



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

**“ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS Y GENÉTICOS DE LA  
INTERACCIÓN NÚMERO DE VAINAS, NÚMERO DE SEMILLAS POR  
VAINA Y PESO UNITARIO DE SEMILLAS Y SU IMPACTO EN EL  
RENDIMIENTO POTENCIAL DEL CULTIVO DE SOJA”**

**JUAN MANUEL SÁNCHEZ**

**TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE MAGISTER EN GENÉTICA  
VEGETAL**

**DIRECTOR: ELIGIO N. MORANDI  
CO- DIRECTOR: JULIETA S. BIANCHI  
CO- DIRECTOR: ÁLVARO QUIJANO**

**2023**

Juan Manuel Sánchez, Ingeniero Agrónomo – Universidad Nacional de Rosario

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Magister en Genética Vegetal, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título ante esta u otra Institución académica. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en la Facultad de Ciencias Agrarias, durante el período comprendido entre diciembre de 2018 y diciembre de 2021, bajo la dirección del Ing. Agr. Eligio Natalio Morandi y la co-dirección de la Dra. Julieta Sofía Bianchi y el Dr. Álvaro Quijano.

Ing. Agr. Juan Manuel Sánchez  
Maestrando

Ing. Agr. Eligio N. Morandi  
Director

Dra. Julieta S. Bianchi  
Co-directora

Dr. Álvaro Quijano  
Co-director

Defendida

de 2023

## AGRADECIMIENTOS

Mi gratitud se extiende a aquellos cuyo apoyo y colaboración han sido esenciales en esta travesía académica y personal. Quiero expresar especial agradecimiento a los ex colegas de la cátedra de Fisiología Vegetal de la Universidad Nacional de Rosario, donde los trabajos de tesis tomaron forma, pero también mi formación y con quienes hemos forjado una amistad.

A Eligio Morandi, cuyo legado en la Fisiología Vegetal y en el cultivo de soja deja una huella indeleble en este proyecto y en la comunidad científica, pero también en mi memoria. Julieta Bianchi y Álvaro Quijano, cuya orientación y aporte fueron fundamentales en el desarrollo de esta investigación, y con quienes aún tenemos mucho por delante. Carlos Gosparini y Carlos Cairo, de quienes tomé los valores principales que hacen a la profesión del Ingeniero Agrónomo, pero también de lo que hace a las personas (y algo de trifásica).

Agradezco también, a los ex compañeros de la comunidad de la Facultad de Ciencias Agrarias, personal docente, no docente y alumnado, con quienes supimos compartir los momentos más duros, pero también los más memorables asados, peñas, siembras, azadeos, cosechas y mochilas; almuerzos y matera. Con especial recuerdo por Jorge y un gran abrazo para el Nani.

Este viaje estuvo marcado por desafíos adicionales, ya que la pandemia de Covid, complicó significativamente la ejecución del trabajo experimental. A pesar de estos obstáculos, la perseverancia y el compromiso de todos los involucrados permitieron superar las adversidades.

Un agradecimiento especial a mi amada esposa Celeste, no solo por su apoyo incondicional y ayuda en el camino que lleva esta Maestría, sino también por su amor y compañía que hoy son mi mayor fortaleza y por quién busco, cada día, ser un poco mejor.

A mi familia, padre, madre y hermana, amigos, gracias por su apoyo constante, paciencia y aliento, a lo largo de este desafiante viaje que es la vida.

Gracias a todos!

## PRESENTACIONES A CONGRESOS

1. **Sánchez, J.M.**; Bianchi, J.S.; Quijano, Á.; Morandi, E.N. Yield components interactions in soybean sibling lines with variability in the number of seeds per pod and seed weight. XXXIII Argentinian meeting of plant physiology. 2021. Modalidad virtual.
2. **Sánchez, Juan M.**; Bianchi, Julieta S.; Morandi, Eligio N. Parámetros genéticos asociados a componentes del rendimiento para un conjunto de líneas hermanas de soja con variabilidad en el número de semillas por vaina y el peso unitario de semillas. Publicación Periódica Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Resúmenes del XXII Congreso y XL Reunión Anual 2020. P. 31. ISSN 2314-1484. Libro Digital.

## ÍNDICE

<b>- ABREVIATURAS</b>	<b>7</b>
<b>- RESUMEN</b>	<b>9</b>
<b>- ABSTRACT</b>	<b>10</b>
<b>I.- INTRODUCCIÓN</b>	<b>11</b>
I.1.- Soja: Importancia a nivel regional y mundial	11
I.2.- Producción de soja en Argentina: principales desafíos	11
I.3.- Mejoramiento del cultivo de soja	12
I.4.- Modelo de determinación de rendimiento en soja.	13
I.4.1- Aspectos fisiológicos relacionados con el rendimiento y sus componentes.	14
I.4.2- Aspectos genéticos relacionados con el rendimiento y sus componentes.	16
<b>II.- HIPÓTESIS</b>	<b>18</b>
II.1.- Hipótesis general	18
II.1.- Hipótesis específicas (HE)	18
<b>III.- OBJETIVOS</b>	<b>18</b>
III.1.- Objetivo General	18
III.2.- Objetivos Específicos (OE)	18
<b>IV.- MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>20</b>
IV.1.- Material Vegetal	20
IV.2.- Diseño Experimental	22
IV.3.- Variables analizadas	23
IV.4.- Análisis estadísticos	25
IV.4.1- Modelo estadístico para analizar el efecto de las categorías	25
IV.4.2- Modelo estadístico para analizar el efecto genotípico	26

<b>V.- RESULTADOS</b>	<b>30</b>
V.1.-Aspectos eco-fisiológicos relacionados con el rendimiento y sus componentes en germoplasma moderno de soja con variabilidad para NSVP y PUS	30
V.1.1- Evaluación del REND y sus componentes en líneas con variabilidad para NSVP y PUS agrupadas en categorías	30
V.1.2.- Efecto del genotipo, el ambiente y la interacción genotipo x ambiente sobre el rendimiento y sus componentes en germoplasma moderno de soja con variabilidad para NSVP y PUS	35
V.1.3.- Efecto del ambiente sobre las relaciones que se establecen entre el rendimiento y sus componentes en germoplasma moderno de soja con variabilidad para el NSVP y PUS	37
V.1.4.-. Análisis del peso relativo de las distintas variables en la determinación del rendimiento	42
V.2.-Aspectos genéticos relacionados con el rendimiento y sus componentes en germoplasma moderno de soja con variabilidad para NSVP y PUS	44
V.2.1.- Variables genéticas relacionadas con el rendimiento y sus componentes	44
V.2.2.- Correlaciones genéticas y fenotípicas entre el rendimiento y sus componentes	45
V.2.3.- Análisis de sendero para el rendimiento y sus componentes	46
<b>VI.- DISCUSIÓN</b>	<b>48</b>
<b>VII.- CONCLUSIONES</b>	<b>56</b>
<b>VIII.- BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>57</b>
<b>IX.- ANEXO</b>	<b>65</b>

## ABREVIATURAS

°C: Grados centígrados  
ACP: Análisis de componentes principales  
AD: Alta densidad  
AG: Avance genético  
AMB: Ambiente  
AMB1: Ambiente uno  
AMB2: Ambiente dos  
AMB3: Ambiente tres  
AMB4: Ambiente cuatro  
AMB5: Ambiente cinco  
AMB6: Ambiente seis  
AN: Alto número  
ANAP: Alto número alto peso  
ANBP: Alto número bajo peso  
AP: Alto peso  
BD: Baja densidad  
BN: Bajo número  
BNAP: Bajo número alto peso  
BNBP: Bajo número bajo peso  
BP: Bajo peso  
C1: Campaña 1  
C2: Campaña 2  
CAT: Categoría  
COV<sub>F</sub>: Covarianza fenotípica  
COV<sub>G</sub>: Covarianza genotípica  
CP: Campaña preliminar  
CV<sub>F</sub>: Coeficiente de variación genotípica  
CV<sub>G</sub>: Coeficiente de variación fenotípica  
DMS: Diferencia mínima significativa  
FS1: Fecha de siembra uno  
FS2: Fecha de siembra dos  
GE(CAT): Genotipo anidado en categorías  
GE: Genotipo  
H<sup>2</sup>: Heredabilidad  
LER: Línea endocriada recombinante  
LSD: “*Least significant difference*”

m: metro  
mg: miligramo  
MJ.m.<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup>: Mega joule por metro cuadrado por día  
mm: milímetro  
MNAP: Medio número alto peso  
MNBP: Medio número bajo peso  
NIPALS: “*Nonlinear Iterative partial Least Squares*”  
NS: Número de semillas por superficie  
NSVP: Número de semillas por vaina potencial  
NSVR: Número de semillas por vaina real  
NV: Número de vainas por superficie  
*Path coefficient análisis*: Análisis de sendero  
PLSR: “*Partial least squares regression*”  
PUS: Peso unitario de semillas  
Rad: Radiación  
REML: “*Restricted maximum likelihood*”  
REND: Rendimiento  
rF(XY): Correlación fenotípica  
rFT: Correlación fenotípica total  
rG(XY): Correlación genotípica  
RGB: “*Red Green Blue*”  
 $\sigma^2_f$  Varianza: fenotípica  
 $\sigma^2_g$  Varianza: genotípica

## RESUMEN

### **Aspectos ecofisiológicos y genéticos de la interacción número de vainas, número de semillas por vaina y peso unitario de semillas y su impacto en el rendimiento potencial del cultivo de soja**

El principal objetivo de los programas de mejoramiento es el incremento del rendimiento (REND). En soja esta mejora está estabilizada en valores bajos, posiblemente porque el carácter de selección más utilizado es el REND, el cual presenta una baja heredabilidad ( $H^2$ ) y una alta influencia ambiental. Una alternativa potencialmente superadora es la de realizar selección por componentes de REND. Sin embargo, las posibles compensaciones entre componentes, el escaso conocimiento de los factores ambientales y genéticos que los regulan, y/o la escasa variabilidad genética para los caracteres a seleccionar, han determinado que la selección por componentes aún no sea utilizada. El número de semillas por vaina potencial (NSVP) es un componente del número de semillas por unidad de superficie (NS), que presenta alta  $H^2$  y baja influencia ambiental, pudiendo ser utilizado como carácter de selección, al igual que el peso unitario de semillas (PUS). No obstante, hasta el momento, es poco clara la relación que se establece entre los caracteres NSVP, PUS, número de vainas por unidad de superficie (NV) y el REND en poblaciones con variabilidad genética para el NSVP y PUS, en distintos ambientes de producción (AMB). Por ello, el objetivo de este trabajo de tesis fue evaluar las relaciones fisiológicas y genéticas que se establecen entre los componentes NV, NSVP y PUS y su impacto sobre el REND potencial del cultivo de soja en un grupo de líneas hermanas con variabilidad para el NSVP y para el PUS en seis AMB. Aumentos en el NSVP generaron un aumento directo en el número de semillas por vaina real (NSVR), independientemente del AMB y ABORTO. No se observó compensación entre el NSVP y PUS, sugiriendo que la disponibilidad de asimilados no influye en la relación que se establece entre ambos y que la regulación genética de los mismos sería independiente. A su vez, si bien el NSVP se asoció negativamente con el NV, la compensación entre estos componentes no fue absoluta lográndose altos REND en algunos genotipos de alto NSVP. Por último, el NSVP fue el segundo componente con mayor contribución a la variabilidad del REND, que juntamente con su alta  $H^2$  y alto avance genético sugieren que la selección por componentes basado en esta variable sería una buena estrategia para incrementar el potencial de rendimiento de las variedades actuales de soja.

Palabras Claves: Soja, Número de Semillas por Vaina, Peso Unitario de Semillas, Rendimiento, Mejoramiento.

## ABSTRACT

### **Eco-physiological and genetic features of pod number, seed per pod and seed size interaction, and its impact in soybean yield potential**

Yield improvement is the primary goal of any crop breeding program. In soybean, genetic gain is stabilized at low values. This result is the consequence of selecting yield “per se”, a trait that has low heritability ( $H^2$ ) and is highly affected by environmental factors. Yield component selection could be an alternative approach to the traditional breeding strategy based on yield. However, the application of this alternative strategy is often disregarded because of the existence of trade-off effect among yield components, the scarce knowledge about environmental and genetic regulation, and the absence of populations with high genetic variability. Potential seed per pod (PSPP) is a component of seed number (SN), which has high  $H^2$  and low environmental effect, as well as, seed weight (SW), so both traits could be used in yield component selection. Nevertheless, the relationship among PSPP, SW, pod number (PN), and yield in populations with genetic variability for PSPP and SW grown in different environments has been poorly explored. Thus, the objective of this thesis was to evaluate the eco-physiological and genetic relationships among yield components in a population of sibling lines with wide variability in PSPP and seed weight (SW) grown in six environments. Increasing PSPP rise SPP developed (SPPD), regardless seed abortion and environment. No trade-off between PSPP and SW was observed, indicating that photoassimilate availability was not a limitation and that the genetic regulation of both traits could be independent. Although PSPP was negatively associated with PN, the trade-off between these yield components was not absolute, enabling high yields in some genotypes with high PSPP. Finally, PSPP was the second variable with a major contribution to yield variation, which together with its high  $H^2$  and genetic progress resulted in a potential trait to be considered for soybean yield improvement.

## I. INTRODUCCIÓN

### I.1. Soja: importancia a nivel regional y mundial

La soja cultivada [*Glycine max* (L.) Merr.] es una especie autógama perteneciente a la familia Fabaceae, subfamilia Papilionoidea. Es la oleaginosa de mayor importancia a nivel regional y mundial, por los volúmenes comercializados como poroto o subproductos aceite y harinas. La importancia principal de este cultivo radica en su alto contenido de proteína de alto valor biológico (35-40%) y aceite de buena calidad (18-22%), con una alta proporción de ácidos grasos esenciales y bajo contenido de grasas saturadas lo que la hace adecuada tanto para la alimentación humana como animal (Ridner et al., 2006). Además, es una fuente importante de vitaminas del complejo B y de minerales (hierro, calcio, fósforo, zinc).

Más del 80 % de la producción total de soja está concentrada en Estados Unidos, Brasil, y Argentina (<https://ipad.fas.usda.gov>). Particularmente, Argentina ocupa el primer lugar como exportador de harina y aceite y el tercer lugar como productor mundial de grano de soja (<https://www.bcr.com.ar/>). A su vez, su cadena agro-industrial es una parte importante del desarrollo del país por su función social en la generación de empleo (18 %), y por su función económica en la generación del valor agregado de los bienes de la economía (45 %) y la generación de divisas por exportaciones (27 %) ([www.acsoja.org.ar](http://www.acsoja.org.ar); [www.fundacionfada.org](http://www.fundacionfada.org)).

### I.2. Producción de soja en Argentina: principales desafíos

En Argentina, el cultivo masivo de soja comenzó en la década de 1970, con un área sembrada de 660.000 hectáreas (ha) y 1,4 millones de toneladas (Mt) producidas en la campaña 1976/77. En los siguientes años su producción mostró un desarrollo creciente y sostenido debido, por un lado, al incremento en la superficie sembrada y por otro, al aumento de la productividad del cultivo (Satorre, 2011). En las últimas diez campañas agrícolas se sembraron en promedio 18,4 Mha con un rendimiento (REND) promedio de 2800 kg.ha<sup>-1</sup> alcanzando una producción de 50 Mt, lo que representa un aumento de 28 veces la cantidad de ha sembradas respecto a la campaña 1976/77 (<http://magyp.gob.ar>). Este incremento sostenido en la producción de soja ha consolidado a la Argentina como tercer productor de la oleaginosa a nivel mundial (FAOSTAT, 2021).

Para el 2050, se proyecta que la población mundial aumentará a 9,3 billones de personas, lo que incrementará la demanda de alimentos, haciendo necesario un aumento en la producción mundial de cultivos del 70 al 100% (Tian et al., 2021). Para satisfacer esta demanda es posible, por un lado, aumentar el área sembrada y por otro, incrementar la

productividad de los cultivos. El incremento de la producción por unidad de superficie es de las opciones, la ambientalmente más sustentable. Por lo tanto, el estudio fisiológico y genético de características morfofisiológicas que permitan incrementar el potencial de rendimiento por unidad de superficie es uno de los grandes desafíos de los programas de mejoramiento del cultivo de soja.

### **I.3. Mejoramiento del cultivo de soja**

La soja cultivada *G. max* proviene de la domesticación de la soja silvestre anual (*Glycine soja* Sieb. and Zucc). Producto de la domesticación, se han obtenido más de 45000 variedades locales que se mantienen en los bancos de germoplasma de *G. max* alrededor de todo el mundo. Pese a la vasta diversidad genética de esta especie, solo 17 genotipos (0.04 %) se han utilizado como progenitores de las nuevas variedades de soja en los Estados Unidos. Como consecuencia de este proceso de domesticación, selección y mejora del cultivo ha ocurrido una reducción significativa en la diversidad genética, lo que ha conducido a una pérdida del 81 % de los alelos silvestres y a un cambio en la frecuencia de los alelos del 60 % de los genes (Hyten et al., 2006).

Particularmente en Argentina, las primeras variedades registradas se originaron a partir del cruzamiento de variedades estadounidenses liberadas previamente al mercado (Rossi, 2012). Pese a que los programas de mejoramiento del país han utilizado una base genética aún más estrecha que la Norteamérica, el progreso genético obtenido ha sido similar en ambos países. Recientemente se informó que la ganancia genética en la región central de Argentina en los últimos 35 años ha sido de 44 kg.ha<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup> en términos absolutos y de 1,1 %.año<sup>-1</sup> en términos relativos. Además se ha observado un mayor progreso genético en los genotipos de menor REND (1,7 %.año<sup>-1</sup>) en relación a los genotipos mayor REND (0,9 %.año<sup>-1</sup>) (de Felipe y Alvarez Prado, 2021)

Notablemente, el 50 % del aumento en la productividad de este cultivo se ha relacionado con la mejora genética y el 50 % restante con el manejo agronómico del cultivo (de Felipe et al., 2016). Con respecto a la mejora genética, los fitomejoradores han desempeñado un rol fundamental en el incremento del REND de soja, lo cual ha quedado demostrado en el lanzamiento continuo de nuevas variedades con mayor potencial de REND. Sin embargo, a pesar de las nuevas tecnologías disponibles como la selección genómica o la edición génica, los principales semilleros siguen utilizando al REND “per se” como carácter de selección, sin considerar individualmente ningún componente específico relacionado con el mismo (Vogel et al., 2021). Una posible causa, es que los mejoradores hayan encontrado compensaciones entre componentes de REND, principalmente entre el NS y el PUS, lo que ha desalentado la

incorporación de estos caracteres como criterio de selección. Por lo tanto, conocer los mecanismos fisiológicos, genéticos y moleculares de este tipo de compensaciones es crítico para la identificación de oportunidades que aceleren la ganancia de REND a través de hibridaciones basadas en caracteres específicos (de Felipe et al., 2020).

Finalmente, para que un programa de mejoramiento basado en componentes resulte exitoso deberían considerarse al menos los siguientes aspectos: i) factores genéticos y ambientales que regulan cada uno de los componentes de REND; ii) posibles compensaciones entre componentes y las causas de las mismas; iii) existencia de amplia variabilidad genética para el/los carácter/es a seleccionar, entre otros (Egli, 2017).

#### **I.4. Modelo de determinación de rendimiento en soja**

El REND en soja está determinado principalmente por el número de semillas por unidad de superficie (NS) y el peso unitario de las mismas (PUS). El NS a su vez, es la resultante del número de vainas por unidad de superficie (NV) y del número de semillas por vaina desarrolladas (NSVR) (Bianchi et al., 2020; Van Roekel et al., 2015). Los componentes NV, NSVR y PUS se definen de manera secuencial durante el desarrollo del cultivo y poseen diferentes requerimientos fisiológicos y ambientales.

Dentro de los componentes numéricos del rendimiento, el NV se determina durante un período que comienza alrededor de floración y se extiende hasta el comienzo del llenado de granos (R5) (Pigeaire et al., 1986; Board y Tan, 1995; Jiang y Egli, 1995; Egli, 1997). Debido a la estrecha asociación que existe entre el NV, NS y REND (Herbert y Litchfield, 1982; Board et al., 1999, 2003; Ball et al., 2001), estos estadios fenológicos son propuestos como críticos en la determinación del REND en soja (Egli, 1997). A partir de floración el número de vainas incrementa de manera sostenida hasta alcanzar un valor máximo alrededor de R5, momento en el cual se produce un período de abscisión. Por lo tanto, el NV a cosecha es el resultado del balance entre dos componentes: el NV iniciadas y el NV abscionadas; ambos componentes altamente influenciados por el ambiente (Board y Tan, 1995; Quijano y Morandi, 2011)

Por su parte, el NSVR es resultado del balance entre número de semillas por vaina potencial (NSVP) y el número de semillas abortadas (ABORTO). El NSVP es un promedio ponderado de vainas con distinto número de semillas, incluyendo tanto semillas desarrolladas como abortadas (Bianchi et al., 2020; Quijano y Morandi, 2011). En las variedades de soja cultivada se pueden encontrar vainas con 1-, 2-, 3-, y 4-semillas (excepcionalmente alguna con 5-semillas), observándose normalmente una mayoría de vainas de dos clases consecutivas, propia de cada cultivar. Las variedades actuales presentan en promedio un

NSVP = 2,82 (rango: 2,37 a 3,01), indicando que las mismas poseen vainas con 2- y 3-semillas, en distintas proporciones, con nulo o bajo porcentaje de vainas con 4-semillas (Bianchi, 2018). Por otro lado, el ABORTO se produce fundamentalmente a inicios del período de crecimiento lineal de semillas. Mientras que el NSVP es de los componentes de rendimiento el que presenta una mayor contribución de los factores genéticos en la determinación del carácter, el ABORTO presenta una alta influencia ambiental (Bianchi, 2018; Egli y Bruening, 2002; Kundu et al., 2016; Munier-Jolian et al., 1993; Quijano y Morandi, 2011).

Con respecto al PUS, cada genotipo presenta un tamaño potencial de semillas, el cual está determinado genéticamente, y se terminan de definir durante el período de llenado de semillas, fundamentalmente por la actividad de la fuente (Egli y Zhen-wen, 1991).

En general, las variaciones en REND están principalmente asociadas con variaciones en el NS y estas a su vez, con cambios en el NV (Board y Maricherla, 2008; Burroughs et al., 2023; Egli, 2013; Quijano y Morandi, 2011). En parte, estos resultados pueden explicarse por la alta influencia que presenta el ambiente en la determinación del NV, lo que determina una mayor variabilidad de este componente ante cambios en las condiciones de desarrollo del cultivo. Y por otro lado, a que en general en los estudios en los que se evalúan componentes de rendimiento en soja, son realizados con genotipos con escasa y/o nula variabilidad para el NSVP y/o el PUS; lo que indica que la importancia de estos componentes en la determinación del REND ha sido poco explorada.

#### **1.4.1. Aspectos fisiológicos relacionados con el rendimiento y sus componentes**

Manipulaciones en la tasa fotosintética durante la etapa reproductiva temprana (R1-R5) (Fehr y Caviness, 1977), generadas a través del sombreo (Egli y Zhen-Wen, 1991; Jiang y Egli, 1995), suplementación con luz (Mathew et al., 2000), fertilización con CO<sub>2</sub> (Hardman y Brun, 1971) o defoliaciones (Board y Tan, 1995) han impactado significativamente en el NV y el NS. Estos resultados han llevado a inferir, por un lado, que el NS y por consiguiente el REND, está directamente relacionado con la fotosíntesis neta durante el periodo de floración y fijación de vainas y por otro, que el NS estaría limitado por la disponibilidad de asimilados durante dicho período (limitante por fuente) (Egli y Zhen-Wen, 1991; Board y Tan, 1995; Board y Harville, 1998). Este concepto de limitante por fuente ha sido ampliamente utilizado para explicar las compensaciones que en muchas oportunidades se observan entre los componentes de REND. Así, Hartwig y Edwards (1970) observaron que, isolíneas que presentaban altos PUS definían menor NS y aquellos que presentaban semillas más pequeñas definían mayor NS. Las diferencias en el NS, estaban asociadas al NV, por lo tanto, semillas pequeñas desarrollaban más vainas y semillas grandes menos vainas. Los autores atribuyeron esas diferencias en el NV a la disponibilidad de agua y nutrientes durante

el desarrollo de las semillas. Otros autores han observado que incrementos en el NSVP provocaban disminuciones en el número de vainas por planta (Hicks et al., 1969) o en el PUS (Dinkins et al., 2002; Mandl y Buss, 1981). Por su parte, Sayama et al. (2017) observaron que isolíneas con mayor NSVP presentaron menor PUS y sugirieron que habría una competencia por la asignación de recursos entre semillas de una misma vaina.

Estas evidencias dan sustento a la idea que para aumentar el NS es necesario incrementar el tamaño o actividad de la fuente. Sin embargo, actualmente existen trabajos sobre incrementos del NS a través de manipulaciones genéticas. En arroz se ha demostrado que el gen *NUMBER OF GRAINS 1 (NOG1)* aumenta el REND a través del incremento en el número de granos por panícula sin modificar ni el número de panículas por planta ni el peso del grano (Huo et al., 2017). Además, resultados propios, obtenidos para dos pares de isolíneas con distinto NSVP (3,0 vs. 3,6 sem.vaina<sup>-1</sup>) sembrados a campo en alta y baja densidad (14-16 y 28-30 plantas.m<sup>-2</sup>, respectivamente), en dos años y condiciones de alta productividad (*i.e.* sin limitantes hídricas ni nutricionales), demostraron que el impacto positivo de aumentar el NSVP sobre el NS se mantuvo constante para todo el rango de variación de NV (rango: 1062-1821 vainas.m<sup>-2</sup>). Estos resultados demostraron que el incremento en el NS debido al aumento en el NSVP, es independiente del NV (Bianchi et al., 2020). Por otra parte, si bien en dicho estudio, las isolíneas de mayor NSVP fueron genotipos que además presentaban menor PUS, en algunas condiciones de cultivo (*e.g.* baja densidad), el aumento en el NS, sobrecompensó el menor PUS, obteniendo mayor REND.

Además, a partir del análisis preliminar de un conjunto de líneas endocriadas recombinantes (LERs), obtenidas a partir del cruzamiento de líneas experimentales con diferentes NSVP y PUS, no se encontró asociación entre el NSVP y el número de vainas por planta, entre el NSVP y el PUS (Bianchi, 2018) y entre el número de vainas por planta y el PUS (datos no publicados). Para la misma población de LERs, se observó que líneas con altos valores de NSVP (3,5) podían presentar tanto bajo (147 mg) como alto (192 mg) PUS sugiriendo que, a través de una mejora dirigida, sería posible lograr aumentos simultáneos en ambos caracteres. Estos resultados promisorios se realizaron a nivel de planta individual, por lo que se desconoce el impacto que podría tener la variación del NSVP y/o del PUS sobre el REND a nivel de cultivo, teniendo en cuenta además que el NV varía significativamente ante cambios en el ambiente productivo (Bianchi, 2018; Burroughs et al., 2023; Kundu et al., 2016; Mandić et al., 2020).

En este sentido, es posible que el grado de asociación que se establezca entre los componentes NSVP, PUS, NV y de estos con el REND se modifique en función de las condiciones ambientales a la que sea expuesto el cultivo. Por lo tanto, si bien es posible que se presenten compensaciones entre los componentes del REND, dichas compensaciones

no necesariamente serán absolutas y dependerán en parte del nivel de recursos disponibles (Bennett et al., 2012; Venable, 1992). De hecho, las compensaciones entre componentes de rendimiento a lo largo de la historia del mejoramiento del cultivo de soja no han sido absolutas y ha quedado demostrado por el progreso genético del cultivo (de Felipe et al., 2016; Santos et al., 2017). Finalmente, la mejora en el REND va a depender de cómo se combinen los distintos componentes que lo conforman, del peso relativo de cada uno de ellos en la definición del mismo y del ambiente productivo en el que se expresen.

#### **1.4.2. Aspectos genéticos relacionados con el rendimiento y sus componentes**

El REND es un carácter multigénico, afectado por la contribución de muchos genes distribuidos en todo el genoma del cultivo. Esta complejidad genética se incrementa aún más por las interacciones entre los genotipos y el ambiente, afectando la tasa de progreso genético en los programas de mejoramiento (Vogel et al., 2021). Se ha propuesto que, descomponer el REND en sus componentes más simples, es una estrategia que permitiría reducir el efecto de estas interacciones. Por lo tanto, la identificación, caracterización y mejora de caracteres asociados al REND que se mantengan estables a través de los ambientes es una alternativa que podría implementarse para lograr con éxito mejoras en el REND del cultivo de soja (Messina et al., 2011; Tsutsumi-Morita et al., 2021).

Los componentes de rendimiento NV, NSVP y PUS presentan distinta sensibilidad al ambiente. En trabajos previos, se ha observado que el NV es uno de los componentes de REND el que presenta menor heredabilidad ( $H^2$ ), indicando que los factores del ambiente son más importantes en la determinación del carácter que los factores genéticos (Ahmad et al., 2023; Kuswantoro, 2017). Por el contrario, el NSVP y el PUS han presentado valores de  $H^2$  más elevados, lo que indica una mayor contribución de los factores genéticos en la expresión de ambos caracteres, convirtiéndolos en un objetivo interesante de selección para mejorar el potencial de REND en soja (Bianchi, 2018; Fujii et al., 2018; Ghiday et al. 2017).

Pese a la mayor estabilidad ambiental que presentan el NSVP y el PUS, actualmente los programas de mejoramiento no los han incluido como caracteres de selección. Una posible causa podría estar relacionada con las compensaciones entre componentes de REND citadas en el apartado anterior, lo que indicaría que el aumento de uno de estos componentes podría conducir a una disminución en el otro, e inclusive en el NV. Aunque las asociaciones negativas entre componentes de REND se han relacionado con limitantes en la disponibilidad de recursos (Venable, 2012), también podrían estar relacionadas con factores genéticos, lo que determina la importancia de estudiar los factores que regulan dichas compensaciones. Si las

causas de las compensaciones son genéticas y estas dependen de factores como la pleiotropía o el desequilibrio de ligamiento, la respuesta a la selección podría verse restringida (Gardner y Latta, 2007; Gnan et al., 2014). En este contexto, Gnan et al. (2014), trabajando con un conjunto de líneas avanzadas de *Arabidopsis thaliana* derivadas de intercruzas multiparentales, encontraron que tanto el peso como el número de las semillas eran influenciados por un elevado número de QTLs no superpuestos; sugiriendo que ambos caracteres tienen regulaciones genéticas independientes. Estos autores concluyeron que la compensación (en inglés “trade-off”) entre peso y número de semillas tendría un rol menor en la explicación de la variación fenotípica de estos componentes. Por el contrario, Fujii et al. (2018), a partir de un estudio de una población de LERs obtenida de un cruzamiento biparental entre genotipos de soja con distinto PUS, observaron que este componente se correlacionó negativamente con el NV y con el número de óvulos por vaina. En dicho estudio se observó que las regiones cromosómicas que regulaban el PUS también afectaban negativamente otros componentes del REND como el NV y el número de óvulos por vaina, sugiriendo que la compensación observada entre componentes de REND estaría regulada genéticamente. Por lo tanto, la información que se dispone hasta el momento sobre las bases que determinan las asociaciones entre componentes de REND es controversial, al igual que su impacto sobre el REND final del cultivo.

## **II. HIPÓTESIS**

### **II.1. Hipótesis General**

El grado de asociación que se establece entre los componentes de rendimiento NSVP, PUS y NV y de estos con el REND depende de factores genéticos y del ambiente.

### **II.2. Hipótesis Específicas (HE)**

HE1. En ambientes sin limitantes hídricas ni nutricionales, las compensaciones entre componentes de rendimiento no son absolutas e incrementos en el NSVP y PUS aumentan el REND en soja.

HE2. Las relaciones que se establecen entre los componentes NSVP, PUS, NV y de estos con el REND son afectadas por el ambiente de producción (combinación de fecha de siembra y densidad).

HE3. El peso relativo que representan NSVP, PUS y NV en la definición del REND del cultivo, es modificado por el ambiente de producción (combinación de fecha de siembra y densidad).

HE4. Los componentes NSVP, PUS y NV y estos con el REND presentan baja correlación genotípica.

## **III. OBJETIVOS**

### **III.1. Objetivo General**

Evaluar las relaciones fisiológicas y genéticas que se establecen entre los componentes NSVP, PUS y NV y su impacto relativo sobre el REND potencial del cultivo de soja, en un grupo de líneas hermanas con variabilidad para el NSVP y PUS caracterizadas en distintos ambientes, generados por la combinación de fecha y densidades de siembra.

### **III.2. Objetivos Específicos (OE)**

OE1. Evaluar el impacto de incrementar el NSVP y el PUS sobre el NV y sobre el REND en germoplasma moderno de soja.

OE2. Evaluar cómo influye el ambiente de producción (combinación de fecha de siembra y densidad) sobre las relaciones que se establecen entre NSVP, PUS, NV y el REND.

OE3. Estimar el peso relativo que presenta cada variable sobre la definición del REND del cultivo y comprobar si el mismo es modificado por el ambiente de producción (combinación

de fecha de siembra y densidad).

OE4. Estimar el grado de correlación genética y fenotípica que se establece entre las variables NSVP, PUS, NV y de estas con el REND.

## IV. MATERIALES Y MÉTODOS

### IV.1. Material Vegetal

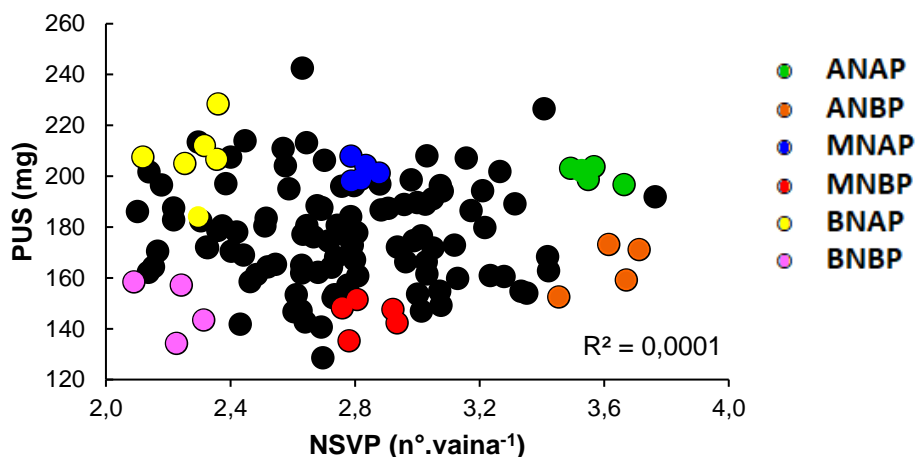
A partir de una población de 131 Líneas Endocriadas Recombinantes (LERs) con variabilidad para el NSVP (rango: 2,09-3,76) y el PUS (rango: 129-243 mg) obtenidas en el Laboratorio de Eco-Fisiología Vegetal (LEFIVE)-(IICAR, CONICET/UNR) (Bianchi, 2018), se realizó una selección disruptiva de 29 líneas con fenotipos extremos para ambas variables. El criterio de selección de estos dos componentes estuvo basado no solo en la variabilidad explorada de ambos caracteres en la población de LERs sino, en su baja correlación fenotípica ( $r = 0,01$ ; ns) y su alta heredabilidad ( $H^2 = 0,98$  y  $0,86$  para NSVP y PUS, respectivamente; datos obtenidos de la población de 131 LERs; comunicación personal Bianchi). Es importante remarcar que la población de LERs de la cual se seleccionaron las líneas, había sido obtenida a partir de parentales de buen comportamiento agronómico y con un rendimiento promedio de 40 qq/ha (comunicación personal Bianchi).

Las 29 líneas seleccionadas presentaban grupo de madurez V largo y eran de hábito de crecimiento indeterminado. Las mismas se agruparon considerando valores de NSVP bajos ( $< 2,3$ ) intermedios (alrededor de 2,8) y altos ( $> 3,5$ ). A su vez, para cada una de estas categorías de NSVP se seleccionaron los individuos con los valores más extremos de PUS. Es importante tener en cuenta que en general las variedades comerciales presentan PUS de entre 160 a 190 mg (promedio = 170 mg; Bianchi, 2018), por lo que para el armado de las categorías se intentaron seleccionar valores que estuvieran por debajo y encima del rango mencionado.

Se conformaron así seis categorías (CAT) que surgieron de las siguientes combinaciones: NSVP bajo y PUS bajo (BNBP); NSVP bajo y PUS alto (BNAP); NSVP intermedio y PUS bajo (MNBP); NSVP intermedio y PUS alto (MNAP); NSVP alto y PUS bajo (ANBP); NSVP alto y PUS alto (ANAP). Esta primera selección se realizó sobre planta individual en la estación de crecimiento 2017/18 (Fig. 1; Tabla 1). Los datos correspondientes a esta estación de crecimiento están detallados en la Tesis de Bianchi (Bianchi, 2018).

En la construcción de las CAT no se tuvo en cuenta como criterio de selección el NV debido a: i) que en numerosos trabajos en los que se ha caracterizado este componente de REND se ha demostrado que diversos factores del ambiente como fotoperíodo, temperatura, estrés hídrico, disponibilidad de nitrógeno, radiación solar interceptada, entre otros, influyen fuertemente en la determinación del carácter (Andriani et al., 1991; Bredan et al., 1978; Board y Tan, 1995; Gibson and Mullen, 1996; Guiamet y Nakayama, 1984; Jiang y Egli, 1995; Kantolic y Slafer, 2001; Morandi et al., 1988) y ii) la baja  $H^2$  observada en la población de LERs a partir de la cual se seleccionaron las líneas utilizadas en esta tesis ( $H^2 = 0,11$ ; Bianchi

y col., 2021).



**Fig. 1.** Líneas seleccionadas a partir de la población de 131 Líneas Endocriadas Recombinantes (LERs) en función del NSVP y el PUS. Los puntos con distintos colores representan las distintas categorías conformadas. Verde: ALTO NÚMERO, ALTO PESO (ANAP), Naranja: ALTO NÚMERO, BAJO PESO (ANBP), Azul: MEDIO NÚMERO, ALTO PESO (MNAP), Rojo: MEDIO NÚMERO, BAJO PESO (MNBP), Amarillo: BAJO NÚMERO, ALTO PESO (BNAP), Fucsia: BAJO NÚMERO, BAJO PESO (BNBP).

**Tabla 1.** Líneas seleccionadas a partir de la población de 131 Líneas Endocriadas Recombinantes en función del número de semillas por vaina potencial (NSVP) y el peso unitario de semillas (PUS) para el desarrollo de esta tesis.

LÍNEA	NSVP (n°.vaina <sup>-1</sup> )	PUS (mg)	CATEGORÍA <sup>1</sup>
J14-97	3,42	199	ANAP
J14-132	3,57	204	ANAP
J14-261	3,55	199	ANAP
J14-262	3,67	197	ANAP
J14-404	3,45	203	ANAP
J14-18	3,67	159	ANBP
J14-109	3,45	153	ANBP
J14-333	3,71	171	ANBP
J14-455	3,61	173	ANBP
J14-94	2,83	199	MNAP
J14-142	2,83	204	MNAP
J14-275	2,74	198	MNAP
J14-383	2,79	208	MNAP
J14-510	2,88	201	MNAP
J14-319	2,94	142	MNBP
J14-334	2,76	148	MNBP
J14-396	2,85	148	MNBP

J14-467	2,81	152	MNBP
J14-507	2,78	135	MNBP
J14-13	2,31	207	BNAP
J14-219	2,23	205	BNAP
J14-266	2,28	213	BNAP
J14-441	2,07	208	BNAP
J14-508	2,32	212	BNAP
J14-511	2,39	228	BNAP
J14-72	2,09	158	BNBP
J14-129	2,33	143	BNBP
J14-173	2,25	134	BNBP
J14-270	2,24	157	BNBP

<sup>1</sup> Categoría: NSVP bajo y PUS bajo (BNBP); NSVP bajo y PUS alto (BNAP); NSVP medio y PUS bajo (MNBP); NSVP medio y PUS alto (MNAP); NSVP alto y PUS bajo (ANBP); NSVP alto y PUS alto (ANAP).

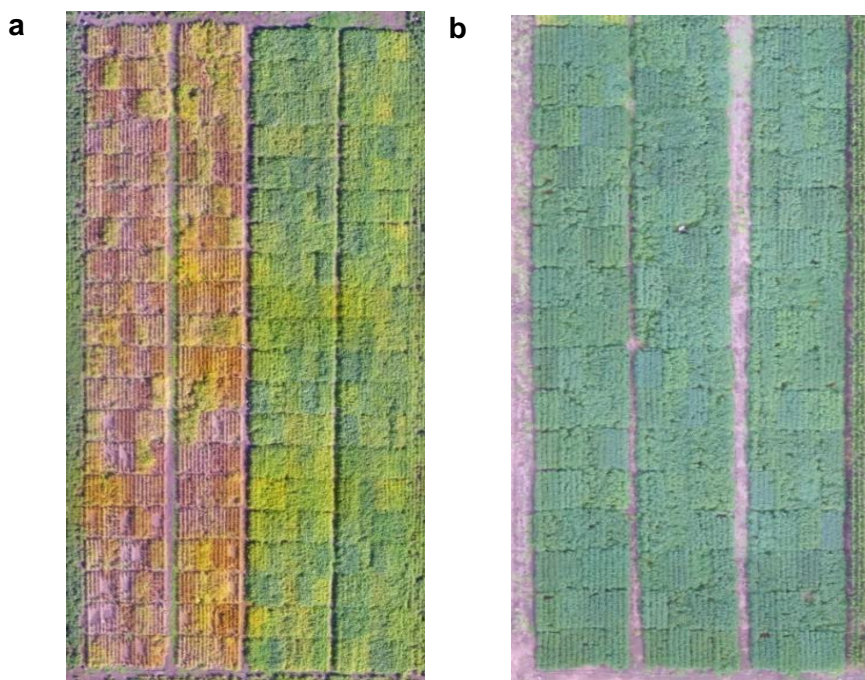
## IV.2. Diseño Experimental

Los experimentos desarrollados en este trabajo de Tesis y el procesado del material vegetal se llevaron a cabo en los laboratorios y el sector de campo pertenecientes al Laboratorio de Ecofisiología Vegetal (LEFIVE), ubicados en el Campo Experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, en la localidad de Zavalla, Argentina (33°01' S, 60°52' O).

En la campaña 2018/19 denominada campaña prueba (CP), se condujo un ensayo preliminar con el objetivo de incrementar la cantidad de semilla y constatar que la clasificación realizada a nivel de planta individual para los caracteres NSVP y PUS, se mantuviera en condiciones de cultivo, utilizando los 29 genotipos experimentales (Tabla 1) y un testigo comercial (DM 5.9 i) como referencia fenológica y desempeño agronómico. El mismo consistió en parcelas de tres surcos de 4 m de largo distanciados a 0,52 m, con una densidad de 14 plantas.m<sup>-2</sup> y una fecha de siembra del 04/01/2019. Se utilizó un diseño en bloque completos al azar con tres repeticiones. A cosecha se analizaron las variables: NV, NSVP, PUS Y REND. Para determinar la potencialidad de las variables NSVP y PUS para distinguir de manera significativa a los genotipos seleccionados entre las seis categorías generadas, se empleó un análisis discriminante canónico (CDA) en el entorno de programación R utilizando la librería "candisc". El resultado del análisis corroboró que las diferencias entre los grupos definidos por la variable categórica CAT fueron altamente significativas (Figura Suplementaria 4).

En las campañas 2019/20 (C1, Foto 1a) y 2020/21 (C2 Foto 1b) se condujeron los experimentos para poner a prueba las hipótesis de esta tesis. En la C1 se realizaron dos fechas de siembra: 15/12/19 y 15/01/20 denominadas C1FS1 y C1FS2, respectivamente,

combinadas con dos densidades de siembra, alta densidad (AD) y baja densidad (BD). En la C1FS1 la densidad efectiva fue de 12 plantas.m<sup>-2</sup> y 24 plantas.m<sup>-2</sup>, para BD y AD densidad, respectivamente. En la C1FS2 la densidad fue de 14 plantas.m<sup>-2</sup> y 28 plantas.m<sup>-2</sup> para BD y AD, respectivamente. En la C2, se realizó una única fecha de siembra el 18/12/20 con dos densidades 12 y 24 plantas.m<sup>-2</sup> para BD y AD, respectivamente. Para ambas campañas las parcelas tuvieron cuatro surcos de cuatro metros de largo distanciados a 0,52 m. Las mismas se sembraron al triple de densidad y se ralearon en el estadio fenológico V2 (Fehr y Caviness, 1977), para lograr la densidad objetivo. En todos los casos, se utilizó un diseño en bloques completos al azar con tres repeticiones. Durante todo el ciclo del cultivo se mantuvo un nivel de humedad edáfica mediante riego suplementario, utilizando un sistema de riego por goteo. Para cada estación de crecimiento se registró la temperatura media (°C), la radiación (Rad: MJ.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup>) y las precipitaciones (mm) (Anexo, Tabla suplementaria 1 y Figura suplementaria 1).



**Foto 1.** Imagen captada con dron DJI Phantom 3 (RGB) durante la campaña 2019/20 (C1; **Foto 1a**) y la campaña 2020/21 (C2; **Foto 1b**).

### IV.3. Variables Analizadas

Durante todo el ciclo del cultivo se midió fenología utilizando la escala de Fehr y Caviness (1977). Los estadios registrados para cada campaña fueron: emergencia (VE), plena floración (R2), inicio de crecimiento de semilla (R5), semilla completamente desarrollada (R6) y plena madurez (R8).

Para la determinación del rendimiento (REND), peso unitario de semillas (PUS), número

de semillas por unidad de superficie (NS), número de vainas por unidad de superficie (NV), aborto de semillas (ABORTO), número de semillas por vaina potencial (NSVP) y número de semillas por vaina real (NSVR), se recolectaron cuatro metros lineales de los surcos centrales de cada parcela en el estadio fenológico R8 (Foto 2).

El NSVP se obtuvo del promedio ponderado de vainas con diferente número de semillas y aplicando la siguiente ecuación (Domingo, 1945):

$$\text{NSVP} = [(Va1 \times 1) + (Va2 \times 2) + (Va3 \times 3) + (Va4 \times 4) + (Va5 \times 5)] / \text{total de vainas por planta}$$

Donde: Va1, Va2, Va3, Va4 y Va5 es el número de vainas con una, dos, tres, cuatro y cinco semillas, respectivamente. Se consideraron semillas completamente desarrolladas, semillas incompletamente desarrolladas y abortadas) (Bianchi et al., 2020).

El NV se calculó como la sumatoria de las vainas presentes en los cuatro metros lineales muestreados y se expresó por metro cuadrado. El PUS (mg) fue determinado como el peso seco (semillas secadas en estufa a 70 °C por un tiempo de 48 horas) promedio de 500 semillas elegidas al azar según reglas ISTA (international rules for seed testing, 2020). El REND se calculó como el peso seco de todas las semillas presentes en los cuatro metros lineales y se expresó por metro cuadrado. El NS se calculó como el cociente entre REND y el PUS. El NSVR como el cociente entre NS y NV. El aborto (ABORTO) de semillas se calculó como:  $1 - (\text{NSVR}/\text{NSVP})$  y se expresó en porcentaje.



**Foto 2.** Imagen correspondiente a fracción de parcela cosechada en la C1FS1 (margen inferior). Margen superior parcelas próximas a estadio R7 en la C1FS2.

#### IV.4. Análisis estadísticos

Se utilizaron dos modelos estadísticos para analizar los diferentes aspectos planteados en las hipótesis. En el Modelo 1 (Sección IV.4.1), se examinó el efecto de la combinación de diferentes NSVP y PUS, agrupados en categorías, sobre el REND y sus componentes en diversos ambientes productivos. El Modelo 2 (Sección IV.4.2), se empleó para analizar el efecto genotípico en el rendimiento y sus componentes, medido a través de diferentes ambientes, mediante la estimación de los Mejores Predictores Lineales no Sesgados (BLUPs, por sus siglas en inglés: Best Linear Unbiased Predictor; Robinson, 1991). Este mismo modelo se utilizó conjuntamente con el paquete TraitStats (Nitesh et al., 2020) para determinar parámetros genéticos del rendimiento y sus componentes.

##### IV.4.1. Modelo estadístico para analizar el efecto de las categorías

Se evaluó el efecto de diferentes combinaciones de NSVP y PUS sobre el rendimiento y sus componentes en diferentes ambientes utilizando un modelo lineal de efectos fijos (Modelo 1). Los ambientes evaluados surgieron de combinar los diferentes niveles de densidad de siembra (AD y BD) y fecha de siembra (FS1 y FS2) para cada campaña (C1 y C2) y se detallan a continuación en Tabla 2.

**Tabla 2.** Ambientes caracterizados resultantes de la combinación entre campaña, densidad y fecha de siembra

Ambiente <sup>1</sup>	Campaña (C)	Densidad	Fecha de Siembra (FS)
AMB1	C1: 2019/20	Alta Densidad	FS1: 15/12/19
AMB2	C1: 2019/20	Baja Densidad	FS1: 15/12/19
AMB3	C1: 2019/20	Alta Densidad	FS2: 15/01/20
AMB4	C1: 2019/20	Baja Densidad	FS2: 15/01/20
AMB5	C2: 2020/21	Alta Densidad	FS1: 18/12/20
AMB6	C2: 2020/21	Baja Densidad	FS1: 18/12/20

<sup>1</sup>AMB = Ambiente

Previo al análisis de la varianza se verificó la normalidad de los residuos y la homogeneidad de varianzas (Figura Suplementaria 2 y 3; Tabla Suplementaria 2). Las medias individuales se compararon a través del análisis de mínimas diferencias significativas (LSD) con un nivel de probabilidad asociada (P) de 0,05.

El modelo estadístico 1 se detalla a continuación:

$$Y_{ijkl} = \mu + \rho_i + \alpha_j + \beta_{k(j)} + \gamma_{l(i)} + (\rho\alpha)_{ij} + (\rho\beta)_{ik(j)} + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde:

$Y_{ijkl}$ : es la variable respuesta,  $\mu$ : es la media general,  $\rho_i$ : es el efecto del ambiente  $i$ ,  $\alpha_j$ :

es el efecto de la categoría  $j$ ,  $\beta_{k(j)}$ : es el efecto del genotipo  $k$  anidado en la categoría  $j$ ,  $\gamma_{l(i)}$ : es el efecto del bloque  $l$  anidado en el ambiente  $i$ ,  $(\rho\alpha)_{ij}$ : es el efecto de la interacción entre el ambiente  $i$  y la categoría  $j$ ,  $(\rho\beta)_{ik(j)}$ : es el efecto de la interacción entre el ambiente  $i$  y el genotipo  $k$  anidado en la categoría  $j$ ,  $\varepsilon_{ijk}$ : efecto residual.

#### IV.4.2. Modelo estadístico para analizar el efecto genotípico

Para determinar el efecto genotípico sobre el rendimiento y sus componentes a través de los distintos ambientes se obtuvieron los BLUPs. La estimación de los BLUPs al igual que la determinación de los componentes de varianza, se realizó a partir de un modelo lineal mixto (Modelo 2), en el que se consideraron todos los factores del modelo como aleatorios, utilizando la función lmer en el paquete lme4 (Bates et al., 2015), del software estadístico R versión 4.2.2 (R Core Team, 2022). Los parámetros estimados del modelo se obtuvieron utilizando el método de máxima verosimilitud restringida (REML). El modelo estadístico 2 utilizado se detalla a continuación:

$$Y_{ijkl} = \mu + \rho_i + \alpha_j + \beta_{k(i)} + (\rho\alpha)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

$Y_{ijk}$ : es la variable respuesta,  $\mu$ : es la media general,  $\rho_i$ : es el efecto del ambiente  $i$ ,  $\alpha_j$ : es el efecto del genotipo  $j$ ,  $\beta_{k(i)}$ : es el efecto del bloque  $k$  anidado en el ambiente  $i$ ,  $(\rho\alpha)_{ij}$ : es el efecto de la interacción entre el ambiente  $i$  y el genotipo  $j$ ,  $\varepsilon_{ijk}$ : efecto residual.

Para evaluar la relación entre el REND y sus componentes se realizaron análisis de regresión lineal y de correlación de Pearson. Para el análisis de correlación de Pearson se utilizó el paquete Performance Analytics (Carl et al., 2008; de Micheaux et al., 2013), del software estadístico R (R Core Team, 2022). Los coeficientes de correlación fueron formulados mediante la siguiente ecuación:

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x}) (y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \sqrt{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}}$$

Donde  $x$ - e  $y$ - representan el promedio de los valores para las variables  $x_i$  e  $y_i$ , respectivamente.

Con el objetivo de analizar en forma conjunta la relación entre los genotipos

correspondientes a cada categoría definida y las variables para cada uno de los ambientes evaluados, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). El mismo permite ver las similitudes y diferencias existentes en las categorías y genotipos evaluados como así también en las variables, y estimar el peso relativo que presenta cada variable en la explicación de la variabilidad de las observaciones. Además del ACP se aplicó la técnica de modelos de regresión parcial por método de mínimos cuadrados (PLSR), técnica que combina características del análisis de componentes principales y la regresión lineal múltiple con el objetivo de predecir las respuestas utilizando un conjunto de variables latentes ortogonales extraídas de los predictores. PLSR es también un método alternativo a la regresión simple para problemas con muchas variables predictoras altamente colineales (Carrascal et al., 2009; Wold et al., 1984). El PLSR se realizó aplicando el algoritmo NIPALS (*Nonlinear Iterative Partial Least Squares*), en la función PLSR biplot del paquete PLSbiplot1 (R Core Team, 2022).

Finalmente, para determinar la importancia relativa de variables predictoras en una regresión múltiple, se realizó un análisis de la dominancia (Budescu, 1993). El análisis de la dominancia determina la importancia de una variable predictora sobre otra, al comparar la contribución adicional sobre el  $R^2$ . Este análisis permite hacer un ranking de la contribución de las distintas variables predictoras en la varianza total de la variable predicha. El análisis de la dominancia se realizó utilizando la función *domin* del paquete *Domir* (Luchman, 2023; R Core Team 2022).

Los parámetros genéticos que se estimaron para REND y sus componentes fueron: varianza genotípica ( $\sigma^2G$ ) y fenotípica ( $\sigma^2F$ ), coeficientes de variación fenotípica ( $CV_F$ ) y genotípica ( $CV_G$ ), avance genético (AG) para cada carácter y grado de avance genético respecto a la media del carácter (AGM). El análisis se realizó con el paquete *TraitStats*, el cual utiliza las fórmulas que se detallan a continuación.

Los coeficientes de variación fenotípica ( $CV_F$ ) y genotípica ( $CV_G$ ) se estimaron de acuerdo con Burton (1951) de la siguiente manera:

$$CV_F = \sigma^2F / \sqrt{\bar{x}} \times 100$$

$$CV_G = \sigma^2G / \sqrt{\bar{x}} \times 100$$

Donde  $\bar{x}$  = media poblacional.

Los coeficientes se caracterizaron como bajos ( $CV_G$  y  $CV_F < 10$ ), intermedios ( $CV_G$  y  $CV_F$  10-20) o altos ( $CV_G$  y  $CV_F > 20$ ).

El coeficiente de avance genético (AG) fue estimado de acuerdo con Johnson et al. (1955) de la siguiente manera:

$$AG = k \times \sigma_g \times H^2/100$$

Donde: La constante k es el coeficiente de selección estandarizado. El valor de k para una proporción de selección del 5% es de 2,063 (Falconer y Mackay, 1996) y es la que se utilizó para los cálculos,  $\sigma_g$ : es el desvío genotípico y  $H^2$ : es la heredabilidad en sentido amplio.

Por otro lado, a partir de la estimación de los componentes de varianza con el modelo lineal mixto (Modelo 2) presentado en el apartado anterior se calculó para cada carácter la heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ) utilizando la siguiente fórmula (Nyquist and Baker, 1991):

$$H^2 = \sigma^2_G / [\sigma^2_G + (\sigma^2_{GE} / n) + (\sigma^2_e / r n)]$$

Donde:  $H^2$  es la heredabilidad en sentido amplio,  $\sigma^2_G$ : es la variancia genotípica,  $\sigma^2_{GE}$ : es la variancia de la interacción genotipo x ambiente,  $\sigma^2_e$  es la variancia residual de la parcela, y n y r son el número de ambientes y de repeticiones, respectivamente.

La  $H^2$  se caracterizó como baja ( $H^2 < 0,4$ ), intermedia ( $0,4 \leq H^2 < 0,6$ ), alta ( $0,6 \leq H^2 < 0,8$ ) y muy alta ( $H^2 \geq 0,8$ ), según Sing et al. (2001).

Con el objeto de estudiar las asociaciones entre componentes de rendimiento con fines de fitomejoramiento se evaluaron las correlaciones fenotípicas ( $r_{F(xy)}$ ) y genotípicas ( $r_{G(xy)}$ ). Las correlaciones fueron estimadas con el paquete TraitStats del software estadístico R versión 4.2.2 (R Core Team, 2022), con aplicación de las fórmulas de correlación como la describe Al-Jibouri et al. (1958) donde:

Correlación fenotípica:

$$r_{F(xy)} = COV_{F(xy)} / \sqrt{(\sigma^2_{F(x)} \cdot \sigma^2_{F(y)})}$$

Correlación genética:

$$r_{G(xy)} = COV_{G(xy)} / \sqrt{(\sigma^2_{G(x)} \cdot \sigma^2_{G(y)})}$$

Donde:  $r_{F(xy)}$  y  $r_{G(xy)}$ : son los coeficientes de correlación fenotípica y genética entre los caracteres x e y, respectivamente;  $COV_{F(xy)}$  y  $COV_{G(xy)}$ : son las covariancias fenotípicas y

genéticas entre los caracteres x e y, respectivamente;  $\sqrt{(\sigma^2_{F(x)} \cdot \sigma^2_{F(y)})}$  y  $\sqrt{(\sigma^2_{G(x)} \cdot \sigma^2_{G(y)})}$ : son las desviaciones estándar fenotípicas y genéticas entre los caracteres x e y, respectivamente.

Si bien el estudio de las correlaciones entre caracteres es de gran importancia para la selección indirecta de genotipos deseables, estos coeficientes no indican la exacta importancia que tienen los efectos directos e indirectos de esos caracteres sobre la variable de interés (Abbott et al., 2007). Un coeficiente de correlación alto o bajo entre dos variables se puede deber al efecto de una tercera variable o grupo de variables. El método analítico de coeficientes de sendero (*path coefficient analysis*) permite descomponer las correlaciones entre dos variables (X e Y) en una suma del efecto directo de X sobre Y, y los efectos indirectos de X sobre Y, vía otras variables independientes en un sistema de correlaciones. El análisis de sendero tiene por objetivo identificar las posibles explicaciones causales de las correlaciones observadas entre una variable respuesta (dependiente) y una serie de variables predictoras (independientes) (Wright, 1921). Para este estudio el análisis de sendero fue aplicado al REND como variable respuesta y los componentes de rendimiento: NV, NSVP, NSVR, PUS y ABORTO, como variables predictoras. La estimación de los efectos directos e indirectos se realizó con el software Infostat (Di Rienzo et.al., 2020).

## V. RESULTADOS

### V.1. Aspectos eco-fisiológicos relacionados con el rendimiento y sus componentes en germoplasma moderno de soja con variabilidad para el NSVP y PUS

#### V.1.1. Evaluación del rendimiento y sus componentes en líneas con variabilidad para NSVP y PUS agrupadas en categorías

Las agrupaciones de los genotipos por CAT en función del NSVP y el PUS se mantuvieron a través de los distintos ambientes evaluados. Si bien el NSVP fue afectado significativamente por las distintas fuentes de variación evaluadas (Tabla 3), las CAT explicaron el 93 % de la variación total observada para dicho carácter (Tabla 4). Así, para los seis ambientes evaluados, las categorías BNAP y BNP presentaron los menores valores promedio de NSVP (2,3 semillas/vaina), las categorías de MNAP y MNP valores intermedios (2,8 semillas/vaina) y las categorías ANAP y ANBP presentaron los valores máximos (3,4 semillas/vaina) (Fig. 2a). En relación al PUS, las CAT explicaron cerca del 60 % de la variación total observada para dicho carácter (Tabla 4). Los menores valores de este componente de rendimiento se observaron en las categorías ANBP, MNP y BNP (155, 145 y 157 mg/semilla, respectivamente), mientras que las categorías ANAP, MNAP y BNAP presentaron valores máximos (169, 180 y 186 mg/semilla, respectivamente). Este patrón de respuesta se replicó en todos los ambientes analizados (Fig. 2b).

**Tabla 3.** Resultado del análisis de la varianza para los componentes de rendimiento número de semillas por vaina potencial (NSVP), ABORTO, número de semillas por vaina real (NSVR), número de vainas (NV), número de semillas (NS) y rendimiento (REND) de los genotipos agrupados en las seis categorías evaluadas (CAT) en los seis ambientes de producción (AMB).

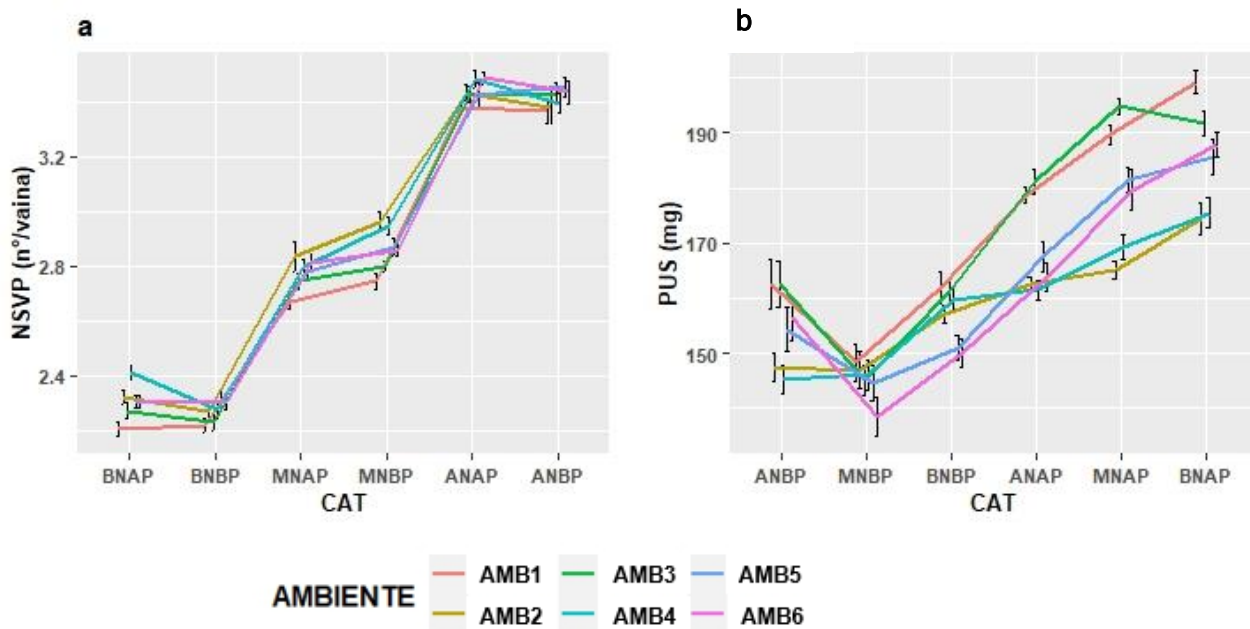
Fuente de Variación <sup>1</sup>	NSVP n°.vaina <sup>-1</sup>	ABORTO %	NSVR n°.vaina <sup>-1</sup>	NV n°.m <sup>-2</sup>	NS n°.m <sup>-2</sup>	PUS mg	REND gr.m <sup>-2</sup>
AMB	***	***	***	***	***	***	***
CAT	***	***	***	***	***	***	***
GE(CAT)	***	***	***	***	***	***	***
AMB x CAT	***	ns	**	**	***	***	ns
AMB x GE(CAT)	***	**	**	**	ns	***	ns

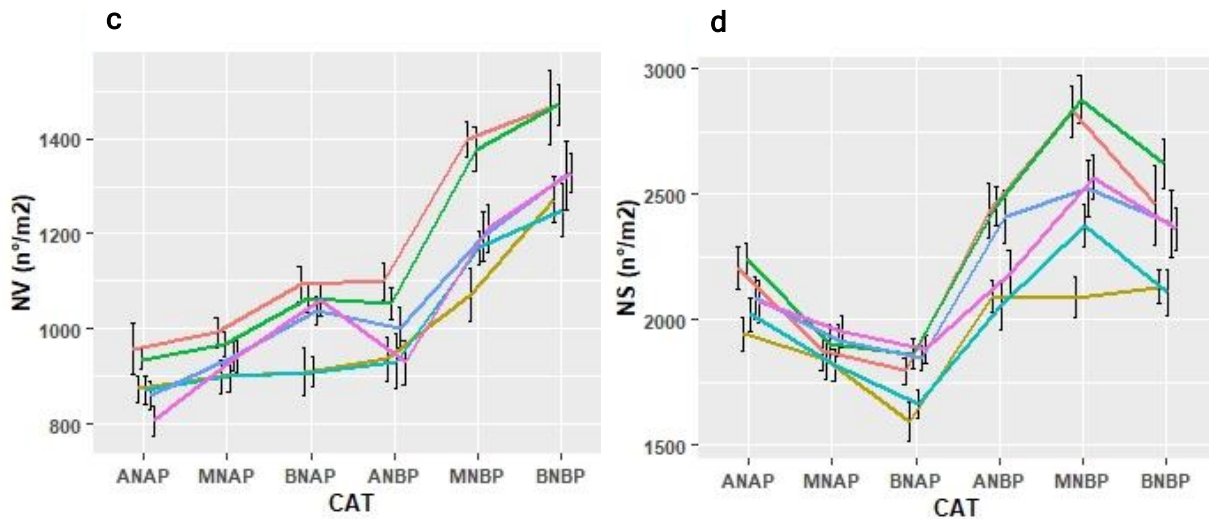
<sup>1</sup> Fuente de Variación: Ambiente (AMB), categoría (CAT), genotipo anidado en categoría (GE(CAT)), AMB x CAT, AMB x GE(CAT). \*\*, \*\*\*, ns: indican el nivel de significancia para cada fuente evaluada a partir del análisis de la varianza con valor de probabilidad asociada de  $p < 0,01$ ;  $p < 0,001$  y ns: no significativo, respectivamente.

**Tabla 4.** Porcentaje de varianza total explicada por el “modelo 1” para los efectos de cada fuente de variación sobre número de semillas por vaina potencial (NSVP), ABORTO, número de semillas por vaina real (NSVR), número de vainas (NV), número de semillas (NS) y rendimiento (REND) de los genotipos agrupados en las seis categorías evaluadas (CAT) en los seis ambientes de producción (AMB).

Porcentaje de la Varianza Total (%)							
Fuente de Variación <sup>1</sup>	NSVP	ABORTO	NSVR	NV	NS	PUS	REND
AMB	0	5	3	8	9	10	30
CAT	93	22	64	47	39	59	6
GE(CAT)	3	10	5	12	12	8	7
AMB x CAT	0	4	2	3	4	5	4
AMB x GE(CAT)	0	20	8	10	9	7	14

<sup>1</sup> Fuente de Variación: Ambiente (AMB), categoría (CAT), genotipos anidados en categoría (GE(CAT)), interacción ambiente por categoría (AMB x CAT), interacción ambiente por genotipo anidado en categoría (AMB x GE(CAT)).



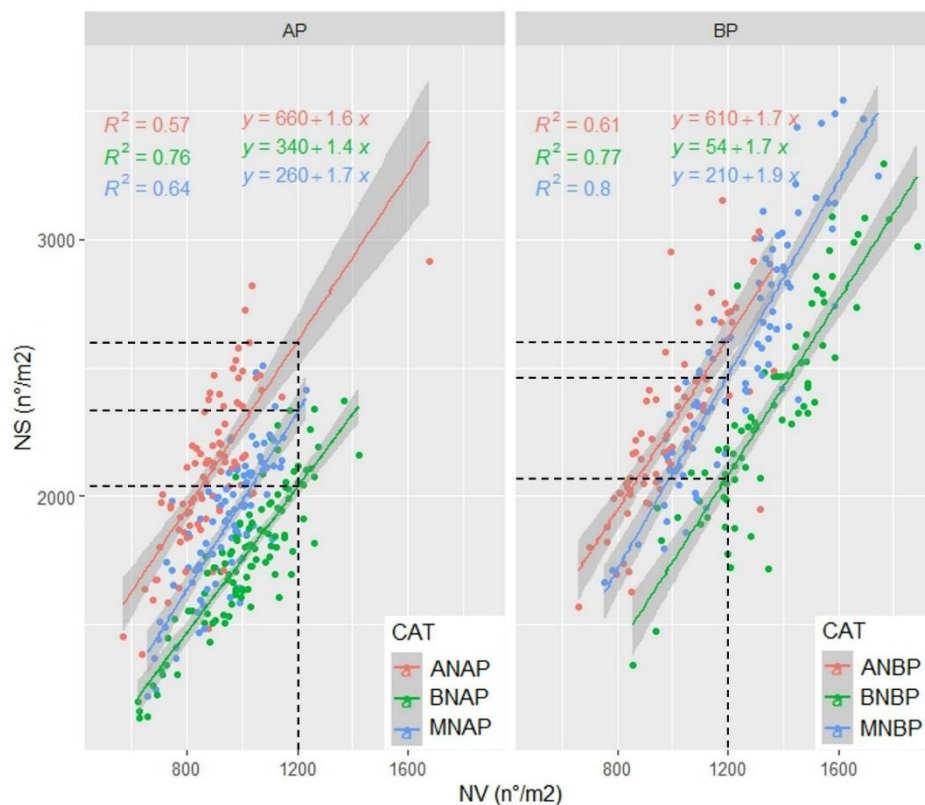


**Fig. 2.** Valores promedio para: a) número de semillas por vaina potencial (NSVP), b) peso unitario de semillas (PUS), c) número de vainas (NV) y d) número de semillas (NS), de los genotipos agrupados en categorías (CAT): NSVP bajo y PUS bajo (BNBP); NSVP bajo y PUS alto (BNAP); NSVP medio y PUS bajo (MNBP); NSVP medio y PUS alto (MNAP); NSVP alto y PUS bajo (ANBP); NSVP alto y PUS alto (ANAP), en seis ambientes de producción, AMB1: C1, FS1 y AD; AMB2: C1, FS1 y BD; AMB3: C1, FS2 y AD; AMB4: C1, FS2 y BD; AMB5: C2, FS1 y AD; AMB6: C2, FS1 y BD.

El componente NSVR presentó una alta asociación con el NSVP. Esta asociación ( $R^2 = 0,67$ ,  $p < 0,01$ ), se mantuvo para todas las CAT y todos los ambientes, incluso a pesar de las diferencias en ABORTO que se observó entre CAT (en AN fue un 4 % y 8 % mayor, respecto de MN y BN, respectivamente). Por lo tanto, las diferencias en el NSVP entre CAT se mantuvieron para el NSVR, y los genotipos con altos valores de NSVP ( $3,4$  semillas.vaina<sup>-1</sup>; Fig. 2a) resultaron en altos valores de NSVR ( $2,4$  semillas.vaina<sup>-1</sup>; Fig. Suplementaria 5a). El componente NV presentó un patrón de variación asociado con las CAT (47 % de la varianza total, Tabla 4), principalmente las generadas en función del PUS, según se observa en la Fig. 2c. Las categorías con BP presentaron mayores NV respecto de las categorías AP, independientemente del NSVP. Esas diferencias fueron mayores al comparar BBNP vs. BNAP y MNBP vs. MNAP respecto ANBP vs. ANAP (24 %, 25 % y 10 %, respectivamente). BBNP presentó los mayores valores de NV en todos los ambientes evaluados y las CAT MNAP y ANAP presentaron los menores valores (Fig. 2c; Fig. Suplementaria 5c).

El efecto combinado de NV y el NSVR sobre el NS se muestra en la Fig. 3. Las diferencias en el NSVR entre CAT, generó que, a igualdad en el NV, las líneas de alto NSVP tuvieron siempre mayores valores de NS respecto de las líneas de medio y bajo NSVP (Líneas punteadas Fig. 3), evidenciando que, pese a las diferencias en el ABORTO, incrementos en el NSVP se traducen en aumentos en el NSVR y el NS. Por otra parte, en la misma figura se observa que para AP, el rango de valores explorados de NV en las tres CAT de NSVP fue similar y menor que para BP (min: 620- max: 1421 para BN; min: 657- max: 1231 para MN y min: 568- max: 1141 para AN), lo que determinó un NV promedio de 1012, 940 y 884

vainas.m<sup>-2</sup> para BN, MN, y AN, respectivamente (Fig. Suplementaria 5c). Sin embargo, en BP, las CAT BN y MN exploraron mayores valores de NV respecto de AN (min: 853- max: 1886 para BN, min: 751-max: 1743 para MN y min: 657-max: 1363 para AN), determinando un NV promedio de 1351, 1237 y 992 vainas.m<sup>-2</sup> para BN, MN y AN, respectivamente (Fig. Suplementaria 5c).

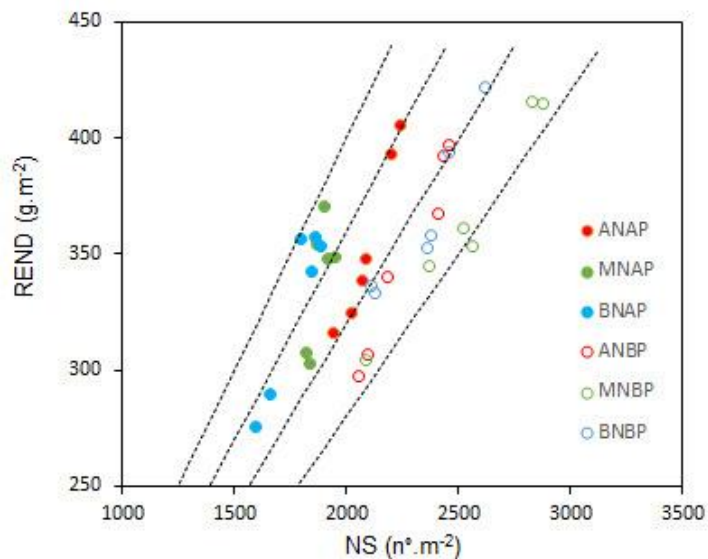


**Fig. 3.** Número de semillas (NS) en función del número del vainas (NV) por unidad de superficie para las categorías de alto peso unitario de semilla (ANAP, MNAP y BNAP) y bajo (ANBP, MNBP y BNBP), para todos los genotipos evaluados en los seis ambientes caracterizados, agrupados por peso unitario de semillas (AP: alto peso; BP: bajo peso).

Las variaciones en el NS fueron el resultado de la combinación de los efectos del NSVP, del ABORTO, del NSVR y del NV. El 51 % de las variaciones correspondió a los efectos de las CAT y de los genotipos agrupados en las CAT (Tabla 4). La CAT MNBP presentó los mayores valores para todos los AMB, seguido por BNBP. Por el contrario, las CAT BNAP y MNAP presentaron los menores valores de NS (Fig. 2d; Fig. Suplementaria 5d). Para las CAT de AN, el rango de NS explorado fue similar (min: 1384-max: 2912 para ANAP y min 1569-max: 3149 para ANBP), determinando una diferencia promedio de 170 semillas.m<sup>-2</sup> entre ANAP y ANBP, respectivamente (7 %). Sin embargo, para las CAT de MN y BN, el rango explorado de NS fue mucho menor para AP respecto BP (min: 1222- max: 2508 para MNAP y min: 1666-max: 3539 para MNBP; min: 1135- max: 2372 para BNAP y min: 1344- max: 3294 para BNBP); lo que determinó una diferencia en promedio de 660 semillas.m<sup>-2</sup> semillas entre

MNAP y MNBP (25 %) y de 569 semillas.m<sup>-2</sup> entre BNAP y BNBP (24%). De esta manera, en las CAT de BP el mayor NS de MN y BN se debió a su mayor NV; mientras que, en las CAT de AP, el mayor NS de AN se debió a su mayor NSVP.

Para la variable REND, solo los efectos de GE, CAT y AMB resultaron significativos en el modelo ( $p < 0,001$ ; Tabla 3). El rango de rendimiento estuvo comprendido entre un mínimo de 209 gr.m<sup>-2</sup> y un máximo de 525 gr.m<sup>-2</sup>, mientras que el valor medio registrado fue de 349 gr.m<sup>-2</sup>. Los AMB1 y AMB2 presentaron los mayores valores de REND (386 gr.m<sup>-2</sup> y 396 gr.m<sup>-2</sup>), seguidos por los AMB5 y AMB6 (356 gr.m<sup>-2</sup> y 345 gr.m<sup>-2</sup>, respectivamente) y finalmente por los AMB3 y AMB4 (305 gr.m<sup>-2</sup> y 317 gr.m<sup>-2</sup>, respectivamente). Para este carácter, las CAT y los GE(CAT) solo explicaron el 13 % de su variabilidad. Los mayores valores de REND se observaron en BNBP (366 grs.m<sup>-2</sup>), MNBP (365 grs.m<sup>-2</sup>) y ANAP (354 grs.m<sup>-2</sup>) no encontrándose diferencias estadísticamente significativas entre las tres CAT, mientras que los menores valores se observaron en BNAP (329 grs.m<sup>-2</sup>) y MNAP (339 grs.m<sup>-2</sup>). Para las categorías de AN no se observaron diferencias significativas en REND entre BP y AP, mientras que si las hubo para las BN y MN ( $p < 0,05$ ). Si bien para el conjunto de datos analizados las variaciones en REND se explicaron más por variaciones en el NS ( $R^2 = 0,64$ ;  $p < 0,0001$ ) que en el PUS ( $R^2 = 0,00033$ ;  $p = 0,68$ ), las categorías con alto PUS presentaron mayor REND en comparación a las de bajo PUS a igualdad en el rango de NS explorado (Fig. 4).



**Fig. 4.** Rendimiento (REND) en función del número de semillas (NS) por unidad de superficie para las categorías de bajo (BN), medio (MN) y alto (AN) número de semillas por vaina potencial discriminadas por alto y bajo peso de semillas (AP: rojo y BP: verde, respectivamente).

### V.1.2. Efecto del genotipo, el ambiente y la interacción genotipo x ambiente sobre el rendimiento y sus componentes en germoplasma moderno de soja con variabilidad para NSVP y PUS

En la tabla 5 se muestran los componentes de varianza obtenidos para cada variable analizada relativizados respecto de la varianza total derivados del “modelo 2”. Para la variable NSVP, el mayor porcentaje de la variabilidad total observada se debió al GE (95 %). El genotipo también explicó un alto porcentaje de la varianza total para el NSVR (68 %), sugiriendo que ambas características se encuentran menos influenciadas por el AMB. Para el PUS, si bien el GE explicó gran parte de la variación observada para dicho componente (64 %), la influencia del AMB y de la interacción GE x AMB en la determinación de la característica fue mayor en comparación a las dos variables citadas anteriormente. Con relación al NV y el NS, el efecto del GE sobre la variabilidad observada para ambos caracteres fue menor que en el NSVP, NSVR y PUS, pero fue superior al efecto del AMB y de la interacción GE x AMB. Finalmente, para las variables ABORTO y REND se observaron los menores efectos del GE. Además, para la variable REND, el mayor porcentaje de la variabilidad estuvo explicada por el AMB (32 %).

**Tabla 5.** Porcentaje de la varianza total explicada por las fuentes de variación genotipo (GE), ambiente (AMB), bloque anidado en ambiente B(AMB), interacción genotipo por ambiente (GE x AMB) y residual para cada componente de rendimiento obtenidos del modelo lineal mixto “modelo2”.

Porcentaje varianza (%)							
Fuente de Variación	NSVP	ABORTO	NSVR	NV	NS	PUS	REND
<b>GE</b>	95	27	68	56	49	64	9
<b>AMB</b>	1	4	3	8	9	10	32
<b>B(AMB)</b>	0	2	1	2	3	2	4
<b>GE x AMB</b>	1	10	5	5	4	9	4
<b>Residual</b>	3	56	24	29	36	14	51

Variables: NSVP: número de semillas por vaina potencial; NSVR: número de semillas por vaina real; NV: número de vainas por unidad de superficie; NS: número de semillas por unidad de superficie; PUS: peso unitario de semillas; REND: Rendimiento.

El modelo lineal mixto se utilizó también para calcular los mejores predictores insesgados (BLUPs) para el REND y sus componentes. El cálculo de los BLUPs se realizó con el objetivo de identificar los genotipos con mayor REND y comparar si el patrón de respuesta era similar a lo observado para las CAT. A partir del cálculo de los BLUPs de REND los genotipos se ordenaron de mayor a menor. Los genotipos correspondientes al cuartil superior e inferior se muestran en la Tabla 6. Los valores de BLUPs variaron entre -30,18 y 23,31 grs.m<sup>-2</sup>. En el

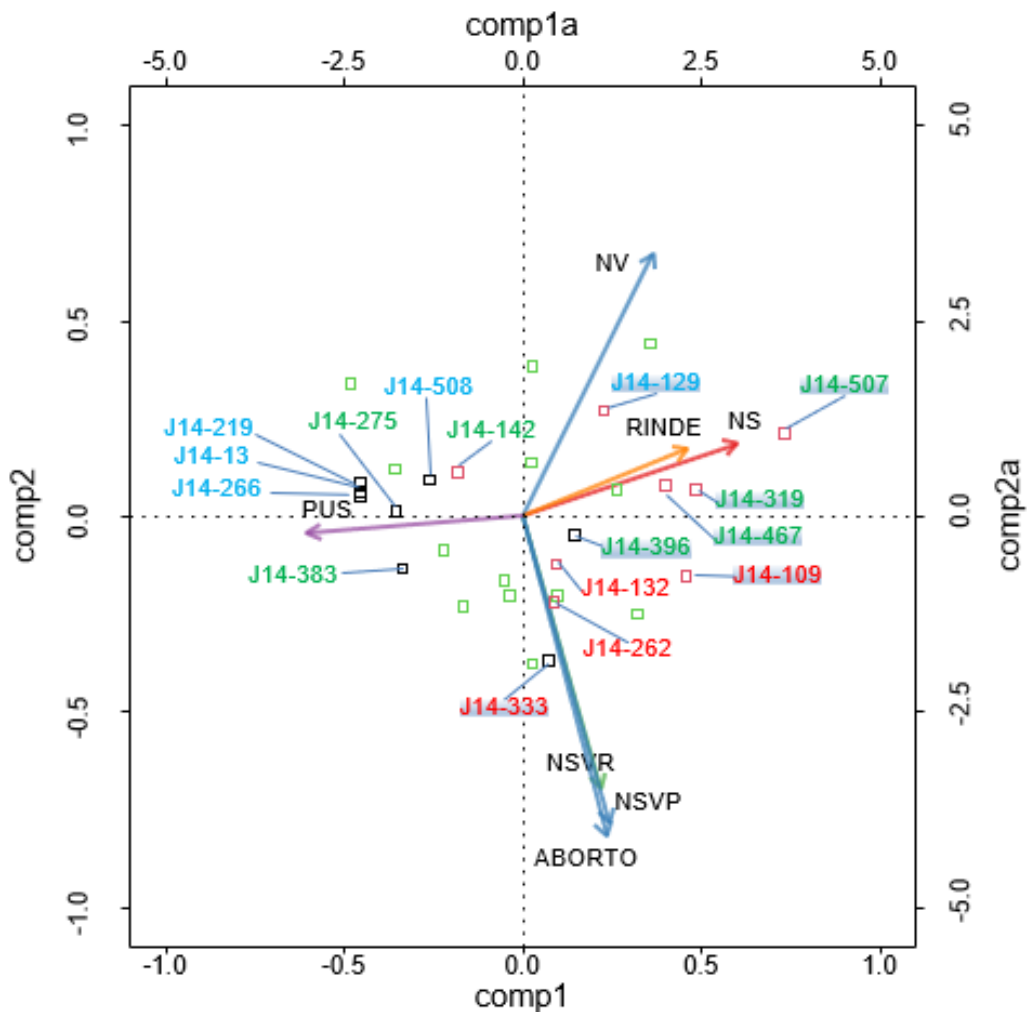
cuartil superior, cuatro de los ocho genotipos correspondían a las CAT MN, tres a AN y uno solo a BN. En el cuartil inferior cuatro genotipos correspondieron a la CAT BN, tres a MN y uno solo a AN. Considerando el PUS, en el cuartil superior se encontró un predominio de las categorías de BP y en el cuartil inferior de AP.

**Tabla 6.** Valores de los mejores predictores lineales insesgados (BLUPs) para la variable rendimiento, correspondientes a los genotipos ubicados en el primer y cuarto cuartil.

Cuartil	Categoría <sup>1</sup>	Genotipo	BLUP	Cuartil	Categoría	Genotipo	BLUP
1	MNBP	J14-467	23,31	4	BNAP	J14-508	-8,63
1	MNBP	J14-507	18,61	4	ANBP	J14-333	-8,84
1	MNAP	J14-142	17,43	4	MNBP	J14-396	-9,43
1	MNBP	J14-319	16,62	4	BNAP	J14-219	-16,43
1	ANBP	J14-109	15,50	4	MNAP	J14-383	-19,20
1	BNBP	J14-129	13,38	4	BNAP	J14-13	-22,35
1	ANAP	J14-132	10,46	4	MNAP	J14-275	-27,52
1	ANAP	J14-262	9,84	4	BNAP	J14-266	-30,17

<sup>1</sup> Categoría: NSVP bajo y PUS bajo (BNBP); NSVP bajo y PUS alto (BNAP); NSVP medio y PUS bajo (MNBP); NSVP medio y PUS alto (MNAP); NSVP alto y PUS bajo (ANBP); NSVP alto y PUS alto (ANAP).

A partir del cálculo de los BLUPs para REND y sus componentes se realizó una regresión de mínimos cuadrados parciales (PLSR) con el objetivo de evaluar la relación entre el REND y sus componentes considerando los 29 genotipos caracterizados (Fig. 5). En el cuadrante derecho se ubicaron los genotipos de mayor REND (cuartil superior, identificados con cuadrados rojos; Tabla 6) y en el cuadrante izquierdo los genotipos de menor REND (cuartil inferior, identificados con cuadrados negros; Tabla 6). El REND estuvo altamente asociado a las variaciones del NS (ello queda representado en la figura a partir de la superposición de los vectores de ambas variables), y el NS fue consecuencia del producto del NV y del NSVR. El NSVR, fue a su vez, fue el resultado del NSVP y del ABORTO (los tres vectores correspondientes a estas variables se encuentran superpuestos). Para algunos genotipos ubicados en el cuartil superior de la variable REND (mayores valores de BLUPs), el NV tuvo mayor peso en la determinación del NS y finalmente del REND; mientras que, para otros, el mayor peso en la determinación del NS estuvo asociado con el NSVR. Contrariamente, los genotipos que presentaron los menores REND (cuartil inferior; menores valores de BLUPs), mostraron menor NS, producto de un menor NV y NSVR y registraron mayores PUS. El PUS tuvo una correlación negativa con el REND y el NS, ya que en la Fig. 5 el vector correspondiente al PUS se encuentra formando un ángulo cercano a los 180° con dichas variables.

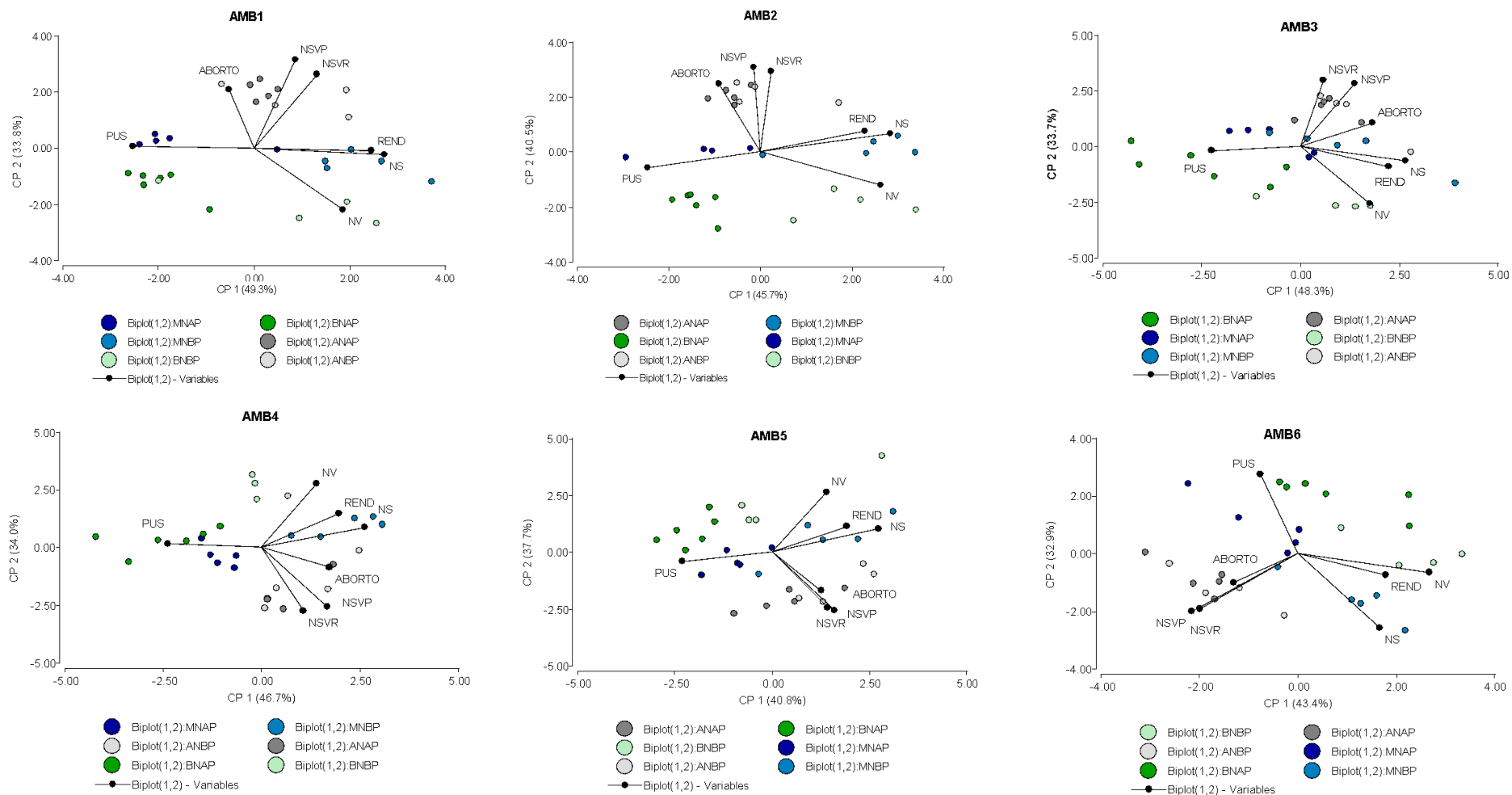


**Fig. 5.** Regresión de mínimos cuadrados parciales (PLSR) para el rendimiento en función del número de semillas por unidad de superficie (NS), peso unitario de semillas (PUS), número de vainas por unidad de superficie (NV), número de semilla por vaina potencial (NSVP), número de semilla por vaina real (NSVR) y aborto (ABORTO) para los 29 genotipos evaluados en los seis ambientes. Los cuadrados rojos representan los genotipos ubicados en el cuartil superior del análisis de BLUPs para rendimiento; los cuadrados negros son los genotipos ubicados en el cuartil inferior y los cuadrados verdes corresponden al resto de los genotipos. Solo se encuentran identificados en la figura los genotipos del cuartil superior e inferior (Tabla 6). Los genotipos correspondientes a las categorías alto NSVP (AN), medio NSVP (MN) y bajo NSVP (BN) se muestran escritos en rojo, verde y azul, respectivamente, y las categorías de alto PUS (AP) y bajo PUS (BP) se muestran sin sombra y con sombra, respectivamente.

### V.1.3. Efecto del ambiente sobre las relaciones que se establecen entre el rendimiento y sus componentes en germoplasma moderno de soja con variabilidad para el NSVP y PUS

Para estimar las asociaciones conjuntas entre el REND y sus componentes en cada uno de los ambientes caracterizados se realizó un análisis de componentes principales (ACP) (Fig. 6). Para todos los ambientes, las componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2, respectivamente) explicaron un alto porcentaje de la variabilidad total observada (~ 80 %). A

su vez, en general, las variables que presentaron mayor peso relativo en la CP1 fueron REND, NS y PUS, mientras que en la CP2 fueron NSVP, NSVR y NV (Tabla 7).



**Fig. 6.** Gráficos Biplot del Análisis de Componentes Principales, realizado con los 29 genotipos caracterizados, en cada uno de los ambientes evaluados. AMB1: C1, FS1 y AD; AMB2: C1, FS1 y BD; AMB3: C1, FS2 y AD; AMB4: C1, FS2 y BD; AMB5: C2, FS1 y AD; AMB6: C2, FS1 y BD. REND: Rendimiento; NS: número de semillas por unidad de superficie; PUS: peso unitario de semillas; NV: número de vainas por unidad de superficie; NSVP: número de semillas por vaina potencial; NSVR: número de semillas por vaina real. BN, MN y AN corresponde a bajo, medio y alto NSVP, respectivamente. BP y AP: corresponde a bajo y alto PUS, respectivamente.

**Tabla 7.** Coeficientes de autovectores obtenidos a partir del Análisis de Componentes Principales, sobre la matriz de correlación discriminados por ambientes

Variables <sup>1</sup>	AMB1		AMB2		AMB3		AMB4		AMB5		AMB6	
	e1	e2	e1	e2	e1	e2	e1	e2	e1	e2	e1	e2
<b>REND</b>	<b>0.48</b>	-0.01	<b>0.44</b>	0.15	<b>0.44</b>	-0.18	<b>0.39</b>	0.29	<b>0.39</b>	0.23	0.36	-0.15
<b>NS</b>	<b>0.53</b>	-0.05	<b>0.54</b>	0.13	<b>0.52</b>	-0.12	<b>0.52</b>	0.18	<b>0.55</b>	0.21	0.34	<b>-0.53</b>
<b>NV</b>	0.37	<b>-0.43</b>	<b>0.50</b>	-0.23	0.35	<b>-0.50</b>	0.28	<b>0.55</b>	0.28	<b>0.53</b>	<b>0.55</b>	-0.13
<b>PUS</b>	<b>-0.50</b>	0.02	<b>-0.47</b>	-0.11	<b>-0.44</b>	-0.04	<b>-0.47</b>	0.04	<b>-0.46</b>	-0.08	-0.15	<b>0.56</b>
<b>NSVP</b>	0.17	<b>0.62</b>	-0.03	<b>0.59</b>	0.27	<b>0.56</b>	0.33	<b>-0.51</b>	0.32	<b>-0.51</b>	<b>-0.44</b>	-0.41
<b>NSVR</b>	0.26	<b>0.52</b>	0.05	<b>0.56</b>	0.12	<b>0.59</b>	0.21	<b>-0.54</b>	0.29	<b>-0.49</b>	<b>-0.40</b>	-0.39
<b>ABORTO</b>	-0.10	0.41	-0.17	0.48	0.36	0.21	0.35	-0.17	0.26	-0.34	-0.27	-0.21

<sup>1</sup>Variables, REND: Rendimiento; NS: número de semillas por unidad de superficie; NV: número de vainas por unidad de superficie; PUS: peso unitario de semillas; NSVP: número de semillas por vaina potencial; NSVR: número de semillas por vaina real. En negrita, se resaltan las variables que presentaron mayor peso en la explicación de la variabilidad de las observaciones para las componentes principales 1 y 2 (e1 y e2, respectivamente). Ambientes: AMB1: C1, FS1 y AD; AMB2: C1, FS1 y BD; AMB3: C1, FS2 y AD; AMB4: C1, FS2 y BD; AMB5: C2, FS1 y AD; AMB6: C2, FS1 y BD

A partir del gráfico de Biplot del ACP y de la matriz de correlaciones, se analizó el grado de asociación entre el REND y los distintos componentes y el nivel de significancia de estas asociaciones para cada uno de los ambientes evaluados (Fig. 6; Tabla 8). Para todos los ambientes caracterizados el patrón de respuesta observado entre el REND y sus componentes fue similar y coincidió con el análisis de PLSR. Sin embargo, el grado de correlación entre las variables se vio modificado por el ambiente (Tabla 8). El REND correlacionó positiva y significativamente con el NS ( $P < 0,001$ ) en los seis ambientes y negativamente con el PUS. Para este último componente, las asociaciones fueron significativas en los AMB 1, 2 y 3 ( $P < 0,05$ ), mientras que en los AMB 4, 5 y 6 las correlaciones negativas entre REND y PUS no fueron significativas. Para la variable NV, la correlación con REND fue positiva y significativa en todos los ambientes evaluados ( $P < 0,001$ ), mientras que para el NSVR, se encontró una asociación positiva y significativa con el REND en el AMB 1 ( $P < 0,05$ ). Para la variable ABORTO no se encontró asociación significativa con el REND en ninguno de los ambientes evaluados (Tabla 8).

**Tabla 8.** Matriz de correlación entre el rendimiento y sus componentes obtenido a partir del análisis de componentes principales, en los seis ambientes caracterizados.

<u>Variable 1</u>	<u>REND<sup>1</sup></u>						
	<u>Variable 2</u>	<u>NS</u>	<u>PUS</u>	<u>NV</u>	<u>NSVP</u>	<u>ABORTO</u>	<u>NSVR</u>
<b>AMB1</b>		0,86***	-0,65***	0,59***	0,26 ns	-0,24 ns	0,43*
<b>AMB2</b>		0,80***	-0,43*	0,60***	0,20 ns	-0,08 ns	0,31 ns
<b>AMB3</b>		0,86***	-0,40*	0,70***	0,19 ns	0,35 ns	0,03 ns
<b>AMB4</b>		0,83***	-0,34 ns	0,68***	0,11 ns	0,18 ns	0,02 ns
<b>AMB5</b>		0,73***	-0,18 ns	0,60***	0,08 ns	0,10 ns	0,05 ns
<b>AMB6</b>		0,57***	-0,05 ns	0,58***	-0,22 ns	-0,22 ns	-0,18 ns

<sup>1</sup> REND: Rendimiento; NS: número de semillas por unidad de superficie; PUS: peso unitario de semillas; NV: número de vainas por unidad de superficie; NSVP: número de semillas por vaina potencial; NSVR: número de semillas por vaina real.

\*, \*\*, \*\*\* indican correlaciones significativas al 0,05, 0,01 y 0,001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns indica que la correlación no es significativa.

Considerando los componentes que fueron objeto de estudio de esta tesis: NSVP y PUS y su asociación con el resto de los componentes de REND; el NSVP no mostró asociación con el PUS, excepto para los AMB 3 y 4, donde se observó una correlación negativa y significativa entre ambos componentes ( $p < 0,05$ ). El NSVP, a su vez, se correlacionó negativa y significativamente con el NV en los AMB1, AMB2, AMB5 y AMB6 ( $p < 0,05$ ). Para los componentes PUS y NV se encontró una asociación negativa y significativa en todos los AMB evaluados ( $p < 0,05$ ). El NSVP correlacionó positiva y significativamente con el NSVR y ABORTO en todos los AMB, siendo esta correlación más alta para el NSVR. El PUS solo mostró asociación significativa con el ABORTO y el NSVR en los AMB 4 y AMB 1, respectivamente ( $p < 0,05$ ; Anexo, Tabla Suplementaria 3).

Al haber construido el Biplot discriminando los genotipos por categoría se pudo analizar cómo se comportaron las mismas en cada uno de los ambientes. Los resultados obtenidos se correspondieron con el ANVA, el análisis de BLUPs y de PLSR. Para los cinco primeros ambientes, los mayores REND se observaron en genotipos correspondientes a las categorías de MNBP, ANBP, ANAP y BNPB. Estos mayores REND estuvieron asociados con un mayor NS producto en algunos casos de un mayor NV o NSVP. Por el contrario, los genotipos que presentaron los menores REND correspondieron a las categorías MNAP y BNAP. Los bajos REND de estas dos categorías estuvieron asociados principalmente con un menor NV y NSVP. Particularmente, para los genotipos correspondientes a la CAT BNPB se observó una mayor dispersión en los valores de REND, encontrándose genotipos de bajo, medio y alto REND. Finalmente, en el AMB6, el comportamiento de las CAT fue diferente en comparación a los otros AMB evaluados. Los genotipos que más rindieron correspondieron a las CAT de MNBP, BNPB y BNAP y los que menos rindieron a las categorías de MNAP,

ANAP y ANBP. Estas diferencias en REND estuvieron asociadas principalmente con el componente NV.

#### V.1.4. Análisis del peso relativo de las distintas variables en la determinación del rendimiento

La importancia de los componentes del REND en la determinación de este, se evaluó a través del análisis de la dominancia (Budescu, 1993). Este análisis permitió hacer un ranking de la contribución de las distintas variables predictoras en la varianza total de la variable predicha. Para el análisis se utilizaron las variables NSVP, ABORTO, NV y PUS; y el mismo se realizó combinando todas las categorías en cada uno de los ambientes evaluados (Tabla 9; Fig. 7).

**Tabla 9.** Análisis de la dominancia de las variables número de vainas por unidad de superficie (NV), número de semillas por vaina potencial (NSVP), peso unitario de semillas (PUS) y ABORTO sobre el rendimiento en los seis ambientes caracterizados.

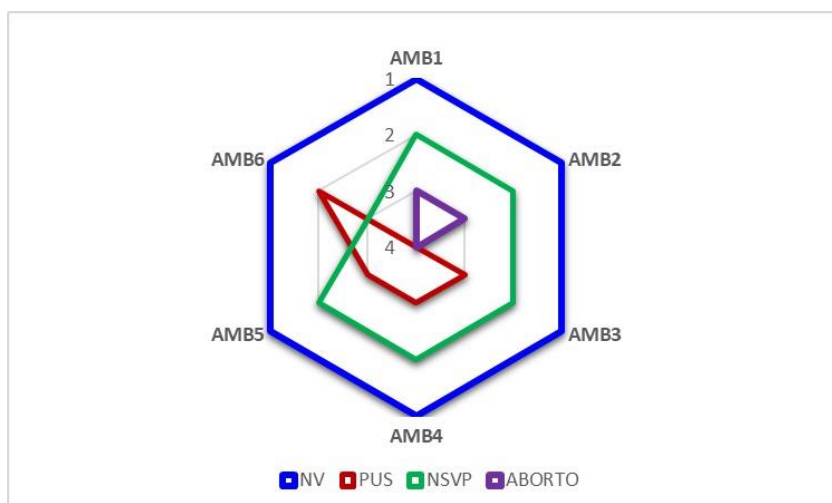
<b>AMB1</b>			
<b>Variable</b>	<b>Dominancia General</b>	<b>Valores Estandarizados<sup>1</sup></b>	<b>Ranking</b>
<b>NV</b>	0,51	0,53	1
<b>PUS</b>	0,12	0,12	4
<b>NSVP</b>	0,19	0,20	2
<b>ABORTO</b>	0,13	0,14	3
<b>AMB2</b>			
<b>Variable</b>	<b>Dominancia General</b>	<b>Valores Estandarizados<sup>1</sup></b>	<b>Ranking</b>
<b>NV</b>	0,47	0,49	1
<b>PUS</b>	0,12	0,12	4
<b>NSVP</b>	0,25	0,25	2
<b>ABORTO</b>	0,13	0,13	3
<b>AMB3</b>			
<b>Variable</b>	<b>Dominancia General</b>	<b>Valores Estandarizados<sup>1</sup></b>	<b>Ranking</b>
<b>NV</b>	0,61	0,65	1
<b>PUS</b>	0,08	0,09	3
<b>NSVP</b>	0,17	0,18	2
<b>ABORTO</b>	0,08	0,08	4
<b>AMB4</b>			
<b>Variable</b>	<b>Dominancia General</b>	<b>Valores Estandarizados<sup>1</sup></b>	<b>Ranking</b>
<b>NV</b>	0,67	0,69	1
<b>PUS</b>	0,08	0,08	3
<b>NSVP</b>	0,15	0,15	2
<b>ABORTO</b>	0,07	0,07	4

AMB5			
Variable	Dominancia General	Valores Estandarizados <sup>1</sup>	Ranking
NV	0,57	0,60	1
PUS	0,12	0,13	3
NSVP	0,18	0,19	2
ABORTO	0,07	0,07	4

AMB6			
Variable	Dominancia General	Valores Estandarizados <sup>1</sup>	Ranking
NV	0,52	0,55	1
PUS	0,19	0,19	2
NSVP	0,17	0,18	3
ABORTO	0,08	0,08	4

<sup>1</sup>El valor estandarizado corresponde al estadístico obtenido para la dominancia general, expresado como un porcentaje del ajuste del modelo de regresión completo ( $R^2 = 0,95; 0,97; 0,94; 0,96; 0,95; 0,96$ ; para los AMB1, AMB2, AMB3, AMB4, AMB5 y AMB6, respectivamente).



**Fig. 7.** Análisis de la dominancia (ranking por ambiente). Vainas por superficie (NV); número de semillas por vaina potencial (NSVP); Peso unitario de semillas (PUS) y ABORTO, y su aporte sobre el rendimiento en los ambientes caracterizados: AMB1: C1, FS1 y AD; AMB2: C1, FS1 y BD; AMB3: C1, FS2 y AD; AMB4: C1, FS2 y BD; AMB5: C2, FS1 y AD; AMB6: C2, FS1 y BD.

El análisis de la dominancia indicó que la variable que más contribuyó a la varianza total del REND en todos los ambientes evaluados fue el NV (rango: 0,49 a 0,69; línea azul, posición 1 en el ranking). En segundo lugar, se ubicó el NSVP (línea verde). Esta variable se ubicó segunda en el ranking en cinco de los seis ambientes caracterizados (rango: 0,15-0,25). Para la variable PUS, se observó un comportamiento diferencial en función de los ambientes (rango: 0,08-0,13; línea roja). En los AMB1 y AMB2 se ubicó en el cuarto lugar (baja importancia en la determinación del REND); en los AMB3, AMB4 y AMB5 se ubicó en el tercer lugar y en el AMB6 ocupó el segundo lugar en el ranking. Finalmente, el ABORTO fue

la variable que menos impactó en la determinación del REND, ubicándose última en el ranking en cuatro de los seis ambientes (rango: 0,07-0,14).

## V.2. Aspectos genéticos relacionados con el rendimiento y sus componentes en germoplasma moderno de soja con variabilidad para NSVP y PUS

### V.2.1. Variables genéticas relacionadas con el rendimiento y sus componentes

En la Tabla 10 se presentan las estimaciones correspondientes a la media, rango, varianza genotípica ( $\sigma^2_G$ ), fenotípica ( $\sigma^2_F$ ), coeficiente de variación genotípica ( $CV_G$ ), fenotípica ( $CV_F$ ), heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ), avance genético (AG) y avance genético respecto a la media del carácter (AGM), para las distintas variables evaluadas, en los seis ambientes caracterizados.

**Tabla 10.** Parámetros genéticos analizados para las variables rendimiento y sus componentes, considerando los seis ambientes evaluados en su conjunto

Variable	Media	Rango	$\sigma^2_G$ <sup>2</sup>	$\sigma^2_F$	$CV_G$	$CV_F$	$H^2$	AG	AGM
<b>REND (grs.m<sup>-2</sup>)<sup>1</sup></b>	349,4	209,9-526,3	326,9	2357,9	5,2	13,9	14,7	14,4	4,1
<b>NS (n°.m<sup>-2</sup>)</b>	2126,6	1135,7-3539,7	96717,7	178215,7	14,6	19,9	55,5	477,8	22,5
<b>NV (n°.m<sup>-2</sup>)</b>	1060,9	568,3-1886,5	32418,9	52104,9	17,0	21,5	63,1	294,7	27,8
<b>PUS (grs)</b>	166,6	119,3-215,8	256,1	351,3	9,6	11,2	74,2	28,4	17,1
<b>NSVP (n°.vaina<sup>-1</sup>)</b>	2,8	2,0-3,7	0,2	0,2	17,1	17,5	96,3	1,0	34,0
<b>NSVR (n°.vaina<sup>-1</sup>)</b>	2,0	1,3-3,0	0,06	0,09	12,2	15,0	70,9	0,4	21,7
<b>ABORTO (%)</b>	27	1-56	0,001	0,005	13,6	25,0	29,5	0,04	14,22

<sup>1</sup> REND: Rendimiento; NS: número de semillas por unidad de superficie; NV: número de vainas por unidad de superficie; PUS: peso unitario de semillas; NSVP: número de semillas por vaina potencial; NSVR: número de semillas por vaina real.

<sup>2</sup>  $\sigma^2_G$ : varianza genotípica;  $\sigma^2_F$ : varianza fenotípica;  $CV_G$ : coeficiente de variación genotípica;  $CV_F$ : coeficiente de variación fenotípica;  $H^2$ : heredabilidad en sentido amplio; AG: avance genético; AGM: avance genético respecto a la media del carácter.

La combinación de genotipos con características contrastantes para el NSVP y el PUS evaluados en diferentes ambientes, resultantes de la combinación de distintas fechas de siembra y densidad, generaron un amplio rango de variación para las distintas variables analizadas. El alto grado de variabilidad observado para los distintos caracteres, demuestra que el set de datos analizados es acorde para responder a las distintas hipótesis inicialmente planteadas en este estudio.

En cuanto a la relación entre varianza fenotípica y genotípica, el REND fue la variable que

presentó mayor diferencia entre ambas estimaciones (86%), mientras que, el NSVP fue el que presentó las menores (4%), sugiriendo que la variabilidad presente en este carácter se debió principalmente a factores genéticos con baja influencia del ambiente. Similares resultados se observaron entre los CVG y CVF, siendo el REND el carácter que presentó mayores diferencias entre ambos parámetros (63%) mientras que, NSVP el que presentó los menores valores (2%). Contrario a lo esperado, la diferencia entre los CVG y CVF para el NV, fue solo del 21 %. El NSVP fue el carácter que presentó mayor CVG (17,1%), mientras que el REND fue el que presentó los menores valores (5,2%). A su vez, para el CVF, los mayores valores se observaron para el NV (21,5 %) y los menores para el PUS (11,2 %).

Considerando la clasificación de Singh et al. (2001), el carácter NSVP presentó muy alta  $H^2$ , los caracteres PUS, NSVR y NV presentaron alta  $H^2$ , el NS mostró una  $H^2$  intermedia y el REND y ABORTO tuvieron baja  $H^2$ . Para el AGM, parámetro que explica el grado de ganancia obtenida para un determinado carácter bajo una presión de selección en particular, el NSVP fue la variable que presentó mayor valor (34,0%) mientras que el REND fue la variable que presentó el valor más bajo (4,1%).

### **V.2.2. Correlaciones genéticas y fenotípicas entre el rendimiento y sus componentes**

Las correlaciones genéticas y fenotípicas entre el REND y sus componentes se muestran en la tabla 11. En general, para las asociaciones determinadas entre el REND y sus componentes, las correlaciones genotípicas fueron ligeramente superiores a las fenotípicas, indicando menor influencia del ambiente en dichas asociaciones, excepto para el PUS. Para este componente, la correlación genotípica fue significativamente superior a la fenotípica (-0,77 y -0,20, respectivamente) lo que indica, por un lado, la importancia de factores genéticos en la determinación de esta asociación y por otro, que la expresión final de dicha asociación está fuertemente influenciada por el ambiente. El REND correlacionó positiva y significativamente con el NS (rF:0,80 y rG:0,88), con el NV (rF:0,64 y rG:0,65) y presentó correlación negativa con el PUS, siendo esta solo significativa genotípicamente (rG:-0,77).

Considerando particularmente NSVP, PUS y su relación con los demás componentes de rendimiento, los resultados fueron similares a los observados para la variable REND.

El NSVP presentó una correlación positiva y significativa con NSVR (rf:0,83 y rg:0,98), con ABORTO (rF:0,51 y rG:0,88) y no mostró asociación con NS y PUS. Por otro lado, NSVP presentó una correlación negativa y significativa con NV (rF:-0,39 y rG:-0,49).

Por su parte, el PUS mostró una alta asociación negativa y significativa con NV (rF:-0,48 y rG:-0,64) y con el NS (rF:-0,74 y rG:-0,97), no presentó asociación con el NSVR y con el

ABORTO sólo se observó correlación genotípica (rG:-0,38).

**Tabla 11.** Coeficientes de correlación fenotípica (rF) y genotípica (rG), entre el rendimiento y sus componentes para los seis ambientes evaluados.

Variables <sup>1</sup>	PUS	NSVP	NSVR	NV	ABORTO	NS	REND
<b>PUS</b>	1	-0,31 ns	-0,27 ns	-0,64***	-0,38*	-0,97***	-0,77***
<b>NSVP</b>	-0,27 ns <sup>2</sup>	1	0,98***	-0,49**	0,88***	0,24 ns	0,18 ns
<b>NSVR</b>	-0,30 ns	0,83***	1	-0,52**	0,78***	0,21 ns	0,19 ns
<b>NV</b>	-0,48***	-0,39**	-0,43**	1	-0,33 ns	0,71***	0,65***
<b>ABORTO</b>	-0,04 ns	0,51***	-0,04 ns	-0,02 ns	1	0,28 ns	0,14 ns
<b>NS</b>	-0,74***	0,18 ns	0,26 ns	0,75***	-0,05 ns	1	0,88***
<b>REND</b>	-0,20 ns	0,08 ns	0,16 ns	0,64***	-0,09 ns	0,80***	1

<sup>1</sup> REND: Rendimiento; NS: número de semillas por unidad de superficie; NV: número de vainas por unidad de superficie; PUS: peso unitario de semillas; NSVP: número de semillas por vaina potencial; NSVR: número de semillas por vaina real.

En la diagonal inferior se muestran las correlaciones fenotípicas (rF) y en la diagonal superior correlaciones genotípicas (rG), con sus respectivas significancias. \*, \*\*, \*\*\* indican correlaciones significativas al 0,05, 0,01 y 0,001 de nivel de probabilidad asociada respectivamente, y ns indica que la correlación no es significativa.

### V.2.3. Análisis de sendero para el rendimiento y sus componentes

Los efectos directos e indirectos de los componentes del REND se presentan en la Tabla 12. Respecto a los efectos directos, el NS y el PUS presentaron altos valores (0,79 y 0,72, respectivamente), el NV y el NSVP presentaron valores intermedios (0,44 y 0,25, respectivamente) y el NSVR y el ABORTO mostraron los menores valores (0,11 y -0,13). Para los caracteres NS, PUS y NSVP los efectos directos fueron más importantes que los efectos indirectos individuales de estos caracteres vía otros componentes de REND.

En cuanto a los efectos indirectos, el NS presentó un efecto indirecto sobre el REND intermedio y negativo vía PUS mientras que fue positivo vía NV. Con relación al PUS, a pesar del alto efecto directo del PUS sobre el REND, dicho efecto positivo fue contrarrestado por un efecto indirecto negativo del mismo sobre el REND principalmente a través de los componentes NS y NV, resultando finalmente la correlación entre REND y PUS no significativa. El NV presentó un efecto indirecto sobre el REND alto y positivo vía el NS, intermedio y negativo vía el PUS, y bajo para el resto de los componentes de REND. El NSVP, presentó efectos indirectos intermedios y negativos vía NV y PUS y bajos para el resto de los componentes de REND. El NSVR si bien presentó un efecto directo bajo sobre el REND, los efectos indirectos de este componente vía NS y NV, determinaron que su correlación

fenotípica final con el REND fuera significativa. Finalmente, el ABORTO presentó tanto efectos directos como indirectos bajos sobre el REND.

**Tabla 12.** Análisis de sendero de los efectos directos e indirectos de los componentes de rendimiento sobre el rendimiento a partir de la evaluación de los 29 genotipos en los seis ambientes caracterizados

Variable	NS	PUS	NV	NSVP	NSVR	ABORTO	rFT
<b>NS</b>	<b>0,79</b>	-0,41	0,34	0,04	0,03	0,02	<b>0,80***</b>
<b>PUS</b>	-0,45	<b>0,72</b>	-0,15	-0,07	-0,03	0,01	<b>0,02 ns</b>
<b>NV</b>	0,60	-0,25	<b>0,44</b>	-0,10	-0,04	0,01	<b>0,66***</b>
<b>NSVP</b>	0,12	-0,20	-0,18	<b>0,25</b>	0,09	-0,06	<b>0,02 ns</b>
<b>NSVR</b>	0,20	-0,20	-0,19	0,21	<b>0,11</b>	0,01	<b>0,14**</b>
<b>ABORTO</b>	-0,10	-0,05	-0,02	0,13	-0,01	<b>-0,13</b>	<b>-0,18***</b>

En rojo, se muestra el efecto directo de cada componente sobre el rendimiento. En la misma fila en negro se muestran los efectos indirectos del mismo componente sobre el rendimiento vía los restantes componentes analizados, siendo rFT: Correlación fenotípica total.

NS: número de semillas por unidad de superficie; NV: número de vainas por unidad de superficie; PUS: peso unitario de semillas; NSVP: número de semillas por vaina potencial; NSVR: número de semillas por vaina real.

## VI. DISCUSIÓN

La mejora del REND de los cultivos es el principal objetivo de todos programas de mejoramiento. Particularmente en soja, el progreso genético obtenido por los fitomejoradores en los últimos años está estabilizado en valores relativamente bajos (< 2 % por año, de Felipe et al., 2016; Santos et al., 2017). Esto podría deberse en parte, a que las empresas mejoradoras de este cultivo siguen utilizando al REND “per se” como carácter de selección, sin considerar individualmente ningún componente específico relacionado con el mismo que presente una mayor heredabilidad y avance genético (Vogel et al., 2021).

El REND es un carácter complejo determinado principalmente por el NS y el PUS. Las variaciones en REND están generalmente asociadas con variaciones en el NS y éstas a su vez, son el resultado de cambios en el NV (Board and Maricherla, 2008; Burroughs et al., 2022; Egli, 2013; Quijano et al., 2011). Pese a la alta asociación que existe entre el NV y el REND, este componente no se incluye como criterio selección en los programas de mejoramiento debido principalmente a la baja  $H^2$  que presenta (Ahmad et al., 2023; Kuswantoro, 2017). Por el contrario, los caracteres NSVP y el PUS presentan valores de  $H^2$  más elevados, sin embargo, tampoco son utilizados como criterio de selección (Bianchi, 2018; Fujii et al., 2018; Ghiday et al. 2017). Una posible explicación podría estar relacionada a que en investigaciones previas se observó que incrementos en el NSVP generaban disminuciones en el número de vainas por planta y/o en el PUS, resultando en compensaciones entre componentes y no impactando, por lo tanto, finalmente sobre el REND del cultivo (Dinkins et al., 2002; Hicks et al., 1969; Mandl y Buss, 1981; Sayama et al., 2017). Sin embargo, en resultados obtenidos por nuestro grupo de trabajo, a partir del estudio de una población de LERs que presentaba variabilidad para el NSVP y el PUS, no se encontró asociación entre NSVP y PUS, NSVP y número de vainas por planta y entre número de vainas por planta y PUS (Datos no publicados). A su vez, se encontraron líneas con alto NSVP y alto PUS, lo que indicaba que era posible lograr una mejora simultánea de ambos caracteres. No obstante, los resultados presentados se obtuvieron en microparcels y los análisis se realizaron a nivel de planta individual. Por lo tanto se desconocía como se iban a comportar las líneas evaluadas en condiciones de cultivo y en ambientes con variabilidad para los factores que regulan el crecimiento y desarrollo del cultivo. Es por ello que este trabajo de tesis tuvo como objetivo evaluar las relaciones fisiológicas y genéticas que se establecen entre los componentes NSVP, PUS y NV y su impacto relativo sobre el REND potencial del cultivo de soja en un grupo de líneas hermanas con variabilidad para el NSVP y PUS en distintos ambientes, generados por la combinación de fechas y densidades de

siembra.

A partir de los datos de la población de LERs caracterizada por Bianchi (2018) se generaron seis CAT en función del NSVP y del PUS. Un resultado interesante del agrupamiento de los genotipos en CAT, realizado a nivel de planta individual, fue que el mismo se mantuvo en los distintos AMB evaluados, demostrando que ambos caracteres pueden ser seleccionados tanto a nivel de planta como en condiciones de cultivo. Por otra parte, el NSVP presentó una alta asociación con el NSVR. Esta asociación se mantuvo para todas las CAT y todos los AMB, incluso a pesar de las diferencias en ABORTO que se observó entre CAT (en AN fue mayor respecto de MN y BN). Aunque el ABORTO en algunas especies se ha asociado principalmente con factores genéticos (Devaux et al., 1992; Wyatt y Broyles, 1994), en soja particularmente, el ambiente desempeña un papel fundamental en el número de óvulos que finalmente se transforman en semillas desarrolladas. En general, se han observado incrementos en los porcentajes de ABORTO cuando los recursos son limitados, esto es, ante condiciones de alta densidad de siembra, estrés hídrico, estrés nutricional, disminución en la radiación fotosintética, entre otros (Ali et al., 2022; Desclaux et al., 2000 ; Thagana et al., 2013). No obstante, no existen en la literatura estudios en los que se haya evaluado el ABORTO en genotipos con NSVP tan contrastantes. Los resultados de esta tesis demuestran que si bien las CAT con mayor NSVP tuvieron más ABORTO, independientemente del AMB de producción, el incremento del NSVP fue significativamente superior (18 y 33 % de aumento en la CAT AN respecto de las de MN y BN, respectivamente) a las disminuciones generadas por el ABORTO de semillas (4 y 8 % de disminución en la CAT AN respecto de las de MN y BN, respectivamente). Por lo tanto, las diferencias en el NSVP entre CAT se mantuvieron para el NSVR, y los genotipos con altos valores de NSVP resultaron en altos valores de NSVR (15 y 26 % de aumento en la CAT AN respecto de las de MN y BN, respectivamente). Este resultado es consistente con el informado por Bianchi et al. (2020), en el que se evaluó un set de datos con un menor número de genotipos y de ambientes; y demuestra que la mejora en el componente NSVP resulta en incrementos directos en el NSVR, el cual es uno de los componentes principales del NS en soja (Fig. 3).

Otro resultado importante de este trabajo de tesis fue que las variaciones observadas en el NSVP no estuvieron asociadas con cambios en el PUS (Fig. 5, Fig. 6, Tabla 11; Tabla Suplementaria 3). Este resultado contrasta con investigaciones anteriores en las que se concluyó que el incremento en el NSVP impacta negativamente sobre el PUS, debido a la existencia de mecanismos de compensación entre ambos componentes de REND (Mandl and Buss, 1980; Dinkins et al., 2002; Sayama et al., 2017). En general existe un amplio consenso de que incrementos en el potencial reproductivo requieren de cambios en la oferta de

asimilados (Egli, 2013). No obstante, las compensaciones entre componentes de REND pueden estar vinculadas, además, a factores genéticos (Fuji et al., 2018). Los resultados presentados en este trabajo demostraron, por un lado, que el ambiente ejerció una baja influencia en la asociación entre los componentes NSVP y PUS, inclusive con condiciones de crecimiento y desarrollo contrastantes (Tabla Suplementaria 1; Fig. Suplementaria 1) y por otro, que para los genotipos caracterizados en esta tesis no existe una correlación genética significativa entre ambos componentes (Tabla 11). Por lo tanto, el hecho de que el incremento en el NSVP no haya sido compensado por una disminución en el PUS y que no exista una correlación genética entre ambos, sugiere que los genes y/o mecanismos que regulan ambos caracteres serían independientes.

El impacto final de incrementos en el NSVP y/o en el PUS sobre el REND está relacionado con las variaciones en el NV. Para el conjunto de genotipos evaluados, las variaciones en el NV estuvieron asociadas principalmente con variaciones en el PUS (Fig. 5; Fig. 6; Tabla 11). Las CAT de AP presentaron menor NV respecto de las de BP, independientemente del NSVP (Fig. 2c). Por otro lado, para los componentes NV y PUS, si se encontró una correlación genética negativa alta y significativa, lo que sugiere que los factores genéticos que regulan el PUS podrían estar involucrados además en el control del NV. Similares resultados fueron observados por Fujii et al. (2018) en una población de LERs con variabilidad en el PUS, en la que se identificaron regiones cromosómicas que regulan tanto el PUS como el número de vainas por planta. Por otro lado, contrariamente a lo esperado en función de resultados previos del grupo de trabajo, para el conjunto de líneas seleccionadas el ambiente mostró una baja influencia sobre la variabilidad del NV, encontrándose un mayor efecto del genotipo y una alta de  $H^2$  del carácter. Por lo tanto, si bien la selección individual por componentes (NSVP y PUS) simplifica el proceso de mejoramiento, los resultados de esta tesis indican que en condiciones de cultivo, debe complementarse paralelamente con el estudio del NV.

También se encontró una asociación negativa entre el NSVP y el NV, sin embargo, esta fue menor en comparación con el PUS, lo que determinó que incrementos en el NSVP no siempre estuvieran asociados con disminuciones en el NV. De hecho, hubo una clara diferenciación entre las CAT de AP y BP. En AP, se observaron valores similares de NV entre las distintas CAT de NSVP, lo que determinó finalmente un mayor NS y de REND en la CAT de AN en relación a las CAT de MN y BN. En cambio en BP, las CAT de BN y MN presentaron mayor NV en relación a la de AN, determinando que los menores valores de NSVP de las primeras CAT fueran compensados un mayor NV (Fig. 2; Fig. Suplementaria 5). En estudios previos también se observaron diferencias para la asociación entre los componentes NSVP y

NV. Hicks (1969) observó que líneas con mayor NSVP presentaban menor NV. Sayama et al. (2017) trabajando con pares de isolíneas con distintos NSVP, observaron valores de NV menores, iguales y hasta mayores en las isolíneas de mayor NSVP. Bianchi et al. (2020) encontraron diferencias en el NV entre líneas de bajo (3,0) y alto NSVP (3,6) en función de la densidad de siembra. En baja densidad, las isolíneas con alto NSVP mostraron mayor NV respecto de las isolíneas con menor NSVP, mientras que en alta densidad los valores de NV fueron similares entre bajo y alto NSVP. Las diferencias en el NV fueron independientes de su asociación con el NSVP, y podrían haber estado relacionadas con un efecto fotomorfogénico en la determinación de estructuras reproductivas (Bianchi et al., 2020). En conjunto, los resultados presentados sugieren que la relación que se establece entre los componentes NSVP y NV estaría influenciado por un lado, por el fondo genético en el que ambos caracteres se expresan, y por otro, por el ambiente de producción (Tabla suplementaria 3). Además, dada la correlación genética negativa y significativa encontrada en este estudio entre el NSVP y el NV (Tabla 11) no es posible descartar la existencia de factores genéticos regulando esta asociación.

La variabilidad del REND estuvo finalmente más influenciada por el efecto de los genotipos y su interacción con el ambiente (21 %) que por el efecto de las CAT y su interacción con el AMB (10 %). Para los genotipos ubicados en el cuartil superior los componentes que más contribuyeron al REND fueron el NV y el NSVP (Tabla 6). Mientras que los genotipos que menos rindieron fueron los que presentaron mayor PUS y menor NSVP. Estos resultados se vieron reflejados además en el análisis de regresión de mínimos cuadrados parciales, el de componentes principales y en el análisis de la dominancia; en los cuales quedó demostrado que los mayores rendimientos se debieron a una combinación de un mayor NV y NSVP.

La selección indirecta por componentes requiere no solo del estudio de las correlaciones entre componentes sino del conocimiento de los efectos directos de una variable sobre otra, independientemente de las demás. Una incorrecta interpretación de la magnitud de una correlación simple puede originar errores en la estrategia de selección, ya que una correlación alta entre dos caracteres puede ser consecuencia del efecto indirecto de otros caracteres (Dewey and Lu, 1959). Para este estudio, tanto el NS como el PUS presentaron un efecto directo alto y positivo sobre el REND. Sin embargo, solo el NS presentó una correlación positiva y significativa con el REND, ya que para el componente PUS, los efectos indirectos de otros componentes contrarrestaron su efecto directo, no encontrándose finalmente correlación con el REND. A su vez, el NV presentó mayor efecto directo sobre el REND, seguido del NSVP y del ABORTO. Tanto para el NV como para el NSVP, los efectos indirectos del PUS terminaron impactando negativamente en la asociación de estos caracteres con el

REND. Al respecto, Board et al. (1997) han establecido que los componentes a utilizar para la selección indirecta del REND deben presentar al menos alguna de las siguientes características: i) tener una correlación alta y positiva con el REND y altos efectos directos sobre el mismo; ii) tener un efecto directo positivo alto sobre el REND aunque la correlación no sea significativa; iii) tener efectos indirectos negativos bajos sobre el REND vía otros componentes de REND. En base a estos criterios, el NV y NSVP serían los componentes más adecuados para utilizar en la selección indirecta destinada al mejoramiento genético del REND en soja, mientras que el PUS sería el componente menos adecuado.

La respuesta a la selección por componentes depende finalmente de la existencia de amplia variabilidad genética en el material de partida, de la heredabilidad del carácter a seleccionar y del avance genético del mismo. Para todos los caracteres evaluados se observó variabilidad fenotípica (Tabla 10). Sin embargo, la misma se debió principalmente al ambiente en los caracteres REND y ABORTO; y a factores genéticos en los caracteres NSVP y PUS. Si bien el coeficiente de variación es un buen indicador de la variabilidad que presentan los caracteres evaluados, no permite estimar la proporción heredable de la misma. Es por ello que el cálculo de  $H^2$  no solo permite discriminar la influencia del ambiente en el total de variabilidad observada, sino también la precisión con la que un genotipo puede ser identificado fenotípicamente. Los mayores valores de  $H^2$  se obtuvieron para los caracteres NSVP y PUS en concordancia con los resultados presentados por otros investigadores (Bianchi, 2018, Guiday et al., 2017 y Manav y Arora, 2017), indicando que estos caracteres podrían ser mejorados a partir de la selección fenotípica de los mismos. Por el contrario, el REND y el ABORTO presentaron los menores valores de  $H^2$ , demostrando la fuerte influencia que ejerce el ambiente en la expresión de dichos caracteres.

Por último, para predecir con mayor exactitud los resultados de la selección de un carácter en particular es importante considerar conjuntamente la  $H^2$  y el avance genético del mismo. La estimación del avance genético permite entender el tipo de acción génica involucrada en la expresión de caracteres cuantitativos. Altos valores de avance genético son indicativos de un predominio de acción génica aditiva, mientras que bajos valores indican un predominio de efectos no aditivos (Johnson et al., 1955). El carácter que presentó mayor AGM fue el NSVP, lo que indica que su elevada heredabilidad se debió principalmente a una acción génica aditiva. En relación al PUS, pese a su alta  $H^2$ , el AGM fue menor, posiblemente por la existencia de efectos génicos no aditivos. Por último, el REND fue el carácter con menor AGM, menor  $H^2$  y mayor variabilidad ambiental. Estas últimas podrían ser las causas que explicarían el bajo progreso genético que se ha observado en el REND del cultivo de soja.

### Contraste de hipótesis asociadas a los objetivos específicos:

Las compensaciones o “trade-off” entre componentes de rendimiento es un concepto ampliamente aceptado en la literatura. En general, se ha propuesto que una de las principales causas de dichas compensaciones estaría relacionada con la disponibilidad de asimilados. Por lo que se ha establecido que para alcanzar altos REND es necesario incrementar la fotosíntesis de cultivo, evaluada a través de la tasa de crecimiento del cultivo, durante el período en el que se definen los componentes rendimiento. Sin embargo, algunos autores han planteado que dichas compensaciones podrían deberse a factores genéticos como pleiotropía o desequilibrio de ligamiento. Mientras que otros, han propuesto la existencia de mecanismos independientes en la determinación de los componentes de REND. Independientemente de las causas que generan dichas compensaciones, es importante tener en cuenta, que aumentos en un componente de REND no necesariamente implican una disminución en otros, y menos aún la anulación del efecto final sobre el REND del cultivo. En este trabajo de tesis no se encontró compensación entre los componentes NSVP y PUS, sugiriendo, por un lado, que la oferta de asimilados no influyó en la relación entre ambos componentes, teniendo en cuenta los distintos ambientes evaluados, y por otro, que la regulación genética de ambas variables sería independiente. Sin embargo, el aumento simultáneo en el NSVP y el PUS no generó un incremento directo en el REND, debido a la alta correlación fenotípica y genotípica negativa encontrada entre los componentes NV y PUS. Para todas las CAT de NSVP evaluadas, incrementos en el PUS impactaron negativamente en el NV, afectando finalmente el NS y el REND del cultivo. Por lo tanto, en base a los resultados obtenidos se rechaza la primera hipótesis específica que establecía que *“En ambientes sin limitantes hídricas ni nutricionales, las compensaciones entre componentes de rendimiento no son absolutas e incrementos en el NSVP y PUS aumentan el REND en soja”*. Si bien la estrategia de selección conjunta del NSVP y PUS no contribuyeron al incremento del REND del cultivo, de los dos componentes de REND, el NSVP fue el que más favoreció en la obtención de altos REND, demostrando la importancia de considerar este carácter como criterio de selección.

Cambios en la fecha y densidad de siembra exponen a las plantas de un cultivo a diferentes factores ambientales como fotoperíodo, temperatura, radiación, oferta hídrica y nutricional, afectando el desarrollo y crecimiento de los cultivos. Como resultado se producen cambios en la arquitectura de las plantas que modifican la partición hacia las distintas estructuras. En esta tesis, la combinación de distintas fechas de siembra y densidades tuvo como objetivo generar ambientes con diferentes condiciones de crecimiento y desarrollo. Esto permitió analizar las relaciones que se establecen entre los componentes de REND

ante cambios en la oferta de los recursos ambientales. Para los distintos ambientes evaluados si bien la dirección de las correlaciones entre el REND y sus componentes se mantuvieron, el grado de las correlaciones y las significancias de las mismas se modificaron (Fig. 6; Tabla 7; Tabla Suplementaria 3). Por ejemplo, en los ambientes de mayores REND (AMB1 y AMB2), la correlación entre REND y PUS fue más negativa en comparación con los otros AMB. Esto podría deberse a que en dichos AMB se generaron más vainas, que impactaron más significativamente en el peso final de las semillas. Además, en los AMB1 y AMB2 la asociación entre el NSVR y el REND fue también mayor en relación a los AMB restantes. Con respecto a los componentes de REND, para todos los AMB caracterizados se encontró una asociación negativa y significativa entre el PUS y el NV, variando para cada uno de ellos el grado de correlación. Para el PUS y el NSVP solo se encontró una asociación negativa significativa en los AMB 3 y AMB4. Y para los componentes NSVP y NV se observó una correlación negativa y significativa en los AMB1, AMB2, AMB5 y AMB6. Estos resultados permiten aceptar la segunda hipótesis de trabajo que indicaba que: *“Las relaciones que se establecen entre NV, NSVP, PUS y el REND son afectadas por el ambiente de producción (combinación de fecha de siembra y densidad)”*.

Las variaciones en las condiciones ambientales no solo modifican la oferta de recursos y generan cambios en las relaciones que se establecen entre los componentes de REND, sino que también pueden modificar la importancia relativa de cada uno de ellos en la determinación del REND final de un cultivo. Para este estudio las variables que más contribuyeron en la determinación del REND fueron el NV y el NSVP, manteniéndose este ranking en casi todos los ambientes evaluados (Fig. 7). Sin embargo, para la variable PUS, el aporte al REND dependió del AMB caracterizado, siendo este menor en AMB de mayores REND. Por lo tanto, teniendo en cuenta que el peso relativo del componente PUS fue el que más varió en función del AMB evaluado, se acepta la hipótesis: *“El peso relativo que representan NV, NSVP y PUS en la definición del REND del cultivo es modificado por el ambiente de producción (combinación de fecha de siembra y densidad)”*. El hecho de que el NSVP haya sido uno de los componentes que más contribuyó a la variabilidad del REND y que la misma se haya mantenido en los distintos AMB, resalta la importancia de considerar esta variable en la mejora del REND potencial del cultivo de soja.

Además de factores ambientales, las relaciones que se establecen entre componentes de REND pueden deberse a factores genéticos. Conocer si las causas de las asociaciones que se establecen entre componentes se deben a factores ambientales y/o genéticos es

fundamental para determinar la respuesta final a la selección. La hipótesis: “*Los componentes NSVP, PUS y NV y de estos con el REND presentan baja correlación genotípica*” se definió sobre el supuesto de que los genes que regulan los componentes principales de REND (NV, NSVP y PUS) son diferentes. Sin embargo, para algunas asociaciones se verificó esta hipótesis mientras que para otras no. El REND se correlacionó positiva y significativamente con el NV y el NS, negativamente con el PUS y no se asoció con el NSVP. En relación a los componentes de REND, la correlación genotípica entre NSVP y PUS no fue significativa, demostrando que la mejora de uno de estos componentes no impacta en la expresión final del otro. Por otro lado, se observó una correlación genética significativa entre los componentes NV y NSVP y entre NV y PUS, lo que sugiere que los factores genéticos que afectan las variaciones en el NV podrían estar afectando también las variaciones en el NSVP y PUS. Nuevos estudios son necesarios entonces para determinar si la asociación genética observada entre componentes de REND se debe a factores genéticos como pleiotropía o desequilibrio de ligamiento. En base a los resultados presentados, se rechaza la cuarta hipótesis de trabajo.

## VII. CONCLUSIONES

El objetivo principal de este trabajo de tesis fue evaluar las relaciones fisiológicas y genéticas que se establecen entre los componentes NV, NSVP y PUS y su impacto sobre el REND potencial del cultivo de soja en un grupo de líneas hermanas que presentaban variabilidad para el NSVP y para el PUS. Un resultado destacado de este estudio fue que el incremento en el NSVP generó un aumento directo en el NSVR independientemente del nivel de ABORTO y del AMB analizado, impactando positivamente sobre el NS, componente más asociado con las variaciones en REND.

Otro resultado interesante fue que no se observó compensación entre los componentes NSVP y PUS, sugiriendo que la disponibilidad de asimilados no afectaría la relación que se establece entre ambos componentes y que la regulación genética de los mismos sería independiente. En principio esto permitiría una selección conjunta de ambos caracteres para incrementar los REND, sin embargo, la relación inversa de ambos componentes con el NV determina que sea necesaria la caracterización de esta última variable en condiciones de cultivo con el objeto de evaluar el impacto final sobre el REND. En aquellas condiciones en las que el NV entre las distintas CAT de NSVP fue similar, incrementos en el NSVP generaron un aumento directo en el NS y en el REND del cultivo.

Los resultados de esta tesis mostraron, además, que la variabilidad del NV tuvo un componente genético mucho mayor al esperado y una alta  $H^2$ . Futuros experimentos deberían incluir este componente, teniendo en cuenta que el mismo no fue considerado en la selección inicial de las líneas utilizadas en esta tesis.

Finalmente, el NSVP fue la segunda variable que más contribuyó a la variabilidad del REND, y esta contribución se mantuvo en los distintos AMB evaluados. La mayor contribución del NSVP respecto del PUS sobre el REND, sumado a su alta  $H^2$  y el mayor AGM, sugiere que la selección por componentes basado en esta variable sería una buena estrategia para incrementar el potencial de rendimiento de las variedades actuales de soja.

## VIII. BIBLIOGRAFIA

- R Core Team (2022). *\_R: A Language and Environment for Statistical Computing\_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- Abbott, L.; Pistorale, S.; y Filippini, O. 2007. Análisis de coeficientes de sendero para el rendimiento de semillas en *Bromus catharticus*. *Cien. Inv. Agr.* 34(2):141 - 149.
- Ahmad, A., Shah, A. A., Anjum, M. M., Khan, B., Iqbal, M. N., Khan, S., ... & Ullah, B. (2023). Genetic variability and heritability studies on soybean landraces. *Journal of Xi'an Shiyou University, Natural Science Edition*. Volume 19. Issue 01.
- Ali, M.F., Brown, P., Thomas, J., Salmerón, M., Kawashima, T. (2022). Effect of assimilate competition during early seed development on the pod and seed growth traits in soybean. *Plant Reprod. Sep*;35(3):179-188. doi: 10.1007/s00497-022-00439-2.
- Al-Jibouri, H., Miller, P. A., & Robinson, H. F. (1958). Genotypic and environmental variances and covariances in an upland Cotton cross of interspecific origin 1. *Agronomy journal*, 50(10), 633-636.
- Andriani, J. M., Andrade, F. H., Suero, E. E., & Dardanelli, J. L. (1991). Water deficits during reproductive growth of soybeans. I. Their effects on dry matter accumulation, seed yield and its components. *Agronomie*, 11(9), 737-746.
- Anibalini, V; Vega, M. L; Gastaud, J. Caracterización de las precipitaciones de la localidad de Zavalla, Santa Fe (Argentina). *Climatología Agrícola – Facultad de Ciencias Agrarias – Universidad Nacional de Rosario*.
- Arshad, M., Ali, N., & Ghafoor, A. (2006). Character correlation and path coefficient in soybean *Glycine max (L.) Merrill*. *Pakistan Journal of Botany*, 38(1), 121.
- Ball, R. A., McNew, R. W., Vories, E. D., Keisling, T. C., & Purcell, L. C. (2001). Path Analyses of Population Density Effects on Short-Season Soybean Yield. *Agronomy Journal*, 93(1), 187. doi:10.2134/agronj2001.931187x
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bennett, D., Reynolds, M., Mullan, D., Izanloo, A., Kuchel, H., Langridge, P., & Schnurbusch, T. (2012). Detection of two major grain yield QTL in bread wheat (*Triticum aestivum L.*) under heat, drought and high yield potential environments. *Theoretical and applied genetics*, 125, 1473-1485.
- Bianchi, J. S. (2018). Aspectos ecofisiológicos y moleculares de la incorporación de las características hoja lanceolada y alto porcentaje de vainas de cuatro semillas a germoplasma elite de soja.
- Bianchi, J.S.; Quijano, Á.; Sánchez, J.M.; Morandi, E.N. (2021). Introgression of the four-seeded pods trait to increase soybean yield potencial. XXXIII Argentinian meeting of plant physiology. Modalidad virtual.
- Bianchi, J. S., Quijano, A., Gosparini, C. O., & Morandi, E. N. (2020). Changes in leaflet shape and

seeds per pod modify crop growth parameters, canopy light environment, and yield components in soybean. *The Crop Journal*, 8(2), 351-364.

- Board, J.E. & Harville, B.G. (1998). Late-planted soybean yield response to reproductive source/sink stress. *Crop Sci.* 38:763-771.
- Board, J. E., Kang, M. S., & Harville, B. G. (1997). Path analyses identify indirect selection criteria for yield of late-planted soybean. *Crop science*, 37(3), 879-884.
- Board, J. E. & Maricherla, D. (2008). Explanations for decreased harvest index with increased yield in soybean. *Crop science*, 48(5), 1995-2002.
- Board, J. E., & Tan, Q. (1995). Assimilatory capacity effects on soybean yield components and pod number. *Crop science*, 35(3), 846-851.
- Board, J. E., Kang, M. S., & Harville, B. G. (1999). Path analyses identify indirect selection criteria for yield of late-planted soybean. *Crop science*, 37(3), 879-884.
- Board, J.E., Kang, M.S. and Bodrero, M.L. (2003), Yield Components as Indirect Selection Criteria for Late-Planted Soybean Cultivars. *Agron. J.*, 95: 420-429. <https://doi.org/10.2134/agronj2003.4200>
- Borthwick, H. A. and M. W. Parker. (1938). *Bot. Gaz.* 100: 374.
- Brevedan, R. E., Egli, D. B., & Leggett, J. E. (1978). Influence of N Nutrition on Flower and Pod Abortion and Yield of Soybeans 1. *Agronomy journal*, 70(1), 81-84.
- Brim C. A. and Cockerham C. C. 1961. Inheritance of quantitative characters in soybeans. *Crop Sci.*, 1:187-190.
- Budescu, D. V. (1993). Dominance analysis: a new approach to the problem of relative importance of predictors in multiple regression. *Psychological bulletin*, 114(3), 542.
- Burroughs, C. H., Montes, C. M., Moller, C. A., Mitchell, N. G., Michael, A. M., Peng, B., ... & Ainsworth, E. A. (2023). Reductions in leaf area index, pod production, seed size, and harvest index drive yield loss to high temperatures in soybean. *Journal of experimental botany*, 74(5), 1629-1641.
- Burton, G. W. (1951). Quantitative inheritance in pearl millet (*Pennisetum glaucum*) 1. *Agronomy Journal*, 43(9), 409-417.
- Caffaro S.V., Nakayama F.; Vegetative activity of the main stem terminal bud under photoperiod and flower removal treatments in soybean.[1988] ; Universidad Nacional de Rosario, Santa Fe (Argentina). Facultad de Ciencias Agrarias
- Carl, P., Peterson, B. G., Boudt, K., & Zivot, E. (2008). PerformanceAnalytics: Econometric tools for performance and risk analysis. R package version 0.9, 7.
- Carrascal LM, Galvan I, Gordo O. 2009. Partial least squares regression as alternative to current regression methods used in ecology. *Oikos* 118, 681–690.
- Charles-Edwards, D. A. (1984). On the ordered development of plants 1. An hypothesis. *Annals of Botany*, 53(5), 699-707.

- Cooper, R. L. (2003). A delayed flowering barrier to higher soybean yields. *Field Crops Research*, 82(1), 27-35.
- Desclaux, D., Huynh, T.T., Roumet, P. (2000). Identification of Soybean Plant Characteristics That Indicate the Timing of Drought Stress. *Crop Sci.* 2000, 40, 716–722.
- De Felipe, M., & Alvarez Prado, S. (2021). Has yield plasticity already been exploited by soybean breeding programmes in Argentina?. *Journal of Experimental Botany*, 72(20), 7264-7273.
- De Felipe, M., Borrás, L., Truong, S. K., McCormick, R. F., & Rotundo, J. L. (2020). Physiological processes associated with soybean genetic progress in Argentina. *Agrosystems, Geosciences & Environment*, 3(1), e20041.
- De Felipe, M., Gerde, J. A., & Rotundo, J. L. (2016). Soybean genetic gain in maturity groups III to V in Argentina from 1980 to 2015. *Crop science*, 56(6), 3066-3077.
- de Micheaux, P. L., Drouilhet, R., & Liqueur, B. (2013). The R software. *Fundamentals of Programming and Statistical Analysis*, 978-1.
- Devaux, P., T. Adamski, and M. Surma. (1992). Inheritance of seed set in crosses of spring barley and *Hordeum bulbosum* L. *Crop Sci.* 32:269-271.
- Dewey, D.R. and K.H. LU. (1959). A correlation and path coefficient analysis of components of crested wheatgrass seed production. *Agron. J.* 51 (9):515-518.
- Di Rienzo, J. A. (2005). *Estadísticas para las ciencias agropecuarias*. Editorial Brujas.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dinkins, R. D., Keim, K. R., Farno, L., & Edwards, L. H. (2002). Expression of the narrow leaflet gene for yield and agronomic traits in soybean. *Journal of Heredity*, 93(5), 346-351.
- Domingo, W. E. (1945). LEAFLET SHAPE IN THE SOYBEAN. *Journal of Agricultural Research*, 70, 251.
- Donald, C. M., 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17: 385–403.
- Duthion, C., & Pigeaire, A. (1991). Seed lengths corresponding to the final stage in seed abortion of three grain legumes. *Crop Science*, 31(6), 1579-1583.
- Egli, D. B. (1997). Cultivar maturity and response of soybean to shade stress during seed filling. *Field Crops Research*, 52(1-2), 1-8.
- Egli, D.B. (1998). *Seed biology and the yield of grain crops*. CAB International, Wallingford, UK
- Egli, D. B. (2013). The relationship between the number of nodes and pods in soybean communities. *Crop Science*, 53(4), 1668-1676.
- Egli, D. B., & Bruening, W. P. (2000). Potential of early-maturing soybean cultivars in late plantings. *Agronomy Journal*, 92(3), 532-537.
- Egli, D. B., & Crafts-Brandner, S. J. (2017). Soybean. In *Photoassimilate Distribution Plants and*

Crops Source-Sink Relationships (pp. 595-624). Routledge.

- Egli, D. B., & Zhen-wen, Y. (1991). Crop growth rate and seeds per unit area in soybean. *Crop Science*, 31(2), 439-442.
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. (1983). *Quantitative genetics*. London, UK: Longman.
- Falconer, D. S., and Mackay, T. E. C., 1996, *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th ed. Longman, Essex.
- FAO. 2021. Global review of agricultural census methodologies and results (2006–2015). World Programme for the Census of Agriculture 2010. FAO Statistical Development Series No. 18. Rome.
- Fehr, W.R., and C.E. Caviness. 1977. Stages of soybean development. Spec. Rep. 80. Iowa Agric. Exp. Stn., Iowa State Univ., Ames.
- Fisher, R. A. (1919). XV.—The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 52(2), 399-433.
- Fleming, J.E., Ellis, R.H., John, P., Summerfield, R.J., Roberts, E.H., *Developmental Implications of Photoperiod Sensitivity in Soybean (Glycine max [L.] Merr.)*
- Fujii, K., Sayama, T., Takagi, K., Kosuge, K., Okano, K., Kaga, A., & Ishimoto, M. (2018). Identification and dissection of single seed weight QTLs by analysis of seed yield components in soybean. *Breeding science*, 68(2), 177-187.
- Gardner, K. M., & Latta, R. G. (2007). Shared quantitative trait loci underlying the genetic correlation between continuous traits. *Molecular ecology*, 16(20), 4195-4209.
- Ghiday, T., Amogne, A., Tefera, G., Malede, M. 2017. Heritability, Genetic Advance and Path Coefficient Analysis for Grain Yield and its Component Characters in Soybean (*Glycine max* L. Merrill). *International Journal of Research Studies in Agricultural Sciences (IJRSAS)* Volume 3, Issue 5, 2017, PP 1-11.
- Gibson, L. R., & Mullen, R. E. (1996). Influence of day and night temperature on soybean seed yield. *Crop Science*, 36(1), 98-104.
- Gnan, S., Priest, A., & Kover, P. X. (2014). The genetic basis of natural variation in seed size and seed number and their trade-off using *Arabidopsis thaliana* MAGIC lines. *Genetics*, 198(4), 1751-1758.
- Guiamét, J. J., & Nakayama, F. (1984). The effects of long days upon reproductive growth in soybeans (*Glycine max* (L.) Merr.) cv. Williams. *Japanese Journal of Crop Science*, 53(1), 35-40.
- Hadley, P., Roberts, E.H., Summerfield, R.J., Minchin, F.R., *Effects of Temperature and Photoperiod on Flowering in Soya bean [Glycine max (L.) Merrill]: a Quantitative Model*, *Annals of Botany*, Volume 53, Issue 5, May 1984, Pages 669–681, <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086732>
- Han, T., Wu, C., Tong, Z., Mentreddy, R. S., Tan, K., & Gai, J. (2006). Postflowering photoperiod

regulates vegetative growth and reproductive development of soybean. *Environmental and Experimental Botany*, 55(1-2), 120-129.

- Hardman, L. L., & Brun, W. A. (1971). Effect of atmospheric carbon dioxide enrichment at different developmental stages on growth and yield components of soybeans 1. *Crop Science*, 11(6), 886-888.
- Hartwig, E. E., & Edwards Jr, C. J. (1970). Effects of Morphological Characteristics Upon Seed Yield in Soybeans 1. *Agronomy Journal*, 62(1), 64-65.
- Herbert, S. J., & Litchfield, G. V. (1982). Partitioning Soybean Seed Yield Components 1. *Crop science*, 22(5), 1074-1079.
- Hicks, D. R., Pendleton, J. W., Bernard, R. L., & Johnston, T. J. (1969). Response of soybean plant types to planting patterns 1. *Agronomy journal*, 61(2), 290-293.
- Huo, X., Wu, S., Zhu, Z., Liu, F., Fu, Y., Cai, H., ... & Sun, C. (2017). NOG1 increases grain production in rice. *Nature communications*, 8(1), 1497.
- Hymowitz, T. & Singh, R.J. 1987. Taxonomy and speciation. In: Improvement, production and uses. 2nd ed. J.R. Wilcox (Ed.). Madison. Wisconsin. EE.UU. pp. 23-48.
- Hyten, D. L., Song, Q., Zhu, Y., Choi, I. Y., Nelson, R. L., Costa, J. M., ... & Cregan, P. B. (2006). Impacts of genetic bottlenecks on soybean genome diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(45), 16666-16671.
- Jiang, H., & Egli, D. B. (1995). Soybean seed number and crop growth rate during flowering. *Agronomy Journal*, 87(2), 264-267.
- Johnson, H. W., Robinson, H. F., & Comstock, R. E. (1955). Estimates of genetic and environmental variability in soybeans 1. *Agronomy journal*, 47(7), 314-318.
- Kantolic, A. G., & Slafer, G. A. (2001). Photoperiod sensitivity after flowering and seed number determination in indeterminate soybean cultivars. *Field Crops Research*, 72(2), 109-118.
- Kantolic, A. G., & Slafer, G. A. (2005). Reproductive development and yield components in indeterminate soybean as affected by post-flowering photoperiod. *Field Crops Research*, 93(2-3), 212-222.
- Kantolic, Adriana & Slafer, Gustavo. (2007). Development and Seed Number in Indeterminate Soybean as Affected by Timing and Duration of Exposure to Long Photoperiods after Flowering. *Annals of botany*. 99. 925-33. 10.1093/aob/mcm033.
- Kuhlgert, S., Austic, G., Zegarac, R., Osei-Bonsu, I., Hoh, D., Chilvers, M. I., ... & Kramer, D. M. (2016). MultispeQ Beta: a tool for large-scale plant phenotyping connected to the open PhotosynQ network. *Royal Society open science*, 3(10), 160592.
- Kundu, P., Roy, T., Khan, M. S., Parvin, K., & Mazed, H. E. M. K. (2016). Effect of sowing date on yield and seed quality of soybean. *Journal of Agriculture and Ecology Research International*, 9(4), 1-7.
- Kuswanto, H. (2017). The Role of Heritability and Genetic Variability in Estimated Selection Response of Soybean Lines on Tidal Swamp Land. *Pertanika Journal of Tropical Agricultural*

Science, 40(2).

- Liu, S., Zhang, M., Feng, F., & Tian, Z. (2020). Toward a “green revolution” for soybean. *Molecular plant*, 13(5), 688-697
- Luchman, J., & Luchman, M. J. (2023). Package ‘domir’.
- Lush, J. L. Intra-sire correlations or regressions of offspring on dam as a method of estimating heritability of characteristics. *Journal of animal science*, 1940(1), 293-301.
- Manav and Arora, R.N. 2017. Genetic variability studies for yield and seedling traits in soybean [Glycine max (L.) Merrill]. *Indian Res. J. Genet. & Biotech.* 9(1): 78-110
- Mandić, V.; Đorđević, S.; Đorđević, N.; Bijelić, Z.; Krnjaja, V.; Petričević, M.; Brankov, M. Genotype and Sowing Time Effects on Soybean Yield and Quality. *Agriculture* 2020, 10, 502. <https://doi.org/10.3390/agriculture10110502>
- Mandl, F. A., & Buss, G. R. (1981). Comparison of Narrow and Broad Leaflet Isolines of Soybean 1. *Crop Science*, 21(1), 25-27.
- Mariotti, J.A., Collavino, N.G., (2014). *Caracteres cuantitativos en la mejora genética de los cultivos* Editorial: Orientación Gráfica. ISBN: 978987192209
- Mathew, J. P., Herbert, S. J., Zhang, S., Rautenkranz, A. A., & Litchfield, G. V. (2000). Differential response of soybean yield components to the timing of light enrichment. *Agronomy Journal*, 92(6), 1156-1161.
- Messina, C. D., Podlich, D., Dong, Z., Samples, M., & Cooper, M. (2011). Yield–trait performance landscapes: from theory to application in breeding maize for drought tolerance. *Journal of experimental botany*, 62(3), 855-868.
- META-R (Multi Environment Trial Analysis with R for Windows.) Version 6.0
- Morandi, E. N., Casano, L. M., & Reggiardo, L. M. (1988). Post-flowering photoperiodic effect on reproductive efficiency and seed growth in soybean. *Field Crops Research*, 18(4), 227-241.
- Munier-Jolain, N. G., Ney, B., & Duthion, C. (1993). Sequential development of flowers and seeds on the mainstem of an indeterminate soybean. *Crop science*, 33(4), 768-771.
- Mustofa, A., Zubaidah, S., & Kuswanto, H. (2021). Correlation and path analysis on yield and yield components in segregating populations. In *AIP Conference Proceedings* (Vol. 2353, No. 1). AIP Publishing.
- Nitesh, S. D., Patroti, P., & Parashuram, S. (2020). *Data Analysis with TraitStats*.
- Nyquist, W. E., & Baker, R. J. (1991). Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Critical reviews in plant sciences*, 10(3), 235-322.
- P.A Calviño, V.O Sadras, F.H Andrade, Quantification of environmental and management effects on the yield of late-sown soybean, *Field Crops Research*, Volume 83, Issue 1, 2003, Pages 67-77, ISSN 0378-4290, [https://doi.org/10.1016/S0378-290\(03\)00062-5](https://doi.org/10.1016/S0378-290(03)00062-5).
- Pigeaire, A., Duthion, C., Turc, O., & Gonthier, J. (1986). Characterization of the final stage in seed

- abortion in indeterminate soybean, white lupin and pea. *Agronomie*, 6(4), 371-378.
- Quijano, A., & Morandi, E. N. (2011). Post-flowering leaflet removals increase pod initiation in soybean canopies. *Field Crops Research*, 120(1), 151-160.
- Ridner, E. (2006). Soja: propiedades nutricionales y su impacto en la salud. Latta, R. G., and K. Gardner, 2009 Natural selection on pleiotropic quantitative trait loci affecting a life-history trade-off in *Avena barbata*. *Evolution* 63: 2153–2163.
- Robinson, G. K. (1991). That BLUP is a good thing: the estimation of random effects. *Statistical science*, 15-32.
- Robinson, H. F. (1966). Quantitative genetics in relation to breeding on centennial of Mendelism. In *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding* (p. 171).
- Rossi, R., Baigorri, H. E. J., & Salado-Navarro, L. S. (2012). Historia del mejoramiento genético de la soja en la Argentina. *El cultivo de soja en Argentina*. Agroeditorial, Buenos Aires, Argentina, 33-50.
- Santos, D., Gear, N., de la Vega, A. (2017). Soybean genetic gain in Argentina between 1985 and 2014. *World Soybean Research Conference Ten 2017*.
- Satorre, E. H. (2011). Recent changes in pampean agriculture: possible new avenues in coping with global change challenges. In *Crop stress management and global climate change* (pp. 47-57). Wallingford UK: CABI.
- Sayama, T., Tanabata, T., Saruta, M., Yamada, T., Anai, T., Kaga, A., & Ishimoto, M. (2017). Confirmation of the pleiotropic control of leaflet shape and number of seeds per pod by the Ln gene in induced soybean mutants. *Breeding science*, 67(4), 363-369.
- Singh, K. P., Mishra, R. R., Singh, R., & Chaudhary, A. P. (2001). Heritability estimates for growth and carcass traits in Landrace pigs. *Indian Journal of Animal Research*, 35(2), 138-140.
- Sitompul, S. M., Sari, D. I., Krisnawati, E., Mulia, R. H., & Taufiq, M. (2015). Pod number and photosynthesis as physiological selection criteria in soybean (*Glycine max* L. Merrill) breeding for high yield. *AGRIVITA, Journal of Agricultural Science*, 37(1), 75-88.
- Summerfield, R. J., Asumadu, H., Ellis, R. H., & Qi, A. (1998). Characterization of the photoperiodic response of post-flowering development in maturity isolines of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] 'Clark'. *Annals of Botany*, 82(6), 765-771.
- Summerfield, R. J., Roberts, E. H., Erskine, W., & Ellis, R. H. (1985). Effects of temperature and photoperiod on flowering in lentils (*Lens culinaris* Medic.). *Annals of Botany*, 56(5), 659-671.
- Thagana, W., Gethi, M., Riungu, Kamundia, J., & Mbehero, P. (2013). Seed Abortion and Numerical Components of Seed Yield of Soybean (*Glycine max* L. Merr.) in Three Contrasting Agroecologies. *Journal of Agricultural Sciences*, 4, 1 - 5.
- Thomas, J. F. y C. D. Raper. 1977. Photoperiodic control of seed filling for soybeans. *Crop Sci.*, 16: 667-672
- Thomas, J. F., & Kanchanapoom, M. L. (1991). Shoot Meristem Activity during Floral Transition in *Glycine max* (L.) Merr. *Botanical Gazette*, 152(2), 139–147.

<http://www.jstor.org/stable/2995311>

- Tian, X., Engel, B. A., Qian, H., Hua, E., Sun, S., & Wang, Y. (2021). Will reaching the maximum achievable yield potential meet future global food demand?. *Journal of Cleaner Production*, 294, 126285.
- Tsutsumi-Morita, Y., Heuvelink, E., Khaleghi, S., Bustos-Korts, D., Marcelis, L. F., Vermeer, K. M., ... & Van Eeuwijk, F. A. (2021). Yield dissection models to improve yield: a case study in tomato. *in silico Plants*, 3(1), diab012.
- Upadhyay, A.P., Ellis, R.H., Summerfield, R.J., Roberts, E.H., Qi, A., Characterization of Photothermal Flowering Responses in Maturity Isolines of Soyabean [*Glycine max* (L.) Merrill] cv. Clark, *Annals of Botany*, Volume 74, Issue 1, 1994, Pages 87-96, ISSN 0305-7364, <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1097>.
- USDA Agricultural Projections No. (OCE-2018-1) 117 pp
- Uzal, L.C., Grinblat, G.L., Namías, R., Larese, M.G., Bianchi, J.S., Morandi, E.N., Granitto, P.M., (2018). Seed-per-pod estimation for plant breeding using deep learning, *Computers and Electronics in Agriculture*, Volume 150, Pages 196-204, ISSN 0168-1699, <https://doi.org/10.1016/j.compag.2018.04.024>.
- Van Roekel, R. J., Purcell, L. C., & Salmerón, M. (2015). Physiological and management factors contributing to soybean potential yield. *Field Crops Research*, 182, 86–97. doi:10.1016/j.fcr.2015.05.018
- Venable, D. L., (1992) Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *Am. Nat.* 140: 287– 304.
- Vogel, J. T., Liu, W., Olhoft, P., Crafts-Brandner, S. J., Pennycooke, J. C., & Christiansen, N. (2021). Soybean yield formation physiology—a foundation for precision breeding based improvement. *Frontiers in plant science*, 12, 719706.
- Wyatt, R., and S.B. Broyles. (1994). Ecology and evolution of reproduction in milkweeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25:423-441.
- Wold, S., Ruhe, A., Wold, H.O., & Dunn, W.J. (1984). The Collinearity Problem in Linear Regression. The Partial Least Squares (PLS) Approach to Generalized Inverses. *Siam Journal on Scientific and Statistical Computing*, 5, 735-743.
- Wright, Sewall. (1921). Correlation and causation. *J. Agric. Res.* 20:557 – 585
- Yang, Z., Xin, D., Liu, C., Jiang, H., Han, X., Sun, Y., ... & Chen, Q. (2013). Identification of QTLs for seed and pod traits in soybean and analysis for additive effects and epistatic effects of QTLs among multiple environments. *Molecular genetics and genomics*, 288, 651-667.
- Zhang, D., Cheng, H., Wang, H., Zhang, H.Y., Liu, C.Y., Yu, D.Y. 2010. Identification of genomic regions determining flower and pod numbers development in soybean (*Glycine max* L.). *J Genet Genomics* 37:545–556.
- Zhou, Z., Jiang, Y., Wang, Z., Gou, Z., Lyu, J., Li, W., ... & Tian, Z. (2015). Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean. *Nature biotechnology*, 33(4), 408-414.

## IX. ANEXO

**Tabla Suplementaria 1.** Condiciones meteorológicas para las campañas 2019-20 (C1) y 2020-21 (C2).

CAMPAÑA	MES	Precip. (mm)	Distribución Precip.	Temp media °C	Radiación (W/m <sup>2</sup> )	Temp Max °C	Estadio Fenológico
C1	dic-19	94	25%	23,3	212	31,4	VE
	ene-20	52	14%	24,1	214	31,6	Vn
	20-Feb	60	16%	22,9	210	32,0	R1
	20-Mar	88	23%	23,5	151	31,5	R5
	abr-20	81	21%	17,4	125	25,6	R7
	20-May	1	0%	13,9	88	21,0	R8
	<b>total</b>	<b>376</b>	<b>100%</b>	<b>20,8</b>	<b>167</b>	<b>28,9</b>	-
C2	dic-20	68	14%	22,9	227	38,4	VE
	ene-21	196	40%	24,1	206	37,7	Vn
	21-Feb	2	0%	22,5	195	34,8	R1
	21-Mar	135	28%	20,6	131	34,7	R5
	abr-21	88	18%	18,9	125	32,0	R7
	21-May	0	0%	17,5	122	27,4	R8
	<b>total</b>	<b>488</b>	<b>100%</b>	<b>21,1</b>	<b>168</b>	<b>34,2</b>	-

**Tabla Suplementaria 2.** Test de Normalidad Shapiro-Wilk: Número de vainas por superficie (NV), número de semillas por superficie (NS), número de semillas por vaina potencial (NSVP), número de semillas por vaina real (NSVR), peso unitario de semillas (PUS), rendimiento (REND) y porcentaje de aborto de semillas por vaina (ABORTO)

CARÁCTER	N	W	P-VALUE (UNILATERAL-D)
NV	522	0,99	0,35
NS	522	0,99	0,69
NSVP	522	0,95	< 0,0001
NSVR	522	0,99	0,51
PUS	522	0,99	0,32
REND	522	1	0,91
ABORTO	522	0,99	0,08

**Tabla Suplementaria 3.** Matriz de correlación entre el rendimiento y sus componentes obtenida a partir del Análisis de Componentes Principales en cada uno de los ambientes evaluados

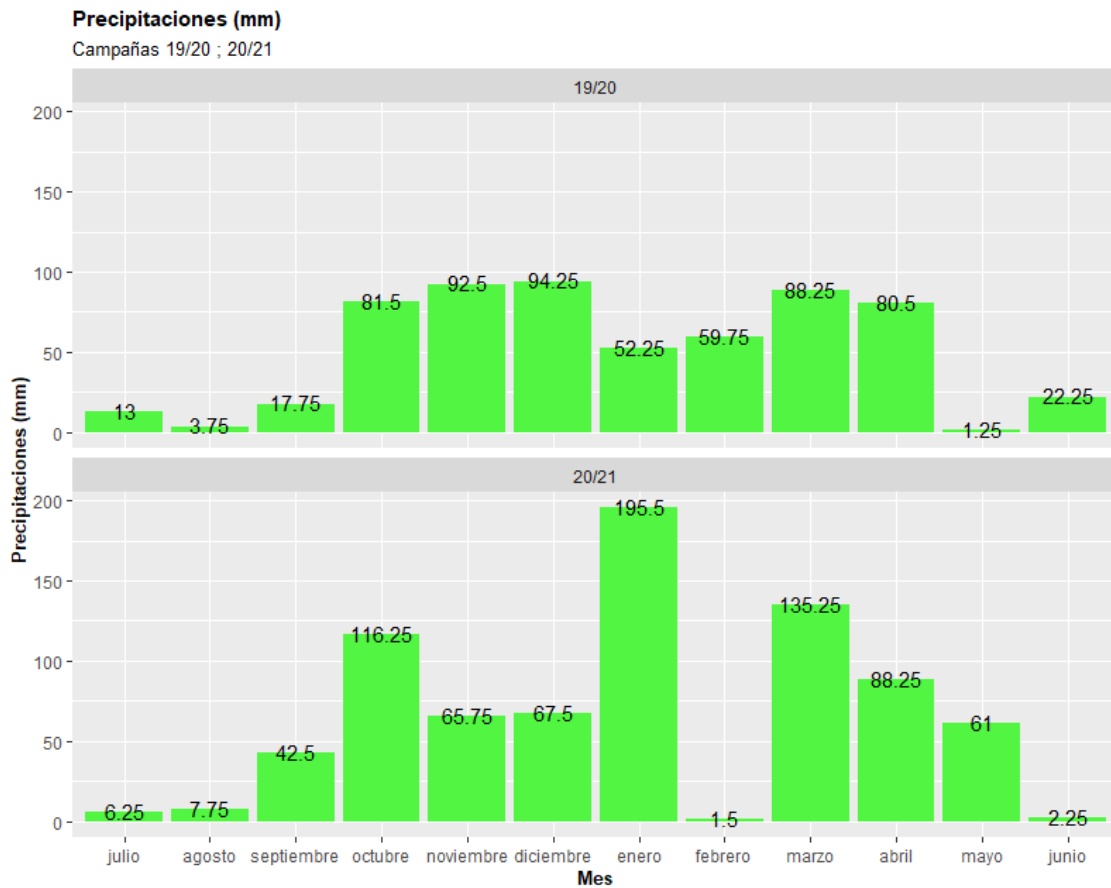
<b>AMB1</b>							
MATRIZ DE CORRELACIÓN/COEFICIENTES							
	REND	NS	NV	PUS	NSVP	NSVR	ABORTO
REND	1						
NS	0,86***	1					
NV	0,59***	0,73***	1				
PUS	-0,65***	-0,94***	<b>-0,68***</b>	1			
NSVP	0,26 ns	0,24 ns	<b>-0,40*</b>	<b>-0,27 ns</b>	1		
NSVR	0,43*	0,41 *	-0,31 ns	-0,38 *	0,89***	1	
ABORTO	-0,24 ns	-0,20 ns	-0,30 ns	0,09 ns	0,56**	0,13 ns	1
<b>AMB2</b>							
	REND	NS	NV	PUS	NSVP	NSVR	ABORTO
REND	1						
NS	0,80***	1					
NV	0,60***	0,80***	1				
PUS	-0,43*	-0,88***	<b>-0,70***</b>	1			
NSVP	0,20 ns	0,17 ns	<b>-0,43*</b>	<b>-0,15 ns</b>	1		
NSVR	0,31 ns	0,29 ns	-0,35 ns	-0,24 ns	0,96***	1	
ABORTO	-0,08 ns	-0,11 ns	-0,49**	0,09 ns	0,79***	0,58***	1
<b>AMB3</b>							
	REND	NS	NV	PUS	NSVP	NSVR	ABORTO
REND	1						
NS	0,86***	1					
NV	0,70***	0,74***	1				
PUS	-0,40*	-0,80***	<b>-0,48**</b>	1			
NSVP	0,19 ns	0,31 ns	<b>-0,34 ns</b>	<b>-0,40*</b>	1		
NSVR	0,03 ns	0,11 ns	-0,58**	-0,24 ns	0,86***	1	
ABORTO	0,35 ns	0,46*	0,21 ns	-0,43*	0,67***	0,20	1
<b>AMB4</b>							
	REND	NS	NV	PUS	NSVP	NSVR	ABORTO
REND	1						
NS	0,83***	1					
NV	0,68***	0,68***	1				
PUS	-0,34 ns	-0,80***	<b>-0,42*</b>	1			
NSVP	0,11 ns	0,34 ns	<b>-0,36 ns</b>	<b>-0,49**</b>	1		
NSVR	0,02 ns	0,21 ns	-0,56	-0,36 ns	0,86***	1	
ABORTO	0,18 ns	0,37*	0,16	-0,46*	0,65***	0,18 ns	1
<b>AMB5</b>							
	REND	NS	NV	PUS	NSVP	NSVR	ABORTO
REND	1						

<b>NS</b>	0,73***	1					
<b>NV</b>	0,60***	0,73***	1				
<b>PUS</b>	-0,18 ns	-0,80***	<b>-0,48**</b>	1			
<b>NSVP</b>	0,08 ns	0,22 ns	<b>-0,47*</b>	<b>-0,29 ns</b>	1		
<b>NSVR</b>	0,05 ns	0,21 ns	-0,51**	-0,30 ns	0,94***	1	
<b>ABORTO</b>	0,10 ns	0,15 ns	-0,16 ns	-0,15 ns	0,68***	0,38*	1
<b>AMB6</b>							
	REND	NS	NV	PUS	NSVP	NSVR	ABORTO
<b>REND</b>	1						
<b>NS</b>	0,57***	1					
<b>NV</b>	0,58***	0,71***	1				
<b>PUS</b>	-0,05 ns	-0,84***	<b>-0,46*</b>	1			
<b>NSVP</b>	-0,22 ns	0,05 ns	<b>-0,63***</b>	<b>-0,25 ns</b>	1		
<b>NSVR</b>	-0,18 ns	0,08 ns	-0,64***	-0,26 ns	0,94***	1	
<b>ABORTO</b>	-0,22 ns	-0,06 ns	-0,23 ns	-0,09 ns	0,54**	0,23 ns	1

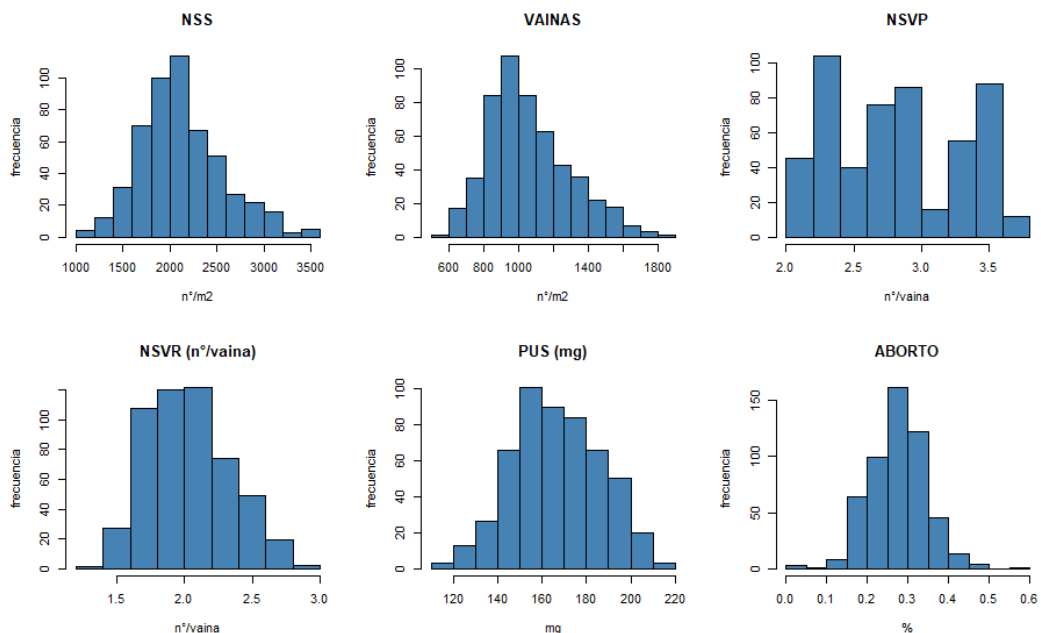
<sup>1</sup> REND: Rendimiento; NS: número de semillas por unidad de superficie; PUS: peso unitario de semillas; NV: número de vainas por unidad de superficie; NSVP: número de semillas por vaina potencial; NSVR: número de semillas por vaina real.

<sup>2</sup> \*, \*\*, \*\*\* indican correlaciones significativas al 0,05, 0,01 y 0,001 nivel de probabilidad, respectivamente, y ns indica que la correlación no es significativa.

<sup>3</sup> En rojo se marcaron las correlaciones entre los componentes de rendimiento NSVP, NV y PUS.

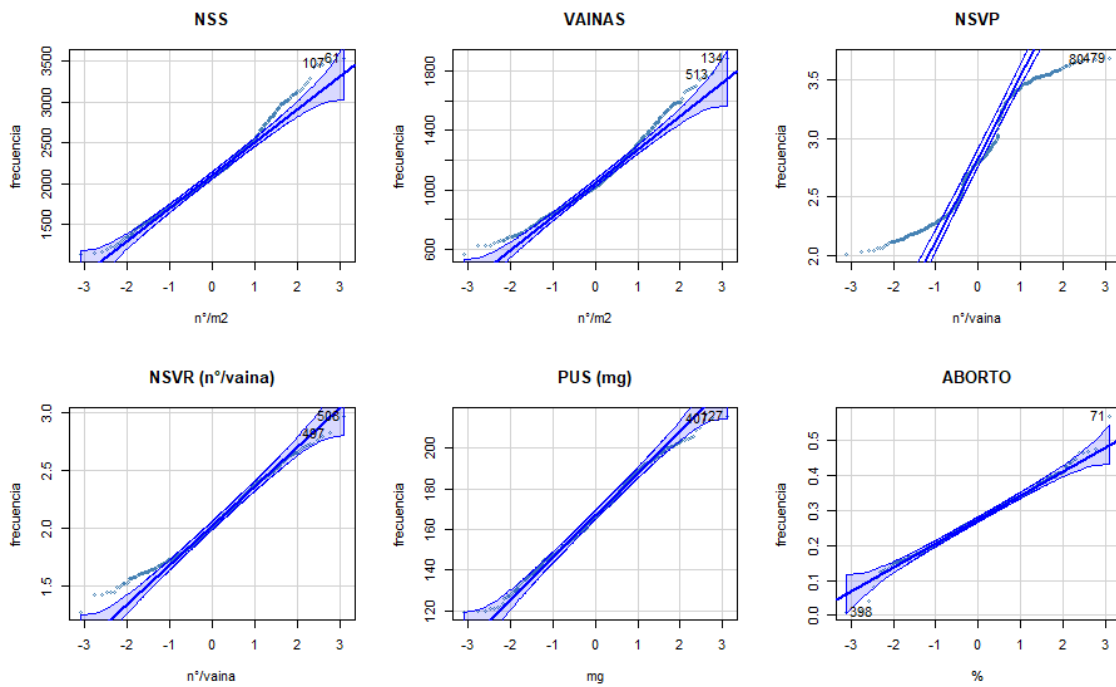


**Figura Suplementaria 1.** Precipitaciones para las campañas 2019-20 (C1) y 2020-21 (C2).

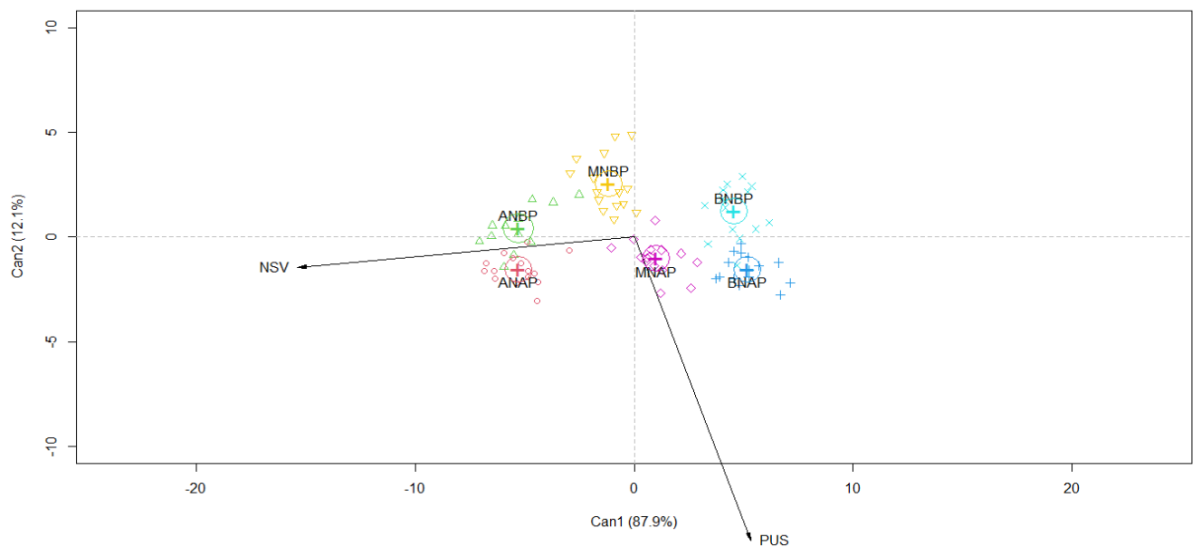


**Figura Suplementaria 2.** Distribución de frecuencias para los caracteres evaluados: Número de vainas por superficie (VAINAS), número de semillas por superficie (NSS), número de semillas por vaina potencial (NSVP), número de semillas por vaina real (NSVR), peso unitario de semillas (PUS),

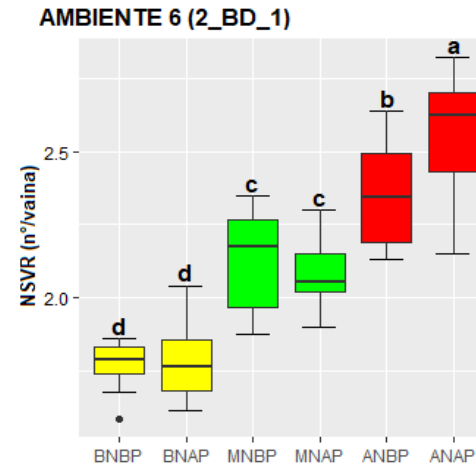
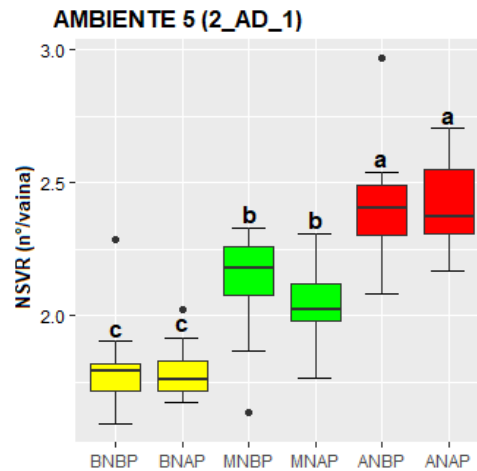
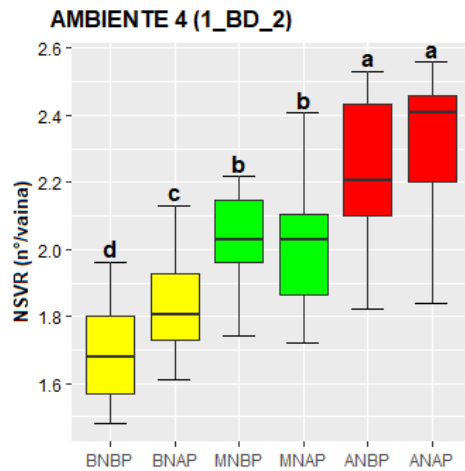
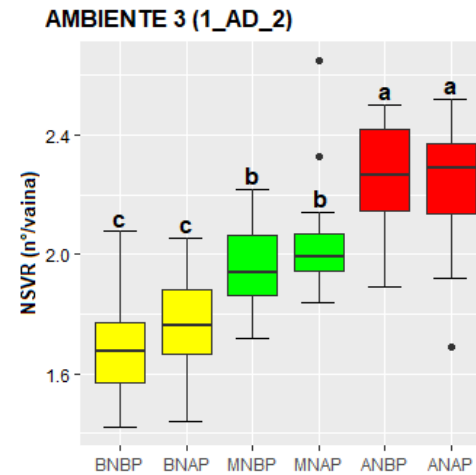
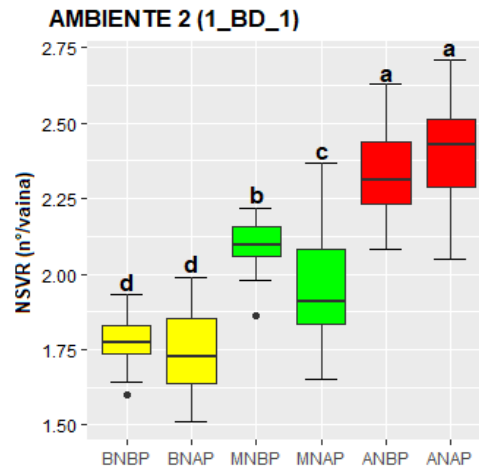
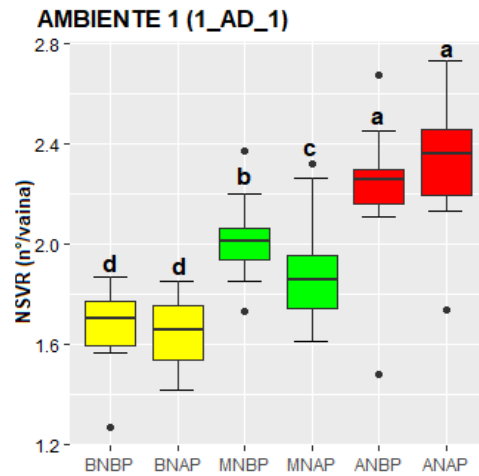
rendimiento (REND) y porcentaje de aborto de semillas por vaina (ABORTO).



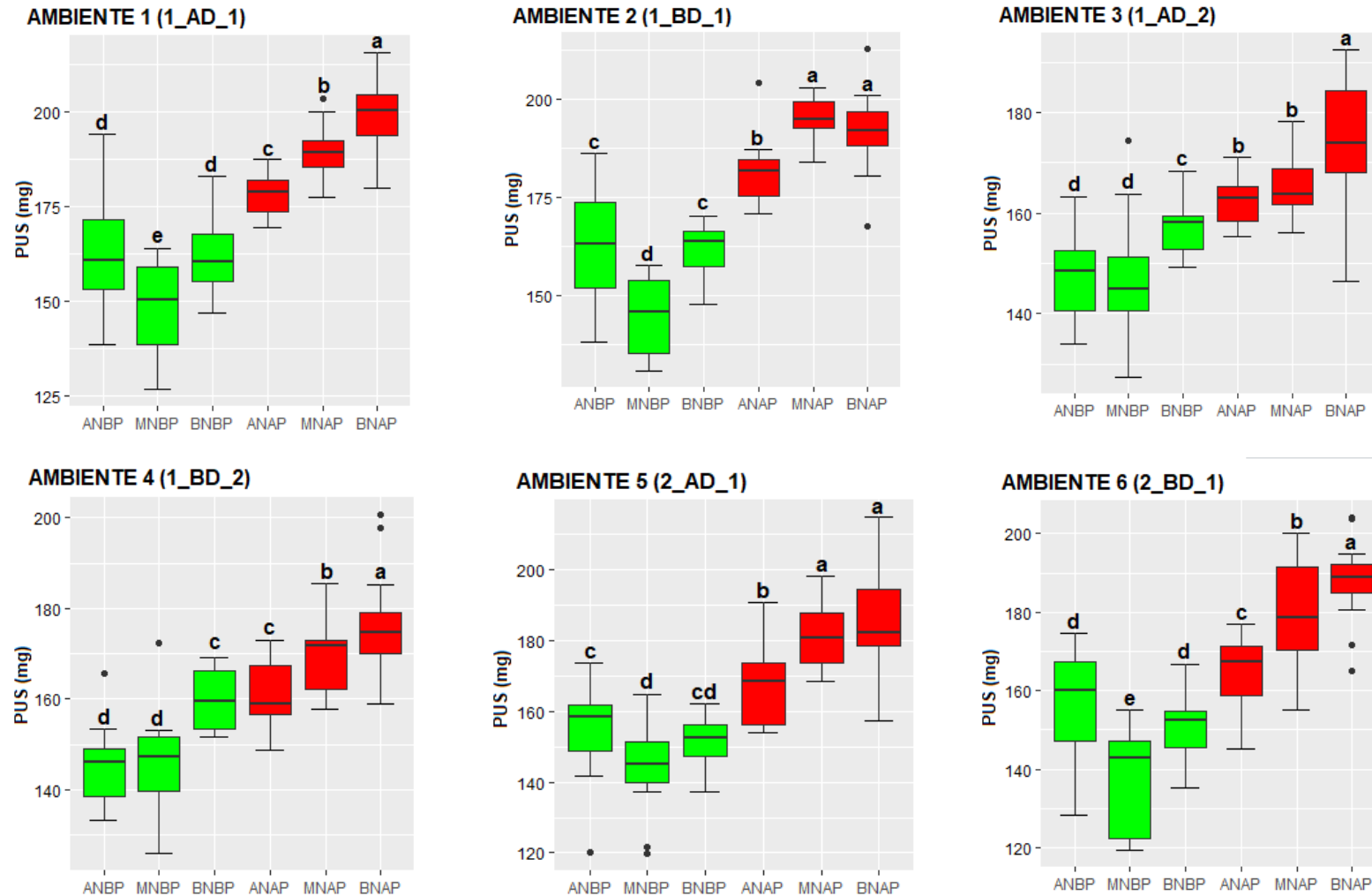
**Figura Suplementaria 3.** Q-Q plot para verificar normalidad en los caracteres evaluados: Número de vainas por superficie (VAINAS), número de semillas por superficie (NSS), número de semillas por vaina potencial (NSVP), número de semillas por vaina real (NSVR), peso unitario de semillas (PUS), rendimiento (REND) y porcentaje de aborto de semillas por vaina (ABORTO).



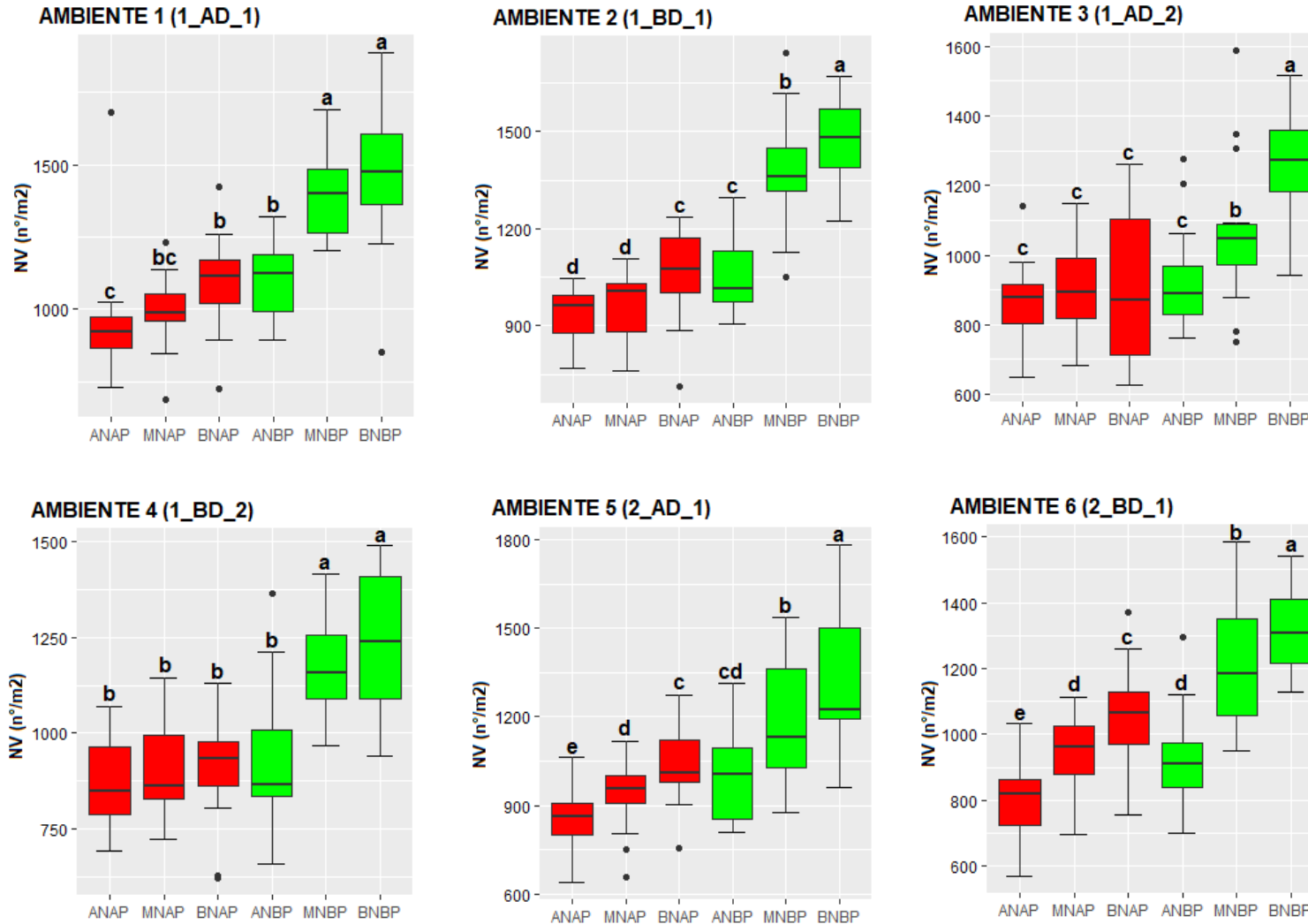
**Figura Suplementaria 4.** Biplot del análisis discriminante canónico para los dos primeros componentes (can 1 y can2) realizados con los datos de la campaña prueba (2018-19).



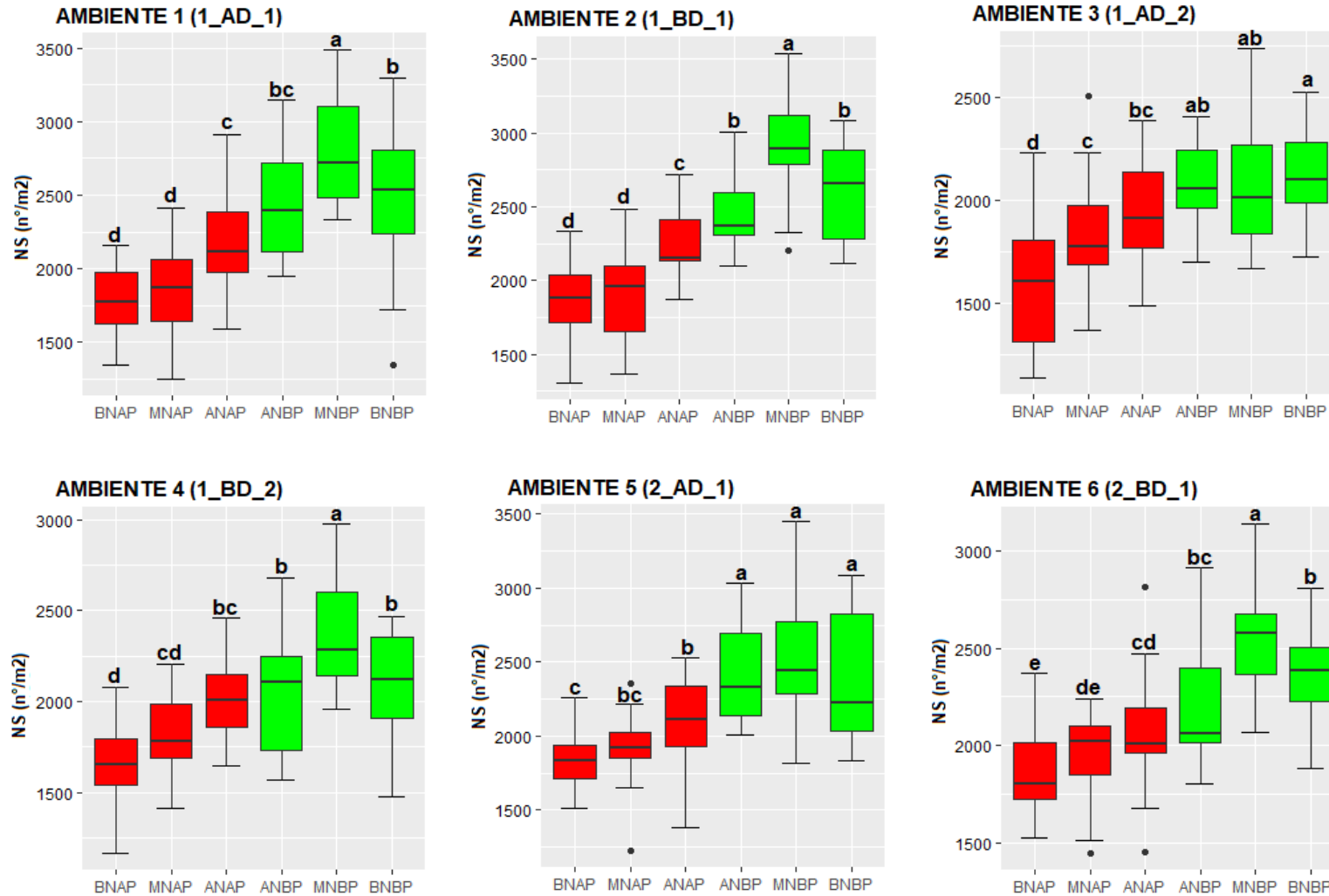
**Figura Suplementaria 5a.** Boxplot para el número de semillas por vaina real (NSVR) a través de los distintos ambientes y discriminado por categorías. En amarillo están representadas las categorías bajo NSVR: con bajo PUS (BBNP) y alto PUS (BNAP); en verde medio NSVP: con bajo peso (MNBP) y PUS (MNAP) y en rojo, alto NSVP: con bajo peso (ANBP) y alto PUS (ANAP). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias entre las categorías con un valor de probabilidad asociada,  $P < 0,05$ .



**Figura Suplementaria 5b.** Boxplot para el peso unitario de semillas (PUS) a través de los distintos ambientes y discriminado por categorías. En rojo están representadas las categorías de alto peso (AP) con número de semillas por vaina potencial (NSVP) alto (ANAP), medio (MNAP) y bajo (BNAP). En verde las categorías de bajo peso (BP) con NSVP alto (ANBP), medio (MNBP) y bajo (BNBP). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias entre las categorías con un valor de probabilidad asociada,  $P < 0,05$ .



**Figura Suplementaria 5c.** Boxplot para el número de vainas por unidad de superficie (NV) a través de los distintos ambientes y discriminado por categorías. En rojo están representadas las categorías de alto peso (AP) con número de semillas por vaina potencial (NSVP) alto (ANAP), medio (MNAP) y bajo (BNAP). En verde las categorías de bajo peso (BP) con NSVP alto (ANBP), medio (MNBP) y bajo (BNBP). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias entre las categorías con un valor de probabilidad asociada,  $P < 0,05$ .



**Figura Suplementaria 5d.** Boxplot para el número de semillas por unidad de superficie (NS) a través de los distintos ambientes y discriminado por categorías. En rojo están representadas las categorías de alto peso (AP) con número de semillas por vaina potencial (NSVP) alto (ANAP), medio (MNAP) y bajo (BNAP). En verde las categorías de bajo peso (BP) con NSVP alto (ANBP), medio (MNBP) y bajo (BNBP). Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias entre las categorías con un valor de probabilidad asociada,  $P < 0,05$

