ab	91,9 ab	0,21
DM 6.2i	159,7 a	90,3 ab	108,6 ab	0,26
GÉNESIS 5601	128,3 ab	84,1 ab	88,6 ab	0,31
85-2-8-19	161,2 a	121,2 a	122,1 a	0,23
1248_5	116,9 ab	100,4 ab	83,3 ab	0,26
Promedio	128,8 b	100,4 b	95,1 b	0,28 b
RIEGO				
136 TARD-7	236,8 ns	131,9 ns	97,2 b	0,59 ns
DM 6.8i	338,4	194,8	132,7 ab	0,59
813_9	346,1	161,6	107,6 b	0,64
813_17	309,3	194,8	142,7 ab	0,45
DM 6.2i	384,6	199,0	106,4 b	0,72
GÉNESIS 5601	280,3	194,2	117,6 ab	0,69
85-2-8-19	409,3	202,1	165,8 a	0,57
1248_5	384,7	172,7	125,1 ab	0,65
Promedio	336,2 a	181,4 a	124,4 a	0,61 a

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). ns=no significativo, n=9

Se puede observar una relación diferente entre la conductancia estomática medida en la mañana respecto a la medida en la tarde, en función del ambiente y del estadio fenológico del cultivo. Al relacionar la caída relativa de la gs tarde respecto a la gs mañana con el rendimiento final (kg.ha^{-1}), se pueden hacer las siguientes observaciones: en primer lugar en el estadio R1 (1 de febrero), en riego, hay una tendencia a que los cultivares de mayor rendimiento final en grano (DM 6.8i y GÉNESIS 5601) tengan una reducción relativa promedio mayor de la gs medida en la tarde respecto a la medida en la mañana. En los cultivares en secano esta relación no se puede observar y esto se ve reflejado en GÉNESIS 5601, DM 6.2i y 85-2-8-19, los cuales presentaron rendimientos bajos a pesar de tener una alta relación mañana/tarde. Cabe

destacar que el coeficiente de correlación (r) no es significativo para las variables relacionadas, en los dos ambientes en conjunto (Figura No. 17-R1). En segundo lugar, siguiendo con la apreciación de que a mayor diferencia relativa entre la gs promedio medida en la mañana y en la tarde mayor es el rendimiento, parecería ser esto más consistente en R3 (14 de febrero) manteniéndose solo para el ambiente de riego. Los cultivares en los que se ve reflejada mayormente esta tendencia son DM 6.8i y 1248_5 (Figura No. 17-R3). Por último en el estadio R5 (7 de marzo) en pleno llenado del grano, la relación entre las variables es aún más acentuada ($r=0,88$), y aunque esta se cumple para ambos ambientes, siempre es mayor en riego. Los cultivares que se destacan son GÉNESIS 5601 y 1248_5 en riego, y DM 6.8i y 136 TARD-7 en seco (Figura No. 17-R5).

Nivel de significancia: ** p-valor<0,01; * p-valor<0,05

Figura No. 17. Rendimiento cosechado en función de la relación de gs mañana/gs tarde para riego (azul) y seco (rojo) en el estadio R1 (1 de febrero), R3 (14 de febrero) y R5 (7 de marzo), promedio por cultivar.

4.3.5 Potencial osmótico de las hojas en saturación

En el Cuadro No. 13 se puede ver que los valores de potencial osmótico en saturación obtenidos en las hojas son significativamente menores en el ambiente bajo seco que en el de riego, durante los estadios fenológicos R3 y

R5. No se encontraron diferencias significativas entre los cultivares bajo riego; y bajo secano, sólo se diferenciaron en el estadio R3, con un valor promedio alto (-0,76 MPa) observado en el cultivar 1248_5.

Cuadro No. 13. Potencial osmótico de la hoja en saturación (MPa) para los diferentes cultivares en riego y en secano, en tres estadios fenológicos: R1 (31 de enero), R3 (15 de febrero) y R5 (8 de marzo).

Cultivar	R1	R3	R5
SECANO			
136 TARD-7	-1,03 ns	-1,03 b	-1,12 ns
DM 6.8i	-0,94	-0,98 b	-1,13
813_9	-1,00	-0,99 b	-1,15
813_17	-0,97	-1,06 b	-1,17
DM 6.2i	-1,04	-0,97 b	-1,15
GÉNESIS 5601	-1,15	-1,04 b	-1,18
85-2-8-19	-1,11	-1,07 b	-1,13
1248_5	-1,36	-0,76 a	-1,06
Promedio	-1,08	-0,99 b	-1,14 b
RIEGO			
136 TARD-7		-0,77 ns	-0,89 ns
DM 6.8i		-0,79	-0,99
813_9		-0,85	-0,97
813_17		-0,86	-1,04
DM 6.2i		-0,86	-0,90
GÉNESIS 5601		-0,93	-0,91
85-2-8-19		-0,79	-0,99
1248_5		-0,86	-0,96
Promedio		-0,84 a	-0,96 a

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). ns =no significativo, n=9

Observando la relación entre rendimiento y potencial osmótico, se puede apreciar un comportamiento similar en los dos estadios evaluados, donde en el ambiente bajo riego se presenta un mayor rendimiento de la mano de un mayor potencial. Cabe destacar que en el estadio R5, hay un mayor ajuste lineal entre ambas variables (Figura No. 18).

Nivel de significancia: **p-valor<0,01; *p-valor<0,05

Figura No. 18. Rendimiento en función de potencial osmótico de la hoja en saturación (MPa) para los diferentes cultivares en riego y en secano, en 2 estadios fenológicos: R3 y R5.

4.3.6 Reflectancia de la canopia

4.3.6.1 Análisis del espectro radiométrico global

El objetivo del análisis global del espectro radiométrico es identificar aquellas longitudes de onda del espectro medido en donde haya diferencias significativas de reflectancia entre los cultivares o los ambientes. Del análisis de los cultivares en cada ambiente se puede apreciar (Figura No. 19), que en el rango de longitudes de onda correspondientes al espectro visible (400-700 nm), las cuales se utilizan para calcular la mayoría de los índices estudiados, los cultivares no se diferencian significativamente (p -valor $<0,05$) en las etapas fenológicas R1, R3 y R5; mientras que sí lo hacen en la etapa V7, en el ambiente en seco. Por otro lado, en el ambiente de riego, tampoco se encontraron diferencias significativas entre los cultivares en el rango visible al ojo humano (Figura No. 20).

Sin embargo, en rangos mayores de longitudes de onda se encontraron diferencias en la reflectancia entre los cultivares indistintamente si estaban en el ambiente con riego o en el ambiente de seco (Figuras No. 19 y No. 20). Centrándose en el ambiente de seco, los cultivares se diferencian significativamente en el espectro correspondiente al infrarrojo cercano (700-1300 nm), sólo para el estadio R1. Por otro lado, en R3 (Figuras No. 19 C), no se evidencian diferencias significativas entre los cultivares dado que para todas las longitudes el p -valor es mayor a 0,05 en este ambiente. Por último, para la fecha 6 de marzo (R5) se observan diferencias significativas entre cultivares solamente en el rango de longitudes entre 1450 y 1800 nm (Figura No. 19 D). Para el caso del ambiente de riego los cultivares se diferencian en el estadio en R1 solamente para el rango de longitudes de onda correspondiente al infrarrojo cercano (Figura No. 20 B).

Figura No. 19. Análisis espectral con el p-valor de cada longitud de onda para cada cultivar en el ambiente de secano estudiando las cuatro fechas: 11 de enero (A), 30 de enero (B), 13 de febrero (C) y 6 de marzo (D).

Figura No. 20. Análisis espectral con el p-valor de cada longitud de onda para cada cultivar en el ambiente de riego estudiando las cuatro fechas: 11 de enero (A), 30 de enero (B), 13 de febrero (C) y 6 de marzo (D).

4.3.6.2 Análisis de los índices de vegetación

Se calcularon dos tipos de relaciones de longitudes de onda en los espectros radiométricos: por un lado, los índices simples como la relación Red/Green, R650/940 y R653/931 y, por otro lado, índices más complejos como NDVI, NDVI 750, PRI, sPRI, MCARI, M-Index y NDWI. Del análisis de los índices de vegetación calculados, se pudieron constatar diferencias consistentes entre estos para los dos ambientes estudiados de riego y seco a través de los cultivares, mientras que las diferencias entre los mismos dentro de cada ambiente, no fueron evidenciadas en todos los índices de vegetación calculados.

Comparando los ambientes de riego y seco entre sí, para el promedio de todos los cultivares, en la fecha 11 de enero (V7) se aprecian diferencias significativas para todos los índices a excepción de M-Index y ChI_Index. En cuanto a R1, correspondiente al 30 de enero, todos los índices presentan diferencias significativas entre los dos ambientes. El 13 de febrero en R3, el único índice que no presenta diferencias significativas entre riego y seco es MCARI, mientras que en la última fecha correspondiente a 6 de marzo (R5), no son estadísticamente diferentes los índices entre ambos ambientes.

Del análisis del comportamiento de los índices de reflectancia entre los cultivos dentro de cada ambiente se puede decir que, respecto al índice Red/Green se observan diferencias significativas entre los cultivos para los ambientes de riego y seco en las dos primeras fechas (Cuadros No. 14 y No. 15), mientras que el 13 de febrero (R3, Cuadro No. 16) sólo se presentan diferencias entre cultivos en el ambiente bajo seco y bajo riego en R5 (6 de marzo, Cuadro No. 17). En cuanto a la evolución del índice en las cuatro fechas se observa que se mantiene relativamente constante alrededor de 0,6.

Para el índice NDVI sólo se observan diferencias significativas entre cultivos en R1 (30 de enero) en el ambiente bajo riego. Durante las cuatro mediciones se mantuvo en un valor de 0,9.

En relación al índice NDVI 750 sólo se encuentran diferencias significativas en R1 (30 de enero) en el ambiente de riego y en R5 (6 de marzo) en seco. El valor de dicho índice se mantiene constante durante las cuatro fechas.

En el caso del índice PRI hay diferencias significativas entre los cultivos durante R1 para los dos ambientes, mientras que en R3 y R5 sólo se diferenciaron los cultivos en el ambiente de seco. Al igual que en los índices mencionados anteriormente, los valores se mantienen relativamente constantes para las cuatro mediciones.

Por otro lado, en el índice sPRI (arreglo numérico del PRI para tener solo valores positivos) se observan diferencias entre los cultivos en R1 para ambos ambientes, mientras que al igual que el PRI las diferencias entre cultivos sólo se aprecian para seco en los estadios R3 y R5. Dicho índice no varía entre las cuatro mediciones, presentando un valor de 0,5.

En cuanto al índice MCARI, relacionado con el contenido de clorofila, en las dos primeras fechas (V7 y R1) presentan diferencias significativas sólo los cultivos en el ambiente bajo riego, pero en la última fecha (R5) se encuentran diferencias en los dos ambientes: riego y seco. A su vez hay una disminución del índice comparando la primera fecha (V7) con las demás (R1, R3 y R5) en el ambiente de seco.

Por otro lado, en el índice M-Index sólo se encuentran diferencias significativas entre los cultivos en R5 para los dos ambientes. El valor de dicho índice no varía a lo largo de las mediciones, encontrándose entre 0,8 y 0,9.

En el caso del índice NDWI presenta diferencias significativas en la primer (V7) y tercer fecha (R3) sólo en seco, mientras que en la última fecha (R5) esto ocurre sólo en riego.

Con respecto al índice Chl_Index tiene diferencias significativas entre los cultivos sólo en el ambiente bajo riego en V7 y R1, en cambio en R5 esto ocurre en el ambiente de seco.

En el índice R650/940 se aprecian diferencias significativas entre los cultivos en V7 y en R5 únicamente en el ambiente bajo riego. Mientras que para el índice R653/931 existen diferencias significativas entre los cultivos en V7 y R5 bajo riego, no ocurriendo esto en seco.

Por último, para el índice Redge NDVI, los cultivos presentan diferencias significativas para la primer fecha (V7) en riego, para la tercera fecha (R3) en seco y para R5 en ambos ambientes.

Cuadro No. 14. Índices de vegetación de la canopia en riego y secano, 11 de enero de 2018 (V7).

Cultivar	Red/Green	NDVI	NDVI 750	PRI	sPRI	MCARI	M-Index	NDWI	Chl_Index	R650/940	R653/931	Redge NDVI	Rendimiento (kg.ha ⁻¹)
SECANO													
136 TARD-7	0,53 b	0,92 ns	0,67 ns	-0,02 ns	0,49 ns	13,3 ns	0,78 ns	0,040 b	5,47 ns	0,05 ns	0,05 ns	0,30 ns	2785,5
DM 6.8i	0,55 a	0,92	0,67	-0,02	0,49	11,4	0,79	0,060 ab	5,51	0,05	0,06	0,31	3000,7
813_9	0,55 a	0,92	0,68	-0,02	0,49	11,4	0,79	0,050 b	5,40	0,05	0,05	0,29	2859,7
813_17	0,54 ab	0,92	0,70	-0,02	0,49	11,6	0,79	0,150 a	5,56	0,05	0,05	0,30	3102,2
DM 6.2i	0,54 ab	0,92	0,68	-0,02	0,49	12,4	0,79	0,040 b	5,58	0,05	0,05	0,31	3263,9
GÉNESIS 5601	0,54 ab	0,92	0,68	-0,02	0,49	13,1	0,79	0,060 ab	5,64	0,05	0,05	0,30	2658,5
85-2-8-19	0,56 a	0,91	0,66	-0,02	0,49	14,4	0,78	0,070 ab	5,38	0,06	0,06	0,29	3257,8
1248_5	0,56 a	0,91	0,67	-0,02	0,49	13,6	0,78	0,040 b	5,45	0,05	0,05	0,30	2993,1
Promedio	0,55 b	0,92 a	0,68 a	-0,02 a	0,49 a	12,7 a	0,79 ns	0,064 a	5,50 ns	0,05 b	0,05 b	0,30 a	2990,2
RIEGO													
136 TARD-7	0,68 a	0,88 ns	0,64 ns	-0,03 ns	0,49 ns	7,7 ab	0,78 ns	0,020 ns	5,41 ab	0,07 ab	0,07 ab	0,28 ab	4045,3
DM 6.8i	0,68 a	0,85	0,61	-0,03	0,49	7,9 ab	0,77	0,010	5,21 b	0,09 a	0,09 a	0,27 b	4274,1
813_9	0,61 b	0,89	0,64	-0,03	0,49	8,4 ab	0,78	0,010	5,38 ab	0,07 ab	0,07 ab	0,28 ab	4721,8
813_17	0,68 a	0,86	0,62	-0,03	0,48	7,2 b	0,78	0,005	5,41 ab	0,08 ab	0,08 ab	0,28 ab	4194,2
DM 6.2i	0,60 b	0,89	0,64	-0,03	0,49	8,9 ab	0,77	0,030	5,36 ab	0,07 ab	0,07 ab	0,28 ab	4820,7
GÉNESIS 5601	0,62 ab	0,89	0,66	-0,03	0,49	7,7 ab	0,79	0,020	5,61 a	0,06 b	0,06 b	0,29 a	4300,9
85-2-8-19	0,63 ab	0,85	0,63	-0,03	0,49	9,2 a	0,78	0,001	5,32 ab	0,08 ab	0,08 ab	0,27 b	4228,2
1248_5	0,64 ab	0,87	0,63	-0,03	0,49	7,5 ab	0,78	-0,010	5,41 ab	0,08 ab	0,08 ab	0,28 ab	4893,5
Promedio	0,64 a	0,87 b	0,63 b	-0,03 b	0,49 b	8,1 b	0,78	0,014 b	5,39	0,08 a	0,08 a	0,28 b	4434,8

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). ns=no significativo, n=9 medidas por cultivar por parcela

Cuadro No. 15. Índices de vegetación de la canopia en riego y secano, 30 de enero de 2018 (R1).

Cultivar	Red/Green	NDVI	NDVI 750	PRI	sPRI	MCARI	M-Index	NDWI	Chl_Index	R650/940	R653/931	Redge NDVI	Rendimiento (kg.ha ⁻¹)
SECANO													
136 TARD-7	0,76 a	0,858 ns	0,64 ns	-0,046 b	0,475 b	5,12 ns	0,81 ns	0,06 ns	6,15 ns	0,08 ns	0,08 ns	0,31 ns	2785,5
DM 6.8i	0,65 b	0,890	0,67	-0,032 a	0,484 a	6,29	0,82	0,08	6,22	0,06	0,06	0,31	3000,7
813_9	0,69 b	0,867	0,64	-0,040 ab	0,480 a	6,04	0,81	0,07	6,02	0,08	0,08	0,30	2859,7
813_17	0,67 b	0,887	0,67	-0,034 a	0,483 a	5,99	0,82	0,08	6,23	0,06	0,06	0,31	3102,2
DM 6.2i	0,69 b	0,859	0,63	-0,036 a	0,482 a	5,85	0,80	0,07	5,87	0,08	0,08	0,30	3263,9
GÉNESIS 5601	0,70 ab	0,871	0,65	-0,035 a	0,483 a	5,51	0,81	0,06	6,06	0,07	0,07	0,31	2658,5
85-2-8-19	0,68 b	0,886	0,68	-0,032 a	0,484 a	5,41	0,82	0,07	6,34	0,07	0,06	0,31	3257,8
1248_5	0,68 b	0,875	0,65	-0,032 a	0,484 a	6,11	0,81	0,07	6,01	0,07	0,07	0,30	2993,1
Promedio	0,69 a	0,874 b	0,65 b	-0,036 b	0,482 b	5,79 b	0,81 b	0,07 b	6,11 b	0,07 a	0,07 a	0,31 b	2990,2
RIEGO													
136 TARD-7	0,62 a	0,923 b	0,72 b	-0,032 b	0,484 b	6,86 ab	0,84 ns	0,12 ns	6,78 ab	0,05 ns	0,04 ns	0,33 ns	4045,3
DM 6.8i	0,59 ab	0,934 ab	0,74 ab	-0,024 ab	0,488 ab	6,44 ab	0,85	0,12	6,97 ab	0,04	0,04	0,33	4274,1
813_9	0,59 ab	0,933 ab	0,75 ab	-0,023 a	0,489 a	5,79 b	0,86	0,12	7,14 ab	0,04	0,04	0,34	4721,8
813_17	0,58 ab	0,937 ab	0,75 ab	-0,026 ab	0,487 ab	7,23 ab	0,85	0,13	7,08 ab	0,04	0,04	0,34	4194,2
DM 6.2i	0,61 ab	0,930 ab	0,74 ab	-0,028 ab	0,486 ab	6,16 ab	0,85	0,11	7,08 ab	0,04	0,04	0,34	4820,7
GÉNESIS 5601	0,58 ab	0,930 ab	0,73 ab	-0,023 ab	0,488 ab	7,73 a	0,84	0,12	6,74 b	0,04	0,04	0,33	4300,9
85-2-8-19	0,57 b	0,942 a	0,76 a	-0,023 a	0,489 a	6,79 ab	0,86	0,13	7,28 a	0,04	0,03	0,34	4228,2
1248_5	0,62 ab	0,928 ab	0,74 ab	-0,030 ab	0,485 ab	6,23 ab	0,85	0,12	7,05 ab	0,04	0,04	0,34	4893,5
Promedio	0,60 b	0,932 a	0,74 a	-0,026 a	0,487 a	6,65 a	0,85 a	0,12 a	7,02 a	0,04 b	0,04 b	0,34 a	4434,8

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). ns=no significativo, n=9 medidas por cultivar por parcela

Cuadro No. 16. Índices de vegetación de la canopia en riego y secano, 13 de febrero de 2018 (R3).

Cultivar	Red/Green	NDVI	NDVI 750	PRI	sPRI	MCARI	M-Index	NDWI	ChI_Index	R650/940	R653/931	Redge NDVI	Rendimiento (kg.ha ⁻¹)
SECANO													
136 TARD-7	0,59 ab	0,93 ns	0,73 ns	-0,035 a	0,482 a	8,48 ns	0,84 ns	0,09 ab	6,57 ns	0,04 ns	0,04 ns	0,32 ab	2785,5
DM 6.8i	0,57 b	0,93	0,72	-0,041 ab	0,480 ab	8,04	0,83	0,09 ab	6,51	0,04	0,04	0,32 ab	3000,7
813_9	0,59 ab	0,92	0,70	-0,046 b	0,477 b	9,56	0,81	0,10 ab	6,21	0,05	0,04	0,31 b	2859,7
813_17	0,61 ab	0,92	0,70	-0,043 ab	0,480 ab	8,68	0,82	0,08 ab	6,28	0,05	0,05	0,31 b	3102,2
DM 6.2i	0,62 ab	0,91	0,69	-0,041 ab	0,480 ab	7,55	0,82	0,07 b	6,24	0,05	0,05	0,31 b	3263,9
GÉNESIS 5601	0,59 ab	0,93	0,72	-0,037 a	0,483 a	7,76	0,83	0,10 a	6,66	0,04	0,04	0,33 a	2658,5
85-2-8-19	0,60 ab	0,92	0,70	-0,043 ab	0,480 ab	8,36	0,82	0,08 ab	6,25	0,05	0,04	0,31 b	3257,8
1248_5	0,63 a	0,91	0,70	-0,039 ab	0,480 ab	7,17	0,83	0,09 ab	6,44	0,05	0,05	0,32 ab	2993,1
Promedio	0,60 a	0,92 b	0,71 b	-0,041 b	0,480 b	8,20 ns	0,83 b	0,09 b	6,40 b	0,05 a	0,04 a	0,32 a	2990,2
RIEGO													
136 TARD-7	0,57 ns	0,95 ns	0,79 ns	-0,023 ns	0,488 ns	5,53 ns	0,87 ns	0,13 ns	8,06 ns	0,03 ns	0,03 ns	0,36 ns	4045,3
DM 6.8i	0,59	0,93	0,74	-0,036	0,482	8,02	0,84	0,13	6,91	0,04	0,04	0,33	4274,1
813_9	0,57	0,94	0,76	-0,023	0,489	6,68	0,86	0,13	7,27	0,03	0,03	0,34	4721,8
813_17	0,58	0,94	0,74	-0,034	0,483	7,97	0,85	0,12	6,92	0,04	0,04	0,33	4194,2
DM 6.2i	0,57	0,94	0,75	-0,034	0,483	8,09	0,85	0,12	7,00	0,04	0,04	0,33	4820,7
GÉNESIS 5601	0,55	0,95	0,76	-0,032	0,484	7,60	0,86	0,12	7,30	0,03	0,03	0,34	4300,9
85-2-8-19	0,55	0,94	0,75	-0,032	0,484	8,18	0,86	0,13	7,15	0,03	0,03	0,34	4228,2
1248_5	0,56	0,95	0,77	-0,030	0,485	6,94	0,85	0,12	7,55	0,03	0,03	0,35	4893,5
Promedio	0,57 b	0,94 a	0,76 a	-0,031 a	0,485 a	7,38	0,86 a	0,13 a	7,27 a	0,03 b	0,03 b	0,34 b	4434,8

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). ns=no significativo, n=9 medidas por cultivar por parcela

Cuadro No. 17. Índices de vegetación de la canopia en riego y secano, 6 de marzo de 2018 (R5).

Cultivar	Red/Green	NDVI	NDVI 750	PRI	sPRI	MCARI	M-Index	NDWI	Chl_Index	R650/940	R653/931	Redge NDVI	Rendimiento (kg.ha ⁻¹)
SECANO													
136 TARD-7	0,70 ns	0,91 ns	0,72 abc	-0,034 abc	0,483 abc	4,17 bc	0,86 abc	0,09 ns	7,47 ab	0,05 ns	0,05 ns	0,35 ab	2785,5
DM 6.8i	0,68	0,92	0,75 a	-0,027 ab	0,487 ab	3,75 c	0,87 a	0,09	7,88 a	0,04	0,04	0,36 a	3000,7
813_9	0,74	0,92	0,68 bc	-0,040 c	0,480 c	4,52 bc	0,84 bcd	0,10	7,05 bc	0,07	0,06	0,34 ab	2859,7
813_17	0,67	0,92	0,74 ab	-0,024 a	0,488 a	5,11 abc	0,86 ab	0,12	7,42 ab	0,05	0,05	0,34 ab	3102,2
DM 6.2i	0,69	0,89	0,69 abc	-0,031 abc	0,484 abc	5,45 ab	0,84 bcd	0,11	6,91 bc	0,06	0,06	0,33 bc	3263,9
GÉNESIS 5601	0,71	0,90	0,72 abc	-0,035 abc	0,483 abc	4,32 bc	0,86 abc	0,11	7,48 ab	0,06	0,05	0,35 ab	2658,5
85-2-8-19	0,71	0,88	0,66 c	-0,038 c	0,481 c	6,59 a	0,82 d	0,11	6,45 c	0,07	0,07	0,32 c	3257,8
1248_5	0,69	0,90	0,69 abc	-0,037 bc	0,482 bc	5,66 ab	0,83 cd	0,09	6,92 bc	0,06	0,05	0,34 bc	2993,1
Promedio	0,70 ns	0,91 ns	0,71 ns	-0,033 ns	0,484 ns	4,95 ns	0,85 ns	0,10 ns	7,20 ns	0,06 ns	0,05 ns	0,34 ns	2990,2
RIEGO													
136 TARD-7	0,66 ab	0,92 ns	0,74 ns	-0,024 ns	0,488 ns	5,01 ab	0,86 ab	0,13 a	7,85 ns	0,04 b	0,04 b	0,35 ab	4045,3
DM 6.8i	0,65 b	0,92	0,73	-0,026	0,487	5,72 ab	0,85 ab	0,12 ab	7,85	0,05 ab	0,04 ab	0,34 ab	4274,1
813_9	0,66 ab	0,91	0,72	-0,031	0,485	5,24 ab	0,85 ab	0,09 c	7,86	0,05 ab	0,05 ab	0,34 ab	4721,8
813_17	0,71 a	0,90	0,70	-0,037	0,481	5,79 a	0,84 b	0,10 bc	7,87	0,06 a	0,06 a	0,34 b	4194,2
DM 6.2i	0,69 ab	0,92	0,75	-0,026	0,487	3,64 b	0,88 a	0,11 abc	7,85	0,05 ab	0,04 ab	0,36 a	4820,7
GÉNESIS 5601	0,68 ab	0,90	0,71	-0,028	0,486	4,90 ab	0,85 ab	0,12 ab	7,86	0,06 ab	0,06 ab	0,34 b	4300,9
85-2-8-19	0,69 ab	0,91	0,73	-0,032	0,484	5,09 ab	0,86 ab	0,13 a	7,85	0,05 ab	0,05 ab	0,34 ab	4228,2
1248_5	0,71 a	0,90	0,72	-0,037	0,482	4,60 ab	0,86 ab	0,11 abc	7,86	0,06 ab	0,05 ab	0,35 ab	4893,5
Promedio	0,68	0,91	0,73	-0,030	0,485	5,00	0,86	0,11	7,86	0,05	0,05	0,35	4434,8

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). ns=no significativo, n=9 medidas por cultivar por parcela

Cuadro No. 18. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre los índices de vegetación (reflectancia) y el rendimiento final en la cosecha.

ÍNDICES	11 de enero			30 de enero			13 de febrero			6 de marzo		
	r combinado	r secoano	r riego	r combinado	r secoano	r riego	r combinado	r secoano	r riego	r combinado	r secoano	r riego
Red/Green	-0,70 **	-0,23	-0,260	-0,72 **	-0,43 *	0,010	-0,39 **	-0,11	0,02	0,210	0,48 *	0,36
NDVI	0,28 *	-0,08	0,080	0,77 **	0,43 *	0,004	0,52 **	0,09	0,04	0,110	0,07	-0,42
NDVI 750	0,03	0,38	0,070	0,77 **	0,36	-0,003	0,58 **	0,14	0,13	0,060	0,05	-0,40
PRI	0,50 **	0,07	0,360	0,53 **	0,13	-0,074	0,56 **	0,15	0,11	0,030	0,32	-0,49 *
sPRI	0,50 **	0,07	0,360	0,54 **	0,21	-0,074	0,53 **	0,08	0,11	0,030	0,32	-0,49 *
MCARI	0,73 **	0,22	0,200	0,37 *	0,22	-0,034	-0,24	0,07	-0,15	0,160	0,53 **	0,10
M-Index	0,24	0,32	-0,060	0,72 **	0,18	0,012	0,62 **	0,17	0,09	-0,004	-0,26	-0,26
NDWI	0,13	-0,13	-0,110	0,76 **	0,46 *	-0,106	0,63 **	-0,02	-0,37	0,180	0,25	-0,21
Chl_Index	-0,04	0,40	-0,040	0,73 **	0,34	-0,013	0,61 **	0,13	0,16	0,040	-0,25	-0,29
R650/940	-0,68 **	-0,36	-0,070	-0,76 **	-0,30	-0,041	-0,54 **	-0,12	-0,03	-0,050	0,01	0,44 *
R653/931	-0,03	-0,35	-0,003	-0,76 **	-0,28	-0,049	-0,54 **	-0,12	-0,03	-0,040	0,01	0,44 *
Redge NDVI	0,09	0,42 *	-0,120	0,73 **	0,27	0,027	0,57 **	0,05	0,12	0,030	-0,31	0,26

Nivel de significancia de la regresión: **p-valor<0,01; *p-valor<0,05

A los efectos de poder discriminar el mejor índice de vegetación en relación al comportamiento productivo de los cultivares en los dos ambientes (uno bajo riego y el otro con déficit de agua en el suelo), se relacionaron estos índices en cada etapa fenológica con el rendimiento final (Cuadro No. 18). Este análisis se realizó utilizando todos los datos, o sea combinando los dos ambientes (riego y seco) por un lado, y por otro, relacionando los índices con el rendimiento en cada uno de los ambientes por separado.

Se puede apreciar que para las primeras tres fechas (V7, R1 y R3) el coeficiente de correlación de Pearson (r) combinado (riego y seco) presenta mayor nivel de asociación y significancia en comparación con el análisis por separado de cada ambiente. Aquellos índices más consistentes a través de las etapas fenológicas fueron Red/Green, NDVI, PRI, sPRI y R650/940, con valores significativos y muy significativos (Cuadro No. 18). Durante la etapa de R5, los índices no estuvieron muy asociados al rendimiento final.

El índice de vegetación PRI (índice de reflectancia fotoquímica) está asociado a niveles de clorofila y carotenoides en la canopia, y es el que presenta mayor asociación con rendimiento para diferentes etapas fenológicas y a su vez es uno de los que discrimina más los ambientes y a los cultivares entre sí. Es por esto que se realiza un análisis entre dicho índice y el rendimiento para el 13 de febrero, correspondiente al comienzo del período crítico (Figura No. 21).

Nivel de significancia: **p-valor<0,01; *p-valor<0,05

Figura No. 21. Relación entre el índice PRI (en R3) y rendimiento final.

4.3.7 Rendimiento de grano y componentes del rendimiento

El rendimiento final es la consecuencia de todo el potencial genético de un cultivar limitado o no por todos aquellos factores bióticos y abióticos que incidieron durante el crecimiento y desarrollo del cultivo. El rendimiento final del ensayo, tanto muestreado como cosechado, no presenta diferencias significativas entre los cultivares dentro de cada ambiente (secano y riego) y sin embargo el rendimiento muestreado es estadísticamente diferente entre ambos ambientes, siendo riego el mayor con 4379 kg.ha^{-1} , mientras que en el ambiente de secano se obtuvo un promedio de 2975 kg.ha^{-1} (Cuadro No. 19). En el análisis de varianza, la interacción cultivar por ambiente, ni cultivar por bloque fueron significativos. Se puede evidenciar un alto valor de dispersión en el rendimiento entre los cultivares, donde 85-2-8-19 y 1248_5 presentaron una mayor estabilidad productiva tanto en riego como en secano (Figura No. 22).

Las barras representan el error estándar de la media (n=3)

Figura No. 22. Rendimiento de grano de los cultivares para riego y secano.

El rendimiento de grano de los cultivares fue diferente de acuerdo al método de evaluación. Cuando se realizó el muestreo para los componentes de rendimiento (16 de abril) cosechando un metro lineal por parcela el cultivo estaba en el momento óptimo de cosecha, los valores obtenidos son algo superiores en comparación a cuando se cosecha toda la parcela 4 semanas después (16 de mayo), lo cual se debe a las altas precipitaciones que

impidieron la realización de las tareas en forma óptima, produciéndose pérdidas no cuantificadas en este momento (Cuadro No. 19). Por esta razón se utilizan en todo el análisis los datos de rendimiento de grano y sus componentes de la fecha de muestreo.

Por otro lado, no se aprecian diferencias significativas para el número de plantas por metro lineal entre los ambientes (riego y seco), y si bien en el ambiente de riego se constataron diferencias entre los cultivares, el rango de valores observados no tiene incidencia agronómica importante. El número de vainas, el número de granos por metro lineal y el peso de mil granos presentan diferencias significativas entre los cultivares tanto para seco como para riego. A su vez, al comparar los dos ambientes entre sí se constata que tanto el número de vainas como el de granos por metro lineal son mayores en el ambiente con riego respecto al ambiente en seco en todos los cultivares, evidenciando un efecto negativo del seco en la formación o desarrollo de estructuras reproductivas (Cuadro No. 19).

Cuadro No. 19. Rendimiento y componentes del rendimiento para cada cultivar en riego y seco.

Cultivar	No. plantas/metro lineal	No. vainas/metro lineal	No. granos/metro lineal	Peso 1000 granos (gramos)	Rendimiento de muestreo (kg.ha ⁻¹)	Rendimiento cosechado (kg.ha ⁻¹)
SECANO						
136 TARD-7	11,7 ns	437,0 bc	813,3 c	171,9 a	2785,5 ns	2989,9 ns
DM 6.8i	11,3	412,7 bc	836,3 c	179,3 a	3000,7	3207,9
813_9	11,7	370,3 c	824,3 c	175,1 a	2859,7	2873,5
813_17	12,7	498,0 ab	971,3 abc	159,6 b	3102,2	2109,5
DM 6.2i	11,0	421,3 bc	899,3 bc	182,2 a	3263,9	2744,8
GÉNESIS 5601	12,0	439,3 bc	890,0 bc	148,7 bc	2658,5	2332,8
85-2-8-19	11,3	546,3 a	1129,0 a	145,1 c	3257,8	2465,6
1248_5	12,0	462,7 abc	1051,0 ab	142,4 c	2993,1	2851,3
100-14	12,7	456,0 abc	946,7 abc	150,6 bc	2855,2	-
Promedio	11,8 ns	449,3 b	929,0 b	161,7 ns	2975,2 b	2696,9 b
RIEGO						
136 TARD-7	12,0 ab	590,7 b	1118,3 b	180,4 ab	4045,3 ns	3299,3 ns
DM 6.8i	12,3 a	567,0 b	1210,7 b	176,8 abc	4274,1	4597,4
813_9	11,7 ab	572,3 b	1341,7 b	177,5 ab	4721,8	3982,5
813_17	9,7 b	628,3 ab	1235,0 b	169,1 bc	4194,2	2983,5
DM 6.2i	11,7 ab	573,3 b	1258,0 b	191,6 a	4820,7	3817,9
GÉNESIS 5601	12,3 a	648,6 ab	1379,0 b	157,5 cd	4300,9	4277,1
85-2-8-19	11,3 ab	596,3 ab	1223,3 b	173,2 abc	4228,2	3751,3
1248_5	12,0 ab	724,7 a	1700,7 a	143,8 d	4893,5	4004,6
100-14	11,7 ab	576,0 b	1221,0 b	160,8 bcd	3935,9	-
Promedio	11,6	608,6 a	1298,6 a	170,1	4379,4 a	3840,2 a

Las medias en las columnas seguidas por diferente letra son significativamente distintas al test de mínimas diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$). ns=no significativo

Al estudiar la relación entre el rendimiento final y los componentes, se puede observar una tendencia lineal y positiva clara entre el rendimiento en relación al número de granos ($r=0,89^{**}$, Figura No. 23 A) y vainas por metro lineal ($r=0,88^{**}$, Figura No. 23 B), teniendo mayor número de ambos los cultivares bajo riego que los que se encuentran bajo seco. Aquellos que

presentan mayor número de vainas y granos logran un mayor rendimiento, desatancándose en riego el cultivar 1248_5 y en secano el 85-2-8-19. A su vez, en la Figura No. 23 C se aprecia que no hay relación entre el peso de mil granos y el rendimiento, dado que no se evidencia ninguna tendencia, siendo el primero similar para ambos ambientes. Lo dicho anteriormente se refleja en el cultivar 1248_5 en condiciones de riego, el cual posee el menor peso de mil granos y sin embargo es uno de los que presenta mayor rendimiento. Esto indica que el componente que más explica el rendimiento es el número de granos y que estos están directamente asociados al número de vainas por metro lineal, dado que el $r=0,95$ con un alto nivel significancia (Figura No. 23 D).

Nivel de significancia: **p-valor<0,01; *p-valor<0,05

Figura No. 23. Relación entre rendimiento y número de granos (A), número de vainas (B) y peso de mil granos (C); relación entre número de vainas y granos (D), para riego (azul) y secano (rojo), promedio por cultivar.

De acuerdo a lo presentado en la Figura No. 24 se observa que hay una tendencia lineal y negativa a que al aumentar el número de granos, el peso de mil granos disminuya tanto para el ambiente de riego como para el de secano ($r=-0,72^*$ y $-0,77^*$ respectivamente). A su vez los cultivares en el ambiente bajo riego, para un mismo peso de mil granos, tienen mayor número de granos por metro lineal que secano.

Nivel de significancia: **p-valor<0,01; *p-valor<0,05

Figura No. 24. Peso de mil granos en función del número de granos por metro lineal para ambos experimentos, promedio por cultivar.

El ambiente en secano siempre presenta menor número de vainas que el de riego en todos los cultivares (Figura No. 25) y la mayoría de las vainas en ambos ambientes presentan dos granos por vaina. La mayor diferencia entre riego y secano se observa en las vainas con dos y tres granos.

Las barras representan el error estándar de la media (n=9)

Figura No. 25. Número de vainas en función de número de granos por vaina para riego y secano, todos los cultivares, todas las parcelas.

5. DISCUSIÓN

5.1 CARACTERIZACIÓN DE LOS AMBIENTES

La principal diferencia entre los dos ambientes fue la variación en el contenido de agua del suelo causado por el riego. Tanto para el ambiente en seco como para el ambiente bajo riego, se registraron momentos en los cuales el contenido de agua disponible del suelo estuvo por debajo del umbral de agotamiento permitido (p 40% AD), que de acuerdo con Allen et al., citados por Sawchik (2012) en esta situación el cultivo sufre estrés hídrico. Esto refleja que si el manejo del riego no se realiza de la forma adecuada o sea, que no se alcance a aplicar la suficiente cantidad de agua de riego como para satisfacer la demanda máxima del cultivo, se podría estar afectando el rendimiento potencial del cultivo, para ese año en particular. Según Otero (2017) un correcto manejo del riego llevaría a aplicar una lámina bruta que permita mantener el contenido de agua del suelo entre CC y el umbral de agotamiento permitido durante todo el ciclo del cultivo.

La mayor parte del ciclo del cultivo en el ambiente con riego presenta mayor contenido de agua en el suelo con respecto al seco (Figura No. 7), pero también se aprecian dos momentos luego de llegar ambos a CC (efecto de las precipitaciones), donde el contenido de agua del suelo disminuye de forma más pronunciada para el ambiente de riego. Esto puede deberse fundamentalmente al mayor crecimiento y por lo tanto mayor IAF (Figura No. 16) que tienen las plantas sometidas a mejores condiciones hídricas del suelo, haciendo que tengan un mayor consumo de agua (transpiración). Además de esto se puede agregar que la eficiencia del uso de este recurso tal como reporta Medrano (2007), depende de las características del ambiente en que crece y se desarrolla la planta.

El mejor desempeño productivo del cultivo bajo el ambiente de riego por mejores condiciones hídricas (Figura No. 7), lleva a que se constaten también diferencias a favor de las variables fisiológicas estudiadas como lo son potencial osmótico, conductancia estomática, IAF, cobertura, rendimiento y sus componentes.

Es de destacar que no hubieron diferencias entre los ambientes en relación al tipo de suelo o manejo general del cultivo, ambos ambientes estaban separados espacialmente a menos de 5 metros uno del otro. La separación entre los dos ambientes (con y sin restricciones importantes de agua en el suelo) permite evaluar el comportamiento de algunas variables fisiológicas entre los cultivares con mayor precisión.

5.2 CARACTERES FISIOLÓGICOS

5.2.1 Evolución de la fenología del cultivo

Se evidenciaron diferencias significativas en la duración de las distintas etapas fenológicas entre los dos ambientes, y dentro de lo esperado entre los cultivares en un mismo ambiente (Cuadro No. 8). El mayor estrés hídrico en la planta, en el ambiente de secano, ocasionó un alargamiento de la etapa entre V1-V7 en relación a la duración de ésta en las plantas bajo el ambiente de riego. Esto podría explicarse por el hecho de que este factor estuvo por debajo del umbral de no estrés en la mayor parte de esta etapa (Figura No. 7). Esto puede determinar que la planta detecte esta deficiencia y retrase o enlentezca levemente el crecimiento hasta el estado reproductivo. Por otro lado, también bajo estas condiciones de moderado estrés hídrico, se constata un acortamiento significativo de la fase R1-R3 (período muy importante en la determinación del potencial de rendimiento de la soja), lo que puede afectar el correcto desarrollo de flores y pequeñas vainas, incluso pudiendo provocar abortos (Momen et al. 1979, Korte et al. 1983, Pandey et al. 1984). Esto puede ser una de las causas del menor rendimiento significativo del cultivo bajo estas condiciones de estrés, que también puede ser asociada a la menor cantidad de vainas por metro lineal en todos los cultivares en secano (Cuadro No. 19).

La asociación directa de los componentes del rendimiento con la duración promedio de las fases no fue muy clara, especialmente cuando se discriminan cultivares dentro de cada ambiente. Un ejemplo que refleja este comportamiento, se da para el cultivar 100_14 bajo el ambiente de secano, dado que tiene el mayor período R3-R5 y asociado esto con el número de granos, no se observaron diferencias significativas para esta variable. La misma tendencia se vio reflejada para el ambiente de riego donde el cultivar 1248_5 que presentó significativamente el mayor número de granos, no es el estadísticamente mayor en cuanto a la duración del período R3-R5. Lo reportado anteriormente no es coincidente con lo mencionado por Kantolic y Nico (2011) que expresan que el número de granos se relaciona positivamente con la duración del período crítico. Lo mismo se pudo apreciar para la variable peso de mil granos, dado que en el ambiente de secano el cultivar 85-2-8-19 presentó significativamente la mayor duración del período R5-R6, y sin embargo es uno de los que tuvo menor peso de mil granos, siendo esto contrario a lo planteado por Kantolic (2003), que afirma que la mayoría de las variaciones en el tamaño de los granos se asocian a cambios en la duración del período efectivo del llenado de granos relacionado a cambios ambientales.

5.2.2 Evolución de la cobertura del cultivo

La evolución del % de la cobertura del cultivo es una variable importante que se relaciona con el crecimiento y la eficiencia en el uso del agua. Los genotipos con mayor cobertura temprana interceptan mejor la radiación incidente, aumentando de esta forma el sombreado del suelo y disminuyendo la evaporación (Mullan y Barceló García, 2013).

La cobertura verde del cultivo (%) fue diferente en los dos ambientes. La mayor diferencia entre estos se encontró entre el día 40 y 54 después de la siembra, donde las plantas en secano tuvieron un menor % de cobertura en comparación con riego (Figura No. 13); esta diferencia pudo estar explicada por un menor contenido de agua en el suelo en dicho período. Además los cultivares bajo riego llegaron antes a V7 que los de secano, teniendo en cuenta esto y la mayor cobertura que presentaron en el ambiente con mayor contenido de agua en esta etapa fenológica, se apreció que la tasa de crecimiento inicial bajo riego fue mucho mayor. Posteriormente y con un crecimiento compensatorio del cultivo bajo secano, las plantas en ambos ambientes llegaron a un valor similar de cobertura, a los 54 días desde siembra; lo que pudo estar dado por la ocurrencia de precipitaciones que elevaron el contenido de agua en el suelo, tanto en riego como en secano. Esta alta capacidad de inducir un crecimiento compensatorio posterior a un estrés hídrico moderado es característica del cultivo de soja (Andrade et al., citados por Giménez, 2014).

En el ambiente de secano un moderado estrés hídrico del suelo llevó a un agrupamiento de la evolución de la cobertura entre los cultivares y aún así se diferenciaron algunos como DM 6.8i con una mayor cobertura a lo largo de todo el ciclo, en oposición al cultivar 813_17 que presentó la menor cobertura verde en todo el ciclo (Figura No. 11).

En el escenario bajo riego, la diferencia en cobertura de ambos cultivares fue aún mayor (Figura No. 12) pero no se pudo relacionar directamente el % de cobertura verde con alguno de los componentes del rendimiento en ambos escenarios.

5.2.3 Índice de área foliar

El índice de área foliar es la superficie de lámina verde de la hoja por unidad de área de suelo (Pask y Pietragalla, 2013). El área foliar junto con la biomasa, se relaciona con la productividad, lo que además se relaciona con el almacenamiento de carbono y el crecimiento de las plantas (Yang et al., citados por Nafarrate, 2017).

A los efectos de comparar el IAF entre ambientes y entre cultivares, cuatro características importantes deben ser tenidas en cuenta: a) la velocidad en que se alcanza el IAF máximo, b) el valor máximo del IAF, c) la duración del IAF máximo, y d) la velocidad de decaimiento del IAF (senescencia).

La evolución del IAF en el ambiente de secano fue más lenta y tuvo valores máximos menores que el IAF del ambiente con riego (Figura No. 16), esta diferencia promedio pudo deberse al menor contenido de agua en el suelo durante la mayor parte del ciclo, que al provocar un estrés moderado determinó una menor turgencia de las células (Karam et al., 2005), viéndose esto reflejado en los menores valores de potencial osmótico. En coincidencia con Aguilar et al. (2005), Yang et al., citados por Nafarrate (2017), un menor valor de IAF provocó menor crecimiento del cultivo, menor área foliar, lo que a su vez pudo estar explicando las diferencias de rendimiento constatadas entre los ambientes. Sin embargo, en el ambiente de riego ocurrió un mayor descenso luego de llegar al IAF máximo, lo cual se pudo deber a que en dicho ambiente se obtuvo un mayor IAF y por lo tanto la velocidad de senescencia podría ser mayor.

Al observar la evolución del IAF, cabe destacar que se pueden discriminar cultivares más fácilmente en el ambiente bajo riego, destacándose el cultivar 100_14 que llega a un IAF máximo mayor, pero a su vez presenta el menor rendimiento. Esto último podría estar explicado por una caída más acentuada luego del día 92, lo cual coincide con el inicio del período crítico.

5.2.4 Conductancia estomática (gs)

La conductancia estomática de la hoja está fuertemente asociada a las condiciones ambientales, al contenido de agua de la planta y del suelo. Dentro del primer factor se incluye la demanda atmosférica, la cual puede ocasionar cierre estomático cuando ésta es alta (Fernández et al., 1997). Particularmente la demanda atmosférica aumenta cuando hay temperaturas altas y humedad baja (alto DPV) y en consecuencia se reduce la conductancia estomática (Bobich et al., 2010) por cierre de los estomas; lo cual también puede suceder cuando ocurre una disminución en el contenido de agua de las hojas. En cuanto al último factor, se conoce que cuando el contenido de agua en el suelo es bajo se produce el cierre estomático (Medrano et al., 2008).

Con respecto a las condiciones ambientales durante las evaluaciones de la conductancia estomática a nivel de la hoja, las 4 fechas presentaron diferencias en la evolución de la temperatura del aire y el DPV (Figura No. 8), lo que fue reflejado en el comportamiento de dicha variable.

En la mañana los valores de la gs de la hoja fueron mayores que al mediodía y a su vez mayores que en la tarde. En este momento, la temperatura

del aire y el DPV fueron máximos en tres de las fechas evaluadas (R1, R3 y R5), a excepción de la primera fecha en V7, cuando las condiciones meteorológicas cambiaron durante el día, presentando un DPV alto a primera hora de la mañana y en consecuencia una baja gs. Luego al mediodía el DPV disminuyó por debajo de 3 kPa, aumentando la gs en la hoja (Figura No. 8 y Cuadro No. 9). Valores de DPV cercanos o inferiores a 2 kPa lograrían máximos valores de gs, ya sea en el ambiente de riego como en el de seco, lo que coincide con lo reportado por Ford y Thorne (1974), Grange y Hand (1987), Assmann y Grantz (1990), los cuales expresan que al aumentar el DPV la planta transpira hasta llegar a 2 kPa donde luego se detiene y cierra los estomas para no perder agua.

Indistintamente de la fecha de muestreo y de la etapa fenológica del cultivo, la gs máxima se logró en el ambiente bajo riego, sin restricciones mayores de agua en el suelo. Por otro lado, los déficits moderados de agua en el suelo provocaron reducciones importantes en la gs de las hojas entre los cultivares (Cuadros No. 9, No. 10, No. 11 y No. 12). Esta restricción de la apertura estomática resintió la entrada de carbono, lo cual pudo disminuir la fotosíntesis y posterior IAF, que a su vez pudo estar afectando los componentes del rendimiento.

Por otro lado, el hecho de que, en la mayoría de las fechas analizadas para ambos ambientes, la conductancia fuera mayor en la mañana que en la tarde pudo deberse al aumento del DPV y temperatura luego del mediodía, que provocaría el cierre estomático. Esto coincide con lo planteado por Bobich et al. (2010).

En la gs evaluada en la mañana, solo se encontraron diferencias significativas entre los cultivares para ambos ambientes durante la etapa R1 del cultivo, pero que no pudieron ser asociadas directamente con el rendimiento final o alguno de sus componentes. Cabe destacar que el cultivar DM 6.8i presentó la mayor gs en condiciones bajo riego ($617,8 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), en contraste con los cultivares 813_9 y GÉNESIS 5601 que presentaron los menores valores ($437,7$ y $415,5 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ respectivamente). Esta tendencia no se vio reflejada en el ambiente de seco, donde los cultivares DM 6.8i, 813_9 y GÉNESIS 5601 presentaron valores medios de gs.

A pesar de ser gs uno de los parámetros más importantes en la evaluación de la tolerancia a la sequía y una herramienta útil de selección (Condón et al., 2008), la conductividad máxima de la hoja no fue un buen índice para discriminar entre cultivares y en especial su relación con el rendimiento final de grano.

Medrano et al. (2008) han propuesto que la velocidad de apertura/cierre estomático está relacionada genéticamente con la mayor o menor tolerancia a la sequía. Con esta idea se relacionó la gs de la hoja en la mañana con la gs de la hoja en la tarde, de tal forma de explorar la magnitud de la reducción de la gs en la tarde relativa a la gs en la mañana (entre los cultivares y en los dos ambientes), y su relación con el rendimiento final.

Hubo una importante reducción promedio diaria en la gs de los cultivares en el escenario bajo riego respecto a los cultivares con un déficit moderado de agua (Cuadros No. 9, No. 10, No. 11 y No. 12), especialmente en la fase fenológica R3-R5, que corresponde al período crítico de mayor incidencia del déficit hídrico en el rendimiento (Giménez et al., 2014). Sin embargo, en R3 la reducción diaria de la gs se debió fundamentalmente a la mayor gs en la mañana, ya que no hubieron diferencias significativas en la gs en la tarde entre el ambiente de secano ($326,9 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) y el de riego ($322,5 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Por otro lado, en R5, la reducción de la gs en la tarde en relación a la de la mañana fue significativamente mayor en las condiciones de riego (0,61), a pesar de que la gs en la tarde ($124,4 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) también fue superior significativamente respecto a las plantas en secano ($95,1 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

Esta relación individualmente analizada en cada fecha de muestreo, no fue suficiente para discriminar el comportamiento entre cultivares dentro de cada ambiente. Sin embargo, cuando se relacionó la reducción relativa de gs para todos los cultivares en conjunto en los dos ambientes con el rendimiento final, se pudo observar que en R5 aquellos cultivares que tuvieron una mayor reducción de la gs entre la mañana y la tarde fueron los cultivares que mayor rendimiento alcanzaron ($r=0,88^{**}$, Figura No. 17 C).

Con estos datos, tentativamente es posible proponer que una alta conductancia en la mañana acompañada por una alta reducción de la gs en la tarde, sería un índice para poder discriminar el comportamiento productivo de algunos cultivares de soja, lo cual tiene concordancia con una de las hipótesis del trabajo.

5.2.5 Potencial osmótico

El potencial hídrico de la planta es utilizado para caracterizar el estado hídrico de la misma (Goode y Higgs 1973, Klepper 1986). En condiciones de estrés uno de los mecanismos claves de la planta es mantener la turgencia, lo cual permite una mayor tolerancia a la sequía (Hsiao et al., 1976). Uno de los cambios fisiológicos de las plantas y sus tejidos para poder evitar la deshidratación por el estrés hídrico es el aumento en valores absolutos del

potencial osmótico, siendo este último uno de los cuatro componentes del potencial hídrico (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Al comparar los ambientes bajo riego y secano se destaca que el menor potencial osmótico en secano pudo estar explicado por el menor contenido de agua en el suelo lo cual según Silva et al., citados por Romero (2010) es una estrategia de la planta para absorber agua y/o mantener la turgencia de los tejidos, que se desencadena al detectar condiciones hídricas desfavorables. A partir de estos resultados obtenidos se pudo confirmar la relación de este parámetro con la tolerancia a la sequía, tal como fue planteado en la hipótesis de este trabajo. Al observar los estadios R3 y R5 en ambos ambientes (Cuadro No. 13) cabe destacar que en R5 el potencial osmótico fue menor que en R3, lo cual se asoció a un menor contenido de agua en la planta, lo que pudo estar explicado por un menor contenido de agua en el suelo en dicho momento.

Por otra parte, se destaca que mediante el valor del potencial osmótico no es posible diferenciar los cultivares en una fecha particular, debido a que sólo se constatan diferencias significativas en el estadio R3 en el ambiente de secano para el cultivar 1248_5. Al mismo tiempo, se aprecia una alta asociación entre potencial osmótico y rendimiento (Figura No. 18), donde se observa una tendencia que los cultivares con menor potencial presenten los menores rendimientos tanto en R3 como en R5, lo cual resulta contradictorio a lo expresado por Turner y Begg, Azcón-Bieto y Talón, citados por Gómez (1998), de que aquellas plantas que disminuyen su potencial pueden mantener su apertura estomática, fotosíntesis y expansión celular, y por lo tanto no se debería ver resentido el rendimiento.

5.2.6 Reflectancia de la canopia

La reflectancia de un objeto es el proceso mediante el cual una porción de la radiación incidente es reflejada, y las características de la superficie del objeto determinarán la forma en que la energía se refleje en el mismo (Gasó, 2015). Las técnicas tradicionales de teledetección utilizan la reflectancia de los objetos y particularmente la canopia de los vegetales, que permite evaluar la biomasa de las plantas verdes y por lo tanto su capacidad fotosintética (Garbulsky et al., 2011).

Como primera aproximación en la utilización de la reflectancia de la canopia como índice de discriminación entre cultivares, se exploró a través de la comparación de todas las longitudes de onda del espectro radiométrico reflejado de los cultivares (350 a 2500 nm), aquellas longitudes de onda donde se diferenciaron significativamente en cada ambiente y para cada cultivar. Por otro lado, se relacionaron estas longitudes mediante índices de vegetación como segunda aproximación a la diferenciación entre cultivares.

Los cultivares en el ambiente de secano presentaron diferencias significativas entre sí en el rango de reflectancias de 350 a 600 nm (Figura No. 19 A), rango que se relaciona directamente a la absorción de los pigmentos de la hoja en la canopia, principalmente en la absorción de clorofila y carotenos, según lo expresado por Aguilar et al. (2010). Por otro lado, para la siguiente fecha (R1) las diferencias entre los cultivares se dieron entre 700 y 1400 nm, que de acuerdo a los mismos autores corresponde a la estructura de las células. En la última fecha (R5), correspondiente a 6 de marzo los cultivares en el ambiente bajo secano se vieron diferenciados en el rango 1450-1800 nm, lo que se relaciona con el contenido de agua de los vegetales y esto podría revelar que los cultivares tendrían diferente contenido de agua en su canopia (Aguilar et al., 2010).

Quizás el índice de vegetación más utilizado universalmente en la biología vegetal es el NDVI. A lo largo de todo el experimento el índice NDVI, arroja valores altos (cercanos al máximo) para todos los cultivares y en las fechas en estudio, y refleja el buen estado de la vegetación en cuanto a calidad y producción de biomasa. Al presentar valores de saturación dentro de cada ambiente, no permite diferenciar cultivares entre sí mediante este índice. Sin embargo, el NDVI tiene un comportamiento diferencial entre los ambientes en estudio, siendo mayor en el cultivo con riego. Esto puede estar explicando los mayores rendimientos constatados en riego, por mayor biomasa e IAF según lo expresado por Wiegand et al. (1991).

Respecto al índice NDWI, el cual según Gao (1996) está relacionado con el contenido de agua de la planta, se constató que para la mayoría de las fechas los valores fueron mayores en el caso de riego, lo cual indica un mayor contenido de agua, pero no se visualizaron diferencias entre cultivares para este índice.

El índice PRI está relacionado con el contenido de carotenoides en la canopia y el estrés. Al comparar ambos ambientes se vio que para el caso de secano la magnitud del mismo fue menor que para riego, lo cual podría estar explicando las mayores deficiencias hídricas constatadas en el primer ambiente; esta disminución del PRI en condiciones de estrés hídrico moderado coincide con lo reportado por Isoda et al. (2005). Según lo visualizado en la Figura No. 21 también existió una alta correlación entre el índice PRI en el estadio R3 y el rendimiento. Es de tener en cuenta que en dicha etapa fenológica es donde se define el número de vainas, por lo que la mayor deficiencia hídrica en el ambiente de secano (constatada mediante el PRI) pudo estar afectando tal componente, influyendo así en el rendimiento final.

Analizando los coeficientes de correlación entre todos los índices y el rendimiento, para cada ambiente y en conjunto, se constató que el coeficiente

de correlación de Pearson (r) combinando riego y seco fue más significativo que asociando los índices en ambientes separados, dado que existió una mayor variabilidad entre los valores. Esto sucedió de forma diferencial para cada una de las cuatro fechas analizadas, y se destaca el 30 de enero y el 13 de febrero (correspondientes a los estadios fenológicos R1 y R3) como los momentos donde se presentaron las mayores correlaciones con el rendimiento. Esto pudo verse asociado a una mayor cobertura vegetal que dejó menor suelo descubierto, lo que hizo que la reflectancia estuviera explicada mayormente por la canopia y no por el suelo y por lo tanto pudiera asociarse mejor con el rendimiento final.

Según los resultados obtenidos, con los índices de vegetación es posible diferenciar significativamente los ambientes estudiados pero sin embargo con la mayoría de los mismos resulta complejo discriminar entre cultivares, a excepción del índice PRI.

5.2.7 Rendimiento de grano y sus componentes

El rendimiento final de grano y sus componentes es el resultado de la respuesta de cada cultivar a los diferentes factores bióticos y abióticos que han incidido a lo largo del ciclo del cultivo. En este sentido, relacionar el muestreo de algunas características del comportamiento fisiológico y relacionarlas directamente con el rendimiento final podría ser riesgoso.

El rendimiento de los cultivares de soja en el ambiente con riego ($4379,4 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), fue mayor que en el ambiente en seco ($2975,2 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), con moderados niveles de estrés hídrico en el suelo. Las diferencias en rendimiento entre ambos ambientes pudieron estar explicadas por el mayor contenido de agua en el suelo, que trajo como consecuencia diferencias en índice de área foliar, el potencial osmótico y la conductancia estomática. También algunos índices de vegetación obtenidos de la reflectancia de la canopia fueron significativamente diferentes en los dos ambientes de crecimiento.

Los componentes del rendimiento explicaron las principales diferencias encontradas en el rendimiento de grano entre los dos ambientes. El número de vainas y el número de granos por metro lineal, fueron los dos componentes que mejor explicaron las diferencias significativas entre ambos ambientes (riego y seco) y pudieron ser los que expliquen en mayor medida las diferencias en rendimiento anteriormente observadas (Figuras No. 23 A y No. 23 B); lo que coincide con Nico (2016). Sin embargo, el peso de mil granos no cambió sustancialmente entre los dos ambientes a pesar del déficit de agua en el suelo durante R5, en contradicción con lo reportado por Giménez et al. (2014) que expresan que en el período entre R4 y R6, comprendido entre la fructificación avanzada y el llenado de granos es la etapa de mayor sensibilidad frente a

déficits hídricos. Viendo el contenido de agua en el suelo obtenido por los sensores FDR, en el ambiente de secano, se pudo destacar que el contenido de agua en el suelo siempre fue superior al 40-45% del AD en todo su ciclo, aunque inferior al umbral de agotamiento permitido del 40% del AD del suelo. Esto lleva a proponer que el déficit hídrico en el suelo fue moderado.¹

Por otra parte, además del acortamiento de la fase R1-R3 en el ambiente bajo secano discutida anteriormente en fenología, en este período se constató un moderado estrés hídrico, lo cual pudo haber afectado la producción de flores y pequeñas vainas dado que el número final de estas últimas para este ambiente fue significativamente menor. Esto pudo haber sido causado tanto por una menor producción de flores y/o vainas como por un mayor aborto de ambas. Por otra parte, también existe la posibilidad de que las plantas sometidas bajo riego al tener mayor IAF y un tamaño mayor, pudieran haber producido más vainas y a su vez tener una mayor capacidad de retención de las mismas. Todos los factores mencionados anteriormente repercutieron en el rendimiento final entre ambos ambientes, como se vio reflejado en el Cuadro No. 19. Por otro lado, si ocurren temperaturas elevadas, el ambiente bajo secano se ve más perjudicado ya que coincidiendo con Farias et al. (2007) se acentúa el problema.

Al realizar el análisis dentro de cada ambiente, se observó que los cultivares que presentaron mayor número de vainas y de granos, tuvieron los mayores rendimientos, especialmente en el ambiente bajo riego (Figuras No. 23 A y No. 23 B). Esto coincide con lo expresado por Nico (2016) que menciona que es el número de granos por unidad de área el principal componente del rendimiento. Por el contrario, el peso de mil granos (segundo componente) en ambos ambientes, no presentó una clara relación con el rendimiento final de granos.

En cuanto a las variables número y peso de mil granos relacionadas entre sí, se destaca que en aquellos cultivares donde el número de granos fue estadísticamente mayor, el peso fue significativamente menor y esto se reflejó en los cultivares 85-2-8-19 y 1248_5 para el ambiente bajo secano y en el cultivar 1248_5 bajo riego. Lo contrario sucede para los cultivares 136 TARD-7, DM 6.8i y 813_9 para secano (Cuadro No. 19), aunque este aumento compensatorio del peso del grano no se reflejó en el rendimiento final.

Por otra parte, la relación lineal creciente entre el número de granos y número de vainas fue acentuada en los cultivares 1248_5 y 85-2-8-19 que presentaron alto valor de dichas variables, para el ambiente de riego y secano respectivamente. Por otro lado, el cultivar 813_9 tuvo bajo número de granos y vainas en este último ambiente. Estas diferencias constatadas para dichas

variables podrían ser utilizadas para discriminar cultivares tal como fue planteado en la hipótesis de trabajo.

6. CONCLUSIONES

En la búsqueda de caracteres fisiológicos asociados a estrés hídrico moderado del suelo, que permitan discriminar el comportamiento productivo entre cultivares de soja, se puede constatar que para la mayoría de las variables medidas, el factor ambiente (riego y seco) fue el causante de la mayor variación en los caracteres evaluados: rendimiento y sus componentes, conductancia estomática, potencial osmótico, IAF, e índices de vegetación (reflectancia).

La duración de las etapas fenológicas entre los dos ambientes (riego y seco) fue diferente, pero no se encontró una relación directa entre la duración de las etapas y el rendimiento final. La reducción relativa de la conductancia estomática de las hojas medida en la tarde respecto a la medida en la mañana ha sido asociada al rendimiento final de grano en los dos ambientes, y podría resultar una herramienta útil para discriminar cultivares.

A partir del parámetro potencial osmótico en turgencia no se pudieron discriminar a los cultivares entre sí, debido a que sólo se constataron diferencias significativas entre los mismos en un solo estadio fenológico. De lo contrario, sí se pudieron discriminar los ambientes.

Con la mayoría de los índices de vegetación, a excepción del PRI (en estadios reproductivos), no fue consistente la discriminación entre los cultivares, pero sí para diferenciar dos ambientes. A pesar de ello, para los espectros radiométricos medidos entre los cultivares, convendría seguir profundizando en otro tipo de análisis estadístico ya que sí se constataron diferencias entre los cultivares en algunos rangos del espectro radiométrico medido.

Los cultivares dentro de cada ambiente no pudieron ser diferenciados estadísticamente para la variable rendimiento final pero sí en algunos de sus componentes tales como número de vainas y número de granos. La relación directa entre estos componentes y el rendimiento, parecería ser un carácter importante para diferenciar cultivares en riego y seco.

7. RESUMEN

El estrés hídrico es una de las limitantes más importantes para la mayor parte de los cultivos de verano en Uruguay. Por ello, identificar parámetros fisiológicos que permitan evaluar el comportamiento de acuerdo al grado de tolerancia al estrés hídrico, es importante para la selección primaria de los cultivares. En este sentido el objetivo de este trabajo fue la búsqueda primaria de algunos parámetros que permitieran discriminar cultivares de soja entre sí en un ambiente bajo riego y otro bajo seco. El presente trabajo fue realizado en la estación experimental de INIA La Estanzuela, Colonia, Uruguay, dentro del marco del programa de mejoramiento de soja. Para ello se evaluaron, en 9 cultivares seleccionados, el potencial osmótico en turgencia, la conductancia estomática de la hoja, la reflectancia de la canopia (medidos en cuatro momentos: V7, R1, R3, R5), IAF, porcentaje de cobertura verde, fenología, rendimiento final y sus componentes, en un ambiente restrictivo de agua y en otro sin restricciones. A partir de ello, se puede constatar que para la mayoría de las variables medidas, el factor ambiente (riego y seco) fue el responsable de la mayor variación en los caracteres evaluados. Por otro lado, para la discriminación de cultivares en seco, solamente fueron promisorios la conductancia estomática evaluada a través de la diferencia en la conductancia de la hoja en la mañana respecto a la de la tarde, los componentes del rendimiento: número de vainas y de granos; y dentro de los índices de vegetación, el PRI. Los resultados alcanzados indican que es posible obtener cultivares que se comporten mejor ante un déficit hídrico e incluirlos en el programa de mejoramiento de soja.

Palabras clave: Estrés hídrico; Discriminación de cultivares; Soja; Tolerancia a la sequía.

8. SUMMARY

Water stress is one of the most important restrictions for most of the summer's crops in Uruguay. For this reason, identifying physiological parameters that allow to evaluate the behavior according to the degree of tolerance to water stress, is important for the primary selection of cultivars. On this way, the objective of this work was the primary research of some parameters that would discriminate cultivars of soybean in an environment under irrigation and rainfed. This work was carried out in the experimental station of INIA La Estanzuela, Colonia, Uruguay, within the program of improvement of soybean. For this purpose were evaluated, in 9 cultivars selected, the osmotic potential at turgor, leaf stomatal conductance, canopy reflectance (measured at four times: V7 R1, R3, R5), IAF, percentage of green coverage, phenology, yield and its components, in a restrictive environment of water and other without restrictions. Based on that, for the most of the measured variables, the environment factor (irrigation and rainfed) was responsible for the greatest variation in the evaluated characters. On the other hand, for the discrimination of cultivars in rainfed, only were useful stomatal conductance evaluated through the difference between the leaf conductance in the morning to the conductance in the afternoon, the components of yield: number of pods and grains; and the vegetation indexes, like PRI. The results indicates that it is possible to obtain cultivars whose behaviour be better in an environment under water deficit and include them in the soybean improvement program.

Key words: Water stress; Cultivars discrimination; Soybean; Drought tolerance.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Aguilar, L.; Escalante, J.; Fucikovsky, L.; Tijerina, L.; Engelman, E. 2005. Área foliar, tasa de asimilación neta, rendimiento y densidad de población en girasol. *Terra Latinoamericana*. 23(3): 303-310.
2. Aguilar, N.; Galindo, G.; Fortanelli, J.; Contreras, C. 2010. Índice normalizado de vegetación en caña de azúcar en la Huasteca Potosina. *Avances en Investigación Agropecuaria*. 14(2): 49-65.
3. Altamirano, A.; Da Silva, H.; Durán, A.; Echeverría, A.; Panario, D.; Puentes, R. 1976. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay: clasificación de suelos. Montevideo, MAP. DSF. t.1, 96 p.
4. Álvarez, C. 2010. Rendimiento de cultivares de soja de grupo de madurez V y VI con riego complementario. Tesis Ing. Agr. Río Cuarto, Córdoba. Universidad Nacional de Río Cuarto. Facultad de Agronomía y Veterinaria. 41 p.
5. Assmann, S.; Grantz, D. 1990. The magnitude of the stomatal response to blue light. *Plant Physiology*. 93: 701-709.
6. Azcón-Bieto, J.; Talón, M. 2008. Fundamentos de fisiología vegetal. 2a. ed. Barcelona, McGraw-Hill Interamericana. 651 p.
7. Bartaburu, D.; Becoña, G.; De Souza, P.; Dieguez, F.; Duarte, E.; Larrambebere, F.; Malaquín, I.; Molina, C.; Montes, E.; Morales, H.; Pereira, M.; Perrachón, J.; Saravia, A.; Taranto, V. 2009. Familias y campo: rescatando estrategias de adaptación. (en línea). Montevideo, IPA. 246 p. Consultado dic. 2018. Disponible en https://www.planagropecuario.org.uy/uploads/libros/16_familias_y_campo.pdf
8. Bartlett, M.; Scoffoni, C.; Ardy, R.; Zhang, Y.; Sun, S.; Cao, K.; Sack, L. 2012. Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. *Methods Ecology and Evolution*. 3: 880-888.
9. Beluzán, F. 2013. Déficit de presión de vapor (DPV) y factores microclimáticos como herramientas de pronóstico de *Botrytis cinerea* Pers. ex Fr., en *Lactuca sativa* L. bajo invernadero. Tesis Mag. Valdivia, Chile. Universidad Austral de Chile. Facultad de Ciencias Agrarias. 101 p.

10. Bobich, E.; Barron-Gafford, G.; Rascher, K.; Murthy, R. 2010. Effects of drought and changes in vapour pressure deficit on water relations of *Populus deltoides* growing in ambient and elevated CO₂. *Tree Physiology*. 30: 866-875.
11. Capurro, M. 2016 Determinación de las necesidades hídricas y respuesta al riego en el cultivo de soja. Tesis Mag. en Ciencias Agrarias. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 148 p.
12. Carámbula, M.; Terra, J. A. 2000. Las sequías: antes, durante y después. Montevideo, INIA. 133 p. (Boletín de Divulgación no. 74).
13. Casaretto, E. 2013. Análisis de marcadores funcionales asociados a la eficiencia en el uso del agua en soja. Tesis Mag. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 78 p.
14. Ceretta, S.; Silva, J. 2012. Cultivo de soja. *Revista INIA*. no. 30: 32-35.
15. Condón, A.; Reynolds, M.; Rebetzke, G.; Ginkel, M., Richards, R.; Farquhar, G. 2008. Stomatal aperture-related traits as early generation selection criteria for high yield potential in bread wheat. In: International Symposium on Wheat Yield Potential: challenges to International Wheat Breeding (2007, Ciudad de México). Proceedings. México, D. F., CIMMYT. pp. 281-285.
16. Correa, O.; De la Fuente, E.; Carmona, M.; Kantolic, A.; Lavado, R. 2011. Soja: investigación científico-técnica desarrollada en el INBA (CONICET/FAUBA) y en la Facultad de Agronomía de la UBA. Buenos Aires, UBA. Facultad de Agronomía. 206 p.
17. Daughtry, C.; Walthall, C.; Kim, M.; Brown de Colstoun, E.; McMurtrey, J. 2000. Estimating corn leaf chlorophyll concentration from leaf and canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment*. 74: 229-239.
18. Delzon, S. 2015. New insight into leaf drought tolerance. *Functional Ecology*. 29: 1247-1249.
19. Eason, H.; Bloom, A. 2014. Easy leaf area: automated digital image analysis for rapid and accurate measurement of leaf area. *Applications in Plant Sciences*. 2(7): s.p.

20. Enrico, J.; Kantolic, A.; Bodrero, M. 2011. Removilización aparente de reservas en el cultivo de soja ante defoliaciones en llenado de grano. INTA. Para Mejorar la Producción. no. 46: 57-60.
21. Farias, J.; Nepomuceno, A.; Neumaier, N. 2007. Ecofisiología da soja. EMBRAPA. Circular Técnica no. 48. 7 p.
22. Fassio, A.; Pérez, O.; Ibáñez, W.; Ceretta, S.; Rabaza, C.; Vergara, G. 2017. Soja: adaptación de ciclos de madurez a diferentes épocas de siembra bajo condiciones de riego. Revista INIA. no. 48: 28-33.
23. Fehr, W.; Caviness, C. 1977. Stages of soybean development. Ames, Iowa State University. 11 p. (Special Report no. 80).
24. Fernández, J.; Moreno, F.; Girón, I.; Blásquez, O. 1997. Stomatal control of water use in olive tree leaves. *Plant and Soil*. 190: 179-192.
25. Ford, M.; Thorne, G. 1974. Effects of atmospheric humidity on plant growth. *Annals of Botany*. 38(2): 441-452.
26. Freire, J.; Sato, M. 1999. Conservación de cultivos de rizobios. *Revista Latinoamericana de Microbiología*. 41:35-41.
27. Gamon, J.; Surfus, J. 1999. Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist*. 143: 105-117.
28. Gao, B. 1996. NDWI - A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sensing of Environment*. 58: 257-266.
29. Garbulsky, M.; Peñuelas, J.; Gamon, J.; Inoue, Y.; Filella, I. 2011. The photochemical reflectance index (PRI) and the remote sensing of leaf, canopy and ecosystem radiation use efficiencies. *Remote Sensing of Environment*. 115: 281-297.
30. Gardner, F.; Brent Pearce, R.; Mitchel, R. 1985. Carbon fixation by crop canopies. In: Chiesa, J.; Lucke, S.; Cantarero, M. eds. *Physiology of Crop Plants*. Ames, Iowa State University. pp. 31-57.
31. Gaso, D. 2015. Evaluación de diferentes metodologías para estimar el rendimiento de trigo utilizando información proveniente de sensoramiento remoto. Tesis Mag. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 81 p.
32. Gerster, G.; Bacigaluppo, S. 2009. Cómo alcanzar altos rendimientos en soja. INTA. Para Mejorar la Producción. no. 42: 63-67.

33. Gilbert, M.; Zwieniecki, M.; Holbrook, N. 2011. Independent variation in photosynthetic capacity and stomatal conductance leads to differences in intrinsic water use efficiency in 11 soybean genotypes before and during mild drought. (en línea). *Journal of Experimental Botany*. 62(8): 2875-2887. Consultado 23 nov. 2018. Disponible en <https://academic.oup.com/jxb/article/62/8/2875/477642>
34. Giménez, L. 2014. Efecto de las deficiencias hídricas en diferentes etapas de desarrollo sobre el rendimiento de soja. (en línea). *Agrociencia (Uruguay)*. 18(1): 53-64. Consultado 19 feb. 2019. Disponible en http://www.scielo.edu.uy/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2301-15482014000100006
35. _____. 2017. Respuesta del maíz y la soja a diferentes disponibilidades hídricas en distintas etapas de desarrollo. (en línea). *Agrociencia (Uruguay)*. 21(2): 77-90. Consultado 28 feb. 2019. Disponible en <http://www.scielo.edu.uy/pdf/agro/v21n2/2301-1548-agro-21-02-00077.pdf>
36. Gómez, E.; Ruiz-Díez, B.; Fajardo, S.; Eichler-Loebermann B.; Samson, R.; Van Damme, P.; López, R.; Fernández-Pascual, M. 2017. Caracterización de rizobios aislados de nódulos de frijol caupí, en suelos salinos de Cuba. *Cultivos Tropicales*. 38(4): 39-49.
37. Gómez, M. 1998. Medición de diferentes parámetros relacionados con el estrés hídrico en las plantas. Tesis Mag. Sevilla, España. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla. 60 p.
38. Goode, J.; Higgs, K. 1973. Water, osmotic and pressure potential relationships in apple leaves. *Journal of Horticultural Science*. 48: 203-215.
39. Grange, R.; Hand, D. 1987. A review of the effects of atmospheric humidity on the growth of horticultural crops. *Journal of Horticultural Science*. 62 (2): 125-134.
40. Grasso, J.; Montero, J. 2011. Efecto de diferentes disponibilidades hídricas sobre el rendimiento de soja. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 56 p.

41. Greenapps&web. 2015. Calcula el porcentaje de cubierta vegetal con canopeo. (en línea). Oklahoma City. s.p. Consultado dic. 2018. Disponible en <https://www.greenappsandweb.com/android/calcula-el-porcentaje-de-cubierta-vegetal-con-canopeo/>
42. Gutiérrez-Rodríguez, M.; Escalante-Estrada, J.; Rodríguez-González, M.; Reynolds, M. 2004. Índices de reflectancia y rendimiento del frijol con aplicaciones de nitrógeno. *Terra Latinoamericana*. 22(4): 409-416.
43. Haboudane, D.; Miller, J.; Zarco-Tejada, P.; Tremblay, N.; Dextrase, L. 2002. Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agricultura. *Remote Sensing of Environment*. 81: 416-426.
44. _____; Pattey, E.; Strachan, I. 2004. Hyperspectral vegetation indices and novel algorithms for predicting green LAI of crop canopies: modeling and validation in the context of precision agricultura. *Remote Sensing of Environment*. 90: 337-352.
45. Hsiao, T.; Acevedo, E.; Fereres, E.; Henderson, D. 1976. Water stress, growth, and osmotic adjustment. (en línea). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*. 927: 479-500. Consultado 15 ene. 2019. Disponible en <https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rstb.1976.0026>
46. INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, AR). 2014. Contribución del nitrógeno inorgánico y de la FBN a la nutrición nitrogenada de soja en Argentina. (en línea). Buenos Aires. pp. 80-96. Consultado ene. 2019. Disponible en <https://www.agrositio.com.ar/noticia/68947-contribucion-del-nitrogeno-inorganico-y-de-la-fbn-a-la-nutricion-nitrogenada-de-soja-en-argentina>
47. Isoda, A.; Isoda, I. 2005. Adaptive responses of soybean and cotton to water stress II. Changes in CO₂ assimilation rate, chlorophyll fluorescence and photochemical reflectance index in relation to leaf temperature. *Plant Production Science*. 8(2): 131-138.
48. Kantolic, A.; Slafer, G. 2001. Photoperiod sensitivity after flowering and seed number determination in indeterminate soybean cultivars. *Field Crops Research*. 72(2): 109-118.
49. _____. 2003. Bases funcionales de la determinación del rendimiento

y manejo del cultivo de soja. In: Satorre, E. H. ed. El libro de la soja. Buenos Aires, SEMA/CREA/AAPRESID. pp. 29-38.

50. _____. 2008. Control ambiental y genético de la fenología del cultivo de soja: impactos sobre el rendimiento y la adaptación de genotipos. *Revista Facultad de Agronomía (UBA)*. 28(1): 63-88.
51. Karam, R.; Sfeir, F.; Mounzer, O.; Rouphael, Y. 2005. Evapotranspiration and seed yield of field grown soybean under deficit irrigation conditions. *Agricultural Water Management*. 75: 226-244.
52. Klepper, B. 1968. Diurnal pattern of water potential in woody plants. *Plant Physiology*. 43: 1931-1934.
53. Korhonen, L.; Heikkinen, J. 2009. Automated analysis of in situ canopy images for the estimation of forest canopy cover. *Forest Science*. 55(4): 323-334.
54. Korte L.; Specht J.; Williams J.; Sorensen R. 1983. Irrigation of soybean genotypes during reproductive ontogeny: II. Yield components responses. *Crops Science*. 23: 528-533.
55. Letts, M.; Phelan, C.; Johnson, D.; Rood, S. 2008. Seasonal photosynthetic gas exchange and leaf reflectance characteristics of male and female cottonwoods in a riparian woodland. *Tree Physiology*. 28: 1037-1048.
56. Mart, K.; Veneklass, E.; Bramley, H. 2016. Osmotic potential at full turgor: an easily measurable trait to help breeders select for drought tolerance in wheat. *Plant Breeding*. 135: 279-285.
57. Medrano, H.; Bota, J.; Cifre, J.; Flexas, J.; Ribas-Carbó, M.; Gulías León, J. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas*. no. 43: 63-84.
58. Melges, E.; Lopes, N.; Oliva, M. 1989. Crescimento e conversão da energia solar em soja cultivada sob quatro níveis de radiação solar. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 24(9): 1065-1072.
59. Merzlyak, M.; Gitelson, A.; Chivkunova, O.; Rakitin, V. 1999. Non-destructive optical detection of pigment changes during leaf senescence and fruit ripening. *Physiologia Plantarum*. 106: 135-141.
60. MGAP. DIEA (Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, UY). 2017. Encuesta agrícola

“invierno 2017”. (en línea). Montevideo. 19 p. Consultado dic. 2018. Disponible en http://www.mgap.gub.uy/sites/default/files/enc_agricola_inv2017.pdf

61. _____. 2018. Encuesta agrícola “invierno 2018”. (en línea). Montevideo. 34 p. Consultado dic. 2018. Disponible en http://www.mgap.gub.uy/sites/default/files/publicacion_inv2018-cf.pdf
62. Molino, J. 2011. 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 Mag. Buenos Aires, Argentina. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. Escuela para Graduados. 66 p.
63. Momen N.; Carlson R.; Shaw R.; Arjman O. 1979. Moisture-stress effects on the yield components of two soybean cultivars. *Agronomy Journal*. 71: 86-90.
64. Nafarrate, A. 2017. Estimación directa e indirecta del índice de área foliar (IAF) y su modelación con lidar en un bosque tropical seco de Yucatán. Tesis Mag. Mérida, México. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Centro de Investigación Científica de Yucatán. 79 p.
65. Nico, M. 2016. Mecanismos asociados a la producción de granos en soja frente a cambios en el fotoperíodo en post-floración. Tesis PhD. Buenos Aires, Argentina. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. 120 p.
66. Otero, A.; Montoya, F.; García, C. 2017. Programación del riego. Montevideo, INIA. 68 p. (Serie Técnica no. 232).
67. Pagán, E. 2012. Uso de indicadores del estado hídrico de la planta para la optimización del riego en cultivos leñosos. Tesis PhD. Cartagena, Colombia. Universidad Politécnica de Cartagena. 185 p.
68. Pandey, R.; Herrera, W.; Pendleton, J. 1984. Drought response of grain legumes under irrigation gradient: I. Yield and Yield Components. *Agronomy Journal*. 76: 549-553.
69. Pask, A.; Pietragalla, J.; Mullan, D.; Chávez, P.; Reynolds, M. 2013. Trigo fitomejoramiento fisiológico II: una guía de campo para la caracterización fenotípica de trigo. s.l., CIMMYT. 134 p.

70. Pastorino, G. 2016. Diversidad de los rizobios que nodulan la soja en los suelos de la Pampa húmeda e identificación de cepas para la fabricación de inoculantes comerciales. Tesis PhD. La Plata, Argentina. Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. 212 p.
71. Pérez, A.; Velara, A. 2018. Respuesta productiva de soja a diferentes estrategias de riego deficitario controlado. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 63 p.
72. Quijano, A. 2015. Regulación fotomorfogénica del número de estructuras reproductivas en canopeos de soja. Tesis PhD. Buenos Aires, Argentina. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. 139 p.
73. Romero, P. 2010. Evaluación de mecanismos de adaptación al déficit hídrico en tres especies de Eucalyptus sometidas a dos niveles de disponibilidad de agua. Tesis Ing. For. Santiago, Chile. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza. Escuela de Ciencias Forestales. 35 p.
74. Salinas, A.; Zelener, N.; Craviotto, R.; Bisaro, V. 1996. Respuestas fisiológicas que caracterizan el comportamiento de diferentes cultivares de soja a la deficiencia hídrica en el suelo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 31(5): 331-338.
75. Sawchik, J.; Ceretta, S. 2005. Consumo de agua por sojas de distintos grupos de madurez en diferentes ambientes de producción. *In*: Jornada Técnica de Cultivos de Verano (2005, La Estanzuela, Colonia). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 41-45 (Actividades de Difusión no. 417).
76. _____. 2012. Necesidades de riego en cultivos y pasturas. *In*: Seminario Internacional sobre Riego en Cultivos y Pasturas (2º., 2012, Salto, Uruguay). Potencial del riego extensivo cultivos y pasturas. Montevideo, INIA. pp. 55-68.
77. Scheiner, J.; Gutiérrez-Boem, F.; Lavado, R. 2000. Dinámica de la absorción y partición de nutrientes en soja. *Revista Internacional de Botánica Experimental*. 69: 77-84.

78. Singh, S.; Hoyos-Villegas, V.; Ray, J.; Smith, J.; Fritschi, F. 2013. Quantification of leaf pigments in soybean (*Glycine max* L. Merr.) based on wavelet decomposition of hyperspectral features. *Field Crops Research*. 149: 20-32.
79. Squeo, F.; Cardemil, L. 2007. *Fisiología vegetal*. La Serena, s.e. pp. 67-84.
80. Suárez-Salazar, J.; Duran-Bautista, E.; Rojas-Castillo, J.; Ortiz-Cifuentes, N. 2017. Pigmentos fotosintéticos y conductancia estomática en ecotipos de copoazú (*Theobroma grandiflorum* Willd. Ex. Spreng K. Schum.). *Agronomía Mesoamericana*. 28(1): 199-206.
81. Toledo, R. E. s.f. *Ecofisiología, rendimiento y calidad de soja*. (en línea). Córdoba, UNC. FCA. 12 p. Consultado dic. 2018. Disponible en <http://www.agro.unc.edu.ar/~wpweb/cereales/wp-content/uploads/sites/31/2018/07/Ecofisiologia-rendimiento-y-calidad-en-soja-.pdf>
82. Tucker, C. 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment*. 8: 127-150.
83. Warnock, R.; Valenzuela, J.; Trujillo, A.; Madriz, P. 2006. Área foliar, componentes del área foliar y rendimiento de seis genotipos de caraota. *Agronomía Tropical*. 56(1): 21-42.
84. Wiegand, C.; Richardson, A.; Escobar, D.; Gerbermann, A. 1991. Vegetation indices in crop assessments. *Remote Sensing of Environment*. 35: 105-119.