

Mario Gutiérrez-Rodríguez, Matthew Paul Reynolds, José Alberto Escalante Estrada, Alfonso Larqué-Saavedra
Algunas consideraciones en la relación entre fotosíntesis y el rendimiento de grano en trigo
Ciencia Ergo Sum, vol. 12, núm. 2, julio-octubre, 2005, pp. 149-154,
Universidad Autónoma del Estado de México
México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=10412206>



Ciencia Ergo Sum,
ISSN (Versión impresa): 1405-0269
ciencia.ergosum@yahoo.com.mx
Universidad Autónoma del Estado de México
México

¿Cómo citar?

Fascículo completo

Más información del artículo

Página de la revista

www.redalyc.org

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Algunas consideraciones en la relación entre fotosíntesis y el rendimiento de grano en trigo

Mario Gutiérrez-Rodríguez*, Matthew Paul Reynolds**, José Alberto Escalante Estrada* y Alfonso Larqué-Saavedra***

Recepción: 17 de julio de 2004

Aceptación: 7 de marzo de 2005

*Especialidad de Botánica, Colegio de Postgraduados.

Carretera México-Texcoco km 36.5, Montecillo, Edo. de México, 56230. México.

**Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT).

Apartado 370, P.O. 60326, Houston, Texas. 776205, USA.

***Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán, A.C.

Calle 43, Núm. 130, Chuburna de Hidalgo, 97200, Mérida, Yucatán, México.

Resumen. Se ha considerado con frecuencia la posibilidad de incrementar el rendimiento de grano en cultivos como trigo, con un aumento en la tasa de fotosíntesis, pues toda la materia seca producida en la planta depende de este proceso. La variabilidad genética en la tasa de fotosíntesis entre genotipos de trigo y en otros cultivos es de interés para los fisiólogos y fitomejoradores, porque puede servir como un indicador directo de alto rendimiento. Nuestros estudios han demostrado que la variabilidad genética entre genotipos de trigo respecto a la tasa de fotosíntesis está asociada al rendimiento de grano en un ambiente con altos niveles de radiación ($>1600 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y es un parámetro fisiológico altamente heredable en generaciones posteriores (de plantas F_5 a F_7). Se discute ampliamente las implicaciones de los factores más influyentes en la relación de fotosíntesis y rendimiento.

Palabras clave: intercambio gaseoso; toma de CO_2 , *Triticum aestivum* L.

Some Considerations in the Relationship Between Photosynthesis and Grain Yield in Bread Wheat

Abstract. An increase of grain yield of bread wheat cultivars has been frequently linked to the photosynthesis rate because all the dry matter produced in the plant depends on this process. Genetic variation in photosynthesis rate among genotypes of wheat and other crops is commonly of interest to physiologists and breeders, because it can be used as a direct physiological indicator of high yield. Our studies have demonstrated that genetic variability in flag leaf photosynthesis rate exists among bread wheat genotypes, and grain yield can be associated with photosynthesis in an environment with high radiation levels ($>1600 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The results also indicate that the photosynthesis rate is highly inheritable from plants F_5 to plants F_7 , and it can be used for identifying high yielding genotypes.

Key words: gas exchange, CO_2 uptake, *Triticum aestivum* L.

Introducción

El trigo (*Triticum aestivum* L.) es el cereal de mayor cultivo en el mundo, pues ocupa aproximadamente una sexta parte del área total de terreno destinada a la agricultura (Slafer y Satorre, 1999). En el siglo XX fue posible incrementar su rendimiento debido a un mejor manejo del cultivo y al uso de cultivares

modernos con potenciales de rendimiento más altos (mayor número de granos por m^2) (Calderini *et al.*, 1999). Actualmente, se llevan a cabo programas de mejoramiento genético en diferentes instituciones de investigación de México y el mundo para obtener nuevos genotipos con alto rendimiento; sin embargo, esto implica un gran consumo de tiempo y un alto costo. Por ello, los fitomejoradores buscan nuevas

metodologías para evaluar múltiples genotipos en corto tiempo con técnicas fisiológicas modernas (Reynolds *et al.*, 2001; Jackson, 2001). Los parámetros fisiológicos dentro de los programas de mejoramiento genético pueden ayudar a entender los mecanismos involucrados en el rendimiento final (Slafer *et al.*, 1994).

El rendimiento final de un cultivo es el resultado de la interacción de diversos factores; por ejemplo, toma de nutrientes, fotosíntesis, relación fuente-demanda, respiración y *status* hídrico de la planta. Todos estos factores pueden llegar a ser alterados por las condiciones climáticas (temperatura, precipitación, radiación solar, etc.) durante la estación de crecimiento y por las prácticas de manejo del cultivo (densidad de siembra, fertilizantes, control de malezas, etc.) (Frederick y Bauer, 1999). Por todo esto, identificar características fisiológicas asociadas al rendimiento del cultivo no es una tarea fácil, pues deben ser heredables, tener baja interacción genotipo-ambiente y su expresión no debe estar lijada a otras características (Slafer y Satorre, 1999).

Cuando hablamos del rendimiento de un cultivo, nos referimos al rendimiento biológico y al agronómico. La materia seca (biomasa área) acumulada por unidad de área es considerada como el rendimiento biológico, mientras que el segundo, llamado también rendimiento de grano o semilla, es considerado como la materia seca acumulada en la semilla o en el grano (Escalante y Kohashi, 1993). De esta manera:

Rendimiento biológico = biomasa aérea o materia seca total (g m^{-2} o kg ha^{-1}).

Rendimiento agronómico = rendimiento de grano o semilla (g m^{-2} o kg ha^{-1}).

Otra manera de calcular el rendimiento de un cultivo es por medio del índice de cosecha (rendimiento de grano/biomasa total):

Rendimiento = índice de cosecha * biomasa aérea

La producción de biomasa está determinada por la cantidad de radiación incidente durante el periodo de crecimiento (RQ), la radiación interceptada por el dosel del cultivo (RI) y por la eficiencia del cultivo para convertir la radiación interceptada en materia seca (EUR), por lo que finalmente queda:

Rendimiento = índice de cosecha * RQ * RI * EUR

La posibilidad de incrementar el rendimiento en trigo y otros cultivos con un aumento en la tasa de fotosíntesis ha sido considerada frecuentemente, pues toda la materia seca producida depende totalmente de este proceso.

La eficiencia de radiación interceptada depende completamente del proceso de fotosíntesis.

Este escrito revisa las variables ambientales y otros parámetros que influyen en el proceso de fotosíntesis en varios cultivos, con el objetivo de demostrar que es posible encontrar una relación positiva entre el rendimiento de grano y la tasa de fotosíntesis de hoja bandera en genotipos de trigo harinero (*Triticum aestivum* L.).

1. Fotosíntesis, una característica prometedora

La posibilidad de incrementar el rendimiento en trigo y otros cultivos con un aumento en la tasa de fotosíntesis ha sido considerada frecuentemente, pues toda la materia seca producida depende totalmente de este proceso (Slafer *et al.*, 1994). Sin embargo, es necesario precisar que existen factores externos e internos que pueden regular en mayor o menor grado el proceso de fotosíntesis. Entre los primeros están los parámetros climáticos como la temperatura, precipitación (agua disponible), radiación solar, humedad relativa del ambiente (alta o baja demanda evaporativa), etc. Mientras que los factores internos son la actividad de la enzima Rubisco (ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa), el contenido de clorofila en las hojas y su duración activa (verdor en las hojas por más tiempo). Otros elementos que influyen en la fotosíntesis son la interacción entre el medio externo (suelo, disponibilidad de agua) y el metabolismo de la planta, como el balance nutricional y el *status* hídrico.

Hasta ahora no se conoce ningún caso en que se haya utilizado la tasa de fotosíntesis como indicador directo para incrementar el rendimiento de un cultivo dentro de un programa de mejoramiento genético; sin embargo, algunos cultivares de trigo seleccionados para alto rendimiento de grano presentan una tasa de fotosíntesis alta pues ha sido una característica asociada a ello (Nelson, 1988; Fischer *et al.*, 1998). En soya (*Glycine max* L.) y chícharo (*Pisum sativum* L.), los genotipos con rendimiento alto mostraron también alta tasa de fotosíntesis (Mahon y Hobbs, 1981; Ford *et al.*, 1983; Boerma y Ashley, 1988).

En cereales como el trigo, cebada y avena, la fotosíntesis de la hoja bandera tiene un papel primordial en el rendimiento de grano, pues es la principal fuente de fotosintatos durante la etapa de llenado de grano (Blum, 1985). La variabilidad genética entre genotipos de trigo en la tasa de

fotosíntesis de la hoja bandera es de gran interés para los fisiólogos y fitomejoradores, porque puede ser un indicador fisiológico de alta productividad (rendimiento de grano) (Blum, 1990). En trigo existen genotipos con baja y alta tasa de intercambio de CO_2 en la hoja bandera (Bhagsari y Brown,

1986; LeCain *et al.*, 1989). Incluso los progenitores diploides de trigo presentan gran diversidad genética en la tasa de fotosíntesis, lo cual puede ser útil para mejorar el rendimiento de cultivares modernos de trigo (hexaploide) (Evans y Dunstone, 1970; Austin *et al.*, 1987; Blum, 1985).

De los factores internos, que son considerados como parte integral de la fotosíntesis en plantas, es la clorofila (contenido y duración del verdor en las hojas) y la enzima Rubisco (ribulosa-1.5-bifosfato carboxilasa).

Hasta el momento no se ha encontrado que los niveles de clorofila tengan una influencia directa sobre la tasa de asimilación de CO_2 , pues aquellos genotipos de trigo y de otros cultivos que tienen alta tasa de fotosíntesis no muestran un alto contenido de clorofila (Blum, 1990). Este compuesto está más bien asociado con el contenido de nitrógeno en las plantas, pero sin influir en la fotosíntesis (Khan y Tsunoda, 1970; Austin *et al.*, 1987).

La enzima Rubisco tiene una mayor influencia sobre la fijación de CO_2 (Austin, 1989). Una alta asimilación de CO_2 significa una mayor actividad de la enzima Rubisco en las hojas (Watanabe *et al.*, 1994). La actividad de esta enzima ha sido frecuentemente considerada como un factor clave dentro del proceso de fotosíntesis, pues se han encontrado diferencias en la actividad de la enzima Rubisco entre genotipos de trigo con alta o baja tasa de fotosíntesis (Evans y Austin, 1986). En condiciones de radiación alta, la actividad de la enzima Rubisco aumenta y también la capacidad de adicionar CO_2 a los sitios de carboxilación (Austin, 1989).

2. Asociación entre fotosíntesis y rendimiento de grano

Existen diversos caminos para poder encontrar altas tasas de fotosíntesis y encontrar una relación directa con el rendimiento de los cultivos. Uno de ellos es usar genotipos con hojas semierectas que permiten mayor penetración de la radiación en las hojas inferiores de la planta. Otra manera es emplear genotipos o cultivares con potencial de rendimiento alto, los cuales tienen mayor capacidad de enviar fotoasimilados al grano (mayor capacidad en la relación fuente-demanda). Por último, se puede crecer el cultivo en

Los altos niveles de radiación permiten que los genotipos expresen su máxima capacidad en fotosíntesis, mientras no haya restricción de agua y nutrimentos. La fotosíntesis y el rendimiento de cultivos pueden llegar a asociarse en estos ambientes.

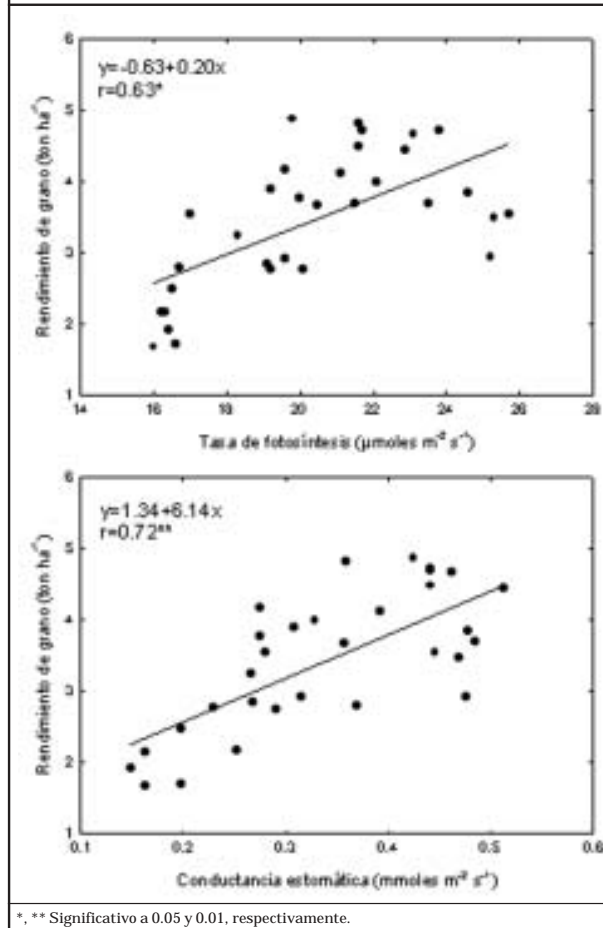
ambientes de radiación alta (sin restricción de agua), lo que permite altas tasas de fotosíntesis y, finalmente, un alto rendimiento de grano.

Aumentar la penetración de radiación dentro del dosel del cultivo es una buena forma de inducir mayores tasas de fotosíntesis en hojas inferiores del dosel, que frecuentemente reciben poca radiación. La selección de genotipos de trigo, maíz y arroz con hojas semi erectas ha permitido incrementar el rendimiento debido a la penetración de radiación y seguramente a un aumento en la fotosíntesis de esas hojas (Reynolds *et al.*, 1999).

Los genotipos modernos de diversos cultivos han demostrado que tienen un mayor potencial de rendimiento, es decir, una mayor producción de granos o semillas que los genotipos viejos o los llamados "criollos". El alto potencial de rendimiento seguramente está relacionado con una mayor fijación de CO_2 y con distribución de asimilados hacia el grano durante el llenado de grano en cereales como trigo, cebada y avena (Gaskel y Percy, 1981; Sinha *et al.*, 1981). Fischer *et al.* (1998) encontraron que cultivares modernos de trigo mostraron un mayor rendimiento de grano conforme fueron liberados entre los años sesenta y noventa. Los cultivares modernos (más rendidores) manifestaron al mismo tiempo una mayor tasa de fotosíntesis y conductancia estomática.

Sin embargo, de todos los factores externos e internos que regulan la fotosíntesis, uno de mayor influencia directa y de mayor impacto es la radiación solar, mejor dicho, la radiación que las plantas aprovechan para convertir la energía solar en energía química, que es entre los 400-700 nm. Las fluctuaciones estacionales, diarias y de cada hora, determinan el nivel de la tasa de fotosíntesis en la planta. Los niveles de radiación para saturar el sistema fotosintético en trigo es alrededor de los $1550 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y no se alcanzan en muchas regiones de Europa y otras regiones donde se cultiva trigo en invierno (Blum, 1990). Austin (1989) indica que la falta de relación entre la tasa de fotosíntesis y el rendimiento de grano en trigo puede ser porque el clima en el que crece no es completamente soleado, lo que ocasiona una tasa de fotosíntesis baja. Al parecer, la fotosíntesis y el rendimiento de cultivos pueden estar

Figura 1. Relación entre la tasa de fotosíntesis y conductancia estomática de la hoja bandera con el rendimiento de grano en líneas de trigo F₇, Tlaltizapan, Morelos (tomado de Gutiérrez *et al.*, 2000).



*, ** Significativo a 0.05 y 0.01, respectivamente.

asociados solamente en ambientes con alta radiación (Blum, 1988 y Day y Chalabi, 1988). Blum (1990) reportó que los cultivares de trigo seleccionados desde 1968 a 1986 en Israel, en un ambiente de radiación alta, tuvieron un óptimo rendimiento de grano (542 g m²) y una tasa de fotosíntesis alta, en contraste con cultivares de bajo rendimiento (481 g m²) y baja tasa de fotosíntesis.

Los resultados de nuestras investigaciones, realizadas en un ambiente de radiación alta (>1600 μmoles m⁻² s⁻¹ en Tlaltizapan, Morelos) durante todo el ciclo de crecimiento (libre de lluvias), sin restricción de agua (condiciones de riego) y nutrimentales (adecuada fertilización de nitrógeno, fósforo y potasio), hacen de la zona un sitio ideal para que los genotipos de trigo expresen su máxima capacidad en el proceso de fotosíntesis (Reynolds *et al.*, 2000 y Gutiérrez *et al.*, 2000). La hoja bandera, como ya se explicó, es la fuente principal de carbohidratos o fotoasimilados en etapas de mayor demanda como la antesis o la de lle-

Cuadro 1. Coeficientes de correlación entre la tasa de fotosíntesis de la hoja bandera, conductancia estomática y clorofila con el rendimiento de grano en líneas F₇.

	Rendimiento	Biomasa
Fotosíntesis	0.76*	0.80*
Conductancia estomática	0.79*	0.76*
Clorofila	0.76*	0.73*

* Significativo a 0.01.

nado al grano. Con mediciones precisas en estas etapas, nuestros estudios (Gutiérrez *et al.*, 2000 y Reynolds *et al.*, 2000) han demostrado que es posible encontrar una relación positiva entre fotosíntesis y el rendimiento de grano, y lo que es más importante puede ser heredable a otras generaciones. Es posible medir el intercambio gaseoso de una planta con un equipo IRGA (Infra-Red Gas Analyzer), el cual determina las moléculas de CO₂ que consume la hoja bandera en un tiempo y en un área específica (μmoles m⁻² s⁻¹). Otro parámetro fisiológico relacionado con el intercambio gaseoso en la hoja es la conductancia estomática, la cual indica si están abiertos o cerrados los poros de las estomas y el flujo de moléculas a través de ellos; por eso los resultados que mostramos se refieren a ambos parámetros.

Las líneas de trigo mostraron diversidad genética en el rendimiento de grano (Gutiérrez *et al.*, 2000). La tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática fueron determinadas en la etapa de llenado de grano en plantas F₅ y en plantas F₇. La selección temprana en programas de mejoramiento genético es una alternativa viable para la búsqueda de características fisiológicas en las primeras progenies (F₂, F₃, F₄ y F₅). La alta segregación (plantas con bajo, mediano y alto rendimiento) es aprovechada para encontrar líneas de trigo con características apropiadas a los requerimientos del fitomejorador (Singh *et al.*, 1986 y Peter *et al.*, 1991).

Los resultados indicaron una relación positiva y lineal entre la tasa de fotosíntesis y el rendimiento de grano en las plantas F₇ (figura 1) (Gutiérrez *et al.*, 2000). Esta misma relación se encontró para la conductancia estomática y la clorofila (cuadro 1). La tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática fueron heredables de la generación F₅ a la F₇, con un índice de heredabilidad de 0.95 y de 0.90 respectivamente.

La misma relación positiva entre la tasa de fotosíntesis de la hoja bandera y el rendimiento de grano fue encontrada también para 16 cultivares de trigo en el mismo ambiente de alta radiación (cuadro 2 y figura 2) (Reynolds *et al.*, 2000). La tasa de fotosíntesis fue medida en tres diferentes etapas de crecimiento (embuche, antesis y llenado de grano). Los

Cuadro 2. Coeficientes de correlación entre la tasa de fotosíntesis de la hoja bandera, conductancia estomática y clorofila con el rendimiento de grano en 16 cultivares de trigo en tres etapas de desarrollo. Tlaltizapán, Morelos.

	Fotosíntesis	Conductancia estomática	Clorofila
Embuche	0.58*	0.73**	0.06
Antesis	0.53*	0.58*	0.09
Llenado de grano	0.61**	0.70**	0.61**

*, ** Significativo a 0.05 y 0.01, respectivamente.

cultivares de trigo demostraron variabilidad genética en el rendimiento de grano y su relación con fotosíntesis fue significativa ($p \leq 0.01$).

Estos resultados son de gran importancia, porque dentro de los programas de mejoramiento genético, donde pretenden encontrarse genotipos con alto rendimiento, es posible utilizar la tasa de fotosíntesis como un parámetro fisiológico que indica alto rendimiento. Los genotipos de trigo que tienen una alta tasa de fotosíntesis en ciertas etapas de desarrollo (antesis o llenado de grano) serán las de mayor rendimiento. Con ello, es posible seleccionar genotipos inferiores y superiores fisiológicamente y seleccionar aquellas que sean útiles para los objetivos del programa de mejoramiento genético donde el tamaño de la población es muy grande.

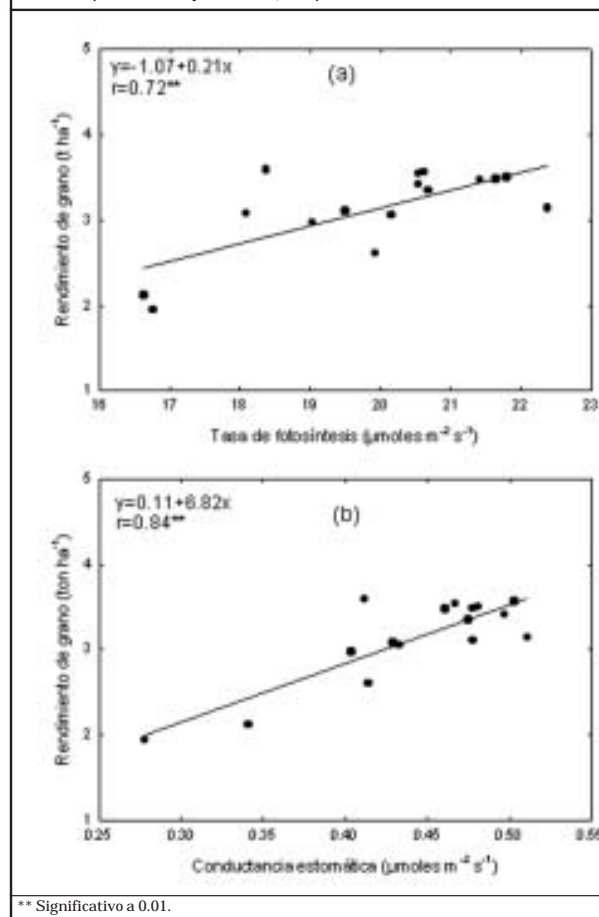
3. Consideraciones para el futuro

Existe variabilidad genética en la tasa de fotosíntesis entre genotipos de trigo, lo que es altamente heredable de una generación a otra y es posible explorar su potencial como una característica ligada al rendimiento de grano.

Los altos niveles de radiación juegan un papel determinante, pues ella permite que los genotipos expresen su máxima capacidad en rendimiento y fotosíntesis mientras no haya restricción de agua y nutrientes. En estas condiciones, es posible encontrar una relación positiva entre ambos parámetros.

Sin embargo, aún quedan muchas interrogantes sin resolver, es necesario elaborar más estudios en relación con

Figura 2. Relación entre la tasa de fotosíntesis y conductancia estomática de la hoja bandera con el rendimiento de grano en 16 cultivares de trigo. Tlaltizapán, Morelos (tomado de Reynolds *et al.*, 2000).



** Significativo a 0.01.

otros factores que regulan la fotosíntesis (por ejemplo, actividad de la enzima Rubisco) en ambientes de radiación alta, y explorar la variabilidad genética en otras características fisiológicas ligadas al rendimiento (área foliar, radiación interceptada, índice de cosecha, etc.) para aumentar el rendimiento de trigo y de otros cultivos.

Bibliografía

Austin, R. B; M. A. Ford; T. E. Miller; C. L. Morgan y M. A. J. Perry (1987). "Variation in Photosynthetic Characteristics Among *Triticum* Species and Attempts to Exploit it in Breed-

ing", en Biggins, J. (ed.). *Progress in Photosynthesis Research*. Vol. IV. Núm 7, Martinus Nijhoff, Dordrecht, Países Bajos.

_____ (1989). "Genetic Variation in Photo-

synthesis", *J. Agric. Sci.* 112: 287-294.

Bhagsari, A. S. y R. H. Brown (1986). "Leaf Photosynthesis and Its Correlation with Leaf Area", *Crop Sci.* 26: 127-131.

- Blum, A.
 _____ (1985). "Photosynthesis and Transpiration in Leaves and Ear of Wheat and Barley Varieties", *J. Exp. Bot.* 36: 432-440.
- _____ (1990). "Variation among Wheat Cultivars in the Response of Leaf Gas Exchange to Light", *J. Agric. Sci.* 115: 305-311.
- _____ (1988). *Plant Breeding for Stress Environments*. CRC Press. Boca Raton, Florida.
- Boerma, H. R. y Ashley D. A. (1988). "Canopy Photosynthesis and Seed Fill Duration in Recently Developed Soybean Cultivars and Selected Plant Introductions", *Crop Sc.* 28: 137-140.
- Calderini, D. F; M. P. Reynolds y G. A. Slafer (1999). "Genetic Gains in Wheat Yield and Associated Physiological Changes during the Twentieth Century", en Satorre, E. H. y G. A. Slafer (eds.). *Wheat Ecology and Physiology of Yield Determination*. Food Products Press, Nueva York.
- Day, W. y Z. S. Chalabi (1988). "Use of Models to Investigate the Link Between the Modification of Photosynthesis Characteristics and Improved Crop Yield", *Plant Physiol. Biochem.* 26: 511-517.
- Escalante, E. J. A. y S. J. Kohashi (1993). *El rendimiento y crecimiento de frijol*. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, México.
- Evans, L. T. y R. L. Dunstone (1970). "Some Physiological Aspects of Evolution in Wheat", *Aust. J. Biol. Sci.* 23: 725-741.
- _____ y R. B. Austin (1986). "The Specific Activity of Ribulose-1, 5-Biphosphate Carboxylase in Relation to Genotype in Wheat", *Planta*, 167: 344-350.
- Fischer, R. A; D. Rees; K. D. Sayre; Z. M. Lu; A. G. Condon y A. Larqué-Saavedra (1998). "Wheat Yield Progress Associated with Higher Stomatal conductance and Photosynthesis Rate, and Cooler Canopies", *Crop. Sci.* 38: 1467-1475
- Frederick, J. R. y P. J. Bauer (1999). "Physiological and Numerical Components of Wheat Yield", en Satorre, E. H. y G. A. Slafer (eds.). *Wheat, Ecology and Physiology of Yield Determination*. Food Products Press, Nueva York.
- Ford, D. M; R. Shibles y D. E. Green (1983). "Growth and Yield of Soybean Lines Selected for Divergent Leaf Photosynthesis Ability", *Crop Sci.* 23: 517-520.
- Gaskel, M. L. y R. B. Pearcy (1981). "Growth Analysis of Maize Hybrids Differing in Photosynthetic Capability", *Agron. J.* 73: 817-821.
- Gutiérrez, R. M; M. P. Reynolds y A. Larqué-Saavedra (2000). "Photosynthesis of Wheat in a Warm, Irrigated Environment. II. Traits Associated with Genetic Gains in Yield", *Field Crop Res.* 66: 51-62.
- Jackson, P. A. (2001). "Directions for Physiological Research for Breeding: Issues from a Breeding Perspective", en Reynolds, M. P; J. I. Ortiz-Monasterio y A. McNab (eds.) *Application of Physiology in Wheat Breeding* CIMMYT. México, D.F.
- Khan, M.A. y S. Tsunoda (1970). "Evolutionary Trends in Leaf Photosynthesis and Related Characters Among Cultivated Wheat Species and Its Wild Relatives", *Japanese J. Breeding* 20: 133-140.
- LeCain, D. R; J. A. Morgan y G. Zerbi (1989). "Leaf Anatomy and Gas Exchange in Nearly Isogenetic Semidwarf and Tall Winter Wheat", *Crop Sci.* 29: 1246-1251.
- Mahon, J. D. y S. L. A. Hobbs (1981). "Selection of Peas for Photosynthetic CO₂ Exchange Rate under Field Condition", *Crop Sci.* 21: 616-621.
- Nelson, C. J. (1988). "Genetic Associations Between Photosynthetic Characteristics and Yield. Review of the Evidence", *Plant Physiol. Bioch.* 26: 543-554.
- Peter, B; A. Spanakakis y W. E. Weber (1991). "Efficiency of Early Selection for Yield Performance in Wheat", *Plant Breeding*, 107: 97-104.
- Reynolds, M. P.
 _____; S. Rajaram y K. D. Sayre (1999). "Physiological and Genetic Changes of Irrigated Wheat in the Post-Green Revolution Period and Approaches for Meeting Projected Global Demand", *Crop Sci.* 39: 1611-1621.
- _____; B. M. I. Delgado; M. Gutiérrez-Rodríguez y A. Larqué-Saavedra (2000). "Photosynthesis of Wheat in a Warm, Irrigated Environment. I: Genetic Diversity for Photosynthesis and Its Relation to Productivity", *Field Crop Res.* 66: 37-50.
- _____; R. M. Trethowan; M. Van Ginkel y S. Rajaram (2001). "Applications of Physiology in Wheat Breeding", en Reynolds, M. P; J. I. Ortiz-Monasterio y A. McNab (eds.). *Application of Physiology in Wheat Breeding* CIMMYT. México, D.F.
- Singh G; G. S. Bhullar y K. S. Gill (1986). "Genetic Control of Grain Yield and its Related Traits in Bread Wheat", *Theor. Appl. Genet.* 72: 536-540.
- Sinha, S. K; P. K. Aggarwat; G. S. Chatuverdi; K. R. Koundal y R. Khanna-Chopra (1981). "A Comparison of Physiological and Yield Characters in Old and New Wheat Varieties", *J. Agric. Sci.* 97: 233-236.
- Slafer, G. A.; E. H. Satorre y F. H. Andrade (1994). "Increase in Grain Yield in Bread Wheat from Breeding and Associated Physiological Changes", en Slafer, G. A. (ed.). "Genetic improvement of field crops", Marcel Dekker, Inc., Nueva York.
- Slafer, G. A. y E. H. Satorre (1999). "An Introduction to the Physiological-Ecological Analysis of Wheat Yield", en Satorre, E. H. y G. A. Slafer (eds.). *Wheat Ecology and Physiology of Yield Determination*. Food Products Press, Nueva York.
- Watanabe, N; J. R. Evans y W. S. Chow (1994). "Changes in the Photosynthetic Properties of Australian Wheat Cultivars over the Last Century", *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 169-183.