

anuario
1988

INSTITUTO
DE ESTUDIOS
ZAMORANOS
FLORIAN
DE OCA MPO



ANUARIO 1988

INSTITUTO DE ESTUDIOS ZAMORANOS
«FLORIÁN DE OCAMPO»

**anuario
1988**

**INSTITUTO
DE ESTUDIOS
ZAMORANOS
FLORIAN
DE OCA MPO**



CONSEJO DE REDACCIÓN

Miguel Ángel Mateos Rodríguez, Enrique Fernández-Prieto, Miguel de Unamuno, Juan Carlos Alba López, Juan Ignacio Gutiérrez Nieto, Luciano García Lorenzo, Jorge Juan Fernández, José Luis González Vallvé, Eusebio González, Amando de Miguel.

Secretario Redacción: Juan Carlos Alba López.

Diseño Portada: Ángel Luis Esteban Ramírez.

© INSTITUTO DE ESTUDIOS ZAMORANOS
«FLORIÁN DE OCAMPO»
Consejo Superior de Investigaciones Científicas (C.S.I.C.)
DIPUTACIÓN PROVINCIAL DE ZAMORA

ISSN: 0213-82-12

Depósito Legal: ZA - 297 - 1988

Imprime: Gráficas Heraldo de Zamora. Santa Clara, 25. ZAMORA

ÍNDICE

ARTÍCULOS

AGRONOMÍA	13
M. ^a Pilar Cabezudo Cabezudo: <i>Asimilación de ¹⁴C y acumulación de fotosintatos en el grano de tres variedades de trigo</i>	15
ARQUEOLOGÍA	51
Hortensia Larren Izquierdo: <i>Arqueología</i>	53
<i>Documentación arqueológica en Villamor de Cadozos, Toro y Zamora</i>	57
<i>Restos arqueológicos en la Plaza del Motín de la Trucha (Zamora)</i>	62
Consuelo Escribano Velasco: <i>El Castro de «El Castillo», Manzanal de Abajo. Planteamiento y resultados de la campaña de 1988</i>	71
Jesús Celis Sánchez y José Avelino Gutiérrez González: <i>«La Sinoga» y «Los Cuestos de la Estación». Benavente (Zamora)</i>	79
M. ^a Cristina Lión Bustillo: <i>Excavaciones en el alfar de cerámica de paredes finas en Melgar de Tera</i>	99
Julián Santos Villaseñor: <i>Resumen de la segunda campaña de excavación en el yacimiento de la 1.^a Edad del Hierro de «La Aldehuela». Zamora</i>	101
Luis Carlos San Miguel Mate, Ana Isabel Viñe Escartín y Hortensia Larren Izquierdo: <i>Excavación arqueológica en la iglesia de «San Andrés», Olmo de la Guareña (Zamora)</i>	111
Alfonso Domínguez Bolaños: <i>Intervención de urgencia en el Convento de San Francisco (Benavente)</i>	125
Ángel Palomino Lázaro: <i>Resultados de la excavación arqueológica en «La Casa de los Moros». Arrabalde (Zamora)</i>	139
ARTE	151
José Ángel Rivera de las Heras: <i>La Ermita de Nuestra Señoras de Fernandiel de Muga de Sayago (Zamora)</i>	153
Gregorio J. Tejedor Micó: <i>Arquitectura Mudéjar Zamorana</i>	181
CLIMATOLOGÍA	269
M. ^a Angeles Morán: <i>El clima de la provincia de Zamora</i>	271
ENSAYO	293
Francisco Iglesias Carreño: <i>Artículos-86</i>	295
HISTORIA	345
Carlos Domínguez Herrero: <i>«Acontecimientos; Cortes en Zamora, 1274, 1301»</i>	347
Enrique Fernández Prieto: <i>Las antiguas cortes que se celebraron en poblaciones zamoranas entre los años 1202 a 1505</i>	363
Ángel Sesma Sutil: <i>Aproximación a la biografía de un zamorano: Ángel Álvarez Hernández (1790-1862)</i>	379

José Luis Rodríguez Carcedo: <i>La dialéctica de la Historia en la crónica de Motolinia</i>	403
Luis Fernando Delgado Rodríguez e Hilarión Pascual Gete: <i>Noticias sobre la ciudad de Toro (1756-1870), recogidas por la familia Sánchez-Arcilla</i>	459
ESTUDIOS LITERARIOS	489
Luis Miguel García Jambrina: <i>La poesía viva: El elemento oral y popular en la obra poética de Claudio Rodríguez</i>	491
ZOOLOGÍA	501
José Ignacio Regueras Grande: <i>Poblaciones de ansares comunes, grullas y avutardas, en la reserva nacional de caza de las lagunas de Villafáfila (1976-1988)</i>	503
 TEXTOS Y DOCUMENTOS	
José Luis Barrio Moga: « <i>La librería y otros bienes de la dama zamorana doña Guiomar Herrera de Guzmán, condesa de Mora e hija de los condes de Alba de Aliste (1669)</i> »	513
Luis Vasallo Toranzo y Ana Isabel Fernández Salmador: <i>Una fiesta barroca en la Zamora del siglo XVII</i>	525
 ACTIVIDADES Y CONFERENCIAS, 1988	
MEMORIA DE ACTIVIDADES	537
ESPAÑA SIGLO XX	547
Manuel Tuñón de Lara: <i>La Sociedad Española de 1939 a 1975</i>	549
Manuel Aragón Reyes: <i>El sistema político del franquismo</i>	559
Ramón Tamames: <i>Aspectos económicos del franquismo</i>	573
Amando de Miguel: <i>Sociología de la sociología del franquismo</i>	585
Manuel Espadas Burgos: <i>La política exterior en el franquismo</i>	595
CORTES DE LEÓN	607
Carlos Estepa y Julio Valdeón: <i>Conmemoración de las Cortes de León 1188. La presencia de Zamora</i>	609
PRESENTACIÓN DEL LIBRO GALLEGO MARQUINA	623
Antonio Pedrero, Alberto Hernández, Miguel Angel Mateos Rodríguez y Tomás Crespo: <i>Presentación del libro «Gallego Marquina, pintor»</i>	625
ÍNDICES	631
SOCIOS DEL I.E.Z. FLORIÁN DE OCAMPO	641

ARTÍCULOS

ASIMILACION DE ^{14}C Y ACUMULACION DE FOTOSINTATOS EN EL GRANO DE TRES VARIETADES DE TRIGO

M.^a PILAR CABEZUDO CABEZUDO

El presente trabajo ha sido realizado en la Unidad Estructural de Investigación de Química del Suelo y Nutrición Vegetal del Centro de Edafología y Biología Aplicada del C.S.I.C. de Salamanca, bajo la dirección de los Doctores D.^a TERESA CRISANTO HERRERO, Investigador Científico, y D. RAFAEL MARTINEZ CARRASCO TABUENCA, colaborador Científico; y presentada por el Profesor Dr. D. GREGORIO NICOLAS RODRIGO, Catedrático de Fisiología Vegetal de la Universidad de Salamanca, a quienes expreso mi agradecimiento por su constante ayuda y orientación.

INTRODUCCION

La necesidad de aumentar la producción agrícola de cereales, sin basarse exclusivamente en el incremento del abonado, hace que se precise una investigación orientada hacia el empleo de variedades de cultivo y de los procesos fisiológicos que regulan la acumulación de biomasa en el grano. Dentro de los procesos que intervienen en este segundo aspecto, es de notable importancia el estudio de la fotosíntesis, ya que la mayor parte de la biomasa proviene del dióxido de carbono (CO_2) que con tiene el aire absorbido por las partes verdes del vegetal, mediante el proceso fotosintético. Dicho proceso comprende dos fases sucesivas:

1.^a **Fase fotoquímica**, en la que tiene lugar la fotólisis del agua, con la consiguiente liberación de oxígeno y formación de poder reductor (NADPH), además de acumulación de energía (ATP) mediante el proceso de fotofosforilación.

2.^a **Fase independiente de la luz**, aunque se ha comprobado que en cierto modo, está regulada por la luz. En esta fase se emplea el poder reductor y la energía química, procedentes de la etapa anterior, para la reducción del CO_2 , dando lugar a la formación de compuestos orgánicos, entre los que cabe destacar el *almidón*, ya que es el principal fotosintato acumulado como reserva en los granos de cereales.

Hacia mediados de este siglo, Calvin y colaboradores, partiendo de la base teórica de que el paso de CO_2 del aire hasta una hexosa, implicaría una serie de intermediarios, consiguieron dilucidar estas rutas con ayuda del Carbono-14 aislando a distintos tiempos los productos resultantes de la fotosíntesis sobre los cuales aparece incorporado dicho Carbono-14. Según ello, pueden señalarse tres etapas:

- 1.^a —Fijación de CO_2 .
- 2.^a —Reducción de compuestos inorgánicos.
- 3.^a —Regeneración de los aceptores de CO_2 .

Para que este proceso fotosintético pueda desarrollarse con plenitud en el interior de los cloroplastos, es necesario que la planta disponga de un adecuado suministro de luz, CO₂, agua y nutrientes minerales, además de una temperatura adecuada, ya que la disponibilidad de estos elementos determina el grado de limitación del proceso fotosintético por los factores ambientales.

Aparte de estos factores externos, existen otros de orden interno, todos los cuales en conjunto van a incidir sobre la fijación y asimilación del carbono, y por lo tanto, sobre la producción de biomasa.

Al estudiar el potencial fotosintético de la planta de trigo, que es uno de los principales cereales cultivados en nuestra región, se ha observado que en el grano de trigo se recupera menos biomasa de la que cabría esperar, por lo cual se considera de interés contribuir a esclarecer los procesos fisiológicos reguladores de esta capacidad de los granos para acumular biomasa, lo que significa contribuir al conocimiento del uso y distribución de la energía que recibe la planta, con el propósito de lograr un aprovechamiento óptimo de esa energía y una gran producción de biomasa, cuyo fin último sería un incremento de la producción agrícola.

2 ANTECEDENTES

Aun cuando los sistemas de la moderna agricultura puedan aumentar el peso vegetal total, la producción de grano no aumentará por encima de cierto nivel, si la capacidad del grano para almacenar metabolitos es limitada. Esta es una fuente de ineficiencia en la conversión de la energía, que proviene de un imperfecto reparto de la misma en el interior de la planta.

Actualmente se sabe que la mayor parte de la materia seca de la planta deriva de la fotosíntesis. THORNE (1973), asegura que la producción de grano no aumentará con un incremento de la fotosíntesis, si la capacidad de los granos para aceptar biomasa es reducida. Por tanto, la biomasa total depende del tamaño y la actividad de las partes fotosintéticamente activas, pero el crecimiento de un órgano particular depende también del reparto, en el interior de la planta, de los productos asimilados; de modo que la velocidad de crecimiento y el tamaño final de un órgano puede entenderse como resultante del suministro de productos fotosintéticos por las partes verdes, y de la demanda de esos productos que ejerce el órgano en cuestión.

En la actualidad, se desconocen bastantes aspectos sobre los factores que pudieran limitar la capacidad del grano para acumular biomasa y que en definitiva, determinan el peso del grano.

2.1 Estudios sobre los factores que determinan el peso del grano de cereales.

Estos factores pueden agruparse de la siguiente manera, según su incidencia en las dos fases de desarrollo del grano:

1.^a.— Durante la fase de división celular, BROCKLEHURST (1977), sugiere

que se alcanza un número de células endospermicas que determina el tamaño del endospermo en el que se almacena almidón y proteínas. Además, se fija el número de amiloplastos en el endospermo (BRUTTROSE, 1963), lo que determina el número máximo de lugares de síntesis del mayoritario componente del grano: *el almidón*. Asimismo, COCHRANNE Y DUFFUS (1983), sugieren que el número de amiloplastos y la velocidad de conversión de sacarosa en almidón son posibles factores que determinan el peso del grano.

2.^a.— En la fase de crecimiento o expansión celular, se produce la mayor parte de la acumulación de almidón y proteína. Por consiguiente, la duración de esta fase muestra claramente una relación directa con el peso final del grano.

La duración de la fase de división celular es dependiente de la temperatura (HOSHIKAWA, 1962; WARDLAW, 1970), pero los factores del cese de la división celular no se conocen, aunque se sugiere la posible influencia de la carencia o insuficiente concentración de metabolitos clave de los que depende la división celular, o también la posible acumulación de una sustancia inhibidora de dicho proceso, (SPIERTZ and ELLEN, 1978).

BROCKLEHURST (1977), sugiere que el peso del grano depende del número de células endospermicas formadas. Sin embargo, MARTINEZ-CARRASCO y THORNE (1979b), comprueban que el número de células endospermicas aumentó, pero el peso del grano no lo hizo; por lo tanto, sugieren que el mayor peso del grano se debería a un mayor tamaño celular, como RADLEY (1976) sugirió. Asimismo, MARTINEZ-CARRASCO y THORNE (1979a) señalan que la capacidad de demanda parecía ser el único factor que restringía el tamaño del grano durante el resto del período de desarrollo del grano, cuando la provisión de fotosintatos era abundante. Esta copiosa provisión de fotosintatos se consigue eliminando la mitad superior de la espiga, de manera que los granos remanentes disponen de mayor cantidad de fotosintatos. Así, RADLEY (1978), ha comprobado que los granos remanentes presentan una concentración en auxinas mayor y sintetizan almidón más rápidamente que los granos de espigas intactas. Además, la fotosíntesis de la última hoja no resulta afectada por dicho tratamiento.

Así como el contenido de nitrógeno de los granos se puede controlar principalmente por el suministro de nitrógeno (THORNE, 1981), sin embargo, no ocurre algo semejante con el contenido de almidón, y se desconocen en parte, los factores que controlan el movimiento de asimilados al grano. Parece ser que en el trigo el movimiento de nitrógeno y carbohidratos hacia el grano son controlados independientemente (MARTINEZ-CARRASCO y THORNE, 1979b).

Aunque dichos factores fisiológicos todavía siguen siendo desconocidos, no ocurre lo mismo con los aspectos estructurales del grano de trigo, cuyo conocimiento facilita la comprensión de los procesos fisiológicos y por ello se indican a continuación.

2.2 Estudios respecto a la estructura del grano de trigo

En los últimos años se han conseguido avances en el conocimiento de la morfogénesis y estructura de los granos de cereales. Así, se han analizado secciones transver-

sales de semillas en desarrollo de trigos de primavera ingleses (EVERS, 1970) para estudiar los modelos de formación de las células endospermicas-subaleurona, y las del endospermo interno. Se encontró que los dos tipos de células surgen por los mismos procesos, pero difieren respecto al tiempo de iniciación. Como un resultado de las diferencias en edad, ambos tipos de células difieren en la cantidad de almidón que contienen. Además se observó que durante los catorce primeros días de haberse iniciado la formación del grano de trigo, el pericarpo ocupa una notable porción del grano; mientras que a partir de los catorce días hasta la madurez, se reduce el pericarpo y aumenta extraordinariamente el endospermo, de manera que llega a convertirse en la porción significativamente más grande del grano de trigo, y se constituye como el principal tejido de reserva de la semilla. Estas células endospermicas fundamentalmente contienen almidón que es el principal fotosintato acumulado como reserva. Este almidón se presenta en forma de gránulos de diferentes tamaños, que se pueden agrupar en los tipos siguientes:

Tipo A, comprende los gránulos que se inician hasta los 12-18 días después de la antesis, durante la fase de división celular del endospermo, y la mayor parte de su desarrollo ocurre también en esta fase. En la madurez presentan forma típicamente lenticular y su diámetro puede exceder de 30 micras (BROOKS et al., 1982).

Tipo B, agrupa los gránulos que se inician y crecen durante la fase de aumento de tamaño de las células endospermicas. Básicamente tienen forma esférica y su diámetro es menor de 10 micras (BROOKS et al., 1982).

Las variaciones en las condiciones durante las fases de división celular y crecimiento en tamaño del endospermo, pueden afectar a los respectivos tipos de gránulos de almidón en diferentes grados (BROCKLEHURST y EVERS, 1977).

Mediante la microscopía electrónica se ha puesto en evidencia el modo diferente de formación de los gránulos de tipo A y de tipo B, y se ha comprobado la presencia de una fisura ecuatorial en los gránulos grandes (tipo A) y su ausencia en los pequeños (tipo B), EVERS (1969).

En la madurez, los gránulos de tipo B son más numerosos que los del tipo A, pero debido a que son de menor tamaño, constituyen sólo el 30% aproximadamente, del peso total del almidón almacenado en el grano de trigo (EVERS, 1974).

En relación con lo indicado anteriormente, se han estudiado las distribuciones de los tamaños de los granos de almidón preparados por proteólisis de semillas de diferente tamaño de trigo Maris Huntsman, y se ha comprobado que el número de gránulos de almidón es mayor en las semillas «grandes rollizas» que en las «pequeñas rollizas» y «arrugadas», aunque todas crecen bajo las mismas condiciones. La proporción de los gránulos de tipo B es significativamente mayor en las semillas «grandes rollizas» que en los otros dos tipos. Claramente, las distribuciones de los diferentes tamaños de los gránulos de almidón reflejan diferencias en el modelo de desarrollo de los respectivos tipos de semillas (BROCKLEHURST y EVERS, 1977).

2.3 Aplicación de radioisotopos al estudio de la fotosíntesis y distribución de fotosintatos

Son variados los instrumentos y métodos para medir la tasa o velocidad de fotosíntesis. Así, STREBEYKO, (1967) aplica $^{14}\text{CO}_2$ a hojas de *Syringa vulgaris* L., y utiliza un rápido método radiométrico, disponiendo de un cilindro a presión donde se almacena el aire marcado, que posteriormente se suministra a la hoja mediante una cámara de dosificación. De esta manera se comprueba que la tasa de fotosíntesis es de $10\text{-}20 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Del mismo modo, SHIMSHI (1969) emplea un sistema similar al usado por STREBEYKO (1967), en el que se almacena el aire marcado con $^{14}\text{CO}_2$ en el interior de un cilindro de acero, permitiendo así un gran número de medidas.

Posteriormente, se introducen modificaciones utilizando dispensadores automáticos que ayudan a simplificar el proceso de dosificación de aire marcado. Sin embargo, la recarga del cilindro representa una desventaja en los trabajos experimentales de campo. Para superar este inconveniente, FERNANDEZ (1978), describe un método que permite llevar a cabo experimentos en el campo, sin depender del laboratorio para la producción de aire marcado, empleando un globo de polietileno cuyo llenado tiene lugar a la presión atmosférica y se suministra por medio de un dispensador automático a la cámara de dosificación, debidamente adaptada a la hoja que se va a estudiar.

Respecto a los estudios sobre la distribución de fotosintatos, el isótopo Carbono-14 a contribuido, en gran manera, a esclarecer muchos puntos. De esta forma, SHANNON (1972) estudia la distribución de la radiactividad en los glúcidos del grano de maíz, en distintos momentos después del tratamiento con $^{14}\text{CO}_2$, así como la velocidad de migración de dicho ^{14}C en el endospermo del grano de maíz.

Asimismo, se ha estudiado el efecto de la fertilización nitrogenada en la distribución de fotosintatos producidos antes y después de la antesis en trigos de invierno altos y semi-enanos (MAKUNGA et al., 1978), comprobándose que la mayoría del carbohidrato producido por la fotosíntesis en la última hoja después de la antesis se dirige hacia el grano. Más del 90% de la radiactividad remanente en la planta en la madurez, se encontró en la espiga y la mayoría del ^{14}C de la espiga estaba en el grano. Similares proporciones encuentran en trigos de primavera PEARMAN et al., (1978). Así, cuando el ^{14}C se suministra 25 días después de la antesis a la última o penúltima hoja, más del 90% de la actividad se encuentra en la espiga madura. Menos del 5% del ^{14}C , en la madurez, se encuentra inmóvil en la hoja que se ha expuesto al $^{14}\text{CO}_2$. Y entre el 2 y el 6% del ^{14}C suministrado se encuentra en las otras partes de la espiga diferentes al grano (MAKUNGA et al., 1978).

3 DESARROLLO DEL TRABAJO

De acuerdo con lo ya indicado, se pretende contribuir a esclarecer los procesos que limitan la capacidad del grano de trigo para acumular biomasa, observando si los diferentes tamaños y número de los gránulos de almidón guardan una posible

relación con el proceso suministro —demanda de fotosintatos en el grano de trigo—. Para ello se hace un estudio comparativo de tres variedades de trigo (*Triticum aestivum* L.), y se reduce artificialmente el número de granos por espiga, con objeto de proporcionar más asimilados al grano y observar si éste los acepta.

Se emplea ^{14}C para el estudio posterior de la distribución de fotosintatos y su acumulación en el grano de trigo. Este ^{14}C se suministra a la última hoja de la planta porque se considera que es la fuente más importante de suministro de asimilados a la espiga (THORNE, 1965; APEL et al., 1963), citados por HERZOG, (1982).

3.1 Diseño experimental

El trabajo consiste en un experimento factorial, con dos bloques o repeticiones, en el que los dos factores son la variedad y el corte de la espiga.

El primer factor tiene tres niveles correspondientes a las tres variedades de trigo de invierno empleadas: SPLENDEUR (semilla certificada R-1), empleada actualmente en muchos cultivos agrícolas de nuestra región, HOBBIT y MARIS HUNTS-MAN (procedentes de National Seed Development Organisation, Cambridge, England).

El segundo factor tiene cuatro niveles: espiga intacta, espiga cuya mitad superior se corta en la antesis (día cero), a los cinco y a los quince días después de la misma.

Con este tipo de tratamiento se pretende estudiar el efecto ejercido por la alteración de la relación fuente/colector (espiga), durante varias fechas de desarrollo del grano, como son la antesis, cinco y quince días después, que precisamente coinciden las dos primeras con la fase de división celular del endospermo, y la última con la fase de expansión celular.

La fecha que se toma como punto de partida (día cero) es cuando al menos el 50% de las espigas de una determinada variedad alcanzan la antesis.

3.2 Desarrollo del cultivo

El trigo se cultiva en macetas Mitscherlich de cinco litros de capacidad y libre drenaje. El suelo procede de la finca experimental Muñovela, es de tipo arenolimoso, con valor aproximado de pH 7, y rico en nutrientes.

A finales de otoño tuvo lugar la siembra, y se guidamente las macetas se colocaron al azar en dos bloques dispuestos en el interior de una jaula de malla metálica, que se encuentra situada al aire libre, de modo que todas las plantas sufrieron el período de vernalización necesario para el normal desarrollo de su ciclo biológico.

Con el propósito de conseguir que la incidencia de la radiación luminosa sea lo más equitativa posible para todas las plantas, se coloca una serie de macetas, sembradas de manera similar a las experimentales, en los bordes de cada bloque, de manera que sirven como hilera de guarda.

A mediados de marzo se efectúa el aclareo de las macetas, dejando 16 plantas por

maceta. A mediados de abril se cortan los tallos laterales, dejando sólo el principal de cada planta.

A primeros de junio se trasladan todas las macetas a una cámara de crecimiento (Fitotrón), dentro de la cual se consiguen unas condiciones controladas de intensidad luminosa ($400 \text{ E. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), de temperatura (20°C durante las 16 h. de luz al día, y 15°C en las 8 h. de oscuridad), y de humedad relativa (76%).

3.3 Soluciones nutritivas

A principios de noviembre se añaden a cada maceta 300 ml. de una solución nutritiva que contiene 2.19 g/l de fósforo y 4.67 g/l de nitrógeno. El 25 de abril, y de nuevo el 15 de junio, se añaden 200 ml. por maceta de una solución nutritiva completa análoga a la empleada en Long Ashton (HEWITT, 1966).

3.4 Tratamiento con $^{14}\text{CO}_2$.

Además de los anteriores tratamientos, se suministra aire marcado con $^{14}\text{CO}_2$ a la última hoja de cuatro plantas de trigo por cada tratamiento, variedad y bloque, a los 23 días después de la antesis.

El proceso a seguir puede dividirse en los siguientes pasos:

- 1.º —Fabricación del $^{14}\text{CO}_2$.
- 2.º —Almacenamiento de la mezcla de gases y comprobación de su concentración de dióxido de carbono.
- 3.º —Dosificación de la última hoja de las plantas de trigo con el aire marcado.

3.4.1 Obtención del $^{14}\text{CO}_2$

Se pretende conseguir aire que tenga una concentración de dióxido de carbono semejante a la ambiental, pero que parte de éste tenga en su molécula Carbono-14.

El dióxido de carbono se obtiene de la reacción de carbonato bórico con ácido láctico, como se muestra esquemáticamente en la siguiente reacción:



Se utiliza carbonato bórico normal y carbonato bórico marcado con el propósito de obtener un gas con una actividad específica determinada. Para ello se pesan 0.5559 g. de CO_3Ba (químicamente puro, Merck), y 0.016 g. de $^{14}\text{CO}_3\text{Ba}$, cuya actividad

específica es de $7.33 \text{ MBq} \cdot \text{mg}^{-1}$ (procedente de Amersham Center). Esta mezcla se deposita cuidadosamente en el fondo un balón de reacción de tres salidas, una de ellas conectada a la atmósfera con intermedio de tubos de cal sodada y Cl_2Ca ; otra se adapta a una bureta por la que se añaden lentamente 15 ml y posteriormente 20 ml, en exceso, de ácido láctico al 50% (químicamente puro, Merck), y la tercera salida se une a una bombona de presión (A) de 7 litros de capacidad en la que se ha hecho el vacío.

Al comenzar la reacción y producirse la liberación del dióxido de carbono, se permite el paso del mismo a la bombona (A) que ejerce una succión debido a que en su interior se hizo el vacío previamente.

3.4.2 Almacenamiento del aire marcado y comprobación de su concentración de dióxido de carbono.

Una vez finalizada la reacción, se desconecta la bombona (A) del sistema generador y se le añade aire exento de CO_2 , procedente de una bombona (B) cuya presión es de 196 atmósferas y que dispone de una válvula antirretorno para impedir el retroceso del gas; de modo que este aire exento de CO_2 , se mezcla en la bombona (A) con el dióxido de carbono, hasta alcanzar en ésta una presión de 25 atmósferas.

Seguidamente, se comprueba la concentración de dióxido de carbono del aire almacenado, con el analizador de gases infrarrojos (IRGA).

Se obtienen por tanto, unos 175 litros de aire marcado, cuya concentración de dióxido de carbono es de 350 p.p.m. y actividad específica 670 KBq/litro.

3.4.3 Suministro de aire marcado a la última hoja de las plantas de trigo

La bombona A provista de un manorreductor, se conecta a un rotámetro para medir el flujo de gas (litros/hora) y a continuación se adapta la cámara de dosificación. Esta cámara está formada por dos placas de metracrilato que encierran una microcámara propiamente dicha, cuyas dimensiones son $10 \text{ cm} \times 1.0 \text{ cm}$ (RADLEY, 1978), y está montada sobre pinzas metálicas que sirven para abrirla y cerrarla.

En el interior de esta microcámara se introduce la hoja cuidadosamente extendida. A continuación se suministra un flujo aproximado de 20 l/h de aire marcado, que al entrar en la cámara, se distribuye uniformemente por medio de una serie de conductos, creando un ambiente homogéneo en la microcámara, dentro de la cual permanece durante 30 segundos la parte de la hoja (10 cm^2) realizando sus funciones biológicas (fotosíntesis).

A la salida de la cámara se adapta una torreta que contiene cal sodada para obtener el $^{14}\text{CO}_2$, e impedir su escape al exterior.

A los diez minutos después de la dosificación, cuando se supone (LUDWIG and CANVIN, 1971; PEARMAN et al., 1981) que se ha perdido el ^{14}C usado en fotorrespiración, se elimina la hoja marcada de dos plantas pertenecientes a cada tratamiento, variedad y bloque. Estas hojas rápidamente se introducen en una

nevera a baja temperatura; seguidamente, se colocan entre dos láminas de papel de filtro en el interior de una prensa que se introduce en una estufa Heraeus a 80°C , durante 24 horas. Después se guardan en sobres de papel, hasta proceder a su análisis. Estas hojas permitirán obtener información sobre el ^{14}C tomado por cada planta durante los 30 segundos de su dosificación.

Las dos plantas restantes de cada tratamiento, variedad y bloque, conservan su hoja dosificada hasta la época de recolección.

4. METODOS DE ANALISIS. RESULTADOS

Se pueden distinguir los siguientes grupos de métodos a seguir, según las características de la muestra que se investiga:

- 1.—Estimación de la absorción de ^{14}C por una superficie conocida de las hojas separadas de la planta a los diez minutos después de su exposición al aire marcado.
- 2.—Determinación del ^{14}C almacenado en el endospermo del grano de trigo.
- 3.—Recuento del número y tamaño de los granos de almidón, contenidos en dicho endospermo.

4.1. Estimación de la absorción de ^{14}C por la planta

De cada hoja separada de la planta a los diez minutos de su dosificación, después de haberla prensado y secado, se corta una superficie rectangular de 2 cm^2 que está comprendida dentro del área dosificada, se pesa y se coloca en un tubo de vidrio pyrex de 9 ml de capacidad, al que se añaden 2.5 ml de $\text{NO}_3\text{Hal } 35\%$, según la técnica descrita por FERNANDEZ (1978). Así, en vitrina de gases, se procede a la digestión de la muestra calentando los tubos en un baño de agua a 90°C durante 5 horas, tapados con un tapón sin ajustar herméticamente.

4.1.1. Preparación de muestras para la determinación de ^{14}C por centelleo líquido.

En viales de plástico de 8 ml de capacidad, se mezclan 3.5 ml de líquido de centelleo PCS, con xileno como solvente (Amersham, England), con 1 ml de solución de planta obtenida de la digestión anterior en medio nítrico, y 1 ml de agua. Esta última tiene por misión rebajar la acidez de la solución para que pueda mezclarse con el líquido de centelleo y evitar que se produzcan dos fases. De este modo se obtiene un gel homogéneo y transparente.

La determinación de ^{14}C se realiza con un contador BECKMAN LS 1800, capaz de alcanzar una eficiencia de 95% y que presenta varias posibilidades, entre ellas la corrección de extinción (quench) mediante el Número H' (HORROCKS, 1977), y cálculo de DPM.

Para valorar la extinción producida por los componentes químicos de la solución problema, dicho aparato utiliza un subprograma, que compara la altura del punto de

inflexión de la curva del extremo «Compton», producida por Cesio-137 en una muestra sin extinción, con la altura de dicho punto en una muestra con extinción. La desviación entre ambos valores de un Número H'' que mide la capacidad de extinción de la muestra, y que no depende del volumen del vial, ni de la naturaleza del mismo.

A efectos de programar el cálculo de DPM, se prepara una curva de extinción con una serie de 10 patrones de extinción creciente. Para ello se pone en cada vial 3,5 ml del mismo centelleador PCS y se añade una cantidad conocida y constante de ^{14}C (0,2 mil de solución radiactiva patrón) y cantidad variables de solución de extinción- (solución de planta inactiva en medio nítrico). Se cuentan los patrones y se obtiene el número H'' de cada vial y la eficiencia de contaje (50% - 95%), así como los coeficientes de una curva del tipo siguiente:

$$\text{In. Eficiencia} = A + B(H'') + C(H'')^2 + D(H'')^3.$$

4.1.2 Elaboración de los patrones

La preparación de patrones con cantidad conocida de ^{14}C se realiza de la siguiente forma: se pasa una corriente del gas utilizado en la experiencia por tres tubos

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	0	5	15	
SPLENDEUR	307 122	143 119	297 649	257 855	251 436
HOBBIT	306 406	188 776	265 698	293 120	263 500
HUNTSMAN	243 316	96 987	189 027	140 200	167 382
X	285 614	142 960	250 791	230 391	
ESD Variedad 68 202;		ESD Corte 78 753			

TABLA 1.—Asimilación de ^{14}C por la hoja (desintegraciones por minuto, DPM)

consecutivos, que contienen 20 ml de NaOH 2N cada uno, a una velocidad de 5 litros/hora. Al cabo de una hora se cierra el paso de gas y se transvasa el líquido de los tubos a un matraz aforado de 250 ml, recogiendo bien con agua el líquido de las paredes, y se enrasa con agua. Se tiene así la solución A que contiene 20 ml gas/ml, lo que equivale a 13,4 HB_q/ml.

De esta solución reserva se preparan otras dos dilución 1/100 y 1/100 de las que

se toman las cantidades adecuadas para las curvas de extinción.

Una vez obtenida una curva para cada variedad de plantas, se cuentan los problemas y automáticamente, según su Número H^o, se halla la eficiencia de conteaje en la curva de extinción y de ahí se obtienen DPM, según la fórmula siguiente:

$$DPM = \frac{CPM - \text{Fondo}}{\text{Eficiencia}}$$

Las muestras se preparan por duplicado y se repite dos veces el conteaje de cada una, calculándose al final la media de dichos valores como representativa de las DPM que ha tomado la planta en la superficie de la hoja sometida al tratamiento con ¹⁴C, (Tabla 1).

4.2. Determinación del ¹⁴C almacenado en el endospermo del grano de trigo.

Se emplea la técnica de centelleo líquido citada anteriormente, introduciendo alguna variación en la programación del contador, debido a que ahora las muestras tienen extinción constante.

Previamente se desarrolla el siguiente proceso:

Una vez alcanzada la madurez, se cortan las plantas que conservan su hoja dosificada (dos plantas por tratamiento, variedad y bloque).

Se separa la planta en tres partes:

- a) Hoja tratada.
- b) Granos de espiga.
- c) Restos de la planta.

Todas ellas se secan en estufa a 80° C, y posteriormente se pesan para obtener el peso seco de cada parte.

4.2.1 Aislamiento de los gránulos de almidón.

La digestión de la malla de proteínas que «aprisiona» los gránulos de almidón, dentro de la semilla de trigo, se efectúa macerando dichas semillas durante 8 días a 10° C en 10 ml de una solución acuosa conteniendo 0,05% de pronosa E. 70000 PUK/g. (Merck), y 0,01% de thiomersal (BDH), para un gramo de trigo aproximadamente.

A cada muestra se añaden tres gotas de 2 - mercaptoetanol (Merck) para prevenir la actividad polifenoloxidasas y la pigmentación marrón negruzca resultante, (BROCKLEHURST and EVERS, 1977).

4.2.2 Separación de los gránulos de almidón.

Finalizado el período de digestión enzimática, se trituran los granos de trigo con

una varilla de vidrio en el mismo frasco, con el fin de extraer el almidón. La pasta resultante se filtra por muselina para separar el pericarpo, y el filtrado se recoge en un matraz aforado que se enrasa con agua a 10 ml.

Para conseguir una separación de los gránulos de almidón, según el diferente tamaño de los mismos, se ensayan los siguientes métodos:

A) Centrifugación de un gradiente de sacarosa constituido por 1 ml de cuatro concentraciones diferentes de sacarosa: 80%, 60%, 40%, y 20% al que se añade encima 1 ml de la solución de almidón problema (WILLIAMS & DUFFUS, 1977). La separación no fue satisfactoria.

B) Separación de los distintos gránulos a su paso por una serie de tamices de mayor a menor orificio de malla (EVERS et al., 1977), de modo que los granos mayores quedarían sobre los primeros tamices, y en el fondo se recogerían los más pequeños. Este método exige elevadas diluciones para recoger la muestra, y por este motivo se consideró inadecuado.

C) El método utilizado fue la separación según el gradiente de sacarosa, indicado anteriormente por WILLIAMS & DUFFUS (1977), sustituyendo la centrifugación por la caída libre de los respectivos gránulos de almidón, lo que ocurre de acuerdo con la ley de Stokes, y permite reparar la capa de sacarosa del 80% con una gran mayoría de granos de tipo A, mientras que en las capas superiores permanecen los de menor tamaño, es decir, del tipo B.

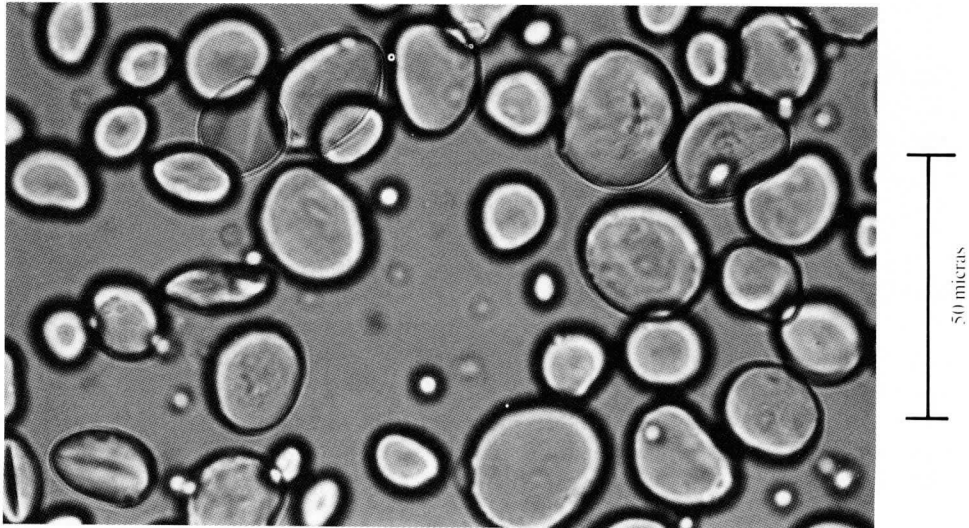


FIGURA 1.—Fotografía de los gránulos de almidón extraídos en sacarosa del 80%.
Microscopio óptico: 400 aumentos.

La separación se lleva a cabo en tubos de 12 mm, de diámetro, provistos de una llave inferior que permite obtener las siguientes fracciones del gradiente:

- 1.º—La capa del 80% que contiene los gránulos de almidón de mayor tamaño.
- 2.º—La capa del 60% que contiene los gránulos de tamaño intermedio.
- 3.º—La capa con el resto de sacarosa (40% y 20%) y la solución añadida, que contiene los gránulos más pequeños.

El tiempo que transcurre durante la separación es de tres o cuatro horas. Los gránulos de almidón separados en cada fracción se muestran en las figuras 1, 2 y 3.

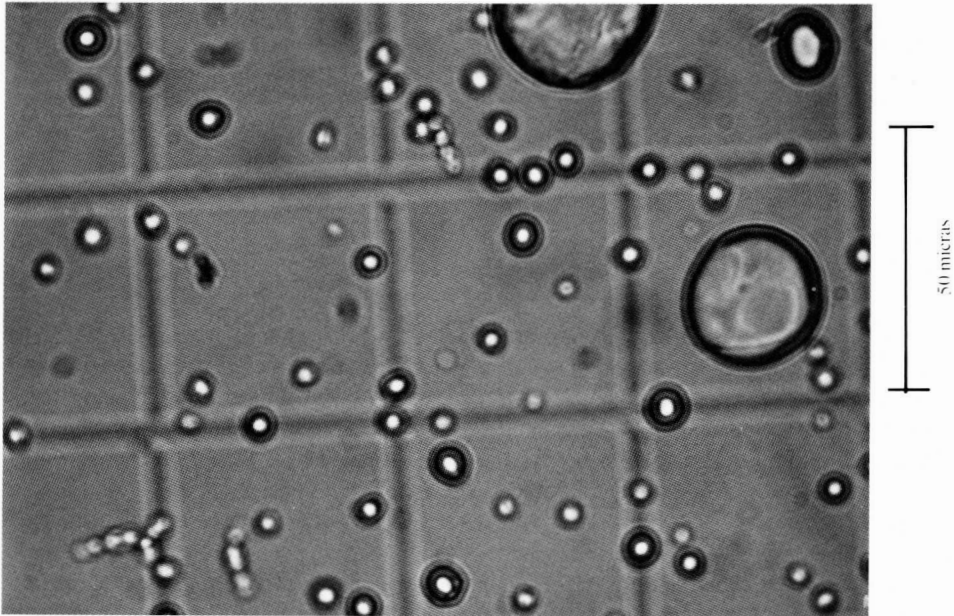


FIGURA 2.—Fotografía de los gránulos de almidón extraídos en sacarosa del 60%.
Microscopio óptico: 400 aumentos.

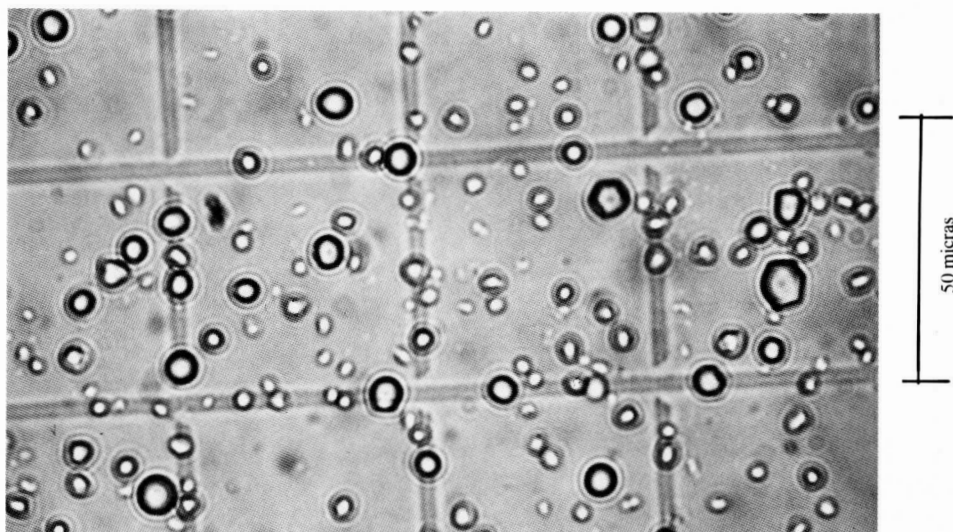


FIGURA 3.—Fotografía de los gránulos de almidón extraídos en sacarosa del 40% y del 20%.
Microscopio óptico: 400 aumentos.

4.2.3. Programación del contaje de ^{14}C .

Se ha comprobado que la extinción originada por la solución problema (sacarosa con granos de almidón), no oscila prácticamente al variar las cantidades de la misma. Por ello, se prepara una serie de cinco patrones con una cantidad constante de solución radiactiva de DPM conocidas. Se selecciona el vial cuyo contaje está más cercano al valor medio, y éste es el patrón que se cuenta con la serie de problemas, que presentan un Número H'' sensiblemente igual al del patrón.

Se utilizan viales de 18 ml en los que se depositan 5.5 ml de centelleador PCS (Amersham) y 5 ml de solución problema (con la sacarosa previamente diluida hasta una riqueza del 20%), de modo que se obtiene un gel, transparente y homogéneo.

Poniendo en marcha el subprograma factor de compensación de extinción (QCF), queda ajustada la anchura del canal de contaje de forma que no existen pérdidas de extinción.

Con la introducción de un factor apropiado que tiene en cuenta la eficacia de contaje del patrón, así como las diluciones sufridas por los problemas, pueden obtenerse como resultado final DPM/ml en cada fracción; y posteriormente DPM de cada fracción, que se agrupan respecto a gránulos de almidón de tipo A ($> 10 \mu\text{m}$) y gránulos de tipo B ($< 10 \mu\text{m}$), lo que origina finalmente DPM totales acumuladas en la espiga en la madurez (Tabla 2).

Ahora bien como los distintos tratamientos utilizados en este trabajo dan lugar a espigas con distinto número de granos, es preciso referir los valores globales expresa-

dos anteriormente, a ^{14}C acumulado por grano de trigo, bien en los gránulos A ó B bien en el total de ellos. El cálculo se realiza con ayuda de una tabla standard (Tabla 3), que indica el número de granos por espiga de cada variedad y tratamiento utilizados en esta experiencia.

El conjunto de valores así obtenidos se expresa en las tablas 4, 5 y 6.

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	O	5	15	
SPLendeur	110 578	84 588	37 017	86 586	79 717
HOBBIT	153 334	91 880	126 821	138 583	127 654
HUNTSMAN	104 029	2 036	50 469	46 723	60 814
X	122 647	59 501	84 769	90 664	
E S D Variedad 24 759; E S D Corte 28 590					

TABLA 2.— Acumulación de ^{14}C en los gránulos de almidón — total por espiga — (desintegraciones por minuto, DPM).

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	0	5	15	
SPLendeur	37.3	27.6	19.7	19.3	26.0
HOBBIT	43.1	16.8	29.3	13.0	25.6
HUNTSMAN	29.1	15.0	12.2	10.6	16.7
X	36.5	19.8	20.4	14.3	
E S D Variedad 2,6; E S D Corte 3,0					

TABLA 3.—Número de granos por espiga

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	0	5	10	
SPLendeur	1 753	1 995	1 078	1 656	1 621
HOBBIT	2 173	3 404	2 862	2 553	2 748
HUNTSMAN	2 154	89	1 537	3 234	1 753
X	2 027	1 829	1 825	2 481	
E S D Variedad 501; E S D Corte 578					

TABLA 4.—Acumulación de ^{14}C en los gránulos de tipo A/ grano de trigo.
(desintegraciones por minuto, DPM)

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	1	0	5	15	
SPLendeur	1 330	1 034	774	1 907	1 261
HOBBIT	1 538	1 992	1 523	2 079	1 783
HUNTSMAN	1 587	52	1 079	1 531	1 062
X	1 485	1 026	1 125	1 839	
E S D Variedad 683; Corte 789					

TABLA 5.—Acumulación de ^{14}C en gránulos de tipo B/grano de trigo.
(desintegraciones por minuto, DPM)

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	0	5	15	
SPLendeur	3 083	3 029	1 852	4 777	3 185
HOBBIT	3 711	5 396	4 385	4 633	4 532
HUNTSMAN	3 742	142	2 616	4 765	2 816
X	3 512	2 856	2 951	4 725	
E S D Variedad 1 736; E S D Corte 2 004					

TABLA 6.—Acumulación de ^{14}C en cada grano de trigo
(desintegraciones por minuto, DPM)

4.3 Recuento del número y tamaño de los gránulos de almidón

Para el recuento de los gránulos mayores de 15 micras se utiliza un contador de partículas COULTER COUNTER (1). Se toman 2 ml de la última fracción recogida del gradiente (sacarosa del 40%, 20% y resto de solución), se añaden a 100 ml de una solución electrolítica comercial: ISOTON II, y se pasan al COULTER fijando el volumen a tomar en 0,05 ml. De este modo se cuentan las partículas comprendidas dentro de los siguientes tamaños: mayores de 2, 5, 10 y 15 micras.

Los granos de mayor tamaño, contenidos en las fracciones de 80% y 60% de sacarosa se cuentan en un microscopio óptico (NICON), utilizando una Cámara Neubauer, cuya retícula presenta los cuadros grandes con dimensión de 0.0625 mm² × 0,1 mm, algunos de los cuales están divididos en 16 más pequeños de 0.0025 mm² × 0,1 mm, cuyo lado tiene una longitud de 50 micras. Esta referencia, junto con la presencia de una escala micrométrica en el ocular del microscopio son las que se

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	1	0	5	10	
SPLENDEUR	54.19	62.54	79.45	69.84	66.50
HOBBIT	83.42	80.45	86.93	86.28	84.27
HUNTSMAN	63.05	56.23	67.26	75.14	65.42
X	66.89	66.40	77.88	77.09	
E S D Variedad 11.11;		E S D Corte 12.83			

TABLA 7.— Gránulos de almidón de tipo A
(millones de gránulos/ grano de trigo)

emplean para contar el número de gránulos de almidón agrupados por distintos tamaños. Los intervalos de medida son de 2 a 5 micras, y de 5 a 10 micras, tamaños que corresponden a gránulos de tipo B, y entre 10 y 30 micras, y mayores de 30 micras, como gránulos de tipo A.

Una vez introducido el factor adecuado a los volúmenes utilizados en la determinación, se obtiene el número de gránulos de cada tamaño en la muestra analizada, que posteriormente se refiere a número de gránulos por espiga, y una vez introducido el valor standard del número de granos en la espiga de cada variedad y tratamiento (Tabla 3), se tienen los resultados en número de gránulos por grano de trigo, tanto de

(1) Agradezco al Profesor Dr. D. Angel Domínguez de la Facultad de Biología su ayuda en la utilización de dicho contador.

tipo A (Tabla 7), como de tipo B (Tabla 8), así como de alguno de los subgrupos que se han hecho para el recuento dentro de cada uno de los tipos indicados (Tablas 9 y 10) según variedades y cortes.

Finalmente la suma de los valores expresados en las tablas 7 y 8, permite obtener el número total de gránulos de almidón almacenados en el endospermo de cada grano de trigo (Tabla 11).

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	0	5	15	
SPLendeur	114.39	120.22	118.42	116.04	117.27
HOBBIT	77.33	134.17	132.62	117.90	115.51
HUNTSMAN	78.34	123.30	142.02	118.68	115.58
X	90.02	125.90	131.02	117.54	
E S D Variedad 11.08;		E S D Corte 12.80			

TABLA 8.—Gránulos de almidón de tipo B
(millones de gránulos/grano de trigo)

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	0	5	15	
SPLendeur	4.66	4.90	7.23	4.93	5.43
HOBBIT	12.19	9.82	7.52	9.31	9.71
HUNTSMAN	5.54	5.63	5.04	6.19	5.60
X	7.46	9.79	6.60	6.81	
E S D Variedad 1.15;		E S D Corte 1.33			

TABLA 9.—Gránulos de almidón de diámetro 30 micras
(millones de gránulos/grano de trigo)

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	0	5	15	
SPLendeur	8.83	8.48	10.11	11.31	9.68
HOBBIT	7.34	18.16	22.31	13.83	15.41
HUNTMAN	7.77	11.71	20.15	20.89	15.13
X	7.98	12.78	17.52	15.34	
E S D Variedad 3.83; E S D Corte 4.42					

TABLA 10.—Gránulos de almidón de diámetro entre 5 y 10 micras
(millones de gránulos/ grano de trigo)

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	0	5	15	
SPENDEUR	168.59	182.75	197.87	185.88	183.77
HOBBIT	160.75	214.62	219.55	204.18	199.77
HUNTSMAN	141.3	179.52	209.28	193.82	181.00
X	156.91	192.30	208.90	194.63	
E S D Variedad 12.57; E S D Corte 14.52					

TABLA 11.—Cantidad total de gránulos de almidón
(millones de gránulos/ grano de trigo)

5 DISCUSION

Los resultados obtenidos en este trabajo y expresados en el capítulo anterior se han estudiado estadísticamente mediante el análisis de la varianza, cálculo de correlaciones, y regresiones simples y múltiples. El tratamiento de dichos datos se ha realizado en un ordenador COMMODORE CBM. 4016.

Dado que los factores que intervienen en este trabajo son variedad y fecha de corte de la espiga, se estudia su variación dentro de cada una de las tablas de valores expuestas. La interacción corte/variedad no aporta ningún aspecto significativo en la mayoría de los casos, por lo tanto se lleva a cabo el estudio aislado de dichos factores

salvo en el caso del número de gránulos de almidón por grano de trigo, en que se estudia la interacción de ambos.

La discusión de los resultados, que ha de conducir a la obtención de las conclusiones más importantes, se expone en los siguientes epígrafes:

5.1 Asimilación de ^{14}C por la hoja

Las variedades HOBBIT Y SPLENDEUR asimilan respectivamente 57% y 50% más ^{14}C que HUNTSMAN. Por su parte, el corte de la mitad superior de la espiga disminuye la asimilación de ^{14}C por la hoja y este efecto tiende a decrecer al retrasar la fecha de corte (Tabla 1). Esto se explica considerando que la senescencia

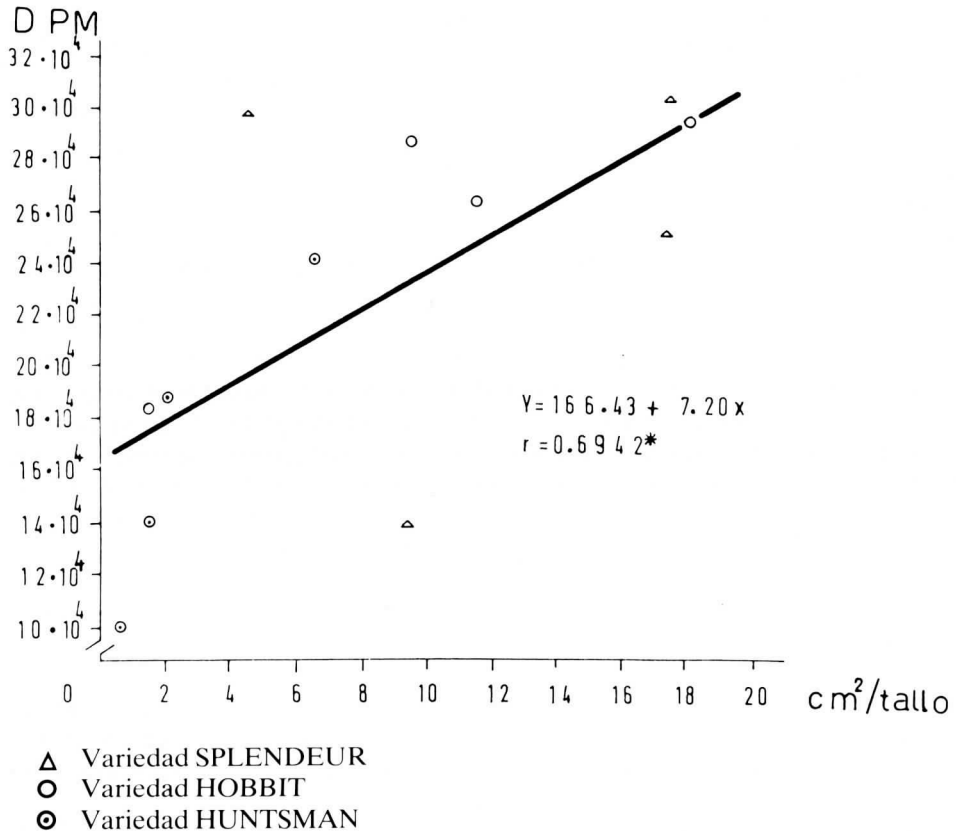


Gráfico 1.—Relación entre el ^{14}C asimilado y el área verde del tallo a los 25 días después de la antesis.

de las hojas es más precoz en HUNTSMAN que en las otras dos variedades, como encontró ULLOA (1983) anteriormente, y MARTINEZ-CARRASCO y col. (Comunicación personal) al medir el área verde en este experimento. Estos últimos han observado también que el corte de la espiga acelera la senescencia de las hojas, en mayor medida cuanto antes se realiza.

El gráfico 1 muestra que la asimilación de ^{14}C por la hoja está en relación directa con el área verde de la planta en una fecha próxima al momento de dosificación, indicando que las diferencias encontradas son debidas a variaciones en la superficie verde, asociadas con la senescencia. PEARMAN et al. (1979), también encuentran que la fotosíntesis de las hojas es mayor en HOBBIT que en HUNTSMAN. Se han observado efectos variables del tamaño de la espiga, como colector de asimilados, sobre la fotosíntesis y la senescencia de las hojas, NÖSBERGER y THORNE (1965), han encontrado disminuciones de la fotosíntesis y del área verde al reducir el número de flores por espiga; mientras que PATTERSON y BRUN (1980), observan un retraso en la senescencia al cortar la espiga.

Otros autores KING et al. (1967), también han observado que la velocidad de fotosíntesis de la hoja, en el trigo, depende del nivel de demanda de los granos en desarrollo. Por su parte, RADLEY (1978), no encontró variaciones en la fotosíntesis al reducir el número de granos de la espiga, y RAWSON et al. (1976), observan que

la influencia del tamaño de la espiga en la fotosíntesis de la hoja dependía de los tratamientos de defoliación aplicados a los tallos laterales, y señalan que la variedad de resultados, encontrada en la bibliografía, puede conciliarse teniendo en cuenta la actividad de otros colectores metabólicos, que pueden también afectar a la actividad asimilatoria de la hoja.

Según PINTO (1980), el control de la fotosíntesis de la hoja por la demanda de la espiga se puede llevar a cabo por una acumulación de los fotosintatos en la hoja, que actúa sobre la difusión de CO_2 y sobre los intercambios de metabolitos entre cloroplastos y citosol. RAWSON et al. (1976), han encontrado que la variación en la fotosíntesis de la hoja inducida por la espiga tuvo lugar a través de un cambio de la resistencia de los estomas a la difusión de CO_2 . También se ha propuesto un mecanismo hormonal de regulación (PINTO, 1980; EVANS, 1975).

5.2 Fracción de ^{14}C asimilado por la hoja que se recupera en los granos en la madurez

Probablemente, la distribución de asimilados en la planta resulta de la interacción entre el suministro de los mismos y la competencia de los diferentes colectores. Por ello, la fracción de los asimilados producidos por la hoja que se recupera en los granos es una medida de su capacidad de demanda.

El 44,5% del ^{14}C fijado por la hoja se recupera en los granos a la madurez (Tabla 12). MAKUNGA et al. (1978), encuentran valores entre el 80% y el 95%, mientras que otros autores encuentran valores más próximos a los de este experimento (RUCKENBAUER, 1975; AUSTIN et al. 1977). Las diferencias pueden atribuirse

al distinto grado de senescencia y duración del período de crecimiento del grano.

La fracción del ¹⁴C fijado por la hoja que se recupera en los granos en la madurez es en HOBBIT el 58% mayor que en SPLENDEUR y en ésta el 31% mayor que en HUNTSMAN, siendo mayor en las espigas intactas que en las cortadas, que tienden a recuperar mayor fracción cuanto antes se corta la espiga (Tabla 12). La variedad y el corte de la espiga, por consiguiente, alteran no sólo la asimilación fotosintética, sino también la distribución de los fotosintatos en la planta, y por tanto, su recuperación en el grano. RUCKENBAUER (1975) y AUSTIN et al. (1977), también encuentran que la recuperación en la espiga de los asimilados producidos por la hoja es mayor en HOBBIT que en HUNTSMAN.

La relación entre el porcentaje de ¹⁴C fijado por la hoja encontrado en la espiga (Tabla 12), y el número de granos por espiga (Tabla 3) está próxima a la significación

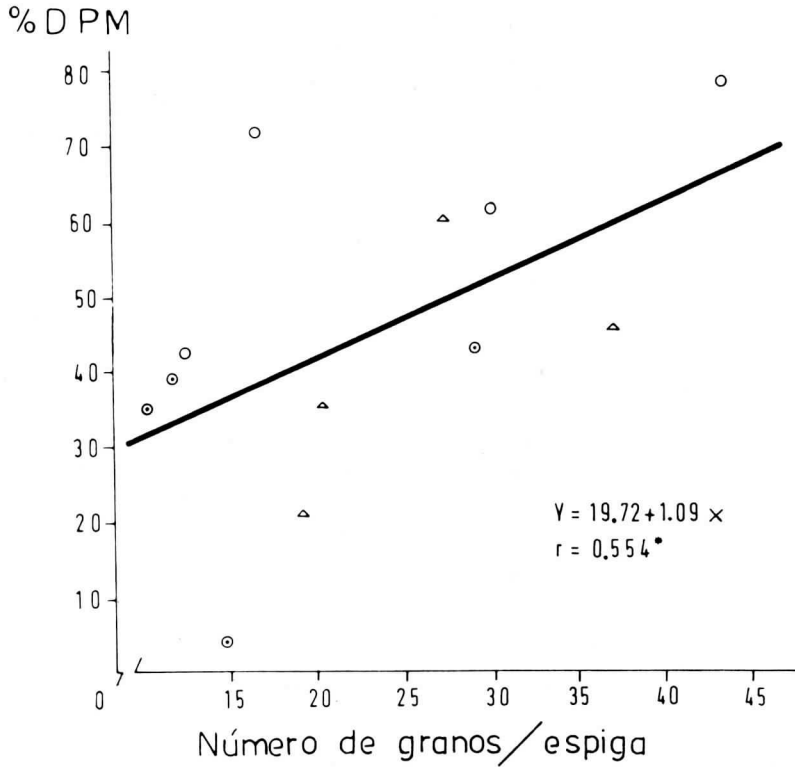
VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	0	5	10	
SPLENDEUR	44.71	59.44	21.18	34.55	39.97
HOBBIT	77.09	70.65	62.26	42.42	63.10
HUNTSMAN	44.30	4.37	40.00	33.71	30.59
X	55.36	44.82	41.15	36.89	
E S D Variedad 17.48;		E S D Corte 20.18			

TABLA 12.—Porcentaje de ¹⁴C asimilado por la hoja que se recupera en la espiga

(Gráfico 2), indicando que el tamaño de la espiga determina en parte, pero no totalmente, su capacidad como colector de asimilados.

Por otra parte, el porcentaje de ¹⁴C fijado inicialmente que se encuentran en cada grano a la madurez (Tabla 13), también muestra diferencias entre variedades y corte.

La recuperación de ¹⁴C por grano y el número de granos por espiga no son factores independientes, sino que muestran una relación negativa (Gráfico 3), que sugiere que la demanda de cada grano se ve afectada por la competencia con los demás por los asimilados disponibles. Así, mientras que la recuperación de ¹⁴C en la espiga se incrementa al aumentar el número de granos, la fracción de asimilados disponibles que obtiene cada grano disminuye. Los granos de una misma espiga no sólo compiten entre sí, sino que tienen también una influencia beneficiosa en el crecimiento de los demás, como ya observaron BREMNER y RAWSON (1978), y COOK y EVANS (1983). Estos últimos comprobaron que los asimilados se reparten



- △ Variedad SPLENDEUR
- Variedad HOBBIT
- ⊙ Variedad HUNTSMAN

Gráfico 2.—Relación entre la fracción de ¹⁴C de la hoja recuperado por la espiga y el número de granos.

VARIEDAD	CORTE de la espiga				X
	I	0	5	15	
SPLENDEUR	1.36	2.13	1.29	1.81	1.65
HOBBIT	1.73	4.06	2.22	3.22	2.81
HUNTSMAN	1.60	0.27	3.43	3.39	2.17
X	1.56	2.15	2.32	2.81	

E S D Variedad 0.83; E S D Corte 0.96

TABLA 13.—Porcentaje de ^{14}C asimilado por la hoja que se recupera en el grano de trigo.

adscribiendo a los colectores de mayor tamaño una cuota más que proporcional a su tamaño (COOK y EVANS, 1976, 1983) y sugieren que podría deberse a que estos colectores provocan mayor disminución del nivel de sacarosa al final del floema, aumentando por tanto, el gradiente de difusión (COOK y EVANS, 1983).

La fracción del ^{14}C fijado por la hoja que se recupera en la espiga guarda relación estrecha con esa fracción por grano y el número de granos por espiga (gráfica 4). Por consiguiente, la capacidad de la espiga como colector de asimilados está determinada por la demanda de cada grano junto con el número de los mismos. La correlación indicada es significativa al nivel 0.01 de probabilidad y explica el 91% de la varianza de los datos. La prueba de F señala que la inclusión de las dos variables independientes es significativa estadísticamente.

5.3 Acumulación de ^{14}C en la espiga

La espiga de HOBBIT tiene más ^{14}C que la de las otras dos variedades, que muestran valores similares (Tabla 2), y el corte de la espiga reduce el ^{14}C acumulado en ésta.

En el gráfico 5 se representa la relación directa que existe entre el ^{14}C acumulado en la espiga y el asimilado por la hoja. Efectivamente, la acumulación de fotosintatos en la espiga depende de lo asimilado por la hoja, que explica el 44% de la variación de aquélla. Esto sugiere que además de la asimilación de ^{14}C por la hoja, existen otros factores que regulan su acumulación en la espiga. Cabe pensar que dichos factores estén relacionados con la demanda y recuperación de fotosintatos en la espiga, ya discutida con anterioridad. Precisamente, esto es lo que se deduce al observar el (gráfico 6), donde se representa la correlación múltiple que existe entre la acumulación de ^{14}C en la espiga, el ^{14}C asimilado por la hoja, y la porción de dicho ^{14}C que se recupera en la espiga. El coeficiente de determinación muestra que el proceso de acumulación de fotosintatos en la espiga depende, en una medida del 82%, no

solamente del asimilado por la hoja (suministro), sino también de la fracción de dichos fotosintatos recuperada en el espiga (demanda). Los factores determinantes de esta demanda se han expuesto anteriormente.

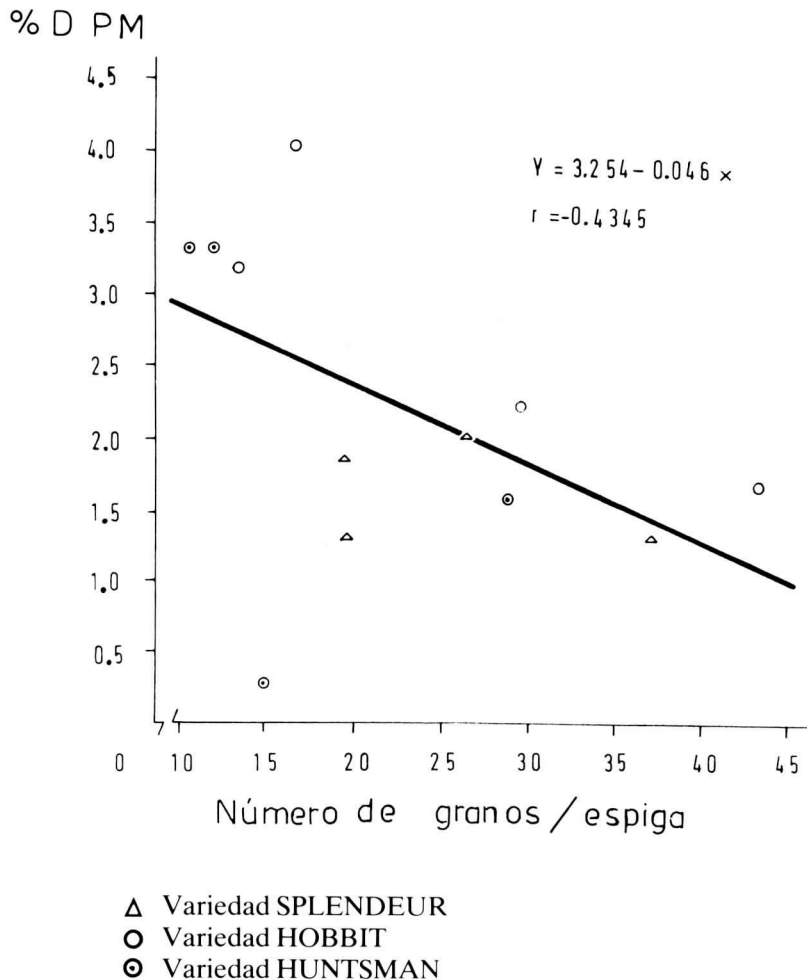
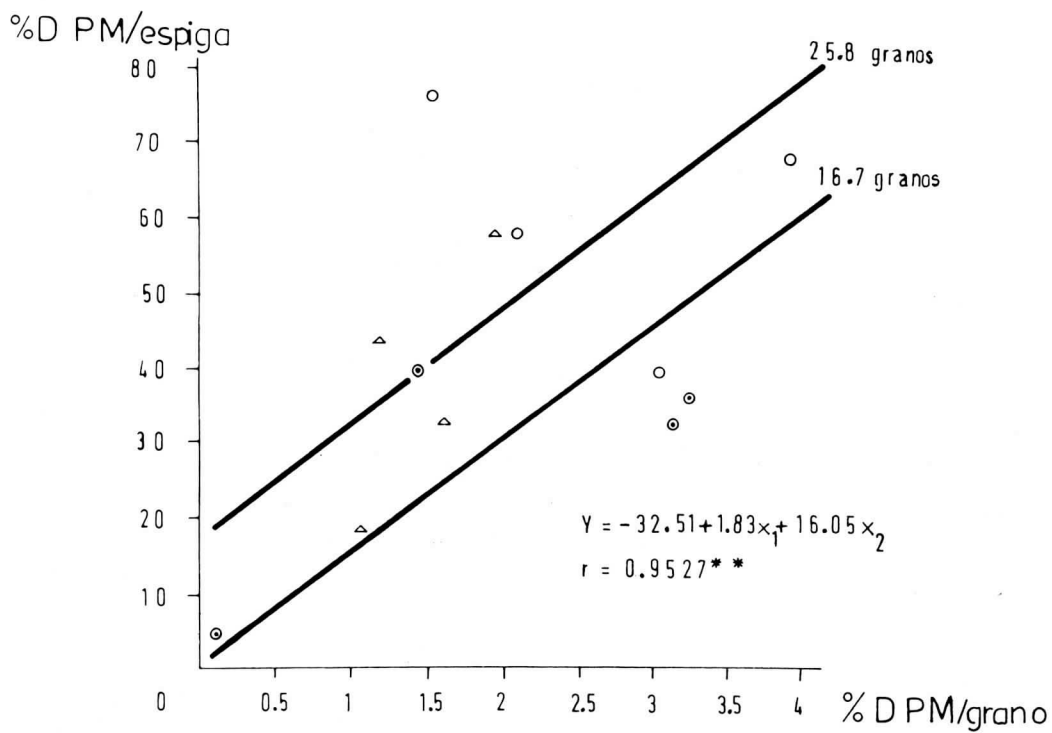
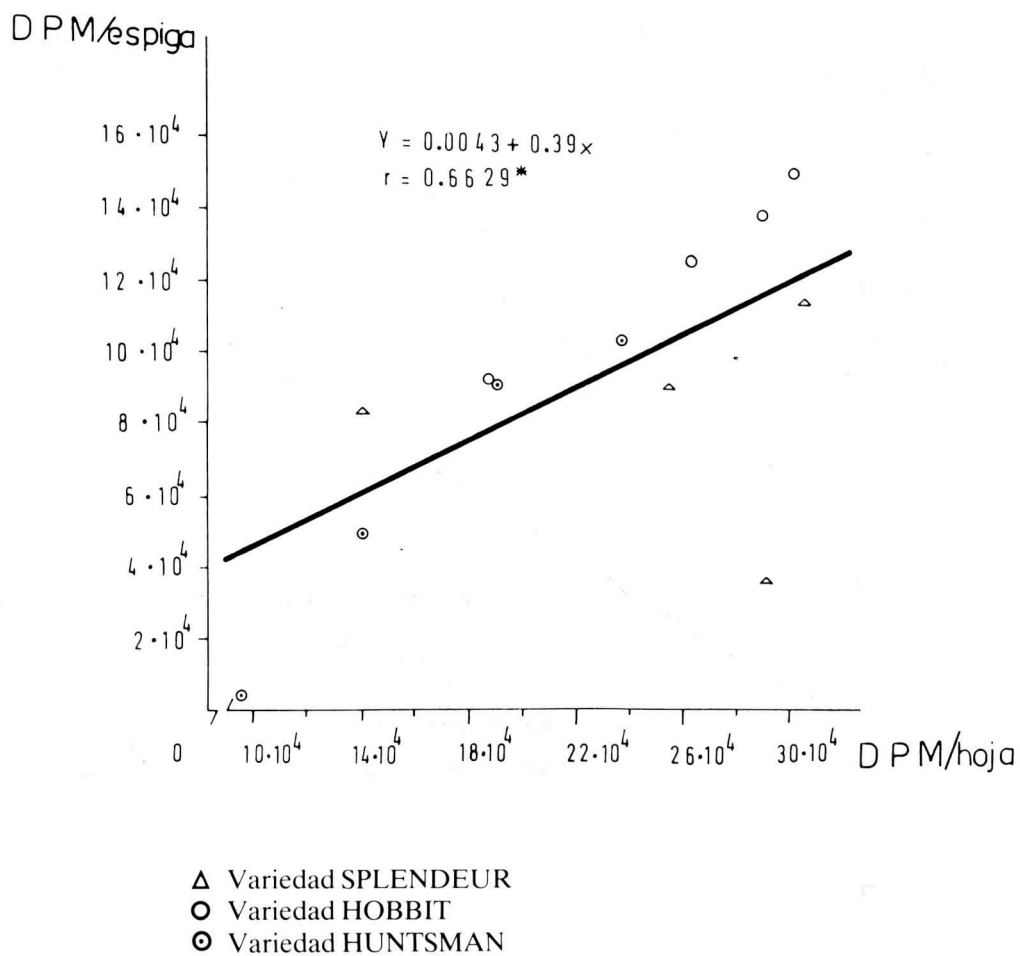


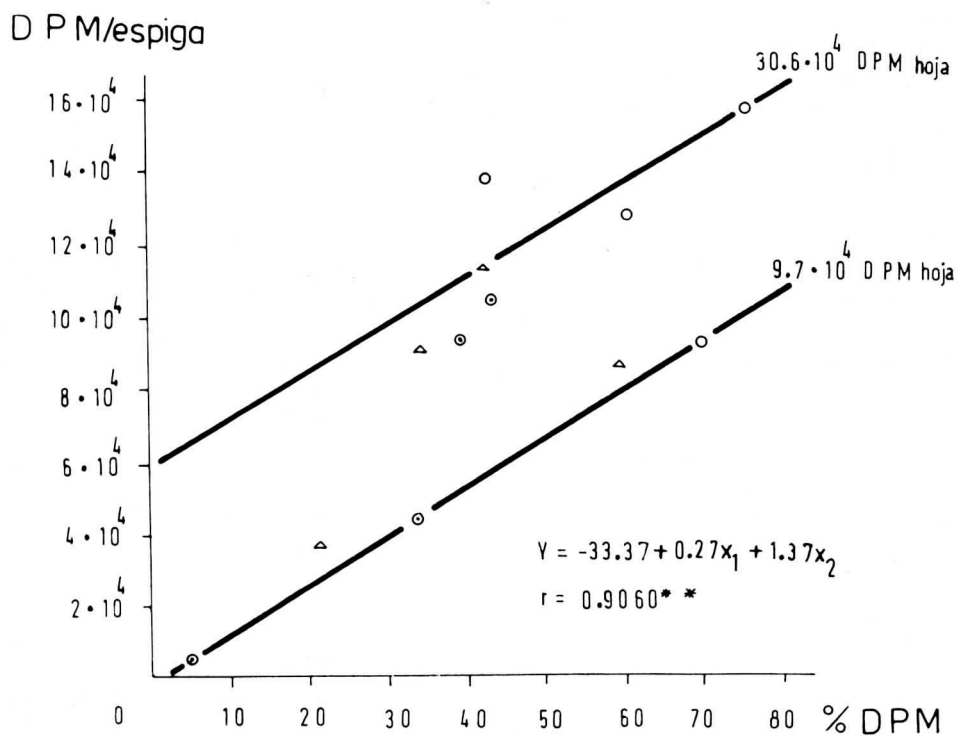
Gráfico 3.—Relación entre la fracción de ^{14}C de la hoja recuperada por grano y el número de granos.



- △ Variedad SPLENDEUR
- Variedad HOBBIT
- ⊙ Variedad HUNTMAN

Gráfica 4.—Relación entre la fracción de ^{14}C asimilado por la hoja que se recupera en la espiga, el número de granos (X_1) y dicha fracción por grano (X_2).

Gráfico 5.—Relación entre el ^{14}C acumulado por espiga y el asimilado por la hoja.



- △ Variedad SPLENDEUR
- Variedad HOBBIT
- ⊙ Variedad HUNTSMAN

Gráfico 6.—Relación entre el ¹⁴C acumulado en la espiga, el C asimilado por la hoja (X₁) y la fracción de éste recuperada en la espiga (X₂).

5.4 Número y distribución por tamaños de los gránulos de almidón y su relación con el ^{14}C recuperado en ellos.

El valor medio del número total de gránulos de almidón contenidos en el endospermo del grano es $1.9 \cdot 10^6$ (Tabla 11). Este dato se aproxima al encontrado por MAY y BUTTROSE (1959), y BROOKS et al. (1982), siendo inferior al hallado por BROCKLEHURST y EVERS (1977), y EVERS y LINDLEY (1977).

Las variedades difieren ligeramente en el número total de gránulos de almidón, siendo HOBBIT la que posee un número mayor, aunque estas diferencias no son significativas estadísticamente.

La fracción de gránulos de tipo A ($> 10 \mu\text{m}$.) es también mayor en HOBBIT (Tabla 7), que además presenta una mayor fracción de los que superan $30 \mu\text{m}$. de diámetro máximo (Tabla 9). Todo ello indica que en HOBBIT los gránulos de tipo A son a la vez más numerosos y de mayor tamaño que en las otras dos variedades, que presentan valores similares entre ambas. Sin embargo, el número de gránulos de tipo B ($< 10 \mu\text{m}$.) es similar en las tres variedades (Tabla 8). De la distribución por tamaños de estos gránulos se deduce que los gránulos de almidón de SPLENDEUR son de menor tamaño que los gránulos de HOBBIT y HUNTSMAN (Tabla 10).

El corte de la espiga afecta de modo diferente al número de gránulos de las tres variedades. Aumenta el número de gránulos tipo A en HUNTSMAN y SPLENDEUR, pero no en HOBBIT (Tabla 7). El corte en la antesis tiene menos efectos que cuando se realiza en fechas posteriores, y en HUNTSMAN el aumento es máximo a los quince días.

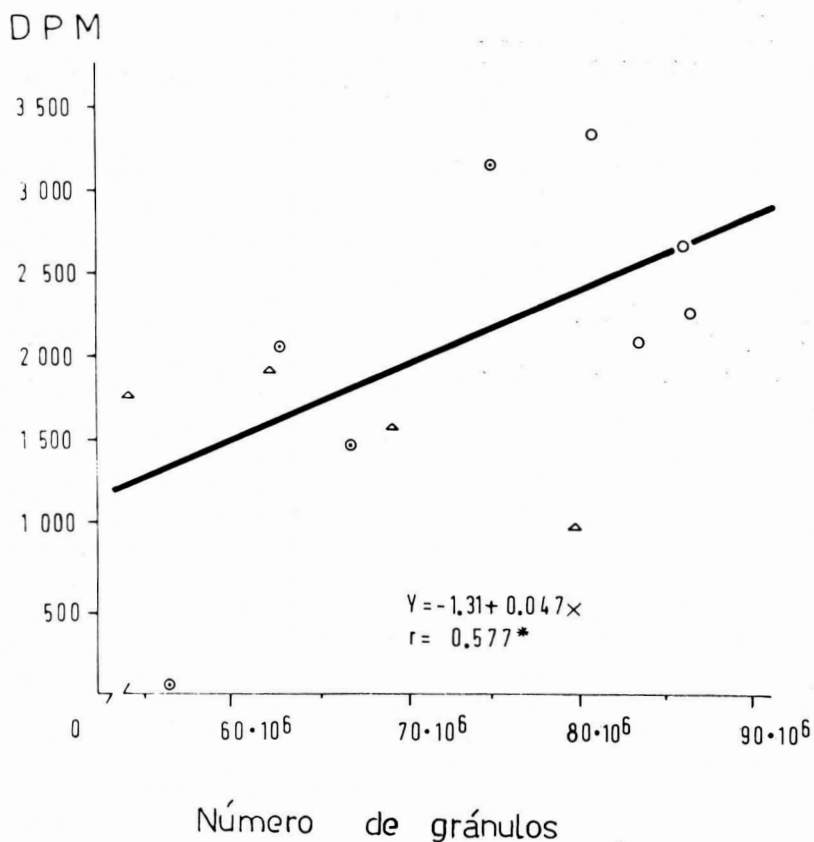
El corte tiene escaso efecto en el número de gránulos tipo B en SPLENDEUR, mientras que aumenta el de las otras dos variedades (Tabla 8). Cuando se efectúa el corte a los quince días después de la antesis, aumenta menos el número de estos gránulos que cuando se efectúa en fechas anteriores. En consecuencia, el corte aumenta el número total de gránulos de almidón (Tabla 11). Las diferencias entre fechas de corte son pequeñas. En HOBBIT y SPLENDEUR el corte a los cinco días produce el mayor efecto, mientras que en HUNTSMAN es el corte a los quince días.

Las diferencias entre variedades en el número de gránulos tipo A no se explican por diferencias en el suministro de fotosintatos, estimado por la absorción de ^{14}C por la hoja, o por el área verde, o el incremento de peso a lo largo del crecimiento (MARTINEZ-CARRASCO y col., comunicación personal). Por tanto, factores de otra índole controlan las diferencias genotípicas en la formación de estos gránulos. Los datos expuestos sugieren también que las variedades difieren en su capacidad de respuesta a un aumento del suministro de asimilados por grano, pues en HOBBIT este incremento no influye en el número de gránulos tipo A, mientras que en las otras dos variedades lo aumenta.

En cambio, las diferencias entre variedades y cortes de la espiga en el número de gránulos tipo B se asocian con las encontradas en la asimilación fotosintética (MARTINEZ-CARRASCO y col., comunicación personal). Así pues, el suministro de fotosintatos parece regular la formación de estos gránulos. BUTTROSE (1960),

sugiere que el número de gránulos tipo A se fija genéticamente, mientras que el número de los de tipo B varía con cambios en el ambiente.

Los resultados de este estudio indican que los gránulos tipo A pueden variar también, dependiendo del genotipo, en respuesta a la disponibilidad de asimilados. Asimismo, BROOKS et al. (1982), encuentran más variaciones en el número de gránulos tipo B que de gránulos A, en respuesta al déficit hídrico. De modo similar, BROCKLEHURST y EVERS (1977), y BROCKLEHURST et al. (1978) encuen-



- △ Variedad SPLENDEUR
- Variedad HOBBIT
- ⊙ Variedad HUNTSMAN

Gráfico 7.—Relación entre el ^{14}C acumulado en los gránulos de tipo A y el número de éstos en el grano.

tran mayores reducciones en el número de gránulos tipo B que de tipo A, al disminuir la iluminación y el potencial hídrico durante la fase de expansión celular en el endospermo, en la que se inician los amiloplastos de tipo B (BRIARTY et al., 1979).

En cuanto al ^{14}C acumulado en el grano y su distribución en los gránulos de almidón de los dos tipos estudiados, puede decirse que el 58% del ^{14}C encontrado en el grano (Tabla 6) se recupera en los gránulos tipo A (Tablas 4 y 5), cuyo número es el 39% del total de los gránulos. Los fotosintatos se depositan, por tanto, en los gránulos tipo A preferentemente, y el reparto de aquellos no se hace en proporción al número de una u otra fracción de los gránulos de almidón. SHANON (1974), encuentra un resultado similar en maíz. Esto pone de manifiesto la importancia de las fases tempranas del desarrollo del grano —cuando se forman los gránulos tipo A (BRIARTY et al., 1979)— en la determinación de la capacidad del grano para acumular fotosintatos posteriormente.

El ^{14}C encontrado en las fracciones A y B de los gránulos de almidón difiere, entre variedades y cortes de la espiga, en forma parecida a lo encontrado con el ^{14}C acumulado en cada grano: es mayor en HOBBIT que en las otras variedades; y es también mayor en espigas cortadas a los quince días que en espigas intactas, y en éstas que en las cortadas a los cinco días o en la antesis.

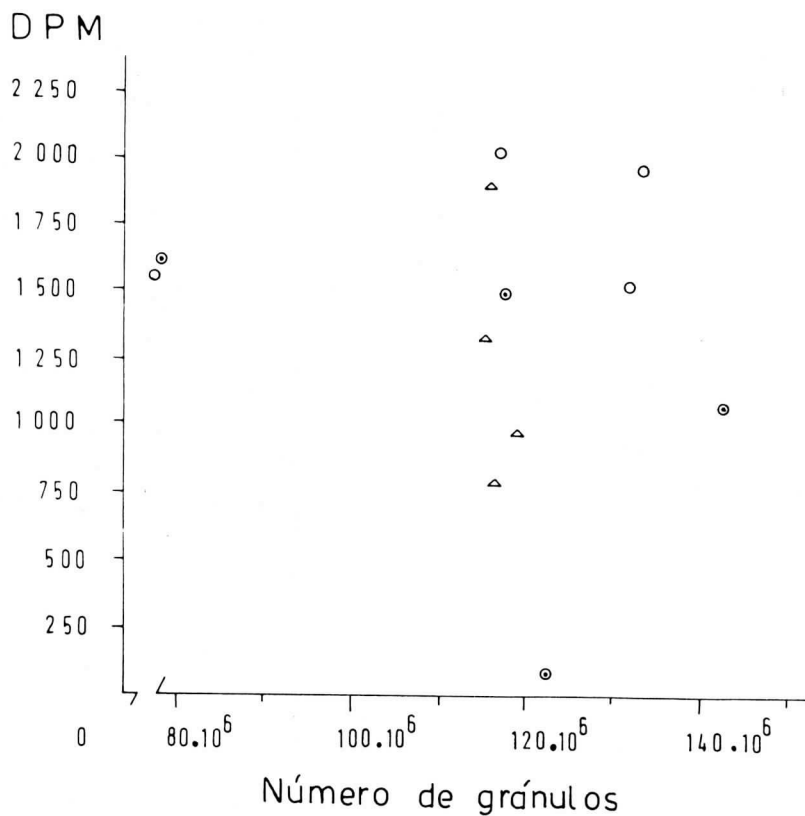
El ^{14}C recuperado en los gránulos tipo A guarda relación directa con el número de los mismos (Gráfico 7). En cambio, no existe relación entre el ^{14}C y el número de los gránulos B (Gráfico 8), que sigue aumentando durante las fases tardías de crecimiento del grano (MAY y BUTTROSE, 1959). Entre los veinticinco días y la madurez, el peso del grano aumentó más en HOBBIT que en las otras dos variedades, y más en las espigas intactas que en las cortadas (MARTINEZ-CARRASCO y col., comunicación personal). Es posible, por tanto, que las diferencias entre tratamientos en el número de gránulos tipo B en la madurez, no sean similares a las que había en la fecha de administración de ^{14}C , y por ello, no se observa relación entre ambos factores.

La relación entre la fracción de ^{14}C fijado por la hoja que se recupera en cada grano, y el número total de gránulos de almidón (Gráfico 9), no alcanza significación estadística, aunque la primera tiende a aumentar con el segundo. Por consiguiente, es posible que el número de gránulos de almidón sea un factor importante en la regulación de la capacidad de demanda de asimilados del grano, pero algún otro factor debe intervenir también en este control.

6 CONCLUSIONES

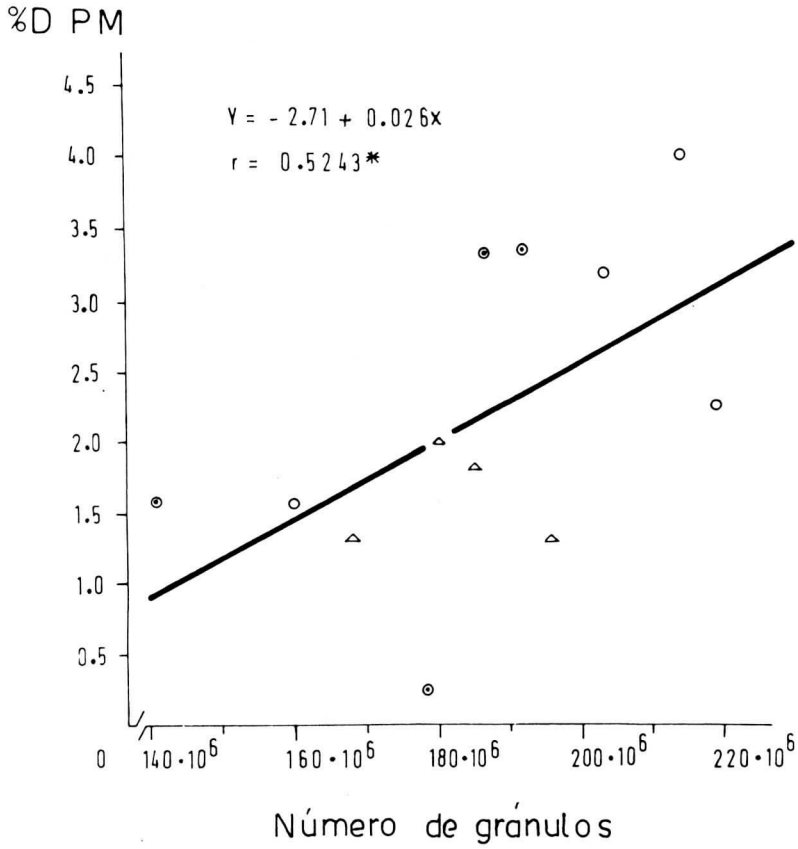
1.—La asimilación de CO_2 por la hoja es menor en la variedad HUNTSMAN que en SPLENDEUR y HOBBIT. El corte de la mitad superior de la espiga disminuye esa asimilación en mayor medida cuanto antes se efectúa. Estas diferencias se asocian con las encontradas en la senescencia de la hoja.

2.—La acumulación de fotosintatos en la espiga es mayor en HOBBIT que en las



- △ Variedad SLENDEUR
- Variedad HOBBIT
- ⊙ Variedad HUNTSMAN

Gráfico 8.—Relación entre el ¹⁴C acumulado en los gránulos de tipo B y el número de éstos en el grano.



- △ Variedad SPLENDEUR
- Variedad HOBBIT
- ⊙ Variedad HUNTSMAN

Gráfico 9.—Relación entre la fracción de ¹⁴C de la hoja recuperado en el grano de trigo y la cantidad de gránulos de almidón en dicho grano.

variedades SPLENDEUR y HUNTSMAN, que muestran valores similares. El corte de la mitad superior de la espiga reduce esa acumulación. El almacenamiento en la espiga está regulado conjuntamente por la fotosíntesis de la hoja y la demanda de la espiga.

3.—La capacidad de la espiga como colector de asimilados está determinada por el número de granos que posea —tamaño del colector— junto con la demanda de asimilados de cada grano.

4.—Las espigas con mayor número de granos recuperan una fracción mayor de los asimilados disponibles. Al mismo tiempo, los granos de una misma espiga compiten entre sí por estos asimilados.

5.—De las tres variedades estudiadas, HOBBIT es la que posee gránulos de almidón tipo A en mayor número y tamaño. Los gránulos tipo B se encuentran en número similar en las tres variedades.

6.—Las diferencias varietales en el número de gránulos de almidón tipo A no se deben a variaciones del suministro de fotosintatos. En cambio, las diferencias en el número de gránulos tipo B se asocian con las encontradas en la asimilación fotosintética.

7.—Las variedades difieren también en la respuesta de sus gránulos de tipo A respecto a un aumento del suministro de asimilados, que no influye en el número de aquéllos en HOBBIT, mientras que en las otras dos variedades lo aumenta.

8.—Dentro del grano, el reparto de fotosintatos no es proporcional al número de gránulos de almidón de uno u otro tipo, sino más bien al tamaño de los mismos, ya que dichos fotosintatos se depositan fundamentalmente en los gránulos tipo A.

9.—El ¹⁴C que, administrado a la hoja en una fase tardía del crecimiento del grano, se acumula en la fracción A de los gránulos de almidón, es directamente proporcional al número de los mismos en la madurez. No se observa una relación similar en la fracción B, aún en formación después de administrar el trazador.

10.—La capacidad de demanda de asimilados del grano está relacionada directamente con el número de gránulos de almidón y, además, se deduce la intervención de algún otro factor.

7 BIBLIOGRAFIA

APEL, P.: LEHMANN, C.O. & FRIEDRICH, A. 1973. Beziehung zwischen fahnenblattfläche, photosyntheserate und einzelährenertrag. Kulturpflanze. 11: 89-95. (Cit. por HERZOG, 1982).

- AUSTIN, R.B.; EDRICH, J.A.; FORD, M.A. AND BLACKWELL, R.D. 1977. The fate of the dry matter, carbohydrates and ¹⁴C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Ann. Bot.* 41: 1309-1321.
- BREMNER, P.M. and RAWSON, H.M. 1978. The weights of individual grains of the wheat ear in relation to their growth potential, the supply of assimilate and interaction between grains. *Aust. J. Plant Physiol.* 5: 61-72.
- BRIARTY, L.G.; HUGHES, C.E. and EVERS, A.D. 1979. The developing endosperm of wheat. A stereological analysis. *Ann. Bot.* 44: 641-658.
- BROCKLEHURST, P.A. 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature. London.* 266: 348-349. (Cit. por MARTINEZ-CARRASCO and THORNE, 1979b).
- BROCKLEHURST, P.A. and EVERS, A.D. 1977. The size distribution of starch granules in endosperm of different sized kernels of the wheat cultivar Maris Huntsman. *J. Sci. Fd. Agric.* 28: 1084-1089.
- BROCKLEHURST, P.A.; MOSS, J.P. and WILLIAMS, W. 1978. Effects of irradiance and water supply on grain development in wheat. *Ann. appl. Biol.* 90: 265-276.
- BROOKS, A.; JENNER, C.F. AND ASPINALL, D. 1982. Effects of water deficit on endosperma starch granules and on grain physiology of wheat and barley. *Aust. J. Plant Physiol.* 9: 423-436.
- BUTTROSE, M.S. 1960. Submicroscopic development and structure of starch granules in cereal endosperms. *J. Ultrastruct. Res.* 4: 231-257. (Cit. por BROOKS et al. 1982).
- BUTTROSE, M.S. 1963. Ultrastructure of the developing wheat endosperma. *Aust. J. Biol. Sci.* 16: 305-317.
- COCHRANE, M.P. and DUFFUS, C.M. 1983. Endosperma cell number in cultivars of barley differing in grain weight. *Ann. Appl. Biol.* 102: 177-181.
- COOK, M.G. and EVAMS, L.T. in WARDLAW, i. f. and PASSIOURA, J.B. 1976. Transport and transfer processes in plants. 1st. ed. London. Academic Press, INC. 393-400.
- COOK, M.G. and EVANS, L.T. 1983. The roles of sink size and location in the partitioning of assimilates in wheat aers. *Aus. J. Physiol.* 10: 313-327.
- EVANS, L. T. 1975. Beyond photosynthesis —the role of respiration, translocation and growth potential in determining productivity. In: COOPER, J.P. 1975. Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge University Press, Cambridge—London -New York- Melbourne. pp. 501-507. (Cit. por PINTO, 1980).
- EVERS, A.D. 1969. Scanning electron microscopy of wheat starch. I. Entire granules. *Die Stärke.* 4: 96-99.
- EVERS, A.D. 1970. Development of the endosperm of wheat. *Ann. Bot.* 34: 547-555.
- EVERS, A.D. 1974. The development of the grain of wheat. *Proc. IV Int. Congress Food Sci. and Technol.* 1: 422-431.
- EVERS, A.D. and LINDLEY, J. 1977. The particle-size distribution in wheat endosperm starch. *J. Sci. Fd. Agric.* 28: 98-102.
- FERNADEZ, J. 1978. A simple system to determine photosynthesis in field conditions by means of ¹⁴CO₂. *Photosynthetica*, 12: 145-149.
- HERZOG, H. 1982. Relation of source and sink during grain filling period in wheat and some aspects of its regulation. *Physiol. Plant.* 56: 155-160.
- HEWITT, E.J. 1966. Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. 2nd. ed. Comn. Agric. Bur. Eastern Press. London. 430-472.
- HORROCKS, D.L. 1977. The H number concept. *Pub. BECKMAN 1095 NUC-77-1T.* Págs :26.
- HOSHIKAWA, K. 1962. Studies on the ripening of wheat. 4. The influence of temperature on endosperma formation. *Proc. Crop Sci. Japn.* 30: 228-231.
- KING, R.W.; WARDLAW, I.F.; EVANS, L.T. 1967. Effect of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat. *Planta (Berl.)* 77: 261-276. (Citado por RAWSON et al. 1976).
- LUDWIG, L.J. and CANVIN, D.T. 1971. The rate of photo respiration during photosynthesis and the relation of the substrate of light respiration to the products of photosynthesis in sunflower leaf. *Pl. Physiol.* 48:712-719. (Cit. por PEARMAN et al. 1981).
- MAKUNGA, O.H.D.; PEARMAN, I.; THOMAS, S.M. and THORNE, G.H. 1978. Distribution of photosynthate produced before and after anthesis in tall and semi-dwarf winter wheat, as affected by nitrogen fertilizer. *Ann. appl. Biol.* 88: 429-437.
- MARTINEZ-CARRASCO, R. and THORNE, G.N. 1979a. Effects of crop thinning and reduced grain numbers per ear on grain size in two winter wheat varieties given different amounts of nitrogen. *Ann. appl. Biol.* 92: 383-393.
- MARTINEZ-CARRASCO, R. and THORNE, G.N. 1979b. Physiological factors limiting grain size in wheat. *Exp. Bot.* 30: 669-679.
- MAY, L.H. and BUTTROSE, M.S. 1959. Physiology of cereal grain. II starch granule formation in the developing barley kernel. *Aust. J. Biol. Sci.* 12: 146-149.
- NÖSBERGER, J. and THORNE, G.N. 1965. The effect of removing florets or shading the ear of barley on production and distribution of dry matter. *Ann. Bot.* 29: 635-644.
- PATTERSON, T.G. and BRUN, W.A. 1980. Influence of sink removal in the senescence patterns of wheat. *Crop Sci.* 20: 19-23.
- PEARMAN, I.; THOMAS, S.M. and THORNE, G.N. 1978. Effects of nitrogen fertilizer on the distribution of photosynthate during growth of spring wheat. *Ann. Bot.* 42: 91-99. (Cit. por MAKUNGA et al. 1978).

- PERMAN, I.; THOMAS, S.M. and THORNE, G.N. 1979. Effect of nitrogen fertilizer on photosynthesis of several varieties of winter wheat. *Ann. Bot.* 43: 613-621.
- PEARMAN, I.; THOMAS, S.M. and THORNE, G.N. 1981. Dark respiration of several varieties of winter wheat given different amounts of nitrogen fertilizer. *Ann. Bot.* 47: 535-546.
- PINTO, M. 1980. Régulation de la photosynthèse par la demande d'assimilats: mécanismes possibles. *Photosynthetica*. 14 (4): 611-634.
- RADLEY, M. 1976. The development of wheat grain relation to endogenous growth substances. *J. Exp. Bot.* 27: 1009-1021.
- RADLEY, M. 1978. Factors affecting grain enlargement in wheat. *J. Exp. Bot.* 29: 919-934.
- RAWSON, H. M.; GIFFORD, R.M. and BREMNER, P.M. 1976. Carbon dioxide exchange in relation to sink demand in wheat. *Planta (Berl)* 132: 19-23.
- RUCKENBAUER, P. 1975. Photosynthetic and translocation pattern in contrasting winter wheat varieties. *Ann. appl. Biol.* 79: 351-359.
- SHANNON, J. C. 1972. Movement of ¹⁴C-labelled assimilates into kernels of **Zea Mays L.**. Pattern and rate of sugar movement. *Plant Physiol.* 49: 198-202.
- SHANNON, J.C. 1974. In vivo incorporation of Carbon-14 into **Zea mays L.** starch granules. *ereal Chem.* 51: 789-809.
- SHIMSHI, D. 1969. A rapid field method for measuring photosynthesis with labelled carbon dioxide. *J. Exp. Bot.* 20: 381-401.
- 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.
- STREBEYKO, P. 1976. Rapid method for measuring photosynthetic rate using ¹⁴CO₂. *Photosynthetica*. 1: 45-49.
- THORNE, G.N. 1965. Photosynthesis of ears and flag leaves of wheat and barley. *Ann. Bot.* 27: 155-174.
- THORNE, G.N. 1973. Physiology of grain yield of wheat and barley. *Rep. Rothamsted exp. Stn for 1973. Part. 2:* 5-25.
- 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.
- ULLOA, M. 1983. Cambios bioquímicos en la última hoja de trigo durante la senescencia. Crecimiento y contenido protéico del grano. Tesina de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad de Salamanca. Págs: 113.
- WARDLAW, I. F. 1970. The early stages of grain development in wheat: response to light and temperature in a single variety. *Aust. J. Biol. Sci.* 23: 765-774. (Cit. por THORNE, 1973).
- WILLIAMS, J. M. & DUFFUS, C.M. 1977. Separation and some properties of large and small amyloplasts throughout development in barley endosperm. *Plant Physiol.* 59: 189-192.

**DIPUTACION
de ZÁMORA** 

instituto de estudios zamoranos
florián de ocampo
(C.S.I.C.)

