

RELACIÓN ENTRE LA BAJA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN INICIO DE ENCAÑAZÓN EN TRIGO (*Triticum aestivum* L.) Y LA CONCENTRACIÓN DE PROTEÍNA EN GRANO

RELATIONSHIP BETWEEN LOW WATER AVAILABILITY AND GRAIN PROTEIN CONCENTRATION IN WHEAT (*Triticum aestivum* L.) AT THE START OF STEM ELONGATION

Quiriban Adriana Elizabet ¹, Mirta Castaño ¹ & María Pereyra Cardozo ^{1*}

Recibido 20/05/2015
Aceptado 04/12/2015

RESUMEN

En la provincia de La Pampa, las limitaciones hídricas ocurren, principalmente, durante el mes de septiembre, coincidiendo con el período de encañazón del trigo (*Triticum aestivum* L.) cultivado a campo. En general, se ha estudiado el efecto sobre el rendimiento cuando el estrés hídrico ocurre en antesis y durante el llenado del grano. El objetivo del trabajo fue analizar el efecto de la baja disponibilidad de agua, en inicio de encañazón, sobre las variables peso y contenido de proteína en grano. Se trabajó en condiciones controladas con tres cultivares de trigo: Buck Malevo, ACA 315 y Baguette Premium 11. El estrés hídrico fue aplicado por suspensión del riego durante 15 días a partir del inicio de encañazón. El contenido relativo de agua en hoja disminuyó por efecto de la suspensión del riego y aumentó el índice de verdor. En las plantas que crecieron con limitaciones hídricas, disminuyó significativamente el número de granos por espiga, mientras que la reducción del peso de los granos fue del 22% en Buck Malevo, 51% en ACA 315 y el 37% en Baguette Premium 11. Asimismo, el porcentaje de proteína en grano aumentó el 43% en ACA 315, el 17% en Baguette Premium 11 y no se modificó significativamente en Buck Malevo. El contenido de nitrógeno en grano se redujo el 31% en ACA 315, el 26% en Baguette Premium 11 y no varió significativamente en Buck Malevo. Estos resultados sugieren que en condiciones de limitaciones hídricas en inicio de encañazón, el cambio contemporáneo de la reducción del peso del grano y el aumento de la concentración de proteína, dependen del genotipo y el patrón de respuesta es similar al observado cuando la deficiencia hídrica ocurre en períodos más avanzados del ciclo del cultivo.

PALABRAS CLAVE: peso del grano, concentración de proteínas, contenido de nitrógeno en grano

ABSTRACT

Soil water constraints in La Pampa province, Argentina occur mainly during September each year, just when wheat (*Triticum aestivum* L.) is at the stage of stem elongation under field conditions. Overall, the yield response of such cereal crop to hydric stress has been studied at anthesis and grain filling stages. The aim of this work was to study the effect of low water availability at the beginning of stem elongation, on weight and protein concentration of wheat grain. The experiment was performed under controlled conditions with three wheat cultivars: Buck Malevo, ACA 315 and Baguette Premium 11. Hydric stress treatment was assessed by interruption of irrigation for a period of 15 days following to the beginning of stem elongation. As a result of irrigation withdrawal, leaf relative water content decreased and greenness index increased. Plants grown under water

Como citar este trabajo:

Quiriban A.E., M. Castaño & M. Pereyra Cardozo, 2015. Relación entre la baja disponibilidad de agua en inicio de encañazón en trigo (*Triticum aestivum* L.) y la concentración de proteína en grano. *Semiárida Rev. Fac. Agron. UNLPam.* 25(2): 19-25

¹ Facultad de Agronomía. UNLPam, * pereyracardozo@agro.unlpam.edu.ar

limitations showed a significant reduction in number of grains per spike, as well as a decrease in grain weight of 22% in Malevo Buck, 51% in ACA 315 and 37% in Baguette Premium 11. Besides, grain protein concentration was increased by 43% in ACA 315 and 17% in Baguette Premium 11, but was not significantly altered in Buck Malevo. Grain nitrogen content was reduced by 31% in ACA 315 and 26% in Baguette Premium 11, but did not vary significantly in Malevo Buck. These results suggest that, under soil hydric limitations at the start of stem elongation, the simultaneous occurrence of grain weight reduction and grain protein concentration increment depend on wheat genotype, with a response pattern being similar to that observed when water deficiency happens in a more advanced period of the crop cycle.

KEY WORDS: grain weight, protein concentration, grain nitrogen content.

INTRODUCCIÓN

Tanto el potencial genético del cultivar de trigo como el ambiente en que éste crece, determinan el contenido de proteína en el grano (Fowler, 2003).

El efecto de la sequía sobre el peso del grano depende del momento en que ocurre y de la intensidad. Calderini *et al.* (2001) expresan que la determinación del peso del grano es afectada por los factores del ambiente que se presentan durante las condiciones ambientales que sucedan en el período de antesis, y también durante el período comprendido entre espigazón y antesis. Mientras que el período crítico que determina el número de granos, se define entre elongación del tallo e inmediatamente después de la floración (Sadras & McDonald, 2012). Esto es, el lapso comprendido desde 20 a 30 días antes de la floración y 10 días después de floración (Satorre *et al.*, 2003; Sadras & McDonald, 2012).

En experimentos, en los que el estrés hídrico fue aplicado después de antesis, se encontró un aumento de la concentración de proteína en el grano, dado que la acumulación de carbohidratos en el grano, es más severamente afectada que el ritmo de acumulación de nitrógeno (Borghì *et al.*, 1986; Panozzo & Eagles 1999; Pleijel *et al.*, 1999; Gooding *et al.*, 2003; Triboi *et al.*, 2003). Bajo estas condiciones, aumenta la translocación de nitrógeno desde los órganos vegetativos, principalmente desde las hojas al grano, y se reduce la acumulación de carbohidratos, generando un incremento de la concentración de nitrógeno en el grano, llevando a una relación negativa significativa entre el rendimiento en grano y la concentración de proteína en grano (Xu *et al.*, 2006).

La provincia de La Pampa pertenece a la Región Semiárida Argentina caracterizada por la baja disponibilidad hídrica, siendo el trigo (*Triticum aestivum* L.) uno de los principales cultivos cuyo rendimiento es afectado por esta limitante (Bono *et al.*, 2010). Dado que se cultiva bajo condiciones de secano, su ciclo vital depende exclusivamente de las lluvias y las variaciones de sus rendimientos son, en parte, atribuibles a la variabilidad interanual de las mismas, las deficiencias hídricas del mes de septiembre explican el 35,8% de la varianza de los rendimientos (Hurtado *et al.*, 2009). Durante este período del año, el trigo en el campo se encuentra en inicio de encañazón, por ello, conocer el efecto del estrés hídrico para esta etapa de crecimiento, sobre el rendimiento y la calidad del grano, es un importante aporte para la región.

En este experimento se investigó el efecto de la baja disponibilidad de agua durante el período de inicio de encañazón, sobre el peso y el contenido de proteínas en grano, en tres cultivares de trigo cuyo rendimiento es estable ante limitaciones hídricas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se llevó a cabo en el invernáculo de la Facultad de Agronomía de la UNLPam. Tres cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L) de ciclo largo y de rendimiento estable en la provincia de La Pampa, fueron seleccionados para la realización de este trabajo: Buck Malevo, ACA 315 y Baguette Premium 11. La estabilidad de los materiales es una comunicación personal del Ing. Agr. Nicolás Romano. Se utilizaron macetas plásticas de 10 litros, conteniendo suelo franco arenoso, donde

se sembraron 7 semillas por maceta. A la semana de la emergencia de las plántulas se raleó, dejando 5 plántulas por maceta.

Se mantuvieron todas las macetas o unidades experimentales sin limitaciones hídricas hasta inicio de encañazón. A partir de este momento, la mitad de las macetas continuaron en capacidad de campo (control) y a la otra mitad se le suspendió el riego durante 15 días (estrés hídrico).

A los 15 días de la suspensión del riego, se determinó el índice de verdor y el Contenido Relativo de agua (CRA) en las hojas. Las determinaciones del índice de verdor se realizaron con el medidor de clorofila Minolta SPAD 502, sobre la última hoja completamente expandida del tallo principal, en un punto medio ubicado entre la base y el extremo superior de la lámina y el margen y la nervadura central de la misma.

En el momento de la cosecha se determinó el número de granos por espiga (N° granos.espiga⁻¹), el peso del grano (mg.grano⁻¹), concentración de proteína en grano (%) por Kjeldahl, y el contenido de N en grano (mg N.grano⁻¹).

Se trabajó con un diseño completamente aleatorizado. El experimento fue un factorial de 3 genotipos, 2 niveles de disponibilidad de agua y 5 repeticiones, por ello se trabajó con 30 macetas o unidades experimentales. Los datos fueron analizados mediante ANOVA y regresión con el software InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2013).

RESULTADOS

En las plantas sometidas a la suspensión del riego, el contenido relativo de agua disminuyó ($p < 0,05$) respecto de las plantas control, siendo similar el comportamiento de los tres genotipos. El índice de verdor aumentó significativamente ($p < 0,05$) al disminuir

la disponibilidad de agua y al comparar el valor promedio por cultivar para esta variable, 38,30; 41,19 y 43,41, para Buck Malevo, ACA 315 y Baguette Premium 11, respectivamente, se encontró una diferencia significativa ($p < 0,05$) entre el primer y tercer genotipo (Tabla 1).

Ante la suspensión del riego, el número de granos por espiga y el peso promedio del grano disminuyeron ($p < 0,05$) respecto de las plantas control. Para este último carácter, la magnitud de la reducción fue diferente según el genotipo ($p < 0,05$), siendo del 22, 51 y 37%, para Buck Malevo, ACA 315 y Baguette Premium 11, respectivamente. Al mismo tiempo, la concentración de proteína en el grano aumentó ($p < 0,05$) en condiciones de baja disponibilidad hídrica

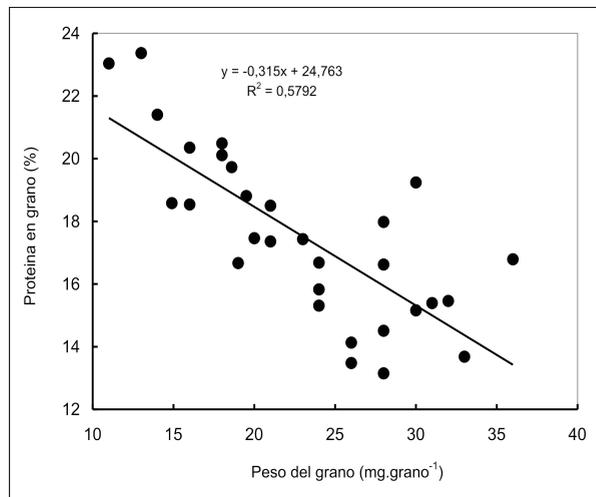


Figura 1. Relación entre la concentración de proteína en grano (%) y el peso del grano (mg.grano⁻¹) en tres genotipos de trigo que crecieron con diferente disponibilidad de agua. Plantas de los genotipos Buck Malevo, ACA 315 y Baguette Premium 11 crecieron continuamente a capacidad de campo (control) o sometidas a la suspensión del riego durante 15 días al inicio de encañazón (suspensión del riego)

Figure 1. Relationship between grain protein concentration (%) and grain weight (mg.grain⁻¹) in three wheat genotypes who grew up with different water availability. Buck Malevo, ACA 315 and Baguette Premium 11 plants genotypes continuously grew at field capacity (control) or under irrigation is suspended for 15 days at the beginning of stem elongation (suspension of irrigation)

Tabla 1. Efecto de la disponibilidad del agua en tres cultivares de *Triticum aestivum* L. Plantas de los genotipos Buck Malevo, ACA 315 y Baguette Premium 11 crecieron continuamente a capacidad de campo (control) o con deficiencia hídrica generada por suspensión del riego durante 15 días al inicio de encañazón (suspensión del riego)

Table 1. Effect of water availability in three cultivars of *Triticum aestivum* L. Plants of the genotypes Buck Malevo, ACA 315 and Baguette Premium 11 continuously grew at field capacity (control) or water deficiency caused by irrigation suspension for 15 days at the beginning of stem elongation (suspension of irrigation)

Genotipo	Tratamiento	CRA (%)	Índice de verdor	Peso grano (mg.grano ⁻¹)	N en grano (mg.grano ⁻¹)	Proteína en grano (%)	granos espiga ⁻¹
Buck Malevo	Control	90,15 a	36,66 c	25,00 b	0,74 abc	16,85bc	21,40 a
	Suspensión de riego	66,44 b	39,94bc	19,50 c	0,63 bcd	18,68 b	12,02 b
ACA 315	Control	88,41 a	39,76bc	29,20 a	0,77 ab	14,81 c	22,55 a
	Suspensión de riego	63,16 b	42,62ab	14,30 d	0,53 d	21,22 a	11,17 b
Baguette Premium 11	Control	85,57 a	41,62ab	30,80 a	0,83 a	15,38 c	26,59 a
	Suspensión de riego	62,49 b	45,20 a	19,40 c	0,61 cd	18,10 b	11,25 b
Significancia							
Genotipo		ns	*	*	ns	ns	ns
Disp. de agua		*	*	*	*	*	*
Genotipo x disp. de agua		ns	ns	*	ns	*	ns

Las medias de la misma columna seguidas con la misma letra no son significativas al $p < 0,05$.

ns: no significativo

* significativo $p < 0,05$

CRA: Contenido Relativo de Agua

respecto del control. El incremento observado fue del 43% en el cultivar ACA 315 y un 17% en Baguette Premium 11 y no se modificó en Buck Malevo (Tabla 1).

Ante la suspensión del riego, el contenido de nitrógeno por grano, disminuyó ($p < 0,05$) el 31% en el cultivar ACA 315 y el 26% en Baguette Premium 11, respecto de las plantas control, y no se observaron cambios significativos en Buck Malevo (Tabla 1).

Al mismo tiempo, se observó que la concentración de proteínas está relacionada negativamente con el peso del grano ($R^2 = 0,58$; Figura 1). Por otra parte, al analizar en conjunto las plantas control y las sometidas a la suspensión del riego se observa una relación significativa entre el contenido de N en grano y el peso del

grano ($p < 0,05$, $R^2 = 0,76$; Figura 2 A). Sin embargo, analizadas de forma separada, la pendiente y la relación entre estas variables es diferente. En las plantas control el R^2 fue de 0,56 ($p < 0,05$) y en las plantas sometidas a la suspensión del riego el R^2 fue de 0,81 ($p < 0,05$; Figura 2 B).

DISCUSIÓN

La provincia de La Pampa se ubica en la Región Triguera V sur. En esta región se encuentran valores altos de proteína en grano que superaron el 12,9%, con zonas superiores a 13,9%, en un año de sequía y bajos rendimientos en grano. Sin embargo, cuando no hay sequía, es una de las regiones de bajo porcentaje, dado que se encuentra entre el 9,7 y 10,8% (Salomón *et al.*, 2013).

En este estudio realizado bajo condiciones controladas, se evaluó el comportamiento de tres genotipos de trigo de ciclo largo sometidos a li-

mitaciones hídricas al inicio de encañazón, y aunque no se encontraron diferencias entre los genotipos en la reducción del CRA al suspender

el riego, hubo diferencias en las variables estudiadas, peso del grano y concentración de proteína en grano (Tabla 1).

En el experimento realizado en este trabajo, se observó una disminución en el número de granos por espiga y un aumento en el contenido de proteínas en el grano por efecto de la suspensión del riego al inicio de encañazón (Tabla 1). Esta reducción del número de destinos puede asociarse con el aumento de la concentración de proteínas en el grano. Triboui & Triboui-Blondel (2002), expresan que si la estructura de la canopia es modificada por la sequía previa a la antesis, la respuesta dependerá de la relación fuente – destino. De esta manera, si el número de granos por planta disminuye, ocurre un efecto de compensación y se mantiene la concentración de proteína por grano; incluso puede aumentar, dado que la relación fuente – destino de nitrógeno es alta, llevando a un aumento en la concentración de proteína en el grano.

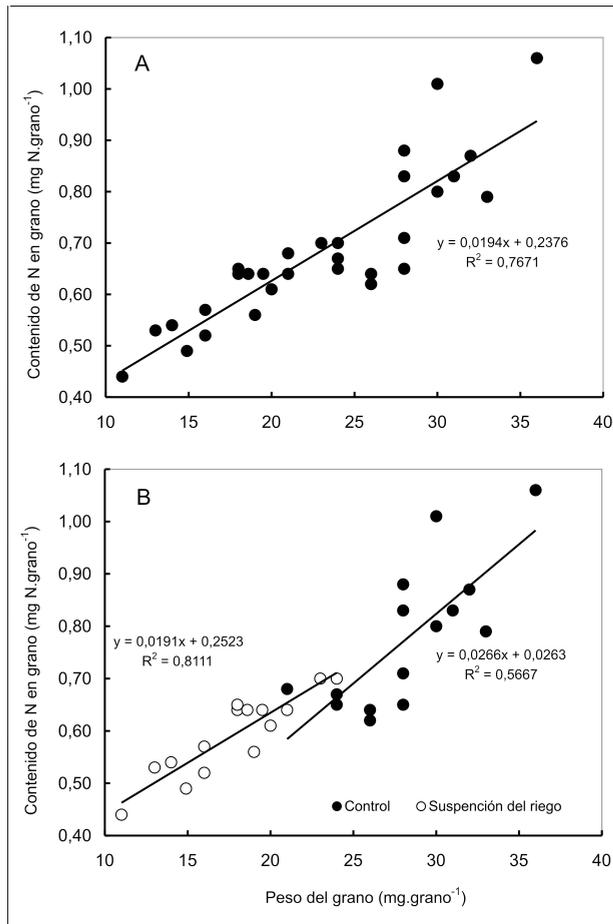


Figura 2. Relación entre el contenido de nitrógeno en grano (mg N.grain⁻¹) y el peso del grano (mg.grain⁻¹). A. Datos analizados conjuntamente para los tres genotipos de trigo que crecieron con diferente disponibilidad de agua. B. Datos analizados por separado, para plantas que crecieron continuamente a capacidad de campo (● control), plantas sometidas a la suspensión del riego durante 15 días al inicio de encañazón (○ suspensión del riego)

Figure 2. Relationship between the content of nitrogen in grain (mg N.grain⁻¹) and grain weight (mg.grain⁻¹). A. Data analyzed jointly for the three genotypes of wheat that grew up with different water availability. B. Data analyzed separately for plants that grew up continuously at field capacity (● control) and plants under irrigation is suspended for 15 days at the beginning of stem elongation (○ irrigation suspension)

Durante el llenado de grano, la fuente de carbono es la fotosíntesis corriente y la fuente de nitrógeno es el absorbido durante antesis y el remobilizado desde las hojas (Nair *et al.*, 1978; Triboui & Triboui-Blondel, 2002), siendo la hoja el principal reservorio de nitrógeno para el grano. El nitrógeno translocado desde la hoja al grano y el contenido de proteínas en el grano, dependen del genotipo

más que del ambiente (Xu *et al.*, 2006). Gaju *et al.* (2014), expresan que el tamaño de la fuente de nitrógeno es lo que determina principalmente la diferencia de la removilización de nitrógeno entre los cultivares. Por otra parte, la concentración de nitrógeno en el grano está regulada por el suministro de nitrógeno al grano (Martre *et al.*, 2003; Martre *et al.*, 2006). Se conoce que existe variabilidad genética en la cantidad de nitrógeno por grano, (Barraclough, *et al.*, 2014), en la eficiencia de utilización del nitrógeno y en el inicio de la senescencia de las hojas en post-antesis. En este experimento se observa que en los tres genotipos hubo una reducción significativa del peso del grano (mg.grano^{-1}) ante limitaciones hídricas, mientras que el aumento en el porcentaje de proteínas fue significativo en ACA 315 y Baguette Premium 11 y no hubo cambios significativos en Buck Malevo. La respuesta observada en el último genotipo, podría deberse a diferencias en el tamaño de la fuente de nitrógeno o en la capacidad de retranslocación.

Se ha encontrado una estrecha relación entre el índice de verdor y el índice de nutrición de nitrógeno en trigo, sugiriendo al índice de verdor como un método fácil para estimar el contenido de nitrógeno en hojas (Gandrup *et al.*, 2004; Prost & Jeuffroy, 2007). Es interesante observar que el cultivar Buck Malevo, tiene el menor valor promedio del índice de verdor respecto de los otros dos cultivares en estudio. Dado que en este trabajo no se cuantificó el contenido de clorofila ni el de nitrógeno en las hojas, no se conoce su variación al disminuir el CRA foliar. Por otra parte, si se acepta como un indicador del status de nitrógeno de las hojas, permite expresar que este genotipo tiene un menor contenido de nitrógeno en esos órganos, y en consecuencia, menor disponibilidad de nitrógeno para removilizar al grano. Esta característica podría explicar que no se haya manifestado un incremento en la concentración de proteína en el grano de las plantas sometidas a la suspensión del riego, a diferencia de lo observado en los otros dos cultivares (Tabla 1).

El aumento del índice de verdor al disminuir la disponibilidad de agua coincide con lo observado por Marengo *et al.*, (2009) y por Martínez

& Guiamet (2004), quienes observaron una relación negativa entre los valores de SPAD y el contenido de agua en hoja. Por otro lado, Mirasón *et al.*, (2010) encontraron, en genotipos de trigo creciendo bajo las mismas condiciones hídricas, que el potencial agua de la hoja bandera variaba según el sistema de labranza, hallando una relación directa entre el potencial hídrico foliar y el índice de verdor en trigos de ciclo intermedio de secano.

El índice de verdor está relacionado directamente con el contenido de clorofila en hojas, sin embargo, el contenido de agua en las hojas afecta las lecturas de SPAD y en consecuencia modifica la relación entre el índice de verdor y el contenido de clorofila (Marengo *et al.*, 2009; Martínez & Guiamet, 2004). Ante la disminución del CRA, ocurre un incremento en las lecturas de SPAD debido a una disminución en la transmitancia aparente de las hojas a 650 nm respecto a 940nm (Martínez & Guiamet, 2004). Por esta razón, el aumento en la reflectancia puede atribuirse a una disminución en el contenido de clorofila (Grant, 1987).

La baja disponibilidad de agua en el grano afecta, en mayor medida, la acumulación de carbono respecto de la síntesis de proteína, evidenciándose en un aumento del contenido de estas últimas en el grano (Triboi *et al.*, 2003). En trigo, cuando el estrés hídrico ocurre después de antesis, se encontró en los granos una reducción en el número y el peso de los mismos, y un aumento en la concentración de proteína (Borghetti *et al.*, 1986; Daniel & Triboi, 2002; Fowler, 2003; Beltrano *et al.*, 2006). Estos resultados sugieren una relación negativa entre el peso del grano y la concentración de proteína cuando el estrés hídrico ocurre después de antesis (Daniel & Triboi, 2002; Triboi & Triboi-Blondel, 2002), aunque esta relación también fue encontrada en nuestro experimento ($R^2 = 0,58$; $p < 0,05$) bajo condiciones de limitaciones hídricas durante el período de inicio de encañazón (Figura 1).

El contenido de nitrógeno por grano provee más información que la concentración de proteínas, cuya variación puede estar afectada por la disponibilidad de carbono y no por el proceso de acumulación de proteínas (Triboi-Triboi Blon-

del., 2002). La acumulación de materia seca y el contenido de nitrógeno en el grano están relacionados y, en condiciones de baja disponibilidad de agua, se reduce la materia seca acumulada en el grano y con ello disminuye el contenido de nitrógeno por grano (Triboi *et al.*, 2003). Esta reducción en el contenido de nitrógeno en grano al disminuir el peso del mismo, fue observado en los cultivares ACA 315 y Baguette Premium 11 y no se expresó en Buck Malveo. Este último genotipo tuvo un comportamiento diferente, respecto de los otros cultivares, en la acumulación simultánea del carbono y del nitrógeno en condiciones hídricas limitantes.

En este experimento también se encontró una relación positiva entre el peso del grano y la cantidad de nitrógeno por grano (Figura 2 A), sin embargo, el grado de relación entre ambas variables se modificó según las condiciones de crecimiento de las plantas.

En las plantas que crecieron sin limitaciones hídricas el peso del grano explica en un 56% ($p < 0,05$) el contenido de nitrógeno en los mismos, mientras que en las plantas sometidas a la suspensión del riego la explicación fue del 81% ($p < 0,05$, Figura 2 B). Esta diferencia podría deberse a que la relación entre ambas variables depende del peso del grano. El máximo peso del grano en las plantas que crecieron con deficiencias hídricas fue de 25 mg, mientras que en las plantas control el peso del grano varió entre 25 y 37 mg. De manera que con un peso de grano de hasta 25 mg la relación entre el peso del grano y el contenido de nitrógeno en el mismo es mayor que cuando el peso del grano supera los 25 miligramos.

También se puede pensar que bajo condiciones de limitaciones hídricas, se acelera la senescencia de la hoja bandera y con ello la removilización del N al grano. En algunos trabajos (Gaju *et al.*, 2011; Gaju *et al.*, 2014) se expresa que el control genético de la removilización del nitrógeno está asociado a la regulación de la senescencia de la hoja, y se encontró una relación negativa entre el N removilizado desde las hojas y la duración de la senescencia de la hoja bandera después de ante-

sis. El inicio temprano de la senescencia de la hoja bandera favorece la relación entre el contenido de nitrógeno y el peso del grano. Esta relación, también observada en nuestro experimento, es interesante, dado que la composición de las fracciones proteicas del grano dependen principalmente de la cantidad total de nitrógeno por grano (Triboi *et al.*, 2003; Martre *et al.*, 2006).

Se puede concluir entonces que los resultados observados en plantas de trigo que crecieron bajo condiciones hídricas limitantes durante el período de pre-antesis, coinciden con aquellos encontrados cuando la deficiencia hídrica es aplicada durante el período de post antesis. Asimismo, se observa que existe variabilidad genética en la respuesta simultánea del peso del grano, en la concentración de proteínas y en el contenido de nitrógeno al disminuir la disponibilidad de agua.

Por otra parte, se encuentran divergencias en la relación entre la concentración de proteínas y la calidad panadera. Acuña *et al.* (2005) expresan que el aumento en la concentración de proteínas no es un indicador de una mejora en la calidad panadera. Por su parte, de la Horra *et al.* (2012) encontraron una fuerte asociación entre los porcentajes de gluten húmedo, gluten seco, la extensibilidad de las masas y el contenido de proteínas. No obstante, el aumento en la concentración de proteínas en grano en trigos que crecen en ambientes semiáridos, mejora el valor nutricional y podría ser una estrategia útil para mejorar la calidad nutritiva de los granos de cereales (García del Moral *et al.*, 2007). La importancia nutricional de la proteína de trigo no se debe subestimar, sobre todo en los países menos desarrollados, donde el pan puede asumir una parte sustancial de la dieta (Shewry, 2009)

BIBLIOGRAFÍA

- Acuña M.L., R. Savin, J.A. Curá & G.A. Slafer. 2005. Grain protein quality in response to changes in pre-anthesis duration in wheats released in 1940, 1964 and 1994. *J. Agron. Crop Sci.* 191: 226-232.
- Bänzinger M., B. Feil & P. Stamp. 1994. Competition between nitrogen accumulation and grain growth for carbohydrates during grain

- filling of wheat. *Crop Sci.* 34: 440-446.
- Barracough P.B., R. Lopez-Bellido & M.J. Hawkesford. 2014. Genotypic variation in the uptake, partitioning and remobilization of nitrogen during grain-filling in wheat. *Field Crops Res.* 156: 242-248.
- Beltrano J., M.G. Ronco & M.C. Arango. 2006. Soil drying and rewatering applied at three grain developmental stages affect differentially growth and grain protein deposition in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Braz. J. Plant Physiol.* 18: 341-350.
- Bono A., A. Quiroga & I. Frasier. 2010. El cultivo de trigo en la región semiárida y subhúmeda pampeana. Publicación Técnica N° 79. INTA, EEA Anguil, La Pampa.
- Borghini B., M. Corbellini, M. Cattaneo, M.E. Fornasari & L. Zucchelli. 1986. Modification of the sink/source relationships in bread wheat and its influence on grain yield and grain protein content. *J. Agron. Crop Sci.* 157: 245-254.
- Calderini D.F., R. Savin, L.G. Abeledo, M.P. Reynolds & G.A. Slafer. 2001. The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. *Euphytica* 119: 199-204.
- Carter G.A. & D.C. McCain. 1993. Relationship of leaf spectral reflectance to chloroplast water content determined using NMR microscopy. *Remote Sens. Environ.* 46: 305-310.
- Daniel C. & E. Triboi. 2002. Changes in wheat protein aggregation during grain development: effects of temperatures and water stress. *Eur. J. Agron.* 16: 1-12.
- de la Horra A.E., M.L. Seghezze, E. Molfese, P.D. Ribotta & A.E. León. 2012. Indicadores de calidad de las harinas de trigo: índice de calidad industrial y su relación con ensayos predictivos. *Agriscientia* 29: 81-89.
- Di Rienzo J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada & C.W. Robledo. 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Fowler D.B. 2003. Crop nitrogen demand and grain protein concentration of spring and winter wheat. *Agron. J.* 95: 260-265.
- Gaju O., V. Allard, P. Martre, J.W. Snape, E. Heumez, J. LeGouis, D. Moreau, M. Bogard, S. Griffiths, S. Orford, S. Hubbart & M.J. Foulkes. 2011. Identification of traits to improve the nitrogen-use efficiency of wheat genotypes. *Field Crops Res.* 123: 139-152.
- Gaju O., V. Allard, P. Martre, J.W. Snape, J. LeGouis, D. Moreau, M. Bogard, S. Hubbart & M.J. Foulkes. 2014. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars. *Field Crops Res.* 155: 213-223.
- Gandrup M.E., F.O. García, K.P. Fabrizzi & H.E. Echeverría. 2004. Evolución de un índice de verdor en hoja para evaluar el status nitrogenado en trigo. *RIA Revista de Investigaciones Agropecuarias* 33: 105-121.
- García del Moral L.F., Y. Harrabti, V. Martos & C. Royo. 2007. Environmentally induced changes in amino acid composition in the grain of durum wheat grown under different water and temperature regimes in a Mediterranean environment. *J. Agric. Food Chem.* 55: 8144-8151.
- Gooding M.J., R.H. Ellist, P.R. Sherry & J.D. Schofield. 2003. Effects of restricted water availability and increased temperature on the grain filling, drying and quality of winter wheat. *J. Cereal Sci.* 37: 295-309.
- Grant L. 1987. Diffuse and specular characteristics of leaf reflectance. *Remote Sens. Environ.* 22: 309-322.
- Hurtado R., A. Faroni, G. Murphy, L. Serio & M.E. Fernandez Long. 2009. Deficiencia de agua en el suelo crítica para el rendimiento del trigo en la región pampeana argentina. *Rev. Fac. Agron. UBA* 1: 1-12.
- Martre P., J.R. Porter, P.D. Jamieson & E. Triboi. 2003. Modeling grain nitrogen accumulation and protein composition to understand the sink/source regulations of nitrogen remobilization for wheat. *Plant Physiol.* 133: 1959-1967.
- Martre P., P.D. Jamieson, M.A. Semenov, R.F. Zyskowski, J.R. Porter & E. Triboi. 2006. Modelling protein content and composition in relation to crop nitrogen dynamics for wheat. *Eur. J. Agron.* 25: 138-154.
- Marenco R.A., S.A. antezana-Vera & H.C.S. Nascimento. 2009. Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and SPAD-502 readings in six Amazonian tree species. *Photosynthetica* 47: 184-190.
- Martínez D.E. & J.J. Guiamet. 2004. Distortion of the SPAD502 chlorophyll meter readings by changes in irradiance and leaf water status. *Agronomie, EDP Sciences* 24: 41-46.
- Mirassón H.R., M.L. Faraldo, M.N. Fioretti, M. Miravalles & R.E. Bredan. 2010. Relaciones

- entre el índice de verdor y el nivel hídrico foliar en trigo con diferentes sistemas de labranza. *Phyton* 79: 183-187.
- Nair T.V.R., H.L. Grover & Y.P. Abrol. 1978. Nitrogen metabolism of the upper three leaf blades of wheat at different soil nitrogen levels. *Physiol. Plant.* 42: 293-300.
- Panozzo J F & H.A. Eagles. 1999. Rate and duration of grain filling and grain nitrogen accumulation of wheat cultivars grown in different environments. *Aust. J. Agric. Res.* 50: 1007-1015
- Pleijel H., L. Mortensen, J. Fuhrer, K. Ojanperä & H. Danielsson. 1999. Grain protein accumulation in relation to grain yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) grown in open-top chambers with different concentrations of ozone, carbon dioxide and water availability. *Agric. Ecosyst. Environ.* 72: 265-270.
- Prost L. & M.H. Jeuffroy. 2007. Replacing the nitrogen nutrition index by the chlorophyll meter to assess wheat N status. *Agron. Sustainable Develop.* 27: 321-330.
- Salomón N., B. Aldalur, M. Cuniberti & R. Miranda. 2013. Distribución de la calidad del trigo pan argentino utilizando mapas del sistema de información geográfica. *RIA* 39: 41-50.
- Sadras V. & G. McDonald. 2012. Water use efficiency of grains crops in Australia: principles, benchmarks and management. Grains Research and Development Corporation. The University of Adelaide. Australia.
- Satorre E.H., R.L. Benech Arnold, G.A. Slafer, E.B. de la Fuente, D.J. Miralles, M.E. Otegui & R. Savin. 2003. Producción de granos. Editorial Facultad de Agronomía. UBA.
- Shewry P.R. 2009. Wheat. *J. Exp. Bot.* 60: 1537-1553.
- Triboi E., A. Abad, A. Michelena, J. Loveras, J.L. Ollier & C. Daniel. 2000. Environmental effects on the quality of two wheat genotypes: 1. Quantitative and qualitative variation of storage proteins. *Eur. J. Agron.* 13: 47-64.
- Triboi E. & A.M. Triboi-Blondel. 2002. Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem. *Eur. J. Agron.* 16: 163-186.
- Triboi E., P. Martre & A.M. Triboi-Blondel. 2003. Environmentally-induced changes in protein composition in developing grains of wheat are related to changes in total protein content. *J. Exp. Bot.* 388: 1731-1742.
- Xu Z.Z., Z.W. Yu & D. Wang. 2006. Nitrogen translocation in wheat plants under soil water deficit. *Plant Soil* 280: 291-303.
- Zadocks J.C., T.T. Chang & C.F. Konzak. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14: 415-421.