



**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO**

**“IMPORTANCIA DE LA TOLERANCIA A ESTRÉS VERSUS EL RENDIMIENTO
POTENCIAL PARA EXPLICAR LA MEJORA GENÉTICA EN SOJA”**

Ing. Agrónomo de Felipe, Matías

TESIS PARA OPTAR AL TITULO DE DOCTOR EN CIENCIAS AGRARIAS

DIRECTOR: Dr. Rotundo, José Luis

CODIRECTOR: Dr. Borrás, Lucas

AÑO 2019

**IMPORTANCIA DE LA TOLERANCIA A ESTRÉS VERSUS EL RENDIMIENTO
POTENCIAL PARA EXPLICAR LA MEJORA GENÉTICA EN SOJA**

Matías de Felipe

Ingeniero Agrónomo – Universidad Nacional de Rosario

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Ciencias Agrarias, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en esta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Instituto de Investigaciones en Ciencias Agrarias de Rosario (IICAR-CONICET) durante el período comprendido entre abril del año 2014 y diciembre del año 2018, bajo la dirección del Dr. Rotundo, José Luis.

de Felipe, Matías

Doctorando

Rotundo, José Luis

Director

Borrás, Lucas

Codirector

Defendida: de de 2019.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres Adriana y Oscar, quienes estuvieron presentes en cada momento brindando su cariño incondicional y transmitiendo los valores personales que me han permitido alcanzar grandes metas.

A mi hermano Diego, por acompañarme en todo momento y saber transmitir su alegría. ¡Este logro es también tuyo hermano!

A mi abuela Olivia (Chiquita), ejemplo de perseverancia y trabajo.

A Carolina Retta (Caro), por estar presente en los momentos finales y saber transmitir su cariño y tranquilidad.

A dos grandes amigos que me ha dejado esta etapa, Santiago Alvarez Prado y Santiago Tamagno.

A José Luís Rotundo, por brindarme sus conocimientos, experiencia científica y por haberme transmitido el valor de superación personal.

A Brenda Gambín, por su ayuda en diferentes momentos del desarrollo de la tesis y por la buena predisposición.

A José Gerde, por la ayuda y el tiempo invertido en el laboratorio. Por los consejos brindados.

Al Grupo de Investigación en Manejo y Utilización de Cultivos Extensivos (GIMUCE) en su totalidad, por haberme permitido llevar adelante este trabajo científico en tiempo y forma.

A los evaluadores de este trabajo de tesis, por su tiempo invertido.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por el otorgamiento de la Beca Interna Doctoral, fundamental para la realización de este trabajo de tesis.

A Nicolás Tozzi, Guillermo Laprida y Nicolás Sturiale, amigos que estuvieron siempre presente con sus consultas sobre el estado y evolución del trabajo de tesis.

Al personal de la Facultad de Ciencias Agrarias que facilitó el trabajo de campo.

DEDICATORIA

*A mis padres Adriana y Oscar,
mi hermano Diego y
mi abuela Chiquita.*

PRESENTACIONES Y PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

PUBLICACIONES EN REVISTAS CIENTÍFICAS CON REFERATO INTERNACIONAL

de Felipe, M., Gerde, J.A. and Rotundo, J.L. 2016. Soybean genetic gain in maturity groups III to V in Argentina from 1980 to 2015. *Crop Science* 56:3066-3077.

PRESENTACIONES EN CONGRESOS NACIONALES E INTERNACIONALES

de Felipe, M. y Rotundo, J.L. Ganancia genética en Soja ¿Rendimiento potencial o tolerancia a estrés hídrico? XXXI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. Corrientes, Argentina. 13 al 16 de noviembre de 2016.

Rotundo, J.L., **de Felipe, M.** y Santachiara, G. Soybean genetic progress and resource use efficiency. XXXI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. Corrientes, Argentina. 13 al 16 de noviembre de 2016.

de Felipe, M., Rotundo, J.L. y Borrás, L. Estimación de la ganancia genética en Soja (*Glycine max* (L.) Merr.) entre 1980 y 2014 para grupos de madurez III, IV y V. XV Congreso Latinoamericano y XXX Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. Mar del Plata, Argentina. 21 al 24 de septiembre de 2014.

PRESENTACIONES ORALES EN REUNIONES CIENTÍFICAS

de Felipe, M., Borrás, L. y Rotundo, J.L. Bases eco-fisiológicas del progreso genético en soja en los últimos 35 años en Argentina. Sexta jornada de intercambio ámbito público privado. EEA INTA Manfredi. 8 y 9 de marzo de 2018.

Rotundo, J.L., **de Felipe, M.** y Santachiara, G. Soybean genetic progress and resource use efficiency. XXXI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. 13 al 16 de noviembre 2016. Corrientes.

IMPORTANCIA DE LA TOLERANCIA A ESTRÉS VERSUS EL RENDIMIENTO POTENCIAL PARA EXPLICAR LA MEJORA GENÉTICA EN SOJA

ÍNDICE

Abreviaturas, símbolos y anglicismos	1
Resumen	3
Abstract	5
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL.	
Importancia de la soja en Argentina y el mundo	6
Estudios de ganancia genética en soja	8
Bases fisiológicas de la ganancia genética	8
Mejora por tolerancia a estrés versus rendimiento potencial	10
Enfoque aplicado en la presente tesis doctoral	11
OBJETIVOS	12
Objetivo general	12
Objetivos específicos	12
HIPÓTESIS	13
CAPÍTULO II: GANANCIA GENÉTICA EN SOJA EN GRUPOS DE MADUREZ III, IV Y V EN ARGENTINA DESDE 1980 AL 2015.	
INTRODUCCIÓN	14
MATERIALES Y MÉTODOS	17
Cultivares evaluados y condiciones de crecimiento	17
Detalles experimentales y mediciones	19
Análisis estadístico	19
RESULTADOS	21
Caracterización ambiental	21
Rendimiento y año de liberación	21
Fenología y año de liberación	24
Vuelco y año de liberación	28
Calidad de semillas y año de liberación	29
DISCUSIÓN	33
CONCLUSIONES	37

CAPÍTULO III: MECANISMOS FISIOLÓGICOS QUE EXPLICAN LA GANANCIA GENÉTICA EN EL CULTIVO DE SOJA EN ARGENTINA.

INTRODUCCIÓN	38
MATERIALES Y MÉTODOS	42
Cultivares evaluados, condiciones de crecimiento y detalles experimentales	42
Mediciones directas	42
Caracteres fisiológicos calculados	43
Análisis estadístico	43
RESULTADOS	45
Caracterización ambiental	45
Rendimiento y año de liberación	48
Biomasa acumulada e índice de cosecha y año de liberación	50
Captura y uso de la radiación	52
Radiación incidente y año de liberación	52
Eficiencia de intercepción de la radiación y año de liberación	52
Eficiencia de uso de la radiación y año de liberación	53
Captura y uso de nitrógeno	55
Captura de nitrógeno y año de liberación	55
Eficiencia de uso del nitrógeno y año de liberación	55
Asociación de caracteres y año de liberación	57
DISCUSIÓN	62
CONCLUSIONES	67

CAPÍTULO IV: IMPORTANCIA RELATIVA DEL RINDE POTENCIAL VERSUS LA TOLERANCIA A ESTRÉS HIDRICO PARA EXPLICAR LA MEJORA GENETICA EN SOJA.

INTRODUCCIÓN	68
MATERIALES Y MÉTODOS	71
Cultivares evaluados y condiciones de crecimiento	71
Detalles experimentales y mediciones	73
Análisis estadístico	75
RESULTADOS	76
Caracterización ambiental	76
Rendimiento, número de granos, peso de granos y año de liberación	78
Determinantes del número de granos y año de liberación	81

DISCUSIÓN	84
CONCLUSIONES	87
CAPÍTULO V	
DISCUSIÓN GENERAL	88
CONTRASTE DE HIPÓTESIS ASOCIADAS A LOS OBJETIVOS ESPECÍFICOS	92
Capítulo II	92
Capítulo III	92
Capítulo IV	93
CONCLUSIONES FINALES	94
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	96
ANEXO I	108
ANEXO II	113
ANEXO III	114

ABREVIATURAS, SÍMBOLOS Y ANGLICISMOS

ACP: Análisis de componentes principales.

Biplot: (Anglicismo). Gráfico resultante del análisis de componentes principales.

BLUP: (Anglicismo). Mejor predictor lineal no viciado.

BLUPs: Forma plural de BLUP.

CPs: Componentes principales.

DíasMad: Días a madurez fisiológica.

e.g.: Del latín, *exempli gratia*. Por ejemplo.

Ef.: Eficiencia.

ei: Eficiencia de intercepción.

Eq.: Ecuación.

EUN: Eficiencia de uso del nitrógeno.

EUR: Eficiencia de uso de la radiación.

Fig.: Figura.

GM: Grupo de madurez.

GMs: Forma plural de GM.

ha: Hectárea.

IC: Índice de cosecha.

IPRO: Evento biotecnológico "Intacta Pro".

MGs: Maturity groups.

MJ: Mega joule.

N: Nitrógeno.

NIRS: (Anglicismo). Espectroscopía en el infrarrojo cercano.

N_{total}: Nitrógeno total.

P: Según contexto, fósforo o valor de probabilidad asociada.

PAR_{inc}: Radiación incidente diaria fotosintéticamente activa.

PAR_{int}: Radiación incidente diaria interceptada fotosintéticamente activa.

P10: Percentil 10.

P90: Percentil 90.

r: Coeficiente de correlación.

Rad_{inc}: Radiación incidente.

Rain out-shelter: (Anglicismo). Refugio de la lluvia.

RR1: Evento biotecnológico "Roundup Ready 1".

RR2: Evento biotecnológico "Roundup Ready 2".

R²: Coeficiente de determinación.

TCC_{pc}: Tasa de crecimiento del cultivo en el período crítico.

°C: Grados centígrados.

~: Aproximadamente.

Δ: Variación para un determinado carácter.

IMPORTANCIA DE LA TOLERANCIA A ESTRÉS VERSUS EL RENDIMIENTO POTENCIAL PARA EXPLICAR LA MEJORA GENÉTICA EN SOJA

RESUMEN

Los estudios de ganancia genética proveen información valiosa que permite separar la influencia del mejoramiento genético del manejo agronómico en el aumento de rendimiento de un cultivo. La hipótesis de trabajo de esta tesis es que los aumentos del rendimiento del cultivo de soja en los últimos 35 años han estado asociados en parte a la mejora genética y en parte a mejoras tecnológicas y de manejo agronómico. Referido al componente genético, la acumulación de biomasa a madurez podría ser la principal causa de dicha ganancia. Esta mayor biomasa estaría explicada por aumentos en la captura y eficiencia en el uso de la radiación y nitrógeno. Sin embargo, se desconoce en qué medida esta mayor eficiencia de captura y utilización de radiación y nitrógeno podría impactar sobre el cultivo bajo condiciones de estrés hídrico. Algunos estudios sugieren que el mejoramiento aumentó tanto el rendimiento potencial como la tolerancia a estrés hídrico. Sin embargo, a la actualidad no contamos con esta información para el cultivo de soja.

El **objetivo general** de esta tesis es evaluar la importancia relativa de la tolerancia a estrés versus aumentos en el rendimiento potencial como procesos que expliquen el impacto del mejoramiento genético sobre el rinde de soja. Los **objetivos particulares** fueron: (i) estimar la tasa de ganancia genética del rinde de soja en cultivares liberados desde el año 1980 hasta el 2015 para los grupos de madurez (GM) III, IV y V; (ii) evaluar cambios en biomasa total e índice de cosecha y estimar si los cambios en biomasa a madurez se deben a mejoras en la capacidad de captura de radiación y nitrógeno o en la eficiencia de su utilización y (iii) evaluar si la mejora genética promedio en rendimiento se explica mayormente por aumentos en rinde potencial o en tolerancia a estrés hídrico.

Con relación al **objetivo (I)** se evaluaron bajo condiciones de campo 36 cultivares pertenecientes al GM III y liberados al mercado entre los años 1982 y 2013, 90 cultivares pertenecientes al GM IV liberados entre 1980 y 2014, y 55 cultivares del GM V liberados entre 1984 y 2015. Se emplearon tres ambientes de evaluación determinados por la combinación de lote x año. La ganancia genética en rendimiento, estimada como la pendiente de la regresión lineal entre rinde y año de liberación no fue significativamente diferente ($P > 0.05$) entre los GMs evaluados. La ganancia genética para los tres grupos fue $44.3 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ cuando se expresó en términos absolutos, mientras que en valores relativos fue de $1.1\% \text{ año}^{-1}$.

Con relación al **objetivo (II)** se observó que la radiación incidente durante el ciclo de crecimiento del cultivo se incrementó a una tasa absoluta de 2.2 y 1.7 MJ m⁻² año⁻¹ para los GMs III y IV respectivamente, o 0.16 y 0.12 % año⁻¹ cuando se expresó de forma relativa. Contrariamente, para el GM V la radiación incidente se redujo a una tasa de -1.5 MJ m⁻² año⁻¹, o -0.1 % año⁻¹, debido a acortamientos en la longitud del ciclo. La eficiencia de intercepción permaneció estable luego de 35 años de mejoramiento genético en todos los GMs. Para la eficiencia en el uso de la radiación, la ganancia genética ha sido de 0.005, 0.006 y 0.005 g MJ⁻¹ año⁻¹ para los GMs III, IV y V, respectivamente, o 0.5% año⁻¹ para los GMs III y V y 0.6% año⁻¹ para el GM IV. La ganancia absoluta en la captura de nitrógeno fue de 0.23, 0.27 y 0.18 g m⁻² año⁻¹ para los GMs III, IV y V, respectivamente, mientras que la relativa fue de 0.8, 0.9 y 0.6 % año⁻¹. No se detectó correlación entre la eficiencia en el uso del nitrógeno y el año de liberación para los GMs III y IV, pero sí para el GM V. Para este último grupo, la ganancia absoluta fue -0.043 g g⁻¹ año⁻¹, o - 0.1% año⁻¹ cuando se expresó en valores relativos.

Para cumplimentar el **objetivo (III)** se evaluaron seis genotipos de diferentes años de liberación con similar duración de ciclo. Se generó un ambiente de estrés hídrico y otro con riego por goteo para lograr rindes cercanos al potencial para la fecha de siembra empleada. Los resultados demostraron ganancia genética en rendimiento para los dos ambientes. La ganancia absoluta fue de ~32 kg ha⁻¹ año⁻¹ (P < 0.0001) para el ambiente de buena disponibilidad hídrica mientras que para el ambiente limitado por agua la ganancia fue de ~13 kg ha⁻¹ año⁻¹ (P < 0.0001). No obstante, cuando los valores fueron relativizados al año inferior de la serie, la ganancia anual fue del 1% para ambas condiciones. Independientemente de la ganancia relativa, la interacción ganancia genética x ambiente fue significativa (P < 0.01), demostrando que por cada kilogramo de mejora anual en ambientes no limitados por agua el rendimiento se incrementó 0.4 kg ha⁻¹ año⁻¹ en ambientes sometidos a estrés hídrico.

Los resultados de esta tesis muestran que el criterio histórico de selección empleado por los programas de mejora ha sido exitoso en incrementar el rendimiento potencial más que la tolerancia al estrés hídrico. Este trabajo provee nuevos conocimientos acerca de los controles fisiológicos que rigen la generación y evolución del rendimiento asociado al progreso genético. La identificación de los caracteres descriptos y su uso potencial en programas de mejoramiento son aportes novedosos debido a que abarcan un área de estudio de suma importancia y poco conocida, caracterizada por la interrelación entre el nitrógeno, eficiencia de uso de la radiación y el rendimiento.

RELATIVE IMPORTANCE OF DROUGHT TOLERANCE VERSUS YIELD POTENTIAL TO EXPLAIN SOYBEAN GENETIC IMPROVEMENT

ABSTRACT

Genetic progress comparing new and old genotypes is commonly assessed to estimate the genetic contribution to on-farm yield increases and to identify traits improved over the analyzed time period. Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] yield has increased over years; however, little is understood about the physiological mechanisms that contributed to yield gains. We hypothesize that the genetic portion of yield increases can be explained by improvements in accumulated biomass at physiological maturity. Additionally, changes in biomass would be the result of improvements in uptake and use of resources such as radiation and nitrogen. Nevertheless, little is known in what degree enhancements of resources use and uptake were involved in soybean drought tolerance. First, 181 cultivars belonging to MGs III, IV and V were evaluated for yield gain under different field conditions. Yield genetic gain resulted not to be significantly different among MGs averaging 44.3 kg ha⁻¹ year⁻¹, or 1% year⁻¹ when expressed as relative. Second, changes in accumulated biomass at maturity and harvest index were tested for genetic gain. Biomass was further studied through the contribution of radiation and nitrogen use and uptake. Results showed that yield improvements across MGs was mainly attributed to accumulated biomass at physiological maturity, however enhancements in harvest index was detected for MGs IV and V. Biomass genetic gain was explained through increases in nitrogen taken up at maturity which triggered improvements in radiation use efficiency. Third, the above observed yield genetic gain was evaluated under drought scenarios for testing the direct effect of selection for yield in improving drought adaptation. To test this objective six genotypes released in different years and with similar cycle duration were evaluated under limiting and non-limiting water availability environments. Results showed yield genetic gain in both environments. Genetic gain x environment interaction was significant, suggesting that per each yield kilogram improved in well-watered environments, yield in dry environments has increased at a rate of 0.4 kg ha⁻¹ year⁻¹.

Results coming from the current thesis show that yield-based selection criterion applied by Argentinian breeding programs has been successful in increasing yields in good quality environments as well as in those characterized by drought stress. Described traits and their potential use in breeding programs are innovative contributions, they encompass an interesting and poorly understood research area characterized by the interrelationship of nitrogen, radiation use efficiency and yield.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Importancia de la soja en Argentina y el mundo

La soja [*Glycine max* (L.) Merr] es uno de los cultivos más importantes a nivel mundial como fuente de proteína y aceite. De la producción global mundial, América concentra el 85%, mientras que Asia el 12% y Europa cerca del 2% (www.fao.org/faostat, 17 de agosto de 2018). Durante los últimos 20 años, Argentina ocupó el tercer lugar como productor mundial de soja con un volumen de producción promedio de 35 millones de toneladas, después de Estados Unidos (82 millones de toneladas) y Brasil (53 millones de toneladas). Actualmente, en nuestro país una proporción reducida de la producción se utiliza para consumo directo mientras que más del 85% es industrializada para la obtención de harinas y aceites destinados a la alimentación animal y consumo humano, respectivamente. No obstante, en los últimos años, la producción de aceite de soja ha sido crecientemente valorada debido a su implicancia en la elaboración de biodiesel para mezcla con combustibles de origen fósil (Ley 26.093, Artículo 7).

El cultivo masivo de soja, en particular en la región Medio Oeste de Estados Unidos y en zonas agrícolas de Argentina, Brasil, Bolivia y Paraguay, comenzó en la década de 1970 (Muñoz, 2012). La leguminosa, actualmente constituye el principal cultivo en la región pampeana tanto por la proporción de superficie cultivada como por la generación de ingresos para el sector agropecuario. La superficie productiva destinada al cultivo de soja en el país ha alcanzado casi los 20 millones de hectáreas en la campaña 2016/2017 y una producción cercana a los 60 millones de toneladas (www.fao.org/faostat, 17 de agosto de 2018). La distribución espacial del cultivo actualmente abarca desde zonas templado – frías en el sur bonaerense hasta subtropicales semiáridas y húmedas en el noroeste y noreste argentino. En este contexto, es de primordial importancia para los sistemas de producción de soja en el país el desarrollo de tecnologías de producción innovadoras y sustentables basadas en el aumento del conocimiento general y específico relacionado al cultivo y la generación de variedades de alto rendimiento a través del mejoramiento genético.

El rendimiento de soja promedio a nivel país creció de 1.000 kg ha⁻¹ en el año 1961 a casi 3.000 kg ha⁻¹ en 2011 (Datos FAO). La tasa de aumento para ese período fue de 36.6 kg ha⁻¹ año⁻¹ considerando un modelo lineal (Fig. I.1a). Sin embargo, un análisis más detallado muestra que existieron períodos con diferentes tasas de aumento de rinde (Fig. I.1b). Los años en los cuales se producen los saltos de rendimientos pueden asociarse a

eventos específicos como ser el comienzo del mejoramiento basado en la hibridación de variedades estadounidenses (1969) y a la introducción de la soja RR junto con la siembra directa (1995). Independientemente del modelo elegido, se desconoce qué proporción del aumento en el rendimiento observado a nivel país se debe al manejo del cultivo y qué proporción se debe al mejoramiento genético.

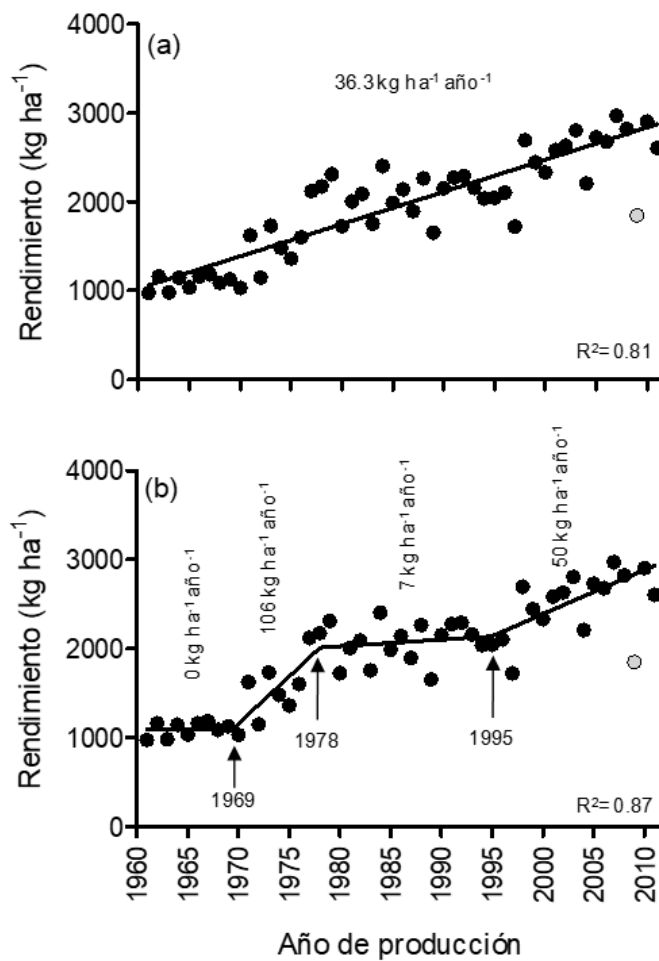


Figura I.1. Evolución del rendimiento promedio a nivel país para el período 1961 – 2011. El aumento del rendimiento se ajustó mediante un modelo lineal (a) y mediante un modelo de 4 ecuaciones lineales (b). El punto gris no está incluido en la regresión. Elaboración propia en base a datos FAO.

Estudios de ganancia genética en soja

Los estudios de ganancia genética, en los cuales los cultivares liberados al mercado en diferentes años son evaluados en simultáneo, proveen información que permite separar la influencia del mejoramiento genético del manejo agronómico en los aumentos de producción (Specht et al., 1999). Este tipo de estudios han sido realizados en diferentes regiones productoras como ser el cinturón sojero (De Bruin y Pedersen, 2008; Wilcox et al., 1979) y la región sur de Estados Unidos (Boerma, 1979; Salado Navarro et al., 1993), diferentes regiones del sur de Canadá (Voldeng et al., 1997; Morrison et al., 1999; Morrison et al., 2000; Ustun et al., 2001; Kumudini et al., 2001), la región sojera de Brasil (Lange y Federizzi, 2009) e incluso en Nigeria (Tefera et al., 2010). La mayoría de estos estudios se han concentrado en describir los cambios en rendimiento asociado únicamente al componente genético, no obstante, algunos también han integrado prácticas de manejo agronómico a fin de establecer si cambios en las condiciones de crecimiento podrían inducir variaciones en los valores de ganancia genética observados (Cober et al., 2005; Cober y Morrison, 2011).

A pesar de ser el tercer productor de soja del mundo, Argentina cuenta con sólo un estudio de ganancia genética que abarca variedades liberadas hasta el año 2000 (Santos et al., 2006). En virtud de ser un estudio valioso por la cantidad de ambientes en los que se evalúan las variedades, las conclusiones dentro de cada grupo de madurez son limitadas por dos razones. Primero, para cada grupo de madurez se evaluaron 8 cultivares y segundo, el período abarcado entre los años (1982-2000) sólo incorpora el inicio del desarrollo de materiales RR (Fig. I.1b). Recientemente se desregularon nuevos eventos transgénicos en soja asociados a una nueva inserción del gen RR y a la producción de toxinas BT para resistencia a lepidópteros. Este escenario plantea la necesidad de una evaluación más completa (mayor número de cultivares dentro de cada grupo de madurez) y que, como antes se dijo, evalúe el valor de estos eventos transgénicos.

Bases fisiológicas de la ganancia genética

Los estudios de ganancia genética permiten realizar un análisis retrospectivo de variables fisiológicas que se modificaron paralelamente al mejoramiento del cultivo, brindando una comprensión de la forma en que se genera el rendimiento (Tollenaar y Wu, 1999). Para evaluar estos cambios es necesario definir marcos teóricos adecuados que permitan explicar las variaciones en los rendimientos a escala de cultivo. En su expresión más simple el rendimiento puede describirse como el producto entre la biomasa total acumulada y el índice de cosecha. Reportes previos indican que tanto la biomasa acumulada como el índice

de cosecha pueden explicar el progreso genético en el rinde de soja (Gay et al., 1980; Schapaugh y Wilcox 1980; Cregan y Vanberkum 1984; Morrison et al., 1999; Koester et al., 2014). Estos resultados indican que el camino hacia los altos rendimientos puede lograrse a través de la combinación de diferentes estrategias fisiológicas en un único genotipo (Rotundo et al., 2012).

La producción de biomasa a su vez puede entenderse a través de marcos teóricos asociados a la captura y eficiencia de utilización de los recursos (e.g. radiación y nitrógeno). Por ejemplo, Kumudini et al. (2001) demostraron que los cultivares modernos tienen mayor habilidad para acumular materia seca durante el período de llenado de granos y esto a su vez podría ser explicado por un aumento en la capacidad fotosintética y/o en la intercepción de la radiación. De la misma forma Kumudini et al. (2002) demostraron que estos cultivares presentan mejoras en la captura de nitrógeno a partir de R5 comparado con sus homólogos antiguos. Estas conclusiones concuerdan con Sinclair y de Wit (1975) dónde propusieron que el agotamiento de nitrógeno proveniente de tejidos vegetativos durante la fase de llenado de frutos aceleraría la senescencia foliar y consecuentemente reduciría la capacidad fotosintética y de intercepción de radiación ocasionando caída en los rendimientos. Por otro lado, un estudio realizado en China demostró que parte del avance genético en ese sistema de producción se debió al incremento del índice de cosecha de nitrógeno y a un aumento en la captura total del mismo (Jin et al., 2011). Datos preliminares en Argentina, comparando un set reducido de variedades de ciclo similar y liberadas entre 1980 y 2000, muestran que existe variación en la eficiencia en el uso de la radiación (Fig. 1.2). Sin embargo, estas diferencias no estuvieron asociadas al año de liberación, sugiriendo que posiblemente las diferencias en biomasa entre genotipos modernos y antiguos estuvieron explicadas por cambios en la eficiencia de intercepción.

Actualmente se desconoce qué caracteres fisiológicos fueron los responsables del progreso genético en cultivares de soja argentinos en los últimos 35 años. Este lapso de tiempo es sumamente importante ya que incorpora dos eventos transgénicos de relevancia. La realización de este tipo de estudios permitirá identificar qué caracteres no fueron mejorados hasta el momento, los cuales podrían tener más chances de aportar a la ganancia futura.

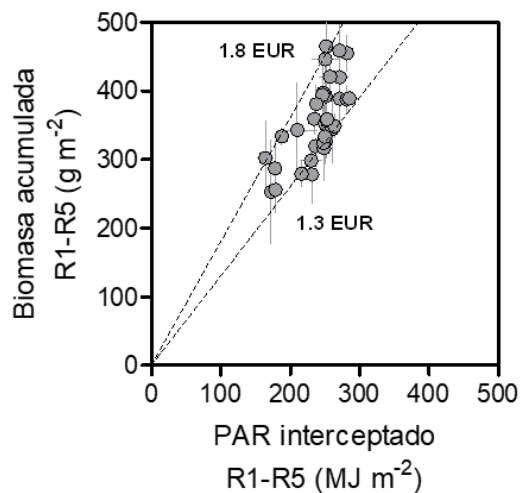


Figura I.2. Eficiencia en el uso de la radiación en 33 cultivares de soja evaluados en Zavalla, Provincia de Santa Fe, Argentina.

Mejora por tolerancia a estrés versus rendimiento potencial

Una cuestión central de la biología, y que tiene fuertes implicancias en la agronomía, es la correlación entre tolerancia a estrés y rendimiento potencial (Grime, 1977; Chapin, 1980). De la misma manera que pasa en ambientes silvestres con la selección natural, en sistemas agronómicos la selección artificial puede aumentar el rinde promedio por aumentos en el rendimiento potencial o a través de aumentos en la tolerancia a estrés (Hall y Richards, 2013) o ambos en simultáneo. Existen ejemplos en maíz, donde se observa que la ganancia genética está asociada a aumentos en la tolerancia a estrés y no a mejoras en el rinde potencial por planta (Tollenaar y Wu, 1999). En soja, Cober et al. (2005) mostraron indicios de que la mayor proporción de la ganancia genética observada en sistemas de producción canadienses se debió a aumentos en la tolerancia a estrés. Sin embargo, en ambos ejemplos el ambiente de estrés se generó mediante el aumento en la densidad de plantas. Esta aproximación si bien es válida como una medida amplia de estrés, no permite identificar su naturaleza (e.g. agua, nutrientes, luz, etc.). A nivel mundial, con excepción del trabajo de Cober et al. (2005), no existen reportes de la importancia relativa del rendimiento potencial vs. la tolerancia a estrés en la determinación de la ganancia genética en el cultivo de soja.

De los posibles estreses abióticos a los cuales un cultivo está sometido, la sequía es la que produce las mayores caídas en rendimiento a nivel mundial (Boyer, 1982; Boyer y

Westgate, 2004). En ambientes templados con disponibilidad hídrica que permite la producción de cultivos extensivos en secano, existen períodos de ausencia de lluvias temporalmente aleatorios (Sambatti y Caylor, 2007). Un aspecto importante en estos ambientes es evaluar si existe un costo de la tolerancia a estrés hídrico en términos de crecimiento potencial en años con alta disponibilidad de recursos (Chapin et al., 1990). No obstante, existen evidencias de que la mejora por rendimiento potencial es una opción para mejorar la respuesta frente al estrés hídrico (Foulkes et al., 2009; Hall y Richards, 2013). Si la acumulación de fotoasimilados aumenta como consecuencia del mejoramiento, es posible entonces encontrar correlaciones positivas entre tolerancia y crecimiento potencial (Stearns, 1989). En función de estos posibles compromisos es importante identificar los mecanismos implicados en un mayor grado de tolerancia a la sequía. Esto permitiría diseñar ideotipos que además de ser tolerantes a estrés tengan un buen comportamiento en condiciones de alto rendimiento.

Enfoque aplicado en la presente tesis doctoral

En esta tesis doctoral se estudia el efecto del mejoramiento genético vegetal sobre los componentes fisiológicos que explican los aumentos históricos del rendimiento en el cultivo de soja en Argentina. El marco teórico de trabajo se enfoca en que los aumentos de rendimiento pueden lograrse (i) a través de mejoras en la biomasa acumulada a madurez fisiológica y/o en el índice de cosecha. A su vez, (ii) los cambios en biomasa pueden explicarse por mejoras en la capacidad de captura y/o eficiencia en el uso de la radiación y nitrógeno. Por último, (iii) se estudia la ganancia genética en condiciones potenciales y bajo estrés hídrico con el objetivo de evaluar la importancia relativa de la tolerancia a estrés hídrico vs. rendimiento potencial para explicar la ganancia promedio observada. La utilización de estos marcos teóricos incorpora aspectos ignorados hasta la actualidad y aporta nuevos conocimientos sobre los procesos que rigen a los incrementos de rendimiento en el tiempo, así como la tolerancia al estrés hídrico.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar los mecanismos asociados a la ganancia genética en soja en ambientes potenciales y bajo estrés hídrico.

Objetivos específicos

Capítulo II

Estimar la tasa de ganancia genética de rendimiento y en otros atributos de interés agronómico en cultivares de soja liberados al mercado desde 1980 hasta 2015 para los grupos de madurez III, IV y V.

Capítulo III

Evaluar mecanismos fisiológicos relacionados con captura de radiación y nitrógeno que permitan explicar la ganancia genética en rendimiento del cultivo de soja.

Capítulo IV

Evaluar la ganancia genética en rendimiento y sus componentes numéricos en ambientes con y sin limitantes hídricas para establecer asociaciones entre rendimiento potencial y tolerancia a estrés hídrico.

HIPÓTESIS

Hipótesis nula (H0) asociadas a los objetivos específicos

Capítulo II

1. No existió ganancia genética en rendimiento y en atributos de interés agronómico relacionados, para los GMs III, IV y V en los últimos 35 años.

Capítulo III

1. La ganancia genética en rendimiento estuvo explicada únicamente por cambios en la biomasa acumulada a madurez fisiológica sin modificaciones en el índice de cosecha para todos los GMs.

2. Los aumentos en biomasa acumulada a madurez se debieron fundamentalmente a incrementos en la captura de recursos (radiación y nitrógeno) y no a mejoras en la eficiencia de su utilización.

Capítulo IV

1. La tasa de ganancia genética en rendimiento y sus componentes numéricos observada en condiciones de crecimiento potencial no muestra asociación con la observada bajo condiciones de estrés hídrico.

2. Los cambios en los parámetros determinantes del número de granos en condiciones de crecimiento potencial no muestran asociación con los observados bajo condiciones de estrés hídrico.

CAPÍTULO II

GANANCIA GENÉTICA EN SOJA EN GRUPOS DE MADUREZ III, IV Y V EN ARGENTINA DESDE 1980 AL 2015

INTRODUCCIÓN

El progreso genético es evaluado a través de la comparación del comportamiento de cultivares liberados al mercado a través de un número determinado de años cuando son cultivados simultáneamente bajo las mismas condiciones ambientales y prácticas de manejo. El objetivo de este tipo de estudio es cuantificar la contribución de la genética a los incrementos de rendimientos observados a nivel de lote de producción, así como identificar caracteres asociados al rinde que también han sido mejorados. La soja, como cultivo de relevancia en la producción de aceite y proteína, ha sido previamente sujeta a este tipo de caracterización, aunque estos estudios han sido principalmente realizados para los sistemas agrícolas estadounidenses (revisado en Specht y Williams 1984 y Specht et al., 2014). El último estudio colaborativo realizado en Estados Unidos demostró una ganancia genética global de 29 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Specht et al., 2014). El citado progreso varió en función de la productividad y con sólo unas pocas excepciones no se observaron grandes diferencias en los valores de ganancia genética asociadas a prácticas de manejo (e.g. fecha de siembra, fertilización, aplicación de funguicidas, sistemas de cultivo) (Rowntree et al., 2013; Suhre et al., 2014; Weidenbenner et al., 2014; Wilson et al., 2014).

Durante las dos décadas pasadas, Sudamérica se ha convertido en el principal productor de soja a nivel global. Actualmente Estados Unidos se posiciona como el principal productor de soja con el 35% de la producción global, Brasil con el 28% y Argentina con el 17% (FAOSTAT, 2015). Sorprendentemente, a la actualidad sólo cuatro estudios han reportado estimaciones de ganancia genética en Sudamérica: tres fueron realizados en Brasil y sólo uno en Argentina. No obstante, estos estudios reportaron valores de ganancia genética hasta el año 2000 o incluso antes (de Toledo et al., 1990; Alliprandini et al., 1993; Santos et al., 2006; Lange y Federizzi, 2009). Cuando estos estudios son comparados, la ganancia genética observada en Estados Unidos fue superior a la observada en Argentina, Brasil y Canadá (de Toledo et al., 1990; Alliprandini et al., 1993; Voldeng et al., 1997; Cober et al., 2005; Santos et al., 2006; Lange y Federizzi, 2009; Cober y Morrison, 2011). Sin embargo, las estimaciones realizadas en Argentina están basadas en un set limitado de cultivares (ocho cultivares por grupo de madurez) y liberados al mercado hasta el año 2000.

Debido al rol principal de la Argentina como productor de soja, es de carácter crítico para esta importante región productora tener estimaciones actualizadas de ganancia genética en el cultivo.

Las primeras variedades registradas en Argentina fueron originadas a partir del entrecruzamiento de unas pocas previamente liberadas en Estados Unidos (Rossi, 2012). Los estudios de parentesco mostraron que sólo 17 líneas ancestrales introducidas desde Asia contribuyeron con el 95% de los alelos en la base genética actual de los cultivares norteamericanos (Gizlice et al., 1994). Esta estrecha base genética a partir de la cual los cultivares norteamericanos han sido desarrollados creó un cuello de botella genético limitando la diversidad génica. Subsecuentemente, los programas de mejoramiento vegetal argentinos dependieron de una base genética incluso más estrecha para la selección inicial de progenitores. Por lo tanto, la hipótesis de este trabajo es que la ganancia genética de la soja en Argentina debería ser inferior con relación a la observada en Estados Unidos. La evaluación de cultivares liberados desde 1980 hasta el presente es también interesante debido a que permite probar algún cambio posible en el progreso genético asociado a la adopción de dos eventos biotecnológicos: la transición de cultivares no transgénicos hacia la soja Roundup Ready 1 (RR1; Monsanto Co.) en el año 1995 y posteriormente, en los últimos 3 años, la transición hacia la soja Intacta Roundup Ready 2 Pro (RR2 IPRO; Monsanto Co.) en Argentina.

La harina proteica y el aceite son los principales productos obtenidos de la industria de prensado de soja, teniendo la composición del grano un impacto directo en el rendimiento y la calidad de estos productos. Luego de la extracción del aceite, la harina proteica es comercializada para alimentación animal, no obstante, un negocio rentable requiere harinas con al menos 47% de proteína. Producir harina de soja con estas características requiere semillas cosechables con una concentración proteica por encima de ciertos umbrales (Brumm y Hurburgh, 1990). A pesar de poseer un importante control ambiental, la expresión de la concentración de proteína y aceite en semillas también está bajo control genético (Rotundo y Westgate, 2009; Meckel et al., 2014; Rotundo et al., 2016). A nivel genético, existe una correlación negativa entre rendimiento y proteína (Carter et al., 1982; Wilcox y Shibles, 2001; Rotundo et al., 2009). Asociado a esto, algunos estudios de ganancia genética demostraron una disminución en la concentración de proteína relacionado al año de liberación de los cultivares (e.g., Wilson et al., 2014). En este sentido resulta relevante estimar cómo el progreso genético modifica la composición de las semillas para mantener la calidad de los granos cosechables requeridos para la industria de procesamiento.

El objetivo general de este capítulo fue determinar si existe contribución de la genética a los aumentos de rendimiento, mientras que los objetivos específicos fueron (I) estimar la ganancia genética en rendimiento y calidad en cultivares de soja adaptados al norte de la región templada Argentina, (II) comparar las tasas de ganancia entre los grupos de madurez más representativos de ésta región (III al V), y (III) explorar cómo la tasa de ganancia genética se asocia a cambios en otros caracteres de interés agronómico como fenología y vuelco. Para cumplimentar estos objetivos 181 cultivares registrados en Argentina desde el año 1980 al 2015 fueron evaluados en tres ambientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Cultivares evaluados y condiciones de crecimiento

Un total de 181 cultivares pertenecientes a los grupos de madurez III, IV y V fueron evaluados bajo condiciones de campo. Treinta y seis pertenecieron al grupo de madurez III y su año de liberación varió entre 1982 y 2013 (8 no transgénicos, 27 RR1 y 1 RR2 IPRO); 90 cultivares pertenecieron al grupo de madurez IV y fueron liberados al mercado entre los años 1980 y 2014 (20 no transgénicos, 65 RR1 y 5 RR2 IPRO) y 55 cultivares pertenecieron al grupo de madurez V y fueron liberados al mercado entre los años 1984 y 2015 (23 no transgénicos, 27 RR1 y 5 RR2 IPRO). Ver tabla suplementaria SII.1 en el Anexo I para la lista completa de cultivares empleados. Las sojas “Intacta Roundup Ready 2 Pro” expresan la proteína insecticida Cry1Ac que provee protección del daño causado por la alimentación de lepidópteros y adicionalmente también otorga resistencia al herbicida glifosato.

Los experimentos fueron realizados en el Campo Experimental Villarino, ubicado en Zavalla, provincia de Santa Fe, Argentina (33°1´ S, 60°53´ O). El tipo de suelo fue Argiudol Vértico, serie Roldán, de textura franco arcillo-limosa. Tres ambientes fueron llevados adelante y creados por la combinación de año y lote (Tabla II.1). El ambiente 1 (Sh1314) fue sembrado el 2 de diciembre de 2013, mientras que los ambientes 2 y 3 (L71415 y Sh1415, respectivamente) fueron sembrados el 13 de noviembre de 2014 en lotes diferentes. La tabla II.1 resume las características del suelo, disponibilidad de agua y los rendimientos observados para esos ambientes. Las malezas fueron controladas químicamente antes de la emergencia del cultivo y removidas mecánicamente siempre que fue necesario durante el resto de la estación de crecimiento. Las plagas y enfermedades fueron controladas a través de la aplicación de productos comerciales recomendados y siguiendo un calendario fijo.

Tabla II.1. Caracterización de la fecha de siembra, cultivo antecesor, características de suelo, agua útil e índice ambiental (estimado como el promedio de rendimientos del sitio) para los tres ambientes empleados en la evaluación de la ganancia genética en soja en Argentina.

Ambiente	Año	Fecha de siembra	Cultivo antecesor	Suelo (0 - 20 cm)			Agua		Índice ambiental §		
				Materia orgánica	P (Bray I)	PH	Agua útil †	Precipitaciones ‡	P10	Promedio	P90
				g kg ⁻¹	mg kg ⁻¹		mm		kg ha ⁻¹		
(1) Sh1314	2013/2014	2 dic.	Pastura	32.4	44.1	6.1	208	671	3681	4416	5022
(2) L71415	2014/2015	13 nov.	Soja	25.6	32.1	5.8	326	625	3649	4504	5224
(3) Sh1415	2014/2015	13 nov.	Soja	32.4	44.1	6.1	397	625	4502	5602	6626

† A dos metros de profundidad a la siembra

‡ Entre noviembre y marzo

§ Basado en la media de los cultivares

Detalles experimentales y mediciones

Los experimentos fueron sembrados utilizando una sembradora de conos bajo el sistema de siembra directa. La densidad fue establecida a 35 plantas m⁻², primero incrementando la densidad de semillas a la siembra para luego llevarla al número de plantas objetivo a través de raleo. Las parcelas estuvieron conformadas por dos y cuatro surcos en 2013/2014 y 2014/2015, respectivamente. El distanciamiento entre surcos fue de 0.52 m con una longitud de 4 m. El diseño experimental fue en bloques completos al azar, con bloques y cultivares como factores experimentales. Todos los cultivares fueron incluidos en cada bloque. Las repeticiones fueron dos en Sh1314, cuatro en L71415 y tres en Sh1415.

Los estados fenológicos (Fehr y Caviness, 1977) de inicio de floración (R1), comienzo de llenado de semillas (R5) y madurez fisiológica (R7) fueron registrados en cada parcela con una frecuencia de tres veces por semana. El vuelco fue estimado a madurez fisiológica basado en la escala 1 (sin vuelco observable) a 5 (completamente volcado) (Ininda et al., 1996). Las plantas de los dos surcos centrales (únicos dos surcos en 2014/2015) contenidas en una superficie de 2.08 m², fueron cosechadas a mano en R8 y luego trilladas en una trilladora estática. Debido a que cada parcela fue cosechada a mano, no hubo inconvenientes relacionados con la diferencia de días a madurez entre los cultivares pertenecientes a diferentes grupos. Las semillas cosechadas fueron pesadas y su concentración de humedad medida.

Una submuestra de 200 semillas fue pesada para estimar su peso individual para luego junto con el dato de rinde estimar el número de granos cosechados por unidad de superficie. El rendimiento y el peso de cada semilla fue expresado sobre base seca. La concentración de proteína y aceite se estimó a través del método de espectroscopía en el infrarrojo cercano (NIRS; NIRSystems 5000, Foss) y fue expresada sobre base seca. La calibración del NIRS fue desarrollada por la Universidad Nacional de Rosario en cooperación con Foss Argentina. El rendimiento de proteína y aceite fue estimado a través de la multiplicación del rendimiento en semilla por la concentración de aceite y proteína.

Análisis estadístico

Conducir un estudio de ganancia genética para cualquier carácter específico requiere de una estimación simple para cada cultivar incluido en el análisis. Esta estimación debería predecir el verdadero efecto genotípico de cada cultivar particular independientemente de los efectos del ambiente o datos perdidos. La utilización de BLUPs (en inglés, best linear unbiased predictors) proporciona una estimación adecuada del efecto del cultivar a través de

diferentes ambientes (Robinson, 1991). Los BLUPs para cada cultivar fueron obtenidos a través de un modelo que incluyó ambiente (combinación de lote x año), bloques anidados en ambientes, cultivar y la interacción cultivar x ambiente como efectos aleatorios (Rincker et al., 2014). Para cada carácter, los componentes de la variancia fueron estimados a través del ajuste de un modelo lineal mixto utilizando la función lmer en el paquete lme4 (Bates et al., 2014) en R (R Development Core Team, 2014). Las estimaciones de los parámetros del modelo se obtuvieron utilizando el método de la máxima verosimilitud restringida.

La pendiente de la regresión lineal entre cada carácter expresado en BLUPs (en lugar de la media aritmética) y el año de liberación de cada cultivar provee una estimación de la ganancia genética anual. La significancia de la diferencia de pendientes entre grupos de madurez fue testeada a través del análisis de covariancia en el programa GraphPad Prism versión 5.00 para Windows (GraphPad, 2011). Cuando la ganancia genética no fue diferente entre los GMs evaluados, los datos fueron reportados para los tres grupos juntos. La regresión lineal ordinaria por el método de los mínimos cuadrados fue calculada para estimar a ganancia genética promedio anual a través del período de tiempo considerado. La regresión por cuantiles al percentil 90 fue utilizada para estimar la ganancia genética del 10% superior de los cultivares a lo largo de los años de liberación (de la Vega et al., 2007; Gizzi y Gambín, 2016). La ganancia genética para cualquiera de los caracteres evaluados fue expresada en términos de cambio absoluto y relativo por año. La ganancia relativa fue calculada como la ganancia absoluta dividida el valor predicho del carácter para el año de liberación más antiguo (Boerma, 1979). La misma aproximación fue utilizada para la estimación de la ganancia relativa al percentil 90.

RESULTADOS

Caracterización ambiental

El rendimiento promedio a través de los ambientes varió desde 4416 a 5602 kg ha⁻¹ (~27% de variación). Los rendimientos más bajos (percentil 10) oscilaron entre 3641 y 4502 kg ha⁻¹ (~24% de variación), mientras que los rendimientos más elevados (percentil 90) fueron desde 5022 a 6626 kg ha⁻¹ (~32%) (Tabla II.1). Los componentes de la variancia para rendimiento demostraron que el ambiente alcanzó a explicar el 40% de la variación total y el cultivar el 30% (Tabla II.2). El cultivar explicó seis veces más las variaciones respecto a la interacción cultivar x ambiente, sugiriendo que el posicionamiento de los cultivares fue consistente a través de los ambientes.

Rendimiento y año de liberación

La ganancia genética para rendimiento, estimada como la pendiente de la relación lineal entre rendimiento y año de liberación, no fue significativamente diferente entre los grupos de madurez evaluados. La ganancia genética global para los tres grupos fue de 44.3 kg ha⁻¹ año⁻¹, mientras que la ganancia relativa fue de 1.1% año⁻¹ (Fig. II.1a). No se observó ninguna discontinuidad en la regresión lineal a través de los cultivares de soja no transgénicos, RR1 y RR2 IPRO. Cuando se analiza el rendimiento de los cultivares pertenecientes al percentil superior 10, la ganancia genética absoluta y relativa cayó a 33.8 kg ha⁻¹ año⁻¹ y 0.7% año⁻¹, respectivamente (Fig. II.1a).

El número de semillas por unidad de superficie se incrementó a una tasa significativa a través de los años, mientras que el peso individual de cada semilla no sufrió cambios (Fig. II.1b, c). El peso promedio individual de cada semilla fue ~146 mg semilla⁻¹. Para el promedio de los datos, la ganancia genética relativa en el número de semillas fue similar a la observada para rendimiento (1.1% año⁻¹), pero en el caso del percentil 90, la ganancia en rinde fue levemente inferior (Fig. II.1a, b). Independientemente del año de liberación, el número de semillas explicó más del 60% de la variación en el rendimiento observado. No se detectó correlación entre rendimiento y peso individual de cada semilla (recuadros Fig. II.1b, c).

Tabla II.2. Componentes de la variancia (como porcentaje de la variancia total) asociados a ambientes y cultivares para los distintos caracteres evaluados.

Fuente de variación	Porcentaje de la variancia total (%)								
	Rendimiento (kg ha ⁻¹)	Número de semillas (semillas m ⁻²)	Peso de semilla (mg semilla ⁻¹)	Días a R7 (días)	Duración de la fase vegetativa (proporción del ciclo total)	Vuelco (escala 1 a 5)	Proteína en semilla (mg mg ⁻¹ x 100)	Aceite en semilla	Rendimiento de proteína (kg ha ⁻¹)
Ambiente (Amb.)	39.2	24.1	14.0	65.7	24.9	5.9	21.5	42.0	23.4
Bloque (Amb.)	0.0	0.1	1.4	0.0	0.4	1.1	1.5	1.2	0.2
Cultivar	30.7	44.8	63.5	31.1	66.0	40.8	48.2	40.0	42.7
Cultivar x Ambiente	4.7	6.2	6.0	0.6	1.6	16.1	6.0	1.5	6.8
Residual	25.4	24.7	15.1	2.6	7.1	36.1	22.8	15.4	26.9
Cultivar / (Cultivar x Amb.)	6.5	7.2	10.7	54.7	42.0	2.5	8.0	26.7	6.2

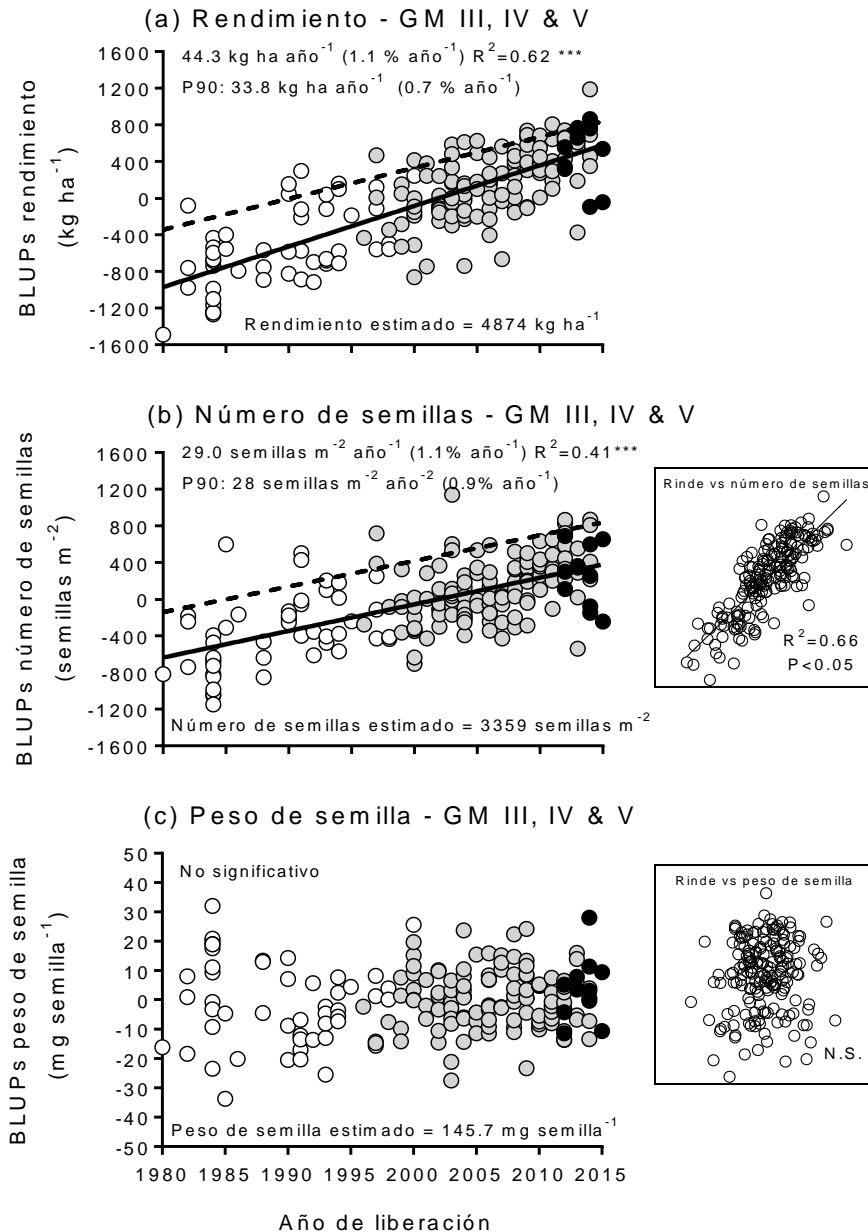


Figura II.1. Relación entre BLUPs de (a) rendimiento en grano, (b) número de semillas, y (c) peso individual de semillas y año de liberación para los grupos de madurez III, IV y V. Símbolos vacíos indican cultivares no transgénicos, símbolos grises indican cultivares de soja Roundup Ready 1, y símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. La línea sólida representa la regresión ordinaria por el método de mínimos cuadrados. La línea de puntos representa la regresión lineal al percentil 90. Los recuadros muestran la relación entre el rendimiento en grano y el número de semillas por unidad de superficie y la relación entre rendimiento en grano y el peso individual de cada semilla. El rendimiento, número de semillas y peso individual de cada semilla estimado indica el promedio a través de los cultivares. La ganancia genética relativa está indicada entre paréntesis.

Fenología y año de liberación

El ambiente explicó más del 60% de la variación en los días a madurez fisiológica (R²), mientras que el cultivar explicó el 30% (Tabla II.2). El cultivar explicó 54 veces más la variación en comparación a la interacción cultivar x ambiente, sugiriendo alta consistencia del comportamiento de los cultivares a través de los ambientes. Se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre los grupos de madurez respecto a la pendiente que relaciona los días a madurez con los años de liberación ($P < 0.05$). Ambas variables estuvieron positivamente asociadas para los grupos III y IV (Fig. II.2a, b, respectivamente) mientras que la asociación fue negativa para el grupo de madurez V (Fig. II.2c). Independientemente del año de liberación, existió una correlación positiva entre rendimiento y días a madurez para los grupos de madurez III y IV (recuadros, Fig. II.2a, b; respectivamente). Contrariamente, se detectó una correlación negativa entre rendimiento y días a madurez para el grupo de madurez V (recuadro, Fig. II.2c).

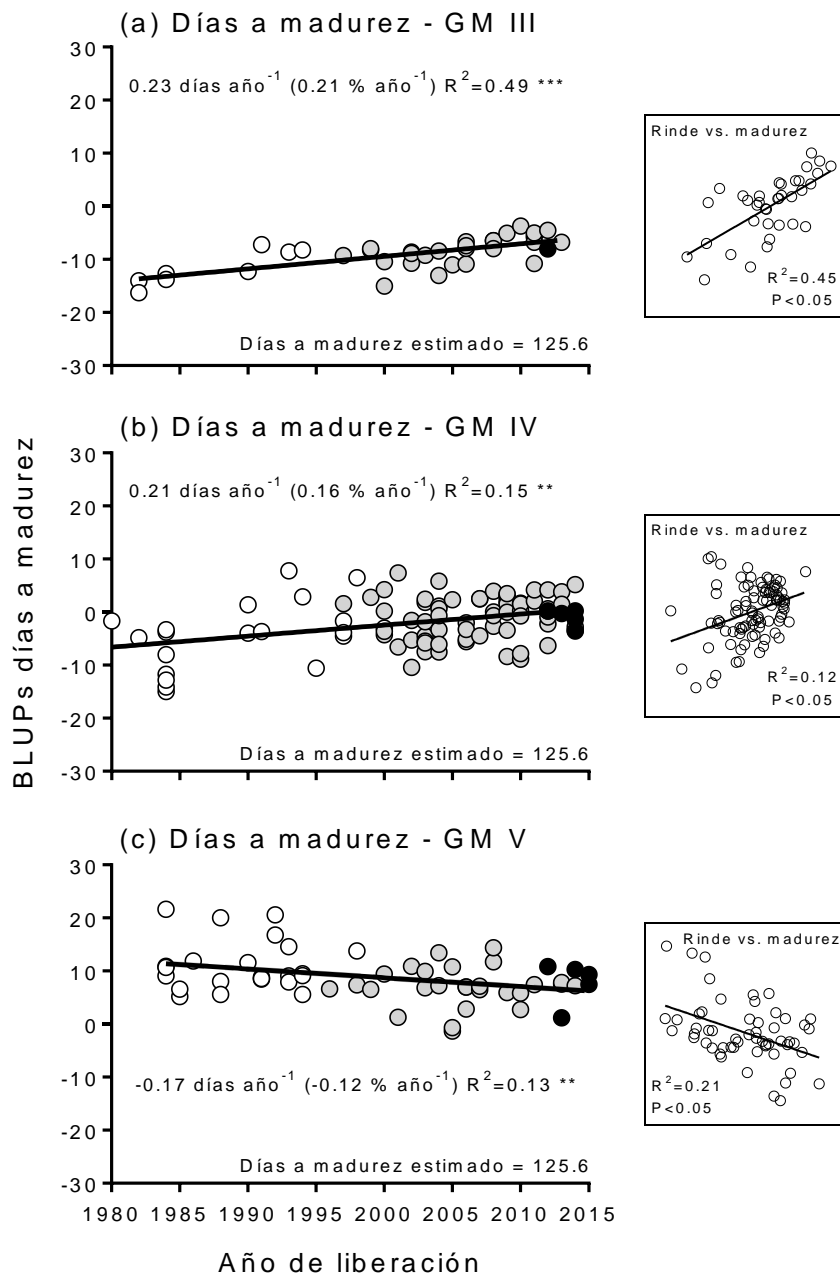


Figura II.2. Relación entre BLUPs de días a madurez en cultivares pertenecientes al grupo de madurez (a) III, (b) IV, y (c) V y año de liberación. Símbolos vacíos representan cultivares no transgénicos; símbolos grises indican cultivares de soja Roundup Ready 1; y símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. Los recuadros muestran la relación entre rendimiento y días a madurez. Los días a madurez estimado representa el promedio a través de los cultivares evaluados. La ganancia genética relativa es indicada entre paréntesis.

La duración de la fase vegetativa (siembra a R1) fue expresada como fracción de la duración total del ciclo. Más del 60% de la variación observada para este carácter fue explicada por el cultivar (Tabla II.2). La magnitud de la variancia del cultivar fue de 40 veces más respecto a la interacción cultivar x ambiente, sugiriendo que los cultivares se comportaron de manera muy similar en los diferentes ambientes. Para el año de liberación más antiguo, la duración de la fase vegetativa representó un 33, 35 y 45% del total del ciclo para los grupos de madurez III, IV y V, respectivamente. La duración de esta fase se redujo significativamente a lo largo de los años de liberación en los cultivares pertenecientes a los grupos de madurez IV y V (Fig. II.3b, c) aunque permaneció inalterada para el grupo III (Fig. II.3a). Luego de más de 30 años de mejoramiento genético vegetal del cultivo de soja, la duración de la fase se vio disminuida a ~32% de la duración total del ciclo en el grupo de madurez IV y a ~40% en cultivares pertenecientes al grupo V. Para estos grupos de madurez, existió una correlación negativa y significativa entre la duración de la fase vegetativa y rendimiento (recuadros, Fig. II.3b, c), sin embargo, esta relación no fue observada para el grupo de madurez III (recuadro, Fig. II.3a).

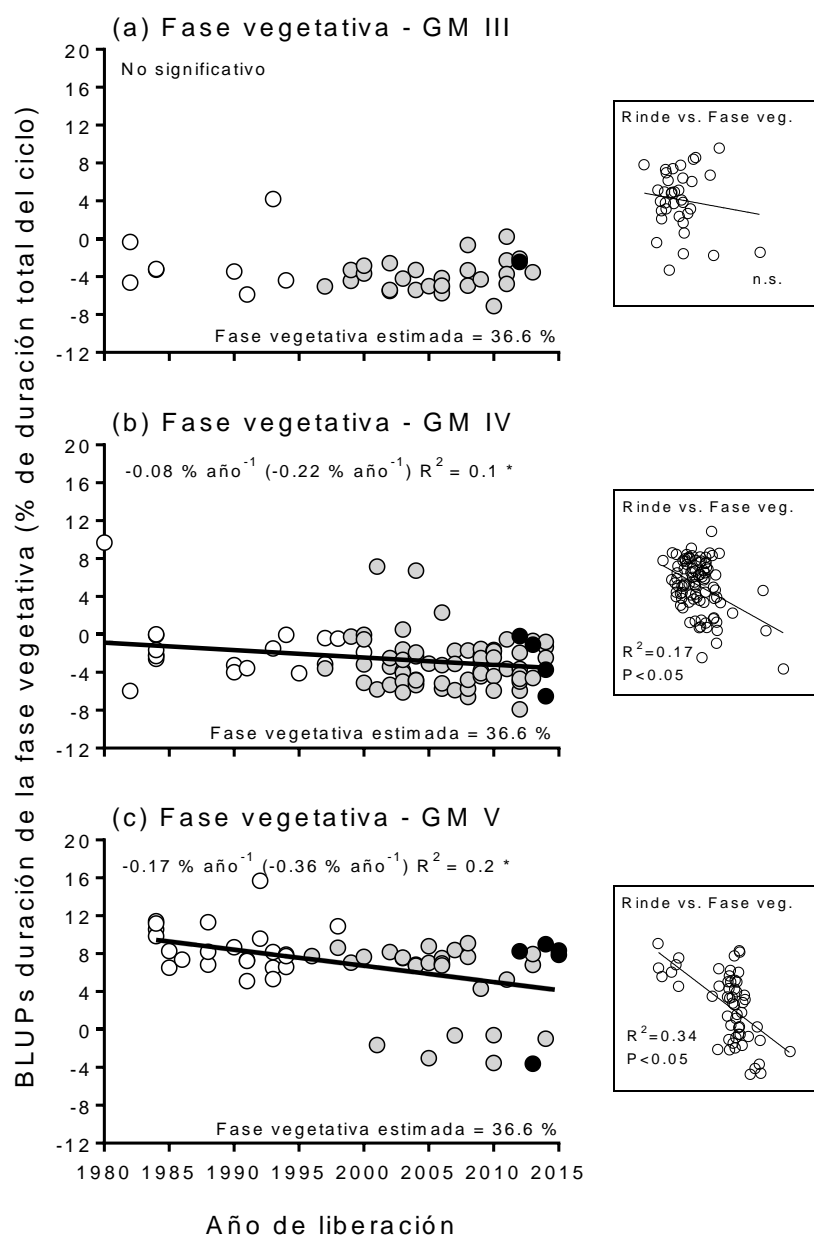


Figura II.3. Relación entre BLUPs de duración de la fase vegetativa (porcentaje de la duración total del ciclo) para cultivares pertenecientes al grupo de madurez (a) III, (b) IV, y (c) V y año de liberación. Símbolos vacíos indican cultivares no transgénicos, símbolos grises indican cultivares Roundup Ready 1, y símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. Los recuadros muestran la relación entre rendimiento y duración de la fase vegetativa (días). La duración de la fase vegetativa estimada representa el promedio a través de los cultivares evaluados. La ganancia genética relativa es indicada entre paréntesis.

Vuelco y año de liberación

El cultivar explicó el ~40% de las variaciones en vuelco (Tabla II.2). A pesar de que el ambiente explicó menos del 6% de la variación, el cociente entre la variancia del cultivar y la interacción cultivar x ambiente fue la más baja de todas las variables estudiadas. Esto indica que existieron algunos cultivares que fueron más o menos sensibles al vuelco en los diferentes ambientes. Independientemente de esta interacción, existió una correlación negativa entre vuelco y año de liberación (Fig. II.4). La tasa de reducción de vuelco no fue estadísticamente diferente entre los grupos de madurez evaluados. Para los tres grupos, el vuelco se redujo en promedio desde 3.41 en el año 1980 hasta 2.53 para el año 2015 (Fig. II.4). La reducción en el vuelco de los cultivares pertenecientes al percentil 90, fue superior en comparación a la caída promedio.

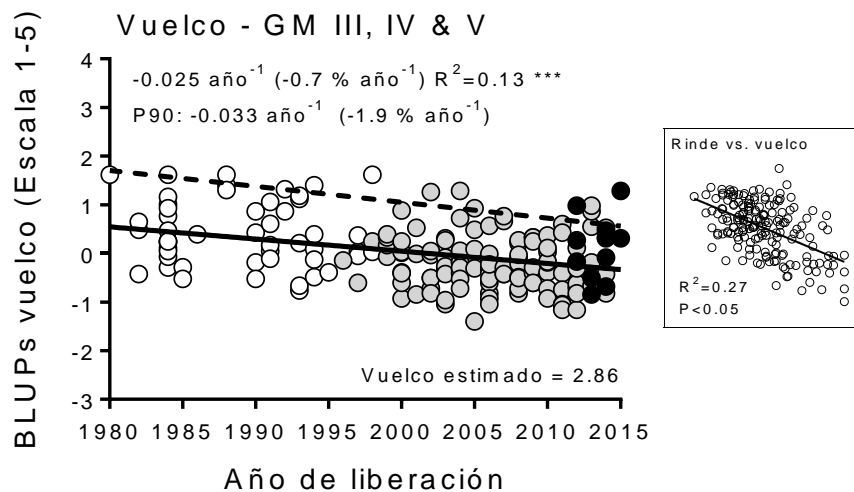


Figura II.4. Relación entre BLUPs de vuelco para los grupos de madurez III, IV, y V y año de liberación. Símbolos vacíos indican cultivares no transgénicos, símbolos grises indican cultivares de soja Roundup Ready 1, y símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. La línea sólida representa la regresión ordinaria por el método de los mínimos cuadrados. La línea de puntos representa la regresión lineal al percentil 90. Los recuadros muestran la relación entre rendimiento y vuelco. El vuelco estimado representa el promedio a través de los cultivares evaluados. La ganancia genética relativa es indicada entre paréntesis.

Calidad de semillas y año de liberación

El cultivar representó más del 40% de la variación en la concentración de proteína y aceite (Tabla II.2) mientras que, el ambiente explicó alrededor del 20 y 40% de la variación respectivamente. Sin embargo, la variancia del cultivar fue varias veces superior a la expresada por la interacción cultivar x ambiente. Esto indica que, para ambos caracteres, el posicionamiento de los cultivares fue marcadamente estable a través de los ambientes. En términos de progreso genético, existió una asociación negativa entre el año de liberación de los cultivares y la concentración de proteína en las semillas. A pesar de que el poder explicativo de esta relación fue bajo ($R^2= 0.10$), se detectó una disminución estadísticamente significativa ($P < 0.001$) de 38.6% de concentración proteica en 1980 a 37.6% en 2015 (Fig. II.5a). Cuando se consideraron los valores correspondientes al percentil 90 se observó que, tanto en términos absolutos como relativos la disminución en la concentración de proteína fue muy similar a la caída promedio (Fig. II.5a). La variación en la concentración de aceite en las semillas no estuvo asociada a los años de liberación (Fig. II.5b). No obstante, independientemente del año de liberación se detectó una fuerte correlación negativa entre la concentración de proteína y aceite en las semillas de los cultivares evaluados (recuadro, Fig. II.5).

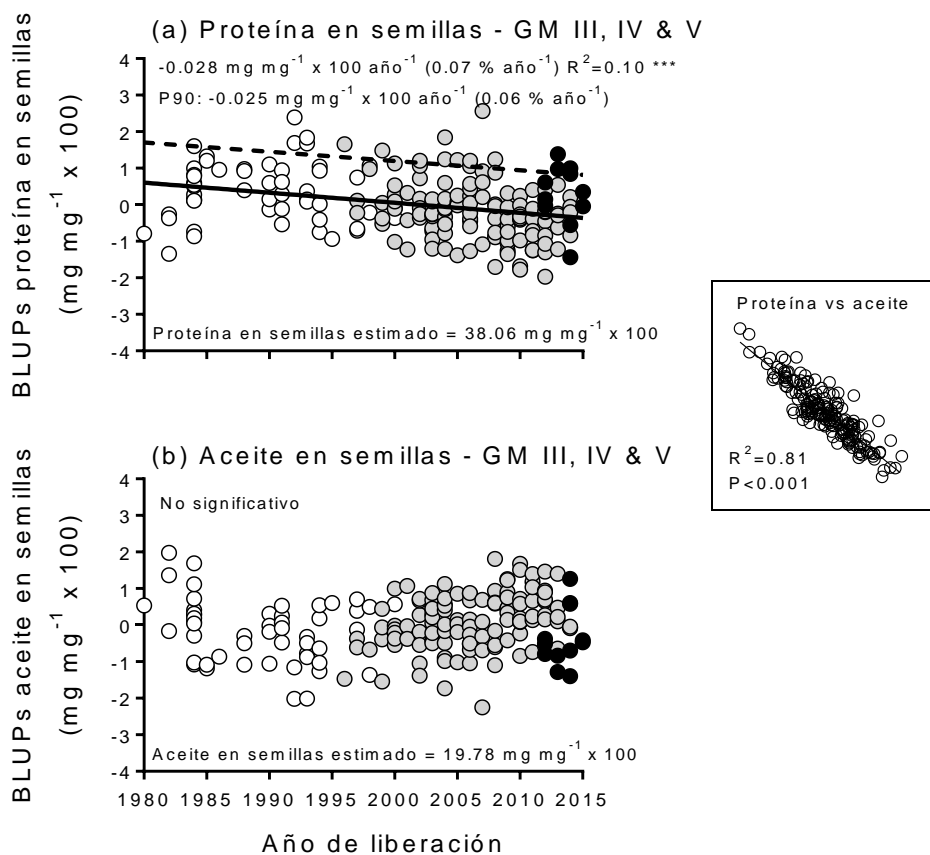


Figura II.5. Relación entre BLUPs de (a) concentración de proteína en semillas y (b) concentración de aceite en semillas para los grupos de madurez III, IV y V y año de liberación. Símbolos vacíos indican cultivares de soja no transgénicos, símbolos grises indican cultivares Roundup Ready 1, y símbolos negros indican cultivares de soja Roundup Ready 2 IPRO. La línea sólida representa la regresión ordinaria por el método de los mínimos cuadrados. La línea punteada es la regresión lineal al percentil 90. Los recuadros muestran la relación entre la concentración de proteína y aceite en el grano. La concentración de proteína y aceite estimado indican el promedio a través de los cultivares analizados. La ganancia genética relativa es indicada entre paréntesis.

Respecto al rendimiento de proteína, expresado como kilogramos por hectárea, el cultivar explicó más del 40% de la variación (Tabla II.2). El cociente entre la variancia del cultivar respecto a la interacción cultivar x ambiente fue mayor a 6, indicando un alto grado de consistencia de los cultivares a través de los ambientes (Tabla II.2). Para todos los grupos de madurez, el rendimiento de proteína se incrementó a una tasa de $9.95 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; sin embargo, existieron diferencias entre los grupos evaluados. Las tasas de ganancia genética en rendimiento de proteína fueron 10.5, 12.4 y $7.1 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ para los grupos de madurez III, IV y V, respectivamente (Fig. II.6), mientras que la ganancia relativa fue de 1.0, 1.3 y $0.6\% \text{ año}^{-1}$, respectivamente. La ganancia genética de los cultivares pertenecientes al percentil 90, tanto en términos absolutos como relativos, fue similar a la ganancia promedio. Independientemente del año de liberación, se detectó una correlación negativa y significativa entre la concentración de proteína en semillas y rendimiento para los tres grupos de madurez evaluados (recuadros, Fig. II.6). Las pendientes de estas correlaciones fueron -0.00072 , -0.00052 y -0.00075% de proteína por cada kg por ha^{-1} de incremento de rendimiento para los grupos de madurez III, IV y V, respectivamente.

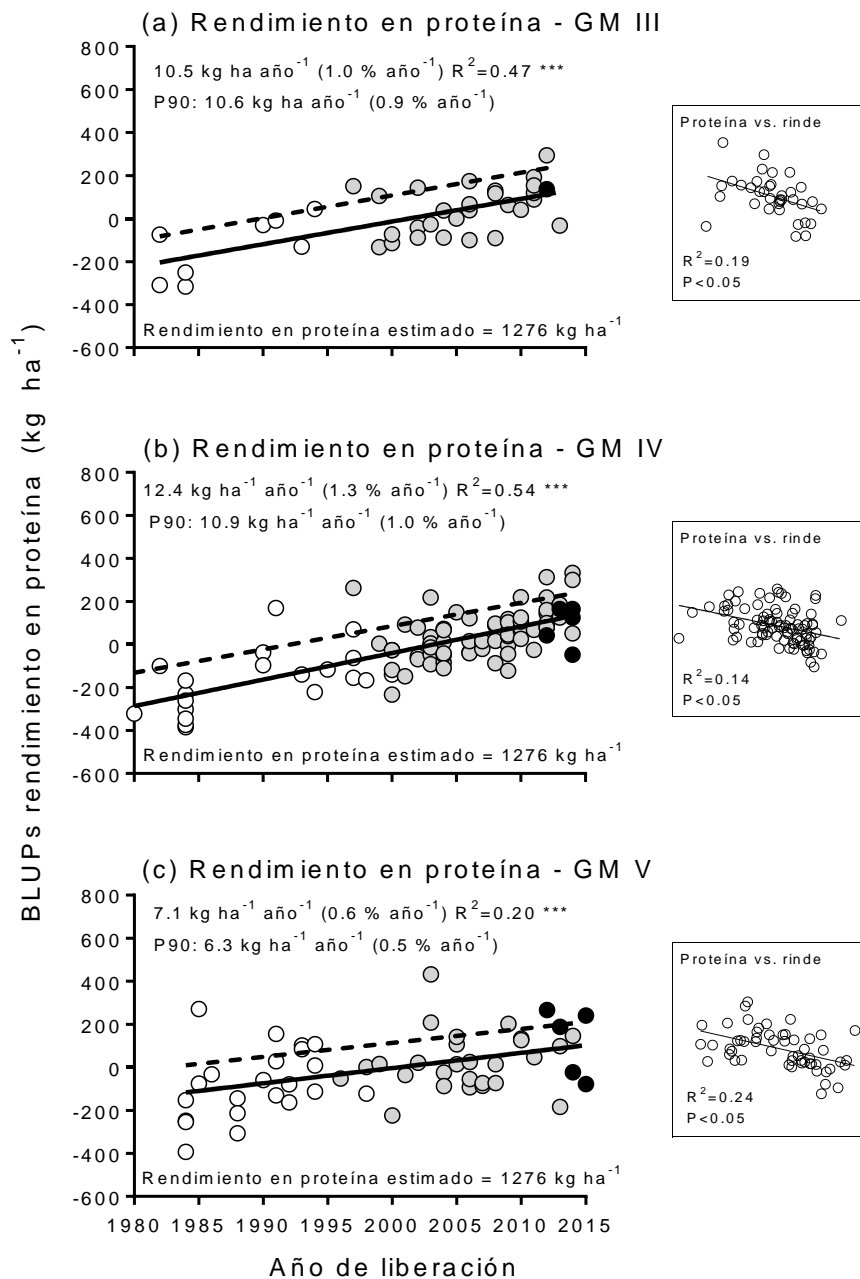


Figura II.6. Relación entre BLUPs de rendimiento en proteína para cultivares pertenecientes a los grupos de madurez (a) III, (b) IV, y (c) V y año de liberación. Símbolos vacíos indican cultivares de soja no transgénicos, símbolos grises indican cultivares Roundup Ready 1 y símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. Los recuadros muestran la relación entre la concentración de proteína en semillas y rendimiento. El rendimiento en proteína estimado es el promedio a través de los cultivares evaluados. La ganancia genética relativa es indicada entre paréntesis.

DISCUSIÓN

Los resultados del presente capítulo demuestran que existieron aumentos de rendimiento significativos en cultivares de soja liberados en la principal región productora de Argentina. La ganancia genética en rendimiento no fue diferente cuando se la comparó entre los distintos grupos de madurez evaluados. Recientemente, Rincker et al. (2014) evaluaron la ganancia genética a través de diferentes localidades en los Estados Unidos y específicamente analizaron diferencias entre grupos de madurez que fueron desde el II al IV. La principal conclusión que se desprende del citado trabajo es que cuando los cultivares pertenecientes a diferentes grupos de madurez fueron cultivados en el mismo ambiente, la ganancia genética no estuvo diferencialmente asociada a cada uno de ellos. Este descubrimiento, junto con los resultados de este capítulo, sugieren que grupos de madurez contrastantes no presentan diferencias intrínsecas en el potencial de ganancia genética. También, el set de datos evaluados en esta tesis es único en el sentido que incluye dos eventos biotecnológicos: la transición de cultivares no transgénicos a sojas RR1 y luego hacia los cultivares RR2 IPRO. La incorporación sucesiva de estos eventos, que potencialmente podría sugerir alguna ventaja cualitativa sobre el rendimiento, no demostró alguna discontinuidad con relación al año de liberación.

Independientemente del grupo de madurez, la tasa de ganancia genética en términos absolutos en la región central Argentina fue $44.3 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y $1.1\% \text{ año}^{-1}$ cuando se expresó de forma relativa al rendimiento predicho del cultivar más antiguo. La ganancia genética absoluta observada en este capítulo está entre las más altas que han sido registradas. Algunos valores similares fueron observados por ejemplo en Paraná, Brasil ($41 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; de Toledo, 1990). No obstante, reportes provenientes de Estados Unidos muestran una tasa de ganancia genética inferior respecto a la observada en Argentina ($\sim 29 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; Specht et al., 2014). Debido a que la ganancia genética en kilos por hectárea está positivamente asociada con la calidad del ambiente (Rincker et al., 2014), es importante utilizar la ganancia genética relativa como un modo de comprar sistemas productivos con diferentes rendimientos promedio (Slafer y Andrade, 1991). De esta forma, cuando la ganancia genética es expresada de forma relativa al rendimiento predicho del cultivar más antiguo considerado en el experimento, la tasa observada en la región central Argentina es similar a aquellas reportadas para Estados Unidos y Brasil, $\sim 1.2\% \text{ año}^{-1}$ (de Toledo, 1990; Rincker et al., 2014). Estudios sugieren que el progreso genético en los Estados Unidos está restringido por una base genética estrecha debido a que la mayor parte de los cultivares fueron desarrollados a partir de unas pocas líneas ancestrales importadas desde Asia

(Gizlice et al., 1994). Debido a que los programas de mejoramiento de Argentina fueron desarrollados a partir de líneas comerciales estadounidenses liberadas durante las décadas del 60 y 70 (Rossi, 2012), se esperaba observar valores inferiores de ganancia genética respecto a la observada en Estados Unidos. Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente capítulo demuestran que los mejoradores fueron capaces de sobrepasar esta restricción. Adicionalmente, se puede hipotetizar que, al menos parte del cuello de botella genético esperado en cultivares argentinos, fue aliviado por un probable intercambio de materiales entre Argentina y Estados Unidos.

Los cambios en madurez, duración de la fase vegetativa y resistencia a vuelco estuvieron asociados al año de liberación. Los resultados de este capítulo muestran un incremento en los días a madurez a lo largo de los años para los GM III y IV, mientras que se observó una reducción para el grupo V. Rincker et al. (2014) hallaron, para los últimos años de liberación, incrementos en los días a madurez en cultivares utilizados en Estados Unidos. Está generalmente establecido que cultivares de maduración tardía tienden a expresar mayores rendimientos comparados con los de temprana debido fundamentalmente a un mayor período de crecimiento que permite mejoras en la asimilación de carbono y por lo tanto mayor rendimiento (Board y Tan, 1995). Sin embargo, en algunos casos una excesiva duración del ciclo de crecimiento está asociado a reducciones en el rendimiento producto de caídas en el índice de cosecha (Edwards y Purcell, 2005). Por lo tanto, el grupo de madurez indicado para una región determinada (sin riesgos severos de sequía) es aquel que no es ni demasiado corto para ser limitado por captura de radiación ni demasiado largo para ser limitado por crecimiento vegetativo excesivo y caídas en el índice de cosecha (Egli, 2011). La diferencia en días a madurez entre el grupo de madurez III y V para cultivares liberados en Argentina en el año 1980 fue de 24 días, mientras que en cultivares liberados en 2015, esa diferencia fue sólo de 12 días. Estos resultados indican ajustes en la madurez hacia ciclos intermedios, donde podría lograrse un balance adecuado entre la optimización de la captura de radiación y la caída en el índice de cosecha. Adicionalmente, los resultados del presente capítulo muestran que los grupos de madurez IV y V redujeron significativamente la duración de la fase vegetativa, la cual se observó estar negativamente asociada con el rendimiento en estos dos grupos. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Kantolic y Slafer (2001, 2005) quienes demostraron los beneficios en rendimiento, a través de mejoras en el establecimiento de semillas, al incrementar la fase de crecimiento reproductiva.

El vuelco fue otro rasgo que experimentó reducciones en cultivares modernos. Varios reportes han mostrado reducciones en el vuelco como consecuencia del mejoramiento (Specht et al., 1999; Morrison et al., 2000; Jin et al., 2010). Algunos autores sugieren que la reducción en el nivel de vuelco está asociado a incrementos en la eficiencia en el uso de la radiación (Cooper, 1971), mientras que otros sugieren aumentos en la capacidad para interceptarla (Zhu et al., 2010). De hecho, Koester et al. (2014), a través de la utilización de un conjunto de cultivares de Estados Unidos, demostraron que los incrementos de rendimiento asociados al mejoramiento vegetal están relacionados a mejoras en la eficiencia de uso e intercepción de la radiación a medida que el vuelco se reduce.

Actualmente, la composición de la semilla de soja se está convirtiendo en una característica importante para la comercialización. El déficit de proteína en las semillas imposibilita el logro de estándares de calidad establecidos por los mercados internacionales con relación a las harinas de alto contenido proteico (Meckel et al., 2014). Existen evidencias que seleccionar por concentración de proteína en las semillas es posible, pero la correlación negativa entre concentración de proteína y ambos, rendimiento y concentración de aceite, restringen el desarrollo de cultivares de soja competitivos de alta concentración de proteína (Carter et al., 1982; Wilcox y Zhang, 1997; Wilcox y Shibles, 2001). En general, los estudios de ganancia genética han demostrado una correlación negativa entre concentración de proteína y año de liberación (Morrison et al., 2000; Rincker et al., 2014; Rogers et al., 2015). Existen evidencias que algunas prácticas de manejo pueden reducir la caída relativa en la concentración de proteína a través de los años de liberación, prácticas como fertilización nitrogenada (Wilson et al., 2014), fechas de siembra tardías (Rowntree et al., 2013), y aplicación de funguicidas (Weidenbenner et al., 2014). En todos estos casos, reducciones relativas en la concentración de proteína fueron menores con relación a los incrementos de rendimiento a través de los años de liberación, por lo tanto, es posible pensar que el rendimiento de proteína se ha incrementado en los cultivares modernos. Los resultados del presente capítulo muestran que la ganancia genética en rendimiento de proteína estuvo diferencialmente asociada a cada grupo de madurez evaluado. Los cultivares pertenecientes al grupo de madurez V mostraron la mitad de la ganancia genética relativa observada en los dos restantes grupos, con diferencias estadísticas entre pendientes. Como resultado, una fuerte correlación negativa entre la concentración de proteína y rendimiento fue hallada para el grupo más largo.

La importancia de este tipo de estudios radica en proveer los medios para explicar una parte de las causas de los incrementos de productividad, y también identificar

perspectivas futuras para la ganancia genética a través de la selección. El incremento de la productividad, en términos relativos, para lotes de producción ubicados en la misma región donde se realizaron los experimentos de esta tesis y durante el mismo período de tiempo, fue de 2.3% año⁻¹ (estimado a través del Sistema Integrado de Información Agropecuaria, 2016). Cuando se compara este valor con la ganancia genética observada en este capítulo (1.1% año⁻¹) se concluye que el ~50% de los incrementos de productividad estuvieron asociados a mejoras genéticas, mientras que el restante ~50% estuvo asociado a mejoras tecnológicas y de manejo productivo. Este 50% atribuido a mejoras genéticas difiere con aquel observado en Estados Unidos donde fue responsable del ~67% de los incrementos de la productividad de esos sistemas (Specht et al., 2014). Independientemente de la proporción de los incrementos de rendimientos explicados por manejo productivo o mejoras genéticas existe la necesidad de incrementar la tasa anual de ganancia genética en los cultivos con el fin de satisfacer la demanda en constante crecimiento de alimentos (Cassman, 1999; Specht et al., 1999). Incrementar la tasa anual de ganancia genética en un cultivo como soja, de estrecha base genética (Gizlice et al., 1994) requerirá, entre otras cosas, de incrementar su diversidad génica a través del uso de la variabilidad presente en especies silvestres emparentadas que potencialmente podrían proveer alelos implicados en el mejoramiento del rendimiento (Concibido et al., 2003; Gur y Zamir, 2004).

CONCLUSIONES

Los estudios de ganancia genética proveen la oportunidad de estimar la contribución relativa del mejoramiento vegetal y el manejo agronómico en los incrementos de productividad. El mejoramiento del cultivo de soja en la región central Argentina provocó un incremento relativo de rendimiento de $1.1\% \text{ año}^{-1}$ durante los últimos 35 años. Este valor representa alrededor del 50% de los incrementos de rendimientos observados a campo durante el mismo período de tiempo y para la misma región. La ganancia genética relativa observada en Argentina es similar a la observada en Estados Unidos y Brasil. La transición de cultivares convencionales no transgénicos hacia los cultivares RR1 en la década del 90' y posteriormente hacia los RR2 IPRO en el año 2013 no mostró ninguna discontinuidad en la relación entre rendimiento y año de liberación, descartando de esta forma la posible contribución extra de estos eventos biotecnológicos a la ganancia genética.

Los resultados del presente capítulo también brindaron la oportunidad de identificar algunos caracteres asociados al rendimiento que se modificaron en respuesta al mejoramiento vegetal. A través de los años de liberación existieron algunos ajustes fenológicos. Se detectaron incrementos en la duración total del ciclo para los grupos de madurez corto e intermedio y, por otro lado, una disminución en la longitud del ciclo para el grupo más tardío. También, la duración de la fase vegetativa se redujo con los años en los cultivares pertenecientes a los grupos de madurez intermedio y tardío. La concentración de proteína disminuyó en los cultivares modernos, aunque incrementos en el rendimiento posibilitaron la compensación de esta reducción.

CAPÍTULO III

MECANISMOS FISIOLÓGICOS QUE EXPLICAN LA GANANCIA GENÉTICA EN EL CULTIVO DE SOJA EN ARGENTINA

INTRODUCCIÓN

La soja es la oleaginosa más cultivada en el mundo, con el ~80% del total de la producción concentrada en Estados Unidos, Brasil, Argentina y China (USDA, 2018). Los rendimientos históricos de soja en estos países, asociados al mejoramiento genético, se han ido incrementando con el paso de los años (Morrison et al., 1999; Lange y Federizzi., 2009; Specht et al., 2014; de Felipe et al., 2016; Wang et al., 2016). Sin embargo, este incremento podría no ser lo suficientemente elevado para satisfacer la demanda global de alimentos proyectada hacia el año 2050 (Godfray et al., 2010). Una estrategia para incrementar la tasa de progreso genético en los programas de mejora es a través de la hibridación basada en caracteres (Reynolds et al., 2011). La justificación teórica de esta aproximación es que las progenies transgresivas superiores pueden surgir a través de la mejora de caracteres que no fueron mejorados en el pasado. La principal limitante, sin embargo, es que a pesar de que el progreso genético en términos de rendimiento ha sido ampliamente reportado en otros sitios, la identificación de caracteres particulares que han sido mejorados es limitada. Para la principal región productora de soja en Argentina, el progreso genético de 35 años de mejoramiento ha sido documentado en el capítulo II de esta tesis (de Felipe et al., 2016). Sin embargo, los mecanismos subyacentes son ampliamente desconocidos. Comprender los mecanismos fisiológicos que gobiernan la ganancia genética en rendimiento permitirá un mejor diseño de los esfuerzos futuros en el mejoramiento de la especie.

Existen diferentes marcos teóricos para diseccionar funcionalmente el rendimiento en los mecanismos fisiológicos que lo subyacen. La aproximación más simple es describir el rendimiento final logrado a través del marco de trabajo propuesto por Donald y Hamblin (1976):

$$\text{Rendimiento (g m}^{-2}\text{)} = \text{Biomasa total} \times \text{IC} \quad (1)$$

donde la biomasa total (g m⁻²) es la materia seca aérea del cultivo por unidad de superficie y el índice de cosecha IC (%) corresponde a la proporción de la biomasa aérea total que es

particionada a destinos reproductivos. Trabajos anteriores de ganancia genética en trigo mostraron que los incrementos en el rendimiento estuvieron principalmente asociados con mejoras en el IC. Sin embargo, estudios recientes han demostrado una creciente importancia en la producción de biomasa total (Hall y Richards, 2013). En híbridos templados de maíz, evaluados en sus densidades óptimas, los cambios observados en el IC fueron muy leves o nulos. Por lo tanto, la mejora en rendimiento en estos materiales estuvo asociada a incrementos en la biomasa total (Duvick, 2005). En el caso del cultivo de soja para la región norte de Estados Unidos, Suhre et al. (2014) reportó 1.2% año⁻¹ de ganancia genética en rendimiento, no obstante, el incremento en el IC fue de tan solo 0.1% año⁻¹. Por otro lado, evidencias provenientes de la misma región mostraron que tanto la biomasa aérea total como el IC se incrementaron en los cultivares modernos (De Bruin y Pedersen, 2009b; Koester et al., 2014). No obstante, para Argentina no existen reportes de los mecanismos fisiológicos asociados a la ganancia genética para rinde en soja.

La biomasa final total puede ser también descripta en términos de la captura y utilización de la radiación durante el ciclo de crecimiento del cultivo. Monteith (1977) proporcionó el marco teórico para describir la acumulación de biomasa como:

$$\text{Biomasa total (g m}^{-2}\text{)} = \text{Rad}_{\text{inc}} \times \text{Días}_{\text{Mad}} \times e_i \times \text{EUR} \quad (2)$$

donde, Rad_{inc} ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) es la radiación incidente diaria fotosintéticamente activa en la parte superior del canopeo, Días_{Mad} (Días) es el número de días a madurez fisiológica, e_i (%) es la eficiencia de interceptación de la radiación y EUR (g MJ^{-1}) corresponde a la eficiencia de uso de la radiación. La longitud de ciclo óptima es aquella que es lo suficientemente extensa para maximizar la captura de radiación y a la vez lo suficientemente corta para minimizar las pérdidas asociadas al crecimiento vegetativo excesivo y reducción en el IC (Egli, 2011). Los días a madurez (Días_{Mad}) en soja están controlados por los genes E asociados a los grupos de madurez (GMs) (Bernard, 1971). El mejoramiento por rendimiento incrementó los días a madurez en el GM III y IV mientras que los disminuyó en el GM V (de Felipe et al., 2016). Más allá de estos cambios, la información sobre el progreso genético en e_i y EUR es limitada. Koester et al. (2014) reportaron ganancia genética en estos caracteres al evaluar 24 cultivares en una localidad situada en la región media-oeste de Estados Unidos. El incremento en e_i estuvo asociado a una mayor proporción de cultivares de maduración tardía en los últimos años de liberación (Koester et al., 2014). Los

cambios en respiración o fotosíntesis podrían ser la base del incremento en la EUR como fuera sugerido por estudios con germoplasma proveniente de Canadá y China, demostrando que la fotosíntesis a nivel foliar ha mejorado con relación al año de liberación (Jin et al., 2010; Morrison et al., 1999). Sin embargo, Koester et al. (2016) mostraron que la máxima capacidad fotosintética, conductancia mesofílica y respiración nocturna no han cambiado de manera consistente con relación a la fecha de liberación de cada cultivar. Independientemente de los incrementos actuales en los valores de EUR de campo en Estados Unidos reportado por Koester et al. (2014), no existe información disponible para otros programas de mejoramiento.

La biomasa final total puede también ser evaluada en función de la captura total de N y a través de la eficiencia de su uso como se describe a continuación (Novoa y Loomis, 1981):

$$\text{Biomasa total (g m}^{-2}\text{)} = N_{\text{total}} \times \text{EUN} \quad (3)$$

donde, N_{total} (g N m⁻²) es el nitrógeno total acumulado en el cultivo por sobre la superficie del suelo desde emergencia hasta madurez fisiológica, y la EUN es la biomasa aérea producida por unidad de nitrógeno capturado (g g⁻¹). La captura total de N está fuertemente asociada al rendimiento y resulta de combinaciones entre la captura de N mineral y de la fijación biológica del N (Salvagiotti et al., 2008; Rotundo et al., 2014; Santachiara et al., 2017b). Kumudini et al. (2002) reportaron que los cultivares de soja más modernos en comparación con los antiguos, acumulan más N durante el período de llenado de granos. Estos resultados concuerdan con Sinclair y de Wit (1975) sosteniendo el concepto que los genotipos más modernos pueden capturar más N mejorando de esta forma el rendimiento a través de incrementos en el período de llenado de semillas. La alta correlación entre el rendimiento del cultivo de soja y la captura de N puede ser explicada por la dependencia de la asimilación de carbono en el nitrógeno foliar (Sinclair y Horie, 1989; Rotundo et al., 2014, Santachiara et al., 2017b).

El progreso genético en rendimiento ha sido documentado en Argentina. Sin embargo, los mecanismos que lo gobiernan aún no están clarificados. En base a lo descrito, los objetivos de este capítulo fueron (i) evaluar el rol de la biomasa aérea total a madurez fisiológica con relación al IC para explicar el progreso genético en rendimiento, y (ii) evaluar la contribución de la captura y utilización de la radiación y N para explicar los

incrementos en la biomasa total. Para cumplir con estos objetivos, un total de 173 cultivares de soja liberados desde el año 1980 al 2014 fueron evaluados bajo condiciones de campo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Cultivares evaluados, condiciones de crecimiento y detalles experimentales

Un total de 173 cultivares pertenecientes a los GMs III, IV y V fueron evaluados bajo condiciones de campo. Treinta y cinco pertenecieron al GM III y su año de liberación varió entre 1982 y 2013; ochenta y cuatro pertenecieron al GM IV y fueron liberados entre los años 1980 y 2014 mientras que cincuenta y cuatro pertenecieron al GM V y fueron liberados entre los años 1984 y 2014 (ver tabla suplementaria SII.1 en el anexo I para una lista completa de los cultivares empleados).

Los experimentos (L71415 (1) y Sh1415 (2)) fueron realizados en dos sitios ubicados en el Campo Experimental Villarino, Zavalla, provincia de Santa Fe, Argentina (33°1' S, 60°53' W). El tipo de suelo en ambos ambientes fue Argiudol Vértico, serie Roldan de textura franco arcillo-limosa. La caracterización ambiental de estos sitios es detallada en la tabla III.1. La fecha de siembra para ambos experimentos fue el 13 de noviembre del año 2014. Las malezas fueron controladas químicamente antes de la emergencia del cultivo y siempre que fue necesario removidas a mano durante la estación de crecimiento. Las plagas y enfermedades fueron controladas siguiendo las prácticas agronómicas recomendadas para la región. Los experimentos fueron sembrados bajo sistema de siembra directa utilizando una sembradora de conos. La densidad de plantas fue establecida a 35 por metro cuadrado, incrementando el número de semillas a la siembra y luego raleando a mano cada parcela inmediatamente luego de la emergencia del cultivo.

El diseño experimental fue en bloques completos al azar con los bloques y cultivares como factores experimentales. Cada parcela estuvo conformada por cuatro surcos distanciados a 0.52 m y con una longitud efectiva de 4 metros. El número de bloques fue tres en Sh1415 y cuatro en L71415.

Mediciones directas

Los estadios fenológicos (Fehr y Caviness, 1977) fueron estimados tres veces por semana en cada parcela. A madurez fisiológica (R7), diez plantas de uno de los surcos centrales fueron muestreadas y secadas a 60° durante 96 horas. La muestra completa fue pesada y luego cosechada para la determinación del peso de las semillas. A madurez de cosecha (R8), 2.08 m² fueron cosechados y trillados en una trilladora estática para la determinación del rendimiento. El peso de las semillas de R7 fue incluido en la estimación de rinde de R8. El rendimiento fue expresado sobre base seca. Las muestras de R7 fueron luego molidas

(1mm) y el N total del rastrojo y semillas fue determinado en una submuestra utilizando el método de Kjeldahl (Mckenzie y Wallace, 1953).

La radiación potencial incidente diaria en la parte superior de la atmósfera fue convertida en radiación incidente diaria a nivel de la superficie (Angström, 1924). La radiación incidente diaria real fue calculada utilizando el dato de heliofanía, estimada con un heliofanógrafo ubicado a menos de 2 km del sitio experimental. La radiación incidente diaria real fue convertida en radiación fotosintéticamente activa (PAR_{inc} , $MJ\ m^{-2}\ día^{-1}$) multiplicando la incidente diaria por 0.5 (Monteith, 1965). El índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) fue medido en cada parcela semana por medio desde estadios vegetativos tempranos hasta la madurez fisiológica utilizando un sensor de dosel activo (Crop Circle Handheld System, model GeoSCOUT GLS-400, Holland Scientific, Lincol-NE, USA). La eficiencia de intercepción de la radiación (e_i) fue derivada del NDVI mediante la utilización de una correlación previamente establecida entre mediciones de e_i y NDVI (Ver figura suplementaria SIII.1 en el Anexo II).

Caracteres fisiológicos calculados

El índice de cosecha (IC) fue calculado como el cociente entre el peso de las semillas y el peso total de la muestra correspondiente al estado fenológico R7. La biomasa aérea total fue calculada como el rendimiento dividido el IC. La captura de nitrógeno fue estimada a través de la multiplicación de la concentración de N en rastrojo y semillas por sus respectivas biomásas a R7. Luego, la captura total de N se estimó como la suma del contenido de N de ambos componentes. La EUN fue calculada como el cociente entre la biomasa aérea total y la captura total de nitrógeno.

El PAR_{inc} desde emergencia a R7 fue calculado como la suma del PAR_{inc} diario. La eficiencia de intercepción diaria (e_i) fue interpolada linealmente a partir de cada una de las estimaciones puntuales. Finalmente, el PAR_{int} acumulado durante el ciclo completo fue estimado como la suma del PAR_{int} diario. La eficiencia de intercepción de la radiación durante todo el ciclo fue calculada como el cociente entre el PAR_{int} y el PAR_{inc} acumulados. Adicionalmente, la EUR fue calculada como el cociente entre la biomasa aérea total acumulada a R7 y el PAR_{int} acumulado en el mismo momento ontogénico.

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados utilizando modelos lineales mixtos en R (R Core Team, 2014; version 3.0.2, lme4 package, lmer function). El valor de BLUP de cada cultivar fue calculado

a través de un modelo que incluyó ambientes, cultivares anidados en GMs, bloques anidados en ambientes y la interacción cultivar x ambiente, todos como efectos aleatorios. Debido a que el conjunto de cultivares empleados en el presente estudio pueden ser considerados como una muestra representativa de la diversidad genotípica comercial utilizada en Argentina durante el período de tiempo estudiado, el efecto del cultivar fue considerado como aleatorio (Gizzi y Gambín, 2016). Los componentes de la variancia fueron estimados para cada carácter. Las estimaciones de los parámetros del modelo fueron obtenidas utilizando el método de la máxima verosimilitud restringida.

El valor de BLUP único de cada cultivar fue graficado a través del año de liberación y para cada carácter una regresión ordinaria por el método de los mínimos cuadrados fue ajustada para estimar la ganancia genética absoluta. La ganancia absoluta fue calculada como la pendiente resultante de la regresión lineal, mientras que, la ganancia relativa fue estimada como la tasa de ganancia absoluta dividida el valor predicho del carácter por la recta de regresión en el año inferior de la serie (Boerma, 1979). La significancia de las diferencias entre las pendientes de las rectas de regresión correspondiente a cada GM fue corroborada a través del análisis de la covariancia del programa GraphPad Prism version 5.00 para Windows (GraphPad, 2011). Para la realización del análisis de componentes principales (ACP) se generó una matriz cultivar x carácter compuesta por el único valor de BLUP de cada cultivar. En cada ACP particionado por GM se incluyeron los caracteres que solamente fueron significativos en las regresiones ordinarias por el método de los mínimos cuadrados. Los datos fueron normalizados debido a que las variables poseen unidades diferentes. La matriz fue centrada dentro de cada columna a través de la resta de la media de cada carácter y luego normalizada como la división del resto y el desvío estándar de cada columna. Un biplot por cada grupo de madurez de los dos primeros componentes principales (CPs) fue realizado para investigar las similitudes entre los cultivares en términos de sus respuestas a los caracteres asociados al rendimiento. Para complementar el análisis de componentes principales, se realizó una matriz de correlación a través del método de Pearson.

RESULTADOS

Caracterización ambiental

El agua útil a la siembra fue 326 y 397 mm para los ambientes 1 y 2 respectivamente, mientras que las precipitaciones desde la emergencia hasta la madurez fueron 625 mm para ambos ambientes (Tabla III.1). No se recurrió al riego complementario. Las temperaturas medias mínimas y máximas del aire durante el ciclo del cultivo fueron 16.4 y 28.4°C respectivamente, mientras que la temperatura promedio fue 22.3°C. Estas temperaturas fueron consideradas las mismas entre ambientes debido a que los datos fueron obtenidos de una única estación meteorológica situada en el área experimental.

El rendimiento promedio a través de los ambientes varió de 4504 a 5602 kg ha⁻¹ (~24% de variación) (Tabla III.1). Los rendimientos inferiores (percentil 10) variaron de 3645 a 4502 kg ha⁻¹ (~24% de variación), mientras que los superiores (percentil 90) oscilaron entre 5224 y 6626 kg ha⁻¹ (~27% de variación) (Tabla III.1). Una gran proporción de la variación total del rendimiento fue explicada por el ambiente (47%; Tabla III.2), mientras que la explicada por el cultivar fue de ~25% (Tabla III.2). La proporción de la variancia explicada por el grupo de madurez y la interacción cultivar x ambiente fue reducida (~5%; Tabla III.2). El cultivar explicó seis veces más las variaciones en rendimiento respecto a la interacción cultivar x ambiente, demostrando que el posicionamiento de los cultivares fue consistente a través de los ambientes.

Tabla III.1. Caracterización de la fecha de siembra, cultivo antecesor, características de suelo, agua útil e índice ambiental para los dos ambientes empleados en la evaluación de los caracteres eco-fisiológicos implicados en la determinación de la ganancia genética en soja en Argentina.

Ambiente	Año	Fecha de siembra	Cultivo antecesor	Suelo (0 - 20 cm)			Agua		Índice ambiental §		
				Materia orgánica	P (Bray I)	PH	Agua útil †	Precipitaciones ‡	P10	Promedio	P90
				g kg ⁻¹	mg kg ⁻¹		mm		kg ha ⁻¹		
(1) L71415	2014/2015	13 nov.	Soja	25.6	32.1	5.8	326	625	3645	4504	5224
(2) Sh1415	2014/2015	13 nov.	Soja	32.4	44.1	6.1	397	625	4502	5602	6626

† A dos metros de profundidad a la siembra

‡ Entre noviembre y marzo

§ Basado en la media de los cultivares

Tabla III.2. Componentes de la variancia (como porcentaje de la variancia total) asociados a ambientes y cultivares para los distintos caracteres evaluados.

<i>Fuente de variación</i>	Porcentaje de la variancia total (%)							
	Rendimiento (g m ⁻²)	Biomasa acumulada (g m ⁻²)	Índice de cosecha (g g ⁻¹)	Radiación incidente (MJ m ⁻²)	Eficiencia de intercepción de la radiación (%)	Eficiencia de uso de la radiación (g MJ ⁻¹)	Nitrógeno capturado (g m ⁻²)	Eficiencia de uso del nitrógeno (g g ⁻¹)
Ambiente (Amb.)	47.0	49.2	0.1	0.2	26.8	49.4	53.5	0.7
Grupo de madurez (GM)	5.3	5.1	47.0	77.7	2.6	1.3	1.0	33.6
Cultivar (C (GM))	25.2	16.5	19.1	15.8	20.5	15.1	19.3	22.7
C x Amb.	4.3	3.7	4.4	1.1	6.0	4.1	3.7	4.8
Bloque (Amb.)	0.1	0.1	0	0	4.2	0	0.4	1.1
Residual	18.1	25.4	29.4	5.1	39.9	30.2	22.1	37.1
Cultivar / (C x Amb.)	5.8	4.5	4.4	14.2	3.4	3.7	5.2	4.7

Rendimiento y año de liberación

Se detectó un incremento lineal en el rendimiento asociado al año de liberación para los grupos de madurez evaluados. En el caso del GM III la ganancia genética promedio fue de $3.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, o $0.9\% \text{ año}^{-1}$ cuando se expresó de forma relativa (Fig. III.1a). Para el GM IV la ganancia absoluta fue de $4.7 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, o 1.1% anual (Fig. III.1b), mientras que para el GM V la ganancia absoluta fue de $3.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, y la relativa $0.9\% \text{ año}^{-1}$ (Fig. III.1c). La ganancia genética, estimada como la pendiente resultante de la relación lineal entre rendimiento y año de liberación, no fue estadísticamente diferente entre los GM evaluados. Esto sugiere que los grupos de madurez contrastantes no poseen diferencias intrínsecas en la ganancia genética potencial. Para todos los GMs el rendimiento se incrementó a una tasa promedio de $42 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ durante el período comprendido entre los años 1980 y 2014. Cuando se relaciona la tasa absoluta de ganancia con el valor de rendimiento predicho para el año de liberación inferior, la ganancia absoluta representa una mejora del 1% anual. Adicionalmente, no se observaron discontinuidades en la relación lineal entre rendimiento y año de liberación a través de los cultivares convencionales, RR1 y RR2 IPRO (Fig. III.1a, b, c) sugiriendo que la incorporación de estos eventos biotecnológicos a la base genética actual no otorga beneficios adicionales en la ganancia genética observada.

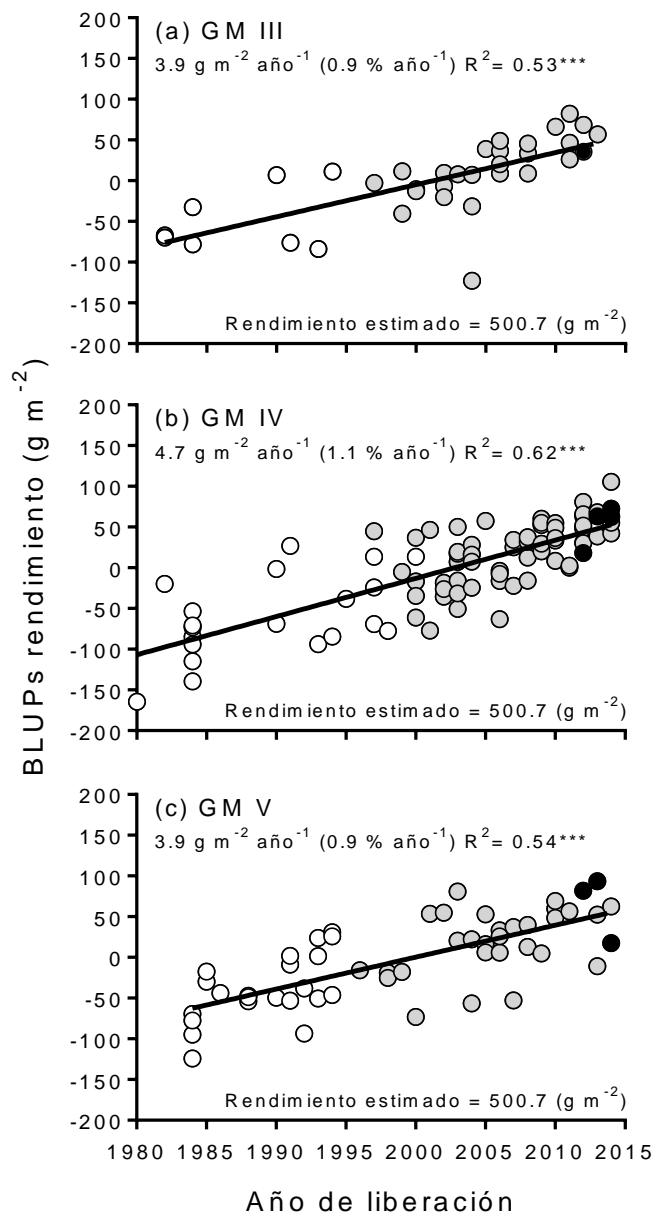


Figura III.1. Relación entre BLUPs de rendimiento para los grupos de madurez (a) III, (b) IV, y (c) V y año de liberación. Símbolos vacíos indican cultivares no transgénicos, símbolos grises indican cultivares Roundup Ready 1, mientras que los símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. La línea sólida representa la regresión lineal ordinaria por el método de mínimos cuadrados. El rendimiento estimado indica el promedio a través de los cultivares. La ganancia genética relativa está indicada entre paréntesis.

Biomasa acumulada e índice de cosecha y año de liberación

El cultivar explicó el ~17% de la variación total en la biomasa acumulada a madurez fisiológica, mientras que el ambiente logró explicar alrededor del 50 % (Tabla III.2). El grupo de madurez y la interacción cultivar x ambiente explicaron una proporción reducida de la variación total, siendo ~5 y ~4% respectivamente (Tabla III.2). Estas proporciones sugieren que la acumulación de biomasa es altamente dependiente del ambiente, aunque también presenta un efecto genotípico relevante. El cultivar explicó 4.5 veces más las variaciones en biomasa en comparación a la interacción cultivar x ambiente, sugiriendo que el posicionamiento de los cultivares fue consistente a través de los ambientes. El análisis de regresión demostró que la biomasa acumulada a madurez se incrementó a una tasa absoluta de 6.2, 7.3 y 4.1 g m⁻² año⁻¹ para los grupos de madurez III, IV y V (Fig. III.2a, b, c), mientras que el incremento relativo fue de 0.7, 0.8 y 0.4 % año⁻¹ respectivamente (Fig. III.2a, b, c). El análisis de covarianza demuestra que existieron diferencias significativas en la pendiente que relaciona la biomasa acumulada con año de liberación entre los distintos grupos de madurez (P < 0.05), siendo la ganancia de los grupos III y IV significativamente diferente de la expresada por el GM V.

Respecto al índice de cosecha, la proporción de la variancia explicada por el cultivar fue de ~20% (Tabla III.2), mientras que la explicada por el ambiente fue marcadamente reducida (~0.1%; Tabla III.2). La variación explicada por el grupo de madurez fue ~47% (Tabla III.2) sugiriendo que los cambios en el índice de cosecha están mayormente asociados a la longitud del ciclo. Por otro lado, el cultivar explicó ~4.5 veces más las variaciones cuando fue comparado con la interacción cultivar x ambiente, sugiriendo que el comportamiento de los cultivares a través de los ambientes fue consistente. El análisis de regresión demostró que no existieron cambios en el índice de cosecha cuando fue relacionado al año de liberación para el GM III (Fig. III.2d), sin embargo, en el caso del grupo IV y V este carácter ha sido mejorado a una tasa de 0.15 y 0.35 % año⁻¹ (Fig. III.2e, f; respectivamente). El análisis de covarianza, para estos dos últimos grupos, demuestra que la ganancia en el índice de cosecha ha sido significativamente diferente (P < 0.05).

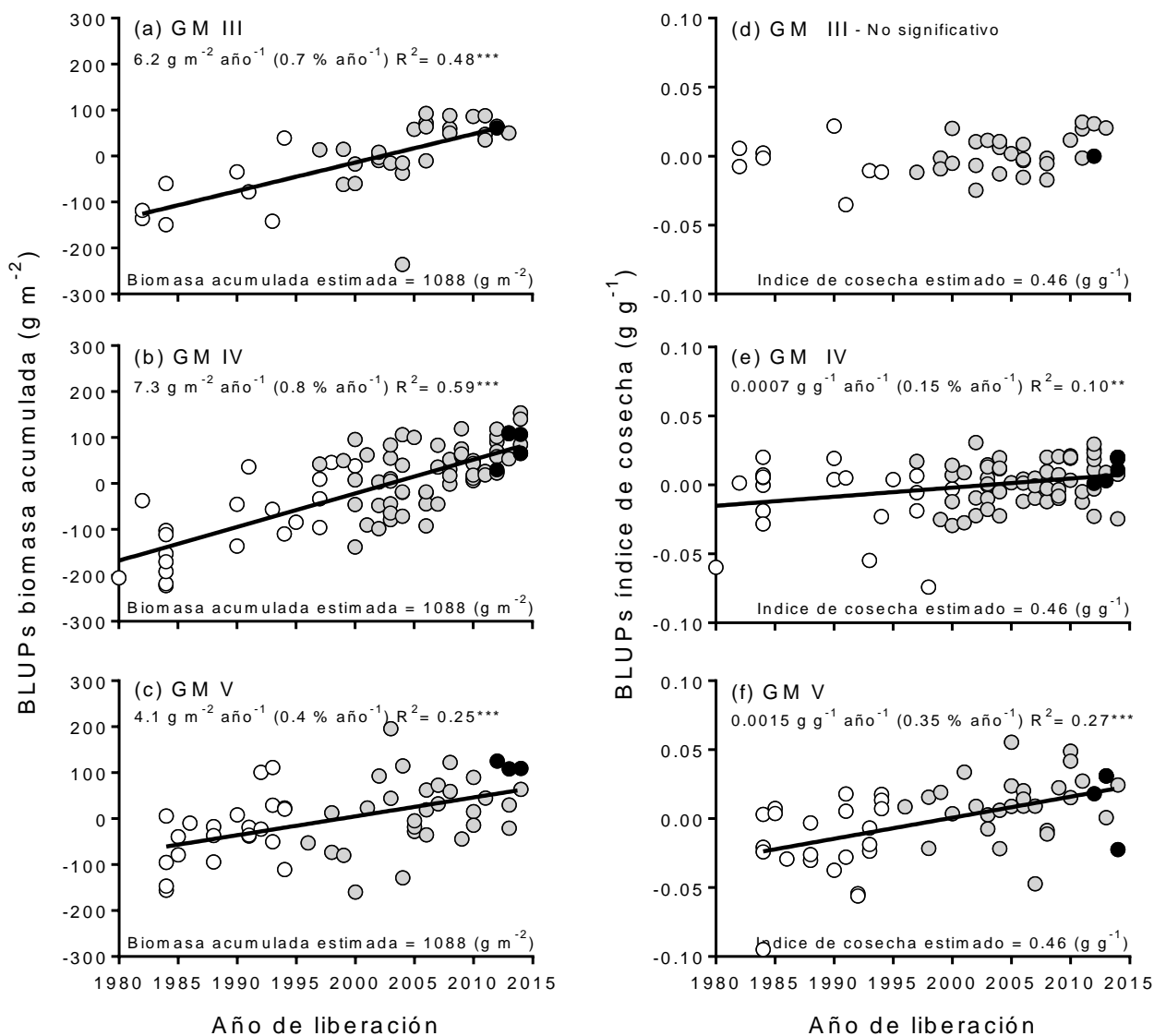


Figura III.2. Relación entre BLUPs de biomasa acumulada a madurez fisiológica en los GMs (a) III, (b) IV, y (c) V e índice de cosecha en los GMs (d) III, (e) IV, y (f) V y año de liberación. Símbolos vacíos indican cultivares no transgénicos, símbolos grises indican cultivares Roundup Ready 1 y símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. La línea sólida representa la regresión ordinaria por el método de mínimos cuadrados. La biomasa acumulada e índice de cosecha estimados indican el promedio a través de los cultivares. La ganancia genética relativa es indicada entre paréntesis.

Captura y uso de la radiación

Radiación incidente y año de liberación

El cultivar explicó el ~16% de la variación total en la radiación incidente (Tabla III.2), mientras que el ambiente explicó una proporción reducida (0.2%; Tabla III.2). Sin embargo, la mayor proporción de la variación fue explicada por el grupo de madurez (> 70%), demostrando que la longitud del ciclo impactó directamente sobre este carácter. La variación experimentada por el cultivar fue marcadamente superior respecto a la interacción cultivar x ambiente (~14; Tabla III.2), demostrando de esta forma que el comportamiento de los cultivares fue muy estable a través de los ambientes. El análisis de regresión lineal mostró que la radiación incidente se incrementó con los años de liberación a una tasa de $2.2 \text{ MJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para el GM III (Fig. III.3a), mientras que para el grupo IV esa tasa fue de $1.7 \text{ MJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Fig. III.3b). Cuando estas tasas fueron expresadas de forma relativa, la ganancia fue de 0.16 y 0.12% año^{-1} , respectivamente (Fig. III.3a, b). En el caso del GM V, la radiación incidente se redujo como consecuencia de acortamientos en la duración del ciclo. Esta reducción fue significativa a una tasa de $-1.5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ o $-0.1\% \text{ año}^{-1}$ cuando se expresó de forma relativa al valor predicho del año de liberación inferior (Fig. III.3c). El análisis de covarianza demuestra que las tasas de ganancia genética en radiación incidente para los GM III y IV fueron significativamente diferentes de aquella expresada por el grupo V ($P < 0.05$).

Eficiencia de intercepción de la radiación y año de liberación

El cultivar explicó el ~20% de la variación total en la eficiencia de intercepción, mientras que el ambiente logró explicar alrededor del 65% (Tabla III.2). Por otro lado, el grupo de madurez explicó no más del ~3% de la variación total (Tabla III.2). El cociente entre la variancia del cultivar y su interacción con el ambiente fue el menor respecto a todas las variables evaluadas (3.4; Tabla III.2), sugiriendo que los cultivares fueron más o menos eficientes interceptando radiación a través de los ambientes. Adicionalmente, no se detectó correlación entre la eficiencia de intercepción de la radiación y año de liberación para ninguno de los grupos de madurez evaluados (Fig. III.3d, e, f). Consecuentemente, la eficiencia de intercepción de la radiación permaneció sin cambios luego de 35 años de mejoramiento vegetal en el cultivo de soja.

Eficiencia de uso de la radiación y año de liberación

El cultivar representó el ~15% de la variación total, mientras que el ambiente explicó alrededor del 50% (Tabla III.2). La baja proporción explicada por el grupo de madurez (1.3%; Tabla III.2) demostró que la ganancia en la eficiencia de uso de la radiación fue independiente de la duración del ciclo. Cuando se compara la proporción de la variación explicada por el cultivar respecto a su interacción con el ambiente se observa que el cultivar explicó ~4 veces más las variaciones, sugiriendo que los cultivares se han comportado de forma consistente a través de los ambientes. El análisis de regresión demostró que la ganancia absoluta en la eficiencia de uso de la radiación ha sido 0.005, 0.006 y 0.005 g MJ⁻¹ año⁻¹ para los GM III, IV y V respectivamente (Fig. III.3g, h, i), mientras que la relativa fue de 0.5% año⁻¹ para los grupos III y V (Fig. III.3g, i) y 0.6% anual para el grupo IV (Fig. III.3h). El análisis de covarianza demostró que entre los GM evaluados no hubo significancia estadística en las pendientes que relacionan la eficiencia de conversión de la radiación con el año de liberación ($P > 0.05$), concluyendo de esta forma que la ganancia promedio para todos los grupos de madurez fue de 0.005 g MJ⁻¹ año⁻¹ o 0.5% año⁻¹ cuando fue expresada de forma relativa.

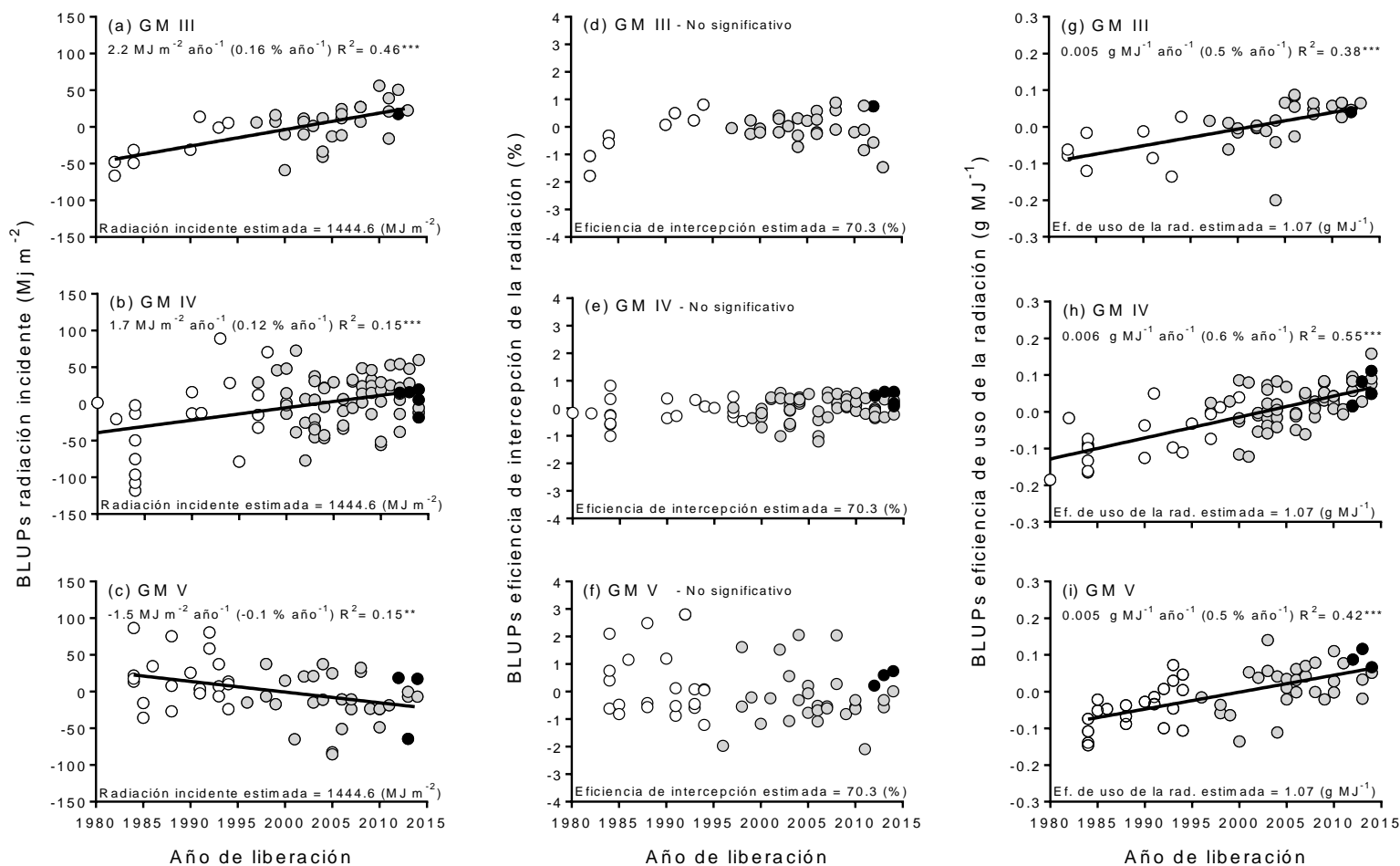


Figura III.3. Relación entre BLUPs de radiación incidente en los GM (a) III, (b) IV, y (c) V, eficiencia de intercepción de la radiación en los GM (d) III, (e) IV, y (f) V y eficiencia de uso de la radiación en los GM (g) III, (h) IV, y (i) V y año de liberación. Símbolos vacíos indican cultivares no transgénicos, símbolos grises indican cultivares Roundup Ready 1 y símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. La línea sólida representa la regresión ordinaria por el método de los mínimos cuadrados. La radiación incidente, eficiencia de intercepción y eficiencia de uso estimadas indican el promedio a través de los cultivares evaluados. La ganancia genética relativa está indicada entre paréntesis.

Captura y uso de nitrógeno

Captura de nitrógeno y año de liberación

El cultivar explicó el ~19% de la variación total en la captura total de N por el canopeo (Tabla III.2), mientras que la variabilidad explicada por el ambiente alcanzó el ~54%. Por otra parte, la proporción de la variabilidad explicada por el grupo de madurez fue reducida (1%; Tabla III.2), indicando que la ganancia en la captura de nitrógeno fue independiente de la longitud del ciclo. El cultivar explicó ~5 veces más las variaciones con relación a la interacción cultivar x ambiente, sugiriendo alta consistencia del comportamiento de los cultivares a través de los ambientes. Los resultados del análisis de regresión demostraron que la ganancia absoluta en la captura de nitrógeno ha sido 0.23, 0.27 y 0.18 g m⁻² año⁻¹ para los GM III (Fig. III.4a), IV (Fig. III.4b) y V (Fig. III.4c), mientras que el incremento relativo ha sido 0.8, 0.9 y 0.6% año⁻¹, respectivamente. El análisis de covarianza no mostró diferencias significativas entre las pendientes que relacionan el nitrógeno capturado a madurez y año de liberación en los GMs evaluados. De esta forma fue posible calcular un único valor de ganancia para todos los grupos, siendo el valor absoluto 0.23 g m⁻² año⁻¹ o 0.8% anual cuando se expresó de forma relativa.

Eficiencia de uso del nitrógeno y año de liberación

El cultivar explicó el ~23% de la variabilidad total en eficiencia en el uso del nitrógeno (Tabla III.2), mientras que el ambiente explicó menos del 1%. Por otro lado, la proporción de la variación explicada por el grupo de madurez fue superior a la expresada por el cultivar y el ambiente (~34%, Tabla III.2). El cultivar explicó ~5 veces más las variaciones en la eficiencia del uso del nitrógeno en comparación a la interacción cultivar x ambiente, sugiriendo que los cultivares se comportaron de forma similar a través de los ambientes. Sin embargo, no fue posible establecer una correlación significativa entre la eficiencia de uso del nitrógeno y el año de liberación para los GM III (Fig. III.4d) y IV (Fig. III.4e) pero sí para el V (Fig. III.4f). En el último caso, los resultados de la regresión lineal mostraron que la ganancia absoluta ha sido negativa, promediando -0.043 g g⁻¹ año⁻¹ o -0.1% año⁻¹ cuando se expresó de forma relativa (Fig. III.4f). Más allá de la relación negativa observada la proporción de la variación explicada por el modelo fue baja (R² = 0.1; Fig. III.4f), sugiriendo que el principal determinante de los incrementos de rendimientos a través de los años de liberación fue la captura de nitrógeno.

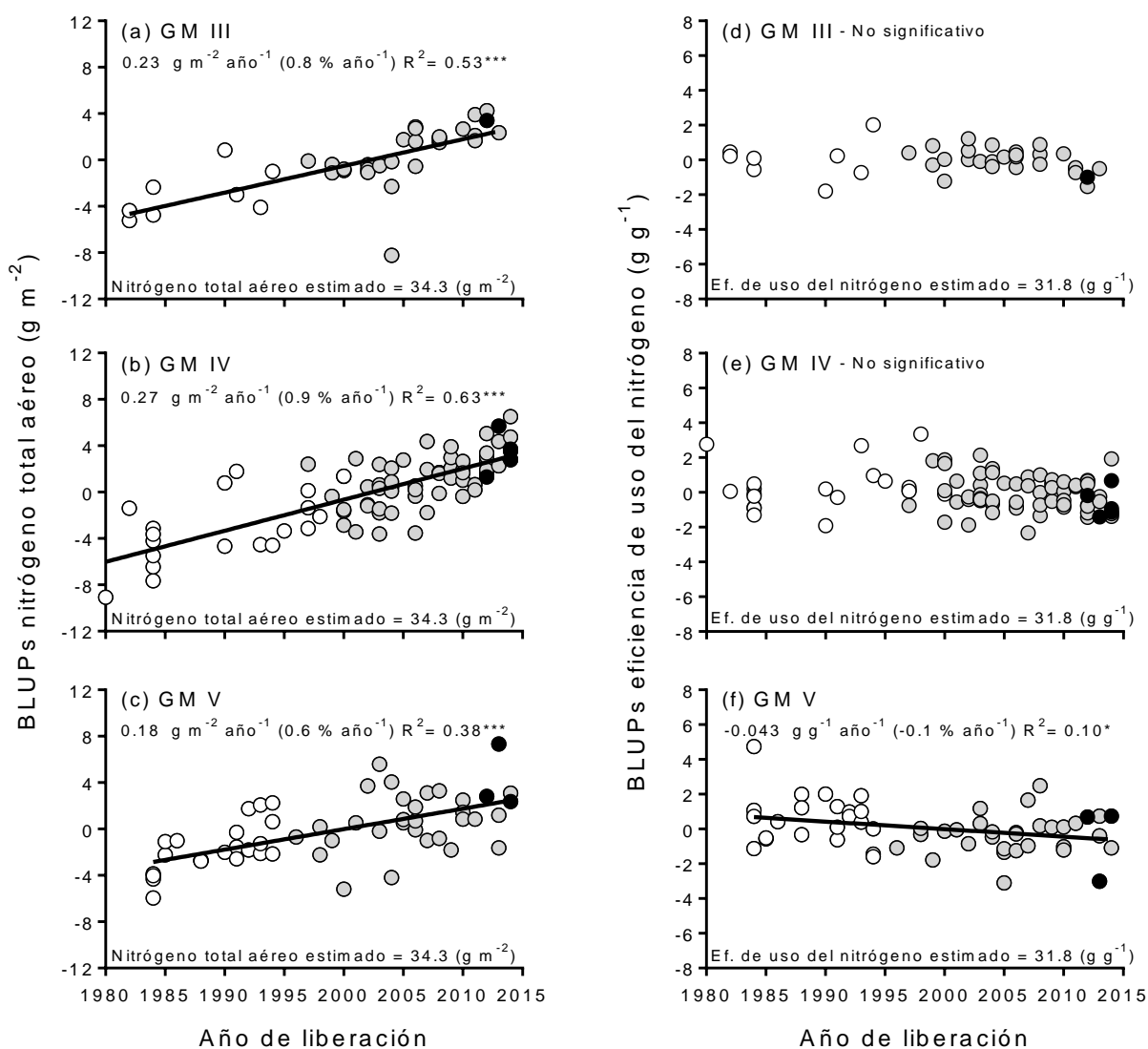


Figura III.4. Relación entre BLUPs de nitrógeno capturado en los grupos de madurez (a) III, (b) IV, y (c) V y eficiencia de uso del nitrógeno en los grupos de madurez (d) III, (e) IV, y (c) V y año de liberación. Los símbolos vacíos indican cultivares no transgénicos, símbolos grises indican cultivares Roundup Ready 1 y símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. La línea sólida representa la regresión lineal ordinaria por el método de los mínimos cuadrados. El nitrógeno capturado y la eficiencia de uso estimado indican el promedio a través de los cultivares. La ganancia genética relativa es indicada entre paréntesis.

Asociación de caracteres y año de liberación

Los biplots a través de los análisis de componentes principales describen simultáneamente la relación entre los cultivares y los caracteres evaluados. Cuando el biplot es acompañado de una matriz de correlación estas asociaciones pueden ser fácilmente cuantificadas y su significancia puede ser evaluada. Las relaciones entre cultivares y caracteres que efectivamente han demostrado progreso genético a través del tiempo para el GM III fueron descritos en la figura III.5a. Los símbolos vacíos representan cultivares no transgénicos, los símbolos grises cultivares Roundup Ready 1 y los símbolos negros cultivares Roundup Ready 2 IPRO, mientras que los vectores representan los caracteres en estudio. Las primeras dos dimensiones del ACP explicaron el 98% de la información original (Fig. III.5a). El diagrama mostró que el rendimiento se asoció positivamente con el nitrógeno total aéreo, eficiencia en el uso de la radiación y biomasa acumulada a madurez fisiológica ($r > 0.9$; $P < 0.0001$; Tabla III.3a). La radiación incidente y la biomasa acumulada se asociaron de forma positiva ($r = 0.67$, $P < 0.0001$; Tabla III.3a), demostrando que los incrementos en la duración del ciclo en los cultivares modernos mejoraron la acumulación de biomasa a madurez y consecuentemente el rendimiento. La captura de nitrógeno tuvo una fuerte asociación con la eficiencia en el uso de la radiación ($r = 0.92$, $P < 0.0001$; Tabla III.3a) evidenciando que este nutriente es el principal determinante en las mejoras de la capacidad fotosintética de las hojas (Sinclair y Horie, 1989; Koester et al., 2016). La relación entre eficiencia del uso de la radiación y biomasa acumulada a madurez fue clara, sugiriendo que la eficiencia con la que se utiliza la radiación impacta directamente sobre la acumulación de biomasa ($r = 0.97$, $P < 0.0001$; Tabla III.3a).

La figura III.5b describe la relación entre los cultivares pertenecientes al GM IV y sus caracteres asociados. Las primeras dos dimensiones del ACP explicaron el 92% de la información original. El biplot (Fig. III.5b) mostró que el rendimiento se asoció positivamente con la captura de nitrógeno, la eficiencia de uso de la radiación y la biomasa acumulada a madurez fisiológica ($r > 0.9$, $P < 0.0001$; Tabla III.3b). Adicionalmente, el índice de cosecha pareció contribuir, aunque en menor proporción, a la mejora del rendimiento ($r = 0.55$, $P < 0.0001$; Tabla III.3b). Por otro lado, incrementos en la radiación incidente se asociaron de forma positiva al rendimiento ($r = 0.28$, $P < 0.01$; Tabla III.3b), debido a mejoras en la biomasa acumulada a madurez fisiológica. La captura de nitrógeno tuvo una fuerte correlación con la eficiencia en el uso de la radiación ($r = 0.91$, $P < 0.0001$; Tabla III.3b), mientras que esta última se asoció fuertemente con la biomasa acumulada a madurez fisiológica ($r = 0.96$, $P < 0.0001$; Tabla III.3b). Este mecanismo es fácilmente comprobable a

través de la fuerte correlación observada entre la captura de nitrógeno y la producción de biomasa ($r = 0.92$, $P < 0.0001$; Tabla III.3b).

Las relaciones entre los cultivares pertenecientes al grupo de madurez V y sus caracteres asociados se describen en la figura III.5c. Las primeras dos dimensiones del ACP explicaron el 90% de la información original (Fig. III.5c). El diagrama mostró que el rendimiento se asoció de forma positiva con la captura de nitrógeno, eficiencia en el uso de la radiación, biomasa acumulada a madurez fisiológica e índice de cosecha ($r > 0.7$, $P < 0.0001$; Tabla III.3c). Debido a que el incremento de rendimiento en el GM V fue en parte explicado por acortamientos en la duración del ciclo (de Felipe et al., 2016), en el presente capítulo la radiación incidente se correlacionó de forma negativa con el rendimiento ($r = -0.47$, $P < 0.001$; Tabla III.3c) e índice de cosecha ($r = -0.75$, $P < 0.001$; Tabla III.3c). La captura de nitrógeno mostró una fuerte asociación con la eficiencia en el uso de la radiación ($r = 0.89$, $P < 0.0001$; Tabla III.3c), mientras que ésta última explicó de forma consistente los cambios en biomasa a madurez ($r = 0.89$, $P < 0.0001$; Tabla III.3c). Consecuentemente, este mecanismo es fácilmente comprobable a través de la fuerte asociación entre nitrógeno y biomasa acumulada a madurez fisiológica ($r = 0.85$, $P < 0.0001$; Tabla III.3c). Sin embargo, la eficiencia en el uso de la radiación mostró una correlación negativa con la radiación incidente ($r = -0.33$, $P < 0.05$; Tabla III.3c) sugiriendo que, a medida que la longitud del ciclo se incrementa la eficiencia con la que la radiación interceptada se convierte en biomasa cae. Esto podría ser explicado por las condiciones de temperatura y radiación incidente menos favorables que exploran los ciclos más largos. Respecto a la eficiencia en el uso del nitrógeno, no se observó asociación con la biomasa acumulada a madurez ($r = 0.11$, $P > 0.05$; Tabla III.3c) sugiriendo que la correlación negativa con rendimiento ($r = -0.46$, $P < 0.001$; Tabla III.3c) sería solamente explicada por una correlación espuria y negativa entre EUN e IC.

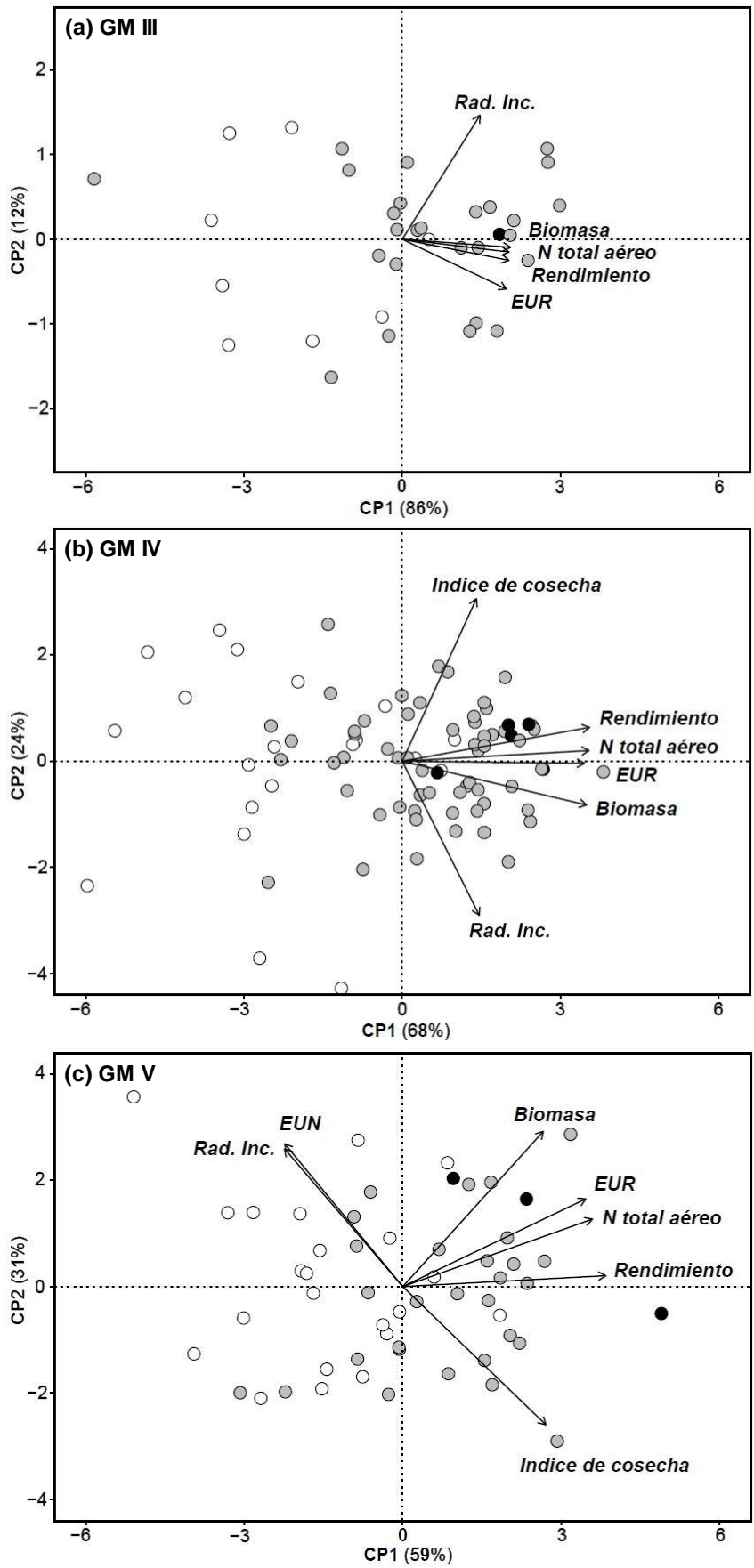


Figura III.5. Biplot del primer y segundo componente principal basado en la estimación de BLUPs para (a) rendimiento, nitrógeno total aéreo (N total aéreo), eficiencia en el uso de la radiación (EUR), biomasa acumulada a madurez fisiológica (Biomasa) y radiación incidente acumulada a R7 (Rad. Inc.) para un total de 35 cultivares pertenecientes al grupo de madurez III y liberados al mercado entre los años 1982 y 2013, (b) rendimiento, nitrógeno total aéreo (N total aéreo), eficiencia en el uso de la radiación (EUR), biomasa acumulada a madurez fisiológica (Biomasa), radiación incidente acumulada a R7 (Rad. Inc.) e índice de cosecha para un total de 84 cultivares pertenecientes al grupo de madurez IV y liberados al mercado entre los años 1980 y 2014, y (c) rendimiento, nitrógeno total aéreo (N total aéreo), eficiencia en el uso de la radiación (EUR), biomasa acumulada a madurez fisiológica (Biomasa), radiación incidente acumulada a R7 (Rad. Inc.), índice de cosecha y eficiencia de uso del nitrógeno (EUN) para un total de 54 cultivares pertenecientes al grupo de madurez V y liberados al mercado entre los años 1984 y 2014. Los símbolos vacíos indican cultivares no transgénicos, símbolos grises indican cultivares Roundup Ready 1 y símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. Los caracteres considerados en los análisis de componentes principales fueron aquellos que solamente mostraron significancia estadística en las regresiones lineales.

Tabla III.3. Matriz de correlación de Pearson basada en la estimación de BLUPs para (a) rendimiento, biomasa acumulada a madurez fisiológica (Biomasa), radiación incidente (Rad. Inc.), eficiencia de uso de la radiación (EUR) y nitrógeno total aéreo (N total aéreo), en un total de 35 cultivares pertenecientes al grupo de madurez III y liberados al mercado entre los años 1982 y 2013, (b) rendimiento, biomasa acumulada a madurez fisiológica (Biomasa), radiación incidente (Rad. Inc.), eficiencia de uso de la radiación (EUR), nitrógeno total aéreo (N total aéreo) e índice de cosecha (I. Cosecha), en un total de 84 cultivares pertenecientes al grupo de madurez IV y liberados al mercado entre los años 1980 y 2014 y (c) rendimiento, biomasa acumulada a madurez fisiológica (Biomasa), radiación incidente (Rad. Inc.), eficiencia de uso de la radiación (EUR), nitrógeno total aéreo (N total aéreo), índice de cosecha (I. Cosecha) y eficiencia en el uso del nitrógeno (EUN), en un total de 54 cultivares pertenecientes al grupo de madurez V y liberados al mercado entre los años 1984 y 2014. La matriz describe la asociación entre los caracteres que solamente fueron significativos en los análisis de regresión. Los niveles de significancia son representados con asteriscos y la probabilidad asociada es mostrada al pie de la tabla.

(a) GM III	Rendimiento	Biomasa	Rad. Inc.	EUR	N total aéreo		
Rendimiento	1						
Biomasa	0.94 ****	1					
Rad. Inc.	0.61 ***	0.67 ****	1				
EUR	0.94 ****	0.97 ****	0.48 **	1			
N total aéreo	0.96 ****	0.95 ****	0.64 ****	0.92 ****	1		
(b) GM IV	Rendimiento	Biomasa	Rad. Inc.	EUR	N total aéreo	I. Cosecha	
Rendimiento	1						
Biomasa	0.90 ****	1					
Rad. Inc.	0.28 **	0.52 ****	1				
EUR	0.91 ****	0.96 ****	0.27 *	1			
N total aéreo	0.95 ****	0.92 ****	0.35 **	0.91 ****	1		
I. Cosecha	0.55 ****	0.14	-0.36 ***	0.26 *	0.42 ****	1	
(c) GM V	Rendimiento	Biomasa	Rad. Inc.	EUR	N total aéreo	I. Cosecha	EUN
Rendimiento	1						
Biomasa	0.69 ****	1					
Rad. Inc.	-0.47 ***	0.1	1				
EUR	0.86 ****	0.89 ****	-0.33 *	1			
N total aéreo	0.87 ****	0.85 ****	-0.23	0.89 ****	1		
I. Cosecha	0.70 ****	-0.03	-0.75 ****	0.31 *	0.37 **	1	
EUN	-0.46 ***	0.11	0.62 ****	-0.14	-0.42 **	-0.77 ****	1

Significativamente diferente de cero al valor $P < (0.0001^{****}; 0.001^{***}, 0.01^{**}, 0.05^{*})$

DISCUSIÓN

La ganancia genética en rendimiento para cultivares de soja liberados en Argentina desde el año 1980 al 2014 fue en promedio $42 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Esta es una de las tasas más altas logradas, aunque un valor similar fue reportado en Paraná, Brasil ($41 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; de Toledo, 1990). Inesperadamente, algunos estudios provenientes de los Estados Unidos mostraron valores de ganancia inferiores con relación al observado en esta tesis ($\sim 29 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, Spetch et al., 2014; $\sim 23 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, Rincker et al., 2014). En Argentina, la ganancia genética en rendimiento para soja fue superior a la observada en girasol ($12 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; de la Vega et al., 2007a) y sorgo ($8.7 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, Gizzi y Gambín, 2016) sin embargo fue menor cuando se la comparó con la observada en maíz ($132 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, Luque et al., 2006; $113 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018). La ganancia genética expresada en kilogramos por hectárea está positivamente asociada a la calidad ambiental (Rincker et al., 2014), por lo que es importante utilizar la ganancia genética relativa como forma de comparar el progreso genético a través de diferentes ambientes o incluso especies (Slafer y Andrade, 1991; Gizzi y Gambín, 2016). Cuando la ganancia se expresó en términos relativos (Boerma, 1979), las diferencias en progreso genético tendieron a equipararse. La ganancia genética en soja fue sensiblemente superior respecto al sorgo ($0.8\% \text{ año}^{-1}$, Gizzi y Gambín) aunque marcadamente inferior respecto al maíz ($1.5\% \text{ año}^{-1}$, Abdala et al., 2018). Posiblemente la inversión diferencial de recursos implicados en la mejora de estos cultivos, podría ser la causa de las diferencias en el progreso genético entre estas especies (Mason et al., 2008). De todos modos, en el Capítulo II se observó que la tasa de ganancia relativa registrada para la región central Argentina fue similar a las reportadas para Estados Unidos y Brasil $1.2\% \text{ año}^{-1}$ (de Toledo, 1990; Rincker et al., 2014).

La ganancia genética en rendimiento no fue significativamente diferente entre los GMs evaluados, sugiriendo que los cultivares, o incluso los GMs, podrían mostrar estrategias fisiológicas contrastantes para alcanzar valores similares de ganancia (Rotundo et al., 2012, Santachiara et al., 2017a). Siguiendo el marco teórico propuesto por Donald y Hamblin (1976), el aporte de la biomasa acumulada con relación al IC fue de 90% para los grupos III y IV, y 78% para el V. Los resultados para el GM V coinciden con los observados en cultivares de ciclo corto en Canadá (Kumudini et al., 2001). Esto demuestra que, si bien la acumulación de biomasa tiene un rol preponderante en la determinación del rendimiento, el IC en cultivares tardíos tuvo proporcionalmente más importancia. No obstante, resultados sobre la asociación entre rendimiento e índice de cosecha han mostrado ser contradictorios (Shibles y Weber, 1966, Pedersen y Lauer, 2004, Board y Modali, 2005, Koester et al.,

2014). De Bruin y Pedersen (2009a) reportaron que la selección por rendimiento provocó incrementos en la biomasa acumulada a madurez sin cambios significativos en el índice de cosecha para genotipos liberados en los Estados Unidos. Sin embargo, a pesar de que la contribución fue marginal, los resultados de esta tesis muestran que el rendimiento estuvo positivamente asociado al índice de cosecha en el grupo de madurez IV ($r = 0.55^{****}$, Tabla III.3) y V ($r = 0.70^{****}$, Tabla III.3), sugiriendo que la relevancia de este carácter puede depender de la longitud del ciclo (Schapaugh y Wilcox 1980). No obstante, la mejora futura de los rendimientos a través del índice de cosecha pareciera tener poco margen en los cultivares utilizados en la región central Argentina. En este sentido resulta importante conocer los mecanismos que rigen a la acumulación de biomasa como camino futuro a la mejora de los rendimientos (Koester et al., 2014).

La longitud del ciclo de cualquier cultivar establece la cantidad máxima de radiación que potencialmente se puede interceptar y, por lo tanto, impone teóricamente una restricción biológica a su acumulación y al rendimiento máximo alcanzable (Lawn, 1989; Koester et al., 2014). En el Capítulo II de esta tesis se mostró que los grupos de madurez III y IV incrementaron la duración del ciclo mientras que el grupo V la redujo (de Felipe et al., 2016). En este sentido, el modelo teórico de acumulación de radiación y rendimiento sólo fue logrado por los cultivares pertenecientes al GM corto e intermedio (Santachiara et al., 2017a) demostrando que otros factores más allá de la duración del ciclo estuvieron asociados a la mejora en los rendimientos en cultivares pertenecientes al GM V. La e_i no cambió con el paso de los años para ninguno de los GM evaluados, mostrando un valor promedio de ~70% a lo largo del ciclo para todos los GM. No obstante, el valor de e_i observado en esta tesis se encuentra por debajo del máximo teórico observado para soja ~90% (Zhu et al., 2010). Esta diferencia puede atribuirse a que en los experimentos realizados para esta tesis las mediciones de e_i fueron tomadas desde estadios vegetativos muy tempranos, cuando el canopeo aún se hallaba en fase de continuo crecimiento y desarrollo (Koester et al., 2014). Los estudios elaborados por Morrison et al. (1999) y Jin et al. (2010) describen una tendencia decreciente en el desarrollo del área foliar asociado al año de liberación, sugiriendo pérdidas en la capacidad de intercepción en genotipos modernos. La falta de respuesta en la eficiencia de intercepción de la radiación con los años indicó una participación muy débil del área foliar en los experimentos pertenecientes a este capítulo. Recientemente, Lopez Pereira et al. (2017) demostraron mejoras considerables en el rendimiento en aceite en plantas de girasol creciendo en canopeos inclinados comparado con verticales. Sin embargo, estos resultados no describen si la mejora estuvo asociada a incrementos en la e_i , EUR o ambas. En este sentido, al menos una parte de los incrementos

futuros de rendimiento dependerá de los esfuerzos del mejoramiento genético en optimizar la estructura del canopeo con el objetivo de mejorar la e_i con igual o incluso menor área foliar (Reynolds et al., 2000).

La eficiencia en el uso de la radiación del cultivo es el resultado de la interacción de numerosos procesos fisiológicos donde poco se sabe sobre las bases genéticas que la rigen. Actualmente, el grado y la forma en la cual ha sido mejorada a través de los años no está bien establecida (Reynolds et al., 2000; Koester et al., 2014). Los resultados del presente capítulo demuestran que la EUR se incrementó de forma similar para los tres GM evaluados con relación al año de liberación. Luego de 35 años de mejoramiento vegetal la EUR mejoró en un $\sim 18\%$ ($\sim 0.05\%$ año⁻¹). Estos resultados están muy por debajo a los reportados por Koester et al. (2014) donde al evaluar 24 cultivares pertenecientes al GM III el valor de ganancia anual observado fue de 0.43%. Los resultados del citado trabajo ponen en evidencia que podría existir un amplio margen en la mejora futura de este carácter para cultivares de soja adaptados a la región central Argentina. Los cambios en respiración o fotosíntesis podrían ser la base del incremento en la EUR como fuera sugerido por estudios realizados con germoplasma proveniente de Canadá y China, donde se demostró que la fotosíntesis a nivel foliar ha mejorado con relación al año de liberación (Jin et al., 2010; Morrison et al., 1999). Los resultados obtenidos por Sinclair y Horie (1989) y Muchow y Sinclair (1994) reconocen al nitrógeno foliar como el principal determinante de los incrementos en la tasa de intercambio de dióxido de carbono y consecuentemente de la EUR. Este patrón se cumple siempre que el N no es destinado a mejoras en la e_i a través del desarrollo de área foliar (Novoa y Loomis, 1981; Radin, 1983; Lemcoff y Loomis, 1986). Los resultados de esta tesis demostraron que el nitrógeno total capturado a R7 no estuvo asociado a cambios en la eficiencia de interceptación de la radiación, pero sí a mejoras en la eficiencia de uso, estableciendo un claro patrón de mejora común a los tres GM evaluados. El aumento en la captura de nitrógeno se asoció positivamente con la eficiencia en el uso de la radiación, explicando así los incrementos de biomasa a madurez y rendimiento (Fig. III.5a, b, c). Estos resultados demuestran la fuerte importancia del nitrógeno en la determinación del rendimiento (Rotundo et al., 2014).

La eficiencia en el uso de la radiación fue calculada como el cociente entre la biomasa acumulada a madurez fisiológica y la radiación interceptada acumulada desde la emergencia hasta la madurez (Sinclair y Muchow 1999). El estudio realizado por Koester et al. (2014) atribuye que la ganancia en la EUR en cultivares de soja recientemente liberados al mercado se debe a incrementos en la producción de biomasa para una cantidad

determinada de radiación interceptada. Los estudios elaborados por Jin et al. (2010) y Morrison et al. (1999) también indican que la fotosíntesis a nivel foliar ha mejorado con relación al año de liberación. No obstante, más allá de los cambios en el numerador de la ecuación antes nombrada, modificaciones en el denominador podrían ser también los responsables en el incremento de la EUR con el paso de los años. Los resultados de este capítulo demuestran que en el período de tiempo abarcado la biomasa acumulada a madurez se incrementó en promedio ~24% para los GM III y IV mientras que el incremento de la radiación acumulada fue de ~5%. Estas evidencias respaldan el concepto que la mejora de la EUR está mayormente explicada por cambios en la biomasa. No obstante, los resultados pertenecientes al GM V demostraron que en el período de tiempo estudiado la biomasa acumulada a madurez se incrementó sólo en un ~12% mientras que la radiación interceptada acumulada se redujo en un ~3%. Esto pone en evidencia que la reducción en la captura de radiación, producto del acortamiento de los ciclos, se asoció a la mejora en la EUR. Futuros estudios son necesarios para comprender los mecanismos que gobiernan la EUR a fin de poder desarrollar estrategias de hibridación (Reynolds et al., 2011). No obstante, resulta primordial el estudio de este carácter asociado a marcos teóricos desde que, para maximizar la eficiencia en el uso de la radiación, es antes necesario lograr una duración óptima del ciclo para cada región (Egli et al., 2011) así como maximizar la e_i (Zhu et al., 2010).

La captura total de N está fuertemente asociada al rendimiento y resulta de combinaciones entre la captura de N mineral y de la fijación biológica del N (Salvagiotti et al., 2008; Rotundo et al., 2014; Santachiara et al., 2017b). A través del marco de trabajo propuesto por Novoa y Loomis (1981) los resultados de esta tesis demuestran que existió ganancia genética en el nitrógeno total capturado y que ésta se asoció fuertemente con el rendimiento. Utilizando el mismo marco conceptual Rotundo et al. (2014), trabajando con un grupo de cultivares de alto rendimiento pertenecientes a USA y Argentina, no encontraron diferencias significativas entre cultivares para este carácter. Este resultado demuestra nuevamente la fuerte importancia de la captura de nitrógeno en la maximización de los rendimientos. A la actualidad no existen reportes sobre el efecto de la selección por rendimiento sobre la EUN. A pesar de los grandes cambios observados en el nitrógeno total aéreo a R7, los resultados del presente estudio demostraron que no hubo cambios en la eficiencia en su uso, excepto por una leve tendencia negativa en el GM V. Una posible hipótesis que trata de explicar la falta de variabilidad en este carácter esta principalmente asociada a la estrecha base genética sobre la cual los programas de mejora han realizado sus cruzamientos iniciales (Gizlice et al., 1994, de Felipe et al., 2016). Sin embargo, otra de

las hipótesis radica en que la eficiencia en el uso del nitrógeno es usualmente maximizada en condiciones de deficiencia de este nutriente como es mostrado por Hirel et al. (2007) en maíz (*Zea mays* ssp. *mays* L.) y Robinson et al. (2007) en caña de azúcar (*Sacharum officinarum* L.). De esta forma, la relativa independencia del nitrógeno edáfico generada por la fijación biológica podría restringir las posibilidades de obtener ambientes con baja disponibilidad de nitrógeno y alta variabilidad en la eficiencia de su uso.

La importancia de estudiar las bases fisiológicas de la ganancia genética en rendimiento radica en proveer los medios para explicar una parte de las causas de los incrementos de productividad y también identificar perspectivas futuras para mantener o incluso aumentar la tasa de ganancia genética a través de la selección. Los resultados del presente capítulo proveen información valiosa para el desarrollo de estrategias de mejoramiento vegetal basadas en la hibridación de caracteres (Reynolds et al., 2011). El cruzamiento de parentales con estrategias fisiológicas contrastantes implicadas en la determinación del rendimiento podría ayudar a incrementar la tasa de ganancia genética actual (Rotundo et al., 2014, Santachiara et al., 2017a). La justificación teórica de esta aproximación es que las progenies transgresivas superiores pueden surgir a través de la mejora de caracteres que no fueron mejorados en el pasado. Sin embargo, la posibilidad de apilar caracteres de interés dependerá si la correlación entre ellos está regida por restricciones biológicas o no (Brett, 2004; Rotundo et al., 2012; 2014). Incrementar la tasa anual de ganancia genética en un cultivo como soja, de reducida variabilidad genética (Gizlice et al., 1994), dependerá de hallar diversidad génica para caracteres implicados en la producción de biomasa. Entre los caracteres que la rigen, actualmente la captura de nitrógeno parece ser el mecanismo más prometedor en el incremento inmediato de los rendimientos (Rotundo et al., 2014). Sin embargo, recurrir a la incorporación de alelos implicados en la mejora de la eficiencia en el uso del nitrógeno, así como la intercepción de la radiación, parecería ser un camino para la ganancia genética de largo plazo (Concibido et al., 2003; Gur y Zamir, 2004).

CONCLUSIONES

En el presente capítulo se evaluaron los determinantes fisiológicos que explican el progreso genético del rendimiento del cultivo de soja en la región central Argentina para los últimos 35 años. La transición de cultivares convencionales no transgénicos hacia los cultivares RR1 en la década del 90' y posteriormente hacia los RR2 IPRO en el año 2013 no ha mostrado discontinuidad en la tendencia lineal de la evolución de los rendimientos, ni tampoco en sus componentes fisiológicos. Los cambios en rendimiento fueron mayormente explicados por incrementos en la biomasa acumulada a R7, a excepción del grupo de madurez V donde el índice de cosecha mostró mayor participación. Como era esperado, los ajustes en fenología observados en el Capítulo II estuvieron asociados a cambios en la captura de radiación. Con el paso de los años los grupos de madurez III y IV incrementaron la captura de este recurso mientras que el grupo V la redujo. Estos resultados refuerzan la idea que para cada región existe una duración apropiada del ciclo de crecimiento del cultivo que asegura un óptimo compromiso entre la maximización de la captura de la radiación y la caída en el índice de cosecha (Egli, 2011). Paralelamente, se encontró un claro patrón de mejora a través de los grupos de madurez evaluados. Los aumentos en la captura de nitrógeno se asociaron positivamente con incrementos en la eficiencia en el uso de la radiación traduciéndose esto en incrementos de la biomasa acumulada a madurez y consecuentemente en mejoras del rendimiento. De esta forma, se pone nuevamente en evidencia la fuerte dependencia del rendimiento en la captura de nitrógeno (Rotundo et al., 2014). Los resultados de este capítulo también mostraron que no hubo cambios en la eficiencia en el uso del nitrógeno en el tiempo, dejando visible un camino futuro para la mejora vegetal.

Actualmente existe un amplio consenso en incrementar la producción global de alimentos para satisfacer la demanda proyectada hacia el año 2050 (Godfray et al., 2010). Sin embargo, este objetivo debe ser logrado a través de mejoras en la productividad de los cultivos y no con la incorporación de nuevas superficies destinadas a uso agrícola. De los resultados del presente capítulo surge el concepto que para algunos de los caracteres fisiológicos estudiados pareciera existir menor margen de mejora respecto de aquellos que no han sufrido modificaciones en el tiempo. En este sentido la ganancia genética futura dependerá de mantener las tasas de ganancia en los componentes fisiológicos que mostraron respuesta, con el desafío adicional de lograr mejorar aquellos que a la actualidad no han mostrado modificaciones con el paso de los años.

CAPÍTULO IV

IMPORTANCIA RELATIVA DEL RINDE POTENCIAL VERSUS LA TOLERANCIA A ESTRÉS HIDRICO PARA EXPLICAR LA MEJORA GENETICA EN SOJA

INTRODUCCIÓN

Existe un amplio consenso en que la mayor parte del incremento de la producción futura de alimentos deberá ser alcanzada a través de la mejora genética en los rendimientos manteniendo relativamente constante la superficie que actualmente es cultivada (Hall y Richards, 2013). La selección por rendimiento ha sido un método exitoso en la determinación de la ganancia genética de este carácter independientemente del cultivo, método de mejora, prácticas de manejo y ambientes (Slafer, 1994; Sadras y Richards, 2014). Evans y Fischer (1999) definieron al rendimiento potencial como el rendimiento de un cultivar que crece sin limitantes de agua y nutrientes y con malezas, plagas y enfermedades efectivamente controladas. Un axioma clásico en el mejoramiento vegetal es que las variedades de alto rendimiento potencial suelen presentar buenos comportamientos en ambientes con y sin limitantes (Blum et al., 2005). No obstante, otros autores sugieren que ante un estrés severo el comportamiento de estos cultivares podría ser muy inferior frente a aquellos de menor rendimiento potencial (Araus et al., 2002). En el caso del cultivo de soja, se desconoce la importancia relativa de la mejora en rinde potencial versus la tolerancia a estrés hídrico sobre la ganancia genética promedio observada en rendimiento.

De los posibles estreses abióticos a los cuales un cultivo está sometido la sequía es el que produce la mayor caída en rendimiento a nivel mundial (Boyer, 1982; Boyer y Westgate, 2004). Slafer y Calderini (2005) demostraron que el rendimiento potencial de trigo está positivamente asociado con el rinde en condiciones normales de campo. No obstante, otros estudios en trigo mostraron también que la selección por potencial de rendimiento ha resultado en mejoras de la productividad del cultivo bajo condiciones de estrés hídrico y térmico (Calerini y Slafer, 1999; Slafer et al., 1999; Richards et al., 2002; Araus et al., 2002; Reynolds y Borlaug, 2006; Foulkes et al., 2009). En maíz Duvick (2005) mostró que la ganancia genética para rendimiento estuvo asociada a mejoras en la tolerancia a estrés. Durante las últimas tres décadas en Argentina el criterio de selección de variedades de soja en los programas de mejora se basó en el rendimiento. Como resultado, la ganancia genética en rinde en promedio documentada en los últimos 35 años fue de 44 kg ha⁻¹ año⁻¹ o 1.1 % anual cuando se expresó de forma relativa (de Felipe et al., 2016). Sin embargo, a la

actualidad se desconoce la contribución relativa de la mejora del potencial de rinde o de la tolerancia a estrés hídrico sobre la ganancia genética promedio observada.

La mayor parte de las variaciones en rendimiento pueden ser explicadas a través de sus componentes numéricos, esto es número de granos por unidad de superficie y peso individual de cada semilla (Passioura, 1979, Frederick et al., 2001). El número de granos es el principal determinante del rendimiento de los cultivos extensivos (Vega et al., 2001) y los factores que potencialmente pueden contribuir a incrementar su número, especialmente bajo condiciones de estrés hídrico, resultan de gran importancia para mejorar la productividad futura de los cultivos sometidos a este tipo de estrés. Los procesos que determinan el número de granos son conocidos por diferir entre especies (Vega et al., 2001) y genotipos dentro de una misma especie (Rotundo et al., 2012). Sin embargo, las causas de las diferencias en la determinación del número de semillas entre especies o cultivares dentro de una misma especie sometidos a estrés hídrico son poco conocidas.

El número de granos en soja, así como en otras especies, depende de la tasa de crecimiento del cultivo y del establecimiento de semillas por unidad de crecimiento durante el período crítico (Egli, 1998). Este último parámetro puede asimismo ser dividido en partición reproductiva y en eficiencia de establecimiento de semillas (Charles-Edwards et al., 1986). La tasa de crecimiento del cultivo durante el período comprendido entre el inicio de formación de vainas y semillas (R3 y R5, respectivamente, Fehr y Caviness, 1977) está positivamente asociada al número de granos cosechables hacia la madurez (e.g., Jiang y Egli, 1995). No obstante, incrementos en la proporción del crecimiento del cultivo que es particionado a estructuras reproductivas (partición reproductiva) puede también incrementar el número de semillas a madurez aún bajo tasas de crecimiento constantes (Rotundo et al., 2011). El producto entre la tasa de crecimiento del cultivo y la partición reproductiva determina la cantidad máxima de asimilados disponibles para establecer las semillas. La eficiencia de establecimiento de las semillas a su vez está inversamente asociada al requerimiento mínimo de asimilados que cada estructura reproductiva necesita para evitar abortar. Comprender la importancia de los determinantes del número de granos y la participación del peso en la generación del rendimiento en cultivos creciendo en ambientes con y sin limitantes hídricas resulta de gran importancia en el diseño de estrategias de mejoramiento genético (Borrás y Otegui, 2001).

Los objetivos específicos de este capítulo fueron (I) evaluar la contribución relativa del rinde potencial y de la tolerancia a estrés hídrico para explicar la ganancia genética promedio en soja, y (II) evaluar los componentes fisiológicos asociados a la determinación

del número de granos con relación a la mejora genética para rendimiento en ambientes con y sin limitaciones hídricas. Para esto se emplearon seis genotipos liberados al mercado entre los años 1984 y 2014 en dos ambientes con disponibilidad hídrica contrastante durante dos años consecutivos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Cultivares evaluados y condiciones de crecimiento

Un total de seis cultivares pertenecientes al grupo de madurez IV fueron evaluados bajo condiciones de campo. Estos fueron seleccionados en base al progreso genético en rendimiento del percentil superior (10%) en el Capítulo II de esta tesis (Ver fig. suplementaria SIV.1 en el Anexo III). Se consideraron aquellos cultivares con similar número de días a madurez fisiológica y con distribución equidistante en el tiempo. De los cultivares seleccionados, dos fueron no transgénicos y liberados al mercado en los años 1984 y 1990, dos incorporaron el evento RR1 y fueron liberados en el 2000 y 2005, y finalmente los últimos dos presentaron la tecnología RR2 IPRO y se liberaron al mercado en los años 2013 y 2014. Para más información sobre los cultivares evaluados ver tabla suplementaria SIV.1 en el Anexo III.

Los experimentos fueron sembrados en el Campo Experimental Villarino, ubicado en Zavalla, Provincia de Santa Fe, Argentina (33°1' S, 60°53' O). El tipo de suelo fue Argiudol Vértico, serie Roldán, de textura franco arcillo-limosa. Para llevar adelante los objetivos se generaron dos ambientes con disponibilidad hídrica contrastante durante dos años consecutivos. Para lograr esto se recurrió a la utilización de un "Rain-out shelter" automatizado instalado en el predio de la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNR. La superficie efectiva sometida a estrés hídrico fue de 200 m² mientras que en paralelo se dispuso de una superficie de igual dimensión para generar un ambiente de alta disponibilidad hídrica mediante riego por goteo. De esta forma, se generaron cuatro ambientes creados por la combinación de año x lote (Tabla IV.1). El primer año de experimentación (Ambientes 1 y 2) fue sembrado el 24 de noviembre de 2015, mientras que el segundo (Ambientes 3 y 4) se sembró el 28 de octubre de 2016. La tabla IV.1 resume las características de agua útil a la siembra, precipitaciones, riego y rendimientos observados para cada uno de los cuatro ambientes. Las malezas fueron controladas químicamente antes de la emergencia del cultivo y removidas mecánicamente siempre que fue necesario durante el resto de la estación de crecimiento. Las plagas y enfermedades fueron controladas a través de la aplicación de productos químicos comerciales recomendados y siguiendo un calendario fijo.

Tabla IV.1. Caracterización de la fecha de siembra, cultivo antecesor, agua útil, precipitaciones, riego e índice ambiental para los cuatro ambientes empleados en la evaluación de la importancia relativa del rinde potencial versus la tolerancia a estrés hídrico para explicar la mejora genética promedio en cultivares de soja argentinos.

Ambiente	Año	Fecha de siembra	Cultivo antecesor	Agua			Índice ambiental §		
				Agua útil †	Precipitaciones ‡	Riego	P10	Promedio	P90
					mm		kg ha ⁻¹		
(1) Control	2015/2016	24 nov.	Soja	272	522	21	3711	4220	4718
(2) Sequía	2015/2016	24 nov.	Soja	162	0.25	64	1421	1704	2153
(3) Control	2016/2017	28 oct.	Soja	274	716	14	1966	3427	4637
(4) Sequía	2016/2017	28 oct.	Soja	208	51	40	793	1293	1873

† A dos metros de profundidad a la siembra

‡ Entre siembra y madurez fisiológica

§ Basado en observaciones individuales

Detalles experimentales y mediciones

Los experimentos fueron sembrados a mano. Previo a la siembra, el terreno se preparó mediante laboreo mecánico a fin de lograr una implantación óptima. La densidad de semillas a la siembra fue de 40 m⁻² y mediante raleo en el estadio V1 (Fehr y Caviness, 1977) la densidad de plantas se llevó a 30 m⁻². Las parcelas estuvieron conformadas por cuatro surcos distanciados a 0.33 m y con una longitud total de ocho metros. El diseño experimental fue en bloques completos al azar, con año de liberación, ambiente, interacción año de liberación x ambiente y bloques anidados en ambientes y campaña, como factores experimentales. Todos los cultivares fueron incluidos en cada bloque en los dos años de experimentación. El número de repeticiones fue de tres para cada combinación año x ambiente.

Todas las mediciones fueron tomadas en los dos surcos centrales de cada parcela. Los estadios fenológicos (Fehr y Caviness, 1977) de plena floración (R2), comienzo de formación de vainas (R3), comienzo de formación de semillas (R5) y madurez fisiológica (R7) fueron registrados con una frecuencia de tres veces por semana. El período de establecimiento de semillas fue definido entre plena floración (R2) y cinco días después del inicio del llenado de los granos (R5). La biomasa total aérea fue muestreada en R2, R3 y cinco días desde R5 en un metro lineal sobre los dos surcos centrales (0.66 m²). Entre cada muestreo, así como hacia el inicio y el fin de la parcela, se dejó una bordura de 0.25 m. Las muestras se secaron a 60°C durante 96 horas antes de la determinación de su peso seco. La tasa de crecimiento del cultivo durante el período de establecimiento de semillas (TCC_{pc} R2-R5, g m⁻² día⁻¹) fue estimada como la pendiente de la relación lineal entre la biomasa total aérea (g m⁻²) en R2, R3 y R5 y los días comprendidos entre los muestreos de R2 y R5 (Eq. (1)):

$$\text{TCC}_{\text{pc}} (\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}) = \frac{\text{Biomasa total aérea}_{\text{R2-R5}} (\text{g m}^{-2}) - \text{intercepto} (\text{g m}^{-2})}{\text{Días}_{\text{R2-R5}} (\text{días})} \quad (1)$$

donde “intercepto” es el intercepto en el eje Y resultante de la regresión lineal entre biomasa total aérea y los días comprendidos entre los estados R2 y R5.

Las vainas en desarrollo fueron extraídas de una submuestra de cinco plantas de la biomasa aérea total muestreada en R5. Tanto la muestra de R5 como la submuestra (vainas, tallos y hojas) se secaron durante 96 horas a 60°C para luego estimar el peso seco de cada componente. A partir del peso seco observado en vainas, las cinco plantas sin vainas y la biomasa total acumulada en R5 por métodos alométricos se procedió a calcular la biomasa de vainas contenida en 1 m². El peso seco de las vainas por m² se lo dividió por los días comprendidos entre R2-R5 y se obtuvo la tasa de crecimiento reproductiva (TCR_{pc}, g m⁻² día⁻¹). La partición de la biomasa aérea total hacia estructuras reproductivas (Partición_{pc}, g g⁻¹) fue calculada como el cociente entre la tasa de crecimiento reproductiva y la tasa de crecimiento del cultivo en el período crítico (Eq. (2)):

$$\text{Partición}_{pc} \text{ (g g}^{-1}\text{)} = \frac{\text{TCR}_{pc} \text{ (g m}^{-2} \text{ día}^{-1}\text{)}}{\text{TCC}_{pc} \text{ (g m}^{-2} \text{ día}^{-1}\text{)}} \quad (2)$$

A madurez fisiológica (R7), dos metros lineales de los dos surcos centrales en la campaña 2015/2016 (1.32 m²) y los cuatro surcos de cada parcela en 2016/2017 (2.64 m²) fueron muestreados, embolsados y secados a 60°C durante 96 horas para luego obtener la biomasa aérea total a madurez. Luego de estimar el peso seco, la muestra fue trillada y las semillas se pesaron para estimar el rendimiento del cultivo a madurez. El peso individual de cada semilla fue estimado a partir de una submuestra de 200 semillas. El número de semillas por unidad de superficie fue entonces calculado como el cociente entre el rendimiento del cultivo por unidad de superficie y el peso individual de cada semilla. La eficiencia de establecimiento de semillas (Ef. de establecimiento de semillas (Semillas g⁻¹)) fue calculada como el cociente entre el número de granos por unidad de superficie a madurez fisiológica y la biomasa reproductiva a R5 (Eq. (3)):

$$\text{Ef. de establecimiento de semillas (Semillas g}^{-1}\text{)} = \frac{\text{Semillas m}^{-2}}{\text{Biomasa reproductiva}_{R5} \text{ (g m}^{-2}\text{)}} \quad (3)$$

Resumiendo, la variación en el número de semillas por unidad de superficie a través de los genotipos evaluados fue estudiada a través del modelo multiplicativo similar al descrito en Rotundo et al. (2012) (Eq. (4)):

$$\text{Número de semillas (Semillas m}^{-2}\text{)} = \text{TCC}_{pc} \text{ (g m}^{-2} \text{ día}^{-1}\text{)} \times \text{Partición}_{pc} \text{ (g g}^{-1}\text{)} \times \text{Ef. de establecimiento de semillas (Semillas g}^{-1}\text{)} \times \text{Duración}_{pc} \text{ (Días)} \quad (4)$$

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados a través de modelos mixtos no lineales en R (R Core Team, 2014; versión 3.0.2, nlme package, lme function). Debido a que los cultivares utilizados en este capítulo fueron seleccionados en base al progreso genético en rendimiento del percentil superior 10 observado en el Capítulo II de esta tesis, resultó interesante el estudio del citado progreso genético asociado a ambientes con disponibilidad hídrica contrastante. De esta forma se generó un modelo que incluyó año de liberación, ambientes y su interacción como efectos fijos y como efectos aleatorios los bloques anidados en ambientes y en años de experimentación. Se realizó un análisis visual de los residuales para cada carácter y siempre que fue necesario se corrigió la varianza del efecto en cuestión a través de la función VarIdent. La selección final del modelo se llevó adelante bajo el criterio de información de Akaike (AIC) y Bayesiano (BIC). Las técnicas de criterio de información tienen por finalidad la selección de modelos que mejor representen a los datos en estudio. El criterio de Akaike se basa en la selección del modelo que minimiza la penalización a la estimación de la máxima probabilidad ocasionada por el número de parámetros incluidos en el modelo mientras que el criterio Bayesiano además de considerar el número de parámetros también incorpora el número de observaciones. De esta forma, utilizando los valores de AIC y BIC se seleccionó el modelo más parsimonioso para el conjunto de datos estudiados. Luego de ajustar el modelo a cada carácter, se recurrió al análisis de la variancia para testear la significancia de los efectos fijos. A través de los parámetros de salida del modelo se ajustaron las regresiones lineales y se calculó la ganancia genética absoluta y relativa para cada carácter en los dos ambientes. Al igual que en los capítulos anteriores, la ganancia genética absoluta fue calculada como la pendiente de la recta de regresión mientras que la relativa fue estimada como el cociente entre la tasa de ganancia absoluta y el valor predicho del carácter en el año más antiguo de la serie (Boerma, 1979).

RESULTADOS

Caracterización ambiental

Se exploraron cuatro escenarios (combinación de 2 años x 2 ambientes) con diferente disponibilidad de agua acumulada a lo largo del ciclo del cultivo (Tabla IV.1; Fig. IV.1a, b). En la campaña 15/16, la diferencia de agua útil a la siembra entre el ambiente control y sequía fue de 110 mm en favor del primero (Tabla IV.1; Fig. IV.1a), mientras que en la campaña 16/17 la diferencia fue en el mismo sentido, aunque con 66 mm de diferencia (Tabla IV.1; Fig. IV.1b). Al descomponer los aportes de agua por etapas fenológicas se observa que desde la siembra a R2 durante el primer año de experimentación existió un aporte de ~182 y ~64 mm para el ambiente control y sequía, respectivamente ($\Delta= 118$ mm, Fig. IV.1a). Durante el segundo año, para el ambiente control el aporte fue de ~146 mm, de los cuales 14 provinieron de riego. Paralelamente, el aporte al ambiente de sequía fue de ~35 mm con sólo 5 mm provenientes de riego ($\Delta= 111$ mm, Fig. IV.1b). En la etapa comprendida entre R2 y R5, durante el primer año de experimentación, el control acumuló ~53 mm, con 21 provenientes de riego mientras que el ambiente de sequía sólo acumuló 0.25 mm ($\Delta= 52.75$ mm, Fig. IV.1a). En la misma etapa, pero durante el segundo año, el aporte de agua para el tratamiento control fue marcadamente superior con un total de 318 mm mientras que sólo 29 mm fue el único aporte generado por riego al ambiente de sequía ($\Delta= 289$ mm, Fig. IV.1b). Por último, respecto al período comprendido entre R5 y R7, en la campaña 15/16 el ambiente control acumuló un total de 308 mm no registrándose aportes para el ambiente de sequía ($\Delta= 308$ mm, Fig. IV.1a), mientras que en la campaña 16/17, el total acumulado para el ambiente control y sequía fue 266 mm y ~27 mm respectivamente, aportando el riego en el último caso sólo 6mm ($\Delta= 239$ mm, Fig. IV.1b). En resumen, a través de los años y los tratamientos de agua, se exploraron escenarios hídricos contrastantes, con una disponibilidad total de agua que osciló entre 226 y 1004 mm (~340% de variación, Figura IV.1a, b).

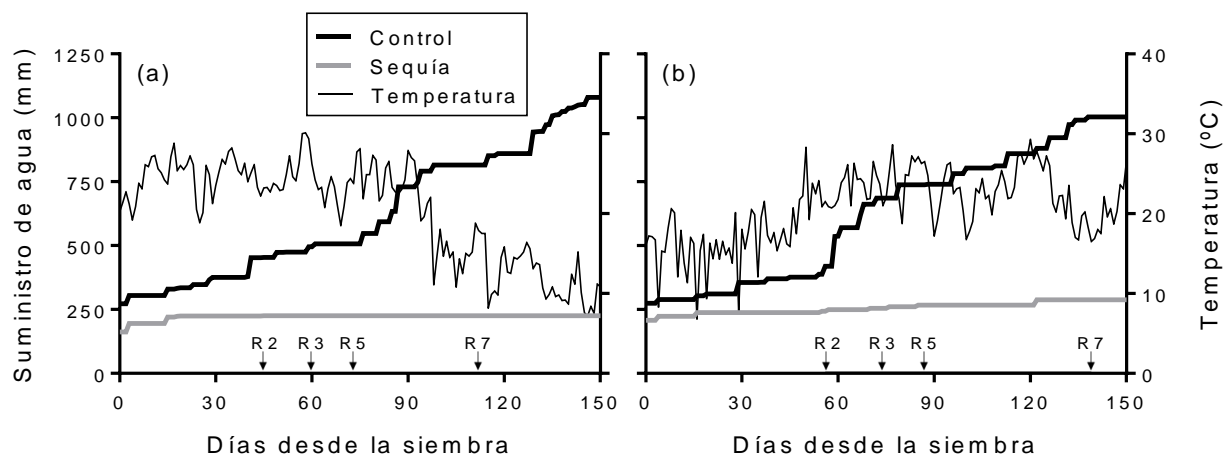


Figura IV.1. Caracterización de los ambientes explorados en las campañas (a) 2015/2016 y (b) 2016/2017. El eje Y izquierdo muestra el suministro de agua acumulado (agua útil a la siembra + precipitaciones) mientras que el eje Y derecho muestra la temperatura media diaria. El valor cero en el eje X representa el día de la siembra mientras que las flechas indican el momento de ocurrencia de los estados fenológicos. Cada estado fue calculado como el promedio de todos los genotipos a través del ambiente control y sequía. Dentro del gráfico, las líneas gruesas negra y gris representan la evolución del suministro de agua acumulado en el ambiente control y sequía respectivamente. La línea negra delgada muestra la evolución de la temperatura media diaria.

En cuanto al ambiente térmico, se consideraron los mismos valores de temperatura dentro de cada año debido a que los ambientes estuvieron separados a 15 metros uno del otro. De esta forma, se exploraron dos escenarios (generados por el efecto del año) con temperaturas medias diferentes (Fig. IV.1a, b). En la campaña 15/16 la temperatura media durante todo el ciclo del cultivo fue de $\sim 23^{\circ}\text{C}$ (Fig. IV.1a) mientras que, para la campaña 16/17 fue de $\sim 21^{\circ}\text{C}$ (Fig. IV.1b). Cuando se descompone el ciclo de cultivo por etapas y se calcula la temperatura media en cada una de ellas se observa que durante el período comprendido desde la siembra a R2 la temperatura media para la campaña 15/16 fue de 24.5°C mientras que para la campaña 16/17 fue de $\sim 17^{\circ}\text{C}$ ($\Delta = 7.5^{\circ}\text{C}$, Fig. IV.1a, b). Esto es fundamentalmente explicado por el adelanto de la fecha de siembra en el segundo año de experimentación (Tabla IV.1). Al analizar el período de tiempo comprendido entre R2 y R5, se observa que la temperatura media fue de $\sim 24^{\circ}\text{C}$ para ambos años, con lo cual, frente a escenarios con distinta disponibilidad hídrica, aunque con similar temperatura, es esperable que a través de los años y ambientes el número de granos muestre suficiente variación asociada principalmente a cambios en la disponibilidad hídrica. Al analizar la etapa comprendida entre R5 y R7, se observa que las temperaturas medias para la campaña 15/16 y 16/17 fueron $\sim 21^{\circ}\text{C}$ y $\sim 23^{\circ}\text{C}$ respectivamente. De este modo se concluye que las

diferencias en temperaturas media entre años a lo largo del ciclo estuvieron fuertemente influenciadas por las temperaturas medias logradas en el período comprendido desde la siembra a R2, momento que no resulta ser altamente relevante para la determinación del rendimiento. En este sentido, es posible pensar que las mayores variaciones en rendimiento y sus determinantes estuvieron asociadas a los diferentes escenarios hídricos y en menor medida a las variaciones en temperatura.

El rendimiento promedio a través de los ambientes y años osciló entre 1293 y 4220 kg ha⁻¹ (~226% de variación, Tabla IV.1) mientras que los rendimientos inferiores (percentil 10) variaron desde 793 a 3711 kg ha⁻¹ (~368% de variación, Tabla IV.1) y los superiores (percentil 90) de 1873 a 4718 kg ha⁻¹ (~152% de variación, Tabla IV.1). Sin embargo, cuando se analiza la variación en rendimiento dentro de cada año se observa que para la campaña 15/16 los valores medios de rendimiento fueron desde 1704 hasta 4220 kg ha⁻¹ (~148%, Tabla IV.1). Durante la misma campaña, los rendimientos inferiores (percentil 10) oscilaron entre 1421 y 3711 kg ha⁻¹ (161%, Tabla IV.1) mientras que los superiores (percentil 90) fueron desde 2153 a 4718 kg ha⁻¹ (119%, Tabla IV.1). Al analizar la campaña 16/17, los valores medios de rendimiento fueron desde 1293 a 3427 kg ha⁻¹ (~165%, Tabla IV.1), mientras que los rendimientos inferiores (percentil 10) oscilaron entre 793 y 1966 kg ha⁻¹ (~148%, Tabla IV.1). Relativamente similar fue la variación para los valores superiores de rendimiento (percentil 90) que oscilaron entre 1873 y 4637 kg ha⁻¹ (148%, Tabla IV.1). Estos resultados demuestran que la variabilidad ejercida por el año en comparación a los ambientes dentro de cada año fue lo suficientemente exitosa para explorar un amplio rango de condiciones de crecimiento.

Rendimiento, número de granos, peso de granos y año de liberación

El rendimiento promedio a través de los años y campañas fue significativamente diferente con valores de 3823 y 1498 kg ha⁻¹ para el ambiente control y sequía respectivamente (~155% variación) ($P < 0.05$, Tabla IV.2). La ganancia genética en rendimiento, estimada como la pendiente de la relación lineal entre rendimiento y año de liberación, fue significativa con un valor de 31.6 y 12.8 kg ha⁻¹ año⁻¹ para el ambiente control y sequía, respectivamente (Fig. IV.2a, Tabla IV.2). Cuando los datos se normalizaron al año inferior de la serie, la ganancia anual fue 1% para ambos ambientes. Independientemente de la normalización de los datos, la interacción ganancia genética x ambiente fue significativa ($P < 0.01$, Tabla IV.2; Fig. IV.2a), demostrando que la tasa de mejora genética en ambientes de altos rendimientos fue efectivamente mayor respecto a la observada en ambientes limitados por agua. De esta forma, la interacción muestra que por cada kilogramo de incremento de rendimiento en

ambientes no limitados por agua la mejora obtenida en ambientes sometidos a estrés hídrico fue de 0.4 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Fig. IV.2a).

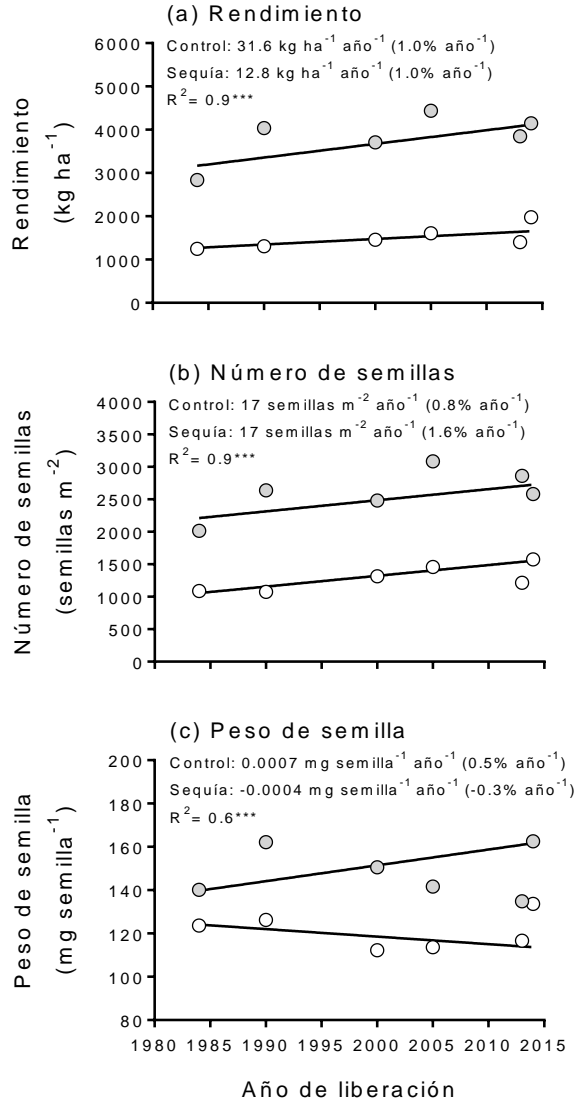


Figura IV.2. Relación entre (a) rendimiento, (b) número de semillas y (c) peso de semillas y año de liberación. Cada punto corresponde al promedio de cada cultivar a través de las campañas 15/16 y 16/17 en los ambientes control (símbolos grises) y sequía (símbolos vacíos). La línea sólida representa la relación lineal entre el valor del carácter y el año de liberación. Cada línea fue calculada a partir de los parámetros del modelo descritos en la tabla IV.2. La ganancia absoluta surge de los parámetros del modelo. La ganancia relativa es mostrada entre paréntesis. El coeficiente de determinación corresponde al logrado por el modelo mientras que el nivel de significancia corresponde a las pendientes de las rectas.

Tabla IV.2. Valores de salida del modelo \pm error estándar para cada fuente de variación en los caracteres evaluados y su análisis de la variancia. El valor de Δ intercepto corresponde a la magnitud de la diferencia absoluta entre el intercepto del ambiente sequía y control. La suma del Intercepto *control* y Δ intercepto arroja el valor de intercepto del ambiente sometido a sequía (Intercepto *sequía*). La misma consideración es válida para Δ año de liberación. La significancia de cada fuente de variación corresponde al modelo en su totalidad. Los caracteres evaluados fueron rendimiento, sus componentes numéricos (número y peso de semillas) y los determinantes fisiológicos del número de granos. Los determinantes del número corresponden a la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico (TCC_{pc}), la partición de biomasa hacia destinos reproductivos durante el período crítico (Partición_{pc}), eficiencia de establecimiento de semillas y duración del período crítico. Las fuentes de variación corresponden a aquellas enunciadas como efectos fijos en el modelo.

Fuente de variación	Rendimiento	Número de semillas	Peso de semilla	TCC_{pc}	Partición_{pc}	Ef. de establecimiento de semillas	Duración del período crítico
	(kg ha ⁻¹)	(Semillas m ⁻²)	(mg semilla ⁻¹)	(g m ⁻² día ⁻¹)	(g g ⁻¹)	(Semillas g ⁻¹)	(Días)
Intercepto <i>control</i>	- 59567.8 \pm 1096.7	- 31734.4 \pm 5324.9	- 1.3 \pm 0.3	- 155.8 \pm 97.6	- 0.4 \pm 1.8	377.2 \pm 395.7	42.9 \pm 116.1
Año de liberación <i>control</i>	31.6 \pm 0.5	17.11 \pm 2.7	0.0007 \pm 0.0001	0.09 \pm 0.05	0.0003 \pm 0.0009	- 0.15 \pm 0.2	- 0.007 \pm 0.06
Δ intercepto	35363.5 \pm 1176.1	- 123.3 \pm 7574	2.1 \pm 0.4	99.1 \pm 107.2	2.3 \pm 2.6	- 1137.6 \pm 557.3	8.8 \pm 163.4
Δ año de liberación	- 18.8 \pm 0.6	- 0.5 \pm 3.8	- 0.001 \pm 0.0002	- 0.05 \pm 0.05	- 0.001 \pm 0.001	0.6 \pm 0.3	- 0.004 \pm 0.08
Significancia del modelo							
Intercepto	****	****	****	**	****	****	NS
Año de liberación	****	****	****	**	NS	NS	NS
Ambiente	*	****	****	****	*	*	NS
Año de liberación x Ambiente	**	NS	****	NS	NS	NS	NS

Significativamente diferente de cero al valor (P < 0.0001****; P < 0.001***, P < 0.01**, P < 0.05*)

NS: no significativo

Respecto a los componentes numéricos del rendimiento, las diferencias en el número de granos por unidad de superficie fueron significativas con 2611 y 1287 semillas m^{-2} para el ambiente control y sequía respectivamente (~100% variación) ($P < 0.0001$, Tabla IV.2). En la figura IV.2b se observa que este carácter mostró incrementos significativos a través de los años de liberación en los dos ambientes de evaluación ($P < 0.0001$, Tabla IV.2). En ambos casos el valor absoluto de ganancia fue de 17 semillas $m^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Fig. IV.2b). Sin embargo, al normalizar el valor del carácter al año inferior de la serie se observó que la ganancia para el ambiente control fue de 0.8% año^{-1} mientras que para el ambiente estresado fue de 1.6% anual (Fig. IV.2b). Independientemente del valor relativo de ganancia, la interacción ganancia genética x ambiente no fue significativa ($P > 0.05$, Tabla IV.2; Fig. IV.2b), demostrando que la tasa de ganancia en número de granos no fue diferente entre los ambientes evaluados.

El peso promedio individual de cada semilla mostró diferencias significativas entre ambientes, arrojando valores de 149 y 121 mg semilla $^{-1}$ para el control y sequía respectivamente (23% variación) ($P < 0.001$, Tabla IV.2). La figura IV.2c muestra que el progreso genético absoluto de este carácter en el ambiente control fue 0.0007 mg semilla $^{-1} \text{ año}^{-1}$ mientras que, para el ambiente limitado por agua el valor observado fue de -0.0004 mg semilla $^{-1} \text{ año}^{-1}$ ($P < 0.0001$; Tabla IV.2). Cuando estas tasas se relativizaron, se observó que la ganancia para el ambiente control fue de 0.5% año^{-1} mientras que para el ambiente de sequía fue de -0.3% año^{-1} (Fig. IV.2c). La interacción ganancia genética x ambiente demostró que el peso de grano en cada ambiente respondió significativamente diferente a través de los años de liberación ($P < 0.001$, Tabla IV.2; Fig. IV.2c).

Determinantes del número de granos y año de liberación

La tasa de crecimiento del cultivo promedio durante el período crítico (TCC_{pc}) fue significativamente diferente entre ambientes, con valores de 15 y 7 g $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ para el control y sequía respectivamente ($P < 0.0001$, Tabla IV.2). La ganancia genética, estimada como la pendiente de la relación lineal entre este carácter y el año de liberación, mostró incrementos significativos en ambos ambientes ($P < 0.01$, Tabla IV.2; Fig. IV.3a). El progreso genético absoluto para el ambiente control fue de 0.09 g $m^{-2} \text{ día}^{-1} \text{ año}^{-1}$, mientras que para el ambiente de sequía fue de 0.03 g $m^{-2} \text{ día}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Cuando los datos fueron normalizados al año inferior de la serie, la mejora anual fue 0.6 y 0.5 % para el ambiente control y sequía respectivamente. La interacción año de liberación x ambiente no fue significativa ($P > 0.05$, Tabla IV.2; Fig. IV.3a), aunque el valor absoluto fue mayor en el ambiente control comparado al de sequía.

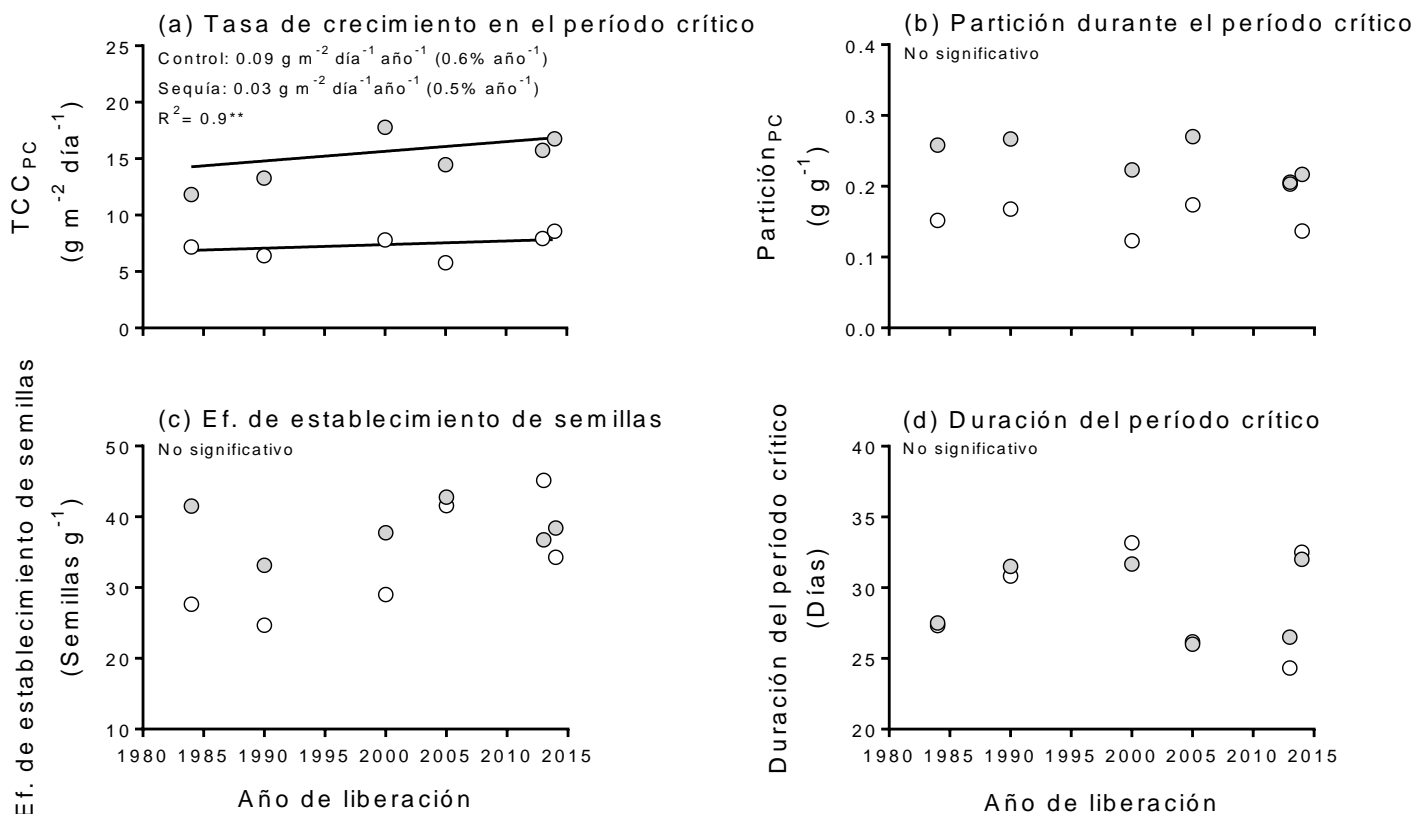


Figura IV.3. Relación entre (a) tasa de crecimiento en el período crítico, (b) partición durante el período crítico, (c) eficiencia de establecimiento de semillas y (d) duración del período crítico y año de liberación. Cada punto corresponde al promedio de cada cultivar a través de las campañas 15/16 y 16/17 en los ambientes control (símbolos grises) y sequía (símbolos vacíos). La línea sólida representa la relación lineal entre el valor del carácter y el año de liberación. La ganancia absoluta surge de los parámetros del modelo en la tabla IV.2. La ganancia relativa es mostrada entre paréntesis. El coeficiente de determinación corresponde al logrado por el modelo mientras que el nivel de significancia corresponde a las pendientes de las rectas.

La partición promedio de biomasa a destinos reproductivos durante el período crítico mostró diferencias entre ambientes con 0.16 y 0.24 g g^{-1} para el ambiente control y sequía respectivamente ($P < 0.05$, Tabla IV.2). Sin embargo, la relación lineal entre este carácter y el año de liberación no mostró cambios significativos para ninguno de los ambientes evaluados ($P > 0.05$, Tabla IV.2; Fig. IV.3b). Respecto a la eficiencia de establecimiento de

semillas, los valores observados entre ambientes fueron significativamente diferentes con 38 y 34 semillas g^{-1} para el control y sequía, respectivamente ($P < 0.05$, Tabla IV.2; Fig. IV.3c). Al igual que la partición, la evolución de este carácter con relación al año de liberación no manifestó cambios significativos ($P > 0.05$, Tabla IV.2; Fig. IV.3c). Por último, la duración del período crítico no mostró diferencias entre ambientes, siendo 29 días la duración promedio para ambas condiciones de crecimiento ($P > 0.05$, Tabla IV.2). La falta de respuesta de este carácter con el paso de los años ($P > 0.05$, Tabla IV.2; Fig. IV.3d) termina por corroborar que el principal determinante del progreso genético en el número de granos por unidad de superficie se atribuyó a mejoras en la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico (Fig. IV.3a).

DISCUSIÓN

El objetivo de los programas de mejoramiento en el cultivo de soja es identificar segregantes transgresivos en rendimiento (Fehr, 1998). Esto es logrado a través del cruzamiento de genotipos de alto rendimiento para luego derivar poblaciones a partir de las cuales nuevas líneas de mejor comportamiento son identificadas. En este sentido, la ganancia genética de una población depende de la exactitud con la que se puedan identificar a los parentales superiores (Falconer y Mackay, 1996). El Capítulo II de esta tesis demuestra que el mejoramiento genético del cultivo de soja en la región central Argentina ha sido exitoso en incrementar los rendimientos en ambientes de calidad (de Felipe et al., 2016). Los resultados del presente capítulo demuestran que por cada kilogramo de mejora anual en el rendimiento en ambientes de alto potencial se obtuvieron $0.4 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de mejora en ambientes sometidos a estrés hídrico. De esto se deduce que los programas de mejora han conseguido lograr que, al menos para el rango de ambientes explorados en este estudio, la selección en condiciones normales de campo incorpore mejoras tanto en potencial de rinde como en tolerancia al estrés hídrico (Araus et al., 2002; Sadras y Richards, 2014).

Las diferencias observadas en ganancia genética en rinde entre el ambiente control y sequía de este capítulo sugieren que una mayor proporción de la ganancia genética promedio observada se debió mayormente a la mejora del rinde potencial que a la mejora en la tolerancia al estrés hídrico. Independientemente de la proporción de los incrementos de rendimientos explicado por los aportes de la genética en ambientes de alta y baja calidad, existe la necesidad de incrementar la tasa anual de ganancia genética en ambientes sometidos a estrés hídrico. La premisa fundamental es que esto debe lograrse sin penalidades al rendimiento potencial con el fin de satisfacer la demanda de alimentos en constante crecimiento (Cassman, 1999; Specht et al., 1999). Incrementar la tasa anual de ganancia genética de un cultivo sometido a estrés hídrico resulta de gran importancia desde que la mayor parte del incremento de la producción de alimentos deberá ser alcanzada a través de la mejora en los rendimientos manteniéndose de forma más o menos estable la superficie que actualmente es destinada a cultivos (Hall y Richards, 2013).

Históricamente la mejora genética del cultivo de soja ha sido explicada principalmente por incrementos en el número de granos cosechados por unidad de superficie (Wilson et al., 2014; Suhre et al., 2014; de Felipe et al., 2016). Los resultados del presente capítulo demuestran que el progreso genético en este carácter fue similar en ambientes con y sin estrés hídrico. Frederick et al. (2001) trabajando en soja demostró que la mayor parte de las variaciones en rendimiento entre ambientes sometidos a alta y baja

oferta hídrica fueron explicadas principalmente por variaciones en el número de granos y luego por el peso medio de las semillas. Los resultados de este capítulo permitieron identificar que el progreso genético en el número de semillas por unidad de superficie en ambientes con y sin estrés hídrico estuvo únicamente explicado por incrementos en la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico. De esta forma, la búsqueda y descripción de caracteres fisiológicos asociados a la determinación del número de granos resultaría interesante para el desarrollo de cultivares superiores a través de la hibridación. La selección y cruzamiento dirigido en este sentido podría incrementar la diversidad genética en estos y otros caracteres mejorando la tasa de ganancia genética anual en ambientes con y sin estrés hídrico. No obstante, la respuesta a la selección está directamente asociada a la heredabilidad del carácter que se quiere mejorar, con lo cual resulta relevante su estimación (Falconer y Mackay 1996).

Los resultados del presente capítulo demostraron que el peso de las semillas se redujo a través de los años de liberación en el ambiente sometido a estrés hídrico. Este comportamiento podría ser explicado por el hecho de que el cultivo de soja bajo condiciones de estrés hídrico está limitado por fuertes reducciones en la fuente para el llenado de granos (Borrás et al., 2004). De esta forma, el progreso genético en rendimiento bajo condiciones de sequía se ralentiza debido a reducciones en el crecimiento del cultivo durante la fase de llenado de semillas. En este sentido, la evaluación de los mecanismos asociados a este proceso es importante para la mejora del rendimiento bajo condiciones de estrés hídrico. Richards (2006) propone que el mejoramiento de la sensibilidad en la fijación biológica del nitrógeno ante el déficit hídrico podría ser una alternativa para lograrlo. La búsqueda de genotipos con mejoras en la sensibilidad de la fijación biológica del nitrógeno ante fenómenos de estrés hídrico ha sido antes propuesta por Sinclair et al., (2000). Lograr extender el período de llenado de granos bajo condiciones de estrés, por mejoras en la captura o fijación del nitrógeno, parecería ser un camino apropiado en la mejora del rendimiento (Sinclair y de Wit, 1975; Kumudini et al., 2002). Al ser el rendimiento un carácter cuantitativo de herencia compleja (Slafer, 2003), el diseño de ideotipos en la mejora vegetal requiere de la disección del rendimiento en caracteres simples y estables a través de ambientes. Algunos trabajos sugieren que la utilización de un gran número de parentales y de poblaciones más grandes es más beneficioso al momento de mejorar caracteres de herencia cuantitativa (Ladejobi et al, 2016). No obstante, según los resultados del presente capítulo, sería más importante reconocer primero qué estrategias fisiológicas son las que gobiernan el carácter de interés entre los parentales a utilizar. En este sentido, recurrir a la utilización de parentales que tengan la capacidad de mantener el peso de grano bajo

condiciones de estrés podría convertirse en una vía segura de mejora sin sacrificar el rendimiento potencial.

Más allá de los fundamentos fisiológicos, la relevancia de este tipo de estudios radica en establecer la importancia de mejorar la tolerancia al estrés hídrico a través de la selección por potencial de rendimiento. El incremento promedio de la productividad, en términos relativos, para lotes de producción ubicados en la misma región donde se realizaron los experimentos de esta tesis y durante el mismo período de tiempo, fue de 2.3% año⁻¹ (estimado a través del Sistema Integrado de Información Agropecuaria, 2016). Comparando este valor con la ganancia genética promedio observada en el capítulo II (1.1% año⁻¹) se puede concluir que el ~50% de los incrementos de productividad estuvieron asociados a mejoras genéticas, mientras que el ~50% restante estuvo asociado a mejoras tecnológicas y de manejo productivo. Sin embargo, asumiendo a la sequía como la principal responsable en las caídas de rendimiento (Boyer, 1982; Boyer y Westgate, 2004), cuando se analiza el incremento de la productividad para los mejores ambientes (Percentil 90) la tasa fue de 2.6% año⁻¹ mientras que para los ambientes de peor rendimiento (Percentil 10) la tasa fue de 3.1% año⁻¹. Comparando estos valores con la ganancia genética en rendimiento observada (1% año⁻¹) para los ambientes irrigado y sequía del presente capítulo se puede concluir que, el ~40% de los incrementos de productividad de los ambientes no limitados por agua (Percentil 90) estuvieron asociados a mejoras genéticas y el ~60% restante a mejoras tecnológicas y de manejo productivo. Sin embargo, el ~30% de los incrementos de la productividad en los ambientes de rendimientos inferiores (Percentil 10) estuvieron asociados a mejoras genéticas y el ~70% restante a manejo y tecnologías productivas.

CONCLUSIONES

Los resultados mostraron que la tasa absoluta de mejora en rendimiento ha sido diferente para ambientes con disponibilidad hídrica contrastante. La ganancia genética en rendimiento para ambientes sometidos a estrés hídrico representó el 40% de la expresada en ambientes de crecimiento potencial. Estos resultados demuestran que la mejora genética promedio es mayormente explicada por ganancia en rinde potencial que por ganancia en tolerancia a estrés hídrico. El número de granos por unidad de superficie no mostró tasas de mejoras diferenciales a través de los ambientes evaluados. Respecto a los determinantes fisiológicos del número de granos, mejorar la partición o la eficiencia de establecimiento de semillas junto a la duración del período crítico podría convertirse en una alternativa para incrementar los rendimientos del cultivo en ambientes con buena disponibilidad de recursos incorporando paralelamente mejoras en la tolerancia al estrés hídrico. La clara interacción de la ganancia en el peso individual de cada semilla con el ambiente puso en evidencia que el mejoramiento futuro del cultivo de soja, fundamentalmente bajo condiciones de déficit hídrico, deberá estar orientado a la mejora de la relación fuente-destino durante el período de llenado de granos. Una alternativa para lograr este objetivo podría ser a través de la reducción de la sensibilidad de la fijación biológica del nitrógeno frente a escenarios de deficiencia hídrica (Richards, 2006) aunque también, la obtención de genotipos con sistemas radicales que permitan capturar más agua y nitrógeno podrían convertirse en objetivos centrales en los programas de mejora (Lynch, 2013).

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL

Los estudios de ganancia genética proveen información que permite separar la influencia del mejoramiento genético del manejo agronómico en los aumentos de producción (Specht et al., 1999). Las primeras variedades registradas en Argentina fueron originadas a partir del cruzamiento de unas pocas previamente liberadas en Estados Unidos (Rossi, 2012). El estudio realizado por Gizlice et al. (1994) muestra que el 95% de los alelos de la base genética actual de los cultivares norteamericanos provinieron de tan sólo 17 líneas introducidas desde Asia. De esta forma, los programas de mejoramiento de soja en Argentina partieron de una diversidad genética muy estrecha. En nuestro país, a excepción del trabajo realizado por Santos et al. (2006), no existen reportes que brinden un panorama certero del efecto del mejoramiento genético sobre la evolución de los rendimientos del cultivo de soja.

El **objetivo específico del Capítulo II** de esta tesis fue estimar la tasa de ganancia genética en rendimiento y atributos de interés agronómico relacionados en cultivares de soja liberados al mercado desde el año 1980 hasta el 2015 en los grupos de madurez III, IV y V. Los resultados de este capítulo mostraron que la tasa de ganancia genética en términos absolutos en la región central Argentina fue de $44.3 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ o $1.1\% \text{ año}^{-1}$ cuando se expresó de forma relativa al rendimiento predicho del cultivar más antiguo. De esta forma, al comparar esta tasa relativa observada con las reportadas para Estados Unidos y Brasil, $\sim 1.2\% \text{ año}^{-1}$ (de Toledo, 1990; Rincker et al., 2014), no se observaron mayores diferencias en el progreso genético con relación a estos países. Adicionalmente, la transición de cultivares convencionales no transgénicos hacia los cultivares RR1 y luego hacia los RR2 IPRO, no mostró ninguna discontinuidad en la relación entre rendimiento y año de liberación descartando la supuesta contribución extra del apilamiento de eventos biotecnológicos sobre la ganancia genética. Los resultados de este capítulo también brindaron la oportunidad de identificar caracteres asociados al rendimiento y que efectivamente cambiaron en respuesta al mejoramiento vegetal. A lo largo del tiempo existieron algunos ajustes fenológicos que mostraron incrementos en la duración del ciclo para los grupos de madurez III y IV. No obstante, el grupo de madurez V mostró acortamientos en este carácter con relación al año de liberación. Por otro lado, la concentración de proteína disminuyó en los cultivares modernos, aunque incrementos en el rendimiento posibilitaron la compensación de esta reducción.

La mayoría de los estudios de ganancia genética se han concentrado en describir los cambios en rendimiento y otros caracteres de interés agronómico que ha sufrido el cultivo en el tiempo (de Toledo et al., 1990; Alliprandini et al., 1993; Voldeng et al., 1997; Ustun et al., 2001; Santos et al., 2006; Lange y Federizzi, 2009; Rincker et al., 2014; de Felipe et al., 2016). Sin embargo, la comprensión de los procesos fisiológicos que condujeron a los incrementos del rendimiento a través de los años de liberación y para los diferentes grupos de madurez aún permanecen poco claros. En base a los resultados que se obtuvieron en el Capítulo II de esta tesis, se decidió profundizar en los mecanismos eco-fisiológicos implicados en la determinación de la ganancia genética en rendimiento para cultivares argentinos liberados desde el año 1980 al 2014 en los grupos de madurez III, IV y V.

Una forma de comprender la generación del rendimiento en los cultivos extensivos es a través del producto entre la biomasa aérea total acumulada hacia madurez fisiológica y el índice de cosecha (Gay et al., 1980; Schapaugh y Wilcox, 1980; Egli, 1998; Morrison et al., 1999; Kumudini et al., 2001; De Bruin y Pedersen, 2009a; Koester et al., 2014). Adicionalmente, la biomasa que el cultivo acumula hacia la madurez y, consecuentemente el rendimiento, pueden ser estimados a través del uso y la captura de recursos como la radiación y el nitrógeno (Monteith, 1977; Sinclair y Horie, 1989; Rotundo et al., 2014). A la actualidad, sólo unos pocos estudios han evaluado la importancia relativa de la captura y uso de estos recursos en la determinación del progreso genético (De Bruin y Pedersen 2009b; Koester et al., 2014, Kumudini et al., 2002). El marco de trabajo propuesto por Monteith (1977), así como la revisión realizada por Sinclair y Muchow (1999), aportaron una herramienta muy útil para el estudio del crecimiento del cultivo y la comprensión de la generación del rendimiento a través de la radiación. No obstante, el empleo del marco teórico fisiológico establecido por Novoa y Loomis (1981), posibilitó una mejor comprensión del comportamiento del cultivo a través de los procesos que conducen a la determinación del rendimiento explicado por la captura y uso del nitrógeno. En base al marco teórico planteado, los **objetivos específicos del Capítulo III** de esta tesis fueron por un lado evaluar si la ganancia genética en rendimiento estuvo explicada por mejoras en la biomasa total acumulada a madurez fisiológica, incrementos en la proporción de biomasa que se particionó a destinos reproductivos o bien, a ambos componentes. Por otro lado, un segundo objetivo consistió en estimar si los cambios en biomasa se debieron a mejoras en la capacidad de captura de estos recursos y/o a aumentos en la eficiencia de su utilización.

Los resultados de este capítulo demostraron que el rendimiento de los cultivares modernos fue superior respecto a sus homólogos antiguos. Debido a que usualmente la

ganancia genética no es el resultado de la mejora de un único carácter, resultó interesante la comprensión de la evolución de los rendimientos a través de los marcos teóricos asociados a la captura y uso de la radiación y nitrógeno. En los grupos de madurez III y IV los cambios en rendimiento fueron mayormente explicados por incrementos en la biomasa a madurez, sin embargo, para el grupo V el índice de cosecha tuvo mayor participación. En este sentido, los cambios en biomasa fueron en parte explicados por el incremento en la captura de radiación por parte de los GMs III y IV mientras que, a expensas del incremento del índice de cosecha, el GM V mostró reducciones en la captura de este recurso. Estos resultados reforzaron la idea que para cada región existe una duración óptima del ciclo (Egli, 2011). Paralelamente a la captura de radiación, se encontró un claro patrón de mejora a través de los grupos de madurez evaluados. Los aumentos en la captura de nitrógeno se asociaron positivamente con incrementos en la eficiencia en el uso de la radiación, traduciéndose esto en incrementos de la biomasa acumulada a madurez y consecuentemente en mejoras del rendimiento. En este sentido, se pone nuevamente en evidencia la fuerte importancia de la captura nitrógeno en la determinación de los rendimientos (Rotundo et al., 2014). Sin embargo, no hubo cambios en la eficiencia en el uso del nitrógeno en el tiempo, dejando visible un camino futuro para la mejora vegetal.

A través de los resultados del Capítulo II se pudo observar cómo el mejoramiento genético del cultivo de soja en Argentina ha sido exitoso en incrementar los rendimientos en ambientes de alta calidad, mientras que en el Capítulo III se estudiaron las bases eco-fisiológicas del progreso genético en esos ambientes.

La ganancia genética promedio puede ser explicada por mejoras en rendimiento potencial y/o mejoras en la tolerancia a estrés. En función de esto, los **objetivos específicos del Capítulo IV** de este trabajo de tesis fueron evaluar por un lado la contribución relativa del número y el peso individual de cada semilla al rendimiento cuando el cultivo fue sometido a escenarios hídricos contrastantes y por otro, evaluar los componentes fisiológicos implicados en la determinación del número de granos en ambientes de alta y baja oferta hídrica. Como resultado de las experimentaciones se encontró que, por cada kilogramo de mejora anual del rendimiento en ambientes de alta calidad, se obtuvieron $0.4 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de mejora en ambientes sometidos a estrés hídrico. Esto demuestra que el progreso genético promedio en soja es mayormente explicado por aumentos en rendimiento potencial que por aumentos en tolerancia a estrés hídrico. Al evaluar los determinantes del número de granos (Charles-Edwards et al., 1986), la ganancia genética para este carácter en ambos ambientes fue explicada fundamentalmente por

mejoras en la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico. Sin embargo, en ambientes sometidos a estrés hídrico se observó una reducción en el peso de grano individual en los cultivares modernos. Esto demuestra que la ganancia genética en rendimiento bajo condiciones de estrés estaría limitada por una reducción en la relación fuente:destino durante el llenado de los granos (Borrás et al., 2004).

El actual trabajo de tesis aporta nuevos conocimientos acerca del impacto a nivel eco-fisiológico del mejoramiento genético del cultivo de soja. La determinación de la ganancia genética en rendimiento, junto a atributos de interés agronómico, constituye un aporte novedoso que permite establecer la situación de los programas de mejoramiento en Argentina respecto a otros países referentes en la mejora genética de la especie. La identificación de los caracteres eco-fisiológicos implicados en la determinación del rendimiento en ambientes sin limitantes, así como su interrelación con el funcionamiento del cultivo bajo condiciones de estrés hídrico, constituyen aportes muy interesantes y novedosos para la mejora genética futura.

CONTRASTE DE HIPÓTESIS ASOCIADAS A LOS OBJETIVOS ESPECÍFICOS

CAPÍTULO II

H1. Existió ganancia genética en rendimiento y en atributos de interés agronómico relacionados para los grupos de madurez III, IV y V en los últimos 35 años.

En el Capítulo II de esta tesis se observó que efectivamente existió ganancia genética en rendimiento y en atributos de interés agronómico asociados al rendimiento para los grupos de madurez III, IV y V en los últimos 35 años. Las evidencias encontradas en el segundo capítulo permiten aceptar la hipótesis propuesta.

CAPÍTULO III

H1. La ganancia genética en rendimiento estuvo explicada por cambios en la biomasa acumulada a madurez y en el índice de cosecha para todos los grupos de madurez.

Los resultados de esta tesis demuestran que la biomasa acumulada a madurez se incrementó con relación al año de liberación para todos los GM. Sin embargo, la tasa de incremento no fue similar para todos los grupos. Respecto al índice de cosecha, se detectaron cambios a través de los años en los grupos de madurez IV y V. Los resultados demuestran que la ganancia en el índice de cosecha ha sido significativamente diferente entre estos grupos. Las evidencias encontradas en el presente capítulo permiten aceptar parcialmente la hipótesis propuesta.

H1. Los aumentos en biomasa acumulada a madurez se debieron a incrementos en la captura de recursos (radiación y nitrógeno) y a mejoras en la eficiencia de su utilización.

Los resultados correspondientes al Capítulo III de esta tesis demuestran que la captura de radiación sufrió cambios con relación al año de liberación. Para los GMs III y IV la captura de este recurso aumentó, mientras que para el GM V disminuyó. Estos cambios fueron a su vez estadísticamente diferentes entre grupos. Respecto a la captura de nitrógeno, los resultados demostraron que la ganancia genética en este carácter ha sido significativa y sin diferencias estadísticas entre los GMs. Con relación a la eficiencia en el uso de los recursos, los resultados demostraron que, en el caso de la radiación, la ganancia genética ha sido

significativa y sin diferencias entre grupos de madurez. Sin embargo, la eficiencia en el uso del nitrógeno no mostró cambios con relación al año de liberación para los grupos de madurez III y IV, aunque se detectó una leve tendencia negativa para el GM V. Las evidencias encontradas en el presente capítulo permiten aceptar parcialmente la hipótesis.

CAPÍTULO IV

H1. La tasa de ganancia genética en rendimiento y sus componentes numéricos observada en condiciones de crecimiento potencial muestra asociación con la observada bajo condiciones de estrés hídrico.

Los resultados correspondientes al Capítulo IV de esta tesis permitieron demostrar que la ganancia genética en rendimiento bajo condiciones de crecimiento potencial se asoció positivamente a la observada bajo condiciones de estrés hídrico. No obstante, el incremento del rendimiento a través de los años fue mayor en condiciones de crecimiento potencial que en condiciones de sequía. Esto demuestra que la ganancia genética promedio fue mayormente explicada por mejoras en el rinde potencial que por mejoras en la tolerancia a estrés hídrico. Con relación a los componentes numéricos, la ganancia genética en el número de granos por unidad de superficie fue similar para los ambientes con y sin limitantes. Sin embargo, el peso de grano mostró una interacción significativa con el año de liberación para los dos ambientes evaluados. De esta forma, las evidencias encontradas en el presente capítulo permiten aceptar parcialmente la hipótesis.

H1. Los cambios en los parámetros determinantes del número de granos en condiciones de crecimiento potencial muestran asociación con los observados en estrés hídrico.

Los resultados pertenecientes al Capítulo IV de esta tesis demostraron que, de los determinantes fisiológicos del número de granos, el único carácter que manifestó cambios con relación al año de liberación fue la tasa de crecimiento durante el período crítico. La ganancia genética de este carácter bajo condiciones de crecimiento potencial se asoció positivamente y sin interacción respecto a la observada bajo condiciones de estrés hídrico. De esta forma, las evidencias encontradas en el presente capítulo permiten aceptar la hipótesis.

CONCLUSIONES FINALES

- El mejoramiento genético del rendimiento en el cultivo de soja en la región central Argentina provocó un incremento absoluto de $44.3 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ o $1.1\% \text{ año}^{-1}$ durante los últimos 35 años.
- El valor de ganancia porcentual anual representó alrededor del 50% de los incrementos de rendimientos observados a campo durante el mismo período de tiempo y para la misma región.
- La transición de cultivares convencionales no transgénicos hacia los cultivares RR1 y posteriormente hacia los RR2 IPRO, no mostró ninguna discontinuidad en la relación entre rendimiento y año de liberación, descartando de esta forma la posible contribución extra de estos eventos biotecnológicos a la ganancia genética.
- A través de los años de liberación, se detectaron incrementos en la duración total del ciclo para los grupos de madurez corto e intermedio y reducciones para el grupo más tardío.
- La concentración de proteína disminuyó en los cultivares modernos, aunque incrementos en el rendimiento posibilitaron la compensación de esta reducción.
- Con relación a los determinantes eco-fisiológicos de la ganancia genética en rinde, los cambios en rendimiento fueron mayormente explicados por incrementos en la biomasa acumulada a R7, a excepción del grupo de madurez V, donde el índice de cosecha mostró mayor participación.
- Los ajustes fenológicos estuvieron asociados a cambios en la captura de radiación. Con el paso de los años, los grupos de madurez III y IV incrementaron la captura de este recurso mientras que el grupo V la redujo.
- Se encontró un claro patrón de mejora a través de los GMs evaluados. Los aumentos en la captura de nitrógeno se asociaron positivamente con incrementos en la eficiencia en el uso de la radiación, traducándose esto en incrementos de la biomasa acumulada a madurez y consecuentemente en mejoras del rendimiento.

- No se detectaron cambios en la eficiencia en el uso del nitrógeno en el tiempo, atribuyendo a la captura de este recurso como el principal determinante de la ganancia genética en rendimiento.
- La ganancia genética en rendimiento promedio se explicó en mayor medida por aumentos en el progreso genético bajo condiciones de rendimiento potencial que por aumentos en la tolerancia al estrés hídrico.
- El progreso genético del rendimiento bajo condiciones de estrés hídrico estuvo limitado por una reducción en el peso individual de los granos de soja en genotipos modernos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdala, L.J., Gambín, B.L. y Borrás, L. 2018. Sowing date and maize grain quality for dry milling. *Eur. J. Agron.* 92: 1-8.
- Alliprandini, L.F., Toledo, J.F.F., Junior, N.S.F., de Souza Kiihl, R.A. y de Almeida, L.A. 1993. Ganho genético em soja no Estado do Paraná, via melhoramento, no período de 1985/86 a 1989/90. *Pesqui. Agropecuária Bras.* 28: 489-497.
- Angström, A. 1924. Solar and terrestrial radiation. *Quart. J. Roy. Met. Soc.* 50: 121-126.
- Araus, J.L., Slafer, G.A., Reynolds, M.P. y Royo, C. 2002. Plant breeding and drought in C3 cereals: what should we breed for? *Ann. Bot.* 89: 925-940.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. y Walker, S., 2014. Lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version, 1(7).
- Bernard, R.L. 1971. Two Major Genes for Time of Flowering and Maturity in Soybeans 1. *Crop Sci.* 11: 242-244.
- Blum, A. 2005. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential - are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Aust. J. Agric. Res.* 56: 1159-1168.
- Board, J.E. y Tan, Q. 1995. Assimilatory capacity effects on soybean yield components and pod number. *Crop Sci.* 35: 846-851.
- Board, J.E. y Modali, H. 2005. Dry matter accumulation predictors for optimal yield in soybean. *Crop Sci.* 45: 1790-1799.
- Boerma, H.R. 1979. Comparison of past and recently developed soybean cultivars in maturity groups VI, VII, and VIII. *Crop Sci.* 19: 611-613.
- Borrás, L. y Otegui, M.E. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source-sink ratio. *Crop Sci.* 41: 1816-1822.
- Borrás, L., Slafer, G.A. y Otegui, M.E. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crop. Res.* 86: 131-146.
- Borrás, L. y Vitantonio-Mazzini, L.N. 2018. Maize reproductive development and kernel set under limited plant growth environments. *J. Exp. Bot.* 69: 3235-3243.

- Boyer, J.S. 1982. Plant productivity and environment. *Science* 218: 443-448.
- Boyer, J.S. y Westgate, M.E. 2004. Grain yields with limited water. *J. Exp. Bot.* 55: 2385-2394.
- Brett, M. T., 2004. When is a correlation between non-independent variables "spurious"? *Oikos* 105: 647-656.
- Brumm, T.J. y Hurburgh, C.R. 1990. Estimating the processed value of soybeans. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 67: 302-307.
- Calderini, D.F. y Slafer, G.A. 1999. Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield? *Euphytica* 107: 51-59.
- Carter, T.E., Burton, J.W. y Brim, C.A. 1982. Recurrent selection for percent protein in soybean seed - indirect effects on plant N accumulation and distribution. *Crop Sci.* 22: 513-519.
- Cassman, K.G. 1999. Ecological intensification of cereal production systems: yield potential, soil quality, and precision agriculture. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 5952-5959.
- Chapin, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- Chapin, F.S., Schulze, E.D. y Mooney, H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423-447.
- Charles-Edwards, D.A., Doley, D. y Rimmington, G.M., 1986. Modeling plant growth and development. Academic Press, North Ryde, NSW, Australia.
- Cober, E.R., Morrison, M.J., Ma, B. y Butler, G. 2005. Genetic improvement rates of short-season soybean increase with plant population. *Crop Sci.* 45: 1029-1034.
- Cober, E.R. y Morrison, M.J. 2011. Short-season soybean genetic improvement evaluated in weed-free and weedy conditions. *Crop Sci.* 51: 2582-2588.
- Concibido, V.C., La Vallee, B., McLaird, P., Pineda, N., Meyer, J., Hummel, L., Yang, J., Wu, K. y Delannay, X. 2003. Introgression of a quantitative trait locus for yield from *Glycine soja* into commercial soybean cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 106: 575-582.
- Cooper, R.L. 1971. Influence of early lodging on yield of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Agron. J.* 63: 449-450.

- Cregan, P.B. y Van Berkum, P. 1984. Genetics of nitrogen metabolism and physiological/biochemical selection for increased grain crop productivity. *Theor. Appl. Genet.* 67: 97-111.
- De Bruin, J.L. y Pedersen, P. 2008. Yield improvement and stability for soybean cultivars with resistance to *Heterodera glycines* Ichinohe. *Agron. J.* 100: 1354-1359.
- De Bruin, J.L. y Pedersen, P. 2009. Growth, yield, and yield component changes among old and new soybean cultivars. *Agron. J.* 101: 124-130.
- De Bruin, J.L. y Pedersen, P. 2009. New and old soybean cultivar responses to plant density and intercepted light. *Crop Sci.* 49: 2225-2232.
- de Felipe, M., Gerde, J.A. y Rotundo, J.L. 2016. Soybean genetic gain in maturity groups III to V in Argentina from 1980 to 2015. *Crop Sci.* 56: 3066-3077.
- de la Vega, A.J., DeLacy I.H. y Chapman S.C. 2007. Progress over 20 years of sunflower breeding in central Argentina. *Field Crop. Res.* 100: 61-72.
- de Toledo, J.F., de Almeida, L.A., Kiihl, R.A.D.S. y Menosso, O.G. 1990. Ganho genético em soja no estado do Paraná, via melhoramento. *Pesqui. Agropecuária Bras.* 25: 89-94.
- Donald, C.M. y Hamblin, J. 1976. Biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron.* 28: 361-405.
- Duvick, D.N. 2005. The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.). *Adv. Agron.* 86: 83-145.
- Edwards, J.T. y Purcell, L.C. 2005. Soybean yield and biomass responses to increasing plant population among diverse maturity groups: I. Agronomic characteristics. *Crop Sci.*, 45: 1770-1777.
- Egli, D.B. 1998. Seed biology and the yield of grain crops. CAB International, Wallingford, England.
- Egli, D.B. 2011. Time and the productivity of agronomic crops and cropping systems. *Agron. J.* 103: 743-750.
- Evans, L.T. y Fischer, R.A. 1999. Yield potential: its definition, measurement, and significance. *Crop Sci.* 39: 1544-1551.
- Falconer, D.S. y Mackay, T.F.C. 1996. Introduction to quantitative genetics. Ed. 4. Longmans Green/John Wiley y Sons, Harlow, Essex, UK/New York.

- FAOSTAT. 2015. Production: Crops. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Statistics Division. <http://faostat3.fao.org/> (acceso 29 de diciembre de 2015).
- FAOSTAT. 2018. Production: Crops. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Statistics Division. <http://faostat3.fao.org/> (acceso 17 de agosto de 2018).
- Fehr, W.R. 1998. Principles of cultivars development. MacMillan publishing company, 536 pp.
- Fehr, W.R. y Caviness, C.E. 1977. Stages of soybean development. Iowa agricultural and home economics experiment station special report 80: 3-11.
- Foulkes, J., Reynolds, M.P. y Sylvester-Bradley, R. 2009. Genetic improvement of grain crops: yield potential, *in* V.O. Sadras and D.J. Miralles, eds. Crop Physiology Applications for Genetic Improvement and Agronomy. Academic Press, USA.
- Frederick, J.R., Camp, C.R. y Bauer, P.J. 2001. Drought-stress effects on branch and mainstem seed yield and yield components of determinate soybean. Crop Sci. 41: 759-763.
- Gay, S., Egli, D.B. y Reicosky, D.A. 1980. Physiological aspects of yield improvement in soybeans 1. Agron. J. 72: 387-391.
- Gizlice, Z., Carter, T.E. y Burton, J.W. 1994. Genetic base for North American public soybean cultivars released between 1947 and 1988. Crop Sci. 34: 1143-1151.
- Gizzi, G. y Gambin, B.L. 2016. Eco-physiological changes in sorghum hybrids released in Argentina over the last 30 years. Field Crop. Res. 188: 41-49.
- Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Nisbett N., Pretty J., Robinson S. y Toulmin, C. 2010. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. Science. 327: 812-818.
- GraphPad. 2011. GraphPad Prism v5.01 for Windows. GraphPad Software Inc., San Diego, CA.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Nat. 111: 1169-1194.
- Gur, A. y Zamir, D. 2004. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. PLoS Biol. 2: 1610-1615.

- Hall, A.J. y Richards, R.A. 2013. Prognosis for genetic improvement of yield potential and water-limited yield of major grain crops. *Field Crop. Res.* 143: 18-33.
- Hirel, B., Le Gouis, J., Ney, B. y Gallais, A. 2007. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *J. Exp. Bot.* 58: 2369-2387.
- Ininda, J., Fehr, W.R., Cianzio, S.R., y Schnebly, S. R. 1996. Genetic gain in soybean populations with different percentages of plant introduction parentage. *Crop Sci.* 36: 1470-1472.
- Jiang, H. y Egli, D.B. 1995. Soybean seed number and crop growth rate during flowering. *Agron. J.* 87: 264-267.
- Jin, J., Liu, X., Wang, G., Mi, L., Shen, Z., Chen, X. y Herbert, S.J. 2010. Agronomic and physiological contributions to the yield improvement of soybean cultivars released from 1950 to 2006 in Northeast China. *Field Crop. Res.* 115: 116-123.
- Jin, J., Liu, X., Wang, G., Liu, J., Mi, L., Chen, X. y Herbert, S.J. 2011. Leaf nitrogen status as a main contributor to yield improvement of soybean cultivars. *Agron. J.* 103: 441-448.
- Kantolic, A.G. y Slafer, G.A. 2001. Photoperiod sensitivity after flowering and seed number determination in indeterminate soybean cultivars. *Field Crop. Res.* 72: 109-118.
- Kantolic, A.G. y Slafer, G.A. 2005. Reproductive development and yield components in indeterminate soybean as affected by post-flowering photoperiod. *Field Crop. Res.* 93: 212-222.
- Koester, R.P., Skoneczka, J.A., Cary, T.R., Diers, B.W. y Ainsworth, E.A. 2014. Historical gains in soybean (*Glycine max* Merr.) seed yield are driven by linear increases in light interception, energy conversion, and partitioning efficiencies. *J. Exp. Bot.* 65: 3311-3321.
- Koester, R.P., Nohl, B.M., Diers, B.W. y Ainsworth, E.A. 2016. Has photosynthetic capacity increased with 80 years of soybean breeding? An examination of historical soybean cultivars. *Plant, Cell Environ.* 39: 1058-1067.
- Kumudini, S., Hume, D.J. y Chu, G. 2001. Genetic improvement in short season soybeans. *Crop Sci.* 41: 391-398.

- Kumudini, S. 2002. Trials and tribulations: a review of the role of assimilate supply in soybean genetic yield improvement. *Field Crop. Res.* 75: 211-222.
- Ladejobi, O., Elderfieldb, J., Gardnera, K.A., Gaynorc, R.C., Hickeyc, J., Hibberdb, J.M., Mackaya, I.J. y Bentleya, A.R. 2016. Maximizing the potential of multi-parental crop populations. *Appl. Transl. Genomics.* 11: 9-17.
- Lange, C.E. y Federizzi, L.C. 2009. Estimation of soybean genetic progress in the South of Brazil using multi-environmental yield trials. *Sci. Agric.* 66: 309-316.
- Lawn, R.J. 1989. Agronomic and physiological constraints to the productivity of tropical grain legumes and prospects for improvement. *Exp. Agric.* 25: 509-528.
- Lemcoff, J.H. y Loomis, R.S. 1986. Nitrogen Influences on Yield Determination in Maize 1. *Crop Sci.* 26: 1017-1022.
- Lopez Pereira, M., Sadras, V.O., Batista, W., Casal, J.J. y Hall, A.J. 2017. Light-mediated self-organization of sunflower stands increases oil yield in the field. *Procd. Natl. Acad. Sci.* 114: 7975-7980.
- Luque, S.F., Cirilo, A.G. y Otegui, M.E. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crop. Res.* 95: 383-397.
- Lynch, J.P. 2013. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Ann. Bot.* 112: 347-357.
- Mason, S.C., Kathol, D., Eskridge, K.M. y Galusha, T.D. 2008. Yield increase has been more rapid for maize than for grain sorghum. *Crop Sci.* 48: 1560-1568.
- McKenzie, H.A. y Wallace, H.S. 1953. The Kjeldahl determination of nitrogen: a critical study of digestion conditions-temperature, catalyst, and oxidizing agent. *Aust. J. Chem.* 7: 55-70.
- Meckel, L., Atkinson, C. y Hurburgh, C.R. 2014. Current knowledge in soybean composition. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 91: 363-384.
- Monteith, J.L. 1965. Light distribution and photosynthesis in field crops. *Ann. Bot.* 29: 17-37.
- Monteith, J.L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 281: 277-294.

- Morrison, M.J., Voldeng, H.D. y Cober, E.R. 1999. Physiological changes from 58 years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada. *Agron. J.* 91: 685-689.
- Morrison, M.J., Voldeng, H.D. y Cober, E.R., 2000. Agronomic changes from 58 years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada. *Agron. J.* 92: 780-784.
- Muchow, R.C. y Sinclair, T.R. 1994. Nitrogen response of leaf photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field-grown maize and sorghum. *Crop Sci.* 34: 721-727.
- Muñoz, R. 2012. Economía y Mercado de la Soja. Baigorri, H.E.J. (in memoriam); Salado Navarro, L.R. *El Cultivo de Soja en Argentina*. Agroeditorial. Págs. 51-82.
- Novoa, R. y Loomis, R.S. 1981. Nitrogen and plant production. *Plant and Soil.* 58: 177-204.
- Passioura, J.B. 1979. Accountability, philosophy and plant physiology. *Search.* 10: 347-350.
- Pedersen, P. y Lauer, J.G. 2004. Response of soybean yield components to management system and planting date. *Agron. J.* 96: 1372-1381.
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Stat. Comput., Vienna, Austria.
- Radin, J.W. 1983. Control of plant growth by nitrogen: differences between cereals and broadleaf species. *Plant Cell Environ.* 6: 65-68.
- Reynolds, M.P., Van Ginkel, M. y Ribaut, J.M. 2000. Avenues for genetic modification of radiation use efficiency in wheat. *J. Exp. Bot.* 51: 459-473.
- Reynolds, M.P. y Borlaug, N.E. 2006. Impacts of breeding on international collaborative wheat improvement. *J. Agric. Sci.* 144: 3-17.
- Reynolds, M., Bonnett, D., Chapman, S.C., Furbank, R.T., Manes, Y., Mather, D.E. y Parry, M.A. 2011. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. *J. Exp. Bot.* 62: 439-452.
- Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Condon, A.G. y Van Herwaarden, A.F. 2002. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Sci.* 42: 111-121.
- Richards, R.A. 2006. Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scarce environments. *Agric. Water Manag.* 80: 197-211.

- Rincker, K., Nelson, R., Specht, J., Sleper, D., Cary, T., Cianzio, S.R., Casteel, S., Conley, S., Chen, P., Davis, V., Fox, C., Graef, G., Godsey, C., Holshouser, D., Jiang, G.L., Kantartzi, S.K., Kenworthy, W., Lee, C., Mian, R., McHale, L., Naeve, S., Orf, J., Poysa, V., Schapaugh, W., Shannon, G., Uniatowski, R., Wang, D. y Diers, B. 2014. Genetic improvement of U.S. soybean in maturity groups II, III, and IV. *Crop Sci.* 54: 1419-1432.
- Robinson, G.K. 1991. That BLUP is a good thing: The estimation of random effects. *Stat. Sci.* 6:15-32.
- Robinson, N., Fletcher, A., Whan, A., Critchley, C., Von Wieren, N., Lakshmanan, P. y Schmidt, S. 2007. Sugarcane genotypes differ in internal nitrogen use efficiency. *Func. Plant Biol.* 34: 1122-1129.
- Rogers, J., Chen, P., Shi, A., Zhang, B., Scaboo, A., Smith, S.F. y Zeng, A. 2015. Agronomic performance and genetic progress of selected historical soybean varieties in the southern USA. *Plant Breed.* 134: 85-93.
- Rossi, R. 2012. Historia del mejoramiento genético de la soja en la Argentina. Baigorri, H.E.J and Salado-Navarro, L.S., editors. *El cultivo de soja en Argentina*. Agroeditorial, Buenos Aires, Argentina. p. 33-50.
- Rotundo, J.L. y Westgate, M.E. 2009. Meta-analysis of environmental effects on soybean seed composition. *Field Crop. Res.* 110: 147-156.
- Rotundo, J.L., Borrás, L., Westgate, M.E. y Orf, J.H. 2009. Relationship between assimilate supply per seed during seed filling and soybean seed composition. *Field Crop. Res.* 112: 90-96.
- Rotundo, J.L., Borrás, L. y Westgate, M.E. 2011. Linking assimilate supply and seed developmental processes that determine soybean seed composition. *Eur. J. Agron.* 35: 184-191.
- Rotundo, J.L., Borrás, L., De Bruin, J. y Pedersen, P. 2012. Physiological strategies for seed number determination in soybean: Biomass accumulation, partitioning and seed set efficiency. *Field Crop. Res.* 135: 58-66.
- Rotundo, J.L., Borrás, L., De Bruin, J. y Pedersen, P. 2014. Soybean nitrogen uptake and utilization in Argentina and United States cultivars. *Crop Sci.* 54: 1153-1165.

- Rotundo, J.L., Miller-Garvin, J.E. y Naeve, S.L. 2016. Regional and temporal variation in soybean seed protein and oil across the United States. *Crop Sci.* 56: 797-808.
- Rowntree, S.C., Suhre, J.J., Weidenbenner, N.H., Wilson, E.W., Davis, V.M., Naeve, S.L., Casteel, S.N., Diers, B.W., Esker, P.D., Specht, J.E. y Conley, S.P. 2013. Genetic gain x management interactions in soybean: I. Planting date. *Crop Sci.* 53: 1128-1138.
- Sadras, V.O. y Richards, R.A. 2014. Improvement of crop yield in dry environments: benchmarks, levels of organisation and the role of nitrogen. *J. Exp. Bot.* 65: 1981-1995.
- Salado Navarro, L., Sinclair, T.R. y Hinson, K. 1993. Changes in yield and seed growth traits in soybean cultivars released in the southern USA from 1945 to 1983. *Crop Sci.* 33: 1204-1209.
- Salvagiotti, F., Cassman, K.G., Specht, J.E., Walters, D.T., Weiss, A. y Dobermann, A. 2008. Nitrogen uptake, fixation and response to fertilizer N in soybeans: A review. *Field Crop. Res.* 108: 1-13.
- Sambatti, J. y Caylor, K.K. 2007. When is breeding for drought tolerance optimal if drought is random? *New Phytol.* 175: 70-80.
- Santachiara, G., Borrás, L. y Rotundo, J.L. 2017. Physiological processes leading to similar yield in contrasting soybean maturity groups. *Agron. J.* 109: 158-167.
- Santachiara, G., Borrás, L., Salvagiotti, F., Gerde, J.A. y Rotundo, J.L. 2017. Relative importance of biological nitrogen fixation and mineral uptake in high yielding soybean cultivars. *Plant and Soil.* 418: 191-203.
- Santos, D., Fresoli, D., Beret, P., Benavidez, R., Vicentini, R. y de la Vega, A.J. 2006. Ganancia genética en soja en Argentina entre 1980 y 2000. *Mercosoja 2006*, Rosario, Argentina.
- Schapaugh, W.T. y Wilcox, J.R. 1980. Relationship between harvest indices and other plant characteristics in soybean 1. *Crop Sci.* 20: 529-533.
- Shibles, R.M. y Weber, C.R. 1966. Interception of solar radiation and dry matter production by various soybean planting patterns 1. *Crop Sci.* 6: 55-59.
- Sinclair, T.R. y de Wit, C.T. 1975. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science.* 189: 565-567.

- Sinclair, T.R. y Horie T. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Sci.* 29: 90-98.
- Sinclair, T.R. y Muchow, R.C. 1999. Radiation use efficiency. In *Advances in agronomy*. Academic Press, vol. 65, pp. 215-265
- Sinclair, T.R., Purcell, L.C., Vadez, V., Serraj, R., King, C.A. y Nelson, R. 2000. Identification of soybean genotypes with N₂ fixation tolerance to water deficits. *Crop Sci.* 40: 1803-1809.
- Sistema integrado de Información Agropecuaria. 2016. Siembra, Cosecha, Producción y Rendimiento database. http://www.siiia.gov.ar/_apps/siia/estimaciones/estima2.php (acceso 1 de marzo de 2016).
- Slafer, G.A. y Andrade, F.H. 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. *Euphytica.* 58: 37-49.
- Slafer, G.A. 1994. Genetic improvement of field crops. New York: Marcel Dekker Inc.
- Slafer, G.A., Araus, J.L. y Richards, R.A. 1999. Promising traits for future breeding to increase wheat yield. In: *Wheat: Ecology and physiology of yield determination*. Eds. Satorre, E.H. and Slafer, G.A. New York: Food Product Press, pp. 379-415.
- Slafer, G.A., 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Ann. Appl. Biol.* 142: 117-128.
- Slafer, G.A. y Calderini, D.F. 2005. Importance of breeding for further improving durum wheat yield. *Durum wheat breeding: current approaches and future strategies*. The Haworth Press, New York, pp. 87-95.
- Specht, J.E. y Williams, J.H. 1984. Contribution of genetic technology to soybean productivity: Retrospect and prospect. In: *Genetic contributions to yield gains of five major crop plants*. Ed: Fehr, W.R. CSSA special publication 7. CSSA and ASA. Madison, WI. pp. 49-74.
- Specht, J.E., Hume, D.J. y Kumudini, S.V. 1999. Soybean yield potential - a genetic and physiological perspective. *Crop Sci.* 39: 1560-1570.
- Specht, J.E., Diers, B.W., Nelson, R.L., Francisco, J., de Toledo, F., Torrión, J.A. y Grassini, P. 2014. In: *Yield gains in major U.S. field crops*. Eds. Smith, S., Diers, B., Specht, J.

- and Carver, B. CSSA special publication 33. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI, pp. 311-356.
- Stearns, S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Funct. Ecol.* 3: 259-268.
- Suhre, J.J., Weidenbenner, N.H., Rowntree, S.C., Wilson, E.W., Naeve, S.L., Conley, S.P., Casteel, S.N., Diers, B.W., Esker, P.D., Specht, J.E. y Davis, V.M. 2014. Soybean yield partitioning changes revealed by genetic gain and seeding rate interactions. *Agron. J.* 106: 1631-1642.
- Tefera, H., Asafo-Adjei, B. y Dashiell, K.E. 2010. Breeding progress for grain yield and associated traits in medium and late maturing promiscuous soybeans in Nigeria. *Euphytica.* 175: 251-260.
- Tollenaar, M. y Wu, J. 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Sci.* 39: 1597-1604.
- USDA. 2018. United States Department of Agriculture. <https://www.usda.gov/>. (acceso 15 de septiembre de 2018).
- Ustun, A., Allen, F.L. y English, B.C. 2001. Genetic progress in soybean of the US Midsouth. *Crop Sci.* 41: 993-998.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H. y Sadras, V.O. 2001. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crop. Res.* 72: 163-175.
- Voldeng, H.D., Cober, E.R., Hume, D.J., Gillard, C. y Morrison, M.J. 1997. Fifty-eight years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada. *Crop Sci.* 37: 428-431.
- Wang, J., Chu, S., Zhang, H., Zhu, Y., Cheng, H. y Yu, D. 2016. Development and application of a novel genome-wide SNP array reveals domestication history in soybean. *Sci. Rep.* 6: 20728.
- Weidenbenner, N.H., Rowntree, S.C., Wilson, E.W., Suhre, J.J., Conley, S.P., Casteel, S.N., Davis, V.M., Diers, B.W., Esker, P.D., Specht, J.E. y Naeve, S.L. 2014. Fungicide management does not affect the rate of genetic gain in soybean. *Agron. J.* 106: 2043-2054.
- Wilcox, J.R., Schapaugh, W.T., Bernard, R.L., Cooper, R.L., Fehr, W.R. y Niehaus, M.H. 1979. Genetic improvement of soybeans in the Midwest 1. *Crop Sci.* 19: 803-805.

- Wilcox, J.R. y Zhang, G.D. 1997. Relationships between seed yield and seed protein in determinate and indeterminate soybean populations. *Crop Sci.* 37: 361-364.
- Wilcox, J.R. y Shibles, R.M. 2001. Interrelationships among seed quality attributes in soybean. *Crop Sci.* 41: 11-14.
- Wilson, E.W., Rowntree, S.C., Suhre, J.J., Weidenbenner, N.H., Conley, S.P., Davis, V.M., Diers, B.W., Esker, P.D., Naeve, S.L., Specht, J.E. y Casteel, S.N. 2014. Genetic gain x management interactions in soybean: II. Nitrogen utilization. *Crop Sci.* 54: 340-348.
- Zhu, X.G., Long, S.P. y Ort, D.R. 2010. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annu. Rev. Plant Biol.* 61: 235-261.

ANEXO I

Tabla SII.1. Lista de cultivares evaluados. RR1 corresponde a la soja Roundup Ready (Monsanto Co.) mientras que, RR2 IPRO corresponde a la soja Roundup Ready 2 Pro (Monsanto Co.).

GM	Cultivar	Evento	Año de liberación
III	MATSOY	No transgénico	1982
III	SRF 350	No transgénico	1982
III	CALLAND	No transgénico	1984
III	WILLIAMS	No transgénico	1984
III	A 3205	No transgénico	1990
III	COLORADA 37	No transgénico	1991
III	CARMEN INTA	No transgénico	1993
III	A 3910	No transgénico	1994
III	A 4100 RG	RR1	1997
III	A 3401 RG	RR1	1999
III	NK BRAVA 3.9	RR1	1999
III	A 3302 RG	RR1	2000
III	A 3770RG	RR1	2000
III	AW 3982	RR1	2002
III	DALIA 390	RR1	2002
III	TJ 2037	RR1	2002
III	A 3550 RG	RR1	2003
III	AZUL 35	RR1	2004
III	FN 3.60	RR1	2004
III	93B36	RR1	2005
III	DM 3500	RR1	2006
III	FN 3.90	RR1	2006
III	NA 3933	RR1	2006
III	NK - 34	RR1	2006
III	93M92	RR1	2008
III	DM 4250	RR1	2008
III	NA 3731 RG	RR1	2008
III	IS 3808	RR1	2009
III	DM 3810	RR1	2010
III	FN 3.85	RR1	2011
III	LDC 3.8	RR1	2011
III	SY 3x5	RR1	2011
III	TJ 2137	RR1	2011
III	SY 3x9	RR1	2012
III	INTACTA 3.5	RR2 IPRO	2012
III	SRM 3410	RR1	2013

IV	WILSON	No transgénico	1980
IV	A 4268	No transgénico	1982
IV	CLARK 63	No transgénico	1984
IV	CRAWFORD	No transgénico	1984
IV	CUTLER 71	No transgénico	1984
IV	MITCHELL	No transgénico	1984
IV	POMONA	No transgénico	1984
IV	UNION	No transgénico	1984
IV	VICTOR	No transgénico	1984
IV	DEKALB CX 458	No transgénico	1990
IV	DM 49	No transgénico	1990
IV	A 4656 RG	No transgénico	1991
IV	OFPEC BONAERENSE	No transgénico	1993
IV	DORADA 48	No transgénico	1994
IV	A 4004	No transgénico	1995
IV	DM 48	No transgénico	1997
IV	NK JOCKETA 4.6	No transgénico	1997
IV	NK NUEVA MITCHELL 4.4	No transgénico	1997
IV	ACA 490	No transgénico	1998
IV	A 4712	No transgénico	2000
IV	A 4657 RG	RR1	1997
IV	A 4423 RG	RR1	1999
IV	A 4602 RG	RR1	2000
IV	A 4910 RG	RR1	2000
IV	DM 4800	RR1	2000
IV	MARAVILLA 45	RR1	2000
IV	A 4201 RG	RR1	2001
IV	AGUSTINA 49	RR1	2001
IV	94B73	RR1	2002
IV	ACA 360 GR	RR1	2002
IV	ACA 470 GR	RR1	2002
IV	A 4505 RG	RR1	2003
IV	A 4725 RG	RR1	2003
IV	ACA 420 GR	RR1	2003
IV	ACA 480 GR	RR1	2003
IV	DM 4600	RR1	2003
IV	FN 4.10	RR1	2003
IV	TJ 2049	RR1	2003
IV	ARECO 4550	RR1	2004
IV	DALIA 440	RR1	2004
IV	DALIA 455	RR1	2004
IV	DM 4200	RR1	2004
IV	NATALIA 45	RR1	2004
IV	NATALIA 49	RR1	2004
IV	NK MIREYA 4.2	RR1	2004

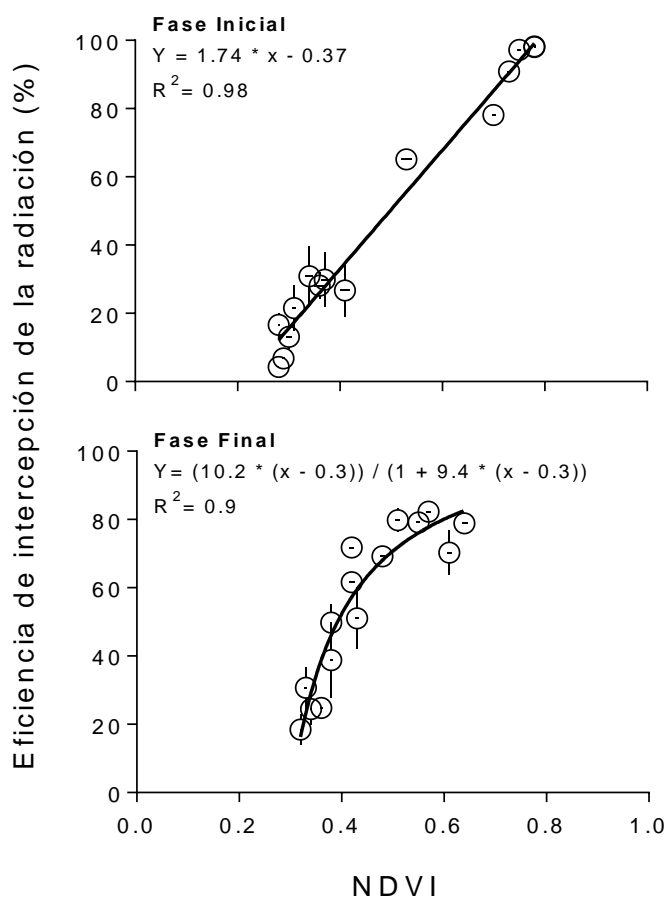
IV	NA 4613 RG	RR1	2005
IV	94M40	RR1	2006
IV	A 4209 RG	RR1	2006
IV	ACA 460 GR	RR1	2006
IV	NK 47 - 00	RR1	2006
IV	94M30	RR1	2007
IV	DM 4970	RR1	2007
IV	NA 4990 RG	RR1	2007
IV	94M80	RR1	2008
IV	CHAMPAQUI 455	RR1	2008
IV	DM 4670	RR1	2008
IV	DM 5.11	RR1	2008
IV	Bio4.2	RR1	2009
IV	DM 4210	RR1	2009
IV	IS 4777	RR1	2009
IV	LAGUNAS 370	RR1	2009
IV	LDC 4.7	RR1	2009
IV	RMO 4637	RR1	2009
IV	SPS 4x4	RR1	2009
IV	SPS 4x99	RR1	2009
IV	Bio4.6	RR1	2010
IV	FN 4.50	RR1	2010
IV	IS 4510	RR1	2010
IV	NA 4413 RG	RR1	2010
IV	NS 4009	RR1	2010
IV	SRM 4370	RR1	2010
IV	LDC 4.9	RR1	2011
IV	NS 4903	RR1	2011
IV	DM 4212	RR1	2012
IV	DM 4612	RR1	2012
IV	DM 4712	RR1	2012
IV	NS 4611	RR1	2012
IV	SY 4x2	RR1	2012
IV	SY 4x8	RR1	2012
IV	TJ 2246	RR1	2012
IV	RA 444	RR1	2013
IV	SRM 4602	RR1	2013
IV	DM 4214 STS	RR1	2014
IV	NS 4313	RR1	2014
IV	NS 4955	RR1	2014
IV	INTACTA 4.7	RR2 IPRO	2012
IV	NS 4619 IPRO	RR2 IPRO	2013
IV	DM 4014 IPRO	RR2 IPRO	2014
IV	DM 4614 IPRO	RR2 IPRO	2014
IV	NS 4319 IPRO	RR2 IPRO	2014

V	BRAGG GM VII	No transgénico	1984
V	DARE	No transgénico	1984
V	ESSEX	No transgénico	1984
V	MACK	No transgénico	1984
V	BIGUA 54	No transgénico	1985
V	COPETONA 53	No transgénico	1985
V	A 5502	No transgénico	1986
V	FEDERADA 1 INTA	No transgénico	1988
V	PERLA 25 A	No transgénico	1988
V	PERLA 25 B	No transgénico	1988
V	TACUARI INTA	No transgénico	1990
V	ASGROW 5401	No transgénico	1991
V	BATARA 54	No transgénico	1991
V	PROMAX 550	No transgénico	1991
V	AREQUITO FA INTA	No transgénico	1992
V	OFPEC VENCEDORA	No transgénico	1992
V	DON EDUARDO 540	No transgénico	1993
V	PLAYERITA 53	No transgénico	1993
V	TORCACITA 58	No transgénico	1993
V	A 5153	No transgénico	1994
V	A 5780	No transgénico	1994
V	CONESA FA-INTA	No transgénico	1994
V	H 5566	No transgénico	1998
V	A 5435 RG	RR1	1996
V	A 5409 RG	RR1	1998
V	A 5901 RG	RR1	1999
V	A 5520 RG	RR1	2000
V	DM 50048	RR1	2001
V	ACA 530 GR	RR1	2002
V	CHAMPAQUI 5.40	RR1	2003
V	TJ 2055	RR1	2003
V	ACA 570 GR	RR1	2004
V	RAFAELA 58	RR1	2004
V	DM 4870	RR1	2005
V	MARIA 50	RR1	2005
V	PAMPEANA 540	RR1	2005
V	DM 5.2I	RR1	2006
V	DM 5.5I	RR1	2006
V	NA 5485 RG	RR1	2006
V	DALIA 550	RR1	2007
V	NA 5009	RR1	2007
V	NA 5509	RR1	2008
V	NA 5909RG	RR1	2008
V	FN 5.45	RR1	2009
V	FN 5.20	RR1	2010

V	SPS 5x2	RR1	2010
V	SRM 5001	RR1	2011
V	LDC 5.3	RR1	2013
V	RA 541	RR1	2013
V	NS 5258	RR1	2014
V	INTACTA 5.5	RR2 IPRO	2012
V	NS 5019 IPRO	RR2 IPRO	2013
V	DM 5958 IPRO	RR2 IPRO	2014
V	AWS 5714 IPRO	RR2 IPRO	2015
V	NS 5419 IPRO	RR2 IPRO	2015
V	AWS 5714 IPRO	RR2 IPRO	2015

ANEXO II

Figura SIII.1. Correlación entre la eficiencia de interceptación de la radiación (e_i) e índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI). Los valores de eficiencia de interceptación de la radiación utilizados en el capítulo III de esta tesis fueron generados a partir de mediciones de NDVI a campo y luego convertidos en e_i a través de los modelos generados en cada gráfico. El modelo de fase inicial fue aplicado durante el período de activo crecimiento y desarrollo del canopy, esto es desde emergencia a R5. El modelo de fase final fue aplicado durante el período de senescencia, esto es desde R5 hacia madurez fisiológica (Fehr y Caviness 1977). Las barras verticales y horizontales muestran el error estándar de cada medición.



ANEXO III

Figura SIV.1. Relación entre BLUPs de rendimiento en grano y año de liberación para los grupos de madurez III, IV y V. Símbolos vacíos indican cultivares no transgénicos, símbolos grises indican cultivares Roundup Ready 1 y símbolos negros indican cultivares Roundup Ready 2 IPRO. Los símbolos rojos indican los genotipos seleccionados para su evaluación en escenarios hídricos contrastantes en el capítulo IV de esta tesis. La línea sólida representa la regresión ordinaria por el método de mínimos cuadrados. La línea de puntos representa la regresión lineal al percentil 90. El rendimiento estimado indica el promedio a través de los cultivares evaluados. La ganancia genética relativa está indicada entre paréntesis.

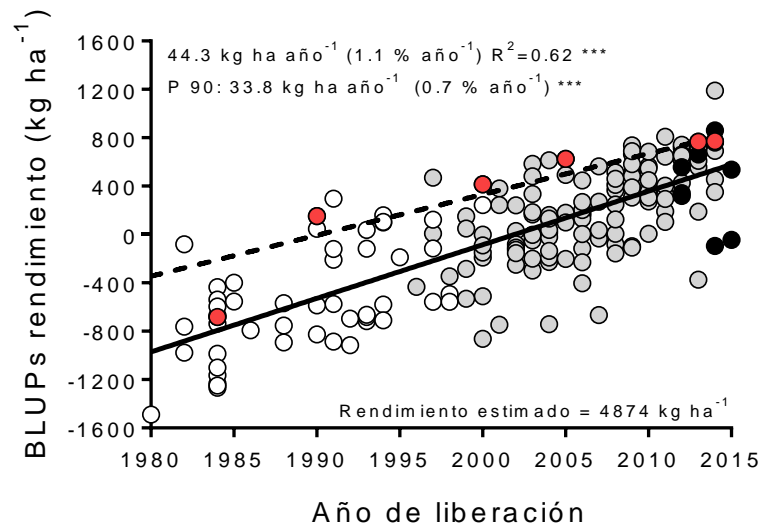


Tabla SIV.1. Lista de cultivares evaluados. RR1 corresponde a la soja Roundup Ready (Monsanto Co.) mientras que, RR2 IPRO corresponde a la soja Roundup Ready 2 Pro (Monsanto Co.).

GM	Cultivar	Evento	Año de liberación
IV	CRAWFORD	No transgénico	1984
IV	DEKALB CX 458	No transgénico	1990
IV	DM 4800	RR1	2000
IV	NA 4613 RG	RR1	2005
IV	NS 4619 IPRO	RR2 IPRO	2013
IV	DM 4614 IPRO	RR2 IPRO	2014