

**Capacidad de uso del agua del subsuelo y productividad de dos
genotipos de maní. Efecto de la disponibilidad hídrica subsuperficial y
la oferta fototermal.**

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Área reproducción Vegetal*

Ignacio Severina
Ingeniero Agrónomo (2004)
Facultad de Ciencias Agrarias
Universidad Nacional de Córdoba

Lugar de trabajo: INTA Manfredi.



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

COMITÉ CONSEJERO

DIRECTOR DE TESIS

Daniel Jesús Collino
Ingeniero Agrónomo (UNC)
Dr. Universidad Nacional de Córdoba.

CONSEJERO DE ESTUDIOS

Julio Luis Dardanelli
Ingeniero Agrónomo (UBA)
MSc. Universidad Nacional de Mar del Plata.

María Elena Otegui.
Ingeniero Agrónomo (UBA)
MSc. Universidad Nacional de Mar del Plata.
Dra. Université Paris XI-UFR Scientifique d'Orsay, France.

JURADO DE TESIS

Dr. Gerardo Rubio
Facultad de Agronomía (UBA)
Dr. Facultad de Agronomía (UBA)

JURADO

Luís Aguirreizabal
Facultad de Ciencias Agrarias (Universidad de Mar del Plata)
Université Blaise Pascal (Clermont Ferrand II, Francia)

Fecha de defensa de la tesis: 15 de Diciembre del 2011.

DEDICATORIA

Esta tesis se la dedico a mi viejo y vieja por todo el apoyo brindado a lo largo de todo este camino de aprendizaje. Gracias a mi novia y amigos que estuvieron a mi lados y me aguantaron en los buenos y malos momentos.

AGRADECIMIENTOS

Les agradezco a María Elena Otegui, Julio Dardanelli y Daniel Collino por haberme guiado en todo este proceso. A Román Domínguez y Diego Altamirano por la gran ayuda en toda la tarea de campo.

A Ricardo Haro por todos el aporte técnico en cuanto al manejo del ensayo, procesamiento de datos y escritura de la tesis, al director del INTA Manfredi Enrique Ustarroz y al director del Centro Regional Córdoba Emilio Severina por el apoyo institucional que me han brindado.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE TABLAS.....	VIII
ÍNDICE DE FIGURAS.....	IX
DECLARACIÓN.....	XIV
GLOSARIO DE ABREVIATURAS.....	XV
RESUMEN.....	XVII
SUMMARY.....	XVIII
<u>CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN</u>	1
<i>1.1. Caracterización del problema</i>	<i>1</i>
<i>1.2. Provisión de agua para el cultivo: el sistema radical y la reserva hídrica</i>	<i>2</i>
<i>1.3. Provisión hídrica y productividad del cultivo: efectos sobre los determinantes ecofisiológicos del rendimiento</i>	<i>4</i>
<i>1.4. Objetivo general</i>	<i>5</i>
<i>1.5. Objetivos específicos</i>	<i>5</i>
<i>1.6. Hipótesis</i>	<i>6</i>
<u>CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS</u>	7
<i>2.1. Diseño experimental y manejo del ensayo</i>	<i>7</i>
<i>2.2. Caracterización de los tratamientos</i>	<i>8</i>
<i>2.3. Variables medidas y calculadas</i>	<i>13</i>
<i>2.4. Análisis estadístico</i>	<i>14</i>
<u>CAPÍTULO 3: CAPACIDAD DE USO DEL AGUA DEL SUBSUELO: FUNCIONALIDAD DE LAS RAÍCES</u>	15
<i>3.1. Introducción</i>	<i>15</i>

3.2 Metodología.....	16
3.3 Resultados.....	17
3.3.1. Efecto del régimen hídrico sobre la velocidad de profundización de las raíces y la profundidad máxima de absorción.....	17
3.3.2. Efecto del régimen hídrico sobre la tasa de absorción de agua.....	21
3.4 Discusión.....	24
<u>CAPÍTULO 4: RELACIÓN ENTRE LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA DEL SUBSUELO Y LOS DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS DEL RENDIMIENTO</u>	29
4.1 Introducción.....	29
4.2. Metodología.....	30
4.3 Resultados.....	31
4.3.1. Consumo de agua e intensidad del estrés.....	31
4.3.2. Intercepción de radiación, producción de biomasa y rendimiento en grano.....	36
4.3.3. Eficiencia en el uso de la radiación.....	37
4.3.4 Eficiencia en el uso del agua.....	39
4.4 Discusión.....	43
4.4.1. Disponibilidad hídrica, consumo e intensidad del déficit hídrico.....	43
4.4.2. Disponibilidad hídrica, productividad y eficiencia en el uso de recursos.....	45
<u>CAPÍTULO 5: RÉGIMEN HÍDRICO Y DETERMINACIÓN DE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO</u>	48
5.1. Introducción.....	48

5.2. Metodología.....	49
5.2.1. Número de granos y peso del grano.....	49
5.2.2. Relación fuente-destino durante el crecimiento del grano	49
5.2.3. Análisis estadístico.....	49
5.3 Resultados.....	49
5.3.1 Rendimiento en grano y sus componentes numéricos.....	49
5.3.2 Tasa de crecimiento del cultivo y número de granos.....	55
5.3.3 Peso del grano y relación fuente/destino.....	58
5.4 Discusión.....	59
<u>CAPÍTULO 6: DISCUSIÓN GENERAL.....</u>	62
6.1. Introducción.....	62
6.2. Capacidad de uso del agua del subsuelo: Funcionalidad de las raíces.....	63
6.3. Disponibilidad hídrica y su relación con la productividad y la eficiencia del uso de los recursos.....	65
6.4. Aportes de la investigación y futuras implicancias.....	66
BIBLIOGRAFÍA.....	69

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1: Datos analíticos del perfil modal de un suelo Haplustol Típico de la serie Oncativo.....	7
Tabla 4.1: Déficit hídrico acumulado para diferentes períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.....	33
Tabla 4.2: Consumo diario para diferentes períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.....	34
Tabla 4.3: Intensidad del déficit hídrico calculada para distintos períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.....	35
Tabla 4.4: Eficiencia de interceptación de la radiación, radiación fotosintéticamente activa interceptada, biomasa total corregida, y rendimiento en grano para distintos períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.	38
Tabla 4.5: Eficiencia en el uso de la radiación (EUR, MJ m ⁻²) para distintos períodos del ciclo y niveles de probabilidad de ANVA.....	39
Tabla 4.6: Eficiencia de uso del agua para producir biomasa (EUA _B) y eficiencia del uso del agua para producir vainas (EUA _V) para distintos períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.....	41
Tabla 5.1: Rendimiento en grano (RG), número de granos por m ⁻² (NG m ⁻²) y peso del grano (PG) para diferentes períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.....	50
Tabla 5.2: Tasa de crecimiento del cultivo para diferentes períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.....	56

ÍNDICE DE FIGURAS

<p>Figura 2.1: Coberturas móviles individuales utilizadas en cada parcela para prevenir el ingreso de agua de lluvia.....</p>	8
<p>Figura 2.2: Datos decádicos de temperatura media (A), radiación solar global incidente (B), déficit de presión de vapor diurno (DPV) (C) y evapotranspiración potencial (ET), (D) a partir de la siembra, para la fecha temprana del 21/10/2008 (en negro) y la tardía del 02/12/2008 (en gris). Las líneas horizontales representan el período de sequía impuesta, cuya porción continua indica la etapa R3-R6.5.....</p>	8
<p>Figura 2.3: Contenido volumétrico de agua promedio para la fecha temprana (cuadrados vacíos) y tardía (cuadrados llenos), determinado siete días antes de la siembra. Las líneas punteadas representan el ADC 30% (izquierda) y 70% (derecha). Las barras horizontales representan el error estándar. La línea sólida indica el límite superior y la línea entrecortada el límite inferior.....</p>	11
<p>Figura 2.4: Evolución de la fracción de agua disponible para el cultivo (ADC) en el estrato 60-200 cm, desde siete días antes de la siembra hasta R3. Los símbolos vacíos indican el ADC de 30%. y los llenos el ADC 70%. Los círculos y cuadrados representan las fechas de siembra temprana y tardía, respectivamente. La línea llena representa el ADC 70% y la entrecortada el ADC 30%. Las barras verticales indican el error estándar.....</p>	12
<p>Figura 2.5: Contenido volumétrico de agua medido al inicio de la sequía (R3) para los tratamientos de ADC 30% (círculos llenos) y ADC 70% (círculos vacíos) en siembra temprana (A) y tardía (B). Las líneas punteadas representan los valores esperados de ADC 30 y 70%. La línea sólida indica el límite superior y la línea entrecortada el límite inferior. Las barras horizontales representan el error estándar.....</p>	13
<p>Figura 3.1: Evolución del contenido volumétrico de agua por encima del límite inferior (li) en el estrato 120-140 cm de un tubo de acceso seleccionado. Con círculos vacíos se representan los datos medidos y con círculos llenos los datos</p>	

diarios estimados utilizando la Ecuación	
4.....	17

Figura 3.2: Contenido volumétrico de agua hasta los 280 cm de profundidad para la siembra temprana (A) y la tardía (B). Los cuadrados grises representan el contenido volumétrico de agua al momento del inicio de la sequía impuesta para los tratamientos con ADC 70% y los círculos grises para ADC 30%. Los círculos vacíos y llenos indican el contenido volumétrico de agua a cosecha para los tratamientos con ADC 30% para ASEM y Florman respectivamente y los cuadrados vacíos y llenos a los tratamientos con ADC 70% para ASEM y Florman respectivamente. Con línea sólida se muestra el límite superior de contenido de agua y con línea entrecortada el límite inferior. Las barras horizontales representan el error estándar.....

18

Figura 3.3: Profundidad aparente de las raíces en relación a los días desde la siembra para los tratamientos con ADC 70%, promedio de ambas fechas de siembra. Los círculos llenos representan al genotipo ASEM y los cuadrados llenos al Florman. Las líneas continuas representan las funciones de ajuste (A) bilineal, $y = 12,72 - 2,4x$, $R^2 = 0,91$, y (B) logístico de tres parámetro,

$$y = \frac{-280.2}{1 + 11,65 \cdot e^{(-0,038x)}}, R^2 =$$

0,912.....

19

Figura 3.4: Evolución del contenido volumétrico de agua a partir de la siembra para un tubo de acceso particular en los tratamientos con ADC 70% (llenos) y 30% (vacíos), correspondiente a los estratos de suelo 140-160 cm (círculos) y 160-180 cm (cuadrados). La línea entrecortada muestra el valor de límite inferior de contenido de agua para esos estratos.....

21

Figura 3.5: Tasa de absorción de agua (K) para diferentes profundidades de suelo. Los símbolos representan a los tratamientos con (i) ADC 70% en siembra tardía (símbolos grises llenos, promedio de cultivares), (ii) ADC 70% en siembra temprana (símbolos negros llenos, promedio de cultivares), (iii) ADC 30% (círculos vacíos, promedio de todas las condiciones excepto Florman en siembra temprana), y (iv) Florman con ADC 30% en siembra temprana

(cuadrados vacíos) 22

Figura 3.6: Contenido de agua remanente para el perfil de suelo hasta los 280 cm de profundidad para la fecha de siembra temprana (A) y tardía (B). Los símbolos llenos representan los tratamientos con ADC 70% y los vacíos a los tratamientos con ADC 30%. Los círculos representan al genotipo ASEM y los cuadrados al genotipo Florman..... 23

Figura 3.7: Contenido remanente de agua útil a cosecha en el subsuelo (60-200 cm), para los diferentes tratamientos: A (ASEM), F (Florman), 70 (ADC 70%), 30 (ADC 30%), TE (siembra temprana) y TA (siembra tardía). Las barras verticales representan el error estándar..... 23

Figura 4.1: Valores acumulados de Consumo y Evapotranspiración potencial del cultivo (ETPc) durante el período de sequía impuesta (R3 a cosecha final) en (A) siembra temprana y (B) siembra tardía. Los símbolos llenos representan ADC 70% y los vacíos ADC 30%. Los cuadrados al cv. Florman y los círculos al cv. ASEM. Las barras verticales representan el error estándar de la media y la línea continua la ETPc..... 32

Figura 4.2: Registros semanales de temperatura del canopeo y temperatura del aire al mediodía durante el período R3-R6.5. Cada dato corresponde al promedio de dos genotipos (Florman y ASEM)..... 36

Figura 4.3: Respuesta de la biomasa total (A) o de vainas (B) al consumo de agua corregido por DPV. Los símbolos representan: (i) los círculos al genotipo ASEM y los cuadrados al Florman, (ii) los llenos a los tratamientos con ADC 70% y los vacíos a los de ADC 30%, y (iii) en negro para la fecha de siembra temprana y en gris para la tardía. Las líneas sólidas corresponden a los ajustes lineales que identifican a la línea de frontera, cuya pendiente representa a la eficiencia en el uso del agua máxima para el conjunto de datos de esta tesis (EUA). En líneas punteadas se indican los valores teóricos máximos y mínimos de EUA estimados para el mismo sitio y cultivares (Haro et al., 2010)..... 42

Figura 4.4: Relación entre la eficiencia de uso de la radiación (EUR_B) y la eficiencia de uso del agua (EUA_B) durante el período crítico (R3-R6.5), para las dos disponibilidades de agua en el subsuelo (ADC 70%, símbolos llenos y 30% símbolos vacíos), en las fechas de siembra temprana (21-Oct, símbolos negros) y tardía (02-Dic, símbolos grises). Los círculos representan al genotipo ASEM y los cuadrados al Florman. Las líneas representan los ajustes de modelos lineales: (i) línea continua para ADC 70%, $y = 4,5x - 0,26$ $R^2 = 0,92$, y (ii) línea entrecortada para ADC 30%, $y = 7,95x + 0,12$, $R^2 = 0,97$ 42

Figura 5.1: Respuesta del rendimiento en grano al número de granos por m^{-2} (A y C) y al peso del grano (B y D). Se incluye el conjunto de datos de esta tesis (A y B, $n = 24$) o el promedio de datos para cada combinación de tratamientos de esta tesis ($n = 8$) y de Haro et al. (2007 y 2008, $n = 16$). Los diamantes identifican a Haro et al. (op. cit), llenos para riego y vacíos para sequía. El resto identifica a esta tesis, correspondiendo (i) los círculos al genotipo ASEM y los cuadrados al Florman, (ii) los símbolos llenos a los tratamientos con ADC 70% y los vacíos a los de ADC 30%, y (iii) en negro para la fecha de siembra temprana y en gris para la tardía. Se incluyen los ajustes lineales para todo el conjunto de datos (A, B y C) o sólo para los tratamientos no regados (D)..... 51

Figura 5.2: Respuesta del número de granos por m^{-2} ($NG\ m^{-2}$) al consumo de agua corregido por DPV durante el período R3-R6.5. Los símbolos son iguales a los descritos en la Figura 5.1. La línea representa el ajuste obtenido mediante análisis de frontera..... 53

Figura 5.3: Respuesta del peso del grano (PG) al consumo de agua corregido por DVP durante el período entre R6.5 y cosecha final (CF). Los símbolos son iguales a los descritos en la Figura 5.1. La línea sólida representa el ajuste obtenido mediante análisis de frontera, en punteado la prolongación correspondiente al PG máximo..... 54

Figura 5.4: Respuesta del rendimiento en grano al consumo de agua

<p>corregido por DPV durante el período entre R3 y cosecha final (CF). Los símbolos son iguales a los descritos en la Figura 5.1. La línea representa el ajuste obtenido mediante análisis de frontera.....</p>	55
<p>Figura 5.5: Relación entre el número de granos por m² y la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) durante (A) R3-R5, (B) R5-R6.5 y (C) R3-R6.5. Los datos corresponden a (i) dos disponibilidades de agua en el subsuelo (ADC 70% en símbolos llenos y ADC 30% en símbolos vacíos), (ii) dos fechas de siembra (temprana en símbolos negros y tardía en símbolos grises), y (iii) dos genotipos (ASEM en círculos y Florman en cuadrados). Las líneas representan los ajustes de los modelos lineales indicados.....</p>	57
<p>Figura 5.6: Respuesta del número de granos por m² a la tasa de crecimiento del cultivo durante el período R3 a R6.5 (TCC R3-R6.5) en base a datos promedio de (i) Haro et al. (2007) bajo riego (diamantes negros), (ii) Haro et al. (2008 y 2010) bajo sequía (diamantes blancos), y (iii) esta tesis bajo sequía (símbolos como en la Figura 5.1). Las líneas representan los modelos ajustados a los datos de riego (llena) y sequía (cortada). Con línea punteada se muestra la prolongación al origen del modelo ajustado para riego.....</p>	58
<p>Figura 5.7: Respuesta del peso del grano (g) a la relación fuente/destino (F/D) representada por el cociente de la producción de biomasa total a R6.5 y el NG m⁻². Los datos corresponden a (i) dos disponibilidades de agua en el subsuelo (ADC 70% en símbolos llenos y ADC 30% en símbolos vacíos), (ii) dos fechas de siembra (temprana en símbolos negros y tardía en símbolos grises), y (iii) dos genotipos (ASEM en círculos y Florman en cuadrados).....</p>	59
<p>Figura 6.1: Principales hallazgos obtenidos en este trabajo y procesos afectados por la acción combinada de diferentes niveles de agua disponible para el cultivo (ADC), ambientes explorados en dos genotipos de maní.</p>	62

DECLARACIÓN

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.”

.....
Ignacio Severina.

GLOSARIO DE ABREVIATURAS

- θ_d : Contenido volumétrico de agua en un determinado día.
- θ_{d-1} : Contenido volumétrico de agua en el día previo.
- θ_l : Contenido volumétrico de agua en el límite inferior.
- θ_s : Contenido volumétrico de agua en el límite superior.
- θ_o : Contenido volumétrico de agua observado.
- ADC: Agua disponible para el cultivo.
- ANVA: Análisis de varianza.
- BR: Biomasa reproductiva.
- BTc: Biomasa total corregida.
- C: Consumo de agua.
- C_{DPV} : Consumo ajustado por déficit de presión de vapor.
- CF: Cosecha final.
- Cv: Cultivar.
- DPV: Déficit de presión de vapor.
- DSM: Mínima diferencia significativa.
- e_a : Tensión de vapor actual.
- e_d : Tensión de vapor saturado.
- e_i : Eficiencia de interceptación.
- E_t : Evapotranspiración potencial.
- ETPc: Evapotranspiración del cultivo.
- EUA: Eficiencia del uso del agua.
- EUA_B : Eficiencia del uso del agua para la producción de biomasa total.
- EUA_V : Eficiencia del uso del agua para la producción de vainas.
- EUR: Eficiencia de uso de la radiación.
- F/D: Relación fuente destino.
- FS: Fecha de siembra.
- IAF: Índice de área foliar.
- IDH: Intensidad del estrés hídrico.
- INTA: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- G: Genotipo.
- I: Radiación fotosintéticamente activa registrada a nivel de la superficie del suelo.
- I_0 : Radiación fotosintéticamente activa registrada sobre el canopeo.

K: Tasa de absorción de agua.

Kc: Coeficiente del cultivo.

NG: Número de granos.

NG m⁻²: Número de granos por metro cuadrado.

PG: Peso de granos.

PMA: Profundidad máxima de absorción de agua.

RFA: Radiación fotosintéticamente activa.

R1: Primera flor visible en al menos el 50% de las plantas.

R2: Inicio de la formación del clavo en al menos el 50% de las plantas.

R3: Inicio de crecimiento de una vaina en al menos el 50% de las plantas.

R5: Inicio del crecimiento del grano en al menos el 50% de las plantas.

R3-R5: Primera mitad para la determinación del número de grano.

R6: Fin de crecimiento del grano en al menos el 50% de las plantas.

R6.5: Un grano a la mitad de su crecimiento en al menos el 50% de las plantas.

R5-R6.5: Segunda mitad para la determinación del número de grano.

R3-R6.5: Ventana para la determinación del número de grano.

R7: Inicio de madurez de la vaina en al menos el 50% de las plantas.

R8: Una vaina madura en al menos el 50% de las plantas.

R6.5-CF: Período de llenado de grano.

RFA_{inc}: Radiación fotosintéticamente activa incidente.

RFA_{int}: Radiación fotosintéticamente activa interceptada.

RH: Régimen hídrico.

RG: Rendimiento en grano.

RG m⁻²: Rendimiento en grano por metro cuadrado.

Ta: Temperaturas del aire.

Tc: Temperatura del canopeo.

TCC: Tasa de crecimiento del cultivo.

T_{max}: Temperatura máxima diaria del aire.

T_{min}: Temperatura mínima diaria del aire.

TCV: Tasa de crecimiento de la vaina.

VAPR: Velocidad aparente de profundización de las raíces.

Capacidad de uso del agua del subsuelo y productividad de dos genotipos de maní. Efecto de la disponibilidad hídrica subsuperficial y la oferta fototermal.

RESUMEN

En la región manisera de Córdoba, la combinación de distintos antecesores del maní en la rotación y la variabilidad de las lluvias otoñales determinan diferentes contenidos de agua en el subsuelo (60-200 cm). El agua sub-superficial debería contribuir a la toma de decisión entre una siembra temprana (mayor déficit hídrico en período crítico) o tardía (menor oferta fototermal en etapa reproductiva), así como a la elección del genotipo. Se realizó un experimento a campo durante 2008-2009 con (i) déficit hídrico desde R3 a partir de cultivos creciendo con dos niveles de agua disponible subsuperficial (ADC 70% y ADC 30%), (ii) dos épocas de siembra (21-oct. y 2-dic.), y (iii) dos genotipos (moderno ASEM y antiguo FLORMAN). Se midió periódicamente el contenido de agua edáfica para determinar (i) la velocidad aparente de profundización de las raíces (VAPR), (ii) la profundidad máxima de absorción de agua (PMA) y (iii) la tasa de absorción de agua (K). Además se midió: el rendimiento en grano, y sus componentes (número de granos y peso del grano) y las eficiencias en el uso de la radiación y del agua. La menor ADC penalizó doblemente la capacidad de uso del agua, disminuyendo la VAPR y PMA como también K. Esto siempre causó fuertes caídas en el rendimiento, principalmente por reducción en el número de grano, bien representadas por la respuesta de este último con la tasa de crecimiento del cultivo en el período crítico. Un menor tamaño de los destinos reproductivos provocó un efecto de retrocontrol de la actividad de la fuente, reduciendo la eficiencia del uso de los recursos agua y radiación. El rendimiento de ASEM superó al de Florman en todos los casos. Todas las combinaciones de ADC x genotipo en siembra tardía redujeron el rendimiento respecto a su contraparte de la fecha temprana, con excepción de ASEM ADC 70%. Por lo tanto, el uso del genotipo ASEM combinado con buena provisión de agua en el subsuelo permite ampliar la ventana de fechas de siembra manteniendo el rendimiento del cultivo.

Palabras claves: *Maní, déficit hídrico, patrones de absorción de agua, consumo, rendimiento, eficiencia en el uso del agua y eficiencia en el uso de la radiación*

**ROOT SYSTEM FUNCTIONALITY AND PEANUT PRODUCTIVITY:
EFFECTS OF UNDERGROUND AVAILABLE SOIL WATER,
PHOTOTHERMAL OFFER AND GENOTYPE.**

Abstract

In the peanut production area of the Córdoba province (Argentina), plant available soil water (PASW) in deep soil layers (60-200 cm) depends upon the preceding crop in the rotation and the variation in autumn rainfall levels. Underground soil water should help in the decision process between an early (enhanced risk of water deficit during the critical period) or a late sowing (reduced photothermal offer during the reproductive phase) as well as the election of the best adapted genotype. A field experiment was conducted during 2008-2009 that included (i) water deficit from R3 onwards, applied to crops growing at two levels of underground available soil water (PASW 70% and PASW 30%), (ii) two sowing dates (21-Oct and 2-Dec), and (iii) two genotypes (modern ASEM and old Florman). Soil water was measured periodically for computing (i) rooting depth velocity (RDV), (ii) maximum depth for water absorption (MDWA), and (iii) water absorption rate (K). Other measured traits were: Seed yield, seed yield components, and the radiation and water use efficiencies. Reduced PASW penalized root activity in two ways: by decreasing RDV and MDWA as well as K. These trends caused a steep decrease in seed yield, mostly driven by reduced seed numbers in response to decreased crop growth rate during the critical period. The reduction of the reproductive sink promoted a feedback control on source activity, which caused a decrease the radiation and water use efficiencies. Seed yield of cv. ASEM was always larger than cv. Florman. All PASW x Genotype combinations in the late sowing had smaller yield than their early-sowing counterparts, except for cv. ASEM grown at PASW 70%. Therefore, the window for peanut sowing in this region can be enlarged when cv. ASEM is combined with high levels of underground PASW.

Keywords: *peanuts, water stress, water absorption rate, water use, yield, water use efficiency and radiation use efficiency.*

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN

1.1. Caracterización del problema.

La producción de maní en Argentina está concentrada en un 90% en la Provincia de Córdoba. La mayor proporción del área de cultivo se realiza bajo condiciones de secano y se extiende entre los paralelos 32° y 35° de latitud sur y los meridianos 62° y 64° de longitud oeste. El período favorable para el crecimiento del cultivo abarca desde mediados de octubre a fines de abril (aproximadamente 170 días), comenzando cuando el suelo alcanza la temperatura adecuada para la germinación (18 °C; Fernández, 2006) y las lluvias de primavera han iniciado, y finaliza con las primeras heladas. La región se caracteriza por presentar un clima monzónico con un promedio de precipitaciones anuales de 760 ± 179 mm (serie 1931-2010, estación meteorológica INTA-EEA Manfredi), y un déficit hídrico de 380 mm para el período octubre-abril (serie 1960-1994), expresado como la diferencia entre las precipitaciones y la evapotranspiración potencial Penman-FAO (Doorenbos y Kassam, 1979).

Los períodos de sequías se presentan con frecuencia durante la etapa del cultivo en donde se define el número de granos (R3-R6.5) y consecuentemente el rendimiento (Haro et al., 2008). Las siembras tempranas de mediados de octubre se enfrentan a limitaciones hídricas en la mayoría de los años, ya que las precipitaciones de primavera son inciertas en términos de oportunidad, cantidad y frecuencia (Collino et al., 1998; De la Casa y Ovando, 2006; Basanta, et al., 2008). Además, el período crítico del cultivo ocurre durante enero, época en la que se produce la mayor demanda ambiental y el máximo déficit hídrico (*ca.* 70 mm). El retraso de la fecha de siembra hacia fines de noviembre ubica al período crítico del cultivo en febrero, donde el déficit hídrico es menor (*ca.* 43 mm), pero penaliza al rendimiento a través de una menor oferta de radiación solar durante el crecimiento de las vainas, que se va acentuando hacia el final del ciclo (Haro et al., 2007).

Bajo las condiciones descritas de deficiencia hídrica, el agua almacenada en el perfil de suelo explorado por las raíces, y principalmente aquella del subsuelo (60-200 cm), puede mitigar los efectos de la sequía, en particular en el período crítico de fijación de vainas, que se considera como la etapa de mayor sensibilidad al déficit hídrico (Stansell et al., 1976; Pallas et al., 1979; Stansell y Pallas, 1985; Nageswara Rao et al., 1985; Chapman, 1989a,b; Wright et al., 1991). La cantidad de agua almacenada en el subsuelo a la siembra, y particularmente al momento en que se define el número de granos, es clave para la obtención de altos rendimientos (Wright y Nageswara Rao, 1994). El agua almacenada en el perfil del suelo depende a su vez de la cantidad de agua remanente que dejó el cultivo primavero-estival anterior, la duración del período de barbecho y las precipitaciones ocurridas durante dicho lapso. La recarga de los suelos en la región manisera de Córdoba ocurre principalmente durante los meses de marzo y abril, cuando el cultivo antecesor primavero-estival ya ha dejado de consumir agua y aún continúan las lluvias. La ausencia de precipitaciones invernales reduce la evaporación del suelo, principalmente la correspondiente a la Fase II de este proceso (Ritchie, 1972), y permite que el agua se redistribuya hacia horizontes más profundos.

Sin embargo, en la mayoría de los años las precipitaciones otoñales son insuficientes para completar la capacidad de almacenamiento de agua útil en el perfil de suelo. Datos obtenidos en la EEA INTA Manfredi (Salas et al., 2005), en ensayos de larga duración (14 años) permitieron establecer que después de un cultivo estival bajo condiciones de siembra directa coincidente con una siembra temprana (15 de octubre al 6 de noviembre), el agua disponible a la siembra fue de $55 \text{ mm} \pm 15 \text{ mm}$ en los primeros 60 cm de suelo y $84 \text{ mm} \pm 18 \text{ mm}$ para el estrato 60-200 cm, lo que representó respectivamente el 53% y 42% de agua útil. El retraso de la fecha de siembra, hasta fines de noviembre o principios de diciembre, incrementa la reserva de agua del perfil de suelo a la siembra por las lluvias primaverales. Este proceso de recarga es poco eficiente debido a que ocurren pérdidas por escurrimiento superficial, como consecuencia de la mayor frecuencia e intensidad de las precipitaciones, y a la evaporación en Fase I (Dardanelli et al., 2010). Además, no brinda suficiente tiempo para la adecuada redistribución del agua a capas más profundas, *i.e.* hacia el subsuelo. El agua almacenada en los primeros 60 cm de perfil de suelo se incrementa a *ca.* $81 \text{ mm} \pm 14,2 \text{ mm}$ (79% del agua útil) en fechas de siembra tardías (Salas et al., 2005), pero la cantidad de agua en el subsuelo (60-200cm) es similar a la que se registra para fechas de siembra tempranas (*ca.* $87,8 \pm 29 \text{ mm}$, 43% del agua útil). Por lo tanto, el retraso de la fecha de siembra no mejora la recarga de agua del subsuelo.

La ventaja que presenta la fecha tardía, en cuanto a la mayor acumulación de agua en los primeros 60 cm de perfil de suelo y un menor déficit hídrico durante el período crítico, se contrarresta en parte debido a que expone al cultivo durante el período de llenado del grano a condiciones de radiación decrecientes (Haro et al., 2007). Además, se incrementa el riesgo de heladas tempranas en aquellos genotipos de ciclo de crecimiento largo, *e.g.* 155 días como Florman INTA. En el año 2002 se liberó al mercado el cultivar ASEM 485 INTA, de ciclo más corto (140 días) y mayor potencial de rendimiento, dado que presenta una mayor asignación de asimilados a destinos reproductivos que Florman (Haro et al., 2007). Por lo tanto, al retrasar la fecha de siembra el genotipo ASEM podría evitar la sequía durante el período crítico, con menores efectos ambientales negativos durante el llenado del grano y menor probabilidad de ser afectado por heladas tempranas.

1.2. Provisión de agua para el cultivo: El sistema radical y la reserva hídrica.

La cantidad de agua que puede absorber el cultivo depende del tamaño y la funcionalidad del sistema radical, la cual puede ser afectada por factores genéticos y ambientales (Klepper, 1987). El tamaño del sistema radical se define en las etapas tempranas del ciclo de cultivo. Boote y Kertring, (1990) establecieron que la partición de asimilados hacia raíces en el cultivo de maní predomina en etapas tempranas y casi cesa durante la fase de llenado del grano. Esta aseveración es coincidente con lo citado por Liedgens et al. (2000), quienes determinaron que la máxima densidad de longitud de raíces se alcanza conjuntamente con la máxima área foliar. Por lo tanto, el tamaño del sistema radical queda definido al momento de iniciarse el llenado de grano. Entonces, y en condiciones óptimas de crecimiento, la profundidad máxima del sistema radical del maní ha sido establecida en los 280 cm en un suelo arenoso sin limitantes físicas ni hídricas (Robertson et al., 1980). Estudios locales realizados en un haplustol típico (Haro et al., 2010) estimaron absorción de agua hasta los 280 cm de profundidad.

El estudio de la funcionalidad de los sistemas radicales a través de mediciones de la densidad de raíces ha tenido poco desarrollo en comparación con los estudios referidos a la fracción aérea (Gregory et al., 1992), debido a la importante cantidad de trabajo de campo y laboratorio que los primeros requieren. A las dificultades metodológicas descritas se agrega la falta de una relación consistente entre las variables elegidas para describir al sistema radical (RLD) y la productividad de los cultivos, una limitación detectada desde las primeras investigaciones sobre el tema (Robertson et al., 1980; Hamblin y Tennant, 1987) que no ha podido ser superada hasta la actualidad (Songsri et al., 2008, Ratnakumar and Vadez, 2011). Según el trabajo de Songsri et al., 2008, en maní no existe un correlato entre la biomasa producida y la densidad de longitud de raíces en estrato profundos (40-100 cm). Por lo tanto, la metodología propuesta por Monteith, (1986) para caracterizar la funcionalidad de las raíces sigue siendo una alternativa válida. Este autor propone interpretar registros de cambios en el contenido volumétricos de agua en el suelo bajo un cultivo con buen almacenaje inicial y luego sometido a sequía, que manifiesta la capacidad potencial de absorción de agua por las raíces. Esta absorción puede caracterizarse en término de dos componentes: (i) velocidad aparente de profundización de las raíces (VAPR) y (ii) tasa de absorción de agua (K). Para calcular esta tasa, este autor seleccionó una ecuación exponencial propuesta por Passioura, (1983) que relaciona el decrecimiento de la humedad volumétrica respecto al tiempo en condiciones de déficit hídrico.

Varios estudios (Rasiah et al., 1989; Meinke et al., 1993; Robertson et al., 1993a; Robertson et al., 1993b; Thomas et al., 1995; Dardanelli et al., 1997; Collino et al., 2000 y Dardanelli et al., 2004; Ratnakumar and Vadez, 2011) han validado la funcionalidad de las raíces bajo el marco conceptual propuesto por Monteith (1986), en diversos cultivos incluido el maní y tipos de suelo. Dardanelli et al. (1997) compararon la VAPR y K para diferentes cultivos estivales, encontrando diferencias entre especies. Los mayores valores de VAPR y K fueron obtenidos para girasol (4,4 cm día⁻¹ y 0,11 día⁻¹ respectivamente) y los menores para maní (2,3 cm día⁻¹ y 0,058 día⁻¹ respectivamente). También reportaron diferencias en K entre dos genotipos de girasol, infiriendo la existencia de un valor umbral para una densidad de raíces que superaría un valor crítico para los 0-200 cm de profundidad. Estas diferencias podrían haber sido atribuidas a las variaciones en la resistencia hidráulica de las raíces (Hernández y Orioli, 1985).

Matthews et al. (1988a) y Wright et al. (1991) compararon dos tipos de maní (Virginia y Spanish), y encontraron diferencias en la cantidad de agua absorbida para el estrato de suelo de 80 a 140 cm de profundidad. Estas fueron atribuidas a diferentes VAPR en estadíos tempranos lo que posibilitó una mayor absorción ante restricciones en la disponibilidad de agua. Los parámetros VAPR y K pueden ser modificados por el tipo de suelo y su condición hídrica. En suelos sin restricciones físicas para el crecimiento de las raíces, Boote y Ketring (1990) encontraron valores de VAPR hasta 2,8 cm d⁻¹, con máximos de 3 cm día⁻¹ (Ketring y Reid, 1993). En contraste a estos valores, Matthews et al. (1988a) reportaron menores valores de VAPR (1 a 1,2 cm día⁻¹) para un suelo Argiudol, que son atribuidos a una mayor resistencia del suelo por presencia de capas de arcilla entre 70 y 130 cm de profundidad.

La K también puede ser modificada por restricciones en el perfil del suelo (i.e. presencia de horizontes argílicos) que limitan la distribución uniforme de las raíces, reduciendo la tasa de absorción de agua. En suelos sin restricciones físicas, K asume valores cercanos al 10% de agua absorbida por día respecto al agua útil remanente

hasta los 120 cm para un amplio rango de cultivos (Dardanelli et al., 2004), para luego decaer en profundidad debido a que la cantidad de raíces serían insuficientes como para agotar el agua disponible (Dardanelli et al., 2003). Por otro lado, el contenido volumétrico de agua en el perfil de suelo explorado por las raíces puede modificar tanto la VAPR como el K. Tylor y Ratliff (1969) observaron una marcada disminución del crecimiento de la raíz del maní cuando se incrementó la resistencia del suelo. Esto hallazgos concuerda con lo reportado por Gil (1994) para el cultivo de soja en un suelo haplustol típico, quien estableció que existe un aumento en la resistencia mecánica del suelo sobre la proliferación de las raíces como consecuencia de la disminución en el contenido volumétrico de agua en el suelo.

1.3. Provisión hídrica y productividad del cultivo: Efectos sobre los determinantes ecofisiológicos del rendimiento.

La intensidad del estrés hídrico depende de la relación entre la cantidad de agua que el cultivo puede absorber del perfil explorado por las raíces y la demanda atmosférica (Robertson et al., 1993a). Estudios realizados en cultivos de maní sometidos a diferentes momentos e intensidades de sequía establecieron que la mayor capacidad de absorción de agua del suelo es una característica que otorga tolerancia al estrés hídrico (Wright y Nageswara Rao, 1994). Por otro lado, el agua del subsuelo es un recurso valioso para el cultivo durante los períodos de estrés (Kirkegaard et al., 2007). La absorción de cantidades relativamente pequeñas de agua del subsuelo puede producir incrementos significativos en el rendimiento, principalmente cuando ella ocurre durante las etapas reproductivas en donde se definen el número de granos o su peso (Passioura, 1972; Boyer and Westgate, 2004; Benjamin y Nielsen, 2006; Kirkegaard et al., 2007; Vadez et al., 2007b; Ratnakumar et al., 2009).

Los efectos negativos de la sequía repercuten sobre los determinantes fisiológicos del rendimiento, tanto la eficiencia de intercepción de luz (e_i), como de utilización de la radiación (EUR) y del agua (EUA), y en consecuencia sobre la capacidad de enraizamiento y absorción de agua del suelo. Varios investigadores (Harris et al., 1988; Matthews et al., 1988b; Chapman et al., 1993a, Haro et al., 2008) determinaron que bajo condiciones de sequía se reduce la radiación interceptada, la producción de biomasa y el rendimiento. La reducción de la radiación interceptada fue consecuencia de una disminución del área foliar debido al efecto directo de la sequía sobre la tasa de expansión celular. Bajo estas condiciones también se reduce la asimilación de carbono (Boyer, 1970; Sadras y Milroy, 1996) y en consecuencia la tasa de crecimiento del cultivo (TCC), y de las vainas (TCV). Haro et al. (2008) encontraron una relación negativa entre estas dos últimas variables y el grado de estrés diario.

En cuanto a los efectos de la sequía sobre los componentes numéricos del rendimiento, varios estudios reportaron su principal efecto sobre el número de granos y en menor medida el peso del grano (Stansell et al., 1976; Pallas et al., 1979; Nageswara Rao et al., 1985; Haro et al., 2008 y Haro et al., 2010). Haro et al. (2008) determinaron una estrecha relación entre la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico (TCC R3-R6.5) y el número de granos, el que a su vez regula la tasa de crecimiento de vainas durante dicho período (TCV R3-R6.5).

La EUR del maní se reduce en condiciones de déficit hídrico debido a una disminución de la producción de biomasa (Haro et al., 2008). Esta respuesta se debe a la combinación de efectos del cierre estomático y del retrocontrol por tamaño de destinos sobre la actividad de la fuente. Por otra parte, existen numerosas evidencias (Matthews et al., 1989a; Hebbbar et al., 1994; Abatte et al., 2004; Haro et al., 2010) en donde se demuestra que el déficit hídrico promueve un aumento en la eficiencia del uso del agua para la producción de biomasa (EUA_B). Estas fueron obtenidas a partir de diferentes cultivos, incluido el maní, y la respuesta es atribuida al efecto diferencial del cierre estomático sobre el intercambio gaseoso. Tal respuesta reduce en mayor medida la pérdida de agua que la captura de CO_2 (Sinclair et al., 1984; Martin y Ruiz-Torres, 1992; Haro et al., 2010). Por otro lado, Matthews et al. (1989a) determinaron que existen diferencias genotípicas en la cantidad de biomasa de vainas producidas por unidad de agua transpirada. Estas variaciones fueron debidas a diferencias en la partición de asimilados hacia destinos reproductivos (i.e. índice de cosecha). Más recientemente, Haro et al. (2010) determinaron diferencias en la relación de partición (i.e. biomasa de vainas por unidad de biomasa aérea total) entre genotipos de maní, lo que generó diferencias en la eficiencia del uso del agua para la producción de vainas (EUA_v). Estudios más recientes (Haro et al. 2010) han demostrado que existe una relación lineal entre la EUA_B y la EUR durante el período de llenado del grano bajo condiciones de riego, y que ambas eficiencias se hallan reguladas por el tamaño de los destinos fijados. La pendiente de esta relación aumentó bajo sequía, condición en la cual la EUR se redujo hasta el 50%. Este incremento fue atribuido a un fuerte cierre estomático acompañado de una severa disminución de la fotosíntesis (Haro et al., 2010).

1.4. Objetivo general

El objetivo general de este trabajo fue establecer el efecto de diferentes disponibilidades de agua en el subsuelo, para dos condiciones ambientales en dos genotipos contrastantes de maní, sobre la capacidad de absorción de agua del sistema radical y su eficiencia para la producción de granos.

1.5. Objetivos específicos.

- Determinar los parámetros que definen la capacidad de uso del agua de dos genotipos de maní con diferentes niveles de agua en el subsuelo en distintos ambientes fototermales.
- Analizar las variaciones en la eficiencia de intercepción (e_i), la cantidad de radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFA_{int}), la producción de biomasa y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y del agua para la producción de biomasa (EUA_b) y de vainas (EUA_v) en los distintos períodos de sequía (R3-R5, R5-R6.5, R3-R6.5).
- Determinar la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) en los distintos períodos de sequía, y analizar las variaciones del rendimiento en grano y sus componentes.

1.6. Hipótesis:

En base a los antecedentes descritos, se plantean las siguientes hipótesis:

- (i) Contenidos variables de agua disponible para el cultivo en el subsuelo (60-200cm) generados durante el período de profundización del sistema radical, provocan diferencias en los patrones de absorción de agua. Estas diferencias se expresan a través de variaciones en la velocidad aparente de profundización de raíces (VAPR), la profundidad máxima de absorción y la tasa de absorción de agua (K). La magnitud de estas variaciones depende del genotipo utilizado.
- ii) Las condiciones ambientales que favorecen el crecimiento del cultivo durante el período en el cual se desarrolla el sistema radical (e.g., menor demanda evaporativa) mejoran la capacidad para absorber agua del subsuelo y permiten revertir parcialmente el efecto negativo del suelo seco sobre el crecimiento de la raíz.
- (iii) Una menor absorción de agua durante el período crítico en condiciones de sequía, generada a partir de distintos contenidos de agua en el subsuelo y diferentes ambientes explorados por los cultivos provoca una reducción en la producción de biomasa (BTc) y el rendimiento en granos (RG), ocasionada por una caída en el número de granos (NG), el cual es originado por las caídas en la TCC durante el período crítico (R3-R6.5). Esta última es el resultado de los efectos del régimen hídrico sobre la EUR, y la EUA, las cuales responderán al mismo de manera diferencial durante esta etapa.

CAPITULO 2.

MATERIALES Y METODOS

2.1. Diseño experimental y manejo del ensayo.

El experimento se realizó durante la campaña agrícola 2008/09 en la E.E.A. Manfredi de INTA (31°51'S, 63°44'O), ubicada en la provincia de Córdoba (Argentina). En un experimento factorial se evaluó el efecto de (i) dos ambientes de crecimiento en cuanto a oferta fototermal y demanda atmosférica, mediante una fecha de siembra temprana del 21 de octubre y una tardía del 2 de diciembre, (ii) dos niveles de agua disponible para el cultivo (ADC) en el subsuelo (60-200 cm), que fueron ADC 30% y ADC 70%, y (iii) dos genotipos, el antiguo Florman INTA y el moderno ASEM 485 INTA (en adelante Florman y ASEM). Los tratamientos fueron distribuidos en un diseño en parcelas sub sub-divididas con tres repeticiones, ubicando a la fecha de siembra en la parcela principal, el ADC en la sub-parcelas y los genotipos en las sub-sub-parcelas. El suelo en el cual se realizó el ensayo fue un Haplustol Típico franco-limoso, el cual no presentan limitaciones para el crecimiento y proliferación de las raíces hasta las profundidades explorada por la mayoría de los cultivos de mayor importancia para la región. Las características se detallan en la Tabla 2.1 (USDA Soil Taxonomy, 1999).

Tabla 2.1: Datos analíticos del perfil modal de un suelo Haplustol Típico de la serie Oncativo.

Horizontes	A	AC	C
Profundidad (cm)	0-23	23-53	+ 53
Arcilla (g kg-1)	167	122	102
Limo (g kg-1)	687	711	719
Arena (g kg-1)	165	170	158
Materia Orgánica (%)	2,0	1,0	0,4
pH (1:1)	6,2	7,0	8,2
Densidad Aparente (g cm-3)	1,23	1,22	1,20

Los genotipos utilizados fueron de tipo *runner*. Florman fue la variedad más difundida por varios años en la región manisera desde su inscripción en 1985, con un ciclo de crecimiento largo (155 días en el área bajo estudio). ASEM fue liberado al mercado en el año 2002 y es en la actualidad es la variedad más utilizada. Su ciclo es de 140 días con un potencial de rendimiento mayor que Florman, debido a su mayor relación de partición de biomasa a estructuras reproductivas (Haro et al., 2007).

La siembra se realizó en forma manual, con una densidad de 14 plantas m⁻² (10 plantas por metro lineal) y una distancia entre líneas de 0,7 m. El cultivo se mantuvo libre de malezas aplicando glifosato al 62,2% (Roundup Full II, Monsanto Argentina S.A.I.C.) antes de la siembra, e imazetapir al 10% (Pivot, Basf S.A.) en pre y post

emergencia. Para el control de la viruela temprana y tardía se utilizaron tratamientos preventivos con pyraclostrobin al 13,3% + epoxiconazole al 5% (Ópera, Basf S.A.) cada 10-15 días. Para el control de araña (*Tetranychus* sp.) se utilizó abamectina al 1,8% (Vertimec, Syngenta Agro S.A.).

Las unidades experimentales fueron parcelas de 2,1 m de ancho y 3,5 m de largo separadas por pasillos de 5 m de ancho. Las mismas estuvieron provistas de coberturas móviles durante todo el ciclo del cultivo, utilizadas para impedir el ingreso de agua de lluvia (Figura 2.1). La única fuente de agua fue la proveniente de riegos aplicados por goteo. Las coberturas fueron desplazadas diariamente durante las horas de luz para permitir regímenes de temperatura y radiación normales sobre el cultivo. Los pasillos estuvieron, recubiertos con una lámina de polietileno para evitar el ingreso lateral de agua. La sequía se impuso a partir de R3 (Boote, 1982a) mediante la interrupción del riego hasta la cosecha del cultivo (i.e., sequía terminal).



Figura 2.1: Coberturas móviles individuales utilizadas en cada parcela para prevenir el ingreso de agua de lluvia.

2.2. Caracterización de los tratamientos

Se recopiló información proveniente de una estación meteorológica próxima (Pilar, Córdoba; 31°40'S, 63°53'O). Se consideraron los datos diarios de temperatura media, temperatura mínima (T_{\min}), temperatura máxima (T_{\max}), radiación solar (calculada a partir de la heliofanía relativa), tensión de vapor (e_a) y evapotranspiración potencial (ET_o) calculada por el método de Penman (1948).

Se estimó diariamente el déficit de presión de vapor diurno (DPV), utilizando la Ecuación 1.1.

$$\text{DPV} = e_a - e_d \quad (1.1)$$

donde e_a es la tensión de vapor actual y e_s es la tensión de vapor saturado. Debido a que la evapotranspiración ocurre en horas del día, en el presente estudio la e_a diurna se estimó ponderando con 0,72 a la T_{\max} y con 0,28 a la T_{\min} , utilizando la ecuación 1.2 (Abbate et al., 2004):

$$e_a = \left(0,611 \exp\left(\frac{17,27 T_{\max}}{T_{\max} + 237,3}\right) \right) 0,72 + \left(0,611 \exp\left(\frac{17,27 T_{\min}}{T_{\min} + 237,3}\right) \right) 0,28 \quad (1.2)$$

Los ambientes climáticos generados por las fechas de siembra fueron caracterizados mediante la temperatura media, la Radiación solar global incidente, el DPV y la ET_o (Figura 2.2).

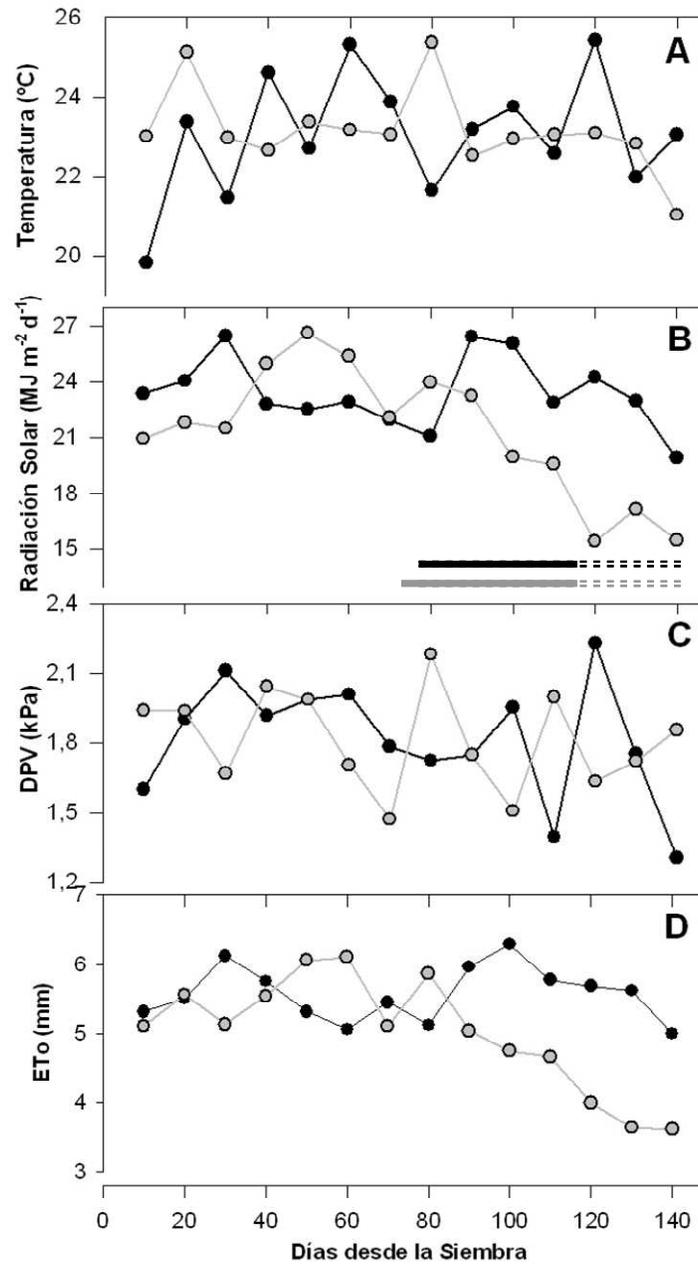


Figura 2.2: Datos decádicos de temperatura media (A), radiación solar global incidente (B), déficit de presión de vapor diurno (DPV) (C) y evapotranspiración potencial (ET_0), (D) a partir de la siembra, para la fecha temprana del 21/10/2008 (en negro) y la tardía del 02/12/2008 (en gris). Las líneas horizontales representan el período de sequía impuesta, cuya porción continua indica la etapa R3-R6.5.

El ADC se calculó como la relación entre el contenido de agua absorbido y la máxima disponible para el cultivo (Ecuación 1.3).

(1.3)

$$ADC = \frac{\theta_o - \theta_{li}}{\theta_{ls} - \theta_{li}}$$

donde θ_o ($\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) es el contenido volumétrico de agua observado, θ_{li} ($\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) es el contenido de agua en el límite inferior determinado en laboratorio a $-1,5 \text{ MPa}$ y θ_{ls} ($\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) es el contenido de agua en el límite superior determinado a campo según el procedimiento sugerido por Ritchie (1981). El contenido volumétrico de agua del suelo se determinó con sonda de neutrones Troxler 4301 (Troxler International Ltd., EEUU), a intervalos de 7-10 días en estratos de 20 cm hasta los 2,8 m de profundidad. Previamente la sonda fue calibrada con muestras de suelo a través del método gravimétrico, obteniéndose un valor de humedad de suelo en peso, que fue multiplicado por la densidad aparente determinada para el mismo tipo de suelo. Las muestras obtenidas abarcaron un amplio rango de contenido de agua del suelo. Se establecieron tres ecuaciones de regresión lineal, una de ellas para el estrato de 0-20 cm, otra para el estrato 20-40 y la última para el resto del perfil.

Para generar los tratamientos con ADC de 30 y 70%, se sembró un cultivo de trigo en mayo de 2008. Debido a las escasas lluvias registradas durante el ciclo de cultivo se logró secar el perfil de suelo hasta valores de ADC menores al 30% hasta los 200 cm (Figura 2.3). El cultivo de trigo fue desecado químicamente una semana antes de cada una de las fechas de siembra. A partir de la siembra se aplicaron riegos para obtener las ADCs deseadas en cada tratamiento (Figura 2.4). Una vez logrado este propósito, se mantuvo un nivel de agua útil elevado en el estrato de 0-60 cm mediante riegos frecuentes y de bajo caudal. Esto permitió al cultivo crecer sin limitaciones hídricas.

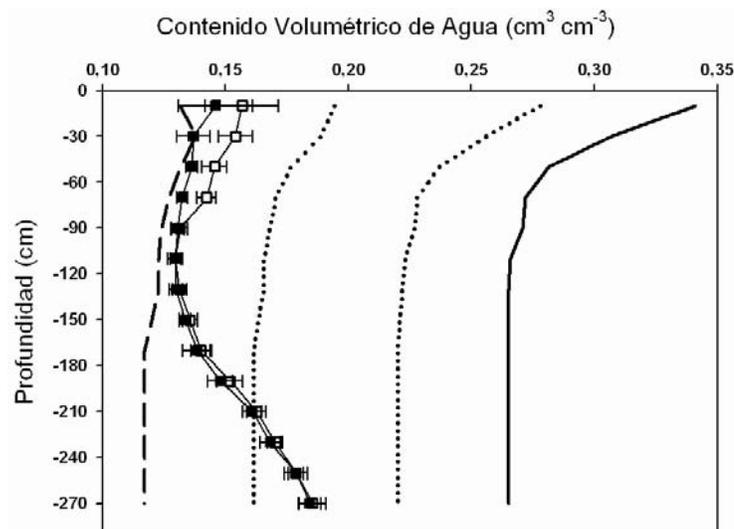


Figura 2.3: Contenido volumétrico de agua promedio para la fecha temprana (cuadrados vacíos) y tardía (cuadrados llenos), determinado siete días antes de la siembra. Las líneas punteadas representan el ADC 30% (izquierda) y 70% (derecha). Las barras horizontales representan el error estándar. La línea sólida indica el límite superior y la línea entrecortada el límite inferior.

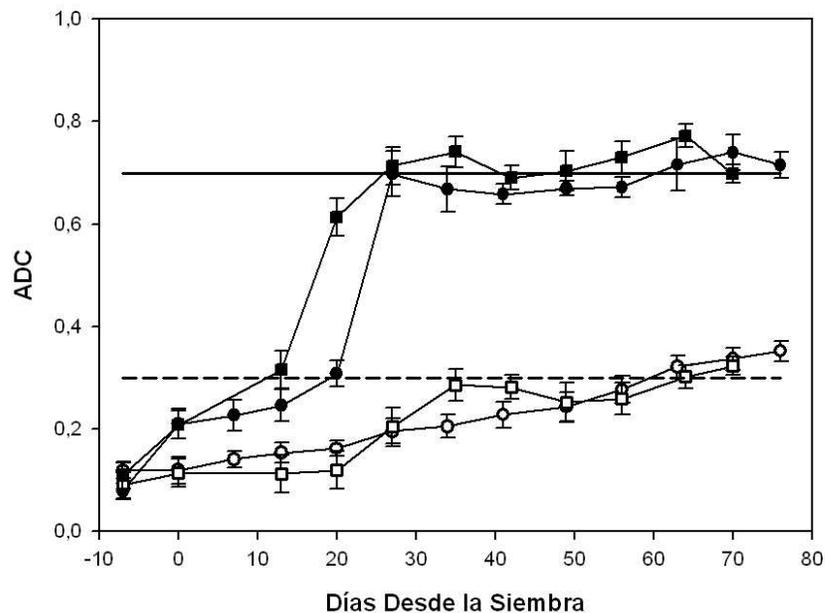


Figura 2.4: Evolución de la fracción de agua disponible para el cultivo (ADC) en el estrato 60-200 cm, desde siete días antes de la siembra hasta R3. Las barras verticales indican el error estándar.

El contenido volumétrico de agua en profundidad al momento de iniciada la sequía (R3) se presenta en la Figura 2.5, pudiéndose observar que fue posible lograr los niveles de ADC propuestos para el subsuelo (60-200 cm).

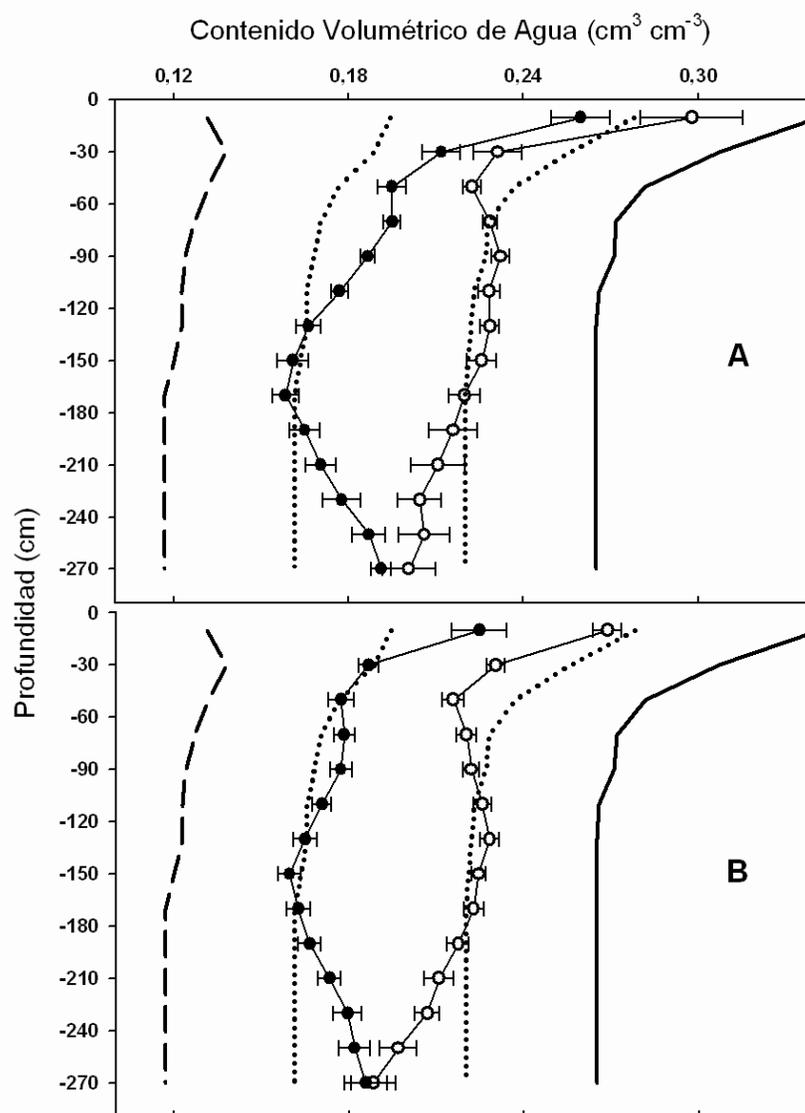


Figura 2.5: Contenido volumétrico de agua medido al inicio de la sequía (R3) para los tratamientos de ADC 30% (círculos llenos) y ADC 70% (círculos vacíos) en siembra temprana (A) y tardía (B). Las líneas punteadas representan los valores esperados de ADC 30 y 70%. La línea sólida indica el límite superior y la línea entrecortada el límite inferior. Las barras horizontales representan el error estándar.

2.3. Variables medidas y calculadas

Durante el ciclo del cultivo se determinaron la fenología, el contenido volumétrico de agua, la interceptación de la radiación, la temperatura foliar, la biomasa aérea, el rendimiento y sus componentes. Se registraron las fechas de ocurrencia de R1, R3, R5, R6 y R7 (Boote, 1982a) a partir de plantas marcadas en cada unidad experimental. Con estos datos se determinó la duración de las etapas entre eventos fenológicos en días y en tiempo térmico ($^{\circ}\text{C d}^{-1}$), utilizando una temperatura base 11 de

°C (Williams y Boote, 1995). Los detalles correspondientes a la medición de cada variable y los cálculos correspondientes son brindados en los capítulos específicos.

2.4. Análisis estadístico

Los efectos de los tratamientos sobre las variables de respuesta fueron evaluados mediante ANVA y la significancia de las diferencias entre las medias fue determinada por medio del test de t , estableciendo un nivel de $P < 0.05$ como diferencia significativa mínima (DSM) entre dos medias. Se realizaron análisis de regresión entre variables. Para todos estos procedimientos se utilizó el *software* estadístico InfoStat (Di Rienzo et al., 2009).

El análisis en los capítulos 4 y 5 incluyó la comparación con resultados previos de cultivos de maní conducidos bajo regímenes hídricos contrastantes en la misma zona durante tres campañas y publicados en la tesis doctoral de Haro (2010).

CAPÍTULO 3

CAPACIDAD DE USO DEL AGUA DEL SUBSUELO: FUNCIONALIDAD DE LAS RAÍCES

3.1. Introducción.

La mayor parte del área de cultivo del maní de la Argentina está sujeta a la ocurrencia de períodos de déficit hídrico de intensidad y duración variables durante la ventana crítica de fijación de vainas, con las consecuentes reducciones en el rendimiento (Collino et al., 1998; Haro et al., 2008). Condiciones de sequía durante el período reproductivo pueden provocar caídas en los rendimientos entre un 25 a 90% en maní (Nageswara Rao et al., 1985; Ratnakumar y Vadez; 2011). El agua almacenada en el subsuelo atenuaría en parte estos efectos detrimentales de la sequía (Wright y Nageswara Rao, 1994, Ratnakumar et al., 2009).

Matthews et al. (1988a) compararon las tasas de profundización de las raíces en distintos genotipos de maní bajo condiciones de estrés hídrico, y encontraron diferencias entre ellos. Por otra parte, Chapman (1989a) y Wright et al. (1991) obtuvieron diferencias en la cantidad de agua absorbida en el subsuelo durante una sequía impuesta. Debido a que la densidad de longitud de raíces no necesariamente es un buen indicador de la capacidad de los genotipos para absorber el agua edáfica (Ludlow y Muchow, 1988). Por lo tanto, las mediciones de absorción de agua del suelo pueden proveer información indirecta de la funcionalidad de los sistemas radicales (Ketring, 1986) a través de la velocidad aparente de profundización de las raíces (VAPR; Monteith, 1986) y la tasa de absorción de agua (K; Passioura, 1983). Varios autores han validado este modelo empírico en diferentes cultivos (incluido el maní) y diversos tipos de suelo (Rasiah et al., 1989; Meinke et al., 1993; Robertson et al., 1993a; Robertson et al., 1993b; Thomas et al., 1995; Dardanelli et al., 1997; Collino et al., 2000 y Dardanelli et al., 2004), pero siempre partiendo de un alto contenido de agua en el perfil explorado por las raíces antes de la imposición de la sequía. En ningún caso se comparó el efecto de diferentes niveles de agua en el subsuelo sobre la funcionalidad del sistema radical, con excepción de los estudios de Gil (1994) en soja. Él observó una disminución en la densidad de las raíces, causados por un aumento de la resistencia mecánica del suelo cuando el contenido volumétrico varió desde capacidad de campo hasta el punto de marchitez permanente. Por lo tanto, la mayor resistencia del suelo, generada por un menor contenido volumétrico de agua en el subsuelo, provoca una mayor resistencia a la penetración de la raíz (Hamblin and Tennant, 1987; Gregory y Reid, 1993), afectando la tasa de crecimiento de la misma (Klepper et al., 1987). En este capítulo se analizará el efecto de la disponibilidad de agua en el subsuelo, las condiciones ambientales y el genotipo sobre la capacidad de absorción del sistema radical de cultivos de maní. Se destacan como objetivos específicos determinar (i) la velocidad aparente de profundización de las raíces, (ii) la tasa de absorción de agua, (iii) la profundidad máxima aparente del sistema radical (PMA) y (iv) la lámina remanente.

3.2. Metodología

El contenido volumétrico de agua del suelo se determinó con sonda de neutrones Troxler 4301 (Troxler International Ltd., EEUU), a intervalos de 7-10 días en estratos de 20 cm hasta los 2,8 m de profundidad. A partir de los datos obtenidos se calculó el consumo de agua (C), la velocidad de profundización de las raíces (VAPR) y la tasa de absorción de agua (K). El consumo de agua en el período R3-Cosecha final (R3-CF) se obtuvo considerando sólo la variación de almacenaje, dado que no hubo aportes de riego ni de precipitaciones en dicho período. La capacidad de absorción de agua del sistema radical fue evaluada a través de la combinación de la VAPR y la K. La VAPR se obtuvo de acuerdo a lo propuesto por Monteith (1986) ajustando en función de la profundidad del suelo, el tiempo desde la siembra en el cual la humedad volumétrica comienza a decrecer. Los datos obtenidos fueron utilizados para determinar los valores de VAPR, profundidad máxima de absorción de agua (PMA) y K, como fue descrita previamente para el mismo ambiente y en distintos cultivos que incluyeron al maní (Dardanelli et al., 1997 y Dardanelli et al., 2004). Dos funciones fueron ajustadas para determinar la VAPR y la PMA, una bilineal (Ecuación 3.1 y 3.2) y otra sigmoidea de tres parámetros (Ecuación 3.3).

$$PMA = a + b t \quad \text{para } t < c \quad (3.1).$$

$$PMA = b (c - a/b) = b c - a \quad \text{para } t > c \quad (3.2).$$

$$PMA = d (1 + e \exp^{-ft}) \quad (3.3)$$

Para el ajuste bilineal, la pendiente (parámetro b) representa la VAPR (cm día^{-1}) como valor constante, a/b representa el período temprano en el ciclo del cultivo cuando las raíces no exhiben un crecimiento significativo (fase lag). La ecuación 3.2 representa las estimaciones de la PMA.

Para el modelo sigmoideo, el parámetro d representa la PMA, y la primera derivada indica los valores máximos de VAPR ($VARP_{\text{máx}} = d f/4$) que ocurre $[(\ln e)/f]$ cuando la PMA es d/2. La segunda derivada permite detectar los puntos de inflexión para distinguir las diferentes etapas del proceso de enraizamiento.

Para determinar K, que es la fracción de agua útil que puede absorber el cultivo en un día, cuando está limitado por oferta de agua y no hay aporte de lluvia y riego, se utilizó la Ecuación 3.4. (Dardanelli et al. 2004).

$$\theta_d = \theta_{d-1} - (\theta_{d-1} - \theta_{li}) * K \quad (3.4.)$$

donde θ_d ($\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) es el contenido volumétrico de agua en un determinado día, θ_{d-1} ($\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) es el contenido volumétrico de agua en el día previo, y $(\theta_{d-1} - \theta_{li})$ es el contenido volumétrico de agua por encima del límite inferior del día previo. Esta ecuación se ajustó a los valores observados hasta obtener el menor error porcentual de predicción. En la Figura 3.1 se muestra un ejemplo de aplicación de este procedimiento

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Efecto del régimen hídrico sobre la velocidad de profundización de las raíces y la profundidad máxima de absorción.

El ADC fue el factor que produjo las mayores diferencias en la capacidad del cultivo para absorber agua del subsuelo en ambas fechas de siembra (Figura 3.2). Los tratamientos con ADC 30% disminuyeron tanto la profundidad máxima de absorción de agua (PMA) como también la capacidad de absorber el agua del subsuelo respecto de aquellos con ADC 70%. En la fecha de siembra tardía la absorción de agua por el cultivo llevó al desecamiento del perfil hasta el límite inferior de ADC a mayor profundidad que en la fecha de siembra temprana, independientemente del régimen hídrico. Así, tal condición fue alcanzada a los 110 cm en la siembra temprana y los 130 cm en la tardía para ADC 70%. Las profundidades correspondientes para ADC 30% fueron 70 cm y 90 cm (Figura 3.2).

Los valores de PMA obtenidos a través del ajuste bilineal correspondientes a los tratamientos con ADC 70%, muestran (i) valores de 270 y 250 cm para el genotipo Florman en la fecha de siembra temprana y tardía respectivamente y (ii) de 250 (fecha temprana) y 230 cm (fecha tardía) para el genotipo ASEM. Estos valores fueron alcanzados antes por el genotipo ASEM (107 y 90 dds para la fecha de siembra temprana y tardía respectivamente) que su contraparte Florman (125 y 116 dds para la fecha de siembra temprana y tardía respectivamente). Los valores de PMA obtenidos para los tratamientos con ADC 30% fueron de 150 cm, con la excepción del genotipo Florman en la fecha de siembra temprana que alcanzó menores valores (130 cm) que el resto de los tratamientos con el mismo nivel de ADC.

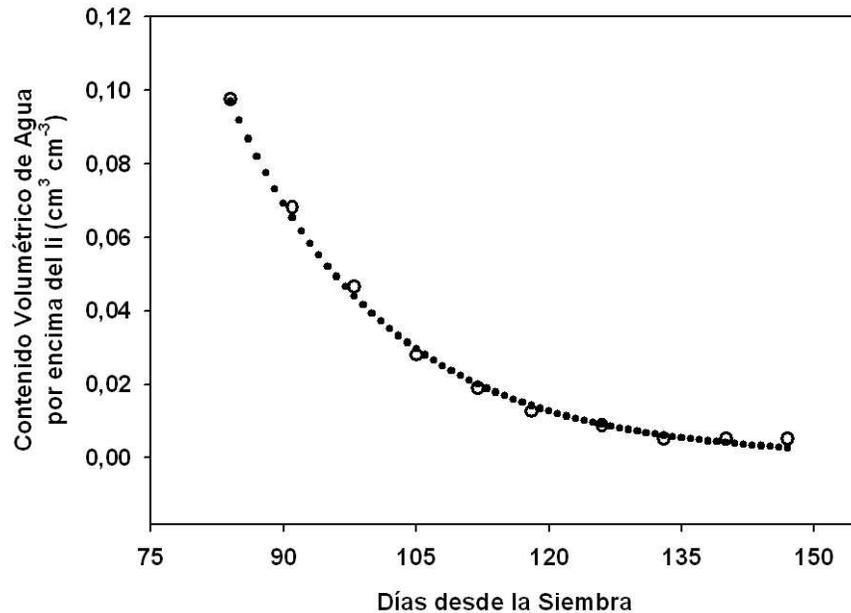


Figura 3.1: Evolución del contenido volumétrico de agua por encima del límite inferior (li) en el estrato 120-140 cm de un tubo de acceso seleccionado. Con círculos vacíos se

representan los datos medidos y con círculos llenos los datos diarios estimados utilizando la Ecuación 3.1.

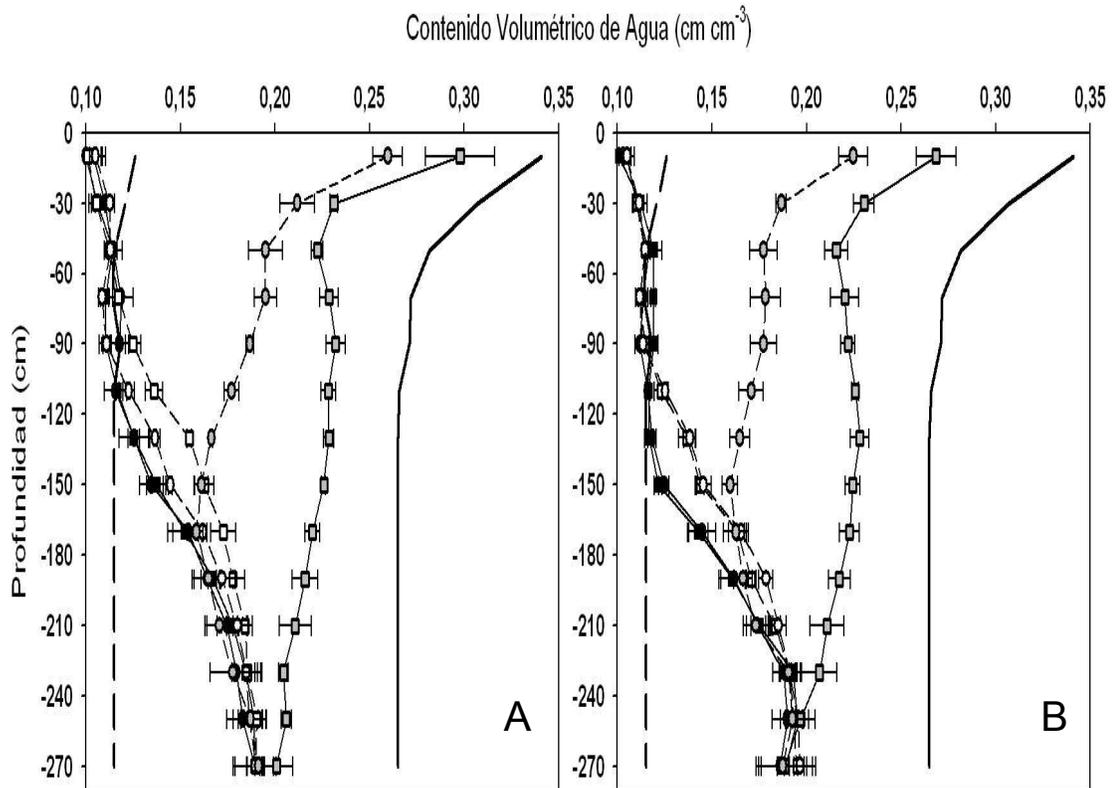


Figura 3.2: Contenido volumétrico de agua hasta los 280 cm de profundidad para la siembra temprana (A) y la tardía (B). Los cuadrados grises representan el contenido volumétrico de agua al momento del inicio de la sequía impuesta para los tratamientos con ADC 70% y los círculos grises para ADC 30%. Los círculos representan el contenido volumétrico de agua a cosecha para el genotipo ASEM, y los cuadrados a Florman. Los símbolos vacíos a los tratamientos con ADC 30% y los llenos con ADC 70%. Con línea sólida se muestra el límite superior de contenido de agua y con línea entrecortada el límite inferior. Las barras horizontales representan el error estándar.

Considerando la totalidad de los datos para los tratamientos con ADC 70% (Figura 3.3), la VAPR estimada a través del ajustes bilineal (parámetro b de la ecuación 3.1, Figura 3.3.A.), no mostró diferencias entre las dos fechas de siembra. Los resultados obtenidos por este ajuste, muestran que el inicio del crecimiento rápido de la raíz comenzó a los 5,3 días desde la siembra, (parámetro a/b de la ecuación 3.1) y continuó a máxima tasa ($2,4 \pm 0,13 \text{ cm día}^{-1}$) hasta los $111 \pm 3,4$ días desde la siembra, momento que alcanzó la PMA (253 cm). Sin embargo, considerando cada combinación de fecha de siembra x genotipo, los valores de VAPR obtenidos fueron siempre mayores para el genotipo ASEM ($2,59 \pm 0,16$ y $3,07 \pm 0,27 \text{ cm d}^{-1}$ en la fecha de siembra temprana y tardía, respectivamente), que su contraparte Florman ($2,31 \pm 0,14$ y $2,14 \pm 0,31 \text{ cm d}^{-1}$ para la fecha de siembra temprana y

tardía, respectivamente). El parámetro c de la ecuación 3.2, destaca que el genotipo ASEM alcanzó la PMA antes ($107 \pm 3,9$ y 90 ± 4 dds para la fecha de siembra temprana y tardía, respectivamente) que el genotipo Florman (123 ± 4.3 y 113 ± 9.3 para la fecha de siembra temprana y tardía, respectivamente). Las estimaciones de la PMA por este modelo, indican que el genotipo Florman alcanzó mayores valores (270 y 250 cm en la fecha de siembra temprana y tardía, respectivamente) que ASEM (250 y 230 para la fecha de siembra temprana y tardía, respectivamente).

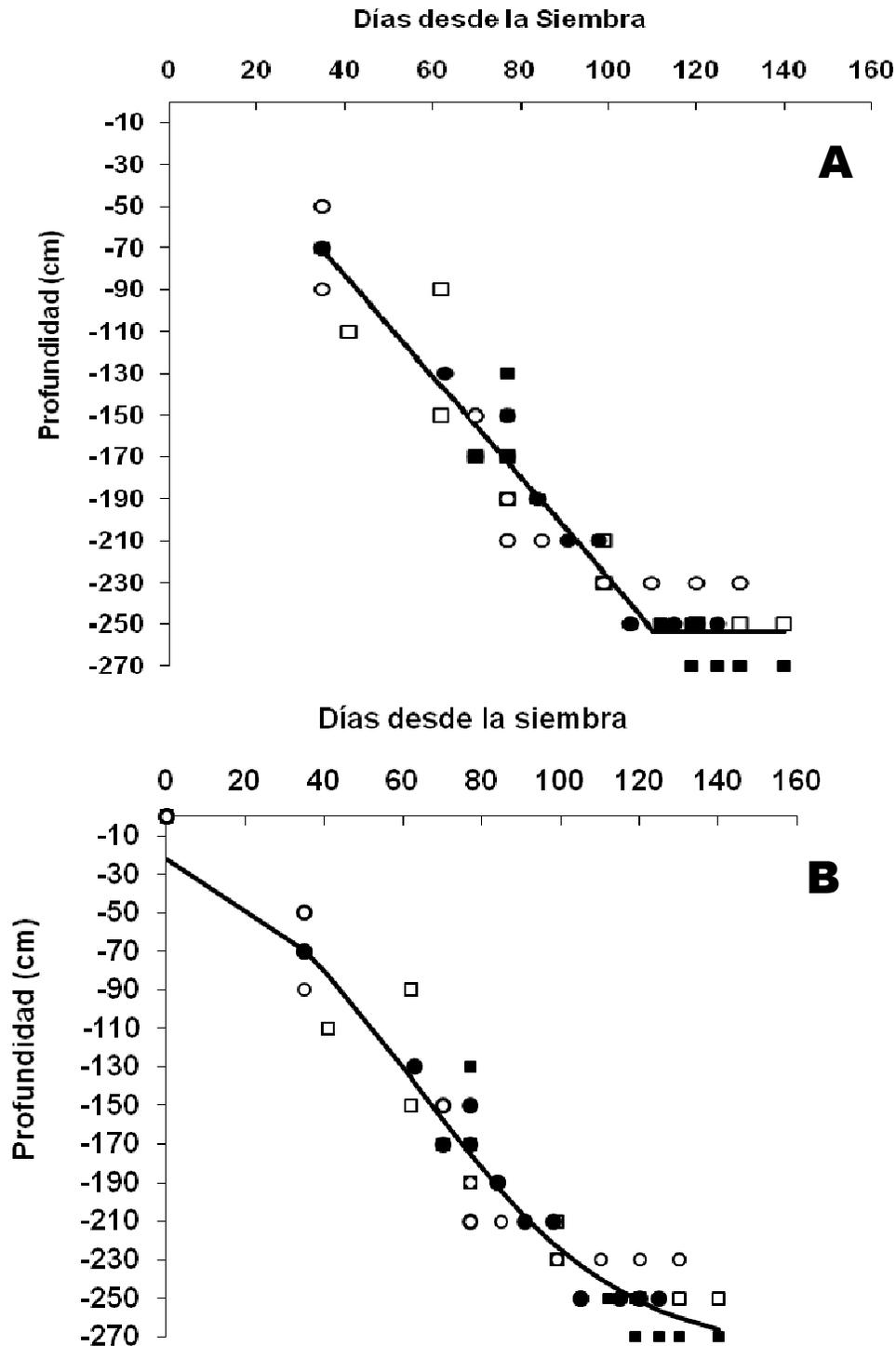


Figura 3.3: Profundidad aparente de las raíces en relación a los días desde la siembra para los tratamientos con ADC 70%, promedio de ambas fechas de siembra. Los círculos llenos representan al genotipo ASEM y los cuadrados vacíos al Florman. Las líneas continuas representan las funciones de ajuste (A) bilineal, $y = 12,72 - 2,4x$, $R^2 = 0,91$, y (B) logístico de tres parámetros, $y = \frac{-280.2}{1 + 11,65 \cdot e^{(-0,038x)}}$, $R^2 = 0,916$.

El análisis del conjunto de datos obtenido a través del modelo sigmoideo (ecuación 3.3) presentó un ajuste similar ($r^2 \geq 0,916$, $P < 0,001$; Fig. 3B) al modelo bi lineal ($r^2 \geq 0,936$, $P < 0,001$), y la segunda derivada distinguen tres fases a lo largo de todo el proceso de enraizamiento; la primera, caracterizada por bajos valores de VAPR que continuó hasta los 35 días desde la siembra, la segunda definida por un rápido crecimiento de la raíz que fue alcanzado a los 98 días desde la siembra. Finalmente, una fase caracterizada por una disminución de la penetración de las raíces en el suelo. La primera derivada indica valores de VAPR máximos de $2,7 \text{ cm día}^{-1}$ y que ocurrió a los 64 días desde la siembra (es decir cercano al estadio de R3). Los modelos sigmoideos ajustadas para cada combinación de fechas de siembra x genotipos muestran que (i) la primera fase presentó mayor duración en el genotipo Florman (40 y 48 días desde la siembra para la fecha temprana y tardía respectivamente) que en el ASEM (35 y 32 días desde la siembra respectivamente) pero nunca alcanzó a R1 (ii) la segunda fase finalizó siempre antes para el genotipo ASEM (91 y 76 dds para la temprana y tardía respectivamente) que para Florman (106 y 91 dds. respectivamente), cuando el cultivo alcanzó el estado de R5, (iii) la VAPR máxima fue siempre superior en el genotipo ASEM ($3,18$ y $3,61 \text{ cm día}^{-1}$ para la temprana y tardía respectivamente) que Florman ($2,99$ y $2,77 \text{ cm día}^{-1}$ respectivamente).

Las VAPR para la condición de ADC 30% no pudieron ser calculadas con la metodología propuesta, debido al escaso rango de agua útil observado en cada estrato de suelo, lo que dificultó las estimaciones del inicio de la absorción radical en sucesivas capas del perfil. El comienzo de la absorción de agua para la capa 140-160 cm en la condición ADC 70% fue aproximadamente a los 70 días desde la siembra (Figura 3.4), mientras que su contraparte de ADC 30% lo hizo a partir de los 92 días. Para esta última condición hídrica, la humedad volumétrica se mantuvo estable en la capa 160-180 cm. sugiriendo que el sistema radical del cultivo no pudo absorber agua más allá de los 160 cm de profundidad aún cuando el nivel de la sequía fue mayor que en ADC 70%. En esta última condición se observó claramente absorción de agua en esta capa.

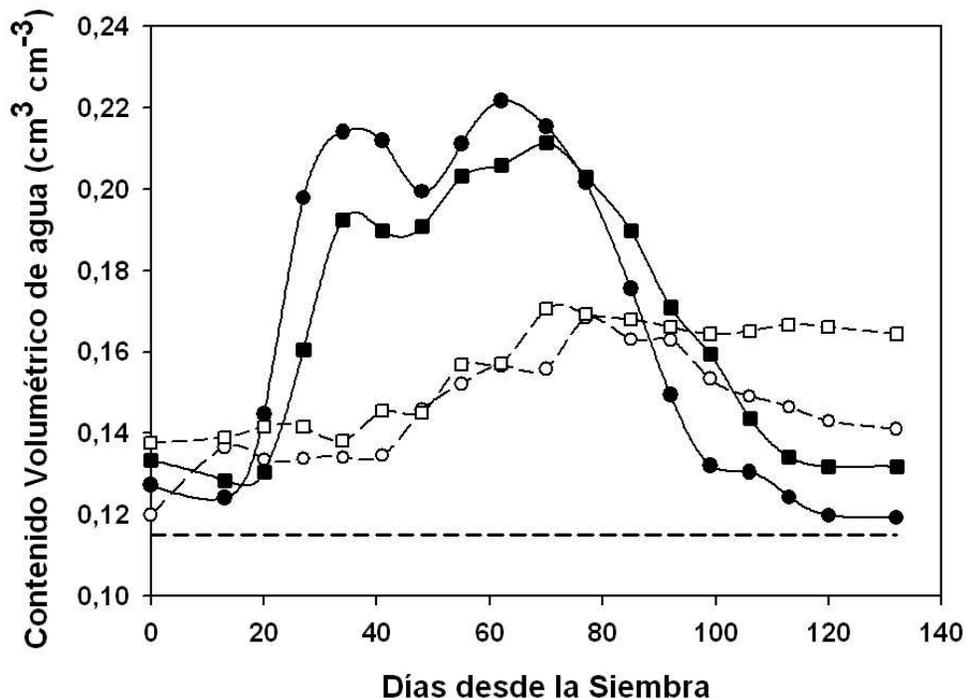


Figura 3.4: Evolución del contenido volumétrico de agua a partir de la siembra para un tubo de acceso particular en los tratamientos con ADC 70% (llenos) y 30% (vacíos), correspondiente a los estratos de suelo 140-160 cm (círculos) y 160-180 cm (cuadrados). La línea entrecortada muestra el valor de límite inferior de contenido de agua para esos estratos.

De acuerdo a lo anteriormente mencionado, el cociente entre la profundidad de absorción alcanzada (150 cm) a los 92 días desde la siembra en que fue alcanzada dicha profundidad indica que los tratamientos con ADC 30% presentaron un valor promedio de VAPR de $1,6 \text{ cm día}^{-1}$, lo cual es un indicio de un retraso del avance del frente de absorción de agua que generó una menor PMA.

3.3.2 Efecto del régimen hídrico sobre la tasa de absorción de agua.

Debido a las diferentes PMA alcanzadas por los distintos tratamientos, K fue calculada a mayores profundidades para ADC 70% (190 cm), que para ADC 30%. Por debajo de estas profundidades no fue posible determinar K, debido al escaso ritmo de agotamiento del agua útil. En los primeros 70 cm de profundidad, los valores fueron máximos y similares para todos los tratamientos generados por la combinación de los factores ADC, fecha de siembra y genotipos (superposición de las barras del error estándar de las medias). Este comportamiento sugiere que la densidad de raíces no fue limitante hasta ese estrato. A partir del agrupamiento de casos similares (i.e., valores de K de aquellos tratamientos que no presentaron diferencia en los EE de la media) surge que los valores comenzaron a diferenciarse por debajo de los 70 cm de profundidad. Los más altos

fueron obtenidos para los tratamientos con mayor disponibilidad de agua (Figura 3.5) y, entre éstos, se distinguieron según fecha de siembra.

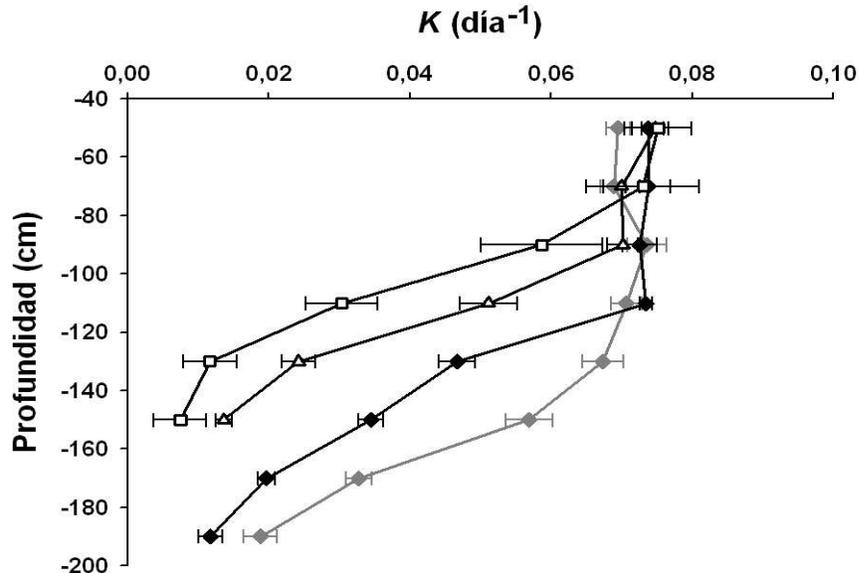


Figura 3.5: Tasa de absorción de agua (K) para diferentes profundidades de suelo. Los rombos representan a los tratamientos con (i) ADC 70% en siembra tardía (símbolos grises llenos, promedio de cultivares), (ii) ADC 70% en siembra temprana (símbolos negros llenos, promedio de cultivares), (iii) ADC 30% (triángulos vacíos, promedio de todas las condiciones excepto Florman en siembra temprana), y (iv) Florman con ADC 30% en siembra temprana (cuadrados vacíos).

Los tratamientos con ADC 30% presentaron menores valores de K respecto a ADC 70% a partir de los 90 cm de profundidad, aún cuando partieron con idénticos valores de intercepción de luz y biomasa total a R3 (Capítulo 4) dentro de cada fecha de siembra. Para este mismo régimen hídrico, el genotipo Florman en la siembra temprana presentó menores valores de K que el resto de los tratamientos, exhibiendo una caída en esta variable a partir de los 70 cm de profundidad (Figura 3.5).

Las diferencias en contenido de agua en el subsuelo fueron logradas a los 27 días de la siembra (Figura 2.4, Capítulo 2). A partir de ese momento y hasta el inicio de la sequía impuesta (77 y 70 días desde la siembra para las siembras temprana y tardía, respectivamente), las condiciones bajo las cuales se desarrollaron los sistemas radicales fueron contrastantes entre los tratamientos.

Los mayores valores de K correspondientes a los tratamientos con ADC 70% dieron lugar a una mayor absorción de agua del subsuelo, dejando por lo tanto una menor lámina de agua remanente a pesar de presentar una mayor cantidad de agua al momento del inicio de la sequía impuesta (Figura 3.6). Por otra parte, se observó una mayor cantidad de agua residual en el tratamiento con ADC 30% para Florman en la siembra temprana (Figura

3.6.A). Las diferencias de lámina residual en el subsuelo (60-200 cm) se muestran en la figura 3.7.

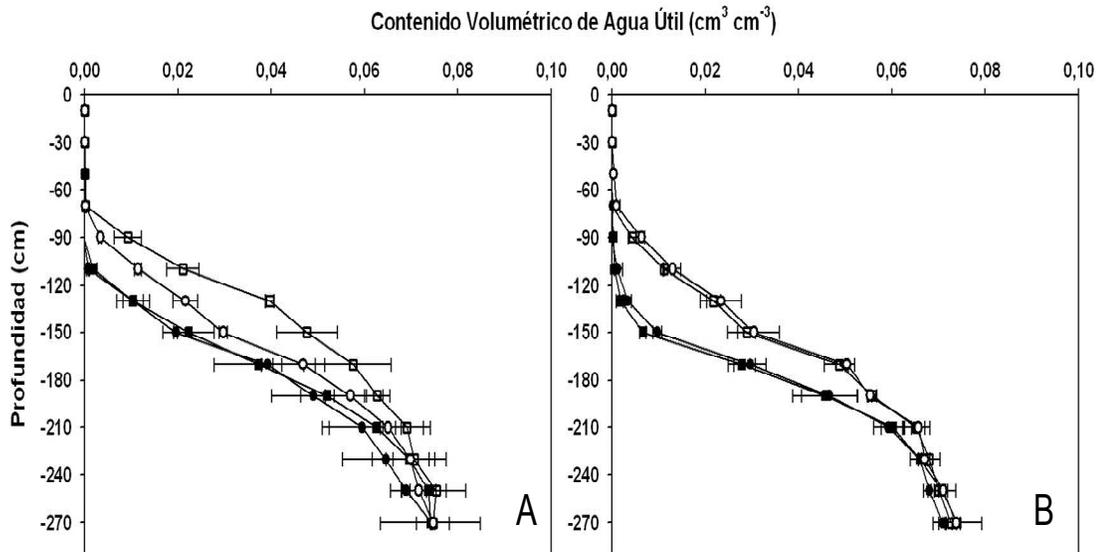


Figura 3.6: Contenido de agua remanente para el perfil de suelo hasta los 280 cm de profundidad para la fecha de siembra temprana (A) y tardía (B). Los símbolos llenos representan los tratamientos con ADC 70% y los vacíos a los tratamientos con ADC 30%. Los círculos representan al genotipo ASEM y los cuadrados al genotipo Florman.

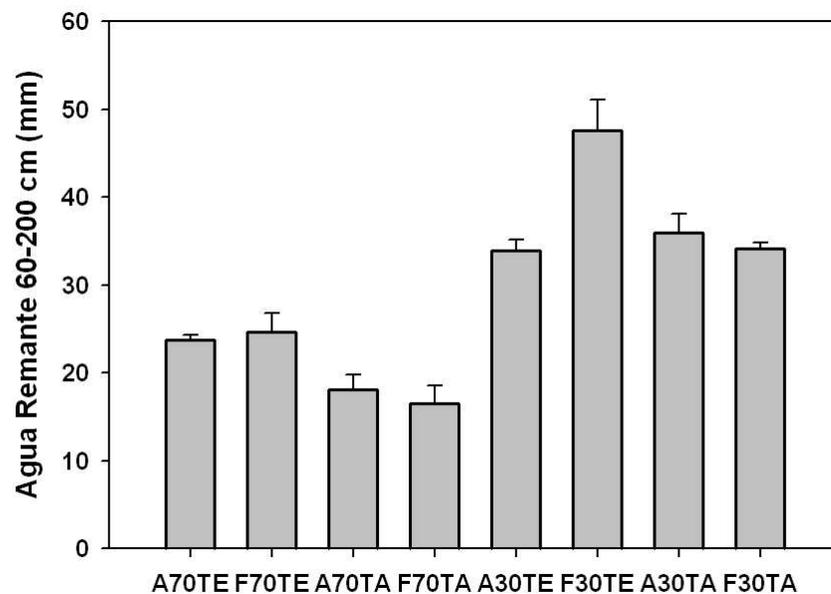


Figura 3.7: Contenido remanente de agua útil a cosecha en el subsuelo (60-200 cm), para los diferentes tratamientos: A (ASEM), F (Florman), 70 (ADC 70%), 30 (ADC 30%), TE (siembra temprana) y TA (siembra tardía). Las barras verticales representan el error estándar.

3.4. *Discusión*

Los valores estimados promedios de VAPR para los cultivos con ADC 70% fueron similares a los valores (2,27 cm día⁻¹) obtenido por Collino et al., 2000 en el mismo ambiente. En nuestro estudio, los valores obtenidos para el cultivar Florman bajo esta condición hídrica, estuvieron dentro del rango (2,2 y 2,8 cm día⁻¹) de los obtenidos por Boote et al. (1982b), y los valores de VAPR obtenidos para ASEM en la fecha de siembra tardía son coincidentes con los obtenidos en el cultivo de maní (3 cm día⁻¹) por Ketring y Reid, (1993). Todos estos análisis sin embargo representan VAPR como un solo valor obtenido de modelos lineales o cociente entre la profundidad de raíces y el tiempo, lo cual es una aproximación muy simple e informativa, pero no representan las variaciones esperadas del crecimiento de la mayoría de los sistemas biológicos. Borg and Grimes (1986) estudiaron el crecimiento de la raíz de 55 especies en condiciones de campo, concluyendo que la profundización del sistema radical en función a los días desde la siembra es del tipo sigmoideo. En nuestro estudio, el ajuste sigmoideo capturó estas variaciones y permitió la estimación de la VAPR máxima, que fue mayor que los valores mencionados anteriormente. Más aún el genotipo moderno ASEM, presentó en ambas fechas de siembra mayores valores de VAPR máxima que aquellos mencionados por Ketring y Reid, (1993).

El análisis de VAPR fue más complejo para los cultivos creciendo con ADC 30%. El valor estimado de 1,6 cm día⁻¹ representó un 40% de disminución de este factor en comparación con la condición de ADC 70%. Esta respuesta fue acompañada por una reducción del 50% de la PMA con respecto a los tratamientos con ADC 70%. Una restricción adicional en la disponibilidad de agua para el cultivo que incrementa los efectos negativos del status hídrico. Resulta interesante destacar que la VAPR estimada fue cercana a lo reportado por Matthews et al. (1988a) quienes encontraron menores valores de VAPR (1 a 1,2 cm día⁻¹) en cultivos con buena disponibilidad de agua inicial en el subsuelo y lo atribuyeron a una mayor resistencia del suelo generada por presencia de capas de arcilla entre 70 y 130 cm de profundidad. La variación en la resistencia del suelo es el aspecto común de las condiciones de crecimiento aparente limitantes en este estudio y nuestra investigación. La resistencia a la penetración del suelo crítica que detiene la elongación de las raíces disminuye desde 52 kg cm⁻² para un suelo franco a 32 Kg cm⁻² para un suelo arcilloso (Gupta y Allmaras 1987). La resistencia del suelo varía desde 10 kg cm⁻² hasta 60 kg cm⁻² cuando el contenido volumétrico de agua disminuyó desde capacidad de campo hasta el límite inferior (Gil, 1994). Aunque en nuestro estudio no se midió resistencia del suelo, se puede inferir desde los resultados obtenidos por Gil (1994) que la resistencia de los suelos bajo estudio para ADC 70% y ADC 30% fue de 22 kg cm⁻² y 44 kg cm⁻², respectivamente. La mayor resistencia del suelo generada por un menor contenido volumétrico de agua en el subsuelo causa una mayor resistencia a la penetración de la raíz (Hamblin y Tennant 1987; Gregory y Reid, 1993), y modifica el potencial hídrico del suelo afectando la velocidad de profundización del ápice la raíz (Klepper et al., 1987). Tylor y

Ratliff (1969) encontraron una marcada disminución del crecimiento del ápice de la raíz del maní desde 60 mm día^{-1} hasta 10 mm día^{-1} cuando se incrementó la resistencia del suelo desde $0,5$ hasta 60 kg cm^{-2} . En base a estas aproximaciones, el aumento estimado de la resistencia del suelo causada por disminución del ADC habría representado una disminución de la tasa de profundización del ápice de la raíz desde aproximadamente 42 mm día^{-1} con ADC 70% a 18 mm día^{-1} con ADC 30%.

La PMA estimada en este estudio ocurrió aproximadamente a los 110 días desde la siembra, fecha que coincidió con el inicio el período de llenado de granos (R5). Esto concuerda con lo reportado por Dardanelli et al. (1997) para Florman en este suelo, y con lo reportado por Begg y Turner (1976) para otro cultivar y condiciones de crecimiento. Estos últimos concluyeron que cuando el principal destino de los asimilados es el grano, el crecimiento del resto de los componentes de la planta se ve reducido al máximo. A la misma conclusión llegaron Robertson et al. (1993a y b) estudiando cuatro genotipos de sorgo. Estos autores también concluyeron que la PMA basada en la absorción de agua puede ser considerada como un buen indicador de la profundidad máxima del sistema radical en condiciones de campo. En estudios locales realizados en trigo y soja a campo se determinó que el crecimiento de la raíz para estas especies se detiene aproximadamente a los 140 (trigo) y a los 105 (soja) días desde la siembra, momento en el cual se inicia en ambas especies el período de llenado de grano (Andriani et al., 2000).

El valor máximo de K (0.072 día^{-1}) en capas superiores del suelo para los tratamientos con ADC 70% en ambos genotipos y fechas de siembra fueron similares al los encontrados en otros estudios (Dardanelli et al., 1997; Dardanelli et al., 2004), e inferiores al reportado por Dardanelli et al. (2004) como promedio de varios cultivos estivales ($0,096 \text{ d}^{-1}$). Los valores de K similares hasta 110-130 cm sugieren una densidad de raíces que superaría un límite crítico para la absorción de agua (Dardanelli et al., 2003). En consecuencia, bajo estas condiciones la absorción de agua no estaría relacionada con la *RLD*. La falta de asociación entre absorción y *RLD* fueron reportadas en varios estudios (Hanblin and Tennant, 1987; Ludlow y Muchow, 1988, Sarkar y Kar, 1992; y Songri et al. 2008).

Las disminuciones de los valores de K observadas en estratos de suelo más profundos para ADC 70% (110-130 cm hasta 190 cm) sugieren una escasa densidad de raíces y también un tiempo insuficiente entre la llegada del frente de absorción de agua y la madurez del cultivo (i.e., estratos colonizados más tardíamente y con baja densidad de raíces), lo cual concuerda con lo reportado por (Robertson et al., 1993a) en sorgo.

Este menor K sería atribuible a una menor densidad de raíces y, combinada con un tiempo insuficiente entre la llegada del frente de absorción de agua y la madurez del cultivo (i.e., estratos colonizados más tardíamente y con baja densidad de raíces), imposibilita agotar el agua sita en los horizontes más profundos. Collino et al. (2000) arribaron a conclusiones semejantes para el cultivo de maní. Aún cuando se observó una disminución de K en profundidad en ambas fechas de siembra (Figura 3.6), es de destacar los mayores valores de la fecha tardía. Estos podrían ser atribuidos al ambiente explorado por el cultivo desde la emergencia hasta R3, que permitió una mayor acumulación de biomasa aérea al momento de iniciada la sequía impuesta. Se puede suponer que este comportamiento habría

tenido su correlato en una mayor acumulación de biomasa de raíces. Gregory y Reed (1982) reportaron que la raíz del maní crece rápidamente hasta los 55 días luego de la siembra, consumiendo una considerable proporción de los asimilados producidos tempranamente. Además, más del 80% del sistema radical queda establecido a los 80 días desde la siembra para variedades de 150 días de duración de ciclo (Reddy et al., 2003). En el presente estudio, el estadio R3 tuvo lugar aproximadamente a los 70 días del ciclo, por lo cual se puede inferir que coincidió con la finalización del período donde la partición de biomasa hacia raíces constituye uno de los principales destinos en crecimiento.

Los menores valores de K para los tratamientos con ADC 30% por debajo de 70-90 cm tendrían relación con la mayor resistencia de suelo discutida anteriormente lo cual afectaría su proliferación en capas profundas. En nuestro estudio no se midió RLD en el subsuelo pero en este mismo suelo Gil (1994) encontró una disminución sustancial en la *RLD* en un subsuelo seco (80-200cm) respecto a uno húmedo. Los menores valores de K observados en Florman con ADC 30% en siembra temprana podrían atribuirse a una menor *RLD* que se habría alcanzado bajo esta condición extrema.

CAPÍTULO 4

RELACIÓN ENTRE LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA DEL SUBSUELO Y LOS DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS DEL RENDIMIENTO

4.1. Introducción

La sequía afecta al crecimiento de las plantas a través de una reducción en la expansión de sus tejidos y el intercambio gaseoso (Boyer, 1970; Sadras y Milroy, 1996). Dependiendo de su oportunidad e intensidad, a nivel cultivo se verifica una disminución en el tamaño del canopeo (e.g., menor altura de plantas, disminución del área foliar, menor proliferación de raíces etc.) y la capacidad fotosintética, que suelen causar caídas en las eficiencias de intercepción de luz (e_i) y de uso de la radiación (EUR) (Loomis y Connor, 1992; Passioura, 1996; Sinclair y Muchow, 1999). Los efectos sobre la eficiencia en el uso del agua (EUA) suelen resultar menos importantes. Bajo ciertas condiciones de sequía, se observó una disminución de hasta un 50% en la EUR sin variar la EUA (Haro et al., 2010). Los valores obtenidos de EUA fueron menores bajo condiciones de sequía con respecto a tratamientos en condiciones de riego; sin embargo, existen evidencias de aumento de la EUA en condiciones de estrés hídrico con aplicaciones mínimas de riego que permitieron el enclavado al reducir el efecto de la impedancia mecánica (Haro et al., 2010).

En el caso del maní, varios estudios han evaluado el efecto de la sequía sobre el rendimiento y sus componentes numéricos (Stansell et al., 1976; Pallas et al., 1979; Nageswara Rao et al., 1985; Haro et al., 2010). Más aún, existen estudios locales (Haro et al., 2008) conducidos bajo déficit hídrico en los cuales se cuantificó los efectos de esta restricción sobre los determinantes ecofisiológicos del rendimiento, registrándose una caída promedio del 22% en la e_i y de 40% en la EUR, con mermas del 53% en la producción final de biomasa. Estos estudios, sin embargo, estuvieron exclusivamente orientados al análisis de las respuestas a condiciones generales de estrés hídrico; i.e., generando situaciones hídricas contrastantes por un reaprovisionamiento diferencial de agua a partir de un único nivel inicial de almacenaje en el subsuelo. En ningún caso fue de interés el análisis de estas variables en condiciones heterogéneas de oferta hídrica inicial, como las que pueden derivar del manejo de diferentes cultivos en una rotación (e.g., cultivos simples o dobles en un mismo año) o diferencias interanuales en la recarga hídrica durante el barbecho (Savin et al., 1995; Otegui et al., 2002). En este capítulo se analizará el efecto de la disponibilidad de agua en el subsuelo, la demanda atmosférica y el genotipo sobre el rendimiento final del cultivo de maní y sus determinantes ecofisiológicos, haciendo hincapié en las eficiencias de captura y uso de los recursos agua y radiación solar. Son objetivos específicos *i*) determinar el efecto del agua del subsuelo, el ambiente y el genotipo sobre la producción de biomasa y el rendimiento, *ii*) estimar las EUR y EUA para la producción de biomasa (i.e., EUR_B y EUA_B) durante el período crítico (R3-R6.5), y *iii*) establecer la EUA para la producción de vainas (EUA_V) para el período comprendido entre el inicio de la formación de vainas y la madurez fisiológica del cultivo.

4.2. Metodología

Se estimó la evapotranspiración potencial del cultivo (ETPc) como el producto entre la ET_0 y el coeficiente de cultivo (k_c) obtenido en el mismo ambiente para el cv. Florman (Martelotto et al., 2004). Se consideró un k_c único para ambos cultivos pues la información disponible indica que no existen diferencias significativas de consumo entre ellos en condiciones de riego (Haro et al., 2008 y 2010). Se calculó el déficit hídrico (en mm) como la diferencia entre la ETPc y el consumo (C) medido en cada parcela. Se obtuvieron valores acumulados de déficit hídrico para cada período de interés (R3-R5; R5-R6.5; R6.5-Cosecha; R3-R6.5; R3-Cosecha). Se calculó también la intensidad del déficit hídrico (IDH) de cada uno de estos períodos (R_n-R_{n+i}) según la Ecuación 4.1. (adaptado de Chapman et al., 1993a)

$$IDH_{R_n-R_{n+i}} = 1 - \frac{C_{R_n-R_{n+i}}}{ETPc_{R_n-R_{n+i}}} \quad (4.1.)$$

Se establecieron niveles de déficit hídrico leve ($IDH < 0.25$), moderado (IDH entre 0.25 y 0.49), alto (IDH entre 0.50 y 0.75) y severo ($IDH > 0.75$).

Para caracterizar los efectos de los tratamientos también se utilizó la temperatura del canopeo (T_c). Para ello se empleó un termómetro infrarrojo Horiba IT 330 (Horiba Ltd., Japón), sensible a la radiación térmica de 6 a 12 μm de longitud de onda. Las mediciones se efectuaron semanalmente al mediodía de días soleados, entre R3 y R6.5, ubicando el sensor en dirección este-oeste y en un ángulo oblicuo de 30°, de tal manera que sólo se midió la temperatura del canopeo evitando medir la temperatura del suelo. La calibración del equipo fue realizada regularmente usando un estándar negro. Los valores de T_c de cada combinación de tratamientos se compararon con la temperatura del aire (T_a), que se registró simultáneamente.

Se realizaron mediciones de intercepción de radiación fotosintéticamente activa (RFA) cada 7-10 días durante el período R1-R7. Aquellas posteriores a R6.5 fueron finalmente desestimadas por los fuertes efectos confundidos causados por la marcada senescencia foliar ocurrida con posterioridad a dicho estadio. Las mediciones tuvieron lugar alrededor del mediodía en días sin nubosidad, utilizando una barra interceptora AccuPAR PAR-80 (Decagon Devices Inc, EEUU), la cual se colocó perpendicular a las líneas de siembra. La e_i (e.i., fracción de RFA incidente que es interceptada por el cultivo) se calculó según la Ecuación 4.2.

$$e_i = 1 - \frac{I}{I_0} \quad (4.2.)$$

donde I es la RFA registrada a nivel de la superficie del suelo bajo el canopeo (promedio de 3 mediciones por parcela) al momento de medición (i.e., instantánea, en $\mu mol m^{-2} s^{-1}$) e I_0 es la RFA incidente instantánea sobre el canopeo. Para un determinado período, el valor

de RFA incidente diaria (RFA_{inc} , en $MJ m^{-2} d^{-1}$) que era interceptado por el cultivo (RFA_{int} , en $MJ m^{-2}$) fue calculado de acuerdo a la Ecuación 4.3.

$$RFA_{int} = \sum_{N=1}^N e_i \times RFA_{inc} \quad (4.3.)$$

donde N es el número de días del período considerado. El valor diario de e_i entre mediciones fue estimado por interpolación lineal. El valor diario de RFA_{inc} fue estimado multiplicando la radiación solar global incidente por 0,5 (Monteith, 1972).

La biomasa total aérea, incluyendo clavos y vainas enterrados cuando estuvieron presentes, fue medida en las etapas fenológicas R3, R5, y R6.5 sobre una superficie de $0,7 m^2$ por unidad experimental. Con posterioridad a R6.5 sólo se determinó la biomasa de vainas, pues la fuerte senescencia foliar con dehiscencia impidió una estimación adecuada de la biomasa vegetativa. A madurez se determinó también la biomasa de granos, con la cual se obtuvo el rendimiento en grano (RG , en $g m^{-2}$). El material cosechado se separará en folíolos, tallos + pecíolos + pedúnculos, clavos y vainas. Luego las fracciones serán secadas en estufa con aire forzado a $70 ^\circ C$ durante 72 hs o hasta alcanzar peso constante (Cholaki et al., 1988). La biomasa total corregida (BT_c , en $g m^{-2}$) fue calculada como la biomasa vegetativa más la biomasa reproductiva (BR), esta última multiplicada por 1,65 (Duncan et al., 1978).

La eficiencia de uso de la radiación (EUR , en $g MJ^{-1}$) se estimó como el cociente entre la BT_c y la RFA_{int} para los períodos antes indicados (i.e., EUR R3-R5, EUR R5-R6.5, y EUR R3-R6.5). La eficiencia de uso del agua para producir biomasa (EUA_B) fue calculada como el cociente entre la BT_c y el consumo de agua corregido por DPV (C_{DPV}) para los mismos subperíodos que se indicara para la EUR (i.e., EUA_B R3-R5, EUA_B R5-R6.5, y EUA_B R3-R6.5). La eficiencia del uso del agua para la producción de vainas (EUA_V) fue calculada como el cociente entre la producción de vainas en las diferentes subetapas y el consumo corregido por DPV. Además, se calculó la EUA_B para el período R3-R6.5 y la EUA_V para el período R3-CF como la pendiente de la función de ajuste entre la BT_c o la BR y el C_{DPV} utilizando todos los datos disponibles. En el caso de la EUA_V se utilizó la BR sin corregir para poder establecer comparaciones con otros datos disponibles (Haro et al., 2010). Para estos mismos conjuntos de datos, se realizó un análisis de frontera (French y Schultz, 1984; Grassini et al., 2009) que permitió determinar el aumento máximo de BT_c o BR por mm de aumento en el agua consumida y corregida por DPV (i.e., EUA_B y EUA_V máximas). Todas las EUA s se expresaron en $g kPa mm^{-1}$.

4.3. Resultados

4.3.1. Consumo de agua e intensidad del estrés

Como consecuencia de los distintos ambientes explorados por el cultivo en el estudio, la ETPc acumulada para el período de sequía (Figura 4.1) fue mayor en la fecha de siembra temprana (488 mm) que en la tardía (383 mm). En la primera, los tratamientos con

ADC 70% no presentaron restricciones al consumo hasta aproximadamente 14 días después de iniciado el período de sequía (período R3-R5), según se puede deducir del déficit hídrico acumulado (Tabla 4.1). A partir de ese momento (R5-R6.5), el consumo de agua de ambos genotipos comenzó a reducirse respecto a la ETPc. Para este mismo tratamiento, en la fecha de siembra tardía la restricción respecto al consumo potencial comenzó a ser significativa ($p < 0.0013$) recién a los 28 días de iniciado el período de sequía impuesta.

El inicio del déficit hídrico (i.e., $ETPc - C > 0$) se anticipó al disminuir la oferta hídrica del subsuelo a ADC 30%, computándose un balance negativo a partir de los ca. 7 días de iniciado el período de sequía (R3-R5) en ambas fechas de siembra (Tabla 4.1). Por lo tanto, el déficit hídrico acumulado en esta condición hídrica fue significativamente mayor al registrado para ADC 70% apenas iniciado el período de sequía impuesta (Tabla 4.1). Con ADC 30%, además, el genotipo ASEM siempre presentó un mayor consumo de agua que Florman, resultando esta diferencia significativa sólo en la primer fecha de siembra ($P < 0,02$) para la interacción $RH \times G$ durante el período R3-R6.5 (Tabla 4.2.).

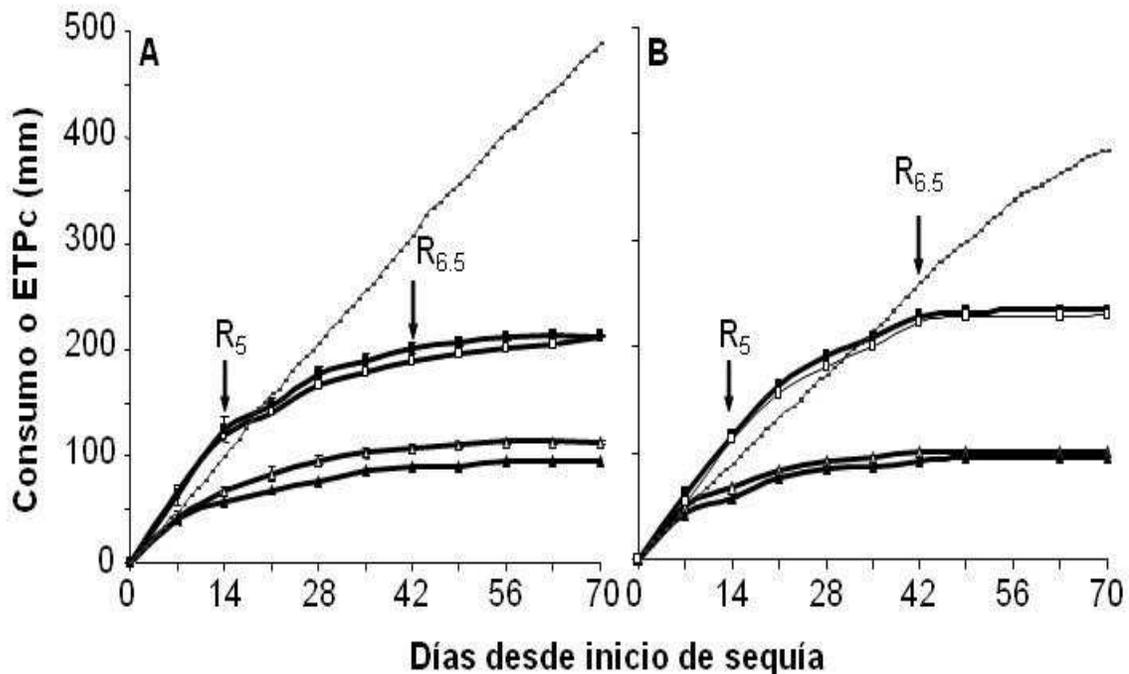


Figura 4.1. Valores acumulados de Consumo y Evapotranspiración potencial del cultivo (ETPc) durante el período de sequía impuesta (R3 a cosecha final) en (A) siembra temprana y (B) siembra tardía. Las barras verticales representan el error estándar de la media y la línea continua la ETPc.

Tabla 4.1. Déficit hídrico acumulado para diferentes períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.

Fecha de siembra	Régimen hídrico	Genotipo	Déficit hídrico (mm)				
			R3-R5	R5-R6.5	R3-R6.5	R6.5-CF	R3-CF
21-Oct	ADC 70	ASEM	0,00	139	139	159	298
		Florman	0,00	132	132	169	301
	ADC 30	ASEM	32	168	200	175	375
		Florman	41	177	218	177	395
02-Dic	ADC 70	ASEM	0,00	57	57	103	160
		Florman	0,00	58	58	104	162
	ADC 30	ASEM	34	137	171	110	281
		Florman	43	135	178	109	287
RH			<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0091	<0,0001
FS			NS	0,0047	0,0004	0,0008	0,0004
G			NS	NS	NS	NS	0,01
RH x FS			NS	0,0013	0,0023	NS	0,0039
RH x G			NS	NS	0,02	NS	0,04
FS x G			NS	NS	NS	NS	NS
RH x FS x G			NS	NS	NS	NS	NS

CF: cosecha final, RH régimen hídrico, FS: fecha de siembra, G: genotipo. NS; no significativo.

El nivel hídrico del subsuelo afectó el consumo diario del cultivo en todos los subperíodos evaluados (Tabla 4.2.) Sin embargo, se detectó una interacción RH x FS significativa ($p < 0,0062$), promovida por la mayor diferencia de consumo entre niveles hídricos en la fecha tardía respecto a la temprana para el subperíodo R5-R6.5 (Tabla 4.2.). Estas tendencias se trasladaron a los consumos diarios de períodos más prolongados (e.g., R3-R6.5; R3-CF).

Tabla 4.2: Consumo diario para diferentes períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.

Fecha de siembra	Régimen hídrico	Genotipo	Consumo diario (mm d ⁻¹)				
			R3-R5	R5-R6.5	R3-R6.5	R6.5-CF	R3-CF
21-Oct	ADC 70	ASEM	8,62	2,45	4,51	0,52	3,03
		Florman	8,91	2,73	4,79	0,54	3,05
	ADC 30	ASEM	4,77	1,45	2,55	0,18	1,63
		Florman	4,09	1,18	2,15	0,15	1,35
02-Dic	ADC 70	ASEM	8,13	3,89	5,30	0,69	3,36
		Florman	8,35	4,02	5,45	0,76	3,37
	ADC 30	ASEM	4,79	1,24	2,50	0,16	1,45
		Florman	4,11	1,24	2,47	0,15	1,37
RH			<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0001
FS			NS	NS	0,0498	0,015	0,01
G			NS	NS	NS	NS	0,02
RH x FS			NS	0,0062	0,0049	0,002	0,0008
RH x G			NS	NS	0,025	0,0084	0,067
FS x G			NS	NS	NS	NS	NS
RH x FS x G			NS	NS	NS	NS	NS

CF: cosecha final, RH régimen hídrico, FS: fecha de siembra, G: genotipo. NS; no significativo.

Las tendencias descritas para el consumo se repitieron al analizar el déficit hídrico experimentado por los distintos tratamientos. Así, la IDH indicó restricciones nulas para ADC 70% y moderadas para ADC 30% durante el período inicial de la sequía (i.e., R3 a R5) en ambas fechas de siembra y para ambos genotipos (Tabla 4.3.), sin evidencias de interacciones significativas entre tratamientos. Las restricciones al consumo potencial aumentaron sustancialmente durante el período R5-R6.5, pero en este caso se detectó una interacción RH x FS significativa ($P < 0,0004$).

Tabla 4.3. Intensidad del déficit hídrico calculada para distintos períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.

Fecha de siembra	Régimen hídrico	Genotipo	Intensidad del déficit hídrico				
			R3-R5	R5-R6.5	R3-R6.5	R6.5-CF	R3-CF
21-Oct	ADC 70	ASEM	0,00	0,67	0,46	0,88	0,61
		Florman	0,00	0,63	0,43	0,93	0,61
	ADC 30	ASEM	0,32	0,81	0,65	0,96	0,77
		Florman	0,42	0,84	0,71	0,98	0,80
02-Dic	ADC 70	ASEM	0,00	0,34	0,21	0,92	0,42
		Florman	0,00	0,34	0,21	0,93	0,42
	ADC 30	ASEM	0,34	0,81	0,63	0,98	0,74
		Florman	0,43	0,80	0,66	0,97	0,75
		RH	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0062	<0,0001
		FS	NS	0,01	0,0005	NS	0,0019
		G	NS	NS	NS	NS	NS
		RH x FS	NS	0,0004	0,0009	NS	0,0004
		RH x G	NS	NS	0,037	NS	NS
		FS x G	NS	NS	NS	NS	NS
		RH x FS x G	NS	NS	NS	NS	NS

CF: cosecha final, RH régimen hídrico, FS: fecha de siembra, G: genotipo. NS; no significativo.

Según esta interacción, los niveles de ADC sufrieron una restricción hídrica alta (ADC 70%) y severa (ADC 30%) durante esta etapa en la siembra temprana (i.e., consumos menores al 50% de la ETPc), mientras la diferencia entre niveles de ADC aumentó para la siembra tardía. En esta última la restricción fue moderada para ADC 70% (el consumo alcanzó un 66% de la ETPc) y severa para ADC 30% (el consumo fue sólo un 19% de la ETPc). Durante el período crítico se detectaron dos interacciones significativas, RH x G ($p = 0,037$) y RH x FS ($p = 0,0009$). La primera se debió a que el genotipo ASEM manifestó menor IDH que el Florman, y la segunda a que la IDH de la condición ADC 70% fue menor en la fecha de siembra tardía que en la temprana. Para la última fase del período de sequía (R6.5-CF) se detectó solamente efecto del RH (Tabla 4.3.), ya que la IDH fue levemente mayor para ADC 30% que para ADC 70%, aunque en ambos casos la intensidad de la deficiencia correspondió a la categoría ‘severa’ (IDH>0.75).

La temperatura del canopeo (Figura 4.2.) ratificó las diferencias mencionadas entre tratamientos para los niveles de consumo y estrés hídrico, pero sin detectar diferencias entre genotipos.

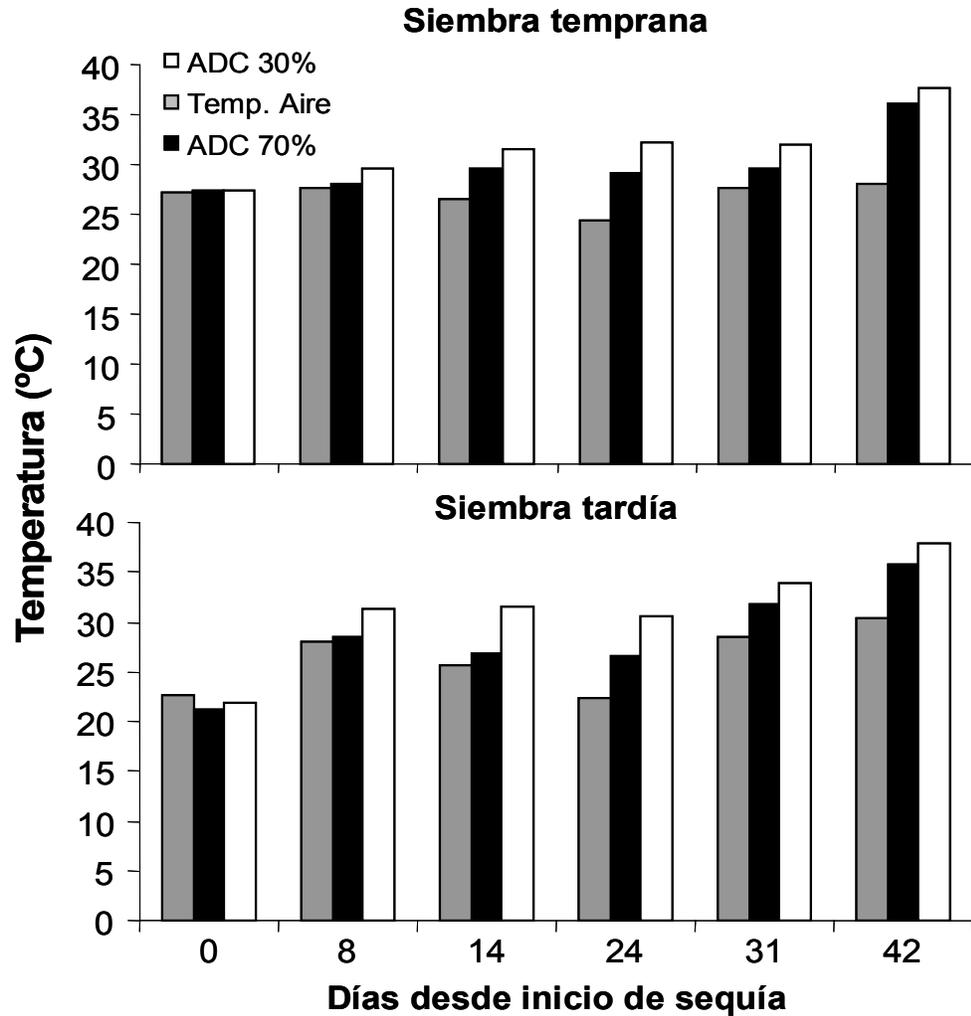


Figura 4.2. Registros semanales de temperatura del canopeo y temperatura del aire al mediodía durante el período R3-R6.5. Cada dato corresponde al promedio de dos genotipos (Florman y ASEM).

Así, la diferencia respecto a la temperatura del aire fue (i) nula a moderada al principio del tratamiento y aumentó a medida que transcurrió el período de estrés, independientemente del nivel de ADC, y (ii) siempre mayor para ADC 30% que para ADC 70%.

4.3.2. Intercepción de radiación, producción de biomasa y rendimiento en grano

Todas las combinaciones de tratamientos alcanzaron una e_i mayor al 90% al momento de iniciar el período de sequía en R3 (datos no mostrados), nivel que se sostuvo durante la primera etapa del período de estrés (R3-R5; Tabla 4.4.). La máxima e_i correspondió siempre a la condición de ADC 70% en la segunda fecha de siembra, pero no se detectaron diferencias significativas entre regímenes hídricos. A partir de R5, la captura de luz fue siempre superior en la fecha tardía que en la temprana (Tabla 4.4.). Las tendencias descritas para la eficiencia de intercepción se repitieron en el nivel de RFA_{inc}

capturada por el cultivo (RFA_{int}) para los distintos períodos analizados (Tabla 4.4.). La fecha de siembra temprana tuvo siempre mayores niveles de RFA_{int} que la tardía.

La BTc sólo difirió entre fechas de siembra al inicio de los tratamientos de sequía en R3 (siembra tardía > siembra temprana, datos no mostrados), pero las diferencias detectadas en captura de luz y RFA_{inc} (Figura 2.2, Capítulo 2) a partir de ese momento se trasladaron inmediatamente a la producción de biomasa, que consecuentemente siempre fue superior para la fecha de siembra temprana. También se detectó una mayor producción de biomasa para la mayor disponibilidad hídrica (ADC 70%) y el genotipo ASEM (Tabla 4.4). Sin embargo, existió una fuerte interacción $RH \times FS \times G$ ($P < 0.01$) al considerar el período R3-R6.5. Según la misma, las mayores producciones correspondieron a ambos cultivares en la mejor condición hídrica de la siembra temprana, juntamente con el genotipo ASEM en ese mismo nivel hídrico en la fecha tardía. La peor productividad correspondió a ambos cultivares sometidos a la mayor restricción hídrica en siembra tardía. Esta tendencia en la BTc se mantuvo a cosecha para los niveles de rendimiento en grano alcanzados por cada combinación de tratamientos (Tabla 4.4.).

4.3.3. Eficiencia en el uso de la radiación.

La EUR para los diferentes períodos analizados varió principalmente por efecto del régimen hídrico (Tabla 4.5). Además de este factor, a medida que progresó el tratamiento de sequía se evidenció un efecto negativo del atraso de la fecha de siembra sobre esta variable, siendo más afectado el genotipo Florman ($FS \times G$; $p < 0,03$). En la etapa crítica se observó un efecto significativo ($p = 0,0043$) de la interacción entre todos los factores evaluados ($RH \times FS \times G$), con mayores EURs en los tratamientos con ADC 70% en la fecha de siembra temprana y el genotipo ASEM en ese mismo nivel hídrico en la siembra tardía. La combinación de ADC 30%, fecha de siembra tardía y genotipo Florman presentó el menor valor de EUR.

Tabla 4.4: Eficiencia de intercepción de la radiación, radiación fotosintéticamente activa interceptada, biomasa total corregida, y rendimiento en grano para distintos períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.

Fecha de siembra	Régimen hídrico	Genotipo	Eficiencia de intercepción			Radiación fotosintéticamente activa interceptada (MJ m^{-2})			Biomasa total corregida (g m^{-2})			Rendimiento (g m^{-2})
			R3-R5	R5-R6.5	R3-R6.5	R3-R5	R5-R6.5	R3-R6.5	R3-R5	R5-R6.5	R3-R6.5	
21-Oct	ADC 70	ASEM	89	85	87	165	290	455	304 a	175	479 a	216 a,b
		Florman	89	86	87	162	293	455	269 b	182	451 a	192 b
	ADC 30	ASEM	89	82	84	160	277	437	168 c	147	315 b	131 c
		Florman	88	81	84	159	277	436	148 c	131	279 b	101c,d
02-Dic	ADC 70	ASEM	95	93	94	107	264	371	211 b	258	469 a	246 a
		Florman	97	94	95	109	265	374	71 d	137	208 c	101 c,d
	ADC 30	ASEM	85	86	87	96	262	358	66 d	58	124 c	67 d,e
		Florman	87	88	89	98	266	364	31 d	31	62 d	47 e
		RH	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,0044	0,0011	0,0002	0,0002
		FS	NS	0,0015	0,001	0,0012	0,001	0,0027	NS	NS	0,01	0,0044
		G	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,001	0,01	0,0002	0,0003
		RH x FS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
		RH x G	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,022	NS	0,01	0,0101
		FS x G	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,0044	0,03	0,003	0,013
		RH x FS x G	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,01	NS	0,01	0,0327

RH régimen hídrico, FS: fecha de siembra, G: genotipo. NS; no significativo. Valores seguidos de letras distintas dentro de una misma columna difieren significativamente entre si según el nivel de probabilidad indicado para la interacción RH x FS x G.

Tabla 4.5: Eficiencia en el uso de la radiación (EUR, MJ m⁻²) para distintos períodos del ciclo y niveles de probabilidad de ANVA.

Fecha de siembra	Régimen hídrico	Genotipo	Eficiencia del uso de la radiación (g MJ ⁻²)		
			R3-R5	R5-R6.5	R3-R6.5
21-Oct	ADC 70	ASEM	1,84	0,60	1.05 a
		Florman	1,66	0,62	1,01 a
	ADC 30	ASEM	1,05	0,53	0,72 b
		Florman	0,93	0,47	0,64 b,c
02-Dic	ADC 70	ASEM	1,97	0,98	1,27 a
		Florman	0,65	0,52	0,56 c
	ADC 30	ASEM	0,69	0,22	0,35 d
		Florman	0,32	0,12	0,17 e
		RH	0,0007	0,0004	<0,0001
		FS	NS	0,04	0,0087
		G	0,0001	0,01	0,002
		RH x FS	NS	NS	0,0001
		RH x G	0,05	NS	0,0221
		FS x G	0,001	0,03	0,0006
		RH x FS x G	NS	NS	0,0043

RH régimen hídrico, FS: fecha de siembra, G: genotipo. NS; no significativo. Valores seguidos de letras distintas dentro de una misma columna difieren significativamente entre si según el nivel de probabilidad indicado para la interacción RH x FS x G.

4.3.4. Eficiencia en el uso del agua.

El régimen hídrico no modificó la EUA_B durante los períodos evaluados (Tabla 4.6.), a diferencia del genotipo que presentó efectos significativos en todos los períodos ($p \leq 0,01$). Se destacaron los mayores valores de EUA_B para ASEM en todas las combinaciones de tratamientos. Además, se detectó una interacción RH x FS significativa ($p = 0,005$) durante el período R3-R5, según la cual los tratamientos en la fecha de siembra temprana presentaron mayores EUA_B con ADC 30% que con ADC 70%, siendo esta tendencia opuesta para los tratamientos en la fecha de siembra tardía (ADC 70% > ADC 30%). Al progresar la sequía (R5-R6.5) se observó un efecto de la fecha de siembra, según el cual la EUA_B fue significativamente ($p = 0,04$) mayor en la siembra temprana que en la tardía. Para el período crítico en su conjunto (R3-R6.5) se mantuvieron todos los efectos de tratamientos e interacciones descritos para cada una de sus sub-etapas, a los cuales se agregó una fuerte interacción FS \times G ($P < 0,002$). Según esta última el cv ASEM siempre presentó mayores valores de EUA_B que el Florman en ambos niveles de ADC y fechas de siembra, pero esta diferencia fue más marcada al retrasar la fecha de siembra (Tabla 4.6).

Se pudo observar un fuerte efecto genotípico para la EUA_V en todos los períodos evaluados (Tabla 4.6), pues la misma fue claramente mayor para ASEM ($p \leq 0,02$). Se destacó además una interacción RH \times FS significativa (Tabla 4.6), según la cual el retraso

de la fecha de siembra en combinación con el menor contenido de agua provocó las mayores caídas en la EUA_V , que no fueron registradas en la siembra temprana. Esta situación fue más perjudicial para el genotipo Florman que para el ASEM (FS x G). Por otra parte, la mejor condición hídrica (ADC 70%) y el genotipo ASEM presentaron los mayores valores de esta variable, independientemente de la fecha de siembra (RH x G). Al progresar la sequía (período R5-R6.5) se evidenció un efecto negativo de la reducción del régimen hídrico ($p < 0,03$; Tabla 4.6), manteniéndose el efecto positivo del genotipo ASEM ($p < 0,02$) y desapareciendo los efectos de las interacciones antes mencionadas. Al analizar el período crítico completo, se registró un efecto de todos los factores evaluados y de la mayoría de sus interacciones (Tabla 4.6). Se destaca la mayor importancia del período inicial de la sequía (R3-R5), pues se volvieron a repetir la mayoría de las interacciones mencionadas para el mismo (i.e. RH x FS y FS x G).

Cuando se analizó la producción de biomasa en función del consumo de agua entre R3 y R6.5 (Figura 4.3A), se estableció que la EUA_B máxima correspondió a cultivos con ADC 70% en siembra temprana (5,29 y 5,45 g kPa mm⁻¹ para ASEM y Florman, respectivamente; $R^2 \geq 0,896$, $p = 0,004$) y la EUA_B mínima al cultivar Florman en la siembra tardía (1,32 y 1,78 g kPa mm⁻¹ para 30% y 70% de ADC, respectivamente; $R^2 \geq 0,795$, $p = 0,017$). Los valores máximos de esta variable se ubicaron por debajo de la línea de frontera estimada para el conjunto de datos (Figura 4.3.A), la cual a su vez fue levemente inferior al valor máximo de EUA_B (7,07 g kPa mm⁻¹) registrado para este ambiente. Por otra parte, los valores mínimos estimados en esta tesis (Tabla 4.6) fueron sustancialmente inferiores a la EUA_B mínima de referencia para este ambiente (2,86 g kPa mm⁻¹). Un análisis similar efectuado para la relación entre la biomasa de vainas y el consumo entre R3 y cosecha final (Figura 4.3.B) indicó que (i) los valores máximos (ca. 2,23 g kPa mm⁻¹) correspondieron al cultivar ASEM en la siembra temprana para ambos niveles de regímenes hídricos y solamente con ADC 70% en la siembra tardía, los cuales resultaron cercanos a la línea de frontera estimada para los datos (Figura 4.3.B) y al valor máximo de EUA_V en el mismo ambiente (2,84 g kPa mm⁻¹), y (ii) los valores mínimos correspondieron al cv Florman en la siembra tardía en ambos niveles de ADC, siendo en promedio (0,67 g kPa mm⁻¹; $R^2 \geq 0,87$) levemente inferiores a la mínima EUA_V obtenida para este ambiente (0,73 g kPa mm⁻¹).

Existió una relación estrecha ($r^2 \geq 0,92$) entre la EUR_B y la EUA_B durante el período crítico (Figura 4.4.), pero no se pudo establecer un modelo único para todo el conjunto de datos pues existió un claro agrupamiento diferencial entre niveles de ADC. Las funciones ajustadas tuvieron ordenadas al origen que no difirieron significativamente de cero, pero la pendiente obtenida para ADC 30% (7,95 MJ kPa mm⁻¹) fue significativamente ($p < 0,0001$) mayor a la computada para ADC 70% (4,5 MJ kPa mm⁻¹).

Tabla 4.6: Eficiencia de uso del agua para producir biomasa (EUA_B) y eficiencia del uso del agua para producir vainas (EUA_V) para distintos períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.

Fecha de siembra	Régimen hídrico	Genotipo	EUA_B (g kPa mm ⁻¹)			EUA_V (g kPa mm ⁻¹)		
			R3-R5	R5-R6.5	R3-R6.5	R3-R5	R5-R6.5	R3-R6.5
21-Oct	ADC 70	ASEM	4,78	4,71	4,72	1,87	1,94	1,90
		Florman	4,08	4,53	4,21	1,44	2,09	1,68
	ADC 30	ASEM	5,85	6,85	5,69	2,18	1,78	2,01
		Florman	4,77	6,13	5,03	1,91	1,37	1,66
02-Dic	ADC 70	ASEM	4,22	3,84	4,00	2,51	1,96	2,19
		Florman	1,38	2,07	1,77	0,68	0,93	0,82
	ADC 30	ASEM	2,32	3,45	2,56	0,77	1,20	0,91
		Florman	1,25	1,57	1,35	0,34	0,57	0,44
		RH	NS	NS	NS	NS	0,03	0,01
		FS	NS	0,04	0,01	NS	NS	0,008
		G	0,002	0,02	<0,0001	0,0012	0,02	0,006
		RH x FS	0,005	NS	0,01	0,02	NS	0,0017
		RH x G	NS	NS	NS	0,03	NS	NS
		FS x G	NS	NS	0,002	0,03	NS	0,04
		RH x FS x G	NS	NS	NS	NS	NS	NS

RH régimen hídrico FS: fecha de siembra, G: genotipo. NS; no significativo

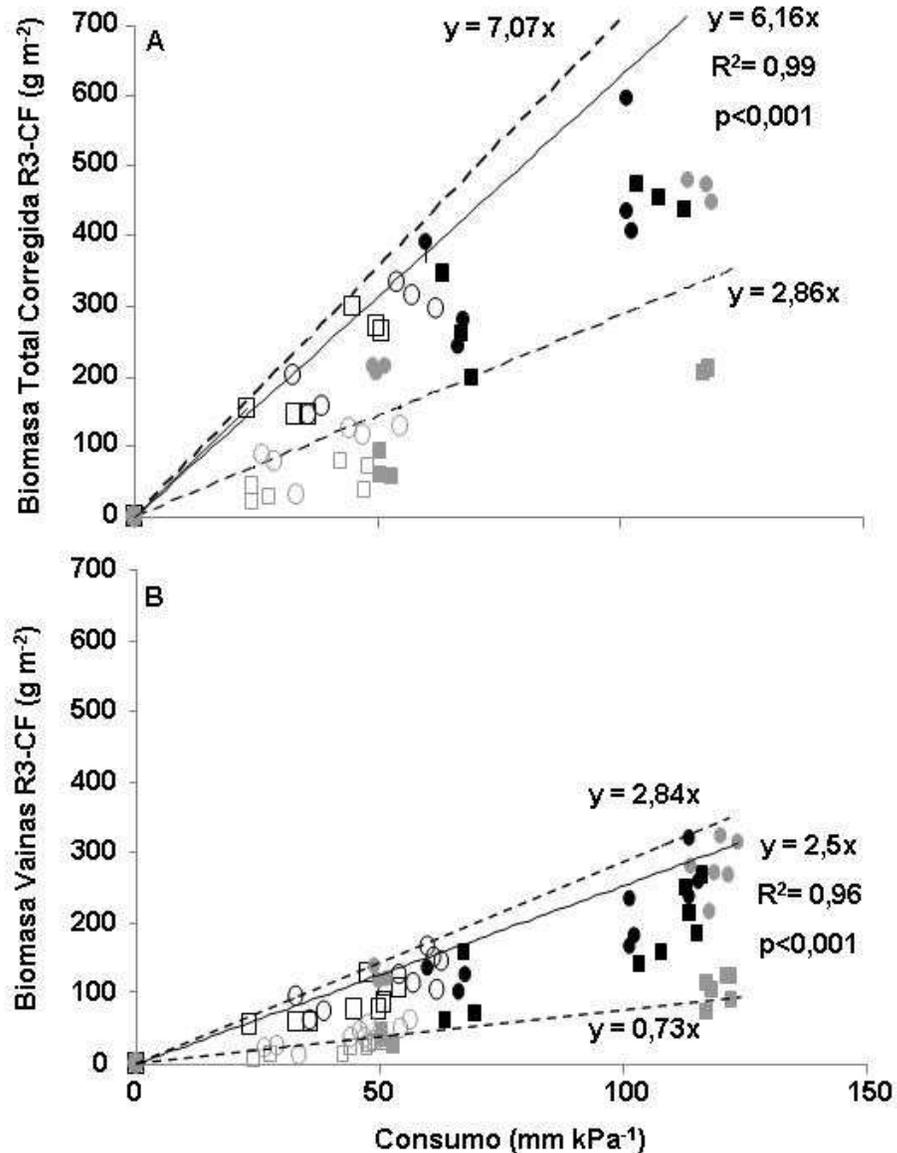


Figura 4.3. Respuesta de la biomasa total (A) o de vainas (B) al consumo de agua corregido por DPV. Los símbolos representan: (i) los círculos al genotipo ASEM y los cuadrados al Florman, (ii) los llenos a los tratamientos con ADC 70% y los vacíos a los de ADC 30%, y (iii) en negro para la fecha de siembra temprana y en gris para la tardía. Las líneas sólidas corresponden a los ajustes lineales que identifican a la línea de frontera, cuya pendiente representa a la eficiencia en el uso del agua máxima para el conjunto de datos de esta tesis (EUA). En líneas punteadas se indican los valores teóricos máximos y mínimos de EUA estimados para el mismo sitio y cultivares (Haro et al., 2010). CF: cosecha final.

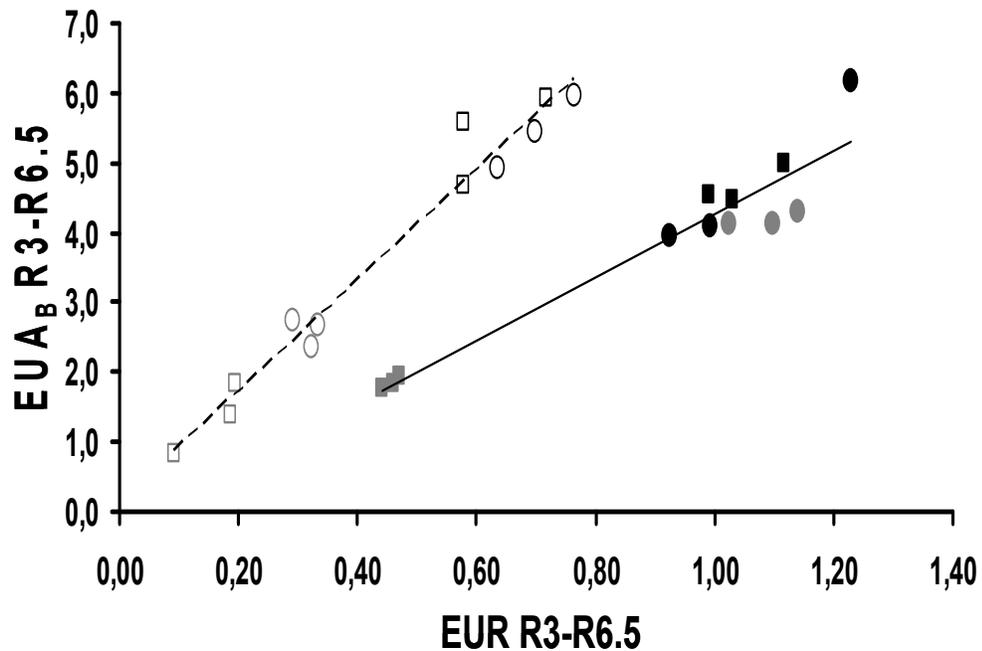


Figura 4.4. Relación entre la eficiencia de uso de la radiación (EUR_B) y la eficiencia de uso del agua (EUA_B) durante el período crítico (R3-R6.5), para las dos disponibilidades de agua en el subsuelo (ADC 70%, símbolos llenos y 30% símbolos vacíos), en las fechas de siembra temprana (21-Oct, símbolos negros) y tardía (02-Dic, símbolos grises). Los círculos representan al genotipo ASEM y los cuadrados al Florman. Las líneas representan los ajustes de modelos lineales: (i) línea continua para ADC 70%, $y = 4,5x - 0,26$ $R^2 = 0,92$, y (ii) línea entrecortada para ADC 30%, $y = 7,95x + 0,12$, $R^2 = 0,97$.

4.4. Discusión

4.4.1. Disponibilidad hídrica, consumo e intensidad del déficit hídrico

La combinación de diferentes regímenes hídricos y fechas de siembra expuso al cultivo de maní a condiciones de crecimiento variables, que afectaron el patrón de consumo de agua y consecuentemente el nivel de déficit hídrico durante la segunda mitad del ciclo del cultivo (ca. 70 días). Esto dio lugar a modificaciones en el grado de estrés de las distintas combinaciones de tratamientos. Las mismas quedaron reflejadas en la IDH. Si bien esta variable se estimó en base a datos de consumo total (i.e., transpiración de plantas más evaporación del suelo), la ausencia de reaprovisionamiento hídrico combinada con el elevado nivel de cobertura registrado desde R3 habrían minimizado la componente evaporativa (Villalobos y Fereres, 1990) y consecuentemente eliminado posibles sesgos en los alcances de la IDH para interpretar diferencias entre tratamientos. Así, durante la primera etapa de sequía (R3-R5) los cultivos tuvieron similares niveles de consumo e IDH dentro de cada condición de disponibilidad hídrica en el subsuelo, respuesta esperada considerando que (i) el nivel de demanda atmosférica fue similar para el período

mencionado (Cap.2, Figura 2.2.), y (ii) cada nivel de ADC tuvo un contenido de agua edáfica casi idéntico a R3 entre fechas de siembra (Cap.2, Figura 2.4.). En esta etapa, no obstante, se registró un déficit hídrico moderado ($0,50 > IDH > 0,25$) en los tratamientos expuestos a ADC 30%, lo cual sería en parte atribuible a su menor capacidad para aprovechar el agua almacenada en el subsuelo debido a su menor VAPR y K respecto al tratamiento ADC 70% (Capítulo 3). Por el contrario, el cambio drástico en el nivel de demanda registrado entre fechas de siembra a partir de R5 (siembra temprana > siembra tardía; Cap.2, Figura 2.2.) modificó sustancialmente los patrones de consumo y aumentó marcadamente el nivel de déficit hídrico experimentado por la siembra temprana, aún para ADC 70%. Estas diferencias entre fechas de siembras fueron generadas principalmente por el aumento del déficit hídrico para la condición de ADC 70% y no por la de ADC 30%, ya que éstas fueron similares entre fechas. El mayor déficit experimentado para los tratamientos con ADC 70% en la fecha de siembra temprana se debió a los aumentos en la demanda ambiental en combinación con la menor capacidad para absorber agua del subsuelo generada bajo esta condición (Capítulo 3) en comparación con la fecha de siembra tardía.

Las tendencias descritas en el consumo y su relación con la demanda atmosférica también se reflejaron en la temperatura de los canopeos (T_c), cuya diferencia con la temperatura del aire (T_a) fue aumentando con el transcurso del período de tratamiento y fue siempre superior para la condición más deficitaria (ADC 30%) que para la menos (ADC 70%) deficitaria. Si bien muchos registros no superaron los 35 °C e indican temperaturas aún por debajo de la óptima para maní (Ketring, 1984), rápidamente se establecieron diferencias mayores a 2 °C entre T_c y T_a , especialmente para los cultivos sometidos a mayor déficit hídrico. Tal condición es evidencia de una restricción en la refrigeración del canopeo promovida por una reducción en la conductancia general del mismo debida a períodos de cierre estomático (Chapman et al., 1993a; Nautiyal et al., 1999; Egli y Bruening, 2001; Reynolds et al., 2007), cuya duración e intensidad habrá variado en función de la combinación particular de ADC y demanda atmosférica (Loomis y Amthor, 1999).

Finalmente, se pudo detectar una diferencia genotípica en los niveles de consumo y déficit hídrico al considerar el período crítico en su conjunto o la totalidad del período de estrés, según la cual ASEM superó a Florman en la capacidad de absorber agua en el tratamiento ADC 30%. Diferencias de esta naturaleza ya han sido reportadas entre cultivares de maní expuestos a déficit hídrico (Chapman et al., 1993a), las cuales también fueron acompañadas de producción de biomasa, rendimiento en grano y EUA_B diferentes. En el caso de dichos estudios fueron atribuidas al origen del germoplasma (tipo Virginia mejor desempeño que tipo Spanish), pero tal explicación no sería satisfactoria para los utilizados en esta tesis pues ambos pertenecerían al mismo tipo (Virginia). Consecuentemente, las diferencias detectadas en el presente estudio podrían reconocer otros orígenes, algunos más asociados al sistema radical y otros a rasgos del canopeo. Los primeros corresponden a atributos entre los que se encuentra la K, analizada en el Capítulo 3 y para los cuales ASEM demostró ventajas comparativas respecto a Florman. Los segundos incluyen aspectos como los movimientos foliares (Connor y Sadras, 1992), para los cuales existen evidencias previas de diferencias genotípicas entre cultivares de maní creciendo bajo ofertas hídricas contrastantes en etapas más tempranas del ciclo (Matthews et al., 1988a; Chapman et al., 1993a), en las cuales aún se está definiendo el área foliar

máxima que alcanzará el cultivo (i.e., pre R3). Estos rasgos no fueron analizados en el presente estudio pues, por ejemplo, no se evaluó el índice de área foliar (IAF: superficie de hoja por unidad de superficie de suelo) ya que su generación no tendría que haberse visto comprometida en genotipos con un ciclo a madurez de ca. 140 días como los utilizados (Chapman et al., 1993a). El valor de IAF es un requisito necesario para calcular la relación e_i IAF⁻¹ y así estimar posibles diferencias en disipación de energía atribuibles al plegamiento foliar (Matthews et al., 1988a; Chapman et al., 1993a). En este sentido, los valores de e_i y de RFA_{int} no sugieren diferencias destacables entre cultivares ni condiciones de crecimiento, a diferencia de lo reportado por Haro et al. (2007) aplicando condiciones contrastantes de ADC desde etapas más tempranas del ciclo (R1) y por un período más prolongado que en esta tesis. Por otra parte, las diferencias detectadas entre cultivares para el consumo a bajo nivel de ADC no se manifestaron en la temperatura foliar. Esto podría considerarse *a priori* una inconsistencia, pues, como ya se mencionara, las diferencias en consumo habrían estado más asociadas a transpiración de las plantas que a evaporación del suelo y entonces deberían haber contribuido a una refrigeración diferencial del canopeo (i.e., T_c ASEM < T_c Florman). La aparente contradicción podría tener su origen en la aproximación utilizada para caracterizar estas variables, que fue puntual para la temperatura foliar (una vez por semana al mediodía) e integral para el consumo hídrico (valores acumulados para todo el perfil explorado por las raíces a lo largo del período de estudio), lo cual impide comparaciones precisas (Sinclair y Muchow, 1998). De existir diferencias en temperatura foliar entre los cultivares de este estudio, posiblemente sean sutiles como las diferencias de consumo y requieran contar al menos con registros horarios de la misma durante todo el período de interés para elaborar un índice de estrés térmico capaz de reflejarlas (Rondanini et al, 2006; Cicchino et al., 2010).

4.4.2. Disponibilidad hídrica, productividad y eficiencia en el uso de recursos

Las diferencias entre tratamientos, detectadas tanto en la productividad primaria (i.e., BT_c) durante el período crítico (R3-R6.5) como en el rendimiento en grano a cosecha, ratificaron algunas tendencias mencionadas al describir el consumo de agua, pero también pusieron en evidencia que estos caracteres no reflejan exclusivamente las variaciones en dicho consumo. Así, la menor productividad de Florman respecto a ASEM puede explicarse por la menor capacidad de extraer agua del primero en la condición de menor disponibilidad hídrica, pero no con ADC 70% en la fecha tardía pues ambos cultivares tuvieron entonces similares consumos hídricos. Estas tendencias son ratificadas por las variaciones registradas en la EUR, entre las que merecen destacarse: (i) los elevados valores computados para ASEM durante el período R3-R5 en la condición ADC 70%, que por ser cercanos a los reportados para estos cultivares en condiciones de riego (Haro et al., 2007) respaldan la estimación de ausencia de déficit hídrico (i.e., IDH= 0) para dicho régimen hídrico al inicio del período de tratamiento (R3-R5), y (ii) los bajos valores computados siempre para Florman en la condición ADC 70% de la siembra tardía, que no pueden explicarse por diferencias de consumo ni IDH entre cultivares. Entre los factores adicionales responsables de las variaciones observadas en BT_c y rendimiento en grano podrían distinguirse (i) aquellos que hacen a la fijación de carbono propiamente dicha, y (ii) aquellos atribuibles a la distribución de la biomasa producida entre los diferentes destinos en crecimiento de un cultivo. Entre los primeros se destaca la temperatura, que controla

directamente la fotosíntesis de todas las especies y cuyos efectos en maní han sido evaluados en detalle por Bell et al. (1992, 1993, 1994a, 1994b). Estudios previos (Haro et al., 2007) han desestimado la existencia de efectos negativos de temperaturas subóptimas para siembras tardías de maní en condiciones similares a las evaluadas en esta tesis, las cuales además nunca tuvieron lugar durante el período crítico del presente estudio. Entre los segundos, es importante tener en cuenta los órganos que se encuentran creciendo simultáneamente en forma activa (i.e., destinos) en cada etapa considerada. En este sentido, el inicio del período de estrés (R3, desde ca. 70 días desde la siembra) coincidió con la primera fase del período crítico (R3-R5), en que se está definiendo el número de vainas (Boote, 1982b; Chapman et al., 1993b) pero aún tiene lugar un activo crecimiento radical (Cap.3, Figura 3.3). Diferencias entre cultivares en la asignación de biomasa a raíces, no medida en esta tesis, podrían explicar las diferencias observadas entre ellos en EUR R3-R5 para ADC 70%. Sin embargo, esta causa resulta imposible de ser sostenida en base a las diferencias en funcionalidad radical representadas por el consumo hídrico. Más aún, es casi imposible de aceptar como explicación para las diferencias en EUR observadas entre cultivares durante el período de fijación de vainas (R5-R6.5; no significativas), pues ya ha concluido la profundización del sistema radical (Figura 3.3.) y los órganos reproductivos se convierten en destinos prioritarios para los asimilados, excepto que una reducción severa en su número tenga como consecuencia un retrocontrol en la actividad de la fuente y provoque consecuentemente una disminución en la EUR (Haro et al., 2007). Las diferencias genotípicas registradas en la EUR para todo el período crítico (altamente significativas para ambos niveles de ADC en la siembra tardía) y en el rendimiento en grano respaldan lo descrito para la etapa de fijación de vainas. Por otra parte, si bien el maní es considerado una especie insensible al fotoperíodo (Bell et al., 1991; Nigan et al., 1997), los estudios disponibles nunca abordaron en profundidad posibles efectos de esta variable sobre el crecimiento y su distribución entre órganos en etapas avanzadas del ciclo, por lo cual merecerían un nuevo análisis.

Los valores de EUA corregidos por DPV tuvieron un amplio rango de variación, tanto cuando el cálculo se basó en la BT_c (EUA_B) como en la biomasa de vainas (EUA_V). Esta característica, junto con los valores de EUA máximos obtenidos mediante un análisis de frontera, ratificaron las estimaciones provenientes de estudios previos, tanto para los mismos cultivares en la misma región (Haro et al., 2010) como en condiciones de producción muy diferentes a la aquí evaluada (Chapman et al., 1993a). En ellos se destacó la gran variación que la sequía provocaba en la EUA, particularmente su disminución cuando existían mermas drásticas en el rendimiento en grano debido a problemas en el enclavado causados por una excesiva impedancia de la capa superficial de suelo (i.e., efectos indirectos del déficit hídrico; Haro et al., 2010). En el presente estudio se observó una respuesta similar de la EUA sólo en la peor condición de crecimiento para ambos cultivares (i.e., ADC 30% en la siembra tardía), acompañada por una caída importante de la EUA para el cultivar Florman creciendo con ADC 70% en la misma época de siembra. En este sentido, las relaciones entre ambas eficiencias (EUR y EUA_B) durante el período crítico confirmarían los hallazgos de Haro et al. (2010) para el período de crecimiento de vainas (i.e., post R6.5) en condiciones contrastantes de crecimiento (riego y sequía). En primer lugar, porque el agrupamiento diferencial de datos provocado por los regímenes hídricos contrastantes (i.e., ADC 70% vs ADC 30%) ratificó que el aumento del déficit hídrico afecta más a la EUR que a la EUA (comparación entre RHs para cada combinación

de $FS \times G$ en la Figura 4.3.). En otras palabras, el cierre estomático afecta en similar magnitud al intercambio gaseoso (i.e., el ingreso de CO_2 por unidad de agua transpirada), pero provoca una caída drástica en la fijación de carbono por unidad de radiación interceptada. En segundo lugar, porque las diferencias en EUA fueron mayores dentro de cada régimen hídrico que entre regímenes hídricos (i.e., los efectos directos de la disponibilidad hídrica no afectaron fuertemente a la EUA). Estos resultados, junto con la evidencia previa mencionada, respaldan la necesidad de aplicar estudios de discriminación isotópica (relación entre los isótopos ^{12}C y ^{13}C presentes en la biomasa de cultivos conducidos en regímenes hídricos contrastantes) para una mejor interpretación de las diferencias genóticas (Wright et al. 1988).

CAPITULO 5

RÉGIMEN HÍDRICO Y DETERMINACIÓN DE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO

5.1. Introducción.

El rendimiento en grano (RG) de un cultivo es función de dos componentes: (i) el número de granos (NG) por unidad de superficie (NG m^{-2}) y (ii) el peso individual del grano (PG). Como en la mayoría de los cultivos, el rendimiento de maní responde más a las variaciones del primer componente (Bagnall y King, 1991) que a las del segundo (Hang et al. 1984). En estudios conducidos en condiciones de campo, en los cuales se modificó la disponibilidad de radiación y/o el contenido hídrico del suelo durante el período en que se define el NG, se observó que una reducción en la disponibilidad de recursos provocaba caídas en el NG por disminución en el crecimiento del cultivo (Hang et al., 1984; Haro et al., 2007 y 2008). En condición de sequía, Haro et al. (2008) reportaron disminuciones de un 73% en el rendimiento en grano en comparación con un control sin restricciones hídricas. Esta disminución fue explicada principalmente por la merma de similar magnitud registrada en el NG (-66%). En ese mismo trabajo se determinó que la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) durante el período crítico (TCC R3-R6.5) explicaba las variaciones observadas en el NG, y que a su vez estas últimas explicaban la correspondientes a la tasa de crecimiento de vainas (TCV) durante la misma etapa (Haro et al., 2008).

Si bien el NG es el principal componente que determina las mayores variaciones en el rendimiento, existen evidencias de su gran sensibilidad a la disminución de la temperatura (Bell et al. 1992a,b) y de la radiación solar (Haro et al. 2007) durante el período de llenado del grano (R6.5–CF), como consecuencia de la caída de la TCC. Estudios más recientes (Haro et al., 2008) conducidos en la misma región que los de esta tesis, demostraron que el estrés hídrico provoca un efecto adicional sobre este cultivo, aumentando la resistencia del suelo a la penetración del clavo, como consecuencia de un suelo seco, reduciendo el NG. Esta reducción provoca una caída en la actividad de la fuente de asimilados durante el período de llenado de los granos. Estas reducciones, sería responsable de las disminuciones observadas en EUR (Capítulo 4) y también en el PG. Estos mismos estudios sugieren la existencia de fuertes diferencias genotípicas, los cual determinaron una mayor reducción en la capacidad fotosintética para el genotipo más antiguo entre los dos estudiados. Tal reducción fue atribuida a un retrocontrol negativo sobre la actividad de la fuente durante el período de llenado de grano, provocado por el menor número de destinos reproductivos en crecimiento causado por diferentes combinaciones de tratamientos (Haro et al., 2007 y 2008).

En este capítulo se evaluará la respuesta de los componentes numéricos del rendimiento a las diferentes combinaciones de régimen hídrico, fechas de siembra y genotipos. Además serán incluidas comparaciones con resultados previos obtenidos para el mismo ambiente y genotipos (Haro et al., op. cit.). Se buscará interpretar tal respuesta a través de las modificaciones provocadas por los tratamientos en las relaciones entre la fuente de asimilados y los destinos en crecimiento.

5.2. Metodología

5.2.1. Número de granos y peso del grano

Se contó manualmente el número final de granos en las muestras provenientes de cada parcela correspondientes a la cosecha final del cultivo, para estimar el NG m^{-2} . Los granos fueron pesados para la determinación del rendimiento en grano (RG; Capítulo 4) y el PG obtenido como el cociente entre el RG y el NG de cada muestra.

5.2.2. Relación fuente-destino durante el crecimiento del grano

La relación fuente-destino durante la fase de llenado efectivo de los granos (F/D, en g grano^{-1}) fue estimada como el cociente entre la biomasa del cultivo al inicio del llenado activo del grano (BT_c R6.5, en g m^{-2}) y el NG m^{-2} . Esta aproximación se utilizó pues no se contó con un dato de BT_c a madurez para computar el crecimiento del cultivo post R6.5, a fin de estimar el crecimiento por grano durante el período de llenado (Borrás et al., 2004). Pese a esta restricción, que omite el aporte al llenado de los granos de la fotosíntesis post R6.5, se considera que la aproximación utilizada es de valor para caracterizar la F/D, pues el consumo de agua post R6.5 fue siempre tan bajo (menor a 18 mm para ADC 70% y menor a 6 mm para ADC 30%) que no debió permitir aumentos considerables de biomasa en ninguna de las combinaciones de tratamientos evaluadas (Capítulo 4)

5.2.3. Análisis de datos

Se aplicó análisis de varianza (ANVA) para determinar la existencia de diferencias significativas entre tratamientos y su interacción. Se aplicó un test de t para establecer diferencias entre medias. Se utilizó análisis de regresión para estimar las relaciones entre el rendimiento y ambos componentes del mismo (NG y PG). Se estableció la relación entre (i) el rendimiento en grano y cada componente del rendimiento con el consumo de agua corregido por DPV (C_{DPV}), (ii) el NG m^{-2} y la TCC para el período crítico de R3-R6.5 y para dos subetapas dentro de este período, temprana (R3-R5) y tardía (R5-R6.5), y (iii) el PG y la F/D a R6.5. Para los análisis estadísticos se utilizó el software InfoStat (2009). Se realizó un análisis de frontera (French y Schultz, 1984; Grassini et al., 2009) para las relaciones entre cada componente del rendimiento y el C_{DPV} , que permitió determinar el aumento máximo de cada uno por mm de aumento en el agua consumida.

5.3. Resultados

5.3.1 Rendimiento en grano y sus componentes numéricos

El RG y sus componentes numéricos (NG y PG) presentaron diferencias significativas en respuesta a los tratamientos evaluados (Tabla 5.1). Todos los factores

principales y la mayoría de sus interacciones afectaron al RG y el NG, mientras que sólo el régimen hídrico y la interacción RH × FS provocaron modificaciones en el PG (Tabla 5.1). El RG y el NG siempre disminuyeron al reducir la oferta hídrica (54% el RG y 43% el NG), atrasar la fecha de siembra (28% el RG y 25% el NG) o utilizar el cultivar más antiguo (33% el RG y 30% el NG). La significancia de la interacción triple indicó que, si bien la reducción en el ADC provocó una disminución del RG y el NG en ambas fechas de siembra, el retraso de esta significó una reducción adicional en ambas variables para el cv. Florman para ambos niveles de disponibilidad hídrica. Esta reducción no se registró para el cv. ASEM en ADC 70%.

Tabla 5.1: Rendimiento en grano (RG), número de granos por m² (NG m⁻²) y peso del grano (PG) para diferentes períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.

Fecha de siembra	Régimen hídrico	Genotipo	RG (g m ⁻²)	NG m ⁻²	PG (g)
21-Oct	ADC 70	ASEM	216 a,b	442 a	0,49
		Florman	192 b	410 a,b	0,47
	ADC 30	ASEM	132 c	360 b,c	0,37
		Florman	102 c,d	290 c,d	0,36
02-Dic	ADC 70	ASEM	246 a	560 a	0,44
		Florman	101 c,d	248 d,e	0,41
	ADC 30	ASEM	67 d,e	185 e,f	0,36
		Florman	47 e	127 f	0,35
RH			0,0002	0,0017	0,0004
FS			0,0044	0,016	NS
G			0,0003	0,0001	NS
RH x FS			NS	NS	0,0344
RH x G			0,0101	0,0104	NS
FS x G			0,013	0,0036	NS
RH x FS x G			0,0327	0,0021	NS

RH régimen hídrico, FS: fecha de siembra, G: genotipo. NS; no significativo. Los números seguidos de letras diferentes dentro de la misma columna indican diferencias significativas según el nivel indicado para la interacción RH x FS x G.

Como consecuencia de la similitud de respuesta del RG y el NG a los tratamientos impuestos, las variaciones observadas en el RG fueron bien explicadas por las variaciones registradas en el NG (Figura 5.1A). Un modelo lineal simple permitió un buen ajuste de todo el conjunto de datos. Utilizando el promedio de las repeticiones para cada combinación de tratamientos, se pudo establecer que (i) la respuesta del NG m⁻² al RG ($y = -24,5 + 0,49 x$; $R^2 = 0,95$, $p < 0,0001$) coincidió totalmente con la obtenida a partir de

estudios previos de sequía en el mismo ambiente ($y = -22,7 + 0,48 x$; $R^2 = 0,99$, $p < 0,0001$) y (ii) el modelo ajustado al conjunto de datos de sequía proveniente de todos los estudios ($y = -23,3 + 0,49 x$; $R^2 = 0,97$, $p < 0,0001$) no difirió del correspondiente a condiciones de riego para el mismo sitio ($y = 51 + 0,43 x$; $R^2 = 0,65$, $p < 0,01$). Por lo expuesto, se ajustó un modelo único ($R^2 = 0,977$, $p < 0,0001$) al conjunto de datos evaluados (Figura 5.1C).

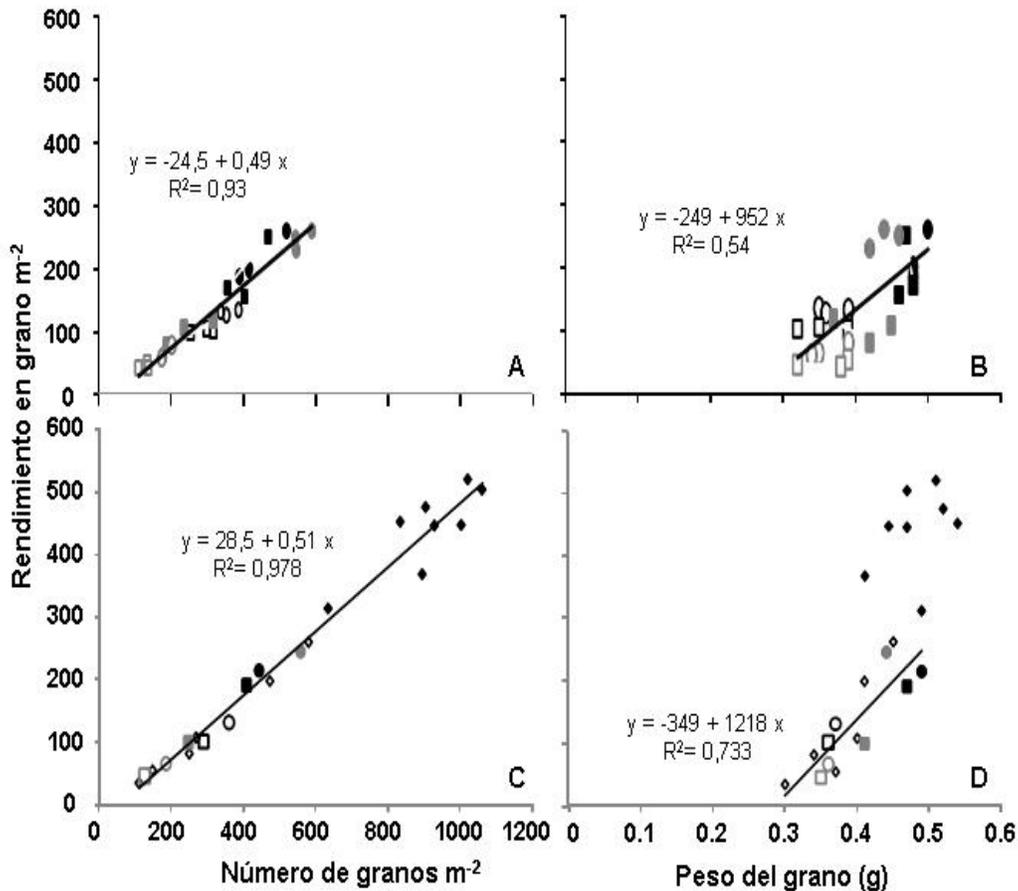


Figura 5.1. Respuesta del rendimiento en grano al número de granos por m⁻² (A y C) y al peso del grano (B y D). Se incluye el conjunto de datos de esta tesis (A y B, n= 24) o el promedio de datos para cada combinación de tratamientos de esta tesis (n = 8) y de Haro et al. (2007 y 2008, n= 16). Los diamantes identifican a Haro et al. (op. cit), llenos para riego y vacíos para sequía. El resto identifica a esta tesis, correspondiendo (i) los círculos al genotipo ASEM y los cuadrados al Florman, (ii) los símbolos llenos a los tratamientos con ADC 70% y los vacíos a los de ADC 30%, y (iii) en negro para la fecha de siembra temprana y en gris para la tardía. Se incluyen los ajustes lineales para todo el conjunto de datos (A, B y C) o sólo para los tratamientos no regados (D).

El régimen hídrico incidió sobre el PG, pero la disminución en este componente provocada por la reducción del ADC fue de menor magnitud (20%) que la observada para el NG m⁻², aún cuando la condición hídrica (IDH, Capítulo 4) durante el período de llenado activo del grano (post R6.5) empeoró respecto al período de fijación de granos (R3 a R6.5).

Para la condición de ADC 70%, los tratamientos de la fecha de siembra temprana presentaron un mayor PG que los de la tardía (Tabla 5.1, pág. 69), mientras no existió diferencia entre fechas de siembra para la condición ADC 30%.

Las variaciones registradas en el PG explicaron un 54% de las variaciones observadas en el RG (Figura 5.1 B). Cuando el resultado de esta relación se calculó en base a los promedios de cada combinación de tratamientos y comparó con el proveniente de otros experimentos con regímenes hídricos contrastantes obtenidos en el mismo ambiente (Haro et al., op cit), se comprobó que (i) el modelo ajustado para los datos de esta tesis ($y = -322 + 1132 x$; $R^2 = 0,69$, $p < 0,0066$) no difirió del obtenido anteriormente para condiciones de sequía ($y = -435 + 1475 x$; $R^2 = 0,74$, $p < 0,018$), y (ii) los datos de PG obtenidos bajo riego (Haro et al., 2007) presentaban poca variación y no explicaban satisfactoriamente las variaciones del rendimiento. Consecuentemente, se ajustó un modelo único para todo el conjunto de datos bajo sequía evaluados (Figura 5.1.D). El mismo dio una explicación altamente satisfactoria de las variaciones observadas en el RG ($R^2 = 0,71$; $p < 0,0001$), aunque menor a la obtenida con el NG m^{-2} .

El NG, por otra parte, no respondió de manera clara a las variaciones observadas en el C_{DPV} durante la etapa de fijación de vainas (R3-R6.5) ni las subetapas que la componen (R3-R5 y R5-R6.5). No existió un modelo único que permitiera un buen ajuste de todo el conjunto de datos (Figura 5.2), comenzando por (i) una discriminación significativa ($p = 0.008$) entre fechas de siembra y (ii) una gran dispersión de los datos para ADC 70% en la siembra tardía provocada por el comportamiento diferencial de los cultivares, que también se pudo distinguir en forma significativa ($p = 0.0013$) mediante un ajuste independiente para cada uno (Ver anexo). El ajuste de una línea de frontera a la relación entre el NG m^{-2} y el C_{DPV} en la etapa R3-R6.5 (Figura 5.2) permitió establecer (i) la máxima fijación de granos por mm de agua consumida ($5,01$ granos por mm kPa^{-1}), y (ii) un claro efecto negativo del atraso en la fecha de siembra, pues todos los puntos obtenidos en dicha condición se ubicaron por debajo de la línea de frontera (promedio de desvíos de $-55,7 \pm 94,5$ para siembra temprana y -163 ± 130 para siembra tardía), particularmente los correspondientes al genotipo Florman (promedio de desvíos de -54 ± 68 para ASEM y -165 ± 144 para Florman).

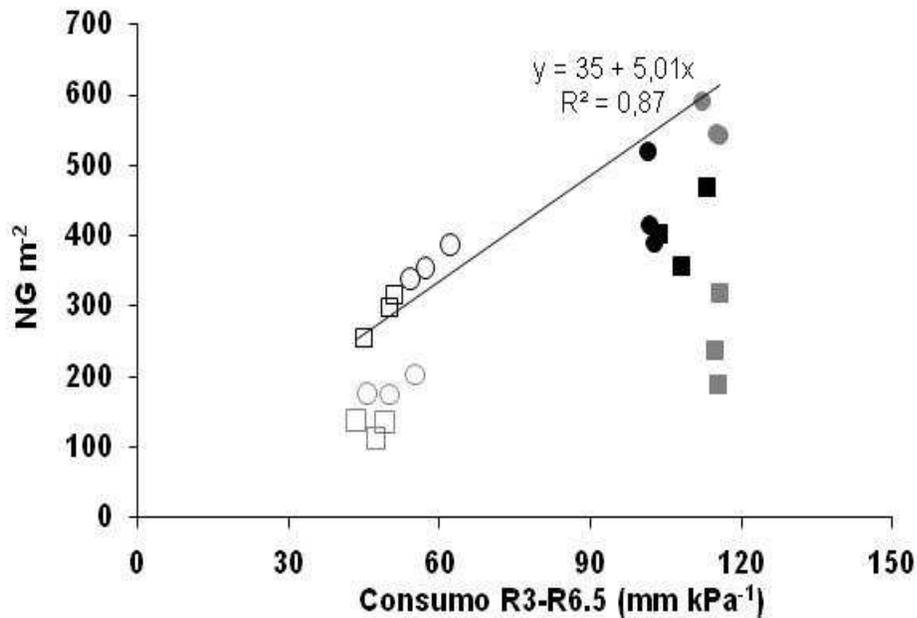


Figura 5.2. Respuesta del número de granos por m² (NG m⁻²) al consumo de agua corregido por DPV durante el período R3-R6.5. Los símbolos son iguales a los descritos en la Figura 5.1. La línea representa el ajuste obtenido mediante análisis de frontera.

El PG respondió a las variaciones registradas en el C_{DPV} durante la etapa de llenado de los granos (R6.5-CF; Figura 5.3), aunque también para este componente existió una diferencia significativa ($p = 0,0094$) en los ajustes entre fechas de siembra (Siembra temprana: $PG = 0,353 + 0,0104 C_{DPV}$, $R^2 = 0,59$, $p = 0,004$; Siembra tardía: $PG = 0,329 + 0,0207 C_{DPV}$, $R^2 = 0,68$, $p = 0,001$). A diferencia de lo observado para el NG, el ajuste de una línea de frontera no distinguió un comportamiento claramente diferencial entre tratamientos. Dicha línea indicó un aumento máximo del PG a razón de $0,031\text{g}$ por mm kPa^{-1} de aumento del C_{DPV} hasta $5,6\text{ mm kPa}^{-1}$ entre R6.5 y cosecha final. Consumos por encima de los $5,6\text{ mm kPa}^{-1}$ no se tradujeron en mejoras del PG para ninguno de los cultivos (i.e., el plateau representaría el logro de un PG máximo de ca. $0,51\text{ g grano}^{-1}$). Sólo hubo un dato correspondiente a ADC 30% por encima de los $5,6\text{ mm kPa}^{-1}$ de C_{DPV} en la etapa de llenado del grano (una repetición de ASEM en siembra temprana), y sólo un dato correspondió a la siembra tardía en dicha situación (una repetición de ASEM en ADC 70%).

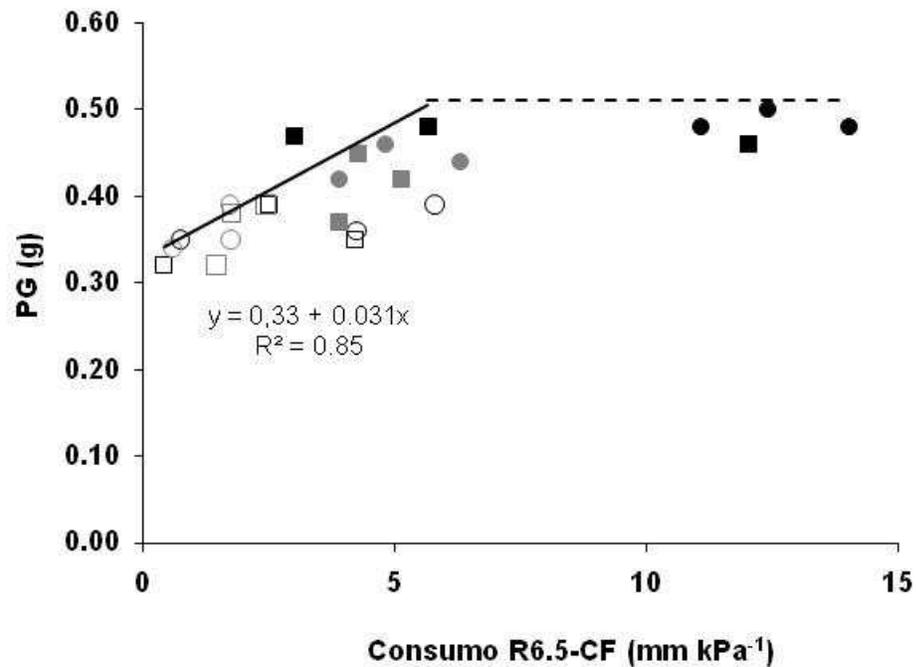


Figura 5.3. Respuesta del peso del grano (PG) al consumo de agua corregido por DVP durante el período entre R6.5 y cosecha final (CF). Los símbolos son iguales a los descritos en la Figura 5.1. La línea sólida representa el ajuste obtenido mediante análisis de frontera, en punteado la prolongación correspondiente al PG máximo.

Dada la estrecha relación entre el RG y el NG, el primero respondió a las variaciones en el C_{DPV} de manera similar a la descrita para el NG (Figura 5.4.). Entre las particularidades se puede destacar que (i) se repitió el mejor desempeño por unidad de C_{DPV} en la siembra temprana respecto a la tardía, y (ii) los cultivares tuvieron una respuesta similar en la siembra temprana pero muy contrastante en la tardía, en que se destacó la escasa capacidad de Florman para transformar el agua consumida en rendimiento en grano. La línea de frontera permitió estimar una productividad máxima de $2,26 \text{ g m}^{-2}$ de grano por cada mm kPa^{-1} de consumo hídrico.

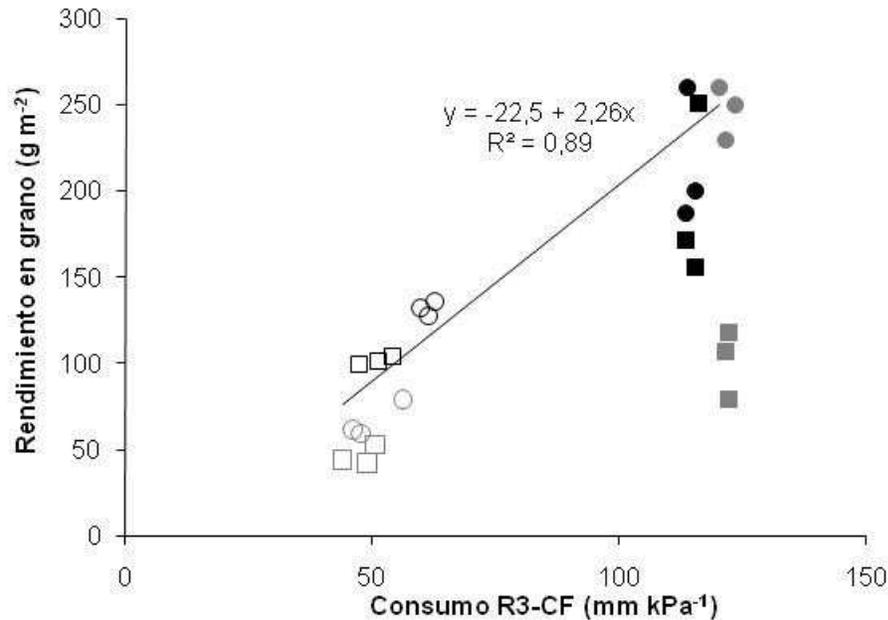


Figura 5.4. Respuesta del rendimiento en grano al consumo de agua corregido por DPV durante el período entre R3 y cosecha final (CF). Los símbolos son iguales a los descritos en la Figura 5.1. La línea representa el ajuste obtenido mediante análisis de frontera.

5.3.2. Tasa de crecimiento del cultivo y número de granos.

La TCC durante el período crítico (R3-R6.5) respondió a los tratamientos impuestos de la misma manera que se describiera para el RG y el NG; i.e., se detectó una interacción triple significativa para esta variable ($p < 0.0042$; Tabla 5.2). Es importante destacar que esta interacción entre todos los factores también fue significativa en la subetapa R3-R5 ($p < 0.0269$) pero no en la subetapa R5-R6.5 (Tabla 5.2. Pág.77). Además, la TCC disminuyó a medida que avanzó el ciclo del cultivo ($TCC\ R3-R5 > TCC\ R5-R6,5$; Tabla 5.2.) y se intensificó la sequía (IDH; Capítulo 4). Considerando la totalidad del período crítico, la TCC no presentó diferencias entre genotipos para cada nivel de ADC en la fecha de siembra temprana. Este comportamiento fue diferente para la fecha de siembra tardía, en que el genotipo ASEM tuvo mayores TCCs que Florman. Más aún, la TCC de ASEM con ADC 70% en la fecha tardía no difirió de la hallada para igual régimen hídrico en la siembra temprana. Para la segunda etapa del período crítico (R5-R6.5), en cambio, la interacción RH x FS ($p < 0.01$, Tabla 5.2.) indicó que no existió diferencia en TCC entre regímenes hídricos en la siembra temprana (ADC 70% = ADC 30%) pero sí en la tardía (ADC 70% > ADC 30%). Al igual que en la etapa anterior, siempre el genotipo ASEM presentó mayores valores de TCC que el Florman.

El NG respondió a las variaciones detectadas en la TCC (Figura 5.5), tanto al considerar la totalidad del período crítico para fijación de vainas (R3-R6.5) como cada una de sus subetapas (R3-R5 y R5-R6.5). En todos los casos, el ajuste lineal obtenido para el genotipo ASEM se ubicó por encima del correspondiente al genotipo Florman, motivo por

el cual los residuos respecto al modelo único siempre fueron positivos para el primero (promedios de 19,6 para R3-R5, 24,2 para R5-R6,5, y 17.80 para R3-R6,5) y negativos para el segundo (promedios de -19,6 para R3-R5, -24,2 para R5-R6,5, y -17.80 para R3-R6,5). Sin embargo, no se detectó una diferencia estadísticamente significativa entre los modelos ajustados a cada genotipo.

Tabla 5.2: Tasa de crecimiento del cultivo para diferentes períodos del ciclo y niveles de probabilidad del ANVA.

Fecha de siembra	Régimen hídrico	Genotipo	Tasa de crecimiento del cultivo ($\text{g m}^{-2}\text{día}^{-1}$)		
			R3-R5	R5-R6.5	R3-R6.5
21-Oct	ADC 70	ASEM	16,54 a	6,62	11,6 a
		Florman	15,92 a	6,26	10,83 a
	ADC 30	ASEM	11,35 b	5,25	7,51 b
		Florman	10,60 b	4,69	6,65 b
02-Dic	ADC 70	ASEM	15,92 a	9,11	11,43 a
		Florman	5,1 c	4,72	4,94 c
	ADC 30	ASEM	5,1 c	2,01	2,94 d
		Florman	2,23 c	1,07	1,49 e
RH			0,0001	0,0014	<0,0001
FS			0,0279	NS	0,01
G			0,0012	0,02	0,0004
RH x FS			NS	0,01	0,03
RH x G			0,0324	NS	0,0076
FS x G			0,0041	0,0375	0,012
RH x FS x G			0,0269	NS	0,0042

RH régimen hídrico, FS: fecha de siembra, G: genotipo. NS; no significativo. Los números seguidos de letras diferentes dentro de la misma columna indican diferencias significativas según la interacción RH x FS x G.

Los resultados del presente trabajo se compararon con la información previa disponible para los mismos cultivares creciendo en el mismo ambiente en condiciones de riego (Haro et al., 2007) y sequía (Haro et al., 2008 y 2010). Se pudo observar (Figura 5.6) que el conjunto de datos provenientes de esta tesis presentaba valores menores o iguales (sólo un dato) a los predichos por el modelo ajustado a condiciones de riego por Haro et al. (2007), dando como resultado un promedio para los residuos de -110 ± 81 . Consecuentemente, los modelos ajustados a cada condición hídrica difirieron significativamente ($p < 0.003$), aunque esta comparación debe tomarse con cautela porque cada conjunto de datos, exploró un rango contrastante de régimen hídrico y oferta fototermal sobre la variable independiente (promedio TCC R3-R6.5 de $14,55 \pm 2,73$ para riego y $6,8 \pm 3,03$ para sequía). Por otra parte, en ambos casos la ordenada al origen no difirió significativamente de cero.

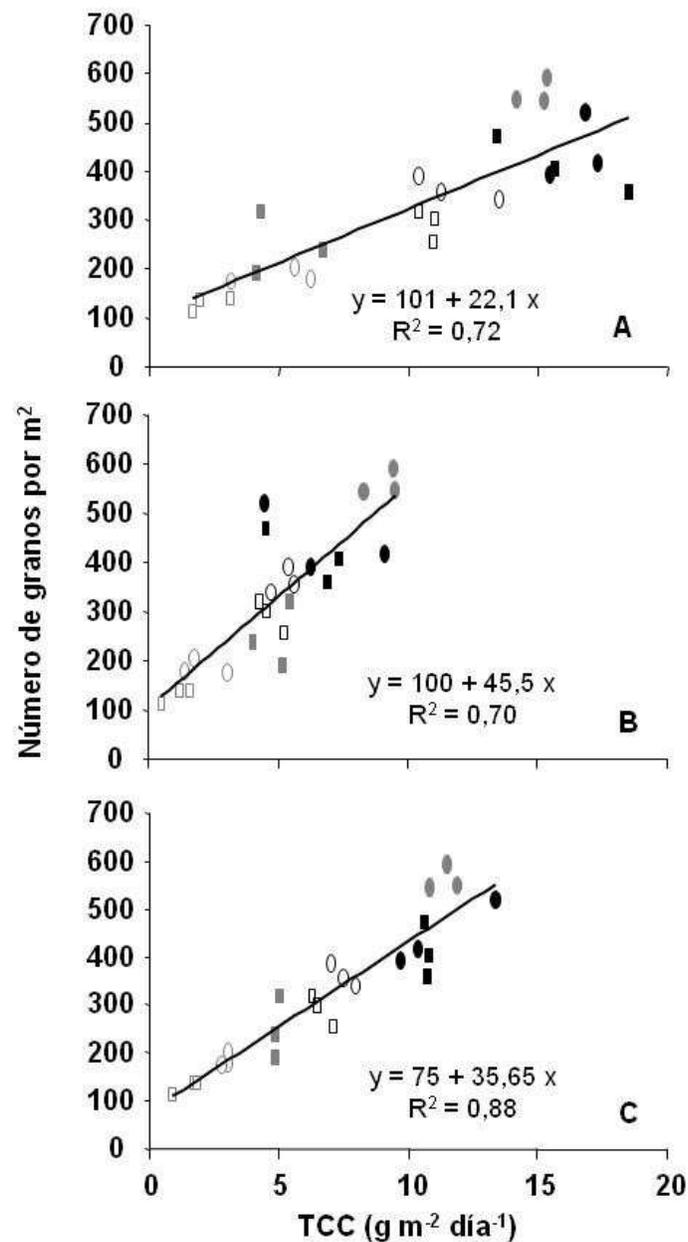


Figura 5.5. Relación entre el número de granos por m² y la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) durante (A) R3-R5, (B) R5-R6.5 y (C) R3-R6.5. Los datos corresponden a (i) dos disponibilidades de agua en el subsuelo (ADC 70% en símbolos llenos y ADC 30% en símbolos vacíos), (ii) dos fechas de siembra (temprana en símbolos negros y tardía en símbolos grises), y (iii) dos genotipos (ASEM en círculos y Florman en cuadrados). Las líneas representan los ajustes de los modelos lineales indicados.

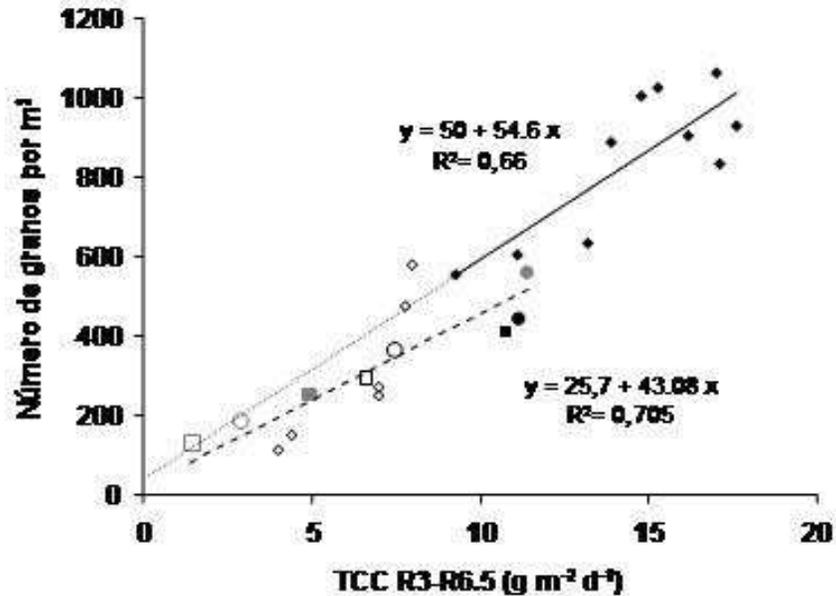


Figura 5.6. Respuesta del número de granos por m^2 a la tasa de crecimiento del cultivo durante el período R3 a R6.5 (TCC R3-R6.5) en base a datos promedio de (i) Haro et al. (2007) bajo riego (diamantes negros), (ii) Haro et al. (2008 y 2010) bajo sequía (diamantes blancos), y (iii) esta tesis bajo sequía (símbolos como en la Figura 5.1). Las líneas representan los modelos ajustados a los datos de riego (llena) y sequía (cortada). Con línea punteada se muestra la prolongación al origen del modelo ajustado para riego.

5.3.3. Peso del grano y relación fuente/destino.

La relación F/D en R6.5 registró una amplia variación (Figura 5.7). Así, se verificó un aumento en el valor de esta variable al (i) atrasar la fecha de siembra (promedio de $6,07 \text{ g grano}^{-1}$ en siembra tardía respecto a $2,68 \text{ g grano}^{-1}$ en siembra temprana; $p < 0.01$), (ii) disminuir el contenido hídrico del suelo (promedio de $5,30 \text{ g grano}^{-1}$ para ADC 30% y de $3,46 \text{ g grano}^{-1}$ para ADC 70%; $p < 0.0002$), y (iii) utilizar el cv antiguo (promedio de $5,20 \text{ g grano}^{-1}$ para Florman y $3,46 \text{ g grano}^{-1}$ para ASEM; $p < 0.0003$). Estas tendencias no se reflejaron en un mayor PG (Figura 5.7).

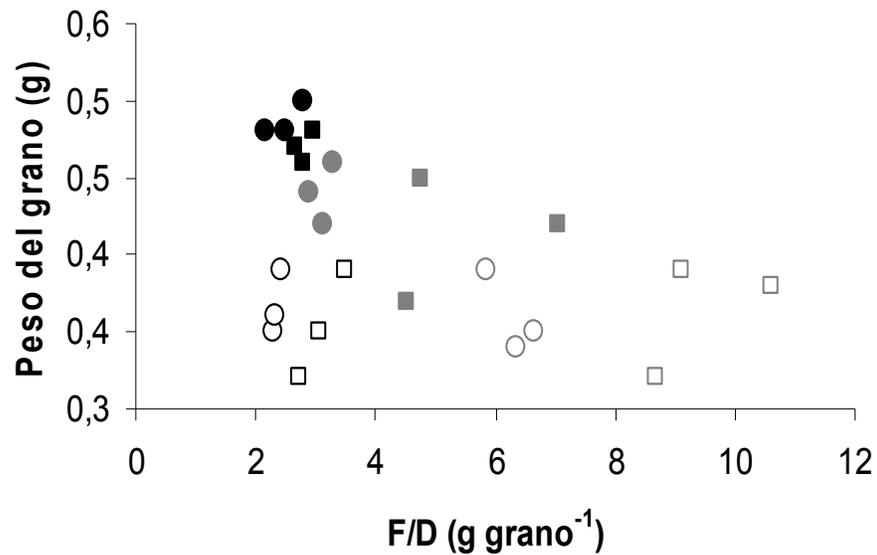


Figura 5.7. Respuesta del peso del grano (g) a la relación fuente/destino (F/D) representada por el cociente de la producción de biomasa total a R6.5 y el NG m⁻². Los datos corresponden a (i) dos disponibilidades de agua en el subsuelo (ADC 70% en símbolos llenos y ADC 30% en símbolos vacíos), (ii) dos fechas de siembra (temprana en símbolos negros y tardía en símbolos grises), y (iii) dos genotipos (ASEM en círculos y Florman en cuadrados).

5.4. *Discusión.*

Las condiciones de crecimiento exploradas por el cultivo, generadas a través de distintas fechas de siembras y regímenes hídricos, afectaron al rendimiento y sus componentes en los genotipos analizados. La deficiencia hídrica a partir de R3, provocada mediante niveles variables de ADC en el subsuelo, causó reducciones de mayor magnitud en el NG que en el PG. Las reducciones en el NG superaron ampliamente los valores citados para estreses hídricos aplicados en etapas más tempranas del ciclo del cultivo (pre R4, Chapman et al., 1993b), pero fueron similares a los reportados para períodos más largos de sequía (desde R1 a madurez) en el mismo ambiente (Haro et al., 2008 y 2010). La respuesta general del RG y el NG al aumento del déficit hídrico (IDH ADC 30% > IDH ADC 70%; Capítulo 4), que respalda resultados obtenidos en los primeros estudios ecofisiológicos conducidos con maní en condiciones hídricas contrastantes (Stansell et al., 1976; Pallas et al., 1979; Nageswara Rao et al., 1985), se intensificó al retrasar la fecha de siembra (i.e., RG y NG bajo ADC 30% disminuyó en la fecha tardía respecto a la temprana). Este resultado, en cambio, contrasta con la información producida por los trabajos recientes antes mencionados conducidos en la misma región y con los mismos cultivares (Haro et al., 2008 y 2010), pero en los que se partió de altos contenidos hídricos en el subsuelo y se dejó intensificar paulatinamente la sequía desde etapas más tempranas del ciclo (R1). En dicha condición, la sequía tuvo efectos más negativos sobre el RG y el

NG en la siembra más temprana (17-Oct) respecto a la más tardía (29-Nov), y en ambas un comportamiento peor que el registrado bajo sequía en el segundo año experimental (14-Nov). Esta aparente inconsistencia entre experimentos en la tendencia referida a la fecha de siembra puede tener origen en distintas causas. En primer lugar, asociarse a una diferente IDH entre experimentos, probablemente provocada por una combinación de mayor período de estrés y condiciones diferentes de demanda en los correspondientes a Haro et al. (2008) que en los de esta tesis, y en ambos casos superior a los de Chapman et al. (1993a y 1993b). En segundo lugar, ser atribuible al efecto negativo adicional sobre el NG provocado por la impedancia al enclavado asociada al desecamiento del horizonte superficial, que se manifestó durante el primer experimento de Haro et al. (2008) y se maximizó en los tratamientos bajo sequía de su siembra más temprana. Tal restricción no tuvo lugar en la presente tesis. Independientemente de estas consideraciones, y pese a las diferencias en el contenido de agua subsuperficial entre los estudios mencionados de Haro et al. (2010) y este trabajo (Capítulo 3), existió una fuerte coincidencia en el rango de valores observados de RG y sus componentes para las condiciones de sequía. Consecuentemente, los modelos explicativos de las relaciones entre el RG y dichos componentes (RG vs NG y RG vs PG) no difirieron entre los experimentos conducidos en la misma zona y con los mismos cultivares.

Las variaciones observadas en el RG y sus componentes no pudieron ser claramente explicadas por las diferencias en el consumo de agua corregido por DPV, pues el atraso en la fecha de siembra provocó efectos negativos adicionales, a los cuales además los cultivares respondieron de manera diferente. Por un lado, la siembra tardía causó una disminución del RG y sus componentes en el cultivar Florman casi independiente de la disponibilidad hídrica, lo cual confirma resultados previos con este cultivar en trabajos que incluían condiciones de sequía y riego (Haro et al., 2007 y 2010). Por otro lado, el cv. ASEM no se vio afectado por el atraso de la fecha de siembra para ADC 70% pero sí para ADC 30%, aunque siempre mostró más productividad (TCC, NG y RG) que Florman. Estos resultados abren interrogantes adicionales que no pueden ser respondidos claramente con los datos recopilados en esta tesis. Por un lado, los referidos al mal comportamiento de Florman en siembras tardías, que como se mencionara ya fue documentado y es independiente de la disponibilidad hídrica. Por otro lado, la reducción más que proporcional en esta época de siembra de la TCC y el NG m^{-2} del cultivar ASEM en respuesta al aumento de la restricción hídrica. Si bien es clara la disminución de la irradiancia para la segunda siembra, y conocidos sus aspectos negativos sobre la productividad y determinación del rendimiento en maní (Hang et al., 1984), no es la causa exclusiva que permite explicar las respuestas descritas.

A diferencia de lo observado para las relaciones con el consumo de agua, las variaciones en el NG m^{-2} fueron muy bien explicadas por las variaciones de la TCC durante el período de fijación de vainas (R3-R6.5) y sus correspondientes subetapas, como ya fuera documentado para maní (Haro et al., 2007 y 2008). Esta variable sí sintetizó el efecto combinado de todos los tratamientos, y el análisis a través de toda la información disponible indicó que el umbral de TCC para que exista fijación de granos no difirió nunca de cero, como es esperable para una especie leguminosa (Vega et al., 2001a). Sin embargo, un modelo único no explicó satisfactoriamente los resultados provenientes de riego y sequía obtenidos por el presente estudio y otros previos. La condición de sequía no sólo provocó

los esperados menores valores de TCC (Sinclair et al., 1987; Chapman et al., 1993b), sino también menor fijación de granos a un mismo nivel de TCC. Este último aspecto sugiere efectos del déficit hídrico no mediados por la fijación de carbono sino por su distribución en la planta, como fuera reportado para maní por Chapman et al. (1993b). Para el período considerado, el desacople en la distribución de asimilados entre destinos vegetativos y reproductivos en condición de sequía representa una menor eficiencia reproductiva, reconocida para especies como el maíz o el girasol pero no para leguminosas (Vega et al. 2001b). Los hallazgos de esta tesis, por otro lado, no respaldan la hipótesis de la impedancia al enclavado como responsable de una menor fijación de granos por unidad de TCC (Haro et al., 2008). En primer lugar, porque la sequía se estableció con posterioridad a este proceso en el presente trabajo. En segundo lugar, porque no existió un sesgo respecto al modelo ajustado para sequía entre datos provenientes de situaciones con nivel contrastante de impedancia al enclavado (esta tesis y Haro et al., 2008). Aspectos como la dinámica de floración (Haro et al., 2008; Chapman et al., 1993c) y el crecimiento inicial de vainas (Chapman et al., 1993b) podrían ser rasgos con suficiente variabilidad genotípica como para generar diferencias entre cultivares en respuesta a condiciones de crecimiento contrastante (e.g., régimen hídrico o radiativo).

Finalmente, el PG también se vio afectado por los tratamientos evaluados. Las modificaciones sufridas por este componente no estuvieron relacionadas con la condición de crecimiento de la planta (fuente) al inicio del llenado activo de vainas (R6.5). Al contrario, sin considerar los tratamientos con ADC 30% en siembra temprana, el PG tendió a disminuir a mayor biomasa producida a R6.5 por cada grano fijado (relación F/D). Si bien esta relación no es estrictamente representativa del crecimiento post-floración por grano (Borrás et al., 2004), podía considerarse apropiada en el contexto de los experimentos de esta tesis debido al bajo crecimiento post R6.5 provocado por la severa deficiencia hídrica en todas las condiciones evaluadas (IDH, Capítulo 4). Sin embargo, y pese a esta situación, el PG respondió al consumo de agua durante la etapa mencionada de manera similar a la descrita para la relación F/D considerando toda la etapa de llenado activo de diversas especies (i.e., crecimiento postfloración por grano fijado; Borrás et al., 2004). Este hecho promueve algunas reflexiones, base de futuras investigaciones. En primer lugar, los cultivos creciendo en siembra temprana a partir de ADC 70% en R3 fueron capaces de alcanzar un PG similar al de cultivos regados de los mismos genotipos (Haro et al., 2007), aún cuando el ADC y el consumo hídrico (Capítulo 4) post R6.5 se vieran altamente disminuidos. Aparentemente, esto indica que el llenado del grano en maní puede proceder hasta valores altos de PG aún con condiciones hídricas altamente desventajosas (e.g. casi nulo consumo de agua), en tanto exista una provisión mínima de agua y buenas condiciones de irradiancia. Por otra parte, cuando la condición hídrica empeora (ADC 30% al inicio del tratamiento), el PG se verá afectado casi independientemente del consumo hídrico en post-floración (Figura 5.3) y la relación F/D durante esta etapa (Figura 5.6). En este último escenario, la sequía estaría afectando la asignación de asimilados a los granos por una vía no relacionada exclusivamente con el consumo de agua en la etapa correspondiente.

CAPITULO 6

DISCUSIÓN GENERAL

6.1. Introducción.

En el presente trabajo se estudiaron los efectos de disponibilidades de agua contrastantes en el subsuelo (ADC 70% vs ADC 30%) y distintas condiciones de oferta fototermal y demanda atmosférica generadas por épocas de siembra (21-Oct y 2-Dic) sobre la capacidad de absorción de agua del sistema radical y su eficiencia para la producción de biomasa y granos en un cultivar antiguo (Florman) y otro moderno (ASEM) de maní. Mas específicamente, los trabajos realizados estuvieron orientados al análisis de (i) la funcionalidad de los sistemas radicales (Capítulo 3), (ii) el consumo de agua, la captura de luz, la producción de biomasa y su eficiencia en el uso de los recursos agua y radiación (Capítulo 4), y (iii) la determinación de los componentes numéricos del rendimiento, caracterizando las relaciones funcionales entre ellos, el consumo de agua y el crecimiento del cultivo (Capítulo 5). Los hallazgos más importantes de esta tesis se sintetizan en la Figura. 6.1.

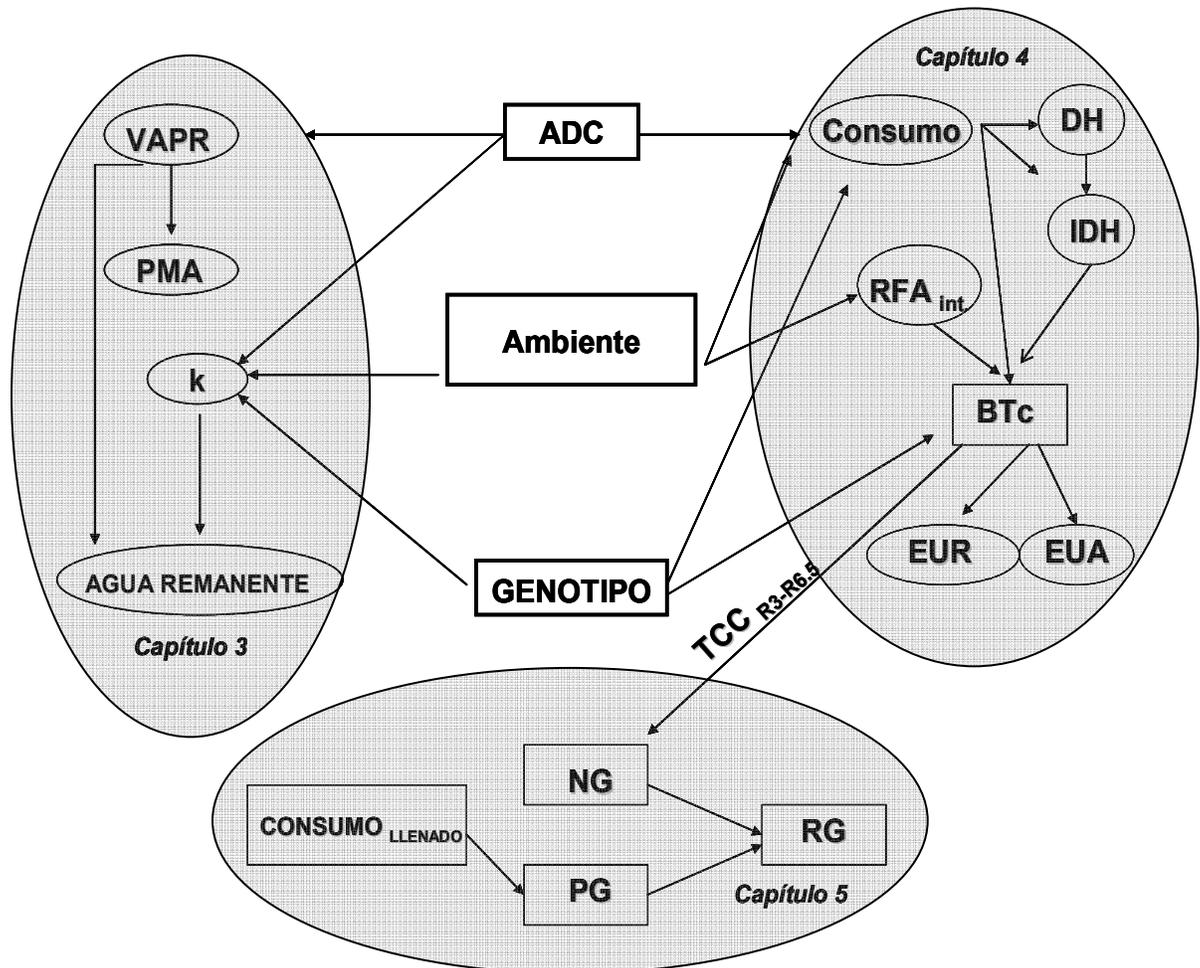


Figura 6.1: Principales hallazgos obtenidos en este trabajo y procesos afectados por la acción combinada de diferentes niveles de agua disponible para el cultivo (ADC), ambientes explorados en dos genotipos de maní.

A continuación se enuncian y discuten los principales hallazgos que contribuyeron a la aceptación o rechazo de las hipótesis planteadas en el capítulo 1, incluyendo el análisis de algunos interrogantes derivados del presente estudio, y finalmente se sugieren nuevas líneas de investigación para futuros trabajos.

6.2. Capacidad de uso del agua del subsuelo: Funcionalidad de las raíces.

La disminución del ADC de 70% a 30%, provocó una reducción en la VAPR, que se vio reflejada en un retraso en el avance del frente de absorción de agua (Figura 3.4, Cap. 3). Tal respuesta sería atribuible a un aumento en la resistencia mecánica del suelo al disminuir su contenido hídrico (Tylor y Ratliff 1969), como fuera documentado por Gil (1994) para el mismo suelo de este estudio. Consecuentemente, el cultivo alcanzó una menor profundidad máxima de absorción (PMA) en condición de subsuelo más seco (Figura 3.2, Cap. 3).

Los valores obtenidos de VAPR para los tratamientos con ADC 70% no difirieron entre fechas de siembra y son coincidentes con reportes locales para el mismo tipo de suelo (Dardanelli et al. 1997; Colino et al. 2000, Dardanelli et al. 2004), y con los obtenidos para un cultivar Florunner en distintos ambientes de crecimiento (Boote et al. 1882b; Ketring y Reid, 1993). Todos estos estudios implicaron condiciones sin restricciones hídricas severas durante el período de profundización del sistema radical.

La disminución del ADC en el subsuelo fue acompañada de una disminución en la K de los cultivos (Figura 3.2, Cap.3), con consecuencias negativas para el aprovechamiento del recurso almacenado durante el período de sequía impuesta.

La presente tesis es el primer trabajo en documentar la variación en el valor de K a diferentes profundidades de suelo en maní para condiciones contrastantes de Oferta de Recurso x Demanda de Recurso (Figura 3.6, Cap. 3). Las diferencias en K serían principalmente atribuibles a (i) la mayor resistencia mecánica al disminuir el contenido hídrico del suelo, responsables de las diferencias de los valores de K entre ADC y (ii) a la producción de fotoasimilados y su distribución en la planta, modificando la relación de partición entre parte aérea y parte radical, como fue documentada recientemente para el cultivo de maní (Ratnakumar y Vadez, 2011). Esta última afirmación, explicarían las diferencias observadas para un mismo nivel de ADC (e.g., fecha de siembra para la condición ADC 70%, y FS x G para la condición ADC 30%; (Figura 3.6, Cap. 3).

En resumen, los hallazgos detallados ampliamente en el Capítulo 3 permitieron aceptar la hipótesis según la cual: ***Contenidos variables de agua disponible para el cultivo en el subsuelo (60-200cm) generados durante el período de profundización del sistema radical, provocan diferencias en los patrones de absorción de agua. Estas diferencias se expresan a través de variaciones en la velocidad aparente de profundización de raíces***

(VAPR), la profundidad máxima de absorción (PMA) y la tasa de absorción de agua (K). La magnitud de estas variaciones depende del genotipo utilizado.

Un aspecto relevante entre los resultados obtenidos fueron los contrastes encontrados en los consumos entre fechas de siembra para el nivel de ADC 70% y entre los dos genotipos para la condición de ADC 30% en la fecha temprana. Estos comportamientos pueden explicarse por un lado, a la condición ambiental de mayor radiación incidente (Figura 2.2 B, Cap. 2) explorada por el cultivo en la fecha de siembra tardía durante el período sin limitación hídrica (Emergencia a R3), que permitió a ambos genotipos interceptar una mayor cantidad de radiación que en la siembra temprana. Esto se tradujo en diferencias en igual sentido en cuanto a la de BTc al momento de iniciar el período de sequía (siembra tardía > siembra temprana, datos no mostrados). De no existir diferencias entre fechas de siembra en la partición Tallo/Raíz durante la etapa mencionada (Gregory y Reed 1982; Reddy *et al.* 2003), las diferencias en BTc observadas, debieron también implicar una mayor biomasa de raíces en la siembra tardía, y consecuentemente a una mayor capacidad para absorber agua durante el período de restricción hídrica (post R3). En cuanto a las condiciones de crecimiento durante el período de sequía, la demanda evaporativa disminuyó en la siembra tardía respecto a la siembra temprana, lo cual pudo haber permitido en ADC 70% períodos más prolongados de absorción de agua; i.e., menor regulación diurna de la transpiración por cierre estomático (Sadras *et al.*, 1993). Estas respuestas fueron reportadas para el cultivo de soja (Fletcher *et al.*, 2007) sometidos a diferentes intensidades de estrés hídrico, mostrando una relación directa entre la tasa de transpiración y la demanda atmosférica hasta valores de 2 KPa. Demandas por encima de estos valores, mostraron una caída en la tasa transpiratoria por un cierre estomático.

Los cultivares utilizados difirieron en el consumo hídrico acumulado durante el período de sequía al disminuir el ADC en la siembra temprana. En conjunto, estos aspectos explicarían las diferencias de consumo para las distintas combinaciones de RH x FS (Tabla 4.2, Cap. 4). Si bien existen evidencias previas de diferencias genotípicas en capacidad de absorción de agua en condiciones de déficit hídrico (Matthews *et al.*, 1988a; Chapman *et al.*, 1993a), las mismas fueron atribuidas a diferencias en el tipo botánico (Spanish vs Virginia) y no permitirían explicar las encontradas en la presente tesis (ambos genotipos pertenecen al tipo Virginia). Por otra parte, las diferencias en consumo observadas entre los cultivares utilizados en esta tesis reflejan la capacidad contrastante para absorber agua del perfil ya mencionada ($K_{ASEM} > K_{Florman}$ con ADC 30% en siembra temprana; Figura 3.6 Cap. 3), la cual en buena medida se definió con anterioridad a la imposición de la sequía (Figura 3.3, Cap. 3). Consecuentemente, otros aspectos genotípicos serían la causa de las diferencias mencionadas, como una diferente capacidad para el crecimiento radical en suelo seco o modificaciones en la producción de asimilados y su partición en tales condiciones (Ratnakumar y Vedez, 2011).

En resumen, los hallazgos detallados ampliamente en el Capítulo 3 permitieron aceptar parcialmente la hipótesis según la cual: ***Las condiciones ambientales que favorecen el crecimiento del cultivo durante el período en el cual se desarrolla el sistema radical (e.g., menor demanda evaporativa) mejoran la capacidad para absorber agua del subsuelo y permiten revertir parcialmente el efecto negativo de la resistencia del suelo seco sobre el crecimiento de la raíz.***

6.3. Disponibilidad hídrica y su relación con la productividad y la eficiencia del uso de los recursos.

La reducción de la reserva hídrica sub-superficial afectó la producción del cultivo, primero a través de la productividad primaria (BTc) y luego a través del crecimiento de las estructuras reproductivas (BR). Consecuentemente, la disminución del ADC causó grandes mermas en el rendimiento en grano, las cuales estuvieron principalmente asociadas a las reducciones causadas en el número de granos. En líneas generales, los resultados de los tratamientos de ADC impuestos en esta tesis (segunda mitad del ciclo el cultivo), no difieren de los obtenidos anteriormente para maní sometido a deficiencias hídricas, aún cuando se tratara de regímenes más breves en etapas tempranas (Chapman et al., 1993a y 1993b) o más prolongados desde R1 (Haro et al., 2008 y 2010). Hubo, sin embargo, algunas respuestas diferenciales que merecieron atención. Por un lado, las variaciones del rendimiento no difirieron en magnitud de las registradas en estudios previos en el mismo ambiente y con los mismos cultivares (Haro et al., 2008 y 2010), y se obtuvo un buen ajuste lineal para la respuesta del rendimiento en grano a cada uno de sus componentes (Figura 5.1., Cap. 5). Por otro lado, el efecto negativo de la mayor reducción en la oferta hídrica (ADC 30%) creció con el atraso en la fecha de siembra, en oposición a lo verificado por los estudios de Haro et al. (op. cit.), en los cuales la interacción RH x FS tuvo efectos más erráticos que en esta tesis. Esta aparente contradicción tendría explicación en factores adicionales al estrés hídrico per se, atribuibles al efecto indirecto del estrés hídrico sobre la impedancia mecánica al enclavado. Los mismos se registraron en los tratamientos bajo sequía de siembra temprana de Haro et al. (op. cit.), en los cuales la restricción se aplicó desde etapas tempranas (R1) e incluyó al período de enclavado (R2). Dichos efectos no tuvieron lugar en la presente tesis, en que la sequía se generó desde R3.

La mejor condición hídrica (ADC 70%) otorgó una ventaja para la absorción de agua del subsuelo durante el período de sequía que se reflejó en el consumo hídrico (Cap. 3), esto no siempre dio lugar a mayores tasas de crecimiento del cultivo durante el período crítico (TCC R3-R6.5) ni a mayor rendimiento en grano. Así, el cultivar Florman presentó una drástica caída en estas variables para la condición ADC 70% en siembra tardía que no se verificó para el cultivar ASEM (Tabla 4.4, Cap. 4), pese a registrar ambos un consumo de agua similar para dicha combinación (Tabla 4.2, Cap. 4). El comportamiento de Florman sí refleja los efectos generales del ambiente sobre el crecimiento del cultivo (e.g., efecto negativo del atraso en la fecha de siembra independientemente de la disponibilidad hídrica y la temperatura ambiente). Estos efectos se sintetizan en las reducciones siempre registradas en la TCC de este cultivar con el atraso en la fecha de siembra (esta tesis y Haro et al., 2007 y 2008), cuya consecuencia es la caída simultánea en la eficiencia en el uso de recursos (EUR y EUA). El comportamiento descrito tendría su origen en la fuerte respuesta del número de granos a la TCC R3-R6.5 (Figuras 5.5. y 5.6., Cap. 5). La caída de esta última en respuesta al atraso de la fecha de siembra dio lugar a las fuertes reducciones observadas en el número de granos, particularmente del cultivar Florman para ADC 70%. Esta respuesta tendría luego un efecto indirecto sobre el uso de recursos en etapas tardías del ciclo, por el retrocontrol negativo que el menor tamaño de destinos reproductivos ejercería sobre la actividad fotosintética, dando lugar a reducciones en la EUR (Haro et al., 2007 y 2008).

Finalmente, las grandes variaciones obtenidas en la EUA_B y EUA_V en este estudio demuestran los amplios cambios que las mismas pueden sufrir en respuesta al ambiente, aunque no siempre atribuibles a la disponibilidad hídrica. Así, las caídas registradas en estas variables con el atraso en la fecha de siembra (esta tesis y Haro et al., 2010) o el aumento de la impedancia al enclavado (Haro et al., 2008) demuestran la fuerte sensibilidad de la EUA a factores que modulan la producción de biomasa y la determinación del rendimiento en grano, independientemente de la oferta hídrica (French y Schultz, 1984; Grasini et al., 2009). Esto quedó claramente reflejado en las variaciones de la EUA_B y la EUA_V (Figura 4.3, Cap. 4), para las cuales se estimó un rango de valores similares a los reportados previamente en similares condiciones de crecimiento (Haro et al. 2010), Del mismo modo, las variaciones en EUA durante el período crítico (EUA R3-36.5) fueron bien explicadas por las variaciones registradas en la EUR, aunque el modelo de respuesta difirió con el régimen hídrico (Figura 4.4, Cap. 4).

En resumen, los hallazgos detallados ampliamente en los Capítulos 4 y 5 permitieron aceptar parcialmente la hipótesis según la cual: ***Las diferentes capacidades para absorber agua del subsuelo durante el período crítico en condiciones de sequía, generadas a partir de distintos contenidos de agua en el subsuelo y diferentes ambientes explorados por los cultivos, afectan la producción de biomasa (BTc) y el rendimiento en granos (RG). Menores absorciones de agua provocarán una reducción en estas variables por una reducción del número de granos (NG), la cual es causada por las caídas en la TCC durante el período crítico (R3-R6.5). Esta última es el resultado de los efectos del régimen hídrico sobre la EUR ,y la EUA, las cuales responderán al mismo de manera diferencial durante esta etapa.***

6.4. Aportes de la investigación y futuras implicancias.

A partir de los ensayos descritos y resultados obtenidos en el presente trabajo se ha logrado aumentar el conocimiento de aspectos críticos de la ecofisiología de maní que contribuirán a mejorar su manejo. Esto es particularmente importante para lo referido a la funcionalidad de las raíces y la economía del agua, pues se evaluó la respuesta de variables descriptoras de las mismas para diferentes cultivares cuando se desarrollan y crecen bajo disponibilidades de agua en el subsuelo y ambientes climáticos contrastantes. Estas diferencias en el régimen hídrico sub-superficial son muy frecuentes en la región manisera de la provincia de Córdoba, y tienen su origen en los diferentes manejos a los que es sometido el cultivo en los distintos sistemas de rotación. El más frecuente es atribuible al cultivo antecesor (e.g., maíz o soja), que a su madurez fisiológica deja en el suelo diferentes cantidades de agua para ser aprovechada por el siguiente en la rotación (e.g., maní). Esto se debe a la combinación particular del ciclo del cultivo antecesor (i.e., cuándo ocurre su madurez fisiológica) con las lluvias otoño-invernales. Estas últimas suelen presentar grandes variaciones en la región mencionada. El resultado de cada combinación particular de factores fácilmente predecibles (madurez fisiológica del antecesor) y poco predecibles (clima), da como resultado una amplia variación del almacenaje a la siembra del cultivo posterior, principalmente en lo referente al agua sub-superficial.

Los resultados obtenidos en esta tesis ponen de manifiesto que, aquellos cultivos que parten con baja disponibilidad de agua en el subsuelo (60-200 cm de profundidad), serán doblemente penalizados en su productividad asociada al uso del agua. Por un lado debido al efecto que causa la escasa cantidad de agua en el subsuelo sobre la velocidad aparente de profundización de los sistemas radicales y su proliferación. Por otro lado, debido a que tales sistemas radicales serán menos eficientes en la utilización del agua almacenada en el subsuelo; i.e., tendrán menos capacidad para hacer uso de las reservas hídricas en los períodos de sequía. Los efectos negativos de la física del suelo sobre la capacidad de absorber agua del mismo han sido documentados para la región Pampeana utilizando como planta modelo al maíz (Cárcova et al., 2000).

El contenido inicial del agua del subsuelo ayuda a la toma de decisión sobre la fecha de siembra. Debido a la doble penalización ya descrita que sufre el cultivo con subsuelo seco en la siembra temprana, si bien explora un ambiente fototermal más favorable, expone al cultivo a períodos de mayor demanda y mayor déficit hídrico. En este caso debería considerarse la posibilidad de un atraso de la fecha de siembra, para disminuir el riesgo de sequía. La utilización de un genotipo moderno de menor longitud de ciclo y mayor partición hacia granos (ASEM), permite ampliar la ventana de siembra sin pérdidas sustancial en los rendimientos potenciales.

Este trabajo, es el primero en documentar las variaciones de los parámetros que determinan la capacidad de uso del agua del subsuelo, (VAPR, K y PMA), en condiciones contrastantes de agua disponible para el cultivo (limitantes y no limitantes), ya que los estudios previamente documentados partieron de condiciones no limitantes de agua en el subsuelo. Los trabajos futuros en el caso de maní deberían incluir la medición de la resistencia a la penetración de raíces y la densidad de raíces.

Las diferencias genotípicas encontradas en cuanto a las caídas de la EUR en el genotipo más antiguo para la fecha de siembra tardía, que no pueden explicarse por diferencias de consumo ni la intensidad del déficit al que fueron sometidos los cultivares, requieren necesariamente de nuevas investigaciones. Evidencias previas, basadas en la manipulación diferencial de la relación fuente/destino (Haro et al., 2007), sugieren que la disminución en la productividad de Florman con el atraso de la fecha de siembra es producto del retrocontrol que ejerce un menor número de granos en crecimiento, el cual en condiciones de campo sería atribuible a los efectos del ambiente sobre la producción de biomasa (sintetizada en la TCC R3-R6.5). Esta explicación, si bien aceptable, es insuficiente. Generada en parte con plantas individuales y en condiciones normales de producción (i.e., no en siembras muy tardías), es adecuada para interpretar los efectos de la mencionada relación (F/D) sobre la distribución de biomasa pero no la caída sistemática en la producción de esta última con el atraso de la fecha de siembra en Florman. Tampoco la caída más que proporcional en la productividad de ASEM para la condición de ADC 30% en siembra tardía. Estos patrones requieren de una aproximación adicional a la de la manipulación en la relación F/D mencionada. Para el caso de condiciones hídricas contrastantes, la aplicación de estudios de discriminación isotópica (relación entre los isótopos ^{12}C y ^{13}C presentes en la biomasa de cultivos) parece muy apropiada. Por otra parte, también deberían iniciarse estudios orientados a una mejor interpretación de los efectos del fotoperíodo sobre la producción de biomasa y el crecimiento del cultivo, para

detectar posibles efectos de esta variable en etapas avanzadas del ciclo que nunca fueron evaluados. Por último, debe continuarse con los estudios de dinámica de floración y crecimiento inicial de vainas (Chapman et al., 1993c; Haro et al., 2008), pues los mismos podrían ser rasgos con suficiente variabilidad genotípica para ayudar a interpretar las diferencias entre cultivares en respuesta a condiciones de crecimiento contrastante.

Finalmente, merece destacarse que (i) los cultivos que crecieron con un mayor régimen hídrico en la siembra temprana obtuvieron pesos de grano similares a los registrados en condiciones óptimas de crecimiento, a pesar de su muy bajo consumo de agua durante la etapa de llenado de grano, y (ii) los tratamientos con menor ADC vieron afectado el PG en todas las condiciones evaluadas, aunque el consumo en la etapa mencionada no difirió sustancialmente del correspondiente a ADC 70%. Estudios referentes a estos aspectos en condiciones de déficit hídrico serían necesarios para mejorar la comprensión de los procesos que gobiernan la distribución de asimilados en etapas avanzadas del ciclo, ya que la asignación de los mismos a los granos parece controlada por una vía no fuertemente relacionada al uso del agua en esta especie; i.e., más dependiente del aprovechamiento de reservas que de la fotosíntesis actual, a diferencia de lo analizado para otras especies (Borrás et al., 2004), incluida una leguminosa como soja.

BIBLIOGRAFIA.

- Abbate, P., Dardanelli, J., Cantarero, M., Maturano, M., Melchiori, R., y Suero, E., 2004. Climatic and water availability effects on water-use efficiency in wheat. *Crop Science* 44, 474-483.
- Andriani J.M. 2000. Crecimiento de las raíces en los principales cultivos extensivos en suelos haplustoles de la provincia de Santa Fe. En: El agua en los sistemas productivos para mejorar la producción. INTA EEA Oliveros, Santa Fe, Argentina. Publicación N 13. pp. 35-39.
- Bagnall, D.J., King, R.W. 1991. Response of peanut (*Arachis hypogaea* L.) to temperature, photoperiod and irradiance. II. Effect on peg and pod development. *Field Crops Research* 26, 279-293.
- Basanta, M., Giubergia, J., Lovera, E., Alvarez, C., Martellotto, E., Curto, E., y Viglianco, A. 2008. Manejo del barbecho invernal y su influencia en la disponibilidad hídrica para cultivo estival en un Haplustol de la región central de Córdoba. XXI Congreso Argentino de la ciencia del suelo. pp 353.
- Begg, J.E., and Turner N.C., 1976. Crop water deficit. *Advances in Agronomy* 28, 161-217.
- Bell, M., Bagnall, D., and Harch, G., 1991. Effects of photoperiod on reproductive development of peanut (*Arachis hypogaea* L.) in a cool subtropical environment. II. Temperature interactions. *Australian Journal of experimental Agriculture*. 42, 1151-1161.
- Bell, M., Wright, G., and Hammer, G., 1992. Night temperature affects radiation use efficiency in peanut. *Crop Science* 32, 1329-1335.
- Bell, M., Wright, G., Harch, G., 1993. Environmental and agronomic effect on the growth of four peanut cultivars in a sub-tropical environment. I. Dry matter accumulation and radiation use efficiency. *Experimental Agriculture* 29, 473-490.
- Bell, M., Michaels, T., McCullough, D., Tollenaar, M., 1994a. Photosynthetic response to chilling in peanut. *Crop Science* 34, 1014-1023.
- Bell, M., Gillespie, T., Roy, R., Michaels, T., Tollenaar, M., 1994b. Peanut leaf photosynthetic activity in cool field environments. *Crop Science* 34, 1023-1029.
- Benjamin, J.G., and Nielsen, D.C., 2006. Water deficit on root distribution of soybean, field pea and chickpea. *Field Crops Research* 97, 248-253.
- Boote, K.L., 1982a. Growth stages of peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Peanut Science* 9, 35-39.
- Boote, K., Stansell, J., Schubert, A., and Stone, J., 1982b. Irrigation, Water use, and water relation. In *Peanuts science and Technology*, Patte, H.E., and Young, C.T., (eds). American Peanuts research and Education Association pp 194-205.
- Boote, K.L, and Ketring, D.L 1990. Peanut, in irrigation of Agricultural crop. Stewart, B.A, and Nielsen, O.R., (Eds). *Agron. Monograph* 30, 652-717.

- Borrás, L., Slafer, G., Otegui, M., 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86, 131-146.
- Boyer, J.S. 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiology* 46, 236–239.
- Cárcova, J., Maddonni, G., and Ghera, C., 2000. Long-term cropping effects on maize: crop evapotranspiration and grain yield. *Agronomy Journal*, 92, 1256-1265.
- Casagrande, G.A y Ovando, G. 2006. Relación entre la precipitación e índice de vegetación durante el comienzo del ciclo anual de lluvias de la Provincia de Córdoba, Argentina. *RIA*, 35, 67-85.
- Chapman S., Ludlow, M., Blamey, F., Fischer, K., 1993a. Effect of drought early reproductive development on growth of cultivars of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). I. Utilization of radiation and water during drought. *Field Crops Research* 32, 193-210.
- Chapman S., Ludlow, M., Blamey, F., Fischer, K., 1993b. Effect of drought early reproductive development on growth of cultivars of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). II. Biomass production, pod development and yield. *Field Crops Research* 32, 211-225.
- Chapman S., Ludlow, M., Blamey, F., Fischer, K., 1993c. Effect of drought early reproductive development on the dynamics of yield development of cultivars of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Field Crops Research* 32, 227-242.
- Cicchino M; Rattalino Edreira J., Otegui, M., 2010. Heat stress during late vegetative growth of maize: effects on phenology and assessment of optimum temperature. *Crop Science* 50, 1431-1437.
- Collino, D., Racca, R., Dardanelli, J., 1998. Factores ambientales que condicionan el rendimiento del maní tipo runner. En: Pedelini, R., Casini, C. (Eds.), *Manual del Maní*. INTA, Manfredi, Córdoba, Argentina, pp. 14-18.
- Collino, D.; Dardanelli, J.; Sereno, R., y Racca, R., 2000. Physiological responses of argentine peanut varieties to water stress. Water uptake and water use efficiency. *Field Crops Research* 68,133-142.
- Connors, D. J., and Sadras, V.O., 1992. Physiology of yield expression in sunflower. *Field Crops Research* 30, 333-389.
- Dardanelli, J.; Bachmeier, O; Sereno, R. and Gil, R., 1997. Potential soil water extraction parameters for several crops in a silty loam soil. *Field Crops Research* 54, 29-38.
- Dardanelli, J.; Collino, D.J.; Otegui, M.E. y V.O. Sadras. 2003. "Bases funcionales para el manejo del agua en los sistemas de producción de los cultivos de grano". En: Satorre, E.H.; Benech, R.L.; Slafer, G.A.; De la Fuente, E.B.; Miralles, D.J.; Otegui, M.E. y R. Savin. "Producción de granos: bases funcionales para su manejo". Ed. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires. Primera Edición. pp. 375-440.
- Dardanelli, J., Ritchie, J., Calmonc, M., Andriani, J., y Collino. D., 2004. An empirical model for root water uptake. *Field Crops Research* 87, 59-71.
- Dardanelli, J., Severina, I, Andriani, J. 2010. Funcionalidad de raíces y agua del subsuelo: Su rol en la optimización del riego suplementario. En: 1er. Seminario Internacional de

- Riego en Cultivos y Pasturas. Potencial del riego extensivo en cultivos y pasturas. pp 19-28.
- De la casa, G y Ovando, G. 2006. Relación entre las precipitaciones e índice de vegetación durante el comienzo del ciclo anual de lluvias de la Provincia de Córdoba, Argentina. *RIA*, 35, 67-85.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W., InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina pp 268.
- Doorenbos, J., Kassam, A.H., 1979. Yield response to water. FAO Irrigation and Drainage paper N° 33. FAO, Rome.
- Duncan, E., McCloud, D., McGraw, R., Boote, K., 1978. Physiological aspects of peanut yield improvement. *Crop Science* 18, 1015-1020.
- Egli, D.B., Bruening, W.P., 2001. Source–sink relationships, seed sucrose levels and seed growth rates in soybean. *Annal. Botany*. 88, 235–242.
- Fernández, E.M., 2006. “Calidad Fisiológica de la semilla”. En Fernandez, E.M y Giayetto, O. (Eds). *El cultivo de maní en Córdoba*. Río Cuarto: Universidad Nacional de Río Cuarto. Primera edición. pp 145-150.
- Fletcher, A. L., Sinclair, T.R and Allen, L. Transpiration responses to vapor pressure deficit in well watered ‘slow-wilting’ and commercial soybean. *Environmental and Experimental Botany* 61 (2007) 145–151.
- French, R.J. and Schultz, J.E. 1984. Water Use Efficiency of Wheat in a Mediterranean-type Environment. II. Some Limitations to Efficiency. *Australian Journal of experimental Agriculture*. 35, 765-775.
- Gil, R. C. 1994. Crecimiento radical de la soja en un suelo haplustol entico del centro de la provincia de Córdoba: Efecto de la humedad y de la resistencia mecánica del perfil de suelo. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Grassini, P., Hall, A., Mercau, J., 2009. Benchmarking sunflower water productivity in semiarid environment. *Field Crop Research* 110, 251-262.
- Gregory P. J., and Reddy, M.S., 1982. Root growth an intercrop of pearl millet/groundnuts. *Field Crop Research*. 5, 241-252.
- Gregory, P., Tennant, D., and Belford, R., 1992. Root and shoot growth, and water and light use efficiency of barley and wheat crops grown on a shallow duplex soil in a Mediterranean-type environment. *Australian Journal of experimental Agriculture*. 43, 555-573.
- Hamblin, A., and Tennant, D., 1987. Root length density and water uptake in cereals and grain legumes: how well are they correlated? *Australian Journal of experimental Agriculture*. 38, 513-527.
- Hang, A., McCloud, D., Boote, K., Duncan, W., 1984. Shade effects on growth, partitioning, and yield components of peanuts. *Crop Science* 24, 109-115.

- Haro, R., Otegui, M., Collino, D., Dardanelli, J., 2007. Environmental effects on seed yield determination of irrigated peanut crop: Links with radiation use efficiency and crop growth rate. *Field crop research* 103, 217-228.
- Haro, R., Dardanelli, J., Otegui, M., Collino, D., 2008. Seed yield determination of peanut crops under water deficit: Soil strength effects on pod set, the source–sink ratio and radiation use efficiency. *Field Crop Research*. 109, 24-33.
- Haro, R., Dardanelli, J., Collino, D., and Otegui, M., 2010. Water deficit and impaired pegging effects on peanut seed yield: links with water and photosynthetically active radiation use efficiencies. *Crop & Pasture Science*, 61, 343-352.
- Harris, D., Matthews, R., Nageswara Rao, R., and Williams, J., 1988. The physiological basis for yield difference between four genotypic of groundnut (*Arachis Hypogea*) in response to drought. III. Developmental Processes. *Experimental. Agriculture*. 24, 215-225.
- Hebbar, K., Sashidhar, V., Udayakumar, M., Devendra, R., Nageswara Rao, R., 1994. A comparative assessment of water use efficiency in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) grown in containers and in the field under water-limited conditions. *Journal of Agricultural Science* 122, 429-434.
- Hernández, L.F., and Orioli, G.A., 1985. Relationships between root permeability to water, leaf conductance and transpiration rate in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant and soil* 85, 229-235.
- Jackson, R., Reginato, R., Idso, S., 1977. Wheat canopy temperature: a practical tool for evaluating water requirements. *Water Resource Research* 13, 651-656.
- Ketring, D.L., 1986. Physiological response of groundnuts to temperature and water deficit breeding implications. In *Agrometeorology of groundnut*, Proceeding of international symposium, ICRISAT Sahelian Centre, Niamey, Niger, Patancheru, India pp 135-143.
- Ketring, D., and Reid, J., 1993. Growth of peanut roots under field's condition. *Agromony Journal*, 85, 80-85.
- Kirkegaard, J.; Lilley, J.; Howe, G., and Graham. J., 2007. Impact of subsoil water on wheat yield. *Australian Journal of experimental Agriculture*. 58, 303-315.
- Klepper, B. 1987. Origin, branching and distribution of root systems. In: *Root development and function*. Cambridge Univ. Press. 103-124.
- Liedgens, M.; Soldati, A.; Stamp, P., and Richner, W., 2000. Root development of maize (*Zea mays* L.) as observed with minirhizotrons in lysimeters. *Crop Science*. 40,1665-1672.
- Loomis, R.S., Connor, D.J. 1992. *Crop ecology. Productivity and Management in Agricultural Ecosystems*. Cambridge University Press. New York.
- Loomis R.S., Amthor J. S., 1999. Yield potential, plant assimilatory capacity, and metabolic efficiencies. *Crop Science* 39, 1584-1596
- Ludlow, M., and Muchow. R.C., 1988. Critical evaluation of the possibilities for modifying crops for high production per unit of precipitation. In *Bidinger, F.R., and C Johansen.*

- (eds) Drought research priorities for dryland tropics ICRISAT, Andhra Pradesh, India pp 179-211.
- Martin, B., and Ruiz-Torres, A. 1992. Effects of water deficit stress on photosynthesis, its components and component limitations, and on water use efficiency in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology* 100, 733-739.
- Martelotto, E., Salas, P., Lovera, E., Salinas, A., Giubergia, J., Lingua, S., 2004. Balance hídrico para riego. Proyecto regionales: Agricultura Sustentable Gestión Ambiental. Área de Recursos Naturales y Agronomía, INTA.
- Mason, W., Rowse, H., Bennie, A., 1982. Response of soybean to two row spacing and two soil water level. II Water use, root growth and plant water status. *Field Crop Research* 5, 15-29.
- Matthews, R., Harris, D., Nageswara Rao, R., Williams, J., and Wadia, D., 1988a. The physiological basic for yield difference between four genotypic of groundnut in response to drought. I. Dry mater production and water use. *Experimental. Agriculture.* 24,191-202.
- Matthews, R., Harris, D., Williams, J., and Nageswara Rao, R., 1988b. The physiological basic for yield difference between four genotypic of groundnut in response to drought. II Solar Radiation interception and Leaf Movement. *Experimental. Agriculture.* 24, 203-213.
- Meinke, H., Hammer, G., and Want, P., 1993. Potential soil water extraction by sunflower on a range of soils. *Field Crops Research*, 32, 59-81.
- Meinser, C., and Karnok, K.J, 1993. Peanut root response to drought stress. *Agronomy Journal*, 84, 159-165.
- Monteith, J.L, 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.*, 9, 747-766.
- Monteith, J.L., 1986. How do crops manipulate water supply and demand? *Phil. Trans.R. Soc. London, A* 316, 245-259.
- Nageswara Rao, R., Singh, S., Sivakumar, M., 1985. Effect of water deficit at different growth phase of peanuts. I. Yield response. *Agronomy Journal*, 77, 782-786.
- Nageswara Rao, R., Williams, J., and Singh, M., 1989. Genotypic sensitivity to drought and yield potencial of peanuts. *Agronomy Journal*, 81, 887-893.
- Nautiyal, P., Ravindra, V., Zala, P., Joschi, Y., 1999. Enhancement of yield in groundnut following the imposition of transient soil-moisture-deficit stress during the vegetative phase. *Experimental Agriculture* 35, 371-385.
- Nigam, S., Dwivedi, S., Ramraj, V., and Chandra, S., 1997. Combining ability of response to photoperiod in peanut. *Crop Science* 37, 1559-1162.
- Otegui, M., Mercau, J., and Menéndez, F., 2002. Estrategias de manejo para la producción de maíz tardío y de segunda. En: E.H. Satorre (eds.), *Guía Dekalb del Cultivo de Maíz. Servicios y Marketing Agropecuario, Argentina.* ISBN 987-20358-0-6. pp. 170-184.

- Pallas, J., Stansell, J., Koske, T., 1979. Effects of drought on Florunner Peanuts. *Agronomy Journal*. 71, 853-857.
- Passioura, J.B., 1972. The effect of root geometry on the yield of wheat growing on stored water. *Australian Journal of experimental Agriculture*. 23,745-752.
- Passioura, J.B., Roots and drought resistance 1983. *Agricultural Water Management*, 7, 265-280.
- Passioura J.B., 1996. Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation* 20, 79–83.
- Penman, H.L., 1948. Natural evaporation from open water, bare soil, and grass. *Proc. Roy. Soc. London A*.193,120-146.
- Rasiah, V., and Kohl, R.A., 1989. Soybean roots water uptake in two soil. *Agricultural Water Management*, 15, 387-393.
- Reddy, T., and Anbumozhi, V., 2003. Physiological response of peanut (*Arachis hypogaea*) to drought stress and its amelioration: A critical review. *Plant Growth Regulation*.41, 75-87.
- Reynolds, M., Saint Pierre, C., Saad, A., Vargas, M., Condon, A., 2007. Evaluating potential genetic gains in wheat associated with stress-adaptive trait expression in elite genetic resources under drought and heat stress. *Crop Science* 47, 172-189.
- Ritchie, J.T., 1972. “A model for predicting evaporation from a row crop with incomplete cover”, *Water Resources Research* 8, 1204-1213.
- Ritchie, J.T., 1981. Soil water availability. *Plant and Soil* 58, 327-338.
- Robertson, W.; Hammond, L.; Johnson, J., and Boote, K.J., 1980. Effects of plant-water stress on root distribution of corn, soybean and peanut in sandy soil. *Agronomy Journal*. 72, 548-550.
- Robertson, M., Fukai, S., Ludlow, M., and Hammer, G., 1993a. Water extraction by grain sorghum in a sub-humid environment. I. Analysis of the water extraction pattern. *Field Crop Research*. 33, 81-97.
- Robertson, M., Fukai, S., Ludlow, M., and Hammer, G., 1993b. Water extraction by grain sorghum in a sub-humid environment. II. Extraction in relation to root growth. *Field Crop Research*. 33, 990-112.
- Rondanini D., Mantese A., Savin R., Hall A.J., 2006. Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night high temperature regimes during grain filling: effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. *Field Crops Research* 96, 48-62.
- Sadras, V., Villalobos, F., and Fereres, E., 1993. Leaf expansion in field-grown sunflower in response to soil and leaf water status. *Agronomy Journal*. 85, 564-570.
- Sadras, V.O., Milroy, S.P. 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. *Field Crops Research* 47, 253-266.
- Salas, H., Lovera, E., Basanta, M., Giubergia, J., Martellotto, E. y Salinas, A. 2005. Producción de Soja y Maíz en función de la rotación y del sistema de manejo en un

- Haplustol típico de la región central de Córdoba. Proyecto Regional de Gestión Ambiental. INTA.
- Sarkar, S. and Kar, S., 1992. Estimation of water uptake pattern of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Agricultural Water Management*. 21, 137-143.
- Savin, R., Satorre, E., Hall, A., and Slafer, G., 1995. Assessing strategies for wheat cropping in the monsoonal climate of the Pampas using the CERES-Wheat simulation model. *Field Crops Research*. 42, 81-91.
- Sinclair T.R. 1984. Leaf area development in field-grown soybeans. *Agronomy Journal* 76, 141-146
- Sinclair, T., Muchow R., Ludlow M., Leach G., Lawn R., Foale M, 1987. Field and model analysis of water deficits on carbon and nitrogen accumulation by soybean, cowpea and blackgram. *Field Crops Research*. 17, 121-140.
- Sinclair, T.R., Muchow, R.C. 1999. Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy* 65, 215–265.
- Songsri, P., Jogloy, N., Vorasoot, C., Akkasaeng, A., Patanothai, and Holbrook, C., 2008. Root distribution of drought-resistant peanut genotypes in response to drought. *J. Agron. & Crop Sci.* 194, 92-103.
- Stansell, J., Shepherd, J., Pallas, J., Bruce, R., Minton, N., Bell, D., Morgan L., 1976. Peanut responses to soil water variables in the southeast. *Peanut Science* 3, 44-48.
- Stansell, J., and Pallas J.E., 1985. Yield and quality response of florruner peanuts to drought at several growth stage. *Peanut Science*, 12, 64-70.
- Taylor, H., and Ratliff, L.F., 1969. Root elongation rates of cotton and peanuts as a function of soil strength and soil water content. *Soil Science*. 108, 113-119.
- Thomas, Fukai, S., and Hammer, G.L., 1995. Growth and yield response of barley and chickpea to water stress under three environments in southeast Queensland. II. Root growth and soil water extraction pattern. *Australian Journal of experimental Agriculture*. 46, 35-48.
- Turner, N.C., 1986. Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Aust. J. Plant Physiology*. 13, 175-190.
- USDA Soil Taxonomy. 1999. Second Edition. A Basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. USDA - Soil Conservation Service Agricultural Handbook N° 436. U.S. Gov. Print. Office, Washington.
- Vega C., Andrade F., Sadras V., 2001a. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research* 72: 163-175.
- Vega, C., Andrade, F., Sadras, V., Uhart, S., Valentinuz, O., 2001b. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower and maize. *Crop Science*. 41, 748–754.
- Villalobos, F.J., Fereres, E., 1990. Evaporation measurements beneath corn, cotton, and sunflower canopies. *Agronomy Journal*. 82, 1153–1159.

- Williams, J.H., Boote, K.L., 1995. Physiology and modeling-predicting the “unpredictable legume”. In: Pattee, H.E., Stalker, H.T. (Eds.), *Advances in Peanut Science*. Am. Peanut Res. Educ. Soc., Inc. Stillwater, OK, pp 301-353.
- Wright G, Hubich, K., Farquhar, G., 1988. Discrimination in Carbon Isotopes of Leaves Correlates with Water-Use Efficiency of Field-Grown Peanut Cultivars. *Australian Journal of Plant Physiology* 15, 815-825.
- Wright, G., Hubick, K., Farquhar, G., 1991. Physiological analysis of peanuts cultivar response to timing and duration of drought stress. *Australian Journal of experimental Agriculture*. 32, 189-196.
- Wright, G., and Nageswara Rao, R.C., 1994. Groundnut water relations. In: Smartt, J. (Eds), *The groundnut crop. A scientific basis for improvement*. Chapman & Hall, London, U.K, pp 281-335.