

LIMITANTES AMBIENTALES Y POTENCIAL DE RENDIMIENTO DE TRIGO EN URUGUAY

AG Berger¹, D Gaso¹, R Calistro¹, MX Morales¹

RESUMEN

El rendimiento potencial definido como el rendimiento del cultivo creciendo sin limitantes de agua, nutrientes, y con control de plagas y enfermedades, depende únicamente de factores determinantes del crecimiento y desarrollo del cultivo como lo son el genotipo, la disponibilidad de luz, las temperaturas ambientales, el fotoperíodo, y el contenido de anhídrido carbónico del aire. En las condiciones de cultivo de Uruguay que carecen de periodos de estrés severos, y que cuentan con un régimen de precipitaciones que supera los requerimientos del cultivo en general, es posible en condiciones de campo observar rendimientos muy cercanos al potencial. Estos han aumentado en el tiempo, como resultado de cambios en la genética, y en las condiciones ambientales. En el presente trabajo realizamos un análisis crítico del progreso del rendimiento potencial en el tiempo y los cambios en sus principales factores determinantes guiados por un modelo conceptual de formación de rendimiento basado en la interacción entre el balance de nitrógeno del cultivo y la asimilación de carbono. Este modelo conceptual se contrasta con datos de campo de experimentos puntuales con el fin de evaluar potencial de rendimiento, el balance de nitrógeno y la asimilación de carbono. Los resultados contribuyen a explorar los límites de rendimiento del cultivo en nuestras condiciones y evidenciar los factores ambientales, de manejo, de desarrollo y crecimiento del cultivo que limitan el rendimiento así como las posibles vías de avance del mejoramiento genético en busca de aumentos en el rendimiento potencial del cultivo.

¹ INIA La Estanzuela - Ruta 50 km 11, Colonia
E-mail: aberger@inia.org.uy

INTRODUCCIÓN

El rendimiento potencial definido como el rendimiento del cultivo creciendo sin limitantes de agua, nutrientes, y con control de plagas y enfermedades, depende únicamente de factores determinantes del crecimiento y desarrollo del cultivo como lo son el genotipo, la disponibilidad de luz, las temperaturas ambientales, el fotoperíodo, y el contenido de anhídrido carbónico del aire (Evans y Fischer, 1999). En las condiciones de cultivo de Uruguay que carecen de periodos de estrés severos, y que cuentan con un régimen de precipitaciones que supera los requerimientos del cultivo en general, es posible en condiciones de campo observar rendimientos muy cercanos al potencial. Estos han aumentado en el tiempo, como resultado de cambios en la genética, en las temperaturas y en el contenido de anhídrido carbónico atmosférico. A pesar de esto, hay años en los que el rendimiento se ve limitado, ya sea por estrés hídrico o por la reducción en el largo del llenado de grano causada por periodos de alta temperatura, o la combinación de ambos. El objetivo de este trabajo es resumir el avance en rendimiento potencial para el cultivo y describir algunos aspectos relativos a la construcción del rendimiento potencial vinculados al mejoramiento genético.

Progreso del rendimiento potencial en el tiempo

El rendimiento potencial ha avanzado fundamentalmente de la mano del progreso genético que ha permitido capitalizar mejoras

en el manejo del cultivo, principalmente asociadas a la fertilidad de suelos. Existen antecedentes de análisis del rendimiento potencial de trigo en Uruguay, que indican crecimientos moderados pero constantes durante el último periodo más reciente de la revolución verde (1974-1990) (Díaz y Abadie, 1998). De todos los sitios analizados en dicho trabajo, La Estanzuela fue en el que se observaron menores tasas de crecimiento anual del rendimiento potencial ($78 \text{ kg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$) contrastadas por niveles medios de rendimiento nacional (2429 kg ha^{-1} en 1990). Lo que indica según los autores un acortamiento de la brecha entre rendimiento potencial y rendimiento obtenido por los productores (promedio nacional).

Una segunda fuente de información relevante sobre los rendimientos potenciales de trigo en Uruguay proviene del análisis de los resultados experimentales de la red de Evaluación Nacional de Cultivares de INASE-INIA. Estos experimentos son sembrados siguiendo un protocolo que representa las mejores prácticas de manejo disponibles, y por lo tanto el análisis de los rangos extremos de variación (máximo y mínimos anuales) para los cultivares de mayor rendimiento es una buena aproximación al rendimien-

to potencial del cultivo. En la figura 2 se presentan estos resultados para el periodo 1991-2013, donde las líneas de frontera superior e inferior son simplemente una guía indicativa de los mínimos y máximos excluyendo aquellos años en los que ocurrieron epifitias importantes de fusarium (2001, 2002, 2012) o extremos climáticos muy poco frecuentes.

Durante el periodo si bien existieron cambios menores en el manejo, ninguno de ellos por su magnitud y momento de ocurrencia son capaces de explicar el aumento aparente en los rendimientos ocurrido durante la primera mitad del periodo y su posterior estancamiento en un nivel superior. Este aumento llevó los rendimientos desde un rango de $2000\text{-}5000 \text{ kg ha}^{-1}$ a inicios del periodo a un rango entre 3500 y 8500 kg ha^{-1} al final del periodo. El factor que posiblemente contribuyó al cambio fue el ingreso de nuevos cultivares con mayor potencial de rendimiento, entre los que se destacan notoriamente aquellos de origen europeo que durante varios años estuvieron en la parte superior del ranking de rendimiento y más recientemente cultivares locales en los que se incorporaron características de alto potencial de rendimiento.

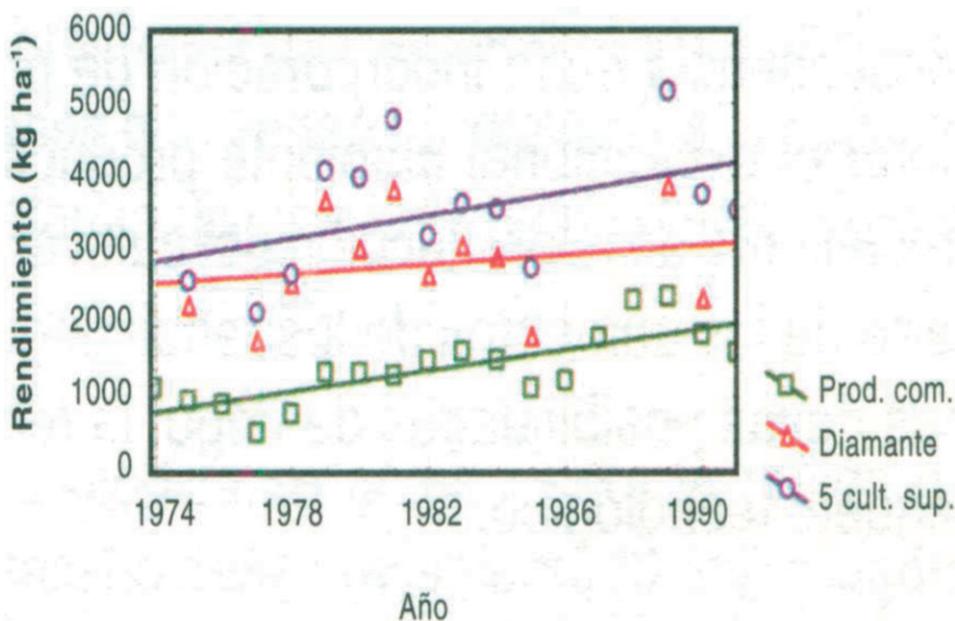


Figura 1. Evolución de los rendimientos comerciales y de los 5 mejores cultivares de la red de evaluación de cultivares ERCOS en INIA La Estanzuela (1974-1990). Tomado de Díaz y Abadie, 1998).

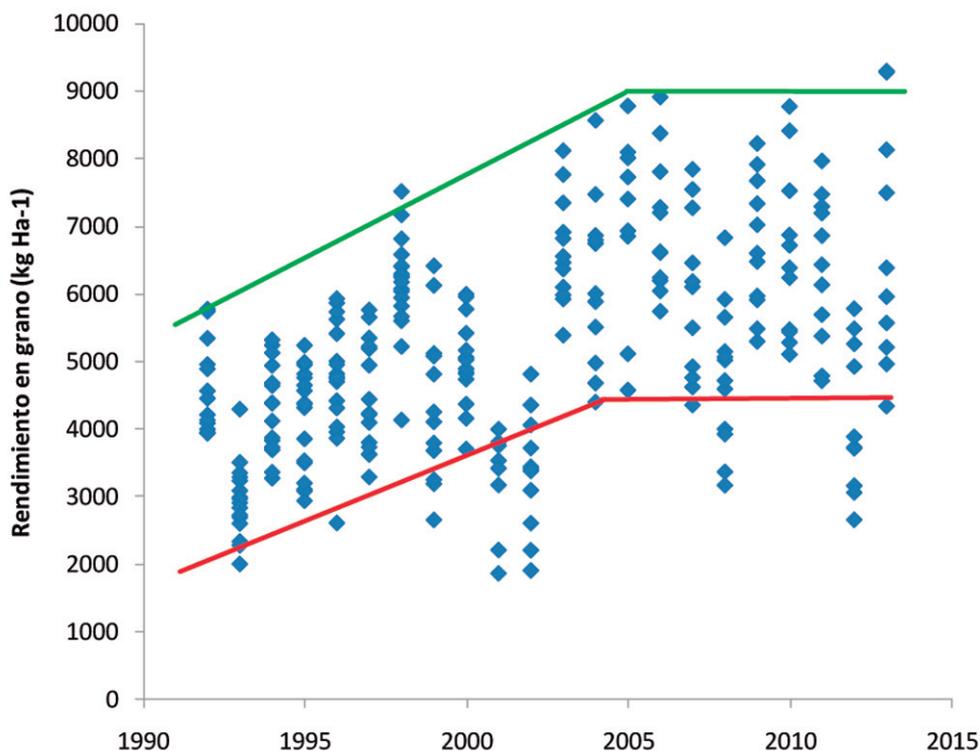


Figura 2. Rendimiento observado en la red de experimentos de Evaluación Nacional de Cultivares de INASE-INIA. Promedio de los 5 mejores cultivares para dos localidades y dos o tres épocas de siembra por año (Castro *et al.*, 1992-2014).

Factores que definen el rendimiento potencial

El rendimiento potencial depende de múltiples factores determinantes del crecimiento, algunos de los cuales ocurren en forma secuencial durante el desarrollo del cultivo y por lo tanto son interdependientes. Un buen ejemplo de esto es la determinación del número de granos y su alta asociación con las tasas de crecimiento del cultivo previo a anthesis, que a su vez está altamente asociada a la tasa de crecimiento y llenado de granos (Evans y Fischer, 1999; Vega *et al.*, 2001). Es difícil separar entonces cual de ambos efectos (número de granos o tasa de crecimiento del cultivo previo al llenado de granos y durante el llenado de granos) tiene mayor relevancia en la determinación del rendimiento. Asumiendo que estamos analizando el rendimiento potencial, en condiciones de crecimiento no limitado, y que por lo tanto, no consideramos situaciones en las que ocurra estrés, podríamos asumir que el nú-

mero de granos no se reduce por debajo de su máximo. Dejando entonces de lado el efecto del número de granos en el rendimiento y observando solo lo que ocurre durante el llenado de grano existen dos factores que aparecen como los más relevantes en determinar el rendimiento, 1) la acumulación de materia seca en grano y su interacción con la capacidad fotosintética del cultivo y demanda de foto-asimilados de los granos en formación (Evans y Fischer, 1999), y 2) la acumulación de proteína en los granos en formación nutrida de compuestos nitrogenados desde las hojas senescentes y desde el nitrógeno (N) absorbido desde el suelo y su interacción con la capacidad fotosintética de las hojas a medida que estas reducen su contenido específico de N y senescen (Sinclair y de Wit, 1975). Cada una de estas dos vías serán analizadas en detalle a continuación con énfasis en el análisis de los experimentos realizados en INIA La Estanzuela durante 2012 y 2013 a fin de comprender mejor la formación del rendimiento po-

tencial, el contenido de proteína en grano y la calidad panadera de cultivares contrastantes por estas características.

Definición del rendimiento potencial y proteína en grano y su relación con la acumulación de nitrógeno en planta

La mayor parte de los carbohidratos acumulados en los granos durante su crecimiento provienen de nuevos orígenes y una proporción menor proviene de la removilización desde las hojas y de los carbohidratos solubles acumulados en la planta hasta antesis (Pierre *et al.*, 2010). Por el contrario la acumulación de proteína en los granos en formación se nutre fundamentalmente de la removilización de compuestos nitrogenados desde las hojas senescentes y en menor medida desde el nitrógeno (N) absorbido desde el suelo por el sistema radicular (también senescente) (Martre *et al.*, 2003). El balance fuente-fosa de la cantidad de nitrógeno removilizable y la cantidad de nitrógeno acumulable vs. acumulado en los granos en crecimiento en buena medida determina la cantidad de área foliar remanente, la tasa de senescencia y la capacidad fotosintética del

cultivo. Por lo tanto en este modelo conceptual, existe una fuerte interacción entre la proteína acumulada en grano y la capacidad fotosintética de las hojas a medida que éstas reducen su contenido específico de N y senescen (Sinclair y Amir, 1992) (Figura 3). Si bien existe evidencia fundada de la validez de este modelo conceptual desde ya hace bastante tiempo (Martre *et al.*, 2003; Pask *et al.*, 2012; Sinclair y de Wit, 1975), también existe controversia de su validez comparado con un modelo conceptual exclusivamente basado en la definición del número de granos por unidad de superficie (Fischer, 2008; Sinclair y Jamieson, 2008). Los trabajos recientes que hemos llevado adelante han aportado elementos útiles a la hora de contrapesar la relevancia de uno u otro modelo en diferentes situaciones de cultivo.

El cultivo absorbe nitrógeno del suelo en la medida que crece y acumula materia seca y área foliar. Por este motivo la mayor parte del nitrógeno es acumulado durante el periodo de crecimiento vegetativo, y en general continua a tasas similares durante las primeras etapas del llenado de granos hasta que las tasas de crecimiento decrecen o el nitrógeno del suelo se agota (Figura 4). En

Senescencia y remobilización de N durante llenado

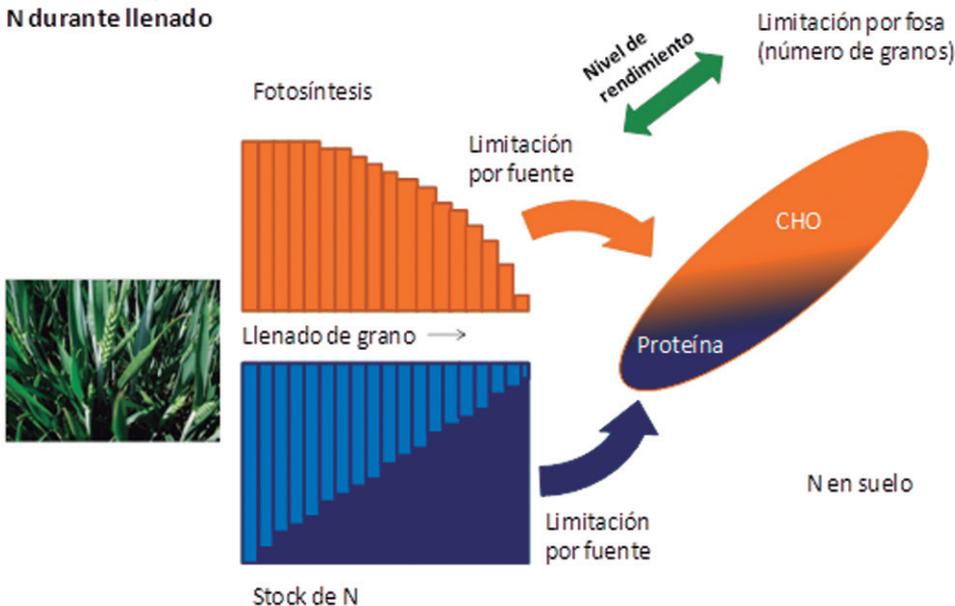


Figura 3. Modelo conceptual de acumulación de carbohidratos y proteína en grano y su interacción con la capacidad fuente fosa de estos durante el llenado de granos.

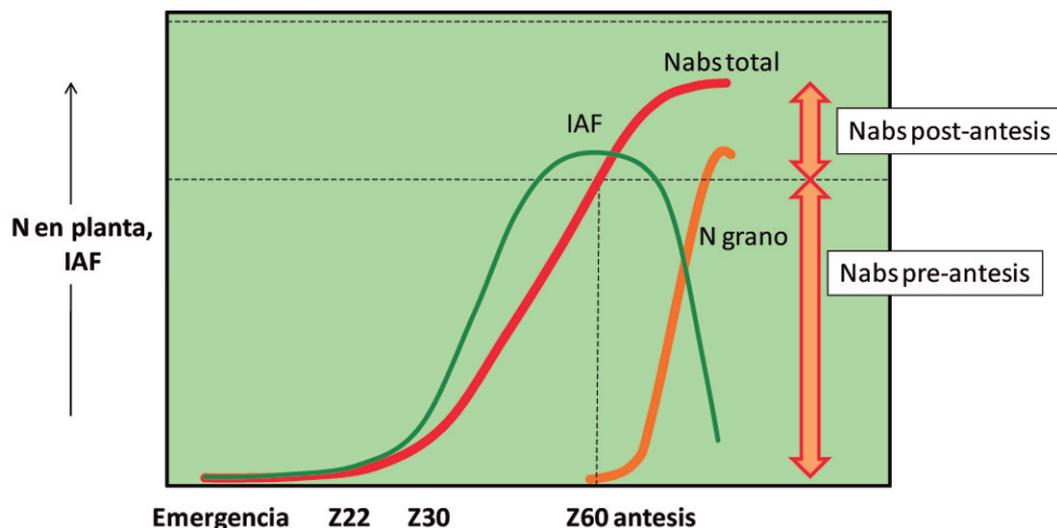


Figura 4. Modelo conceptual de acumulación y removilización de nitrógeno en planta y grano durante el desarrollo del cultivo.

condiciones de disponibilidad no limitante para el crecimiento (nutrición óptima) la acumulación de nitrógeno en el cultivo transcurre siguiendo una relación bastante conservada entre la acumulación de materia seca y la acumulación de nitrógeno conocida como curva de dilución (Justes *et al.*, 1994). Esta relación entre la acumulación de nitrógeno incluso es utilizada en la práctica como parte de un indicador de suficiencia de nitrógeno, ya que valores de absorción menores a los estimados por la curva implican deficiencia y valores de absorción mayores implican consumo de lujo de nitrógeno (Debaeke, Rouet y Justes, 2006). La curva de dilución para un cultivar es el resultado de los cambios en las proporciones de hoja y tallo, y la acumulación de nitrógeno en la canopia a medida que el cultivo crece y por lo tanto es poco sensible a los cambios en fenología, los cambios en las tasas de crecimiento y los cambios en desarrollo del cultivo (Figura 5).

Durante 2012 y 2013 se instalaron una serie de experimentos en INIA La Estanzuela para evaluar el rendimiento potencial, la absorción de nitrógeno, la acumulación de materia seca y la relación entre rendimiento-contenido de proteína en grano. En estos experimentos se instalaron tres tratamientos: i) Nalto-Nalto, con aplicaciones de nitrógeno no limitantes que resultaron

en niveles de nitrógeno residual en el suelo altos a cosecha; ii) N bajo-N alto, sin aplicaciones de N hasta antes de la antesis, y con aplicaciones de N no limitantes posteriores a antesis; y iii) N bajo-N bajo, sin aplicación de nitrógeno durante todo el desarrollo del cultivo. En la Figura 5 se muestran los datos de acumulación de nitrógeno y materia seca. Es interesante notar que, si bien se lograron valores de acumulación de nitrógeno y rendimiento muy altos, aparentemente durante un periodo que se corresponde con las etapas finales de la encañazón ocurrió un desfase entre la absorción de nitrógeno y la acumulación de materia seca, probablemente causada por limitaciones en la capacidad del cultivo de absorber y asimilar nitrógeno en momentos de muy altas tasas de crecimiento.

Estos mismos experimentos permitieron evaluar la dependencia entre el rendimiento en grano y la cantidad de nitrógeno absorbido, para rangos muy amplios de rendimiento y de nitrógeno absorbido, lo cual es relevante no solo desde el punto de vista práctico de comprender las necesidades de nutriente para diferentes niveles de rendimiento sino además desde el punto de vista teórico para comprender los límites del cultivo, su potencial de rendimiento y los posibles factores que restringen la concreción de altos rendimientos (Figura 6).

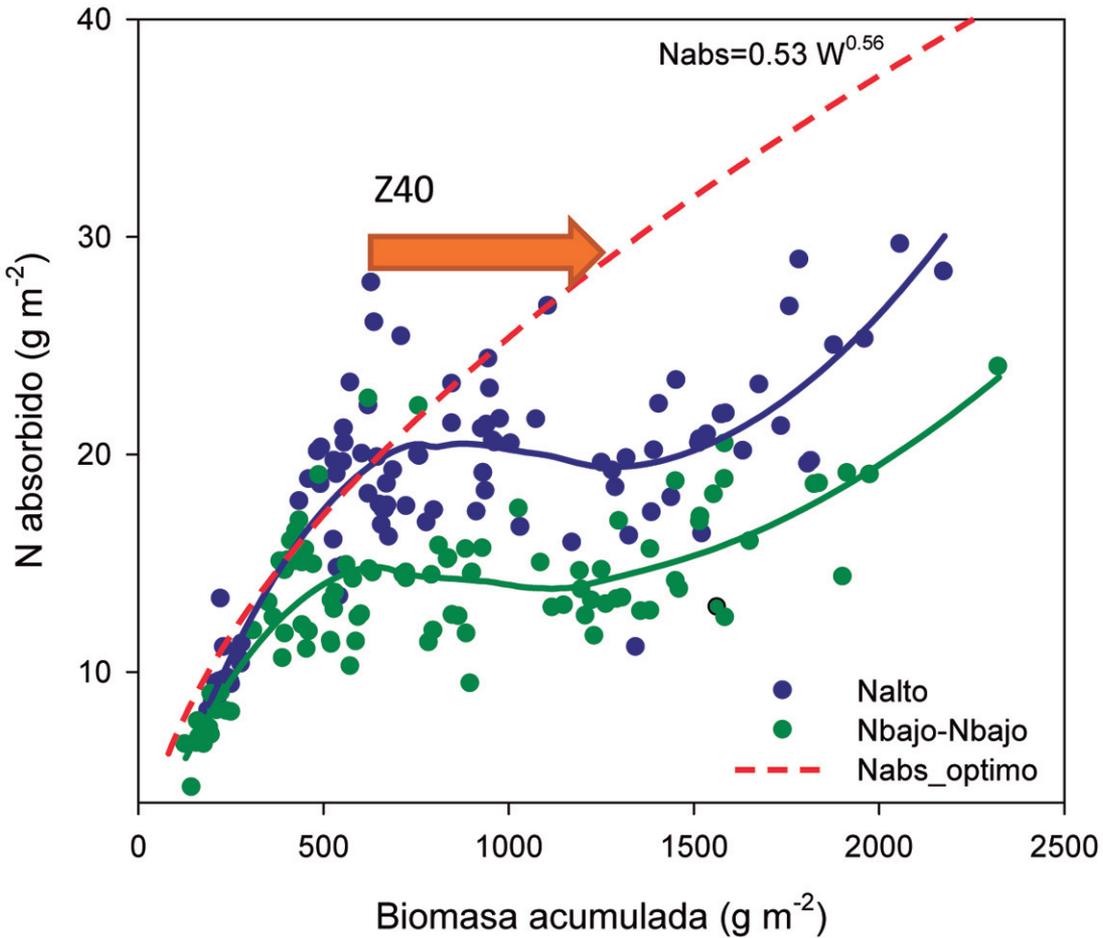


Figura 5. Curva de dilución de nitrógeno para trigo en condiciones de nutrición óptima (Rojo) y en dos tratamientos contrastantes de disponibilidad de nitrógeno (Nalto, nitrógeno no limitante - Azul, y Nbajo-Nbajo, nitrógeno limitante - Verde) en experimentos conducidos en La Estanzuela durante 2012 y 2013.

Para un mismo nivel de nitrógeno absorbido el rendimiento en grano tuvo variaciones dentro de un rango relativamente amplio que se correspondió con variaciones en los contenidos de proteína en grano. Bajos rendimientos se correspondieron con contenidos altos de proteína y altos rendimientos con contenidos bajos de proteína. Es así que se observa una relación inversa entre el rendimiento en grano y el contenido de proteína para cada nivel de nitrógeno absorbido, muy similar a la reportada en trabajos anteriores (Triboi y Triboi-Blondel, 2002; Triboi *et al.*, 2006). Cuando los datos se agrupan por año y por tratamiento (Figura 7) se observa esta misma relación inversa entre contenido de proteína en grano y rendimiento dentro de cada tratamiento a causa de la variación

entre genotipos. A su vez el tratamiento Nbajo-Nalto comparte la misma tendencia con el tratamiento Nalto-Nalto pero a niveles de proteína en grano superiores, lo que evidencia una limitación en la capacidad de generar rendimiento, pero no en la capacidad de acumular nitrógeno en grano (limitación por fosa, Figura 3) (Bogard *et al.*, 2010). En el mismo sentido el tratamiento Nbajo-Nbajo logró rendimientos bajos y contenidos de proteína en grano bajos, asociados a una menor capacidad de generar rendimiento y de acumular nitrógeno en grano causada por menores niveles de absorción de nitrógeno durante todo el cultivo (en comparación con Nalto-Nalto) y durante el periodo post-antesis (Nbajo-Nalto).

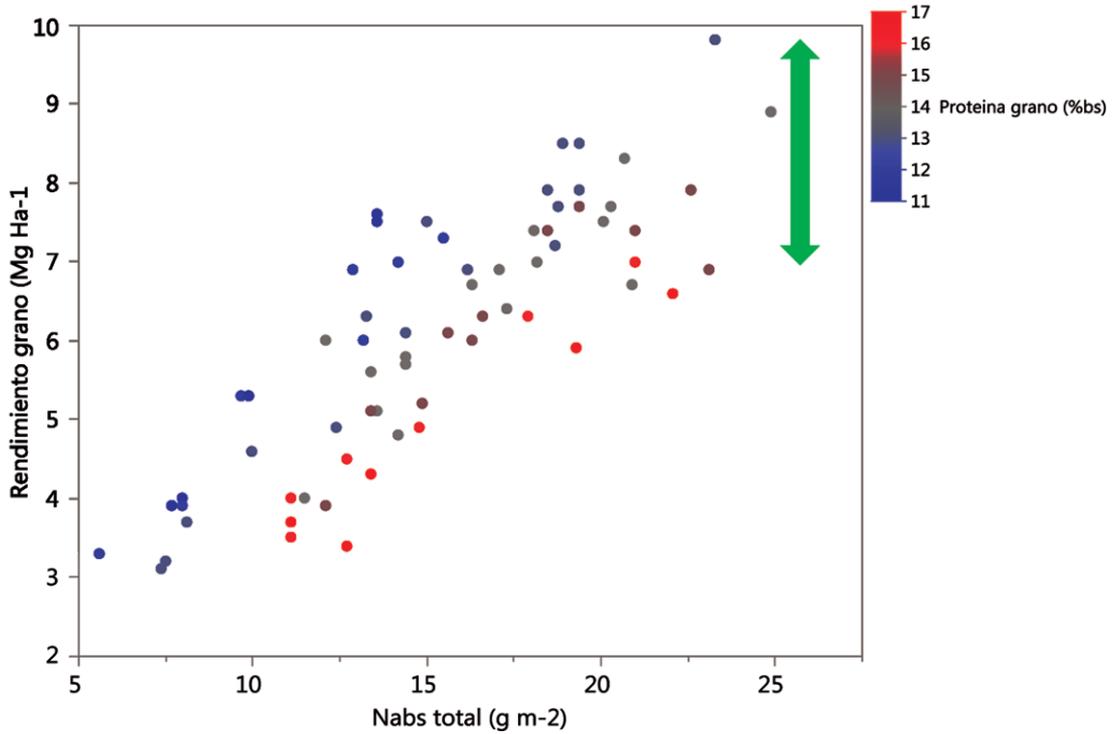


Figura 6. Rendimiento en grano y absorción de nitrógeno durante el desarrollo del cultivo para experimentos conducidos en La Estanzuela durante 2012 y 2013.

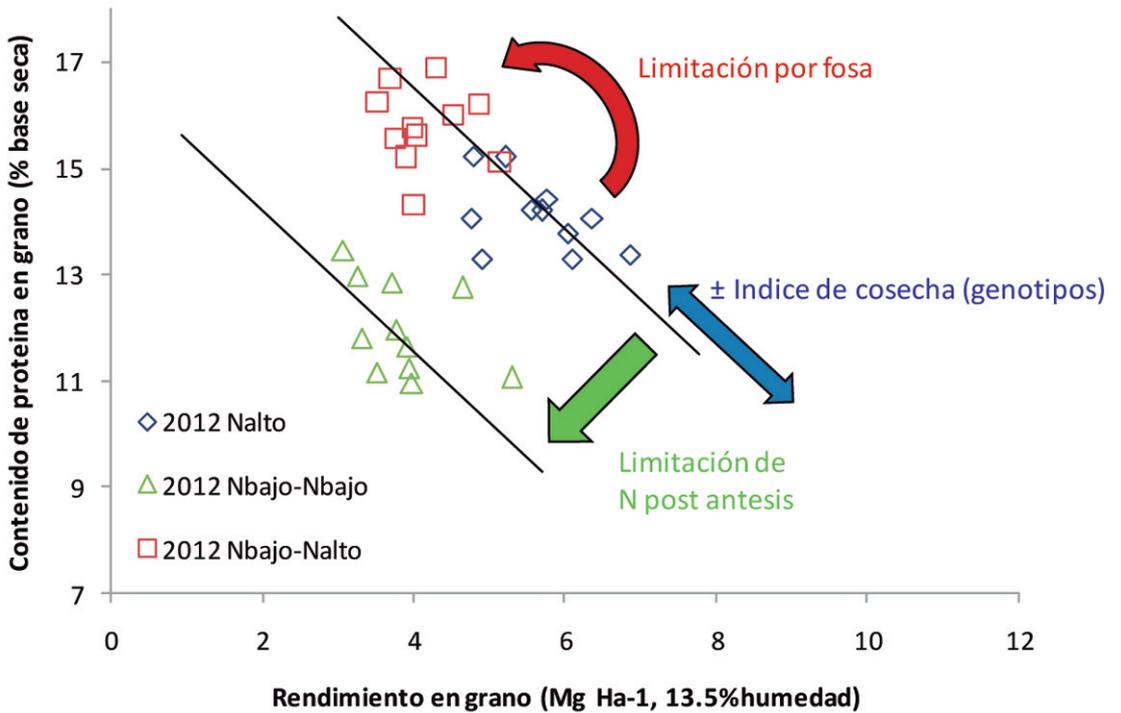


Figura 7. Contenido de proteína en grano según tratamiento de aplicación de nitrógeno para los experimentos conducidos en 2012, en función del rendimiento en grano.

Definición del rendimiento potencial y proteína en grano, y su relación con la acumulación de materia seca pre y post antesis.

Siguiendo el modelo conceptual presentado anteriormente (Figura 3) los datos colectados en los experimentos conducidos durante 2012 y 2013 evidencian diferencias en el transcurso de la acumulación de materia seca, área foliar y posterior senescencia foliar (Figura 8). Claramente el área foliar senesce más rápidamente, a tasas mayores en el tratamiento Nalto-Nalto comparado con Nbajo-Nalto y con Nbajo-Nbajo (Figura 8). La menor reducción en el tratamiento Nbajo-Nalto comparado con el tratamiento Nbajo-Nbajo, es consistente con mayor disponibilidad de nitrógeno absorbido directamente desde el suelo y una tasa neta de remoción de nitrógeno desde las hojas menor (Gaju *et al.*, 2014). El tratamiento Nalto-Nalto es el que posee en antesis las mayores cantidades de nitrógeno factible de ser removili-

zado durante el llenado de grano y a su vez es el que posee la mayor demanda, mayor capacidad de llenado de grano y por lo tanto es en el que se observan las mayores tasas de senescencia y reducción de área foliar. Estos datos evidencian una interacción entre la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, la capacidad del cultivo de satisfacer la demanda interna de nitrógeno durante el llenado de grano retrasando la senescencia foliar y la acumulación de materia seca en grano durante el llenado. La disponibilidad de nitrógeno en el suelo en el periodo post antesis y el tamaño del stock de nitrógeno acumulado en el cultivo a antesis, aparenta ser uno de los factores fuertemente asociados al rendimiento, y que tiene efecto a través de la senescencia foliar y la acumulación de materia seca post antesis.

Dicho de otra manera, el rendimiento en grano es afectado por la acumulación de materia seca pre antesis que no solo está asociada a la formación de las estructuras (tallos, espigas, espiguillas y granos) sino

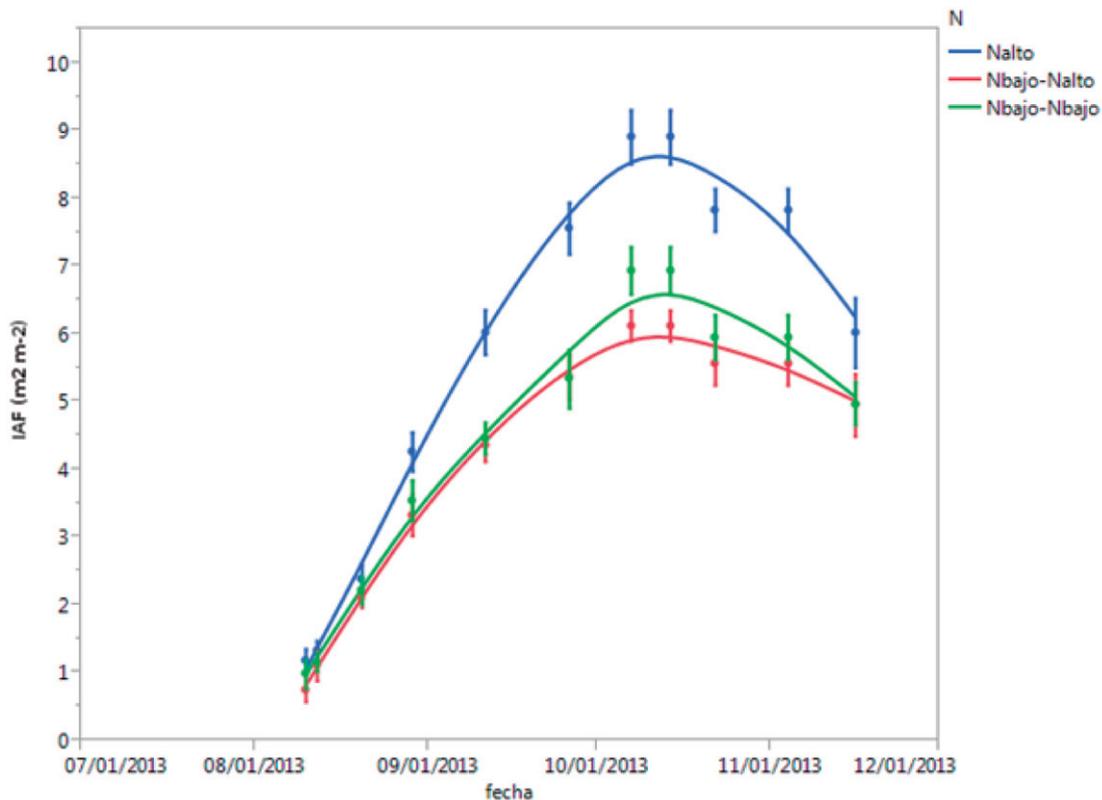


Figura 8. Evolución del área foliar (IAF) durante el desarrollo del cultivo para los tratamientos de manejo de nitrógeno de los experimentos conducidos durante 2012. Las barras de error representan un intervalo de confianza de 95% de la media.

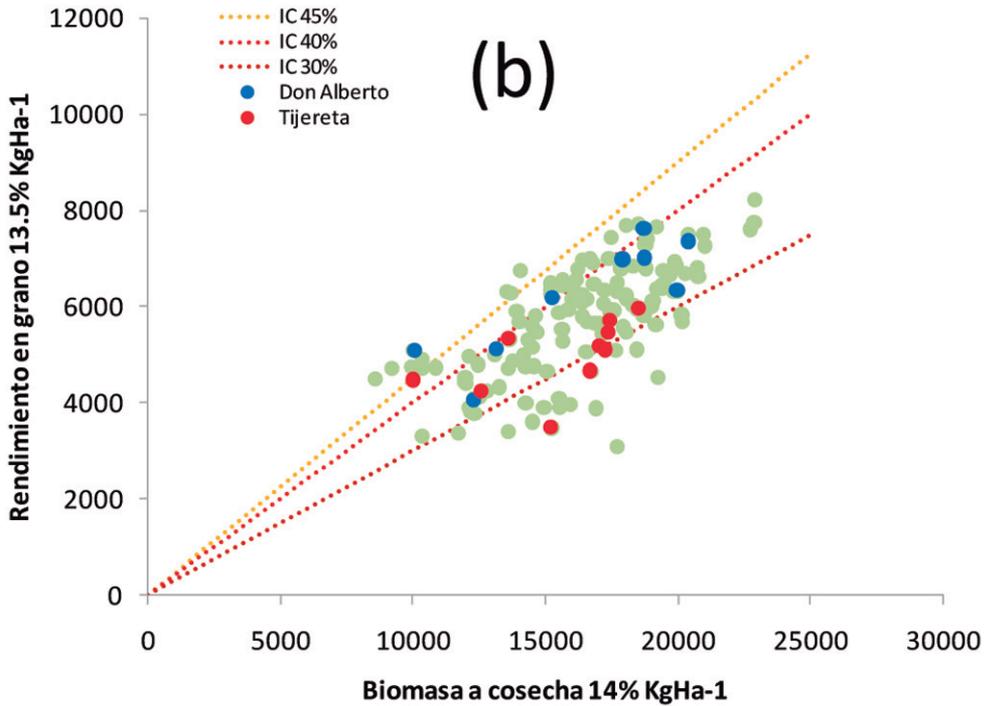
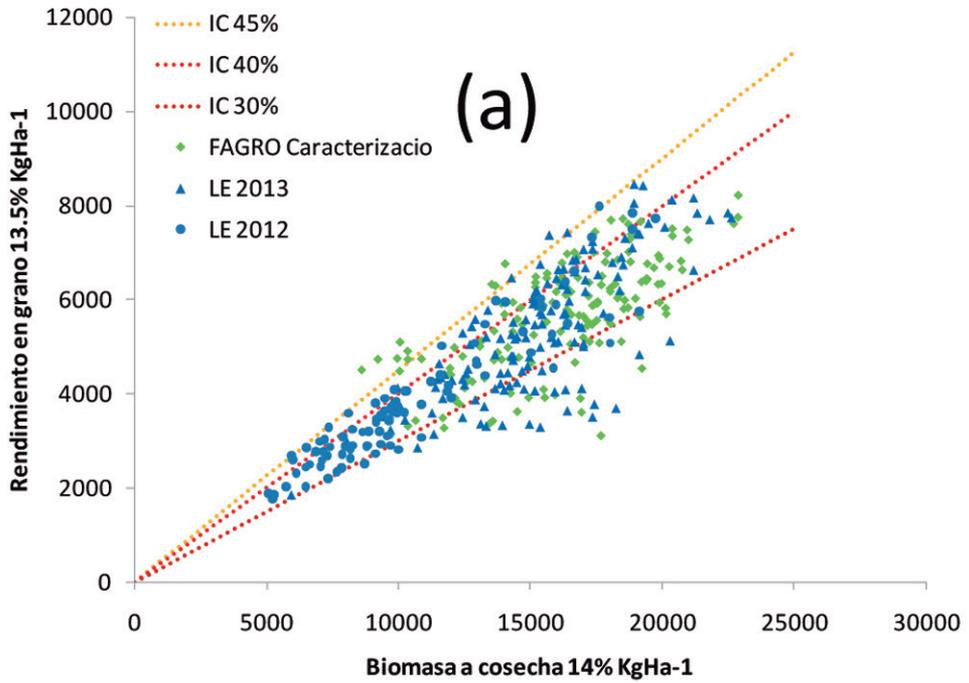


Figura 9. Rendimiento en grano (13,5%humedad) en función de la producción de biomasa a cosecha (14%humedad) para experimentos realizados en INIA La Estanzuela y en EEMAC-Facultad de Agronomía (Hoffman *et al.*, 2004-2013). Datos por año y localidad (a), y datos para dos cultivares contrastantes (b). Las líneas punteadas indican distintos niveles de índice de cosecha (IC=grano/biomasa total a cosecha).

que está asociada también a la cantidad de nitrógeno removilizable durante el llenado de grano. Existe entonces una relación clara entre la cantidad de materia seca acumulada durante todo el crecimiento del cultivo y el rendimiento en grano (Figura 9). Este factor fue en los experimentos de 2012 y 2013 más relevante que los cambios ocurridos en el índice de cosecha que influyeron en menor medida sobre los rendimientos. Esos resultados destacan entonces (para los cultivares actuales) la importancia que tiene lograr altas tasas de crecimiento y por consiguientes altas cantidades de acumulación de materia seca y nitrógeno en comparación a cambios en el índice de cosecha, el cual ha sido históricamente un objetivo de mejora genética.

El hecho de que el rendimiento dependa tanto de la capacidad del cultivo de acumular materia seca sugiere que el potencial de rendimiento estará modulado fuertemente por la capacidad del cultivo de crecer y la disponibilidad de recursos ambientales disponible (radiación solar y temperatura). El mejor aprovechamiento de estos, dado por el logro de niveles de intercepción de radiación solar altos en momentos de alta disponibilidad de radiación solar y temperaturas óptimas para el crecimiento (Agosto-Setiembre-Octubre-Noviembre) definirá en mayor medida el potencial de rendimiento del cultivo.

A los efectos del mejoramiento genético y de la selección de cultivares de alto potencial, todos estos factores aparentan ser relevantes. Por un lado el largo y la ubicación del periodo vegetativo, que permita lograr niveles de acumulación de materia seca altos (altas tasas de crecimiento y asimilación de nitrógeno). Y por otro lado la ubicación del llenado de grano en momentos en que el cultivo puede concretar altas tasas de llenado por periodos largos de tiempo. El conjunto de estos factores y su balance definirá el rendimiento. Lograr balancearlos e identificar la combinación óptima es un desafío necesario para lograr cultivares de mayor rendimiento en un contexto marcado por rendimientos que ya son altos y cercanos al potencial del cultivo. Probablemente ya no bas-

te con cuantificar rendimiento en sí mismo (el cual puede lograrse con diferentes combinaciones de los factores mencionados) y se deba cuantificar la influencia de todos los componentes mencionados individualmente como objetivos específicos hacia la construcción de cultivos que tengan todos los elementos para efectivamente poder concretar altos rendimientos.

CONCLUSIONES

Ha existido un reciente crecimiento del rendimiento potencial que llevo los rendimientos de niveles de entre 2000 a 5000 kgha^{-1} a niveles de entre 3500-8500 kgha^{-1} mientras que los rendimientos a nivel productivo no han aumentado a mayores tasas que las observadas en periodos anteriores, lo que implica un marcado incremento de la brecha tecnológica. Altos niveles de rendimiento implican altos niveles de absorción de nitrógeno y acumulación de nitrógeno durante el periodo vegetativo, lo cual podría estar determinando el techo de rendimiento en Uruguay dado que el periodo de llenado de grano es relativamente corto comparado con otras regiones de mayor potencial de rendimiento y las oportunidades de absorción tardía si bien existen son menores. En este sentido el largo del crecimiento vegetativo y la capacidad de absorber N en primavera parecen tener una alta relevancia y son posiblemente una limitante para el incremento de los rendimientos más allá de los niveles observados actualmente. La absorción de nitrógeno post-antesis también puede ser altamente relevante en la concreción de altos rendimientos con calidad panadera a pesar de que el periodo de tiempo sea relativamente corto. Desde el punto de vista del índice de cosecha, existe amplia variación en índice de cosecha entre cultivares, aunque en general son bajos comparados con otros cultivos y con los observados para trigo en otras regiones, lo que merece más estudio y atención ya que a pesar de que ha sido un objetivo claro del mejoramiento, aparentemente, al menos en las condiciones de Uruguay es probable que no haya logrado los objetivos

deseados de aumento. En un escenario en que los rendimientos han aumentado en forma importante y se acercan al rendimiento potencial o incluso al máximo teórico para el cultivo, es evidente que hay muchos factores influenciando la formación de rendimiento. El lograr un balance apropiado de todos los factores probablemente implique la cuantificación de cada uno de ellos por separado, como objetivos de mejora individuales. En este sentido la simple cuantificación del resultado final puede no ser suficientemente efectiva en lograr balancear todos los factores en juego.

BIBLIOGRAFÍA

- Bogard M, Allard V, Brancourt-Hulmel M, Heumez E, Machet JM, Jeuffroy MH, Gate P, Martre P, Le Gouis J. 2010. Deviation from the grain protein concentration-grain yield negative relationship is highly correlated to post-anthesis N uptake in winter wheat. *J. Exp. Bot.* 61, 4303-4312. doi:10.1093/jxb/erq238.
- Castro M. *et al.* 1992 - 2014. Resultados experimentales de la Evaluación Nacional de Cultivares de Trigo, Informes INASE-INIA. INIA La Estanzuela, Colonia.
- Debaeke PB, Rouet P, Justes E. 2006. Relationship between the normalized SPAD index and the nitrogen nutrition index: Application to durum wheat. *J. Plant Nutr.* 29, 75-92.
- Diaz R, Abadie T. 1998. Rendimiento potencial y brechas tecnológicas de trigo en el Uruguay y Cono Sur, in: Kohli, M., Martino, D. (Eds.), *Explorando Altos Rendimientos En Trigo*. CIMMYT-INIA, La Estanzuela, Uruguay, p. 340.
- Evans LT, Fischer RA. 1999. Yield Potential: Its Definition, Measurement, and Significance. *Crop Sci.* 39, 1544-1551.
- Fischer RA. 2008. The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. *F. Crop. Res.* 105, 15-21. doi:10.1016/j.fcr.2007.04.002
- Gaju O, Allard V, Martre P, Le Gouis J, Moreau D, Bogard M, Hubbart S, Foulkes MJ. 2014. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars. *F. Crop. Res.* 155, 213-223. doi:10.1016/j.fcr.2013.09.003
- Justes E, Mary B, Meynard JM, Machet JM, Thelier-Huche L. 1994. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter wheat crops. *Ann. Bot.* 74, 397-407.
- Martre P, Porter JR, Jamieson PD, Triboi E. 2003. Modeling grain nitrogen accumulation and protein composition to understand the sink/source regulations of nitrogen remobilization for wheat. *Plant Physiol.* 133, 1959-1967. doi:10.1104/pp.103.030585
- Pask AJD, Sylvester-Bradley R, Jamieson PD, Foulkes MJ. 2012. Quantifying how winter wheat crops accumulate and use nitrogen reserves during growth. *F. Crop. Res.* 126, 104-118. doi:10.1016/j.fcr.2011.09.021
- Pierre CS, Trethowan R, Reynolds M. 2010. Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: Association with wheat yield under water deficit. *Funct. Plant Biol.* 37, 166-174. doi:10.1071/FP09174
- Sinclair TR, Amir J. 1992. A model to assess nitrogen limitations on the growth and yield of spring wheat. *F. Crop. Res.* 30, 63-78. doi:10.1016/0378-4290(92)90057-G
- Sinclair TR, de Wit CT. 1975. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science* 189, 565-567. doi:10.1126/science.189.4202.565
- Sinclair TR, Jamieson PD. 2008. Yield and grain number of wheat: A correlation or causal relationship?. Authors' response to «The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson» by R.A. Fischer. *F. Crop. Res.* 105, 22-26. doi:10.1016/j.fcr.2007.07.003
- Triboi E, Martre P, Girousse C, Ravel C, Triboi-Blondel AM. 2006. Unravelling environmental and genetic relationships between grain yield and nitrogen concentration for wheat. *Eur. J. Agron.* 25, 108-118. doi:10.1016/j.eja.2006.04.004
- Triboi E, Triboi-Blondel AM. 2002. Productivity and grain or seed composition: A new

- approach to an old problem - Invited paper. *Eur. J. Agron.* 16, 163-186.
- Vega CRC, Andrade FH, Sadras VO. 2001. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *F. Crop. Res.* 72, 163-175. doi:10.1016/S0378-4290(01)00172-1
- Zhao B, Yao X, Tian Y, Liu X, Cao W, Zhu Y. 2013. Estimation of nitrogen nutrient index on SPAD value of top leaves in wheat. *Shengtai Xuebao/ Acta Ecol. Sin.* 33, 916-924.