

DIFERENCIAS EN LA ABSORCIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE NITRÓGENO ENTRE VARIEDADES ALTAS Y SEMIENANAS DE TRIGO*

P. PÉREZ PÉREZ**

R. MARTÍNEZ-CARRASCO**

SUMMARY: Total nitrogen content at maturity was similar in the winter wheat varieties Splendeur, Maris Huntsman and the semi-dwarf Hobbit compared in a field trial. However, the total nitrogen content at anthesis was lower in Hobbit, which absorbed more nitrogen after this stage. Nitrogen taken up by the crop prior to anthesis accounted for 75 % to 97 % of the nitrogen content at maturity. About 71 % of total plant nitrogen at maturity was present in the grain, this fraction being similar in all the varieties. There was a negative correlation between nitrogen uptake and dry weight loss in the straw after anthesis; in Hobbit, the elevation and slope of the regression line were higher than in the other two varieties. The nitrogen contents of the whole plant and the grain were more closely related to dry weights than to nitrogen concentrations. The nitrogen concentration of the grain was lower in Hobbit, which produced a higher grain yield, than in the other two varieties.

RESUMEN: El contenido total de nitrógeno en la madurez fue similar en las variedades Splendeur, Maris Hunsman y la semienana Hobbit, cuando se compararon en un experimento de campo. Pero en la antesis fue menor en Hobbit, que absorbió mayor cantidad del nutriente después de este estadio. Entre el 75 % y el 97 % del nitrógeno exportado por el cultivo se absorbió antes de la antesis. Un 71 % del nitrógeno de la planta en la madurez se encontró en el grano, siendo similar esta fracción en las tres variedades. Hubo una correlación negativa entre la absorción de nitrógeno y la pérdida de peso de la paja después de la antesis; en Hobbit esta relación tuvo más elevación y pendiente que en las otras dos variedades. Los contenidos de nitrógeno de la planta entera y del grano guardaron una relación más estrecha con el peso seco que con la concentración del nutriente. En Hobbit, que tuvo mayor producción de grano, la concentración de nitrógeno en el mismo fue menor que en las otras dos variedades.

* Parte del Proyecto 0050/81 de la Comisión Asesora de Investigación Científica y Técnica.

** Centro de Edafología y Biología Aplicada. Apartado 257. Salamanca.

INTRODUCCIÓN

En los últimos treinta años se ha aumentado la producción de trigo con la selección de nuevas variedades de cultivo (AUSTIN et al., 1980). Debido a que gran parte del valor nutricional del trigo está determinado por su contenido en proteína, es necesario seleccionar variedades con producciones altas y altos porcentajes de proteína en el grano. Esta selección resulta a veces difícil porque un porcentaje alto de proteínas puede asociarse negativamente con la producción (MCNEAL et al., 1972). Pero la posibilidad de desarrollar cultivos con producción de grano y porcentaje de proteína en el grano superiores a los de uso corriente, ha sido indicada por varios autores (DUFFIELD et al., 1972; HUCKLESBY et al., 1971).

El contenido proteínico del grano depende primordialmente de las condiciones ambientales (SING, 1981), del fertilizante nitrogenado (BATEY & REYNISH, 1976), y también del genotipo. Se sabe que hay variedades de trigo que creciendo en las mismas condiciones dan cosechas de grano de diferente contenido proteínico. El aumento de este contenido puede obtenerse aumentando la eficiencia de utilización del nitrógeno, con una mejora de la capacidad de absorción del sistema radicular, o con una movilización mayor de los compuestos nitrogenados desde los órganos vegetativos al grano (BHATIA, 1975; AUSTIN et al., 1977). La distribución de nitrógeno entre el grano y la paja es aproximadamente 70:30 (MCNEAL et al., 1966). Muchos autores han demostrado que existe variabilidad genética en la eficiencia de la redistribución del nitrógeno, expresada en términos de porcentaje del nitrógeno total en el grano (índice de cosecha de nitrógeno) (DESAI & BHATIA, 1978; HALLORAN & LEE, 1979).

En este artículo se estudian las diferencias en la absorción de nitrógeno y su acumulación en el grano de tres variedades de trigo que crecieron en las mismas condiciones en Salamanca, dos de ellas originarias de Cambridge (Inglaterra), no cultivadas antes en esta zona, y la tercera de origen francés e introducida hace años. Una de las variedades inglesas es semienana (Hobbit). También se han examinado las relaciones entre la absorción de nitrógeno y la producción de materia seca total y de grano. El estudio del crecimiento y la producción de estas variedades se ha publicado en otro lugar (PÉREZ & MARTÍNEZ-CARRASCO, 1984b).

MATERIAL Y MÉTODOS

El experimento se llevó a cabo en Salamanca durante el período 1982-83. Se compararon las tres variedades de trigo de invierno (*Triticum aestivum* L.) Splendeur, Maris Huntsman y la semienana Hobbit, en un diseño de parcelas

partidas, con cuatro parcelas principales, las tres variedades en subparcelas, y dos repeticiones. Los detalles experimentales se describen en otro artículo (PÉREZ & MARTÍNEZ-CARRASCO, 1984b). En las muestras tomadas poco antes de la antesis (7 de Junio) y en la madurez (19 de Julio) se separaron las distintas partes de la planta, se secaron a 80°C durante 24 h y, tras moler la muestra, se determinó el contenido de nitrógeno mediante electrodo específico de amonio después de una digestión Kjeldahl.

Los análisis de la varianza de los datos, las correlaciones y regresiones de los mismos, así como la comparación de líneas de regresión, se hicieron de acuerdo con SNEDECOR y COCHRAN (1967). Los resultados de los análisis estadísticos se consideraron significativos cuando superaron el nivel de probabilidad 0,05.

RESULTADOS

Concentración de nitrógeno

Durante el período de crecimiento del grano la concentración de nitrógeno disminuyó en las estructuras de la espiga (glumas y raquis) y en el resto del tallo (Tabla 1). Poco antes de la antesis, la concentración en la espiga de

TABLA I
CONCENTRACIÓN DE NITRÓGENO (% DE PESO SECO) EN LAS DIVERSAS PARTES DE LA PLANTA EN LA PREANTESIS (3-6 DÍAS ANTES DE LA ANTESIS) Y EN LA MADUREZ EN TRES VARIEDADES DE TRIGO. E.S.D., ERROR STANDARD DE LA DIFERENCIA

	Splendeur	Hobbit	M. Huntsman	E.S.D.
Preantesis				
Espiga	2,05	1,91	2,19	0,071
Resto tallo	1,63	1,43	1,61	0,088
Madurez				
Grano	2,62	2,33	2,58	0,099
Glumas y raquis	0,73	0,80	0,84	0,052
Resto tallo	0,47	0,53	0,54	0,065

Hobbit era significativamente inferior que en Maris Huntsman y también inferior que en Splendeur. En la madurez, fue significativamente inferior en el grano de Hobbit que en el de las otras dos variedades y no hubo diferencias significativas entre ellas en la concentración de nitrógeno de las glumas y el raquis. La concentración en el resto del tallo, que poco antes de la antesis era mayor en Splendeur y Maris Huntsman, disminuyó más en estas varieda-

des hasta la madurez, pero las diferencias no alcanzaron significación en ninguna de las dos fechas.

Contenido de nitrógeno

El contenido total de nitrógeno de la planta por unidad de superficie (Tabla 2) era, poco antes de la antesis, menor en Hobbit que en las otras dos

TABLA 2
CONTENIDO DE NITRÓGENO (g m^{-2}) EN LAS DIVERSAS PARTES
DE LA PLANTA EN LA PREANTESIS Y EN LA MADUREZ, EN TRES VARIEDADES DE TRIGO

	Splendeur	Hobbit	M. Huntsman	E.S.D.
Preantesis				
Espiga	3,94	3,49	2,45	0,383
Resto tallo	15,55	13,11	15,78	2,016
Total	19,49	16,60	18,23	2,360
Madurez				
Grano	14,93	15,71	12,91	1,025
Glumas y raquis	1,48	1,83	1,24	0,139
Espiga	16,41	17,54	14,15	1,114
Resto tallo	4,13	4,21	4,68	0,561
Total	20,54	21,75	18,83	1,356
Por grano (mg)	0,904	0,713	0,989	0,028

variedades, aunque las diferencias no fueron significativas. La mayor proporción del contenido total correspondía al resto del tallo (tallo + hojas), cuyo contenido era inferior en Hobbit. El contenido de la espiga era significativamente más alto en Splendeur y Hobbit, siendo esta variedad, por tanto, la que tenía una mayor proporción de este contenido total en la espiga. Durante el crecimiento del grano la espiga de Hobbit aumentó el contenido en mayor cuantía que las otras variedades. En la madurez, tanto el contenido total como el contenido del grano (g m^{-2}) fueron mayores en Hobbit y menores en Maris Huntsman, sin diferencias significativas. Pero el contenido de nitrógeno por grano fue significativamente más bajo en Hobbit, que tuvo más espigas por metro cuadrado y más granos por espiga. El contenido de las glumas y el raquis (g m^{-2}) fue significativamente más alto en Hobbit. No hubo diferencias significativas en el contenido del resto del tallo en la madurez, que fue ligeramente más alto en Maris Huntsman.

El índice de cosecha de nitrógeno (expresado como porcentaje del nitrógeno total recuperado en el grano) fue similar en las tres variedades (73, 72 y 69 % para Splendeur, Hobbit y Maris Huntsman, respectivamente).

Desde poco antes de la antesis hasta la cosecha final, el contenido total de la planta aumentó en una proporción muy pequeña en las variedades Splendeur (1,04 g m⁻², 5,05 %) y Maris Huntsman (0,60 g m⁻², 3,02 %); en Hobbit la absorción de nitrógeno durante dicho periodo fue más alta (5,15 g m⁻², 24 %). Por tanto, el nitrógeno del grano procedió en su mayor parte de la redistribución de compuestos nitrogenados absorbidos antes de la antesis y almacenados en otras partes de la planta. La pérdida de nitrógeno del tallo durante el periodo citado fue mayor en Splendeur y Maris Huntsman (73,5 % y 70 % de su contenido inicial, respectivamente), que en Hobbit (68 %). La pérdida de nitrógeno de las glumas y el raquis fue mayor en Splendeur (63 %) y similar en Hobbit y Maris Huntsman (52 y 51 %, respectivamente).

DISCUSIÓN

El contenido total de nitrógeno de la planta en la madurez no presentó diferencias entre variedades. Splendeur y Maris Huntsman tenían poco antes de la antesis un contenido mayor que Hobbit, pero ésta absorbió más nitrógeno durante el crecimiento del grano y compensó la diferencia. En las tres variedades estudiadas, el nitrógeno presente en las plantas, poco antes de la antesis y en la madurez, estuvo relacionado muy significativamente con la materia seca total en las mismas fechas ($r = 0,92$ y $0,88$, respectivamente), y el contenido de nitrógeno del grano lo estuvo también con la producción del mismo ($r = 0,87$). Se ha obtenido asimismo una relación muy significativa ($r = 0,92$) entre la absorción de nitrógeno desde poco antes de la antesis hasta la madurez y el aumento de peso seco total de la planta durante el mismo periodo (Fig. 1). Por otra parte, la relación entre el contenido de nitrógeno total de la planta y la concentración total de nitrógeno también fue significativa ($r = 0,66$ y $0,67$, respectivamente), aunque más baja que la del contenido con el peso seco. La correlación múltiple con ambos factores fue muy significativa ($R = 0,99$ para las dos fechas), observándose la mayor importancia del peso seco ($F_{\text{peso}} = 1446$ y $F_{\%N} = 361$ en la preantesis; $F_{\text{peso}} = 4616$ y $F_{\%N} = 1809$ en la madurez). Todo ello indica que fue el crecimiento de la planta o del grano la principal causa de variación en el contenido de nitrógeno de los mismos, siendo de menor importancia la concentración de nitrógeno, como ya encontraron AUSTIN et al. (1977). La relación positiva encontrada entre el peso y el contenido de nitrógeno se debe a que tanto el incremento en materia seca como la absorción y reducción del nitrato son procesos que dependen de la fijación fotosintética de carbono (AUSTIN et al., 1977). En el grano no se ha encontrado relación entre el contenido de nitrógeno y la concentración del mismo ($r = 0,01$), probablemente porque esta última estuvo dentro del nivel de suficiencia.

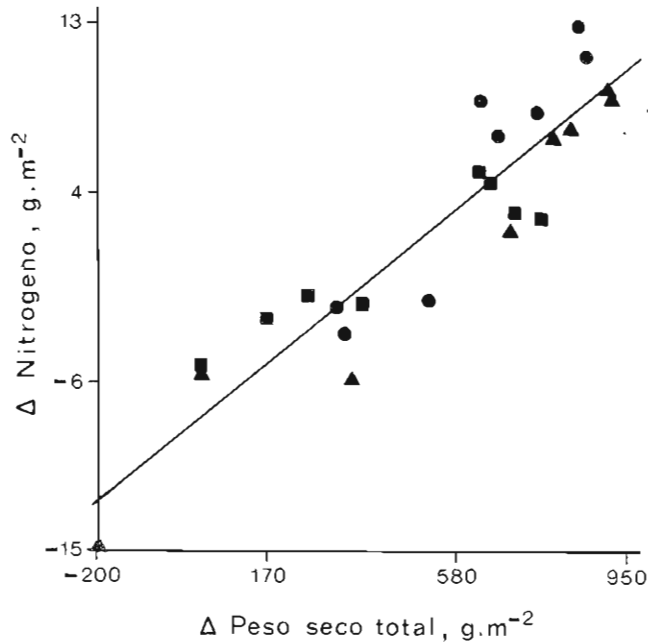


FIG. 1. Relación entre el incremento de nitrógeno de la planta y el cambio del peso seco total, entre la preantesis y la madurez.

$$y = 8,26 + 0,02 (\pm 0,002) x; r = 0,92$$

• Hobbit, ▲ Splendeur, ■ Maris Huntsman.

Se han encontrado diferencias, entre las variedades, en la absorción de nitrógeno durante el crecimiento del grano. Hobbit tuvo, en este periodo, mayor producción fotosintética (PÉREZ y MARTÍNEZ CARRASCO, 1984b), y por tanto mayor disponibilidad total de asimilados que pudieran usarse en la absorción de nitrógeno. Splendeur y Maris Huntsman, con menor fotosíntesis y por ello menor absorción de nitrógeno, atendieron a la demanda del grano movilizandolos compuestos nitrogenados almacenados en el tallo en mayor proporción que Hobbit. AUSTIN et al. (1977) obtuvieron una relación negativa entre la absorción de nitrógeno durante el crecimiento del grano y la pérdida de peso de la paja en el mismo periodo, que es consecuencia de la relación antes indicada de la fotosíntesis con la asimilación de nitrógeno y el aumento en peso. En nuestro experimento, la absorción de nitrógeno por la planta, desde poco antes de la antesis hasta la madurez, fue también mayor cuando se ganó más, o se perdió menos, en el peso de la paja durante el crecimiento del grano ($r = 0,87$). Sin embargo, hubo diferencias entre las variedades en la relación entre los dos factores (Fig. 2): la ecuación de la recta obtenida para Hobbit ($r = 0,88$) difirió significativamente en su elevación ($F = 12,5$) de la que se obtuvo para Splendeur y Maris Huntsman ($r = 0,96$); la diferencia

entre pendientes estuvo próxima a la significación también ($F = 3,25$). Es decir, Hobbit absorbió más nitrógeno para la misma ganancia o pérdida de peso de la paja que las otras dos variedades, lo que implica que la fotosíntesis de la planta durante ese periodo fue más eficiente para la absorción de nitrógeno en Hobbit.

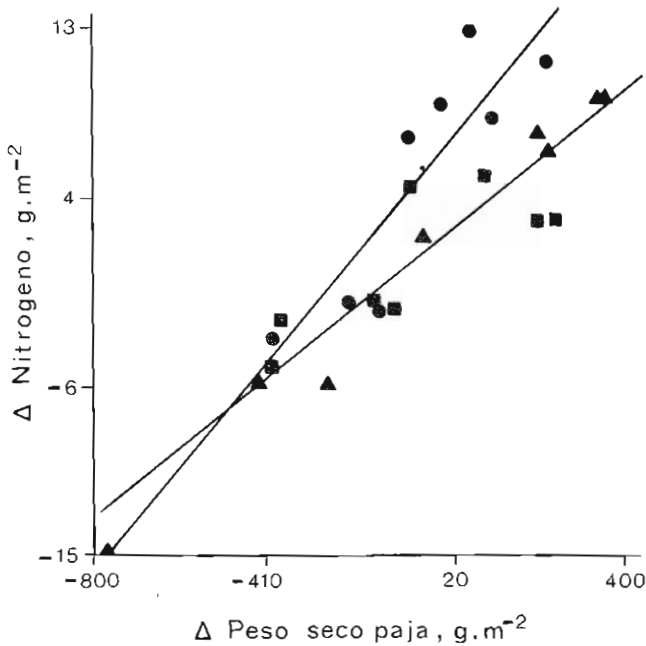


FIG. 2. Relación entre el incremento de nitrógeno de la planta y el cambio del peso seco de la paja desde la preantesis a la madurez.

Hobbit, $y = 6,92 + 0,03 (\pm 0,006) x$; $r = 0,88$.

Splendeur y Maris Huntsman, $y = 2,08 + 0,02 (\pm 0,002) x$; $r = 0,94$.

• Hobbit, ▲ Splendeur, ■ Maris Huntsman.

Más del 95 % del nitrógeno total presente en la madurez, en Splendeur y Maris Huntsman, y más del 75 % en Hobbit, se encontraba en la planta poco antes de la antesis. Estos resultados coinciden con los de AUSTIN et al. (1977) y SPRATT y GASSER (1970). Sin embargo, HUCKLESBY et al. (1971) y SPIERTZ y ELLEN (1978) obtuvieron porcentajes de absorción después de la antesis del 48 % del total, indicando que, en condiciones favorables de crecimiento, más de la mitad de la proteína del grano puede derivarse de la absorción de nitrógeno por la planta durante el crecimiento de aquel. En alguno de nuestros experimentos en macetas (PÉREZ et al., 1983) también se han obtenido porcentajes altos de absorción después de la antesis. En este experimento, la fotosíntesis después de la antesis fue alta y por ello la baja absorción de nitrógeno durante este periodo podría deberse a una pobre actividad

de las raíces o a la escasa asimilabilidad del nitrógeno en el suelo (SPIERTZ & HAAR, 1978).

Los resultados de este experimento (PÉREZ & MARTÍNEZ-CARRASCO, 1984b) indican que la acumulación de carbohidratos en el grano se debió principalmente a la fotosíntesis posterior a los 3-6 días antes de la antesis. Sin embargo las diferencias encontradas, entre los 3-6 días antes de la antesis y la madurez, en el contenido de nitrógeno total (absorción) y en el contenido de las distintas partes de la planta (relocación) indican que los compuestos nitrogenados acumulados en el grano procedieron de la redistribución del nitrógeno del tallo más que de su absorción después de la antesis. De lo que se concluye que el origen de los carbohidratos y de los compuestos nitrogenados acumulados en el grano es distinto.

Los valores obtenidos para los índices de cosecha de nitrógeno (entre 0,73 y 0,69) son comparables a los obtenidos por otros autores (AUSTIN et al., 1977; SPIERTZ & ELLEN, 1978). Como encontraron AUSTIN et al. (1977), hubo una débil pero significativa correlación positiva ($r = 0,41$) entre el índice de cosecha de nitrógeno (ICN) y el índice de cosecha de grano (ICG); sin embargo, se debió solamente a la variedad Splendeur ($r = 0,72$), pues en las otras dos los índices fueron independientes. En Splendeur el ICN disminuyó al aumentar el contenido de nitrógeno total y, dada la relación positiva entre el contenido de nitrógeno y el peso totales de la planta, aumentaron el contenido y la concentración de nitrógeno en la paja, junto con su peso. Las expresiones utilizadas para obtener los índices de cosecha son:

$$\text{ICG} = \frac{G}{G + P} \quad \text{ICN} = \frac{G \cdot C_g}{G \cdot C_g + P \cdot C_p}$$

donde G es el peso del grano, P el peso de la paja, y C_g y C_p las concentraciones de nitrógeno del grano y la paja, respectivamente. En todas las variedades hubo relación positiva entre el peso y el contenido de nitrógeno en el grano, pero sólo en Splendeur se dio esta relación en la paja; esta última relación hizo que existiese correlación positiva entre el ICN y el ICG en Splendeur. La asociación de los índices de cosecha sería ventajosa si su aumento incrementase la producción sin perder calidad. No obstante, en Splendeur, al aumentar el ICN disminuyó la calidad del grano, por lo que la correlación entre los índices de cosecha no confirió ninguna superioridad a esta variedad.

Los porcentajes de nitrógeno obtenidos fueron altos comparados con los de otros autores (AUSTIN et al., 1977; SPIERTZ & HAAR, 1978; PEARMAN et al., 1978) y similares a los obtenidos en algunos de nuestros experimentos en el campo (PÉREZ & MARTÍNEZ-CARRASCO, 1984a). Hobbit, que fue la variedad con mayor producción, tuvo un porcentaje de nitrógeno en el grano significativamente inferior al de las otras variedades, como también encontraron AUSTIN et al. (1977) y PEARMAN et al. (1978). Por tanto, desde el punto de vista de calidad del grano (% proteína), Hobbit fue inferior. Esto no signi-

fica, sin embargo, que producciones altas de grano deban ir siempre asociadas con baja calidad en proteína. En numerosos trabajos se obtiene una relación inversa entre producción de grano y contenido en proteína (MCNEAL et al., 1972; LOFFLER & BUSCH, 1982) que puede deberse a la competencia por el carbono entre la síntesis de proteínas y otros procesos metabólicos. Pero otros autores (HUCKLESBY et al., 1971; JOHNSON et al., 1978; THORNE, 1981) sugieren que esta relación inversa no es inevitable. Para aumentar el nitrógeno del grano debe aumentarse, por un lado, la eficiencia de translocación de nitrógeno al grano y por otro la producción de fotosintatos necesarios para la asimilación de nitrógeno. Según MCNEAL et al. (1971) las variedades de baja estatura tendrían mayores dificultades para obtener los aumentos indicados, por ser variedades con poca cantidad de paja. Sin embargo, nuestros resultados indican que Hobbit, con menor cantidad de paja en la antesis, y menor peso del resto del tallo en la madurez (PEREZ & MARTÍNEZ-CARRASCO, 1984b), fue más eficiente en la asimilación de nitrógeno después de la antesis y tan eficiente como las otras dos variedades en la translocación de nitrógeno al grano (ICN); su menor calidad se debió a que aumentó la materia seca del grano sin que aumentase proporcionalmente su contenido de nitrógeno. Los resultados de este experimento sugieren que, con mayor asimilabilidad de nitrógeno después de la antesis, Hobbit produciría un grano de similar o superior calidad que las otras variedades, menos eficientes en la absorción. Si las semienanas siguen la pauta de Hobbit, sería posible aumentar la calidad de la cosecha, sin disminuir el rendimiento, cultivando estas variedades y mejorando las condiciones para la absorción de nitrógeno después de la antesis.

BIBLIOGRAFÍA

- AUSTIN, R. B., FORD, M. A., EDRICH, J. A. & BLACKWELL, R. D. (1977). The nitrogen economy of winter wheat. *J. agric. Sci., Camb.* **88**, 159-167.
- AUSTIN, R. B., BINGHAM, J., BLACKWELL, R. D., EVANS, L. T., FORD, M. A. MORGAN, C. L. & TAYLOR, M. (1980). Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *J. agric. Sci., Camb.* **94**, 675-689.
- BATEY, T. & REYNISH, D. J. (1976). The influence of nitrogen fertilizer on grain quality in winter wheat. *J. Sci. Food Agric.* **27**, 983-989.
- BHATIA, C. R. (1975). Criteria for early generation selection in wheat breeding programmes for improving protein productivity. *Euphytica*, **24**, 789-794.
- DESAI, R. M. & BHATIA, C. R. (1978). Nitrogen uptake and nitrogen harvest index in durum wheat cultivars varying in their grain protein concentration. *Euphytica*, **27**, 561-566.
- DUFFIELD, R. D., CROY, L. I. & SMITH, E. L. (1972). Inheritance of nitrate reductase activity, grain protein, and straw protein in a hard red winter wheat cross. *Agron. J.* **64**, 249-251.

- HALLORAN, G. M. & LEE, J. W. (1979). Plant nitrogen distribution in wheat cultivars. *Aust. J. Agric. Res.* 30, 779-789.
- HUCKLESBY, D. P., BROWN, C. M., HOWELL, J. E. & HAGEMAN, R. H. (1971). Late spring application of nitrogen for efficient utilization and enhanced production of grain and grain protein of wheat. *Agron. J.* 63, 276-279.
- JOHNSON, V. A., MATTERN, P. J., WILHELMI, K. D. & KUHR, S. L. (1978). Seed protein improvement in common wheat (*Triticum aestivum* L.). En «Seed protein improvement by nuclear techniques» (IAEA Publ., Baden Meet.), pp. 23-32.
- LOFFLER, C. M. & BUSCH, R. H. (1982). Selection for grain protein, grain yield and nitrogen partitioning efficiency in hard red spring wheat. *Crop Sci.* 22, 591-595.
- MCNEAL, F. H., BERG, M. A. & WATSON, C. A. (1966). Nitrogen and dry matter in five spring wheat varieties at successive stages of development. *Agron. J.*, 58, 605-608.
- MCNEAL, F. H., BERG, M. A. BROWN, P. L. & MAQUIRE, C. F. (1971). Productivity and quality response of five spring wheat genotypes, *T. aestivum* L., to nitrogen fertilizer. *Agron. J.*, 63, 908-910.
- MCNEAL, F. H., BERG, M. A., MCGUIRE, C. F., STEWART, V. R. & BALDWIN, D. E. (1972). Grain and plant nitrogen relationship in eight spring wheat crosses, *Triticum aestivum* L. *Crop Sci.*, 12, 599-602.
- PEARMAN, I., THOMAS, S. M. & THORNE, G. N. (1978). Effect of nitrogen fertilizer on growth and yield of semi-dwarf and tall varieties of winter wheat. *J. agric. Sci., Camb.* 91, 31-45.
- PÉREZ, P., MARTÍNEZ-CARRASCO, R. & SÁNCHEZ DE LA PUENTE, L. (1983). Uptake and distribution of nitrogen in wheat plants supplied with different amounts of nitrogen after stem elongation. *Ann. appl. Biol.* 102, 399-406.
- PÉREZ, P. & MARTÍNEZ-CARRASCO, R. (1984a). Regulación de la acumulación de nitrógeno en el grano de trigo por el suministro y la demanda de asimilados. *An. Edafol. Agrobiol.* 43, 1479-1489.
- PÉREZ, P. & MARTÍNEZ-CARRASCO, R. (1984b). Causas fisiológicas de las diferencias de producción entre variedades altas y semienanas de trigo de invierno. *An. Edafol. Agrobiol.* 43, 1491-1502.
- SING, U. (1981). The influence of irrigation on the composition of soluble aminoacids in developing wheat grain. *J. Sci. Food Agric.* 32, 203-207.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, G. (1976). *Statistical methods*. Iowa State Univ. Press. Ames, Iowa, 593 pp.
- SPIERTZ, J. H. J. & ELLEN, J. (1978). Effects of nitrogen on crop development and grain growth of winter wheat in relation to assimilation and utilization of assimilates and nutrients. *Neth. J. agric. Sci.* 26, 210-231.
- SPIERTZ, J. H. J. & HAAR, H. (1978). Differences in grain growth, crop photosynthesis and distribution of assimilates between a semi-dwarf and a standard cultivar of winter wheat. *Neth. J. agric. Sci.* 26, 233-249.
- SPRATT, E. D. & GASSER, J. K. R. (1970). Effects of fertilizer, nitrogen and water supply on distribution of dry matter and nitrogen between the different parts of wheat. *Can. J. Plant Sci.* 50, 613-625.
- THORNE, G. N. (1981). Effects on dry weight and nitrogen content of grains of semi-dwarf and tall varieties of winter wheat caused by decreasing the number of grains per ear. *Ann. appl. Biol.* 98, 355-363.