

## **APORTACION AL CONOCIMIENTO DE LOS PROCESOS SUMINISTRO-DEMANDA Y ACUMULACION DE FOTOSINTATOS EN EL GRANO DE TRES VARIEDADES DE TRIGO \***

### **1. INTRODUCCIÓN**

Es evidente que en nuestros días se necesita aumentar la producción agrícola de cereales, sin basarse exclusivamente en el incremento del abonado, por ello se precisa una investigación orientada hacia el empleo de las variedades de cultivo y de los procesos fisiológicos que regulan la acumulación de biomasa en el grano.

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. 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.

(\*) La presente publicación es un resumen del trabajo realizado en el Centro de Edafología y Biología Aplicada (CSIC) de Salamanca.

Se emplea  $^{14}\text{C}$  para el estudio posterior de la distribución de fotosintatos y su acumulación en el grano de trigo. Este  $^{14}\text{C}$  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., 1973), citados por Herzog (1982).

### 2.1. *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 Huntsman* (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 por 100 de las espigas de una determinada variedad alcanzan la antesis.

### 2.2. *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 seguidamente 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.

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 ( $400 \text{ E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), de temperatura ( $20^\circ \text{C}$

durante las 16 horas de luz al día, y 15° C en las 8 horas de oscuridad) y de humedad relativa (76 por 100).

### 2.3. *Soluciones nutritivas*

A principio 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).

### 2.4. *Tratamiento con $^{14}\text{CO}_2$*

Además de los anteriores tratamientos, se suministra aire marcado con  $^{14}\text{CO}_2$ , cuya concentración de dióxido de carbono es de 350 p.p.m. y actividad específica 670 KBq/litro, a la última hoja de cuatro plantas de trigo por cada tratamiento, variedad y bloque, a los 23 días después de la antesis.

Este aire marcado está almacenado en una bombona provista de un manorreductor, que 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 metacrilato que encierran una microcámara propiamente dicha, cuyas dimensiones son 10 cm.  $\times$  10 cm.  $\times$  1.0 cm. (Radley, 1978), y está montada sobre unas 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<sup>2</sup>) realizando sus funciones biológicas (fotosíntesis).

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

A los diez minutos después de la dosificación, cuando se supone (Pearman et al., 1981) que se ha perdido el  $^{14}\text{C}$  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  $^{14}\text{C}$  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.

### 3. MÉTODOS DE ANÁLISIS. RESULTADOS

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

1.º Estimación de la absorción de  $^{14}\text{C}$  por una superficie conocida de las hojas separadas de la planta a los diez minutos después de su exposición al aire marcado.

2.º Determinación del  $^{14}\text{C}$  almacenado en el endospermo del grano de trigo.

3.º Recuento del número y tamaño de los granos de almidón, contenidos en dicho endospermo.

#### 3.1. Estimación de la absorción de $^{14}\text{C}$ por la planta

De cada hoja separada de la planta a los diez minutos de su dosificación, después de haberla prensado y secado, se prepara una muestra según la técnica descrita por Fernández (1978) y se realiza la determinación de  $^{14}\text{C}$  por centelleo líquido, con un contador Beckman LS 1800, capaz de alcanzar una eficiencia de 95 por 100 y que presenta varias posibilidades, entre ellas la corrección de extinción (quench) mediante el número H'' (Horrocks, 1977) y cálculo de DPM.

Las muestras se preparan por duplicado y se repite dos veces el conteo 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  $^{14}\text{C}$  (tabla 1).

Tabla 1.—Asimilación de  $^{14}\text{C}$  por la hoja (desintegraciones por minuto, DPM)

VARIEDAD	CORTE DE LA ESPIGA				$\bar{x}$
	I	O	5	15	
<i>Splendeur</i> ... ..	307.122	143.119	297.649	257.855	251.436
<i>Hobbit</i> ... ..	306.406	188.776	265.698	293.120	263.500
<i>Huntsman</i> ... ..	243.316	96.987	189.027	140.200	167.382
$\bar{X}$ ... ..	285.614	142.960	250.791	230.391	

ESD Variedad 68.202; ESD Corte 78.753

### 3.2. Determinación del $^{14}\text{C}$ almacenado en el endospermo del grano de trigo

Se emplea la técnica de centelleo líquido citado 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) Resto de la planta.

Todas ellas se secan en estufa a  $80^{\circ}\text{C}$ . Seguidamente se procede al aislamiento de los gránulos de almidón que se efectúa macerando las semillas en una solución de pronasa y thiomersal (Brocklehurst and Evers, 1977). Posteriormente, mediante un gradiente de sacarosa se consigue la separación de los gránulos de almidón, según su diferente tamaño, como se muestra en las fotografías 1.2.3.

La determinación del  $^{14}\text{C}$  almacenado en el endospermo del grano de trigo se realiza mediante centelleo líquido con el ya citado contador Beckman LS 1800, obteniéndose DPM que se agrupan respecto a gránulos de almidón de tipo A, es decir mayores de 10 micras, y gránulos de tipo B, menores de 10 micras. Finalmente se obtienen las DPM totales acumuladas en la espiga de la madurez (tabla 2).

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

VARIEDAD	CORTE DE LA ESPIGA				$\bar{x}$
	I	0	5	15	
<i>Splendeur</i> ... ..	110.578	84.588	37.017	86.586	79.717
<i>Hobbit</i> ... ..	153.334	91.880	126.821	138.583	127.654
<i>Huntsman</i> ... ..	104.029	2.036	50.469	46.723	60.814
$\bar{X}$ ... ..	122.647	59.501	84.769	90.664	

ESD Variedad 24.759; ESD Corte 28.590

Tabla 3.—Acumulación de <sup>14</sup>C en los gránulos de tipo A/grano de trigo (desintegraciones por minuto, DPM)

VARIEDAD	CORTE DE LA ESPIGA				$\bar{x}$
	1	0	5	15	
<i>Splendeur</i> ... ..	1.753	1.995	1.078	1.656	1.621
<i>Hobbit</i> ... ..	2.173	3.404	2.862	2.553	2.748
<i>Huntsman</i> ... ..	2.154	89	1.537	3.234	1.753
$\bar{X}$ ... ..	2.027	1.829	1.825	2.481	

ESD Variedad 501; ESD Corte 578

Tabla 4.—Acumulación de <sup>14</sup>C en los gránulos de tipo B/grano de trigo (desintegraciones por minuto, DPM)

VARIEDAD	CORTE DE LA ESPIGA				$\bar{x}$
	1	0	5	15	
<i>Splendeur</i> ... ..	1.330	1.034	774	1.907	1.261
<i>Hobbit</i> ... ..	1.538	1.992	1.523	2.079	1.783
<i>Huntsman</i> ... ..	1.587	52	1.079	1.531	1.062
$\bar{X}$ ... ..	1.485	1.026	1.125	1.839	

ESD Variedad 683; Corte 789

Tabla 5.—Acumulación de <sup>14</sup>C en cada grano de trigo (desintegraciones por minuto, DPM)

VARIEDAD	CORTE DE LA ESPIGA				$\bar{x}$
	1	0	5	15	
<i>Splendeur</i> ... ..	3.083	3.029	1.852	4.777	3.185
<i>Hobbit</i> ... ..	3.711	5.396	4.385	4.633	4.532
<i>Huntsman</i> ... ..	3.742	142	2.616	4.765	2.816
$\bar{X}$ ... ..	3.512	2.856	2.951	4.725	

ESD Variedad 1.736; ESD Corte 2.004

### 3.3. Recuento del número y tamaño de los gránulos de almidón

Para el recuento de los gránulos menores de 15 micras se utiliza un contador de partículas *Coulter Counter*. Los granos de mayor tamaño, contenidos en las fracciones de 80 y 60 por 100 de sacarosa se cuentan en un microscopio óptico (*Nicon*), utilizando una Cámara Neubauer. 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, obteniéndose los resultados en número de gránulos por grano de trigo, tanto de tipo A (tabla 6), como de tipo B (tabla 7), así como de alguno de los subgrupos que se han hecho para el recuento dentro de cada uno de los tipos indicados (tablas 8 y 9) según variedades y cortes.

Finalmente la suma de los valores expresados en las tablas 6 y 7 permite obtener el número total de gránulos de almidón almacenados en el endospermo de cada grano de trigo (tabla 10).

Tabla 6.—Gránulos de almidón de tipo A (millones de gránulos/grano de trigo)

VARIEDAD	CORTE DE LA ESPIGA				$\bar{x}$
	I	O	5	15	
<i>Splendeur</i> ... ..	54,19	62,54	79,45	69,84	66,50
<i>Hobbit</i> ... ..	83,42	80,45	86,93	86,28	84,27
<i>Huntsman</i> ... ..	63,05	56,23	67,26	75,14	65,42
$\bar{X}$ ... ..	66,89	66,40	77,88	77,09	

ESD Variedad 11,11; ESD Corte 12,83

Tabla 7.—Gránulos de almidón de tipo B (millones de gránulos/grano de trigo)

VARIEDAD	CORTE DE LA ESPIGA				$\bar{x}$
	I	O	5	15	
<i>Splendeur</i> ... ..	114,39	120,22	118,42	116,04	117,27
<i>Hobbit</i> ... ..	77,33	134,17	132,62	117,90	115,51
<i>Huntsman</i> ... ..	78,34	123,30	142,02	118,68	115,58
$\bar{X}$ ... ..	90,02	125,90	131,02	117,54	

ESD Variedad 11,08; ESD Corte 12,80

Tabla 8.—Gránulos de almidón de diámetro > 30 micras  
(millones de gránulos/grano de trigo)

VARIEDAD	CORTE DE LA ESPIGA				$\bar{x}$
	I	O	5	15	
<i>Splendeur</i> ... ..	4,66	4,90	7,23	4,93	5,43
<i>Hobbit</i> ... ..	12,19	9,82	7,52	9,31	9,71
<i>Huntsman</i> ... ..	5,54	5,63	5,04	6,19	5,60
$\bar{X}$ ... ..	7,46	9,79	6,60	6,81	

ESD Variedad 1,15; ESD Corte 1,33

Tabla 9.—Gránulos de almidón de diámetro entre 5 y 10 micras  
(millones de gránulos/grano de trigo)

VARIEDAD	CORTE DE LA ESPIGA				$\bar{x}$
	I	O	5	15	
<i>Splendeur</i> ... ..	8,83	8,48	10,11	11,31	9,68
<i>Hobbit</i> ... ..	7,34	18,16	22,31	13,83	15,41
<i>Huntsman</i> ... ..	7,77	11,71	20,15	20,89	15,13
$\bar{X}$ ... ..	7,98	12,78	17,52	15,34	

ESD Variedad 3,83; ESD Corte 4,42

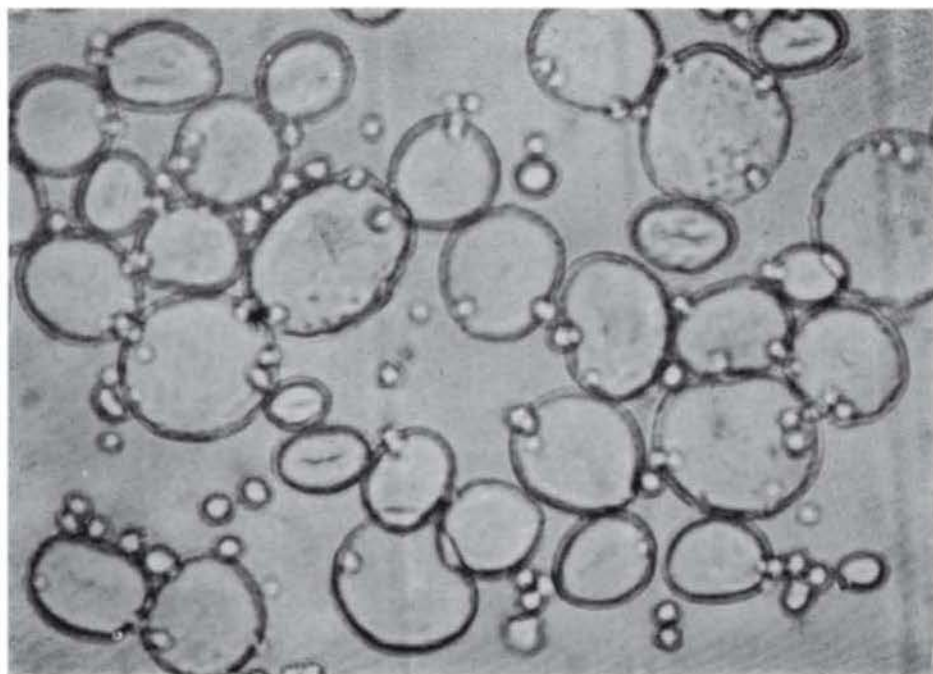
Tabla 10.—Cantidad total de gránulos de almidón  
(millones de gránulos/grano de trigo)

VARIEDAD	CORTE DE LA ESPIGA				$\bar{x}$
	I	O	5	15	
<i>Splendeur</i> ... ..	168,59	182,75	197,87	185,88	183,77
<i>Hobbit</i> ... ..	160,75	214,62	219,55	204,18	199,77
<i>Huntsman</i> ... ..	141,3	179,52	209,28	193,82	181,00
$\bar{X}$ ... ..	156,91	192,30	208,90	194,63	

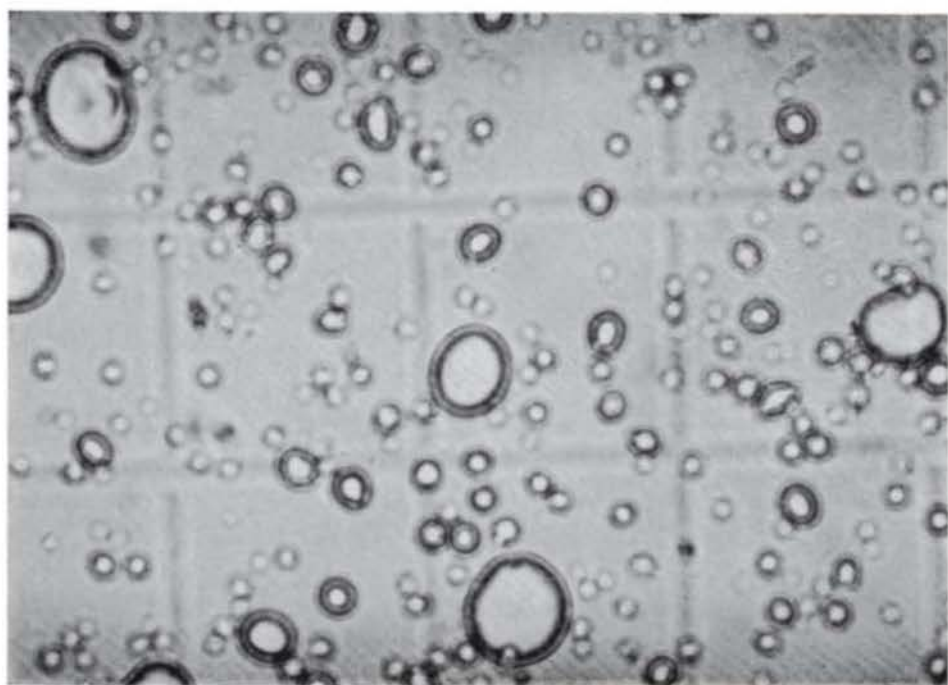
ESD Variedad 12,57; ESD Corte 14,52

Los resultados expuestos anteriormente se han estudiado estadísticamente mediante el análisis de la varianza, cálculo de correlaciones, y regre-

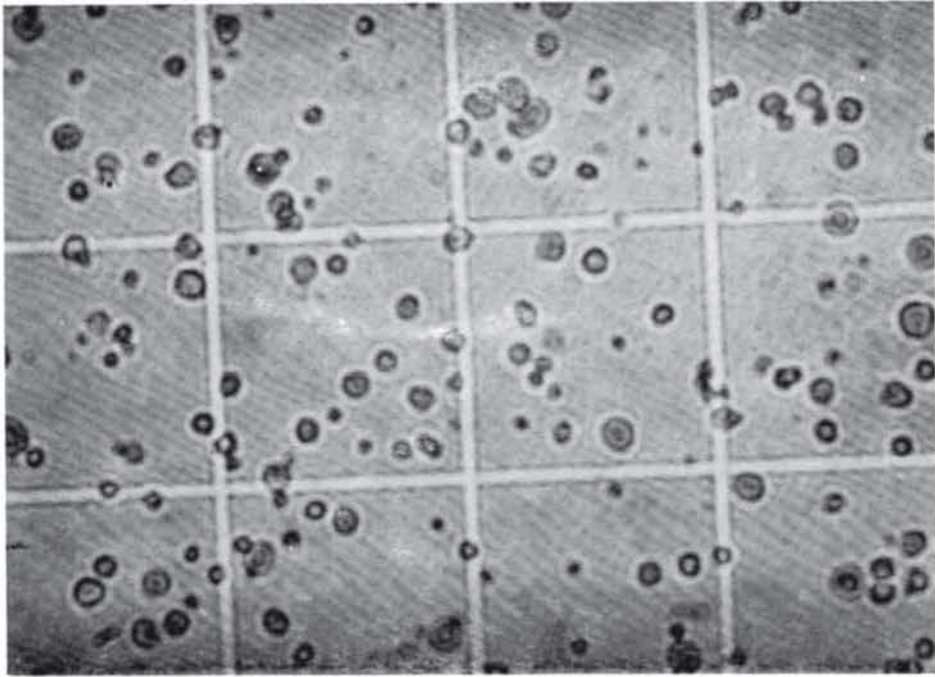




Fotografía 1.—Fotografía de los gránulos de almidón extraídos en sacarosa del 80 por 100.  
Microscopio óptico: 400 aumentos.



Fotografía 2.—Fotografía de los gránulos de almidón en sacarosa del 60 por 100.  
Microscopio óptico: 400 aumentos.



Fotografía 3.— Fotografía de los gránulos de almidón extraídos en sacarosa del 40 y del 20 por 100. Microscopio óptico: 400 aumentos.



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

#### 4.1. *Asimilación de $^{14}\text{C}$ por la hoja*

Las variedades *Hobbit* y *Splendeur* asimilan respectivamente 57 y 50 por 100 más  $^{14}\text{C}$  que *Huntsman*. Por su parte, el corte de la mitad superior de la espiga disminuye la asimilación de  $^{14}\text{C}$  por la hoja y este efecto tiende a decrecer al retrasar la fecha de corte (tabla 1). Esto se explica considerando que la senescencia de las hojas es más precoz en *Huntsman* que en las otras dos variedades, como encontró Ulloa (1983) anteriormente.

El gráfico 1 muestra que la asimilación de  $^{14}\text{C}$  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.

#### 4.2. *Fracción de $^{14}\text{C}$ 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 gráfico 2 indica que el tamaño de la espiga determina en parte, pero no totalmente, su capacidad como colector de asimilados.

La recuperación de  $^{14}\text{C}$  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  $^{14}\text{C}$  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 Cook y Evans (1983).

La fracción del  $^{14}\text{C}$  fijado por la hoja que se recupera en la espiga

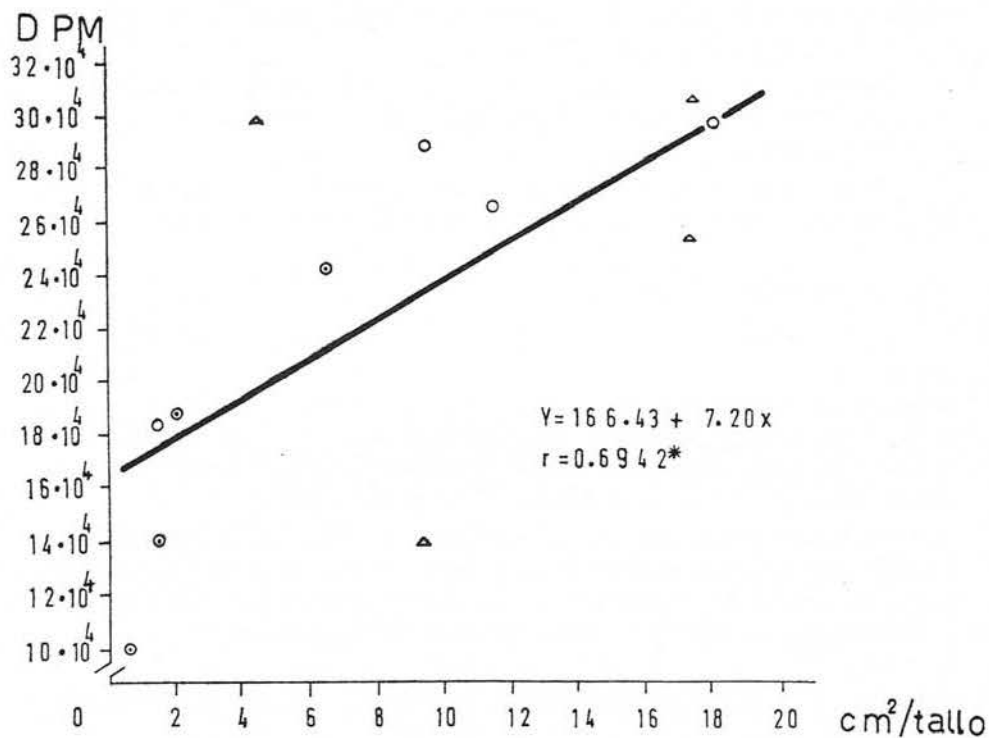


Gráfico 1. Relación entre el <sup>14</sup>C asimilado y el área verde del tallo a los 25 días después de la antesis.

- ▲ Variedad SLENDEUR
- " HOBBIT
- " HUNTSMAN

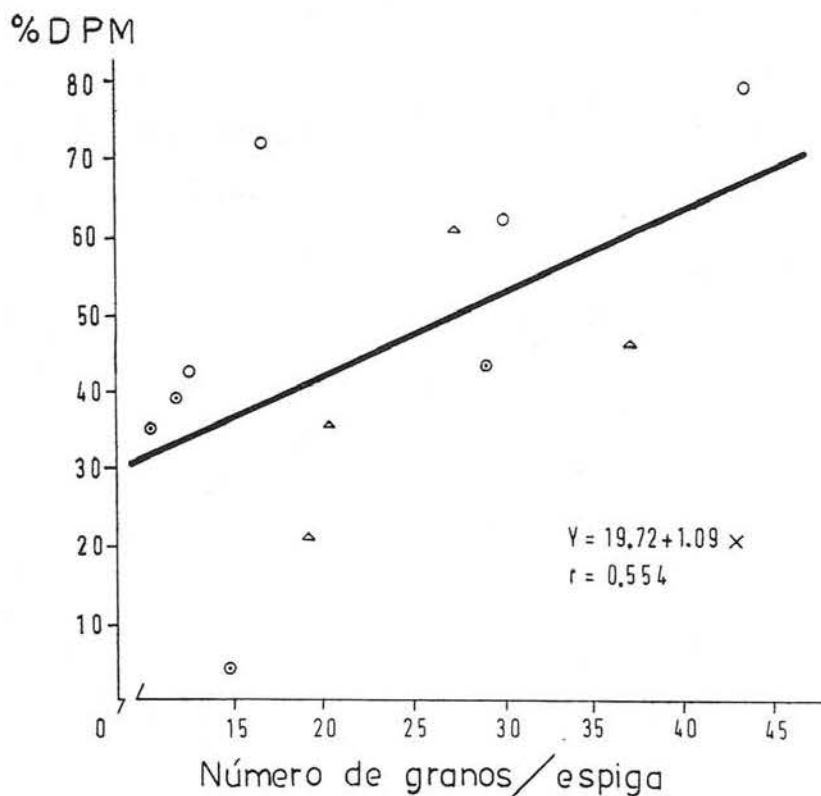


Gráfico 2. Relación entre la fracción de  $^{14}\text{C}$  de la hoja recuperado por la espiga y el número de granos.

- △ Variedad      SPLENDEUR
- "                HOBBIT
- ⊙                "                HUNTSMAN

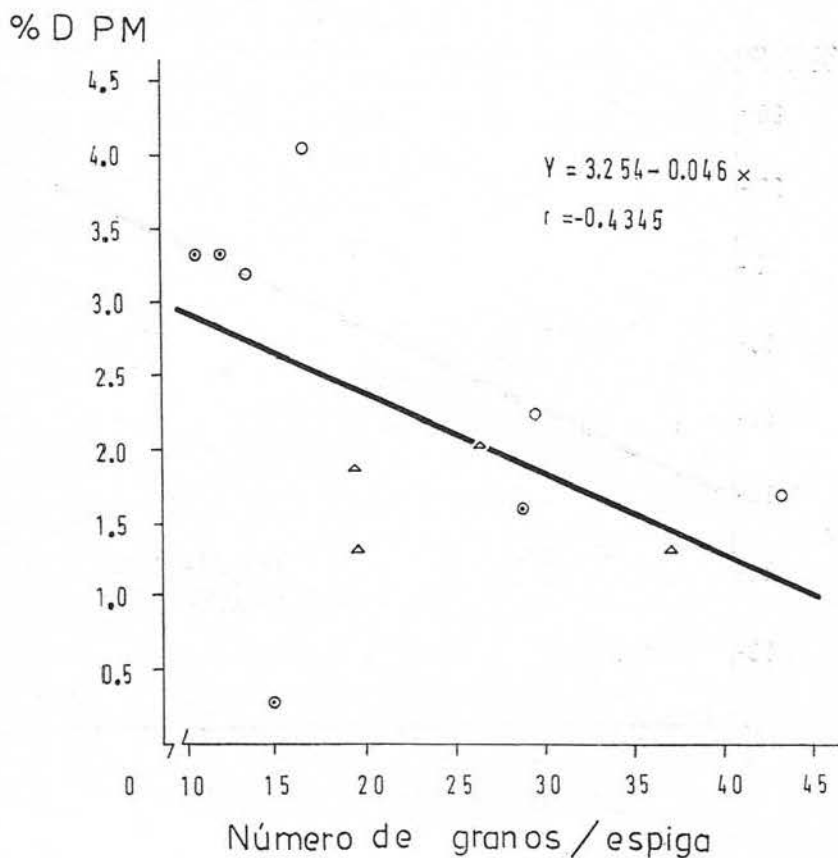


Gráfico 3. Relación entre la fracción de  $^{14}\text{C}$  de la hoja recuperada por grano y el número de granos.

- △ Variedad SPENDEUR
- " HOB BIT
- ◉ " HUNTSMAN



guarda relación estrecha con esa fracción por grano y el número de granos por espiga (gráfico 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 por 100 de la varianza de los datos. La prueba de F señala que la inclusión de las dos variables independientes es significativa estadísticamente.

#### 4.3. Acumulación de $^{14}\text{C}$ en la espiga

La espiga de *Hobbit* tiene más  $^{14}\text{C}$  que la de las otras dos variedades, que muestran valores similares (tabla 2), y el corte de la espiga reduce el  $^{14}\text{C}$  acumulado en ésta.

En el gráfico 5 se representa la relación directa que existe entre el  $^{14}\text{C}$  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 por 100 de la variación de aquélla. Esto sugiere que además de la asimilación de  $^{14}\text{C}$  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  $^{14}\text{C}$  en la espiga, el  $^{14}\text{C}$  asimilado por la hoja, y la porción de dicho  $^{14}\text{C}$  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 por 100, no solamente del asimilado por la hoja (suministro), sino también de la fracción de dichos fotosintatos recuperada en la espiga (demanda).

#### 4.4. Número y distribución por tamaños de los gránulos de almidón y su relación con el $^{14}\text{C}$ recuperado en ellos

El valor medio del número total de gránulos de almidón contenidos en el endospermo del grano es  $1.9 \cdot 10^8$  (tabla 10). Este dato se aproxima al encontrado por Brooks et al. (1982).

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 6), que además presenta una mayor fracción de los que superan  $30 \mu\text{m}$ . de diámetro máximo (tabla 8). Todo ello indica que en *Hobbit*

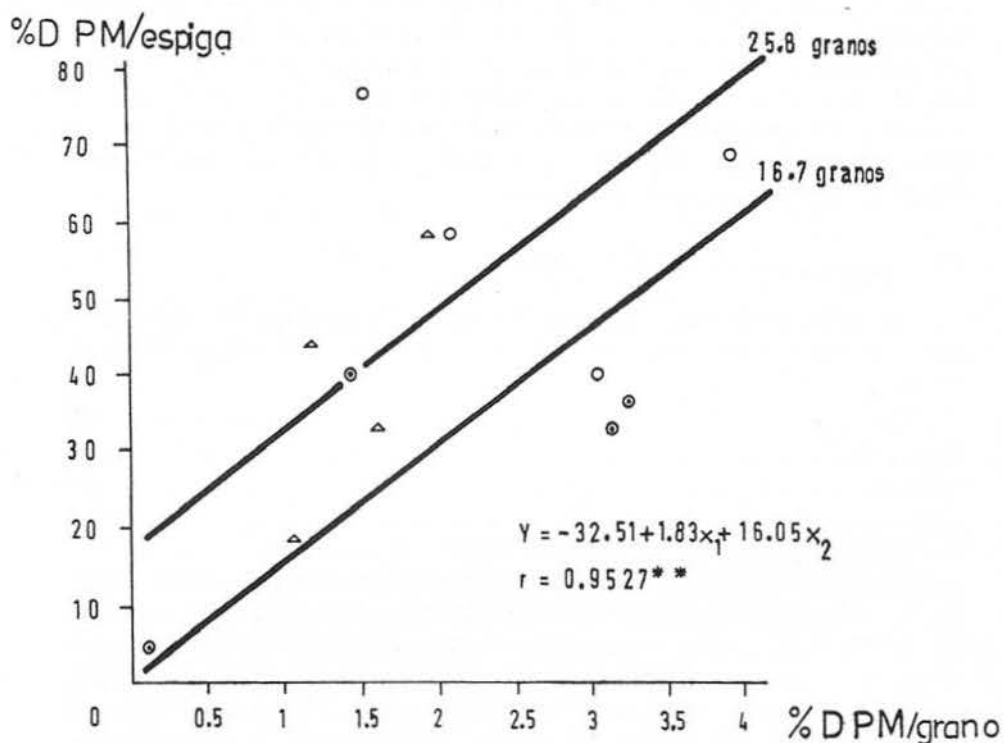


Gráfico 4. Relación entre la fracción de  $^{14}\text{C}$  asimilado por la hoja que se recupera en la espiga, el número de granos ( $x_1$ ) y dicha fracción por grano ( $x_2$ ).

- ▲ Variedad SLENDEUR
- " HOBBIT
- " HUNTSMAN

DPM/espiga

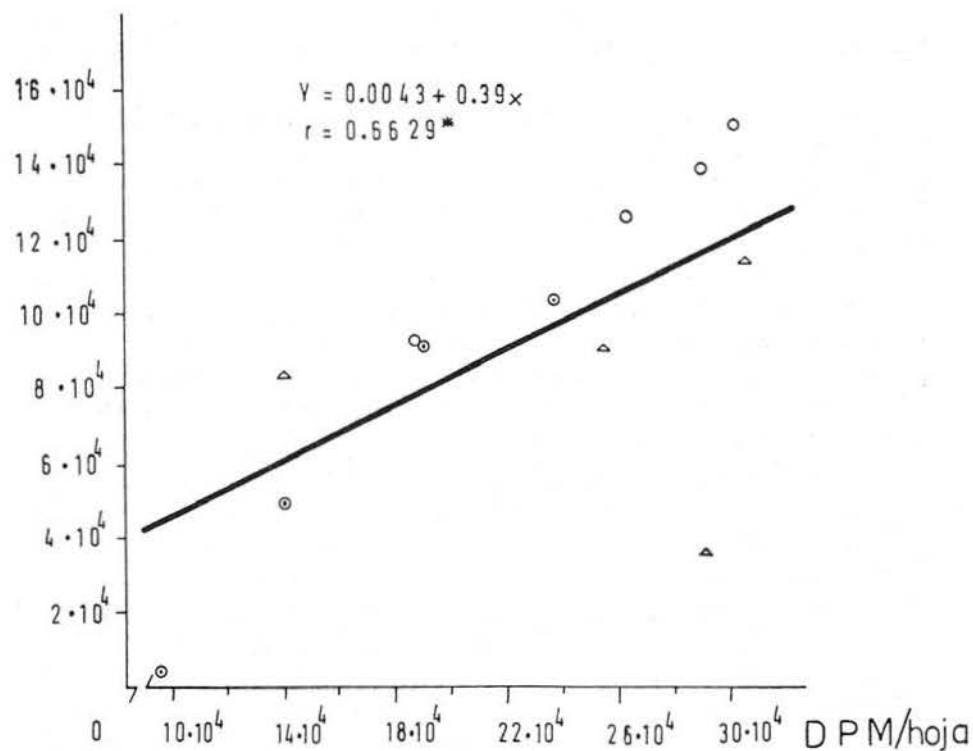


Gráfico 5. Relación entre el  $^{14}\text{C}$  acumulado por espiga y el asimilado por la hoja.

- △ Variedad SPLENDEUR
- " HOBBIT
- ⊙ " HUNTSMAN

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 7). El corte de la espiga afecta de modo diferente al número de gránulos de las tres variedades.

En cuanto al  $^{14}\text{C}$  acumulado en el grano y su distribución en los gránulos de almidón de los dos tipos estudiados, puede decirse que el 58 por 100 del  $^{14}\text{C}$  encontrado en el grano (tabla 5) se recupera en los gránulos tipo A (tablas 3 y 4), cuyo número es el 39 por 100 del total de los gránulos. Los fotosintatos se depositan, por tanto, en los gránulos tipo A preferentemente, y el reparto de aquéllos no se hace en proporción al número de una u otra fracción de los gránulos de almidón. Shannon (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  $^{14}\text{C}$  recuperado en los gránulos tipo A guarda relación directa con el número de los mismos (gráfico 7). En cambio, no existe relación entre el  $^{14}\text{C}$  y el número de los gránulos B (gráfico 8), que sigue aumentando durante las fases tardías de crecimiento del grano (May y Buttrose, 1959).

La relación entre la fracción de  $^{14}\text{C}$  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.

## 5. CONCLUSIONES

1. La asimilación de  $\text{CO}_2$  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 variedades *Splendeur* y *Huntsman*, que muestran valores similares. El corte de la mitad superior de la espiga reduce esa acumulación. El almacenamiento de asimilados en la espiga está regulado conjuntamente por la fotosíntesis de la hoja y la demanda de la espiga.

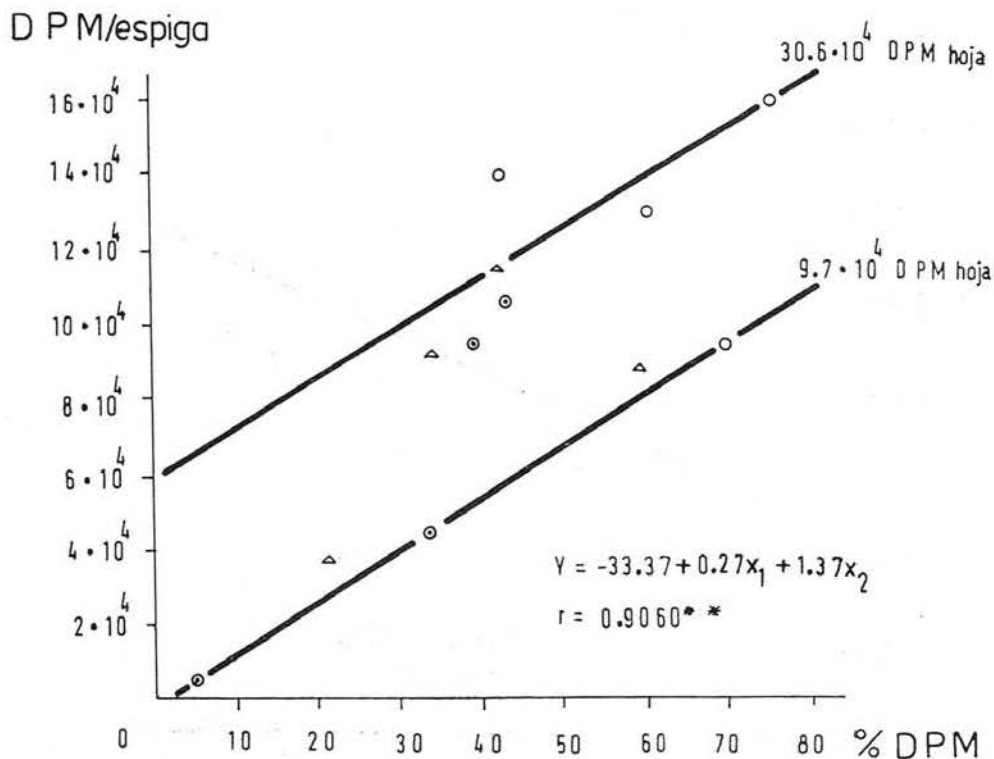
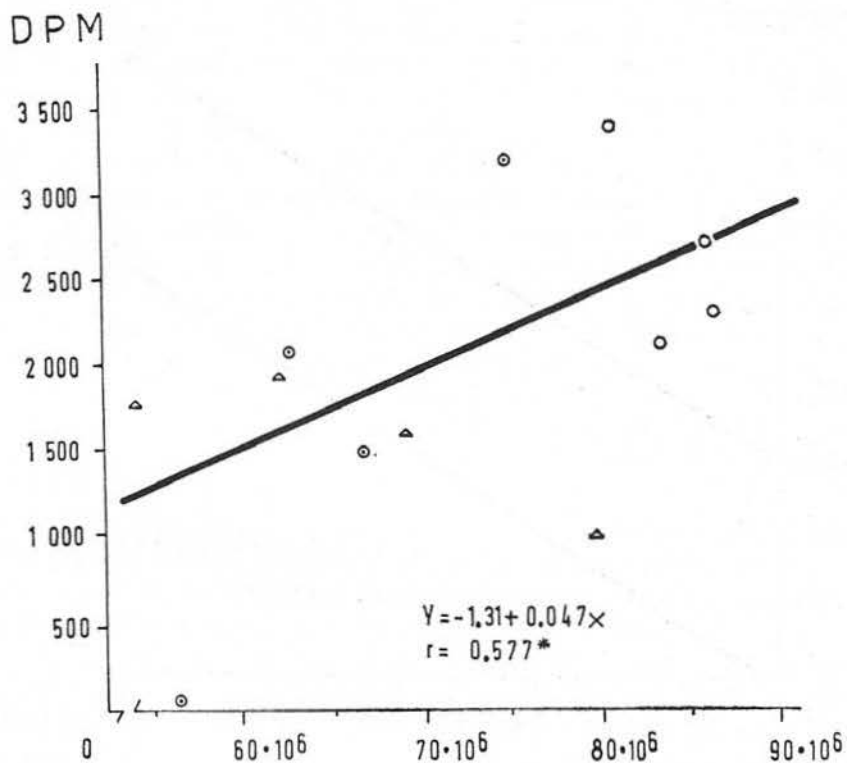


Gráfico 6. Relación entre el <sup>14</sup>C acumulado en la espiga, el C asimilado por la hoja ( $x_1$ ) y la fracción de éste recuperada en la espiga ( $x_2$ ).

- △ Variedad SPLENDEUR
- " HOBBIT
- ⊙ " HUNTSMAN



Número de gránulos

Gráfico 7. Relación entre el <sup>14</sup>C acumulado en los gránulos de tipo A y el número de éstos en el grano.

- △ Variedad SPLENDEUR
- " HOBBIT
- " HUNTSMAN

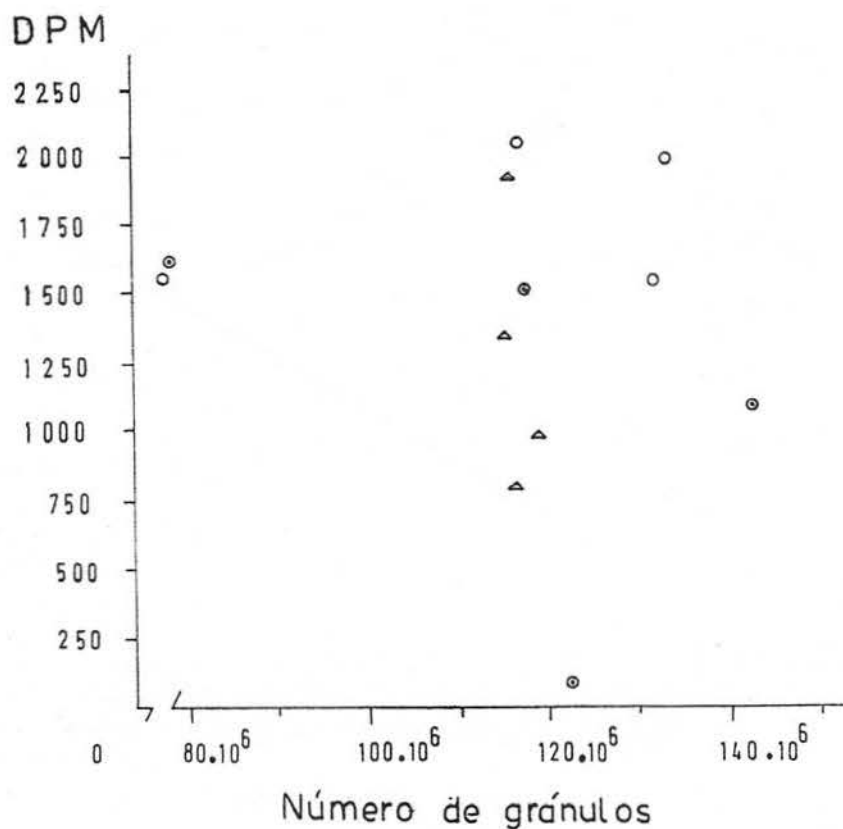


Gráfico 8. Relación entre el <sup>14</sup>C acumulado en los gránulos de tipo B y el número de éstos en el grano.

- △ Variedad SLENDEUR
- " HOBBIT
- " HUNTSMAN

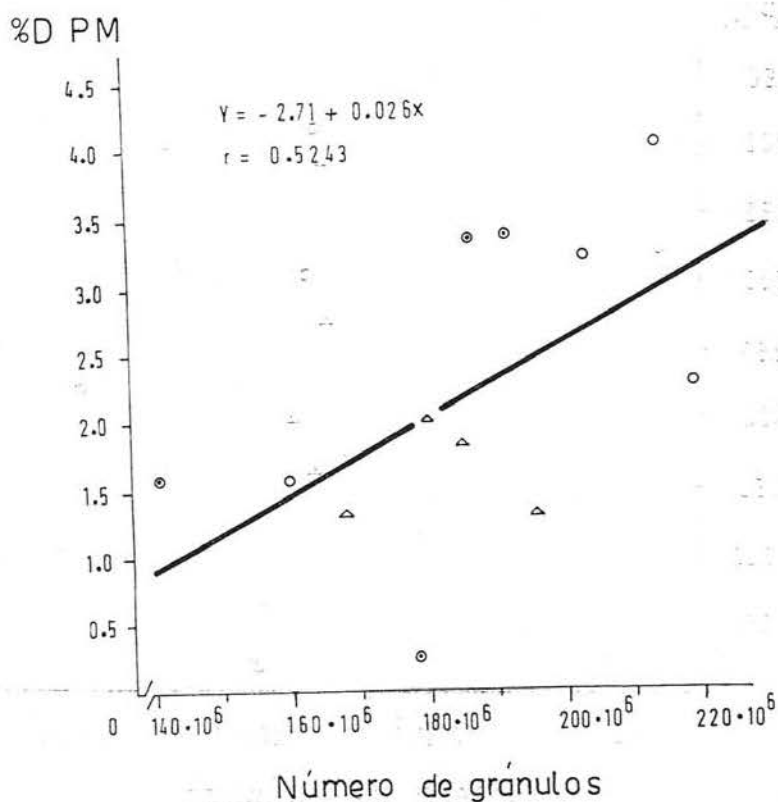


Gráfico 9. Relación entre la fracción de <sup>14</sup>C

de la hoja recuperado en el grano de trigo y la cantidad de gránulos de almidón en dicho grano.

- △ Variedad SPLendeur
- " HOBBIT
- ⊙ " HUNTSMAN



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 de tipo A en mayor número y tamaño. Los gránulos de tipo B se encuentran en número similar en las tres variedades.

6. Las diferencias varietales en el número de gránulos de almidón de tipo A no se deben a variaciones del suministro de fotosintatos. En cambio, las diferencias sin el número de gránulos de 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  $^{14}\text{C}$  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.

M.<sup>a</sup> PILAR CABEZUDO CABEZUDO  
Lda. con Grado en Ciencias Biológicas

## BIBLIOGRAFIA

- Apel, J.; Lehmann, C. O. and Friedrich, A. (1973), 'Bizehung zwischen fahnenblattfläche, protosyntheserate und einzelährenertrag', *Kulturpflanze*, 11: 89-95 (cit. por Herzog, 1982).
- 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. 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.
- Brooks, A.; Jenner, C. F. and Aspinall, D. (1982), 'Effects of water deficit on endosperm starch granules and on grain phisiology of wheat and barley', *Aust. J. Plant Physiol.* 9: 423-436.
- Cook, M. G. and Evans, L. T. (1983), 'The roles of sink size and location in tre partitioning of assimilates in wheat ears», *Aus. J. Physiol.* 10: 313-327.
- Fernández, J. (1978), 'A simple system to determine protosynthesis in field conditions by by means of <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>', *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. Comm. Agric. Bur. (Eastern Press. London), 430-472.
- Horrocks, D. L. (1977), *The H" number concept*. Pub. Beckman 1095 NUC-77-1T, p. 26.
- Martínez-Carrasco, R. and Thorne, G. N. (1979), '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 reveloping barley kernel', *Aust. J. Biol. Sci.* 12: 146-149.
- 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.
- Radley, M. (1978), 'Factors affecting grain enlargement in wheat', *J. Exp. Bot.* 29: 919-934.
- Shannon, J. C. (1974), 'In vivo incorporation of Carbon-14 into *Zea mays* L. starch granules', *Cereal Chem.* 51: 798-809.
- Thorne, G. N. (1965), 'Photosynthesis of ears and flag leaves of wheat an barley', *Ann. Bot.* 27: 155-174.
- Ulloa, M. (1983), *Cambios bioquímicos en la última hoja de trigo durante la senescencia. Crecimiento y contenido proteínico del grano*. Tesina de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad de Salamanca, p. 113.