

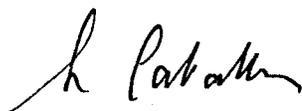
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

FACULTAD DE BIOLOGIA

EVOLUCION DE DIVERSOS PARAMETROS FISIOLÓGICOS,  
MORFOLOGICOS Y ANATOMICOS EN Triticum aestivum  
L. C.V. KOLIBRI Y SU RELACION CON FACTORES ON  
TOGENICOS Y AMBIENTALES.

Vº. Bº.

EL DIRECTOR



Tesis presentada por  
D. José Luis Araus Or-  
tega, para optar al  
grado de Doctor, diri-  
gida por el Catedrati-  
co, Prof. Dr., D. ARTU-  
RO CABALLERO LOPEZ.

Barcelona,

Curso 1982-1983



3.2.2.- VARIACIONES ANATOMICAS EN LAMINAS, DE HOJAS PENULTIMA Y DE BANDERA, PERTENECIENTES A TRES DIFERENTES EPOCAS DE SIEMBRA.

- La distancia entre vasos disminuye con las sucesivas siembras, (fig.2-7) en función, posiblemente, de la evolución en la anchura de la lámina. Sin embargo, es de destacar que a pesar de la mayor anchura de la hoja de bandera ésta presenta una distancia entre vasos menor que la hoja penúltima.
- Respecto al volumen del mesófilo, éste presenta igual que el peso específico foliar un mínimo en la segunda época de siembra, para los dos tipos de hojas (fig. 2-8). Es de destacar la similitud en la evolución de los pesos específicos foliares y de los volúmenes del mesófilo en función de la época de siembra, con la única diferencia en la hoja de bandera de la tercera siembra, en la que el elevado peso específico foliar puede ser atribuirse, al menos en parte, al acúmulo de asimilados en la lámina (fig.2-9, apartado 3.3.2.)
- En ambos tipos de hojas (para el conjunto de mediciones realizadas) se pueden establecer sendas correlaciones significativas ( $p \leq 0.01$ ), ajustables a una ecuación polinómica de segundo grado, entre la superficie de la lámina y el volumen del mesófilo (fig.2-10). Se observa en dicha figura que tanto en las hojas de menor (3ª siembra), como en las de mayor superficie (1ª siembra), se produce un incremento en sus valores correspondientes de volumen del mesófilo. Este tipo de relación entre ambos parámetros, podría ser posiblemente explicado por las condiciones de radiación y temperaturas elevadas en las hojas pertenecientes a la tercera siembra, y las de radiación y temperatura más bajas en las hojas de la primera siembra (ver discusión). Es así mismo interesante el paralelismo ob-

servado para ambos ajustes dentro del intervalo de valores medidos, lo que induciría a pensar en unas pautas similares de comportamiento para ambos tipos de hoja, aunque desplazadas en magnitud. Es decir, parece existir una diferencia de tipo cuantitativo entre ambos tipos de hoja, de origen posiblemente ontogénico.

-El cociente Area del Mesófilo/Area Foliar también muestra sus valores mínimos, para ambas clases de hojas, en la segunda siembra (fig.2-11). Para la primera siembra la hoja de bandera presenta un valor aparentemente superior al que le vendría dado por la evolución de dicho cociente en la hoja penúltima. Sin embargo, tanto en las siembras 2ª y 3ª esta tendencia se invierte. Para averiguar las razones inmediatas de este comportamiento hemos de analizar la evolución de los componentes de este cociente.

### 3.2.2.1.- PARAMETROS ANATOMICOS QUE CONDICIONAN EL VOLUMEN DEL MESOFILO, ASI COMO EL COCIENTE AREA DEL MESOFILO/AREA FOLIAR.

-Respecto al número de secciones transversales celulares (fig.2-12), y las dimensiones de la sección transversal celular (fig.2-13): para la hoja penúltima parece que es el número de secciones transversales celulares, más que las dimensiones de la sección transversal celular (ésta última casi no varia en las tres siembras), el que condiciona las variaciones en el cociente área del mesófilo/área foliar. En la hoja de bandera, el decremento en dicho cociente, de la primera a la segunda época de siembra, estaría básicamente originado por una marcada disminución en las dimensiones de la sección transversal celular. El ligero aumento del cociente área del mesófilo/área foliar, en el paso de la segunda a la tercera época de siembra, sería el resultado de un gran aumento en las dimensiones de la sección trans

versal celular y una disminución en el número de secciones transversales celulares.

-La relación entre el volumen del mesófilo y las dimensiones de la sección transversal celular se ajusta, considerando ambos tipos de hoja y las tres épocas de siembra conjuntamente, a una regresión lineal, positiva y significativa ( $p \leq 0.01$ ) (fig. 2-14). Considerando únicamente la hoja de bandera, para las tres épocas de siembra conjuntamente, se obtiene un coeficiente de correlación casi tan alto ( $R=0.822$ , 20 g.l.,  $p \leq 0.01$ ), mientras que para la hoja penúltima es bastante inferior ( $R=0.4872$ , 16 g.l.,  $p \leq 0.05$ ). Lo anterior, induce a considerar que las variaciones en el tamaño de la sección celular condicionan para la hoja de bandera, mucho más que para la hoja penúltima, el volumen del mesófilo.

-La relación entre el número de secciones transversales celulares y el volumen del mesófilo, para el conjunto de las hojas de bandera de las tres siembras, no es estadísticamente significativa; mientras que para la hoja penúltima (las tres siembras conjuntamente) se ajusta a una regresión lineal, positiva y significativa ( $p \leq 0.01$ ) (fig. 2-15).

-Si consideramos conjuntamente el efecto del número de secciones transversales celulares y de las dimensiones de la sección transversal celular, sobre el volumen del mesófilo, mediante su ajuste a una ecuación multilínea doble:

Considerando la variable 19..Sección transversal celular ( $u^2$ )  
la variable 29..Núm.sec:transver. celulares/mm

HOJA PENULTIMA

INFLUENCIA DE LA REGRESION	=	57.12 %
INFLUENCIA DEL ERROR	=	42.88 %

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1 )	=	17.53 %
INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 2 )	=	36.42 %

## COEFICIENTES DE DETERMINACION INCREMENTAL

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1 ) POR SI SOLA	=	23.73 %
INFL. DE LA VAR. ( 2 ) TENIDA(S) EN CUENTA LA(S) ANT.	=	33.39 %

---

Invirtiendo las variables:

## COEFICIENTES DE DETERMINACION INCREMENTAL

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1 ) POR SI SOLA	=	43.09 %
INFL. DE LA VAR. ( 2 ) TENIDA(S) EN CUENTA LA(S) ANT.	=	14.04 %

HOJA DE BANDERA

INFLUENCIA DE LA REGRESION	=	70.04 %
INFLUENCIA DEL ERROR	=	29.96 %

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1 )	=	70.93 %
INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 2 )	=	-4.07 %

## COEFICIENTES DE DETERMINACION INCREMENTAL

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1 ) POR SI SOLA	=	67.57 %
INFL. DE LA VAR. ( 2 ) TENIDA(S) EN CUENTA LA(S) ANT.	=	2.47 %

invirtiendo las variables:

COEFICIENTES DE DETERMINACION INCREMENTAL

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1) POR SI SOLA	=	5.80 %
INFL.DE LA VAR.( 2) TENIDA(S) EN CUENTA LA(S) ANT.	=	64.24 %

---

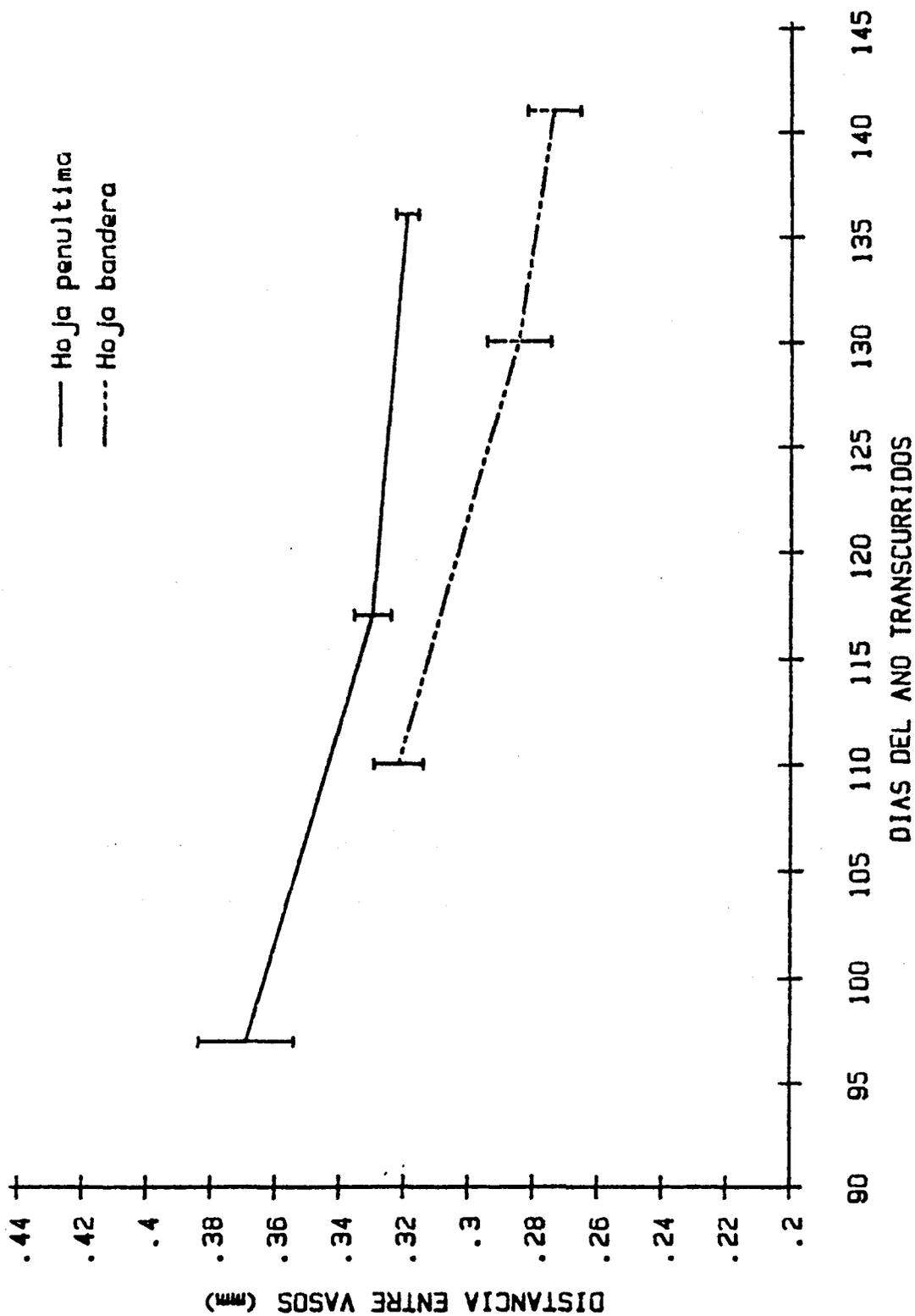


FIG. 2-7

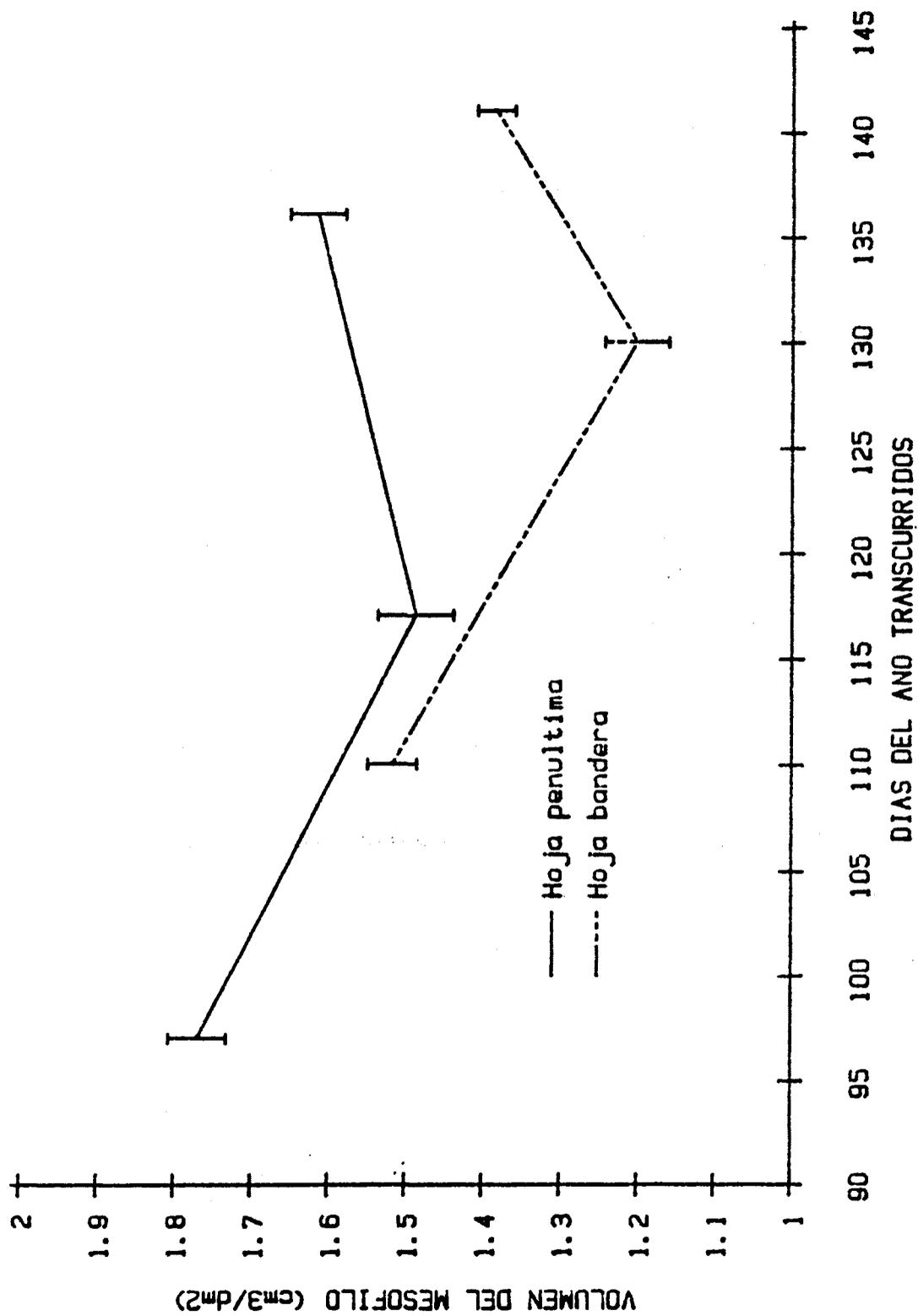


FIG. 2-8

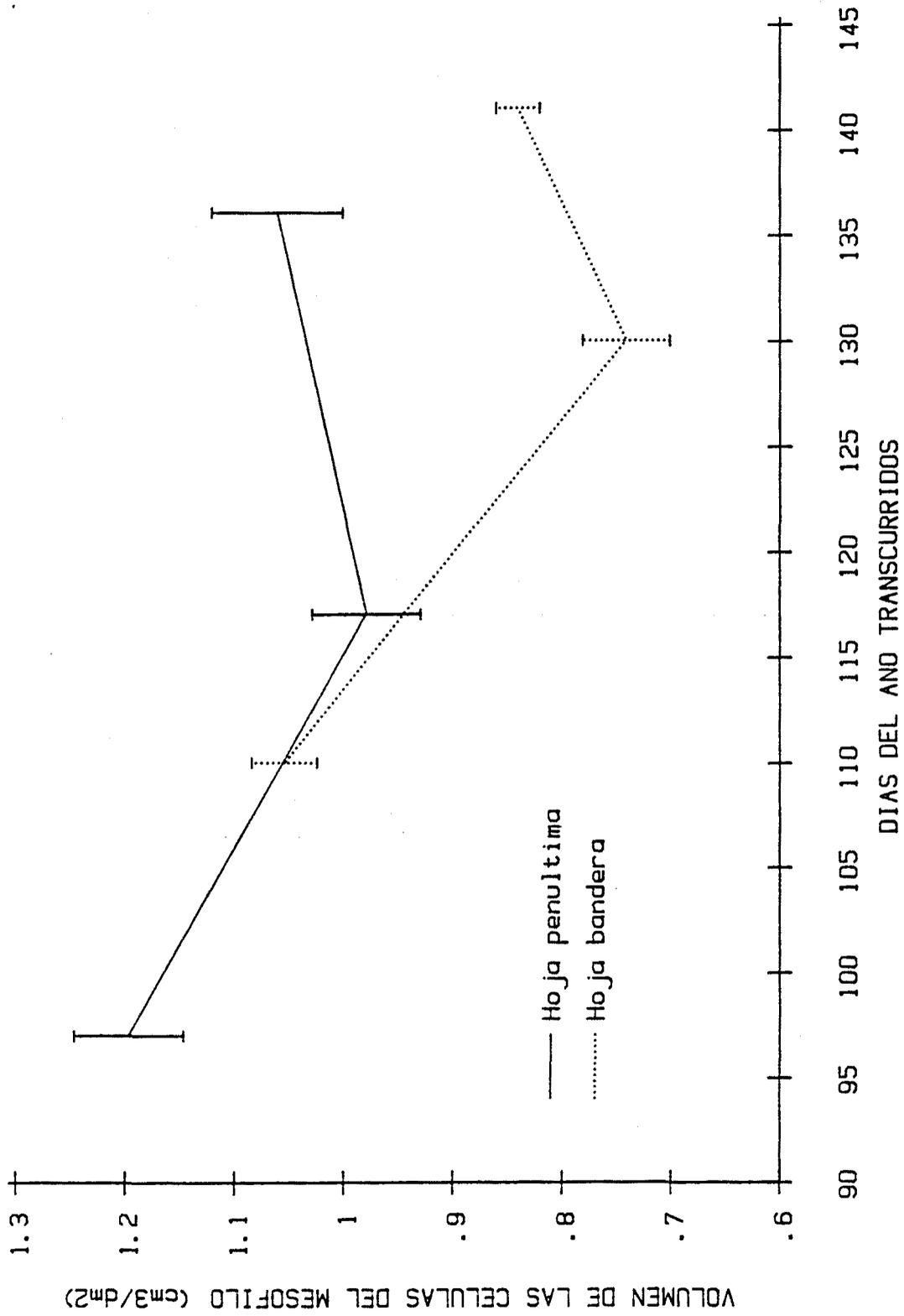


FIG. 2-8'

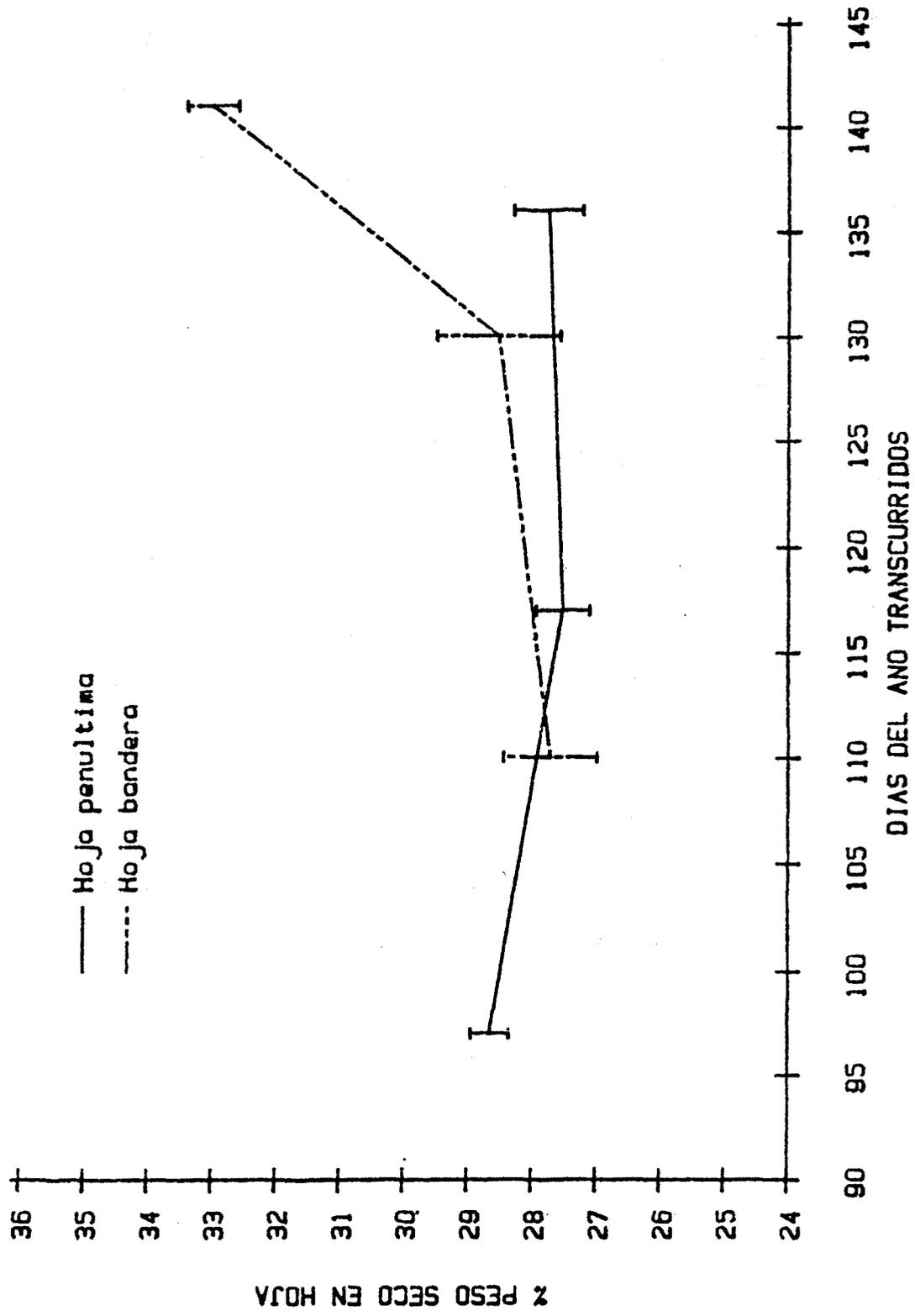


FIG. 2-9

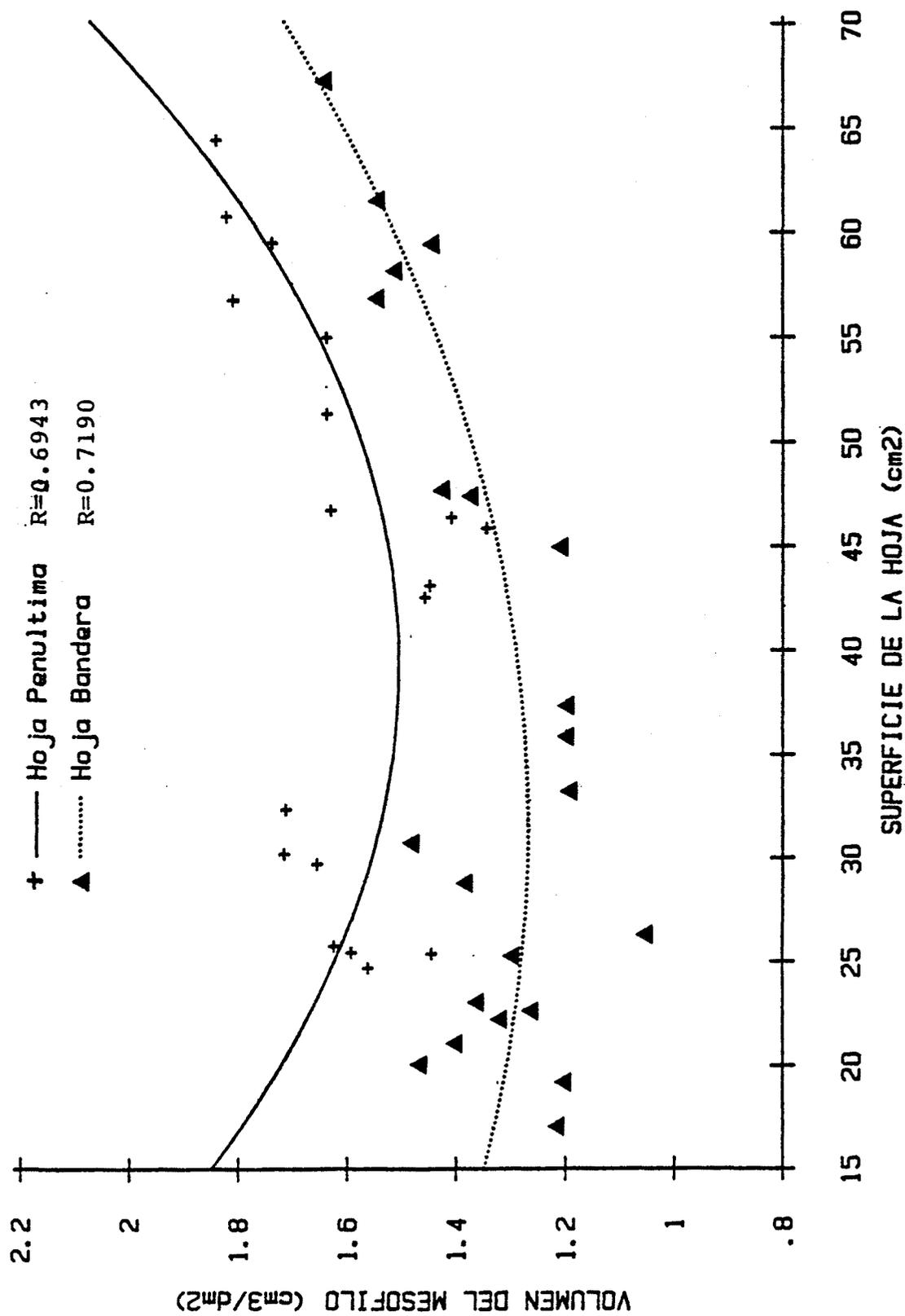


FIG. 2-10

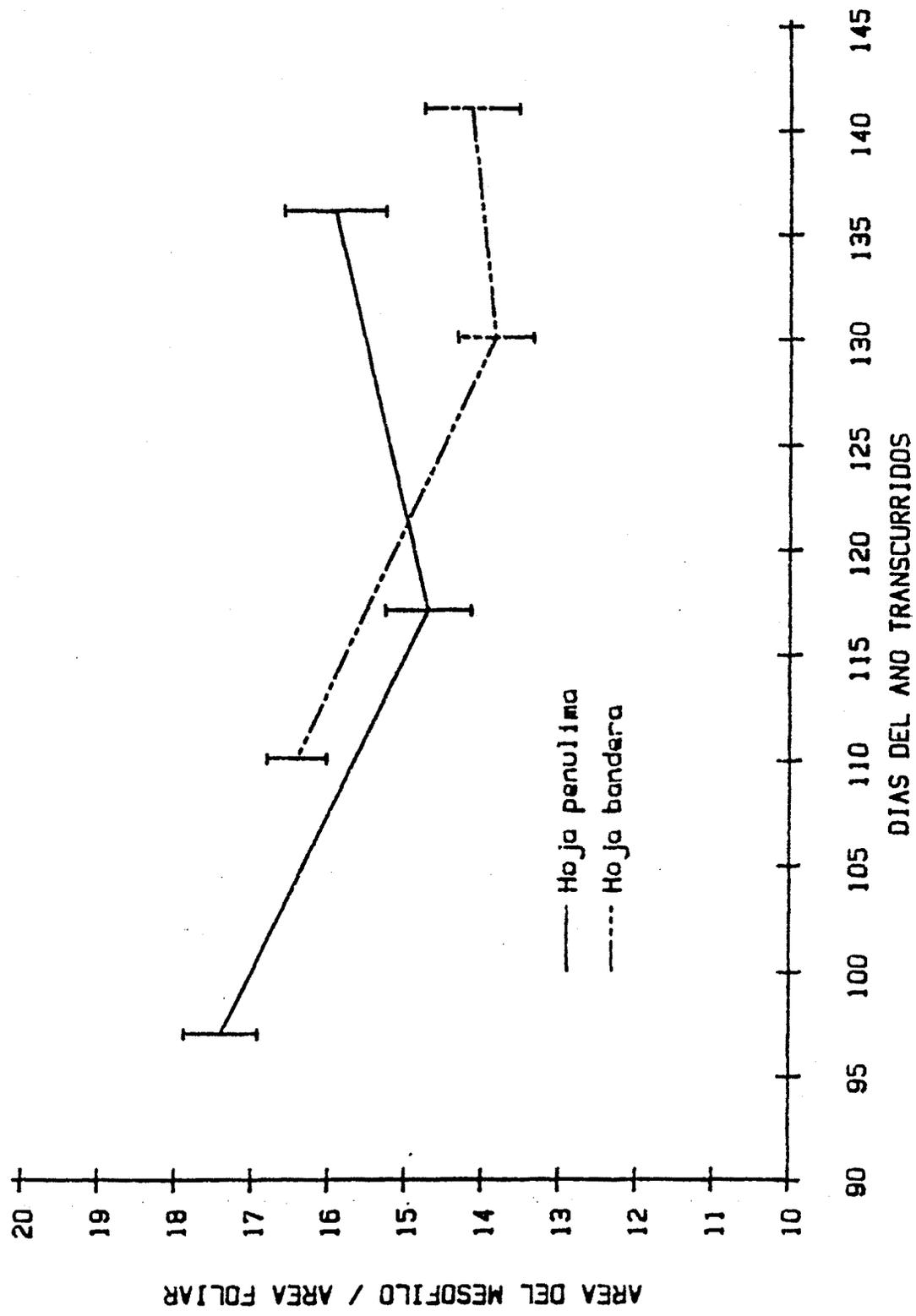


FIG. 2-11

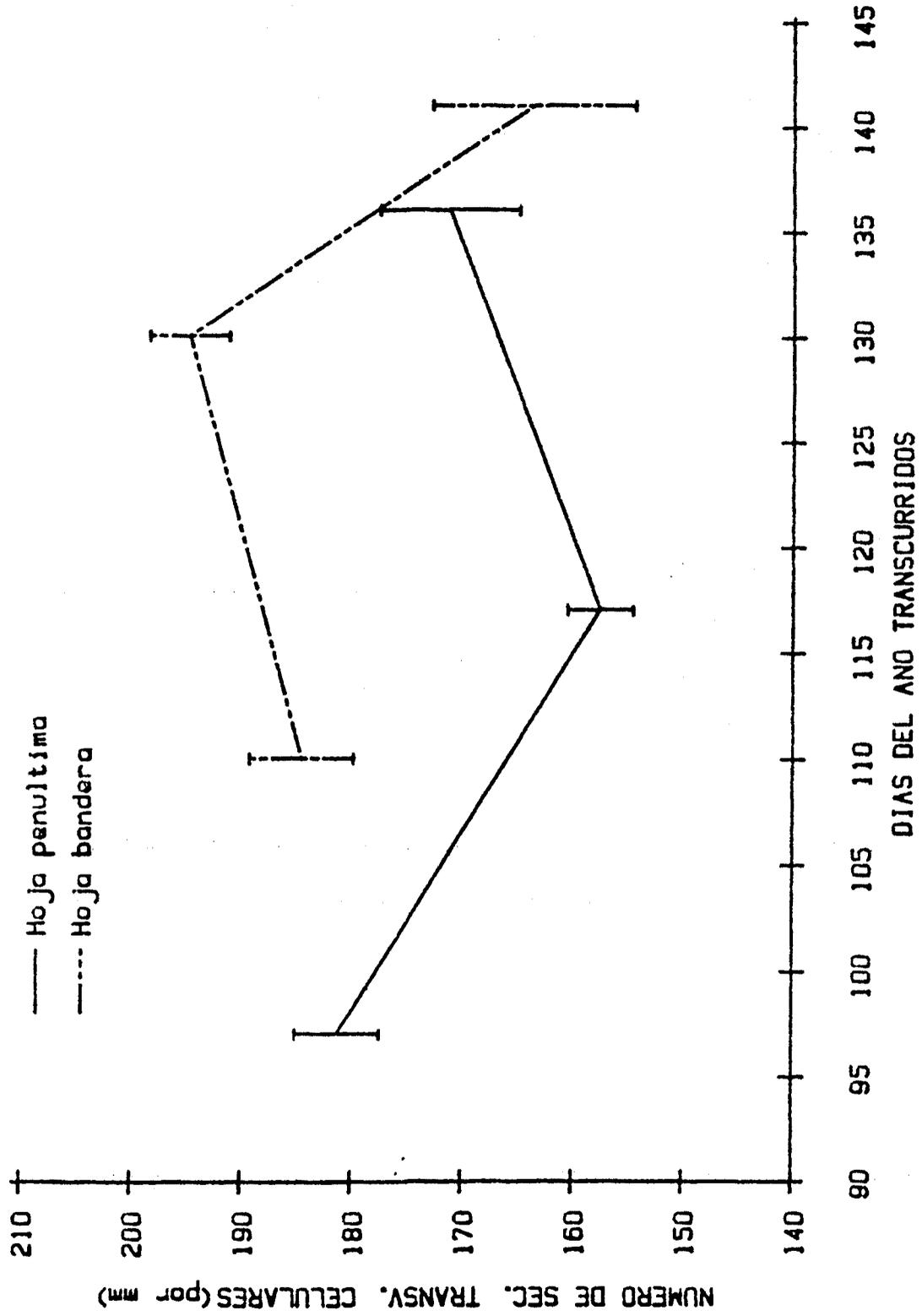


FIG. 2-12

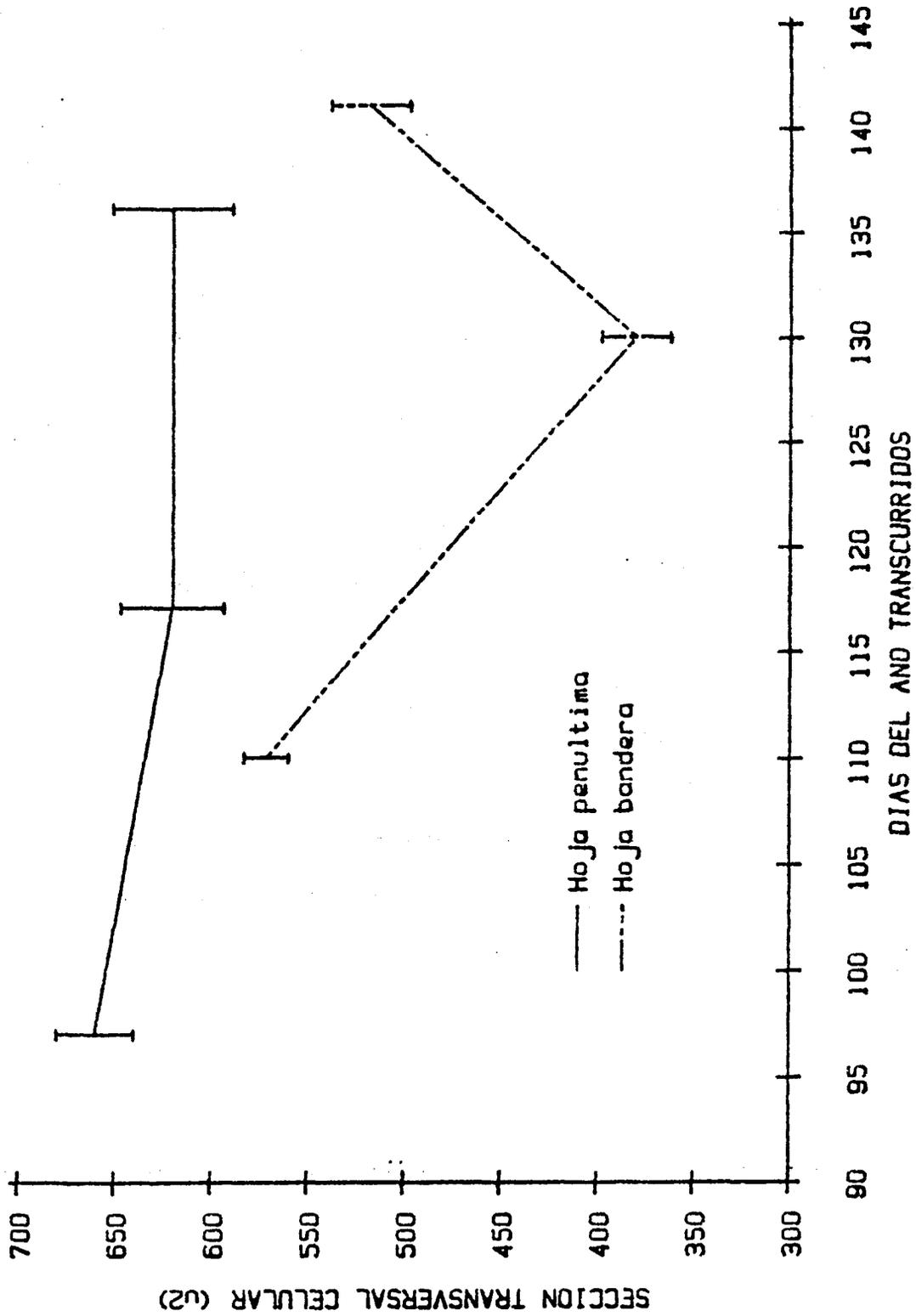


FIG. 2-13

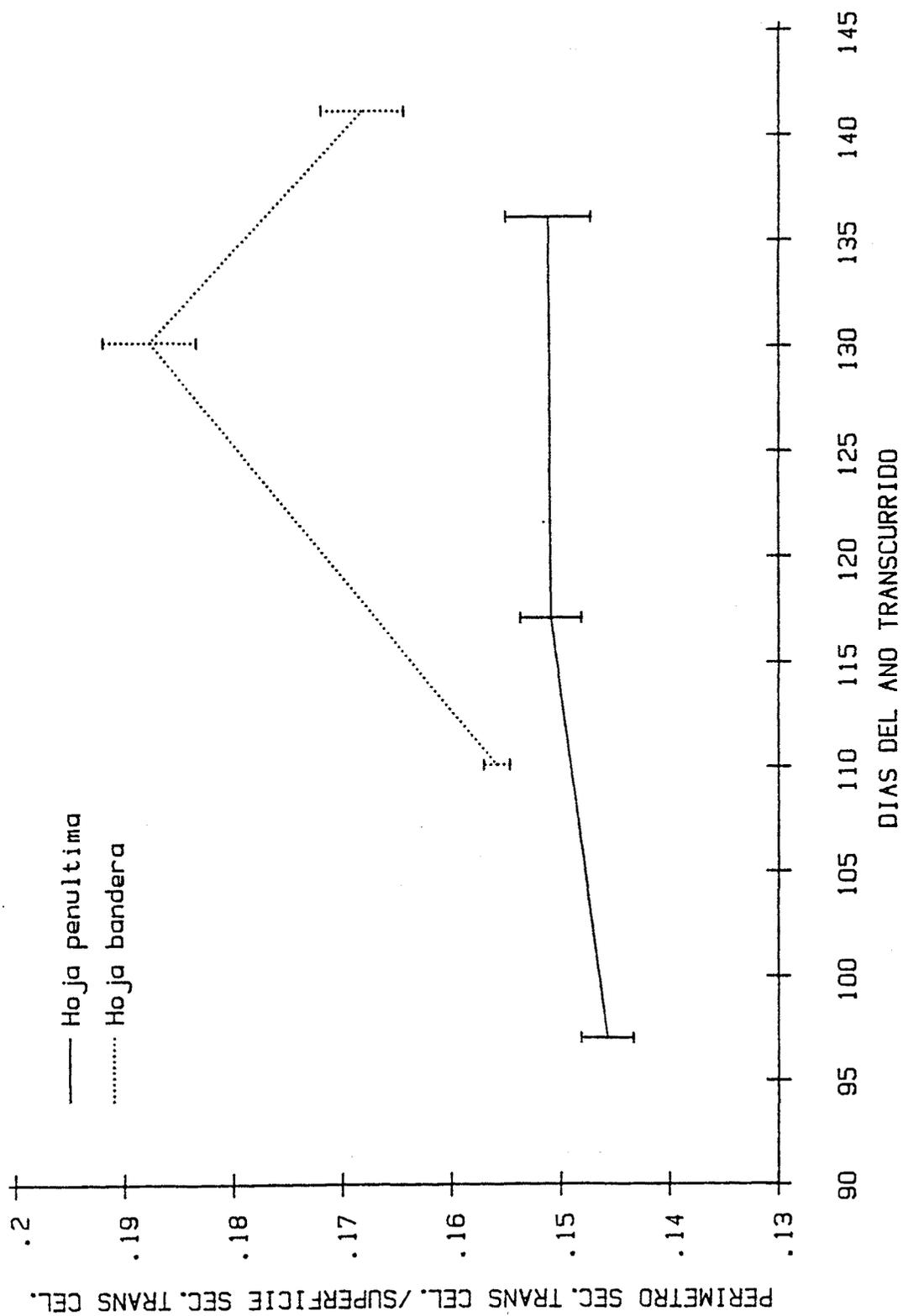


FIG. 2-13'

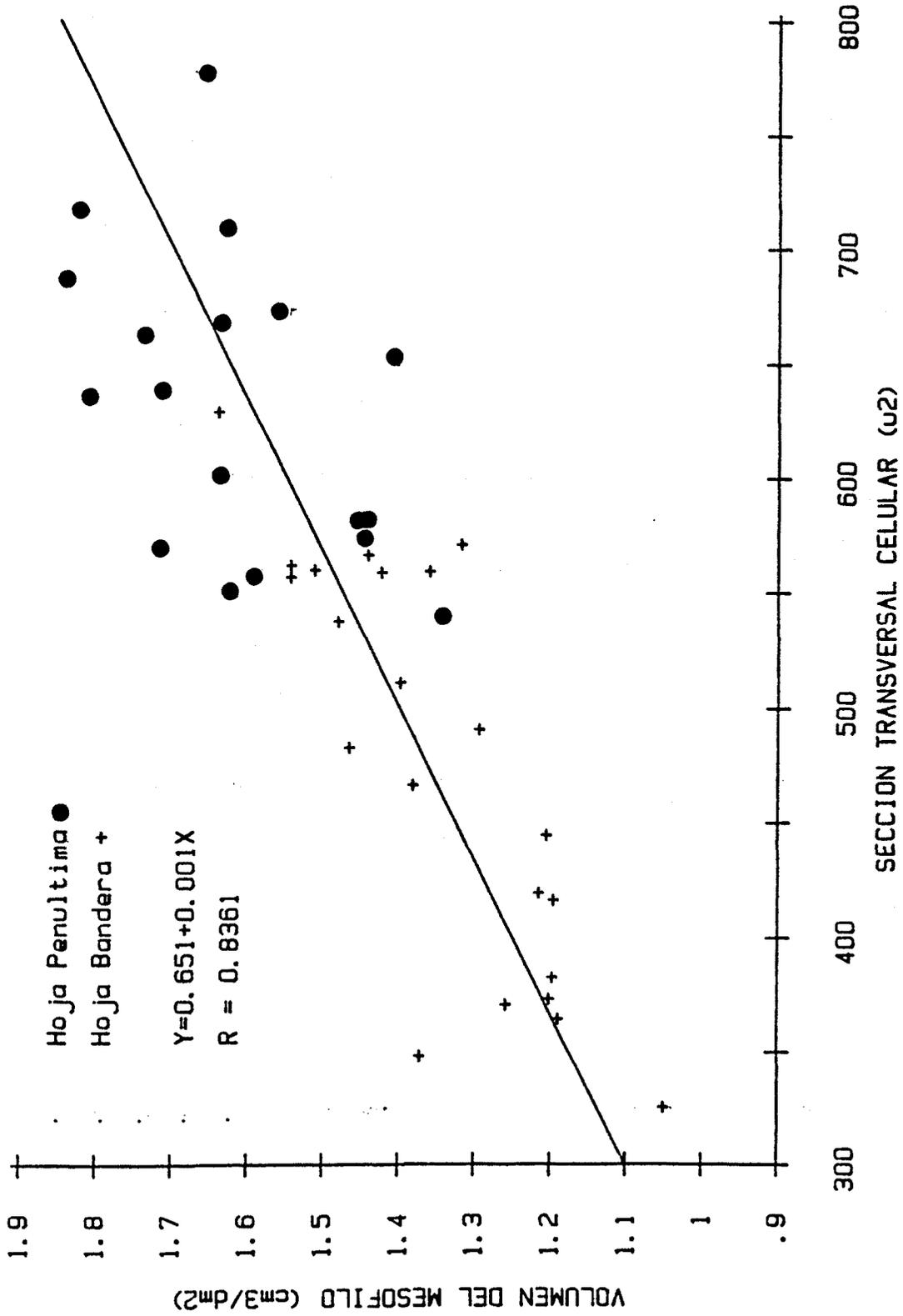


FIG. 2-14

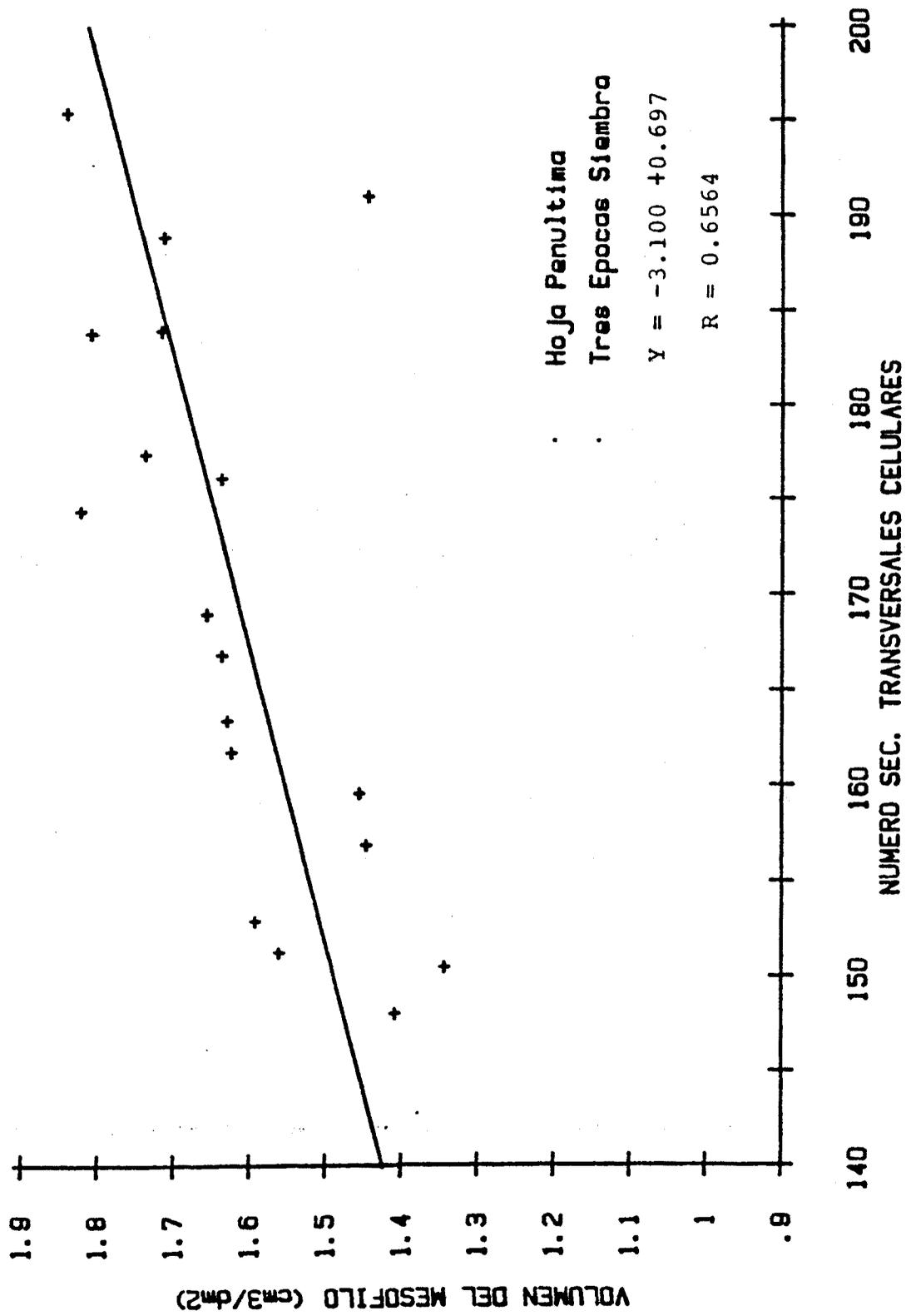


FIG. 2-15

3.2.3.- DIFERENCIAS EN LA CAPACIDAD FOTOSINTETICA, Y OTROS PARAMETROS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS, DE HOJAS PENULTIMA Y DE BANDERA PERTENECIENTES A TRES EPOCAS DE SIEMBRA, ASÍ COMO SU RELACION CON CARACTERÍSTICAS ANATOMICAS.

-La TABLA 2-2 presenta (a partir de la serie de valores obtenidos) para el conjunto de los parámetros fisiológicos estudiados la existencia, o no, de diferencias estadísticamente significativas a nivel de hoja (penúltima/bandera) y de época de siembra (1 $\alpha$ , 2 $\alpha$ , 3 $\alpha$ ); además de testar las posibles diferencias de respuesta del tipo de hoja frente a las distintas épocas de siembra (análisis de la varianza de dos factores, con estudio de la existencia o no de interacción entre los mismos).

- A fin de eliminar las posibles perturbaciones que la difusión a nivel estomático pudiera ejercer sobre los valores medidos de fotosíntesis neta, a saturación de luz (aun considerando el suelo a capacidad de campo), la fig.2-16 muestra la relación existente entre la conductancia estomática de la hoja penúltima (las 3 siembras conjuntamente) y de bandera (3 siembras) y sus tasas fotosintéticas correspondientes. Para ambos tipos de hoja las relaciones son lineales, positivas y significativas ( $p \leq 0.01$  en ambas). Los dos tipos de hojas muestran prácticamente la misma tendencia en su relación; sin embargo, para un mismo valor de conductancia estomática la hoja penúltima presenta una tasa fotosintética ligeramente superior. De todas formas, ambas rectas de regresión no son estadísticamente distintas pues  $F$  (de la comparación de rectas) = 1.40 (2,36 g.l.) < 3.26 ( $p \leq 0.05$ ).

-Respecto a los parámetros físicos que determinan la capacidad fotosintética, la difusión gaseosa (conductancia estomática al  $CO_2$ , transpiración) a través de ambas epidermis se mantiene a niveles relativamente constantes y similares para los dos tipos de hoja entre si,

en las dos primeras siembras, experimentando un brusco aumento en la tercera siembra (fig. 2-17, 2-18). El incremento en la concentración de  $\text{CO}_2$  en los espacios intercelulares, especialmente para la tercera siembra, vendría provocado por este aumento en la conductancia estomática (fig.2-17, 2-19, 2-20).

-La resistencia del mesófilo en la hoja penúltima, al contrario de lo que sucede en la de bandera, casi no varía en función de las sucesivas épocas de siembra (fig. 2-20); por lo que el incremento, para las sucesivas siembras, de las tasas de fotosíntesis en la hoja penúltima (fig. 2-21) estaría posiblemente relacionado con un aumento en los valores de conductancia estomática (fig.2-16). Para la hoja de bandera, más importante que la conductancia estomática (fig.2-16), parece ser la resistencia del mesófilo (fig.2-20, 2-23) como determinante de las tasas fotosintéticas en las sucesivas siembras.

### 3.2.3.1.- VARIACIONES DE LA CAPACIDAD FOTOSINTETICA EN HOJAS DE BANDERA PERTENECIENTES A SUCEVAS EPOCAS DE SIEMBRA: EFECTO DE DIVERSOS PARAMETROS ANATOMICOS.

-Si analizamos para la hoja de bandera, considerando cada siembra independientemente, la relación existente entre la conductancia estomática y la fotosíntesis ( fig.2-22) observamos que los valores de cada siembra se ajustan a una regresión lineal, positiva y significativa ( $p \leq 0.05$ , excepto la de la 1ª siembra). Para un mismo valor de conductancia estomática (dentro del margen de valores registrados), las tasas de fotosíntesis de las hojas de la primera siembra son superiores a las de la segunda y tercera; lo que nos da una idea de su diferente capacidad fotosintética a nivel de maquinaria. Por otra parte, es interesante obser-

var la distinta pendiente de la recta de regresión correspondiente a las hojas de la primera siembra respecto a la de las otras siembras. Esta aparente cualidad de necesitar inferiores conductancias estomáticas, no limitantes para la fotosíntesis (a pesar de poseer la menor resistencia del mesófilo de las tres siembras), podría estar de acuerdo con ciertas características del mesófilo, como su elevado cociente área del mesófilo/área foliar (fig.2-11), así como la mayor abundancia de espacios intercelulares (ver apartado 3.4.). Esta característica fisiológica podría presentarse como una respuesta adaptativa a la menor densidad estomática de las hojas de bandera pertenecientes a la primera siembra invernal (fig.2-4). Analizaremos finalmente la existencia o no de diferencias estadísticamente significativas entre las tres rectas de regresión:

$F(\text{comparación 1-2 rectas})=20.67(2,8 \text{ g.l.}) > 4.46 \text{ (} p \leq 0.05 \text{)}$

$F(\text{comparación 2-3 rectas})= 0.28(2,12 \text{ g.l.}) < 3.88 \text{ (} p \leq 0.05 \text{)}$

$F(\text{comparación 1-3 rectas})= 3.37(2,12 \text{ g.l.}) < 3.88 \text{ (} p \leq 0.05 \text{)}$

Por lo tanto, entre las rectas de regresión de la primera y segunda siembras hay claras diferencias significativas, mientras que no existen entre las rectas de regresión de la segunda y tercera siembras ni, para el nivel de significación fijado, entre las rectas de la primera y tercera siembras (sin embargo, para un nivel de significación de  $p \leq 0.1$ ,  $F=2.81 < 3.37$ , por lo que si que se considerarían ambas rectas diferentes).

La relación existente entre la fotosíntesis neta y la resistencia del mesófilo, para las tres épocas de siembra independientemente (fig.2-24), se ajusta a una regresión lineal, negativa y significativa ( $p \leq 0.01$ , para la segunda y tercera siembra). Se observa, debido a su mayor pendiente, que las condiciones de conductancia estomática

son menos limitantes que para las otras dos siembras, en especial respecto a la primera siembra (fig.2-19, 2-20). La diferencia de pendiente entre la segunda y tercera siembra (de similar densidad estomática, pero muy distinta conductancia estomática) podría estar asociada a una mayor apertura estomática en las hojas de la tercera siembra, sometidas a temperaturas y radiaciones más elevadas (ver anexo de tablas).

-Lógicamente, para el conjunto de mediciones sobre hoja de bandera de las tres siembras existe una correlación lineal (no es de tipo potencial, pues los valores medidos están dentro de un intervalo de resistencias del mesófilo relativamente bajas: corresponden a hojas recién expandidas), negativa y significativa ( $p \leq 0.001$ ). Es interesante observar la disposición de los valores de resistencia del mesófilo en función de su pertenencia a una u otra época de siembra (fig.2-23). Esto, puede estar en relación, como veremos en el siguiente subapartado (3.2.3.1.1.), con diferencias en magnitud del volumen del mesófilo (por tanto, de la maquinaria fotosintética, por unidad de superficie), y posiblemente con la superficie celular de intercambio gaseoso (área del mesófilo/área foliar).

### 3.2.3.1.1.- INCIDENCIA DE DIVERSOS PARAMETROS ANATOMICOS, Y OTROS RELACIONADOS, SOBRE LA RESISTENCIA DEL MESOFILO.

-Para el conjunto de las hojas de bandera de las tres siembras se observa una correlación lineal, negativa y significativa ( $p \leq 0.001$ ), entre la resistencia del mesófilo de la lámina y el volumen del mismo (por unidad de superficie (fig.2-25)).

-Básicamente, los factores que condicionan la magnitud de la resistencia del mesófilo son de dos clases:

a). Los relacionados con la cuantía y actividad de la maquinaria bioquímica; que nosotros consideraremos de

forma simplificada y a efecto de los cálculos, como el contenido de nitrógeno, por unidad de superficie ( $\text{mgN}/\text{cm}^2$  lámina) y de volumen ( $\text{mgN}/\text{cm}^3$  mesófilo) respectivamente.

b). La arquitectura celular: mayor o menor superficie celular de intercambio gaseoso, que se puede expresar mediante el cociente área del mesófilo/área foliar.

-La relación existente, para el conjunto de las hojas de bandera pertenecientes a las tres siembras, entre el nitrógeno por unidad de superficie de lámina y su resistencia del mesófilo es del mismo tipo, (lineal y negativa), y casi de la misma significación ( $p \leq 0.01$ ), (aunque lógicamente de "R" algo superior) que la observada entre la resistencia del mesófilo y el volumen del mismo (fig. 2-25, 2-26). Es interesante observar que para ambas regresiones la posición de las hojas en función de su volumen de mesófilo, como de su contenido en nitrógeno, coincide respecto al nivel de siembra considerado. Por otra parte, la relación entre la resistencia del mesófilo y el % de nitrógeno (respecto a peso seco), para el conjunto de hojas de bandera de las tres siembras, se puede considerar inexistente ( $R=0.06$ , con 20 g.l.). Las correlaciones parciales, para cada siembra independientemente, son también casi inexistentes ( $R=0.08, 0.18, 0.13$ , con 5, 5 y 8 g.l. respectivamente). La evolución para las hojas penúltima y de bandera en el contenido de nitrógeno ( $\%, \text{mgN}/\text{cm}^2$ ) a lo largo de las tres siembras está reflejado en la fig. 2-27.

-La relación existente entre el contenido en nitrógeno por unidad de volumen ( $\text{mgN}/\text{cm}^3$ ) y la resistencia del mesófilo es casi nula, lo que refuerza la hipótesis de que las variaciones en resistencia del mesófilo no vendrían propiciadas por una diferente activi

dad de la "maquinaria fotosintética", sino más bien, por variaciones en su cuantía por unidad de superficie (fig. 2-25, 2-26) ( $R=0.12$ , con 19 g.l.). Considerada cada siembra individualmente, exceptuando en la primera, tampoco se observa una correlación significativa entre ambos parámetros ( $R=0.83, 0.23, 0.18$ , con 4, 4 y 7 g.l. respectivamente). La inexistencia de una correlación entre el % de nitrógeno y la resistencia del mesófilo (vista en punto anterior) refuerza esta hipótesis.

-No se observan diferencias significativas para la conductancia celular ni entre columnas (hoja penúltima, hoja de bandera), ni entre filas (las tres épocas de siembra), lo que también refuerza la hipótesis del anterior punto (TABLA 2-2).

-La relación existente, para el conjunto de las hojas de bandera de las tres siembras, entre el cociente área del mesófilo/área foliar y la resistencia del mesófilo (fig. 2-28) se ajusta a una correlación de tipo lineal, negativa y significativa ( $p \leq 0.05$ ); aunque de menor magnitud que la establecida entre la resistencia del mesófilo y el contenido en nitrógeno por unidad de superficie (fig. 2-26), lo que nos indicaría una menor influencia relativa de dicho cociente sobre la resistencia del mesófilo.

-Para averiguar el efecto relativo de ambas variables (Área/A,  $\text{mgN}/\text{cm}^2$ ), supuestamente independientes, sobre la resistencia del mesófilo (variable dependiente) emplearemos una regresión multilíneal doble:

Considerando la variable 19. Nitrógeno por superficie ( $\text{mgN}/\text{cm}^2$ )  
la variable 29. Área del Mesófilo/Área Foliar.

INFLUENCIA DE LA REGRESION	=	47.11 %
INFLUENCIA DEL ERROR	=	52.89 %

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1 )	=	33.88 %
INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 2 )	=	10.98 %

#### COEFICIENTES DE DETERMINACION INCREMENTAL

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1 ) POR SI SOLA	=	44.03 %
INFL.DE LA VAR.( 2 ) TENIDA(S) EN CUENTA LA(S) ANT.	=	3.09 %

Invirtiendo las variables

#### COEFICIENTES DE DETERMINACION INCREMENTAL

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1 ) POR SI SOLA	=	28.26 %
INFL.DE LA VAR.( 2 ) TENIDA(S) EN CUENTA LA(S) ANT.	=	18.85 %

Vemos por tanto que para el conjunto de hojas de bandera, pertenecientes a las sucesivas siembras, las resistencias del mesófilo de sus láminas están más influidas (el triple) por las variaciones en la cuantía de la maquinaria bioquímica, que por las del cociente area del mesófilo/área foliar.

-La relación existente entre la resistencia del mesófilo y el peso específico foliar se ajusta a una correlación lineal, negativa y significativa ( $p \leq 0.05$ ); aunque de menor magnitud que la existente entre la resistencia del mesófilo y el volumen del mismo (fig. 2-25, 2-29). Los valores de peso específico foliar para la tercera siembra están claramente desplazados hacia la derecha, posiblemente por un acúmulo de asimilados (fig.2-6, 2-8).

-Las condiciones ambientales durante el desarrollo de las láminas en las sucesivas siembras: temperatura media y radiación incidente (acumulada) están expues-



tas de forma escueta en las fig. 2-30, y 2-31; y más ampliamente en el anexo de tablas (medias, para ambos parámetros ambientales, de diferentes intervalos previos a los días de medición). Lógicamente, tanto la radiación incidente, como la temperatura ambiente (medias de la acumulada diaria y diaria, respectivamente), se incrementan paulatinamente para las hojas pertenecientes a las sucesivas siembras.

## PARAMETROS FISIOLÓGICOS

	"F" DIFERENCIA FILAS (2,30g.l.)	"F" DIFERENCIA COLUMNAS (1,30g.l.)	INTERACCION (2,30g.l.)	FILAS (2,32g.l.)	COLUMNAS (1,32g.l.)	CONTRASTE FILAS 1-3 (1,30g.l.)	CONTRASTE FILAS 1-2 (1,30g.l.)	CONTRASTE FILAS 2-3 (1,30g.l.)	CONTRASTE COLUMNAS (1,30g.l.)
FOTOSINTESIS NETA	9,8 **	1,9 n.s.	6,1 **	7,4 **	1,4 n.s.	6,1 *	1,7 n.s.	14,4 **	1,4 n.s.
CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA	15,2 **	0,0 n.s.	0,7 n.s.	-	-	22,8 **	0,000 n.s.	22,7 **	0,015 n.s.
TRANSPIRACION	34,7 **	0,0 n.s.	1,0 n.s.	-	-	53,6 **	0,047 n.s.	50,5 **	0,002 n.s.
[CO <sub>2</sub> ] INTERCELULAR	44,0 **	15,2 **	8,8 **	29,6 **	10,2 **	58,7 **	19,4 **	10,6 **	10,2 **
RESISTENCIA MESOFILO	7,7 **	7,9 **	13,9 **	4,2 *	4,4 *	1,3 n.s.	14,5 **	7,2 *	7,9 **
CONDUCTANCIA CELULAR	0,5 n.s.	0,7 n.s.	9,1 **	0,3 n.s.	0,5 n.s.	0,236 n.s.	0,094 n.s.	0,627 n.s.	0,435 n.s.
% N EN PESO SECO LAMINA	13,8 **	0,0 n.s.	6,9 **	10,1 **	0,0 n.s.	10,9 **	0,960 n.s.	18,329 **	0,001 n.s.
NITROGENO/SUP. LAMINA	9,6 **	5,5 *	2,3 n.s.	-	-	15,9 **	10,0 **	0,668 n.s.	5,1 *
NITROGENO/VOL. MESOFILO	8,8 **	4,9 *	2,2 n.s.	-	-	7,7 **	1,3 n.s.	15,4 **	4,5 *
% PESO SECO	9,4 **	12,0 **	12,7 **	5,4 **	6,9 *	7,6 **	0,038 n.s.	8,6 **	6,9 *

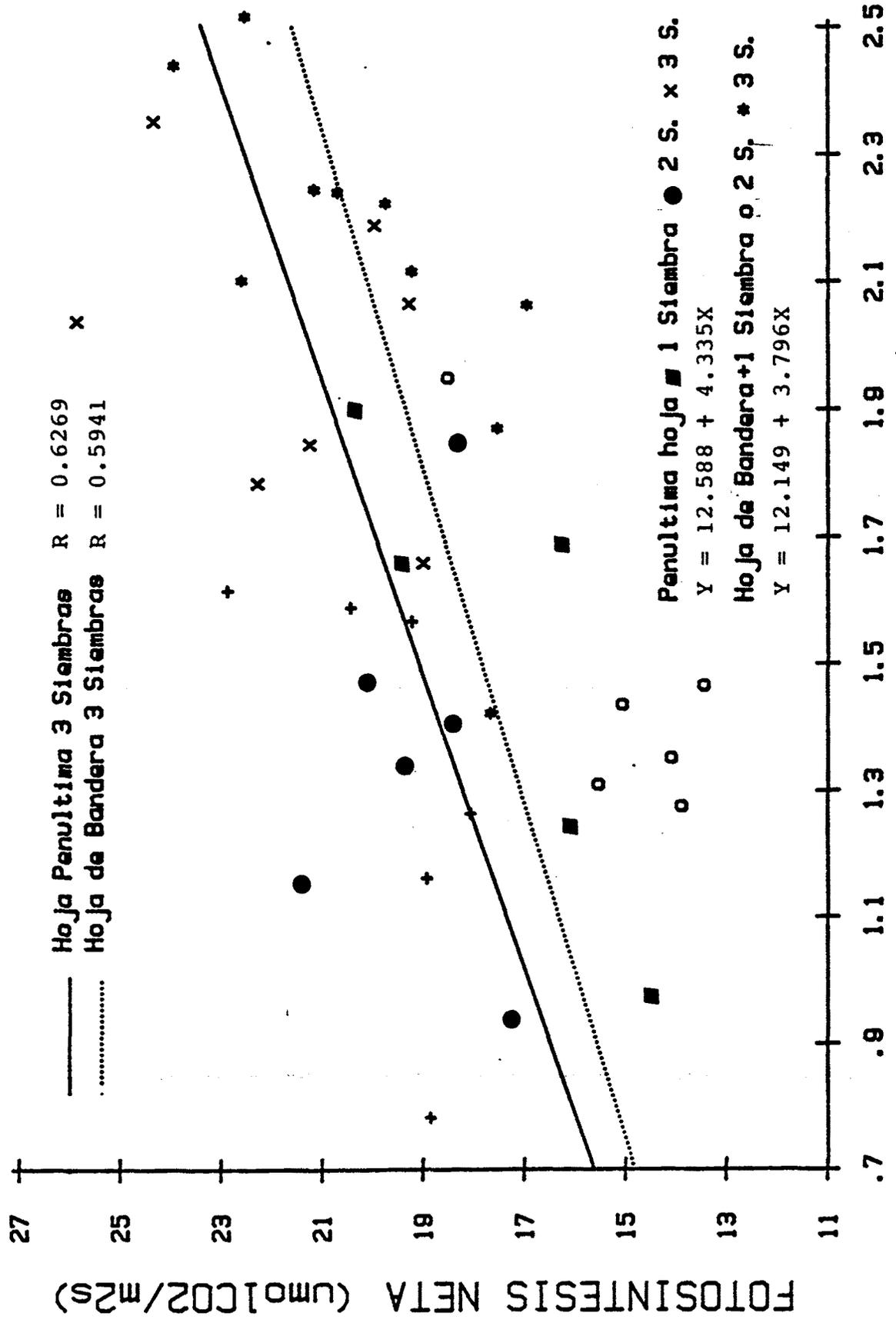
\* = nivel de significación del 5%

\*\* = nivel de significación del 1%

n.s. = no significativo

FILAS: TRES EPOCAS DE SIEMBRA  
 COLUMNAS: HOJA PENULTIMA Y DE BANDERA  
 INTERACCION: EFECTO DIFERENCIAL DE LA EPOCA DE SIEMBRA  
 SEGUN EL TIPO DE HOJA

177



CONDUCTANCIA ESTOMATICA (cm/s)

FIG. 2-16

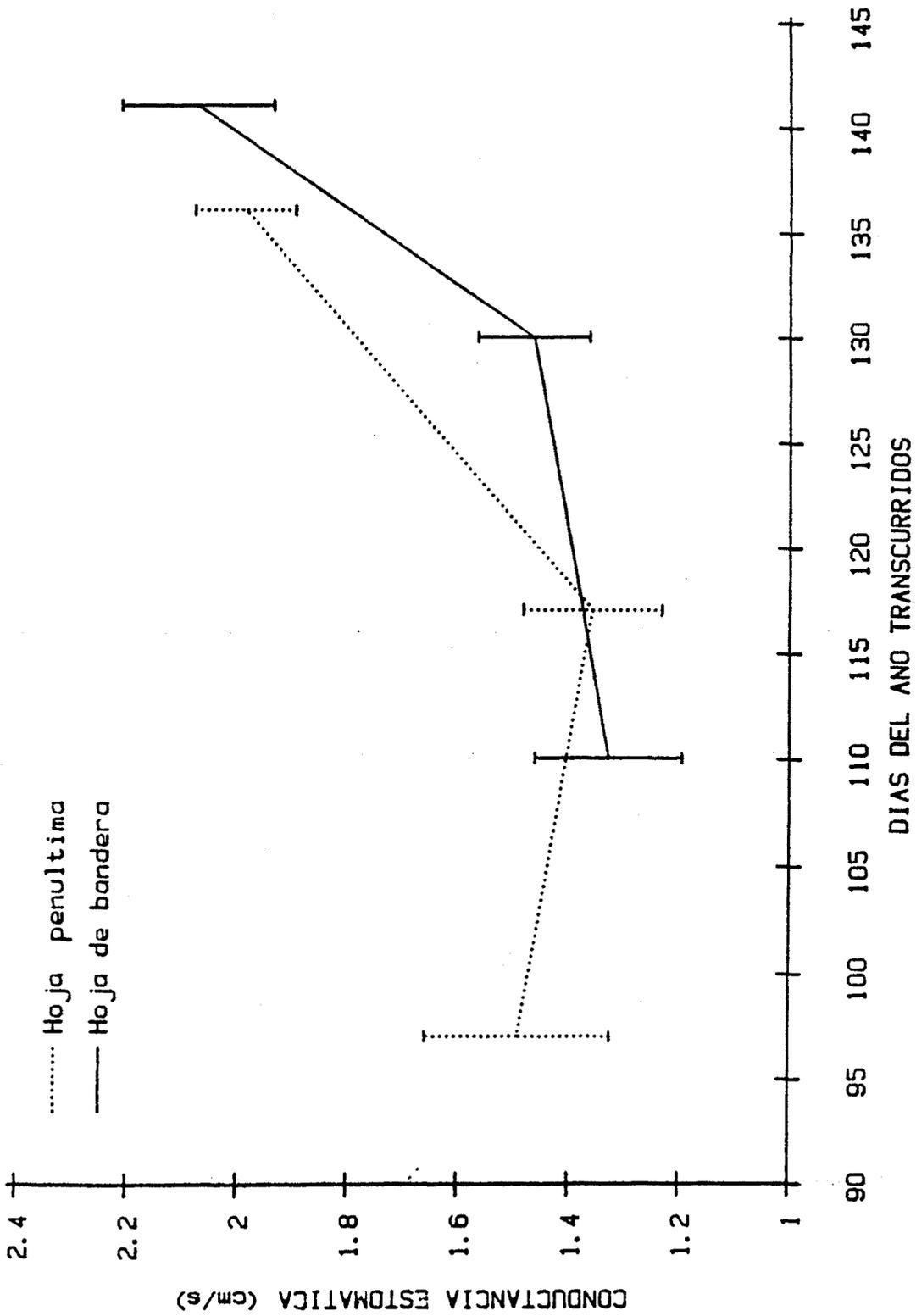


FIG. 2-17

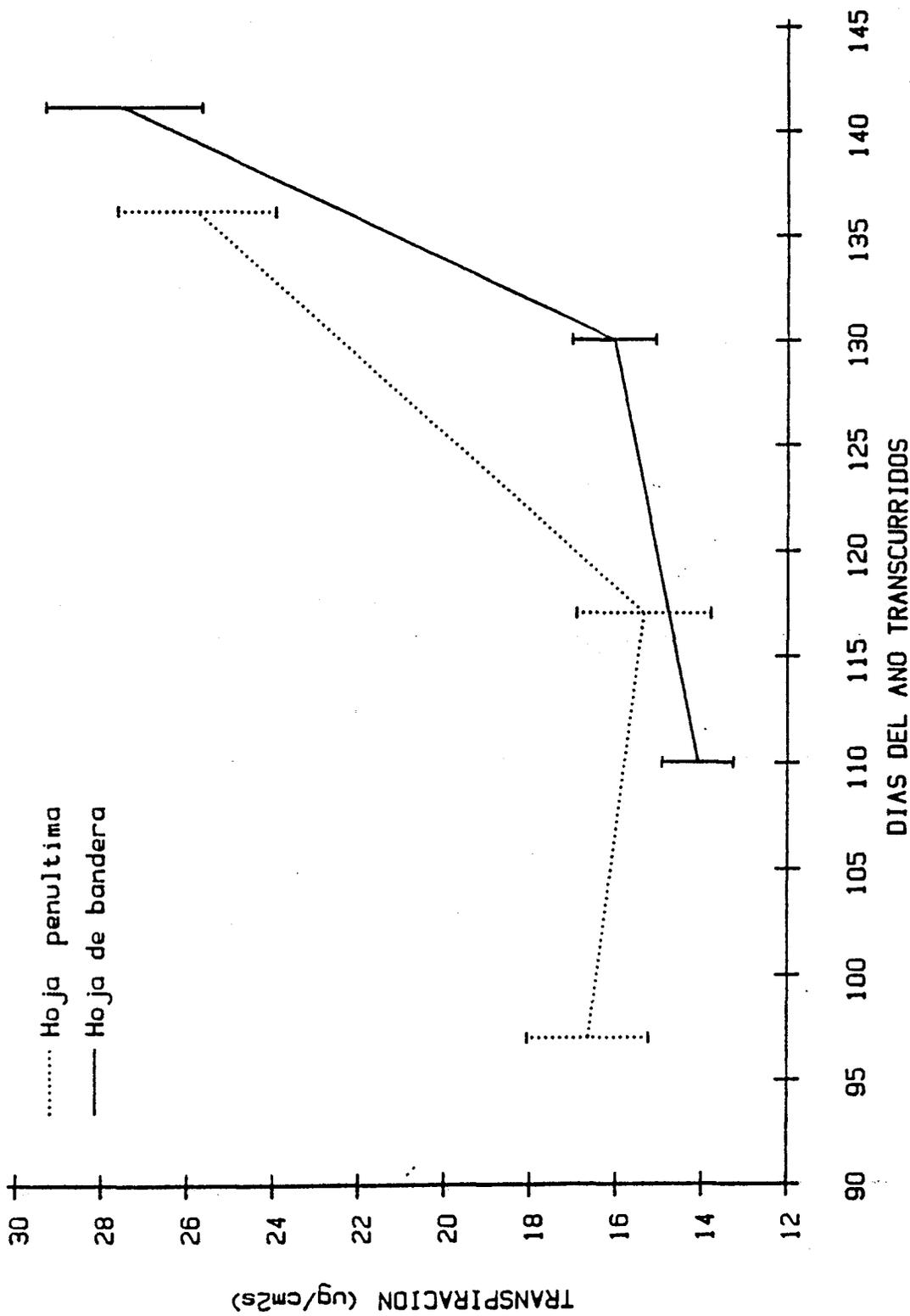


FIG. 2-18

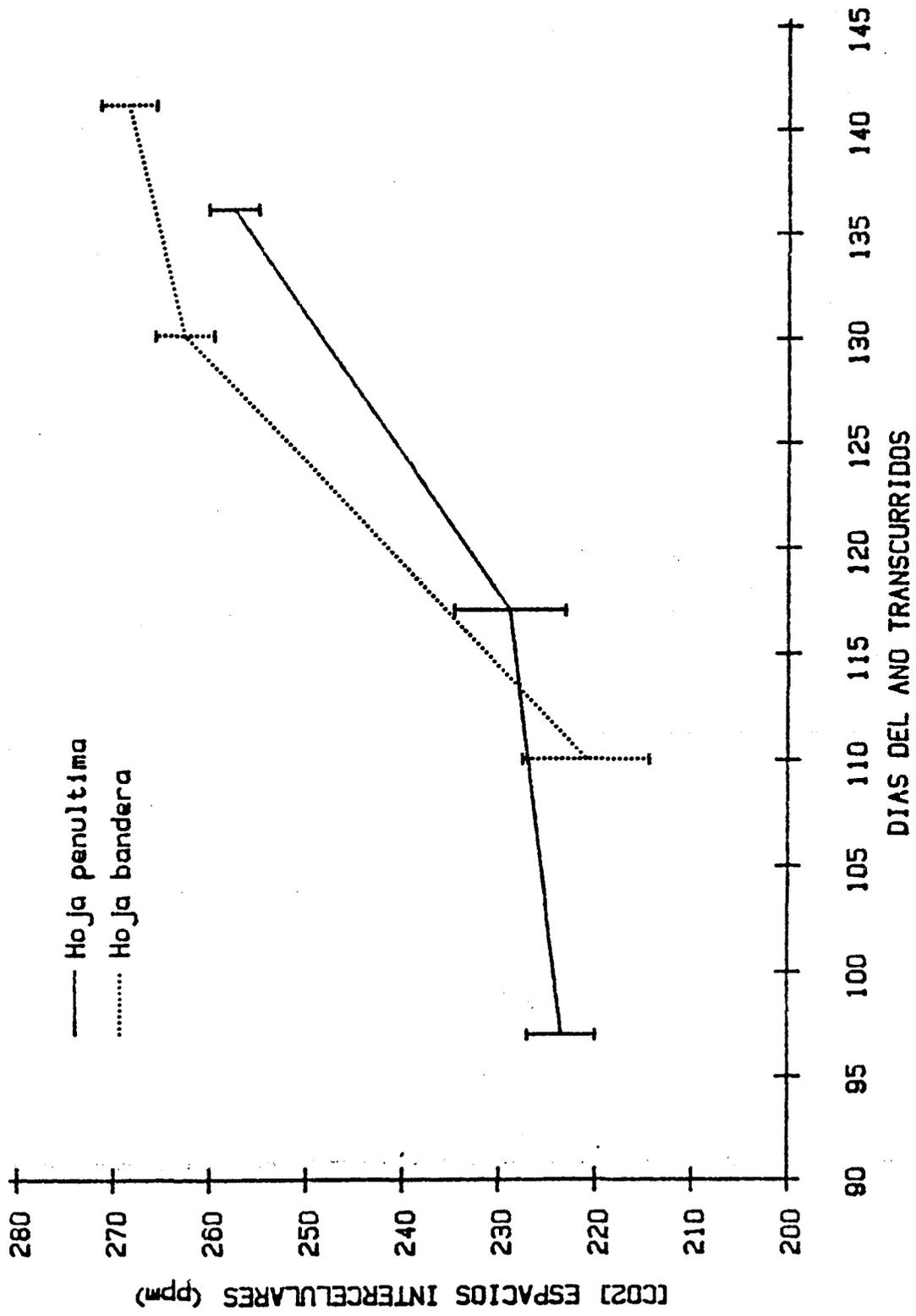


FIG. 2-19

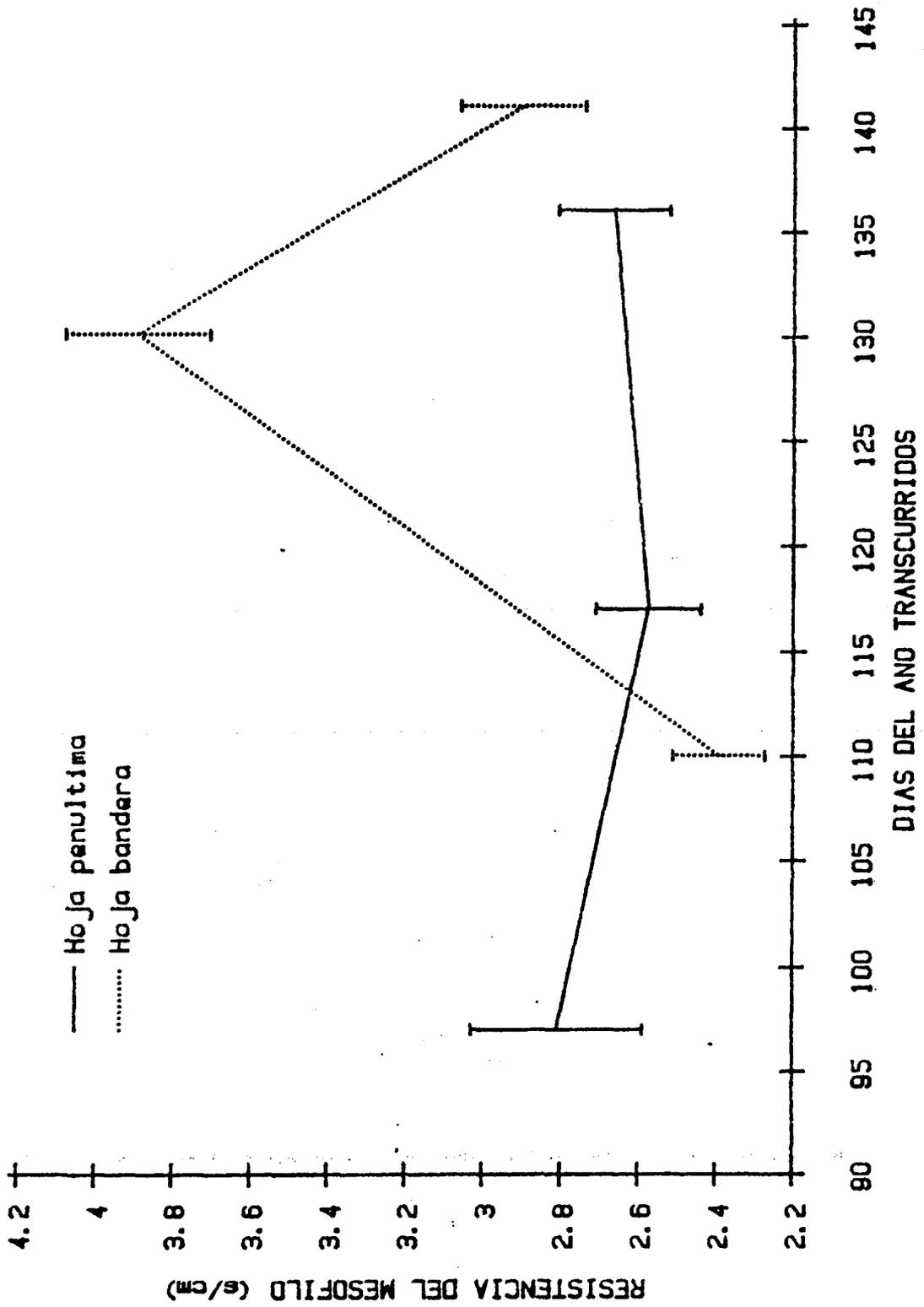


FIG. 2-20

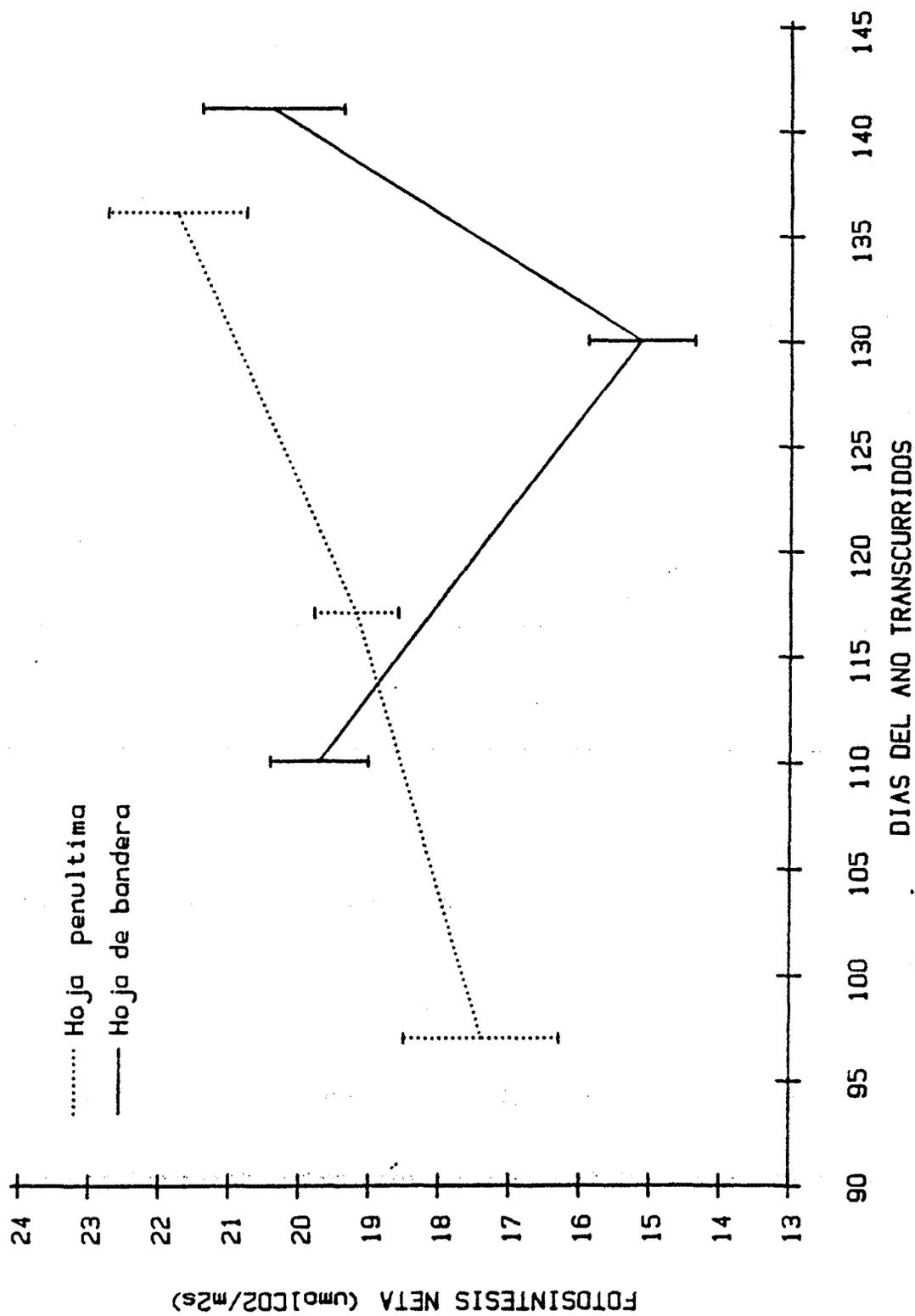


FIG. 2-21

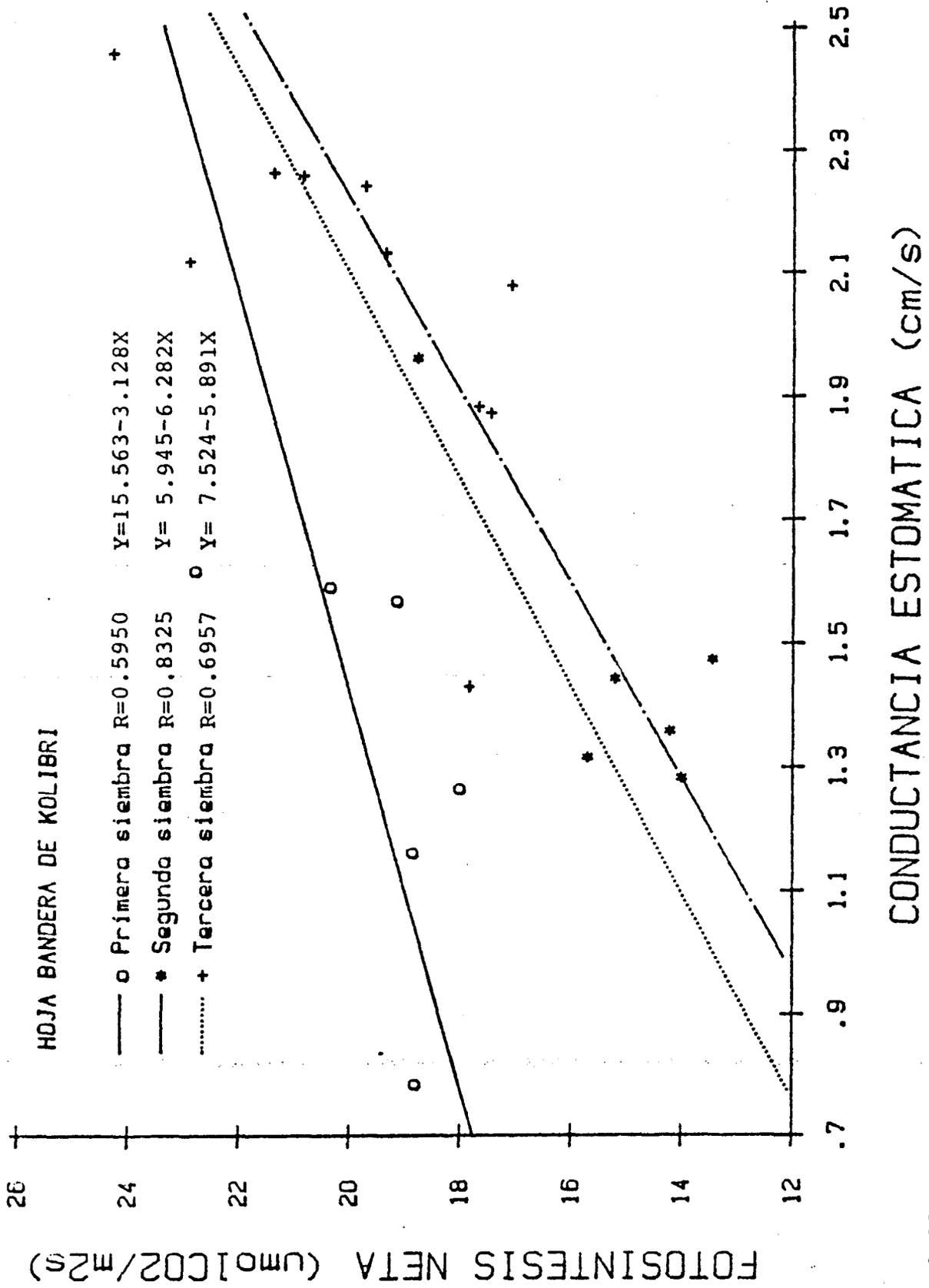
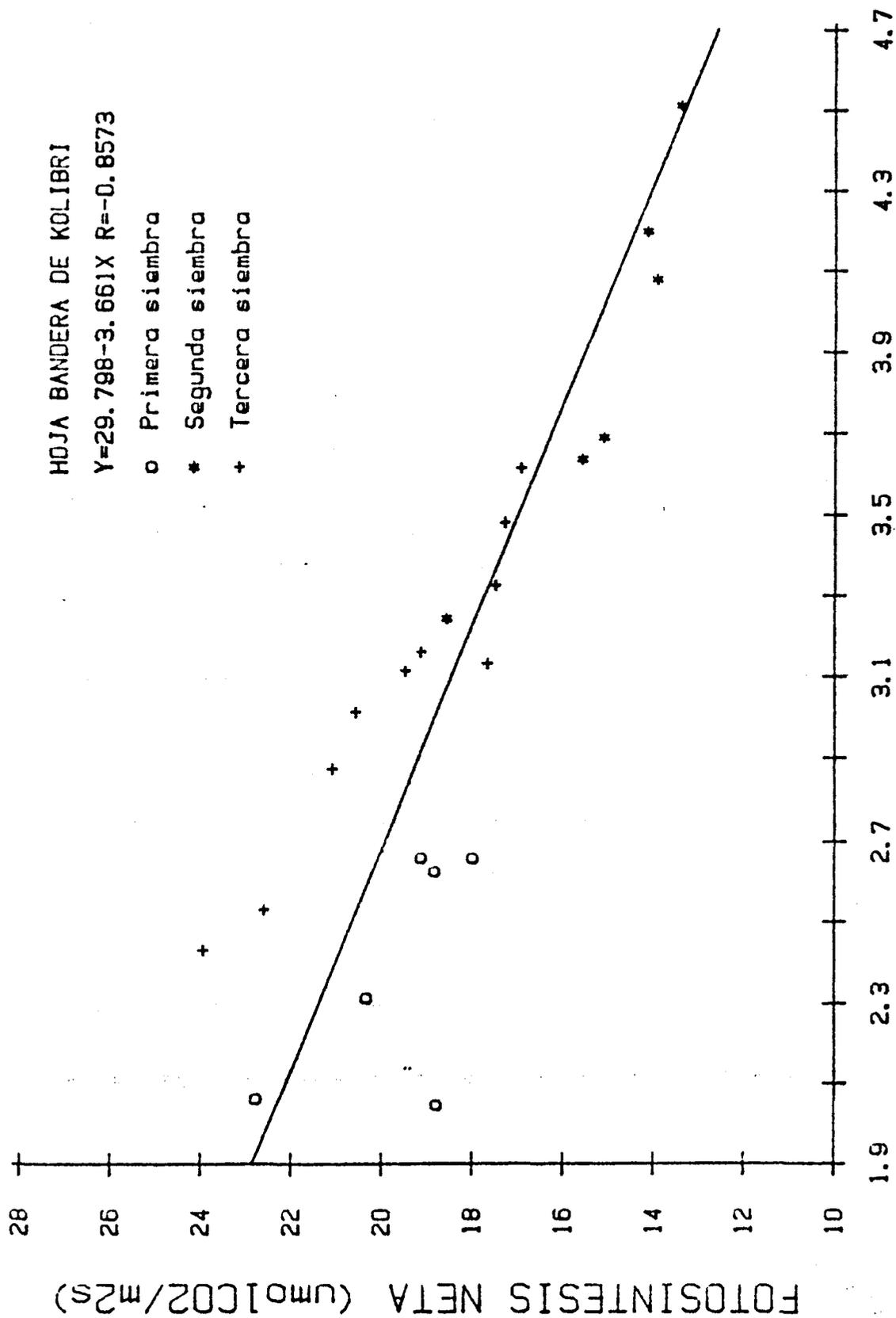


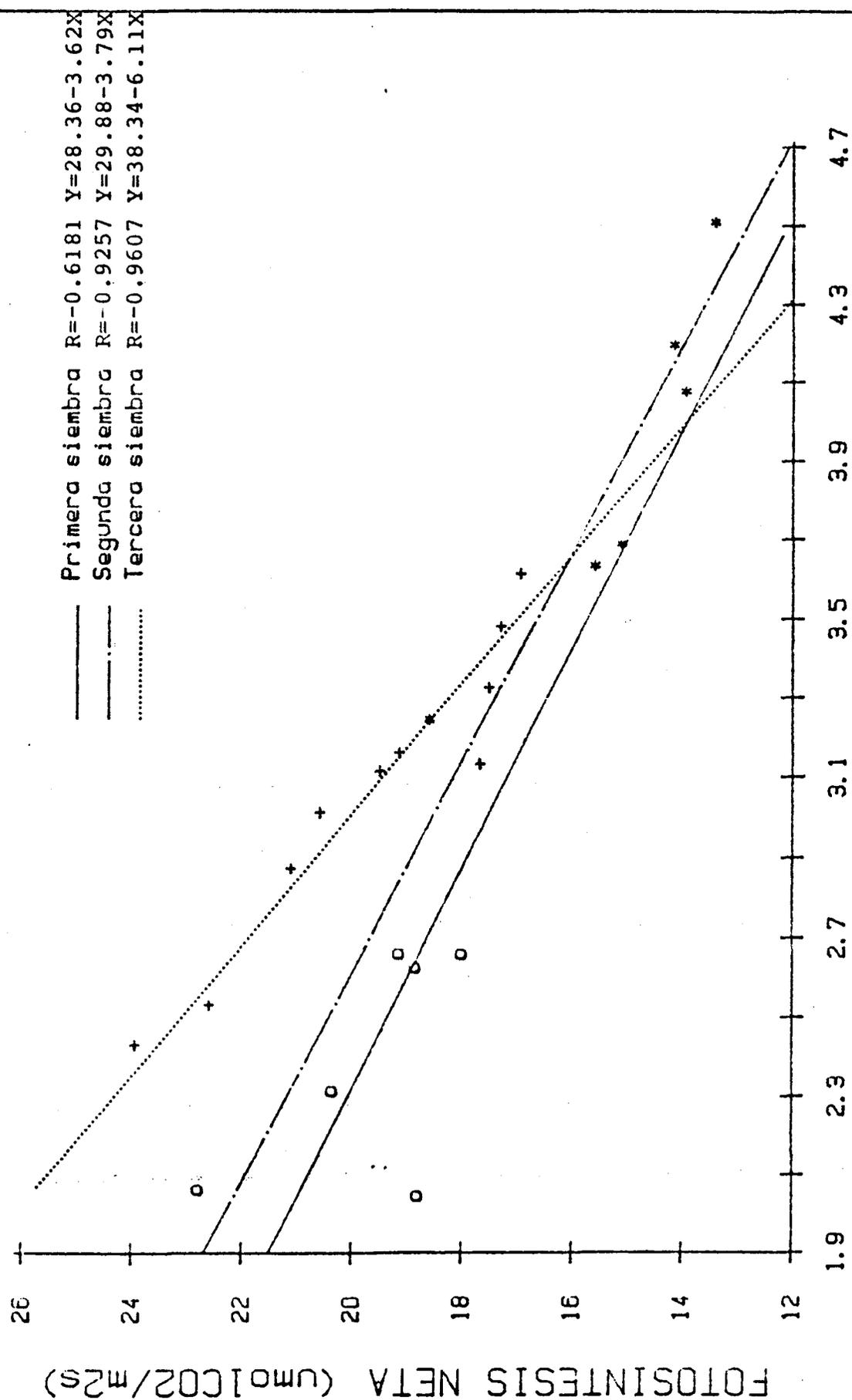
FIG. 2-22



RESISTENCIA DEL MESOFILO (s/cm)

FIG. 2-23

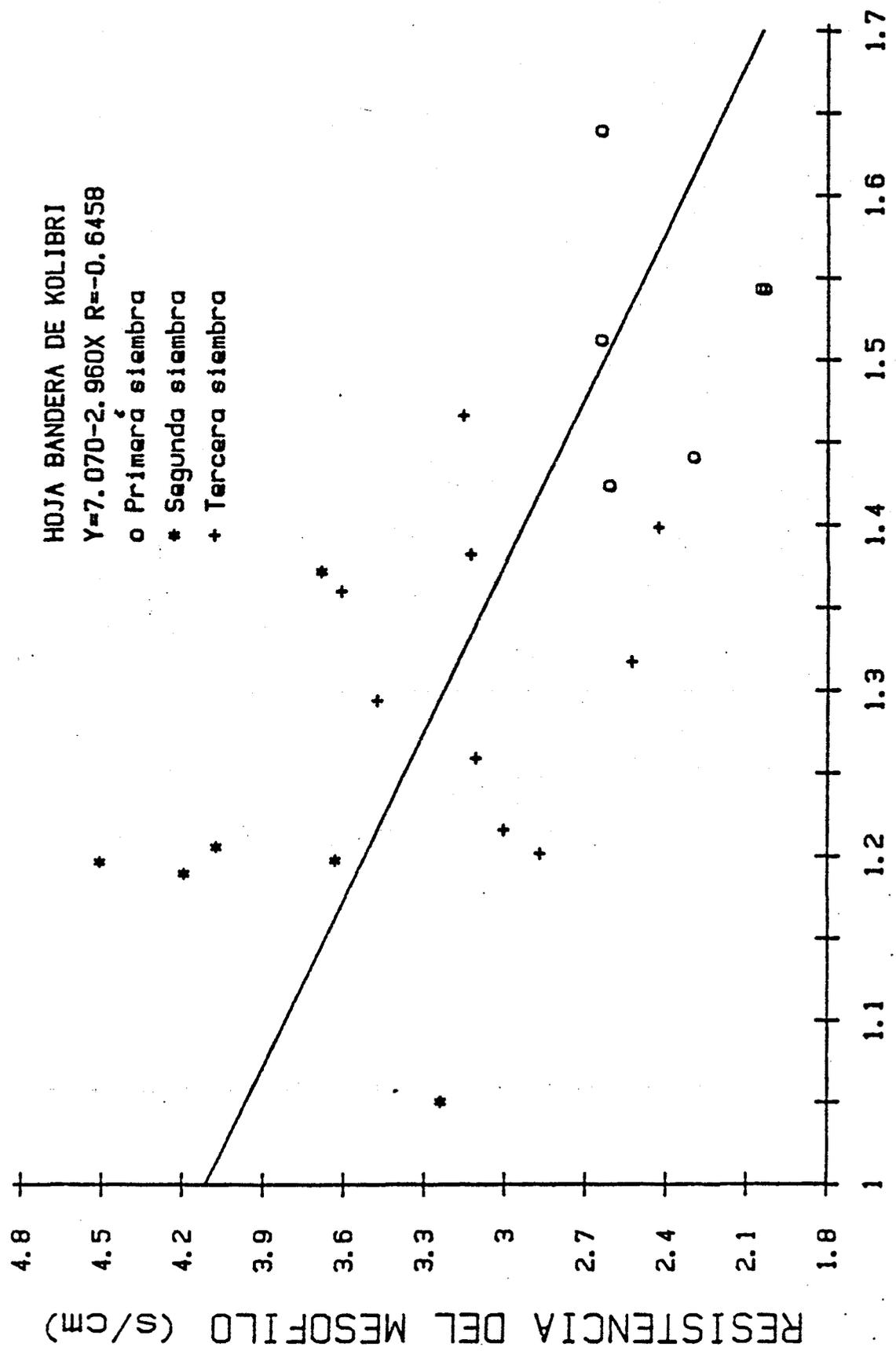
FOTOSÍNTESIS NETA (µmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>s)



RESISTENCIA DEL MESOFILO (s/cm)

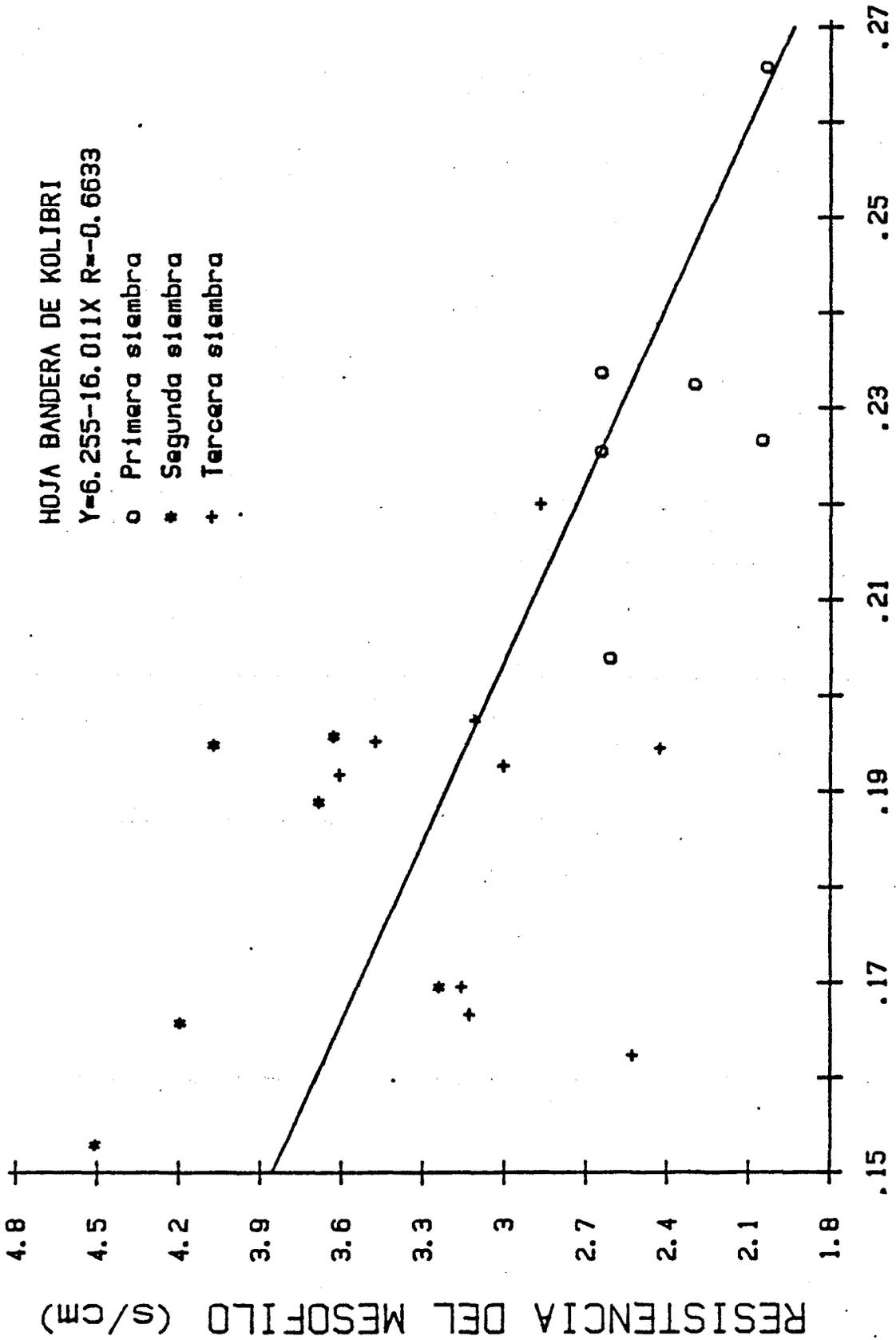
FIG. 2-24

FOTOSINTESIS NETA (µmol CO<sub>2</sub>/M<sup>2</sup>S)



VOLUMEN DEL MESOFILO (cm<sup>3</sup>/dm<sup>2</sup>)

FIG. 2-25



NITROGENO EN HOJA (mg/cm<sup>2</sup>)

FIG. 2-26

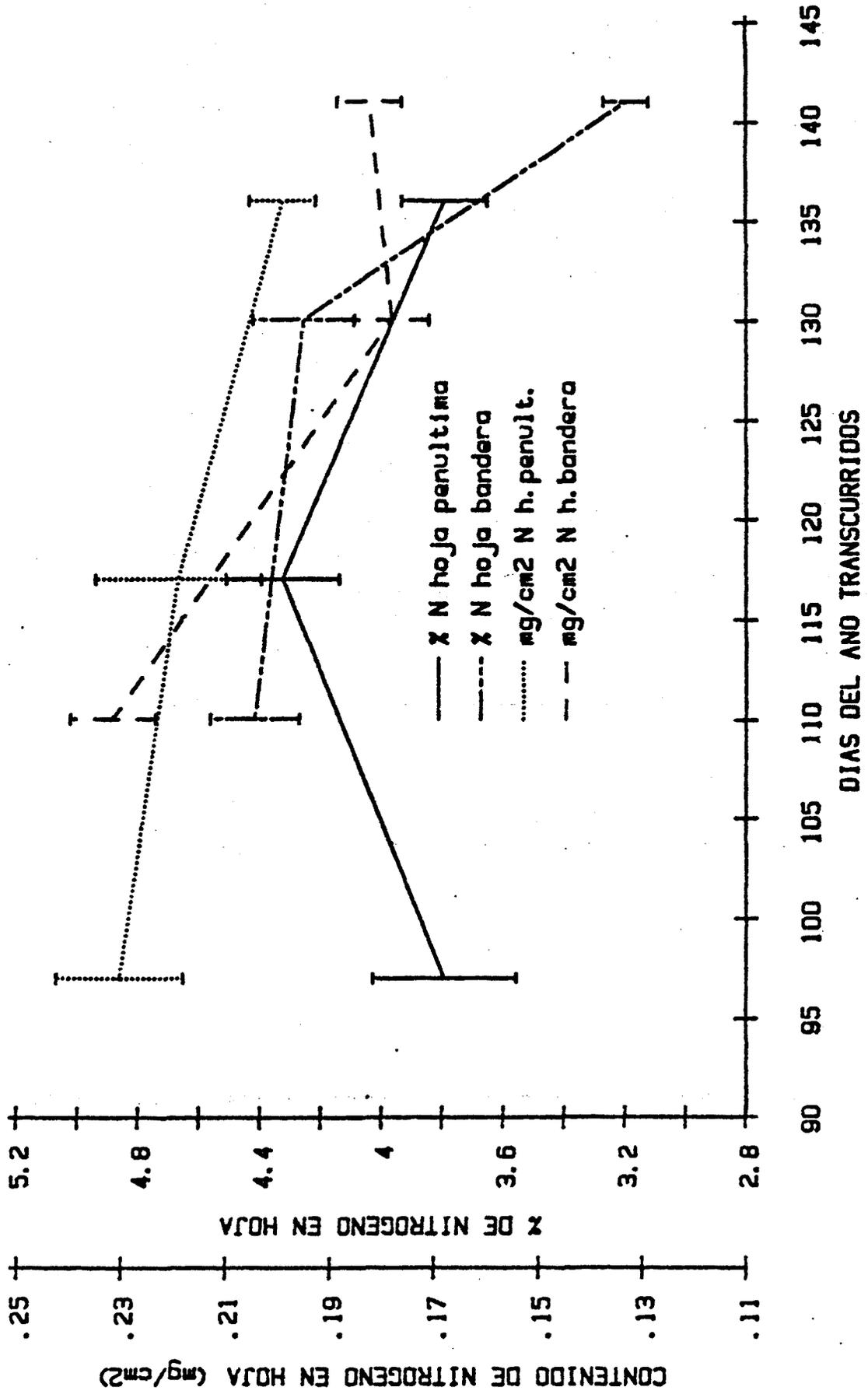


FIG. 2-27

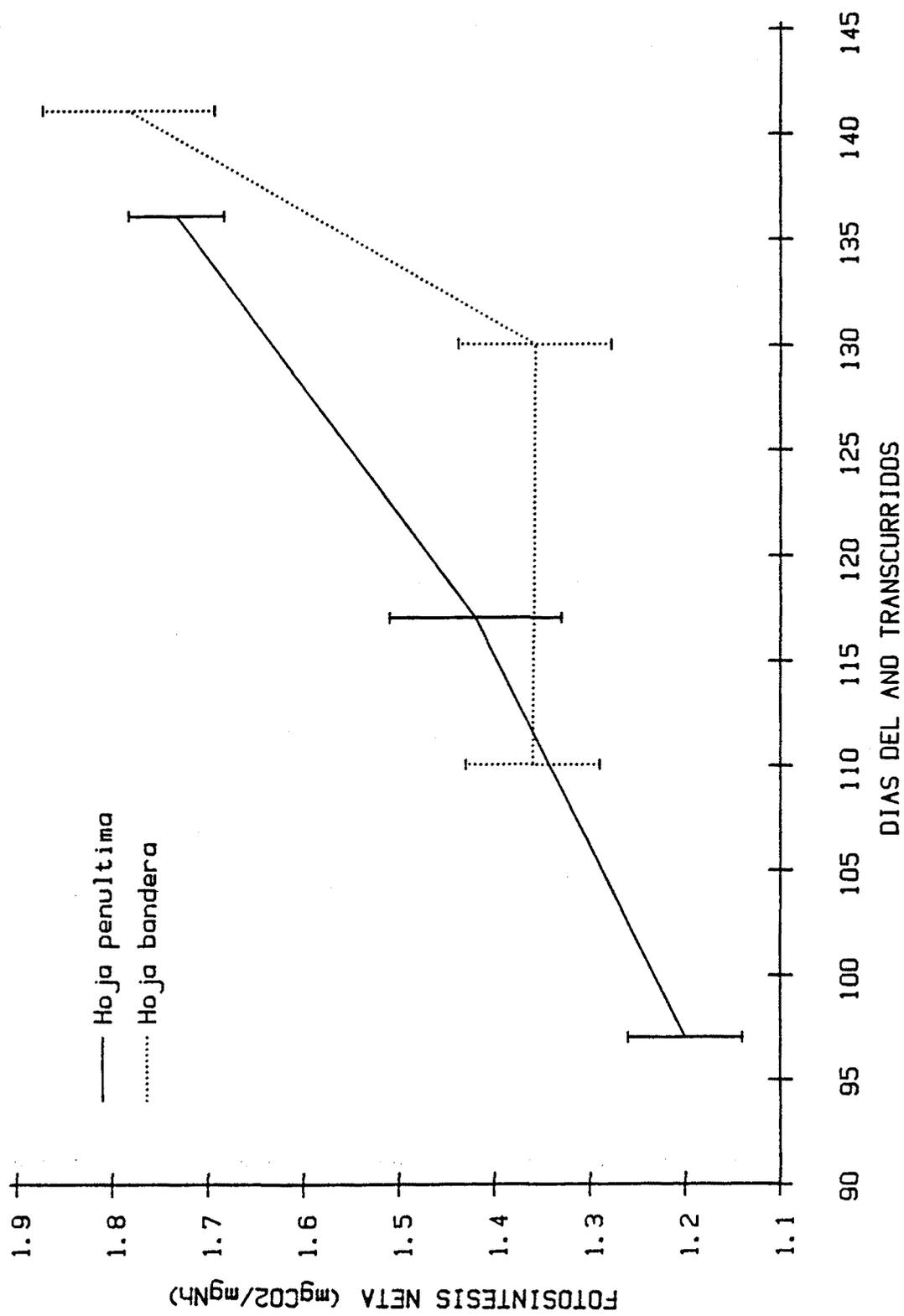


FIG. 2-27'

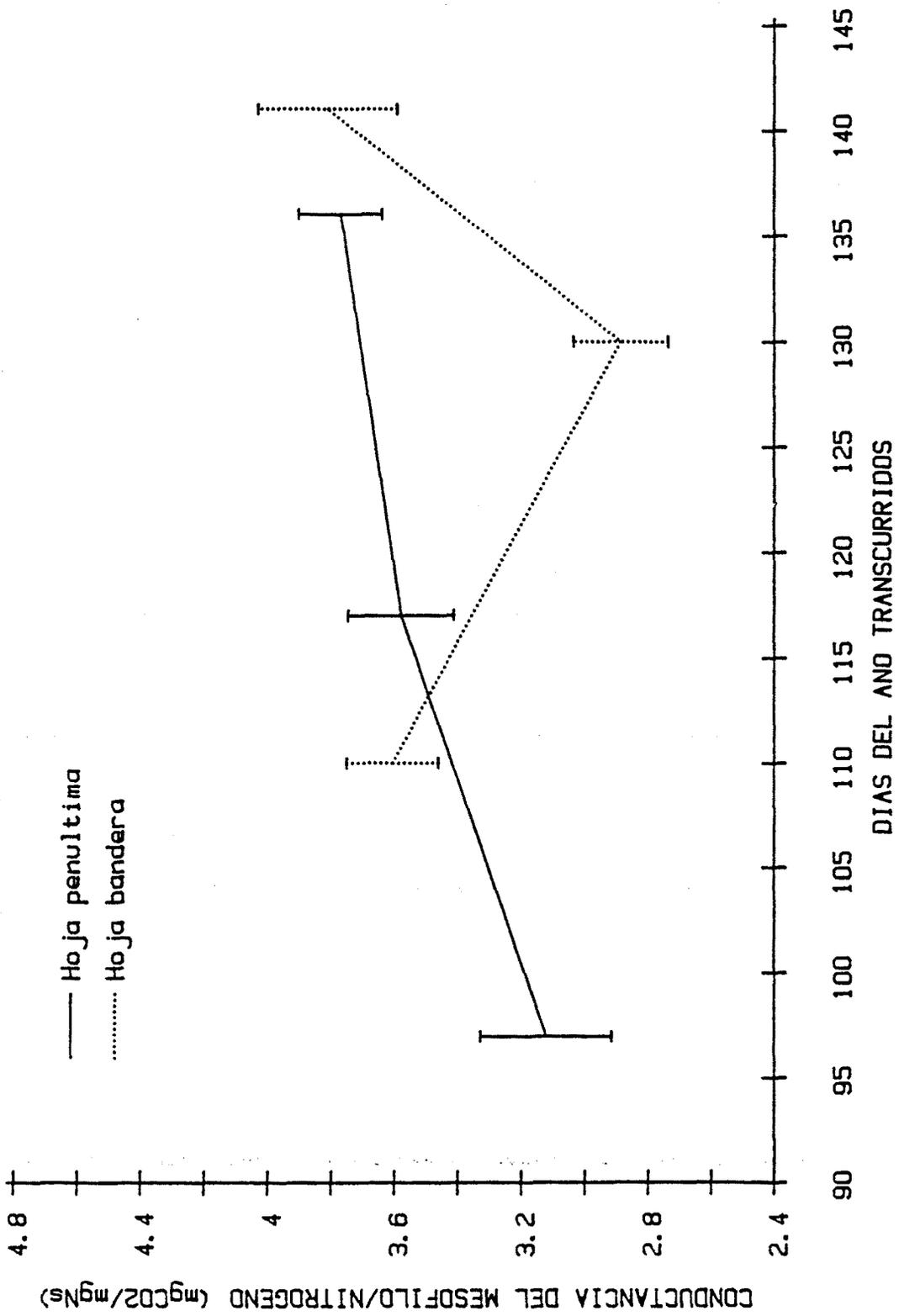
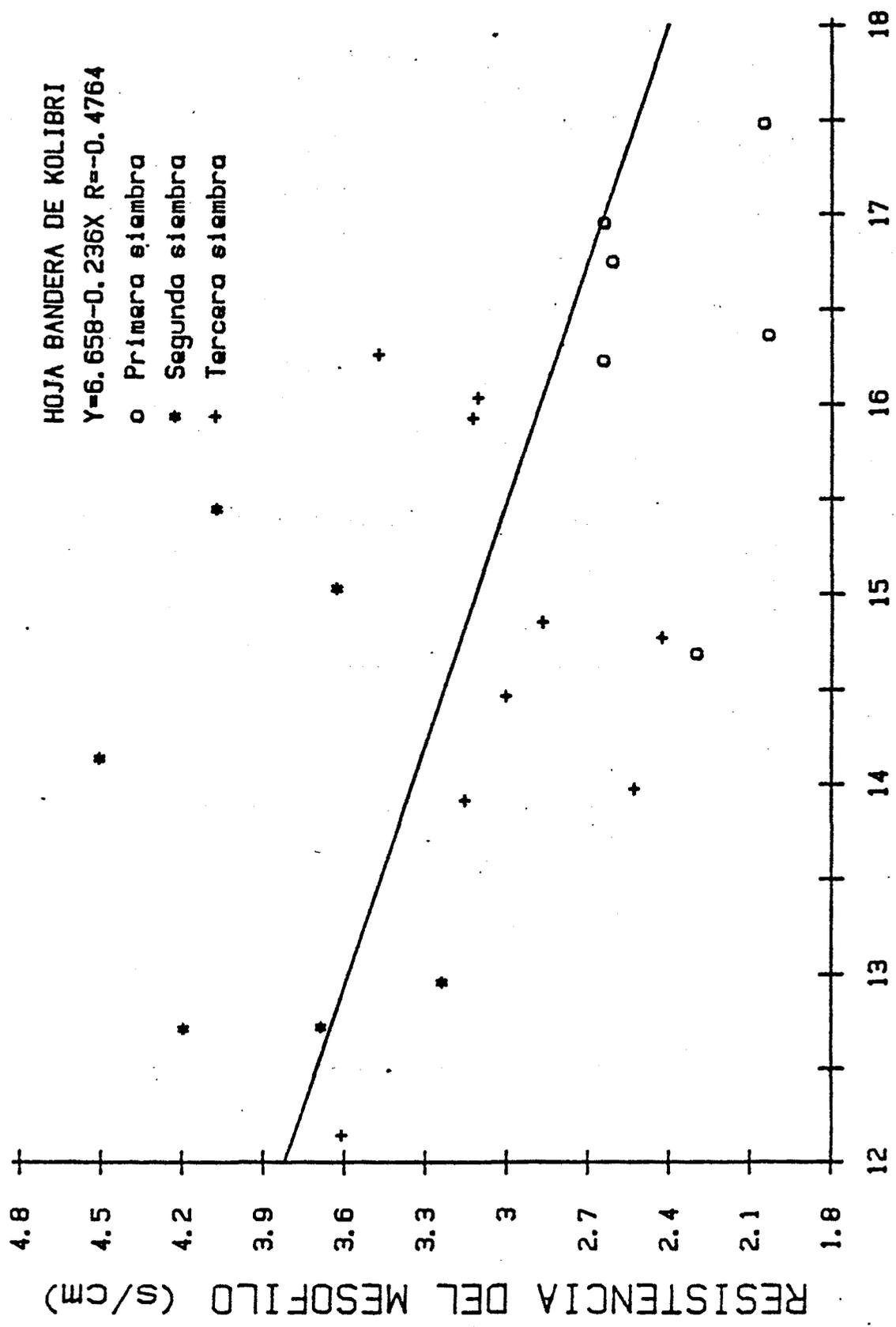
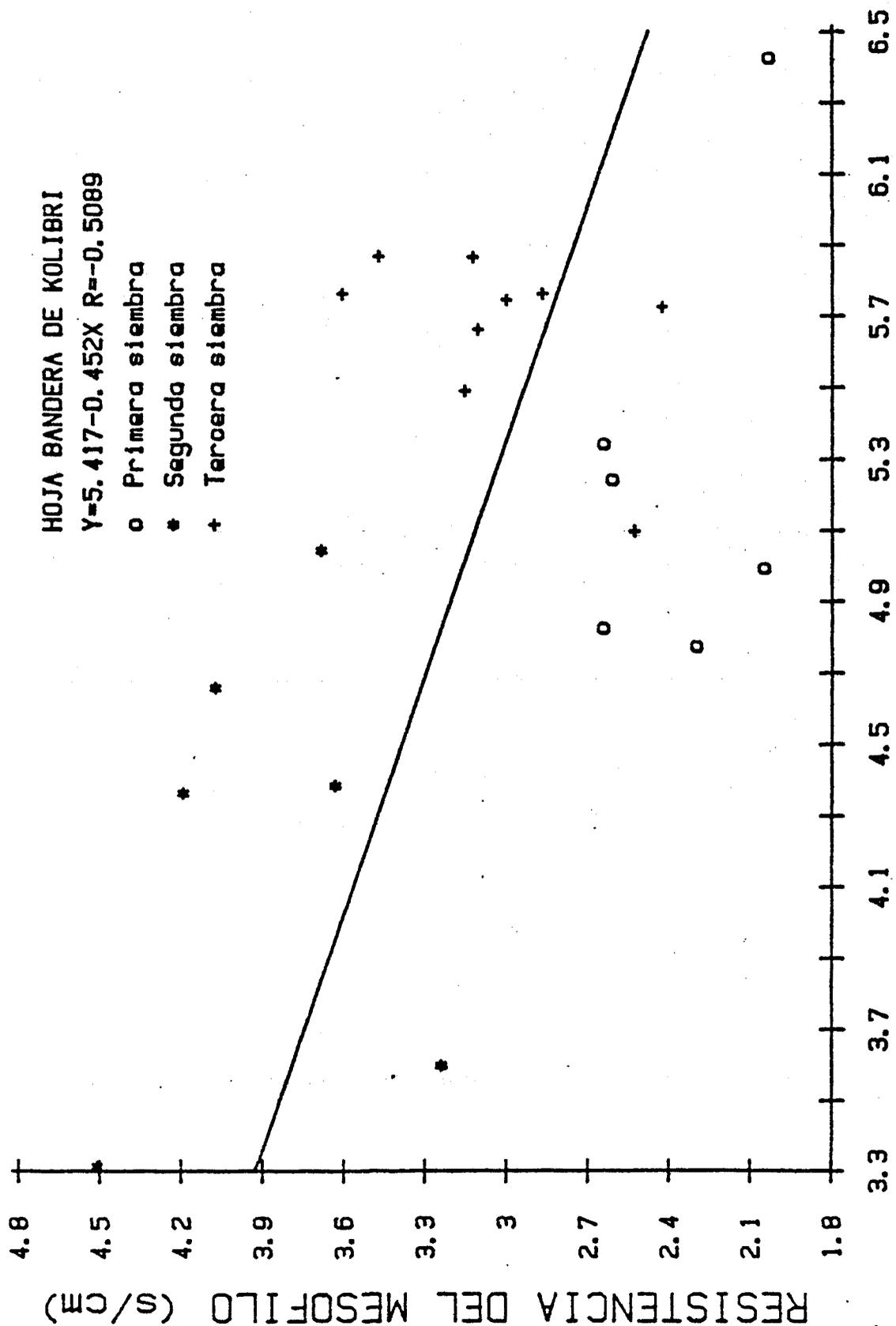


FIG. 2-27''



Ames/A

FIG. 2-28



PESO ESPECIFICO FOLIAR (mg/cm²)

FIG. 2-29

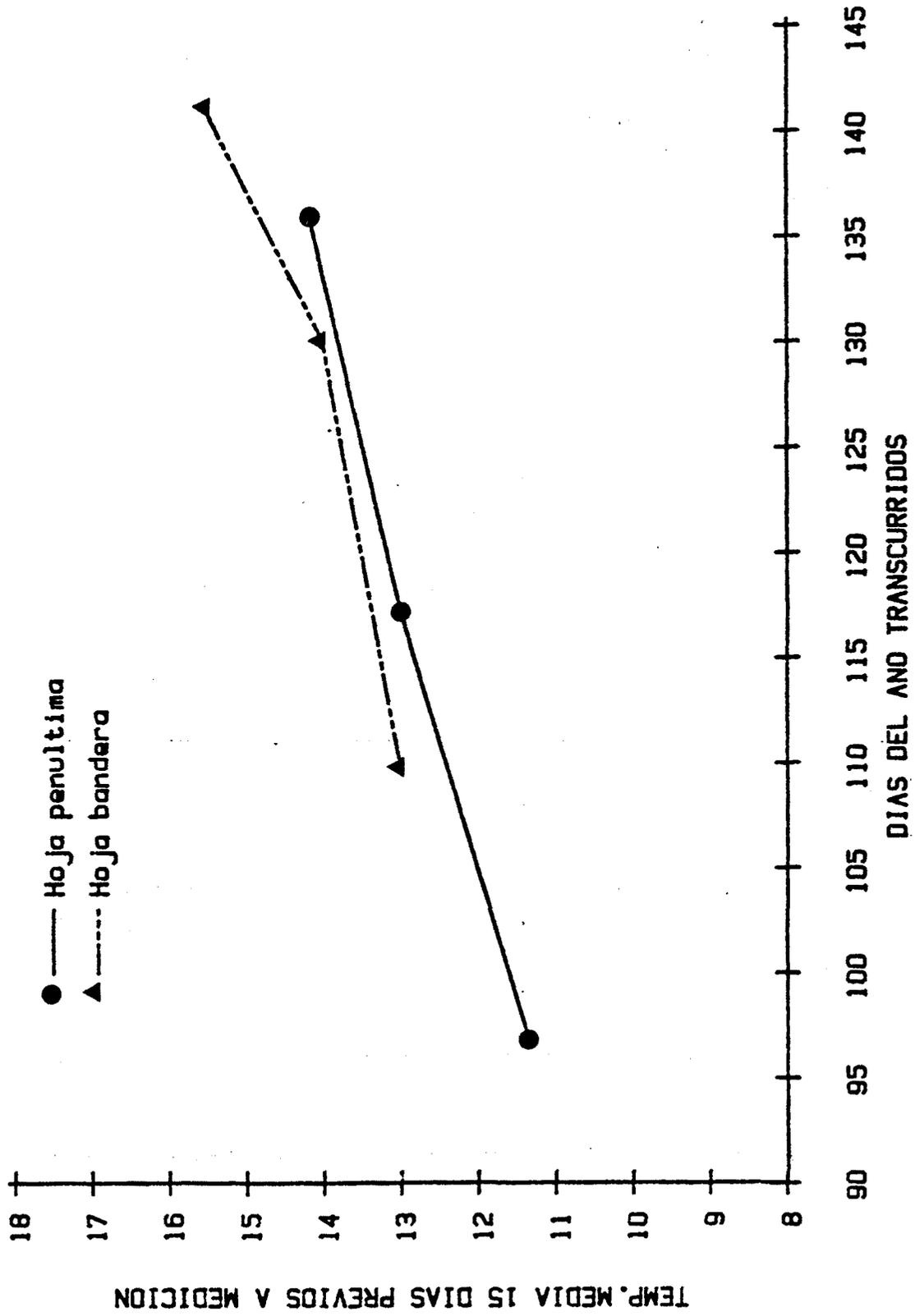


FIG. 2-30

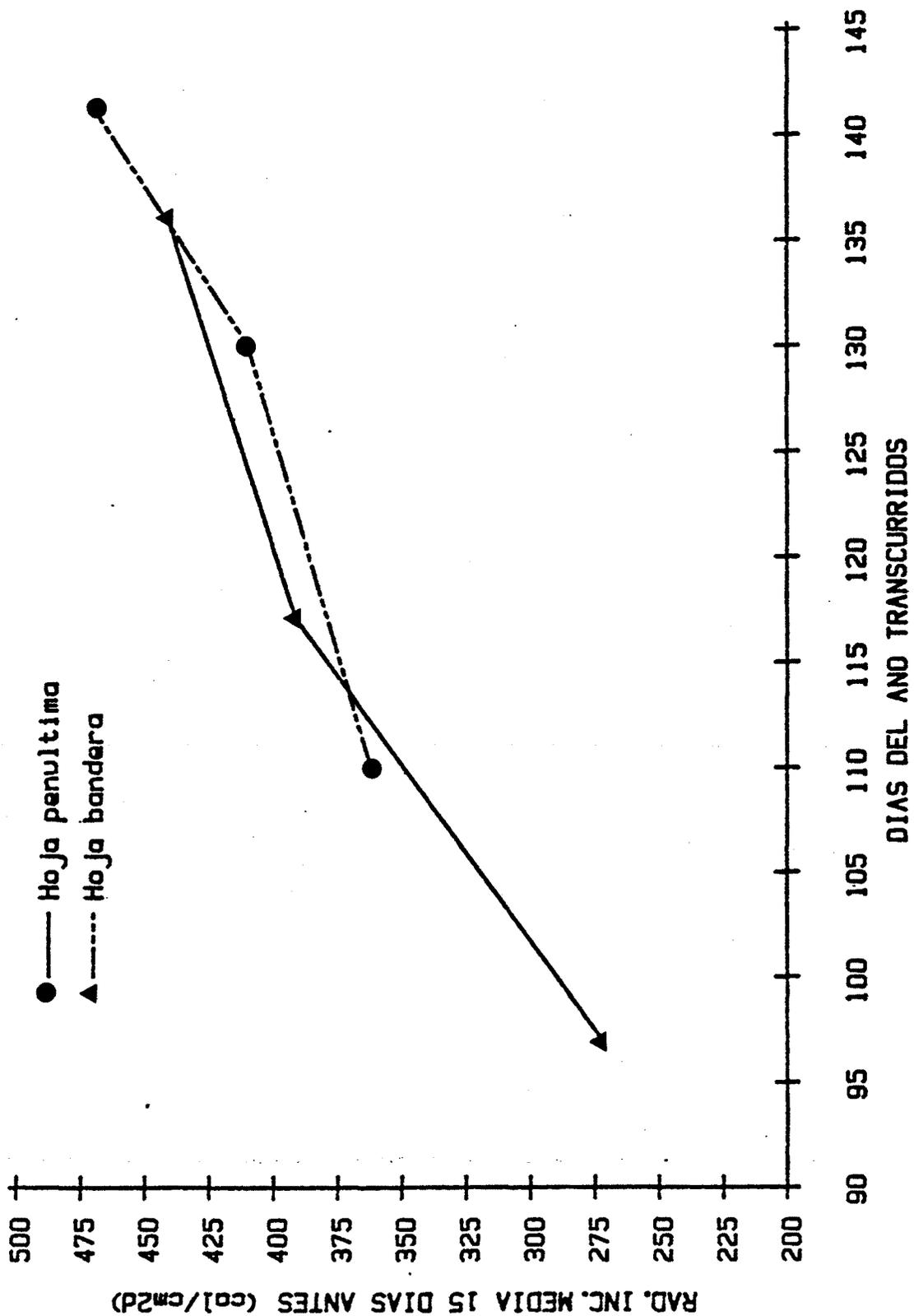


FIG. 2-31

3.3.- EVOLUCION DE LAS TASAS DE FOTOSINTESIS NETA A SATURACION DE LUZ, Y OTROS PARAMETROS RELACIONADOS, EN HOJAS DE BANDERA PERTENECIENTES A UNA SIEMBRA DE PRIMAVERA DE Triticum aestivum L. C.V. Kolibri.

Durante los meses de mayo y junio de 1982 se han estudiado en hojas de bandera de Triticum aestivum L. c.v. Kolibri la evolución en las tasas de fotosíntesis neta a saturación de luz, así como de los restantes parámetros fisiológicos, morfológicos y anatómicos especificados en el apartado general.

Las mediciones, en número de 16, (a intervalos de 2-3 días y 6 hojas aproximadamente por medición), abarcaron desde la total expansión de la lámina (21-5-82), hasta el final de su senescencia (26-6-82), relacionándose éstas, en cada momento, con los últimos estadios del período reproductivo de la planta, así como con el llenado del grano:

21-5-82....total expansion lámina....	108 días de la siembra
25-5-82....emergencia espiga.....	112 días de la siembra
30-5-82....antesis(estam.amarillos)..	117 días de la siembra
05-6-82....inicio llenado grano.....	123 días de la siembra
21-6-82....final llenado grano.....	139 días de la siembra
26-6-82....muerte de la hoja.....	144 días de la siembra

Paralelamente, se midió (a intervalos de 3 días), el punto de compensación (21% O<sub>2</sub> y 22±1°C) sobre láminas escindidas de hojas de bandera pertenecientes a la misma siembra.

A partir del inicio del llenado del grano (5-6-82) se guardaron, secándose por estufa (100°C durante 24h.), la vaina de la hoja de bandera, el tallo envuelto por la misma, la estipe y la espiga correspondientes a las plantas sobre cuya lámina se realizaron las mediciones. Los parámetros medidos sobre la vaina, el tallo, la estipe y la espiga vienen detallados en el apartado general.

3.3.1.- EVOLUCION DE LAS TASAS DE FOTOSINTESIS NETA A SATURACION DE LUZ EN HOJAS DE BANDERA: ACCION DE LOS FACTORES LIMITANTES PRIMARIOS.

3.3.1.1.-EFECTO DE LOS FACTORES FISICOS (CONDUCTANCIA/RESISTENCIA ESTOMATICA PARA EL  $\text{CO}_2$ , TRANSPIRACION) QUE CONDICIONAN LA DIFUSION GASEOSA.

- En nuestras condiciones de cultivo: con un adecuado régimen de aporte hídrico, las tasas de transpiración y conductancia estomática no disminuyeron de forma acusada hasta casi el final de la senescencia (fig. 3-1).
- Las correlaciones entre las tasas de fotosíntesis de un lado y la transpiración y la resistencia estomática, (para el conjunto de láminas medidas) son estadísticamente inexistentes ( fotosíntesis-transpiración ) o poco consistentes ( fotosíntesis-resistencia estomática ) (fig. 3-2) si la comparamos con las relaciones establecidas entre la fotosíntesis y otros factores ( ver apartado 3.3.1.2. ).
- Así mismo, la concentración de  $\text{CO}_2$  en los espacios intercelulares permanece, a lo largo de casi toda la evolución, relativamente constante ( entre 260-275 ppm), aumentando ligeramente en el transcurso del tiempo, y de forma más brusca hacia el final de la senescencia (fig. 3-3). Esto nos indicaría que el descenso en la tasa de fotosíntesis neta, en el transcurso del tiempo, no vendría mediatizado ni por la magnitud, ni por las variaciones de la resistencia estomática al intercambio gaseoso. Incluso, ni al final de la senescencia el incremento en la resistencia estomática supone un factor limitante para la fotosíntesis. En este sentido, la correlación existente entre las tasas de fotosíntesis neta y los valores correspondientes de concentración de  $\text{CO}_2$  en los espacios intercelulares (para el conjunto de láminas medidas), significativa al 1 %, es ne

gativa (fig. 3-4), lo que apoya la consideración de que las concentraciones de  $\text{CO}_2$  en los espacios intercelulares, registradas a lo largo de la evolución de la lámina, no limitarían las tasas fotosintéticas a saturación de luz ( ver apartado 3.3.1.2. ).

-La evolución en los valores de conductancia estomática y transpiración del haz respecto al envés, desde la total expansión de la lámina hasta su senescencia, es para ambos parámetros bastante paralela; siendo las magnitudes registradas en el envés del orden del 50% y casi el 60%, respectivamente, de las medidas en el haz (fig. 3-5, 3-6).

-La radiación incidente, considerada como integral de la radiación incidente diaria, no parece que ejerza un efecto claro en la evolución de los valores de conductancia estomática y transpiración (fig. 3-7, 3-8).

- Respecto a la temperatura ambiente (media diaria) se observa un paralelismo en los picos y depresiones de la evolución de la temperatura ambiente y la transpiración y en menor grado de la conductancia estomática (fig. 3-7, 3-8); explicable éste último, posiblemente, por un cierto nivel de dependencia de la conductancia estomática (considerada en términos de variable independiente) respecto a la transpiración. Por otra parte, el paralelismo entre los máximos y mínimos de la temperatura ambiente (media diaria, y la transpiración, implicaría una respuesta de tipo inmediato (y no acumulativo) de la transpiración frente a la temperatura.

3.3.1.2.- EFECTO DE LOS FACTORES BIOQUIMICOS (INTEGRANTES DE LA CONDUCTANCIA/RESISTENCIA DEL MESOFILO A LA DIFUSION DEL CO<sub>2</sub>).

-Los valores de resistencia del mesófilo son de una magnitud 6 veces superior a los originados por la resistencia estomática, manteniéndose esta relación bastante constante a lo largo de casi toda la evolución de la lámina (fig.3-9).

-Lógicamente, existe una correlación muy estrecha. ( $p \neq 0.001$ ), expresada mediante una ecuación de tipo potencial negativo, entre las tasas de fotosíntesis neta y sus valores correspondientes de resistencia del mesófilo (para el conjunto de láminas medidas) (fig.3-10).

-Mediante una ecuación multilínea estimamos la influencia relativa de la resistencia estomática y del mesófilo sobre las tasas de fotosíntesis neta (para el conjunto de todas las láminas medidas). Considerando la resistencia del mesófilo como variable primera y la resistencia estomática como variable segunda obtenemos los siguientes resultados:

COEFFICIENTS

I	B(I)	VARIANCE	TVALUE
0	28.004		
1	-1.980	0.015	-16.393
2	-4.500	1.396	-3.809

INFLUENCIA DE LA REGRESION = 85.94 %  
 INFLUENCIA DEL ERROR = 14.06 %

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1 ) = 72.81 %  
 INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 2 ) = 12.20 %

COEFICIENTES DE DETERMINACION INCREMENTAL

INFLUENCIA DE LA VARIABLE ( 1 ) POR SI SOLA = 83.64 %  
 INFL. DE LA VAR. ( 2 ) TENIDA(S) EN CUENTA LA(S) ANT. = 2.29 %

-Las variaciones en los niveles de radiación incidente, (considerada como integral de radiación incidente diaria), no parece que ejerzan un efecto apreciable en la evolución de la capacidad fotosintética de las láminas (fig. 3-11).

### 3.3.1.2.1.- EVOLUCION DE LOS NIVELES DE NITROGENO DE LA LÁMINA Y SU RELACION CON LA ACTIVIDAD FOTOSINTETICA.

-La evolución en las tasas de fotosíntesis neta a saturación de luz, a lo largo de la senescencia de la lámina, lógicamente está estrechamente correlacionada ( $p \leq 0.001$ ) con sus correspondientes niveles de nitrógeno ( $\%$ ,  $\text{mgN}/\text{cm}^2$ ) para el conjunto de láminas medidas (fig. 3-12, 3-13).

-Una correlación aun superior se obtiene al relacionar el contenido en nitrógeno ( $\%$ ,  $\text{mgN}/\text{cm}^2$ ) del conjunto de láminas medidas, con sus correspondientes valores de resistencia del mesófilo (fig. 3-14, 3-15).

-Los valores máximos de fotosíntesis y contenido en nitrógeno ( $\%$ ,  $\text{mgN}/\text{cm}^2$ ) se obtienen durante la antesis (30-5-82), precedido por un suave y paulatino descenso de los mismos (fig. 3-16, 3-17).

-Hacia la mitad del período de llenado del grano (ver apartado 3.3.2.) se observa un corto y ligero incremento de ambos parámetros (fotosíntesis, niveles de nitrógeno, seguido por un brusco declive final (fig. 3-16, 3-17).

-A partir de la observación de la evolución en el  $\%$  de nitrógeno (sobre peso seco, de la lámina (fig. 3-16), y en especial de su mitad superior respecto a la inferior (fig. 3-18), se desprende que la madurez de la lámina no coincide con su máxima expansión, sino que es algo posterior; coincidiendo en nuestro caso con la antesis.

-Aunque inicialmente la mitad superior de la lámina esté más adelantada en su desarrollo (% de nitrógeno superior) que la inferior, toda la lámina alcanza los valores máximos de % de nitrógeno simultáneamente (fig. 3-18).

-La senescencia de la lámina, a partir del primer tercio de llenado del grano, (ver apartado 3.3.2.) es más patente en la mitad superior de la lámina (fig. 3-18, 3-19), aunque las diferencias absolutas en contenido de nitrógeno (% ,  $\text{mgN/cm}^2$ ), entre ambas mitades, permanezcan bastante constantes hasta justo antes de la senescencia final, en que el contenido en nitrógeno de ambas mitades converge hacia valores finales similares.

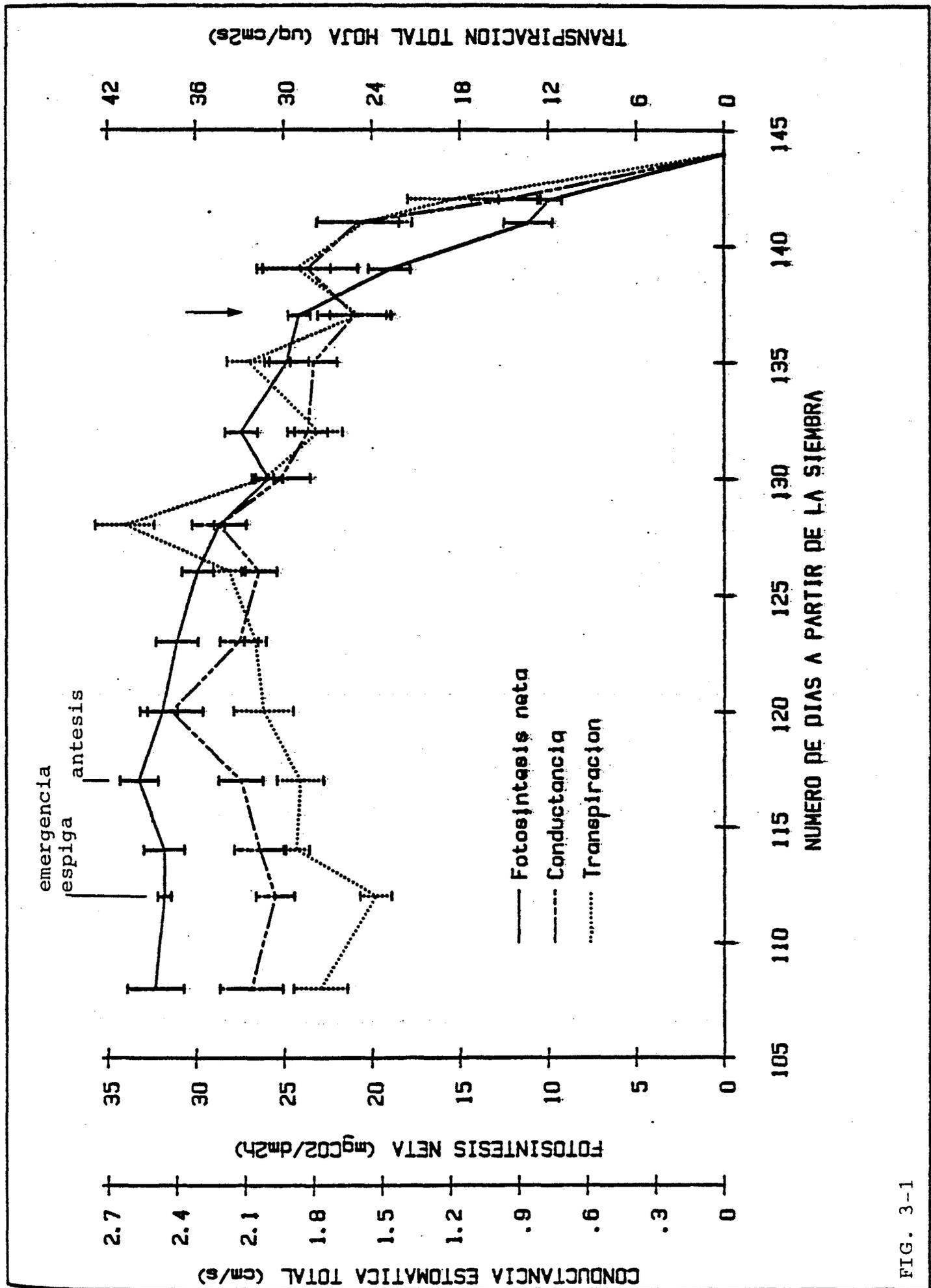


FIG. 3-1

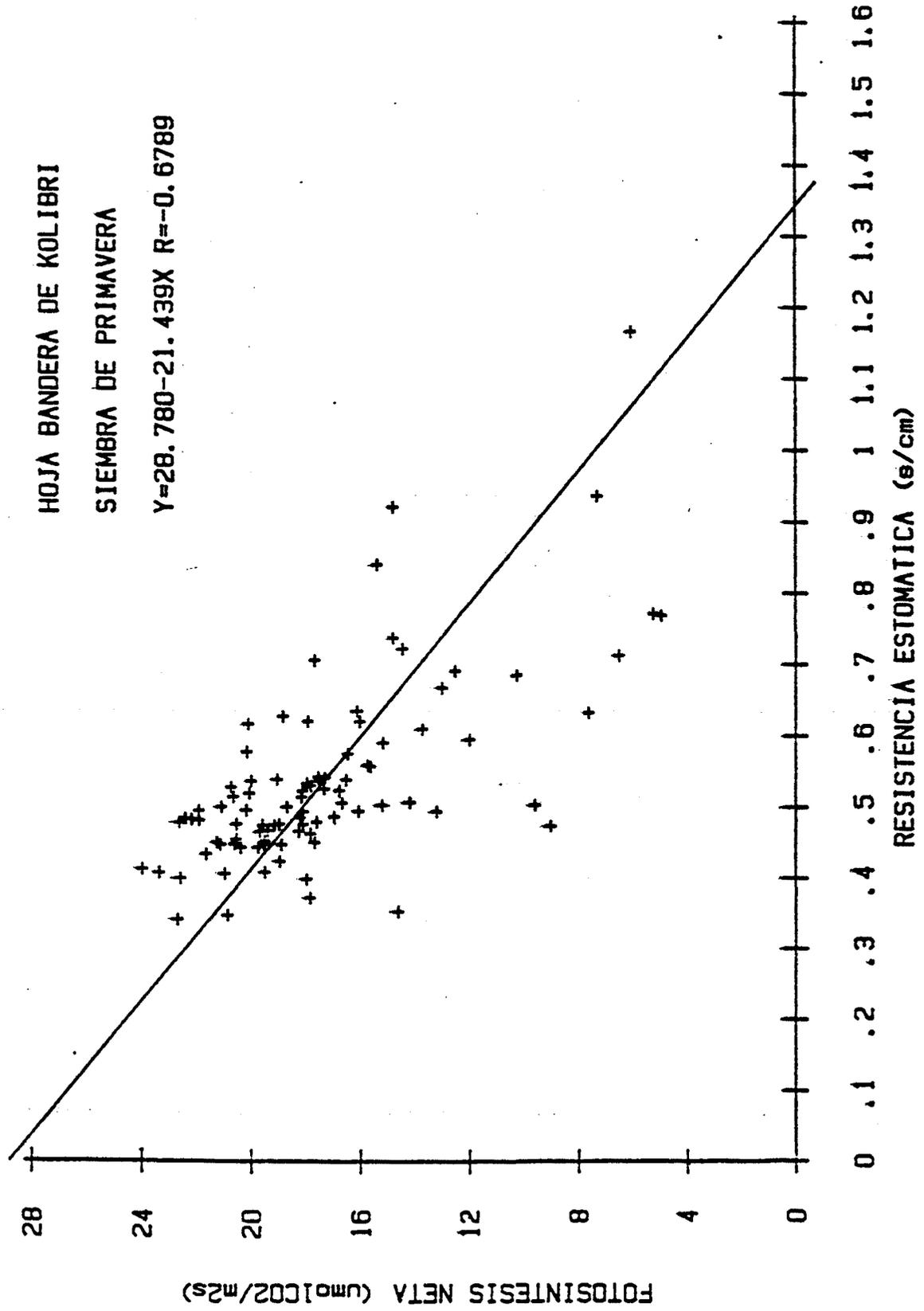


FIG. 3-2

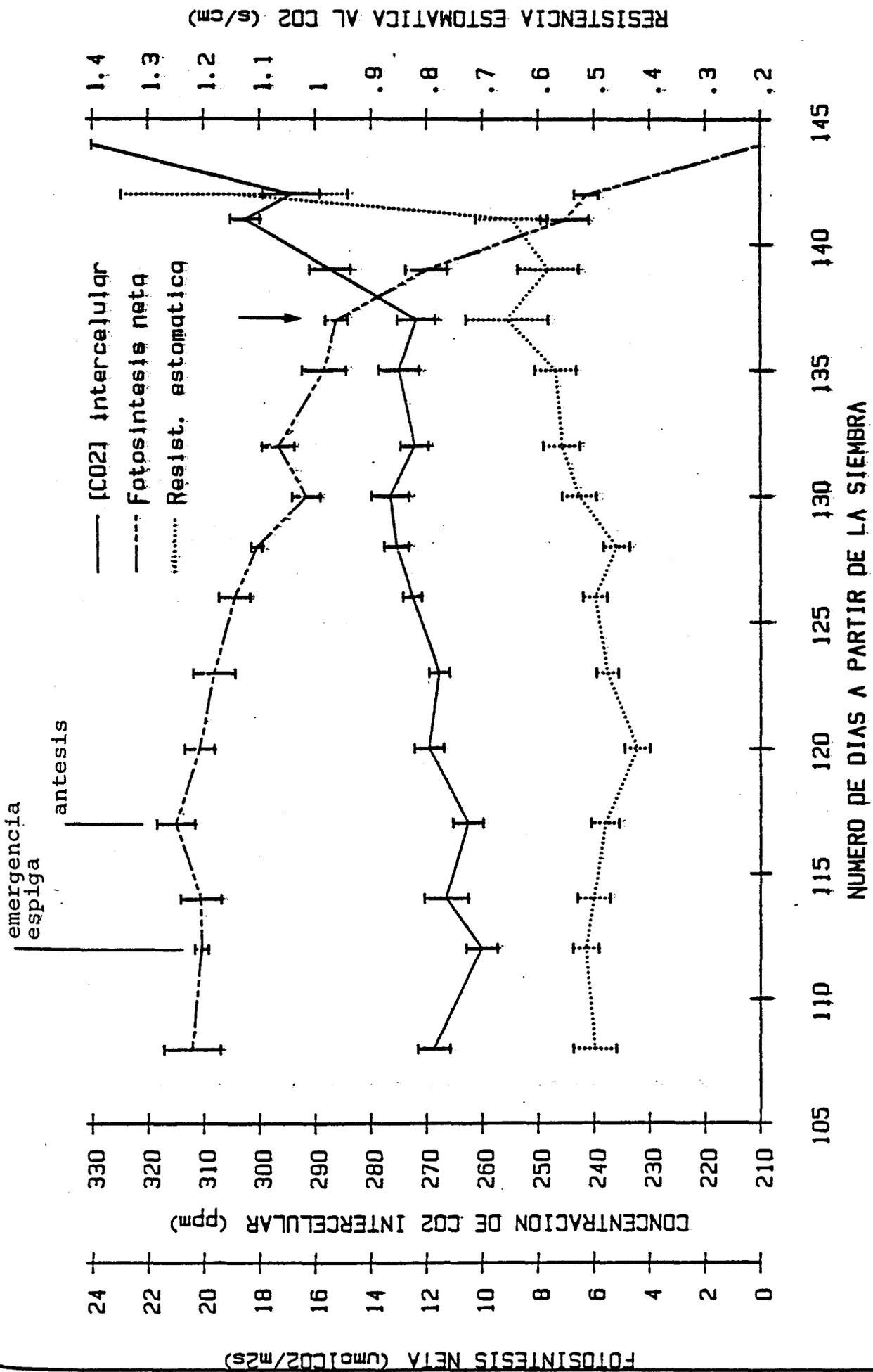


FIG. 3-3

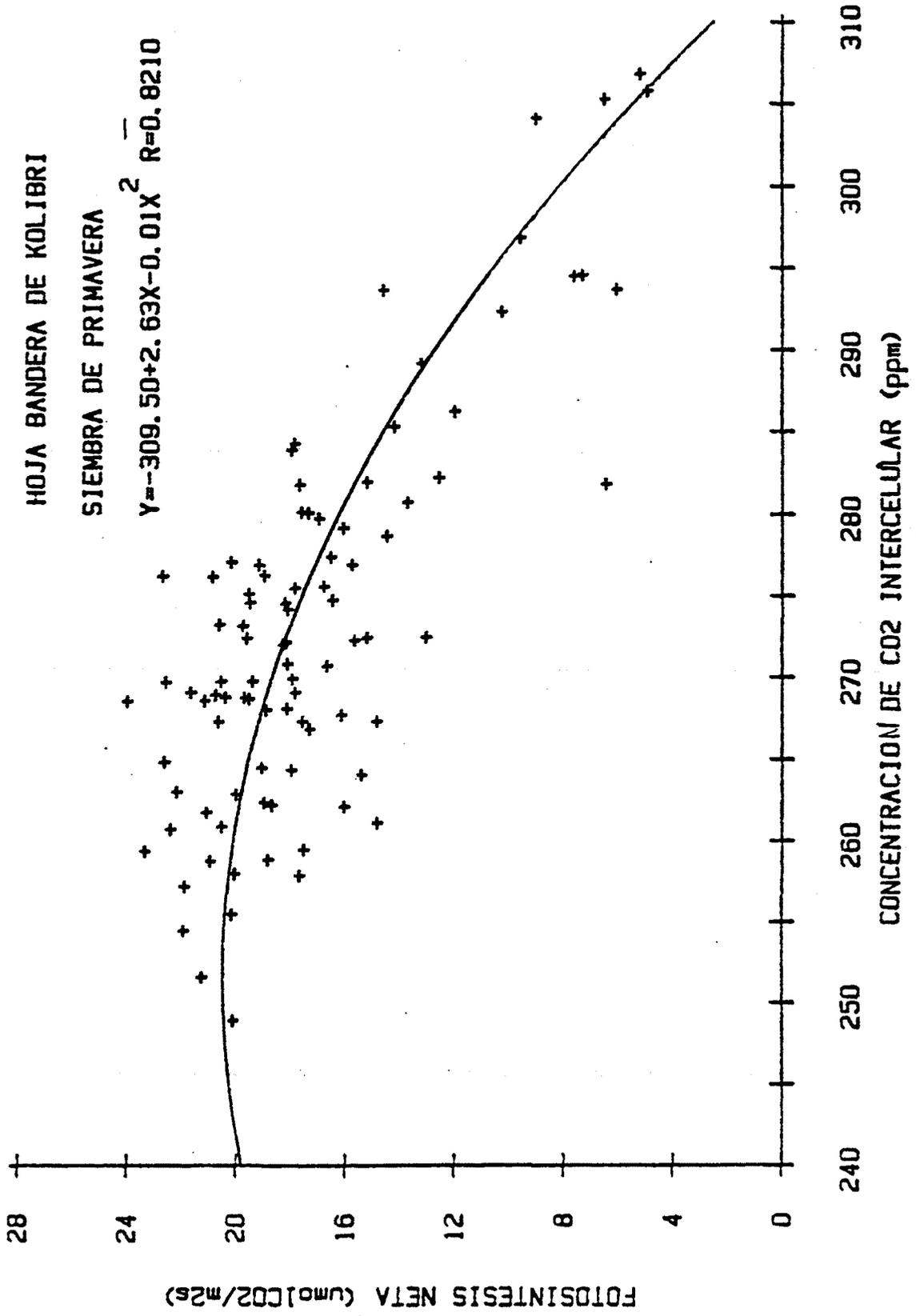


FIG. 3-4

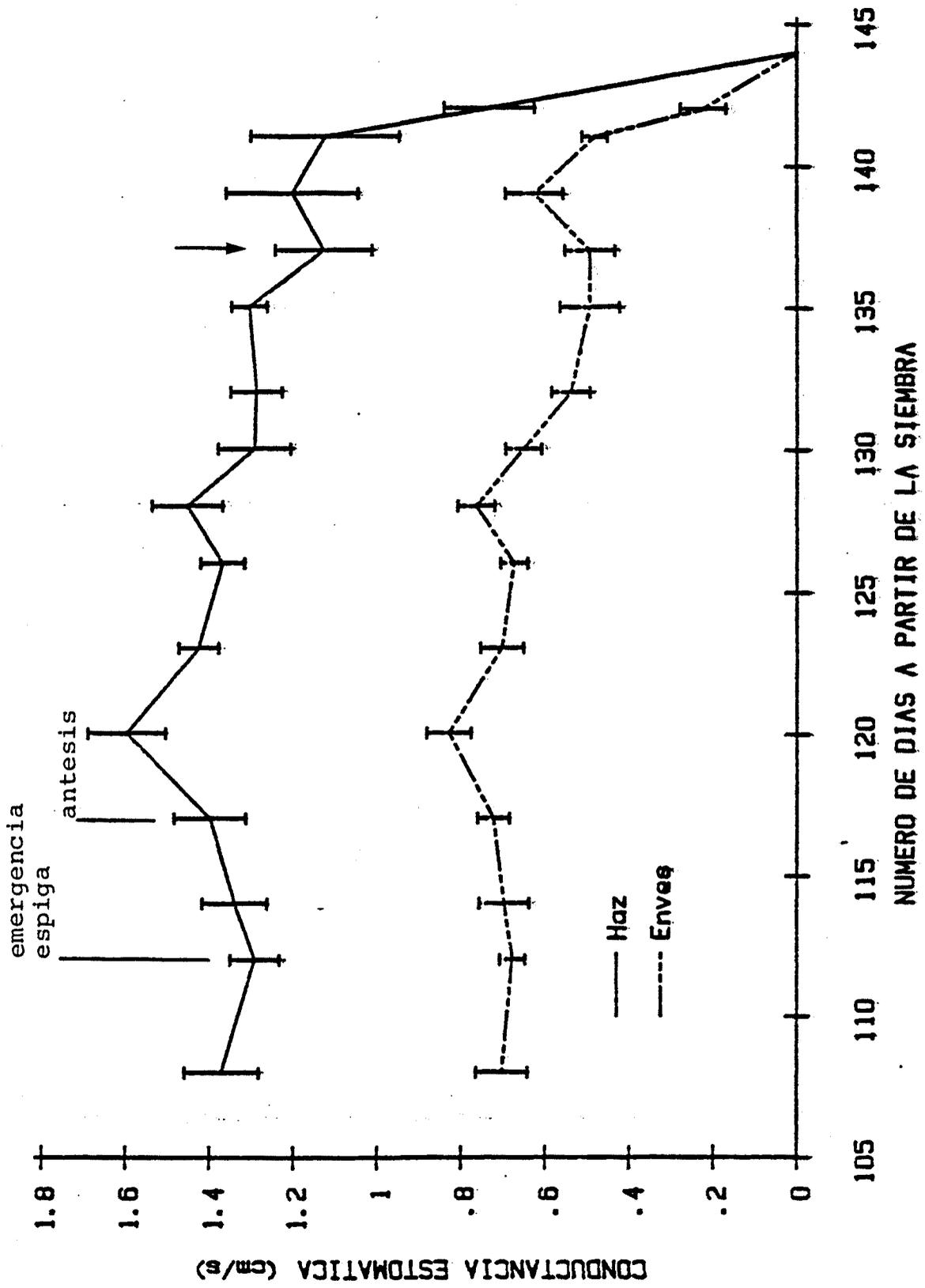


FIG. 3-5

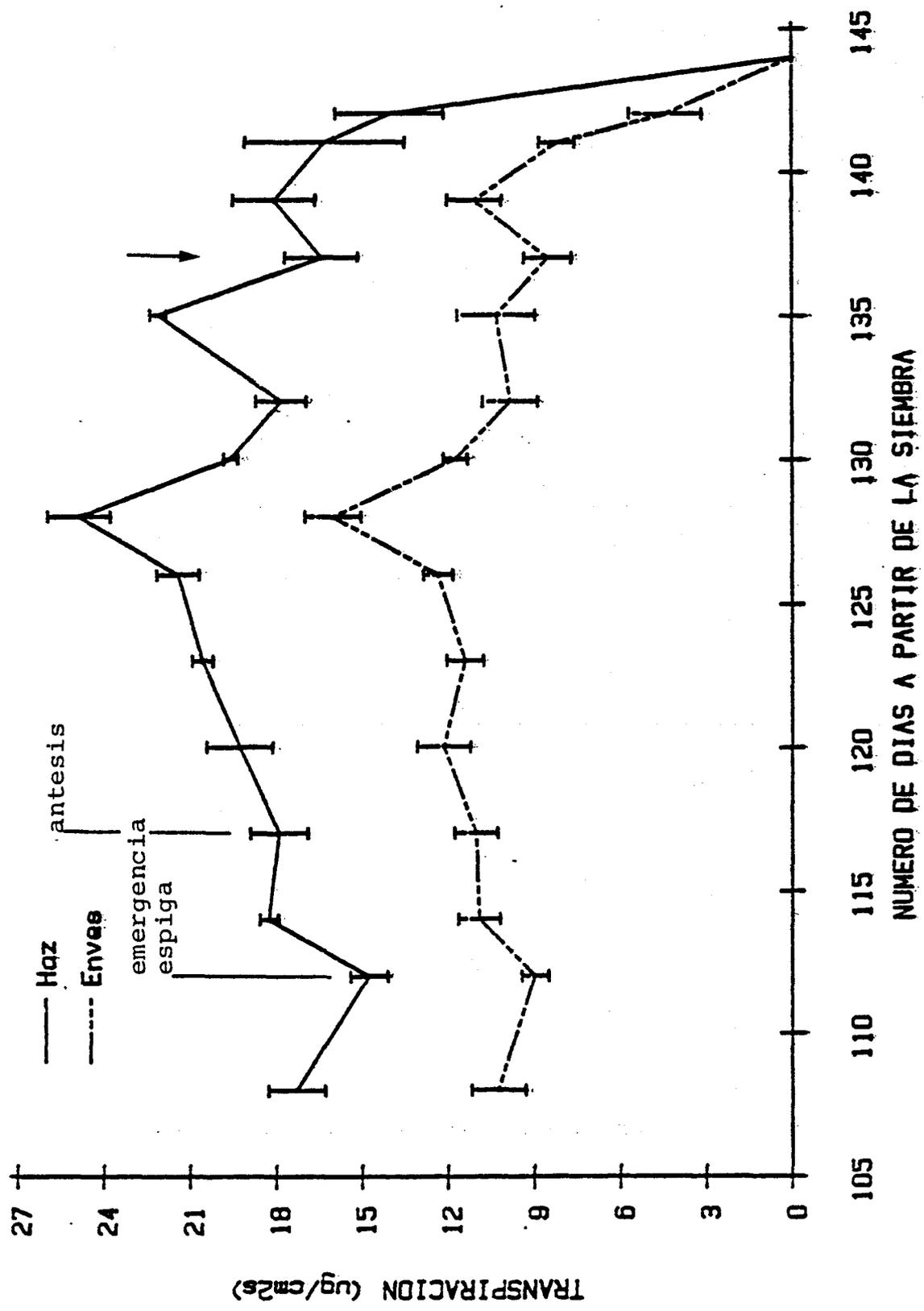


FIG. 3-6

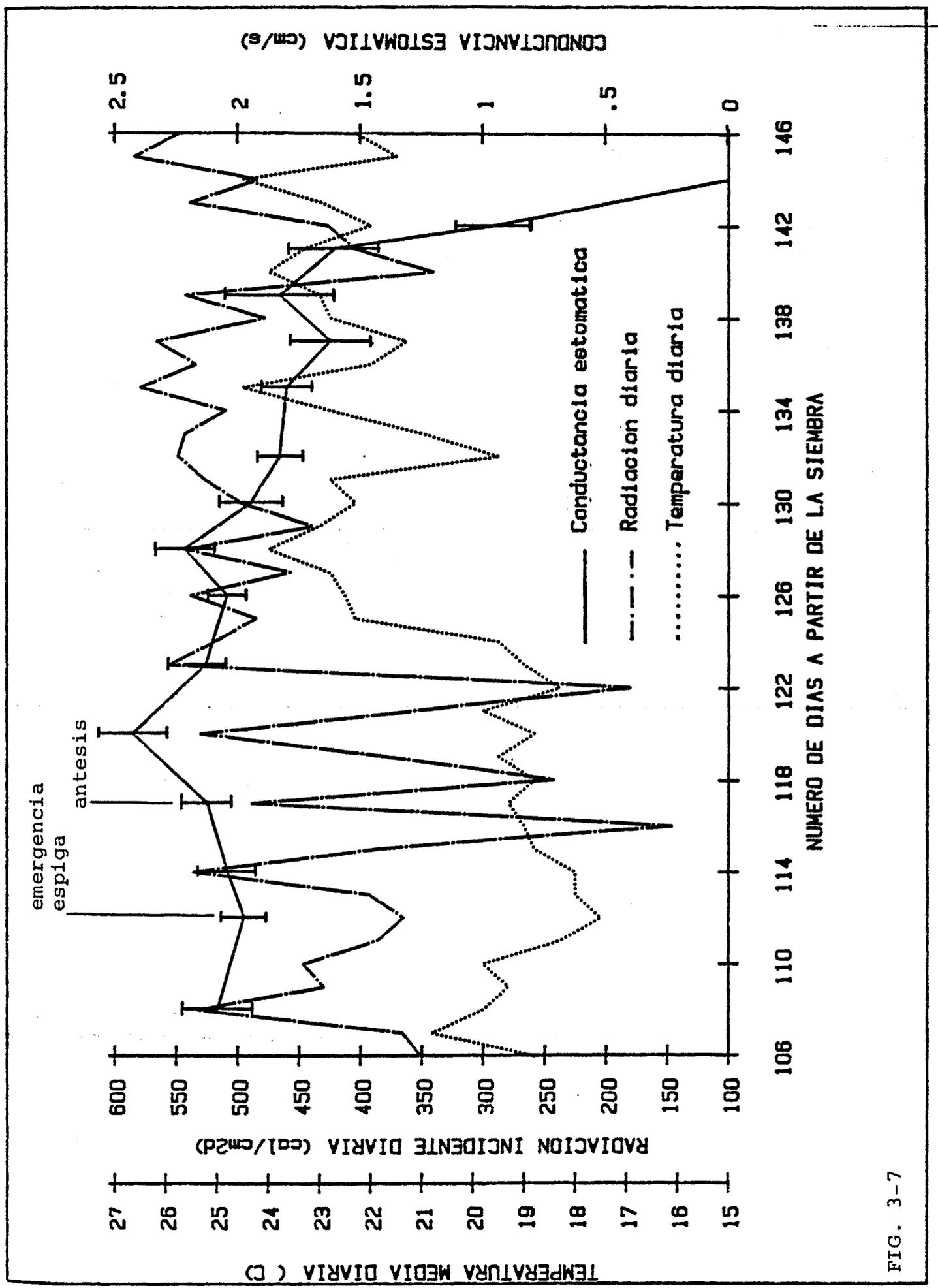


FIG. 3-7

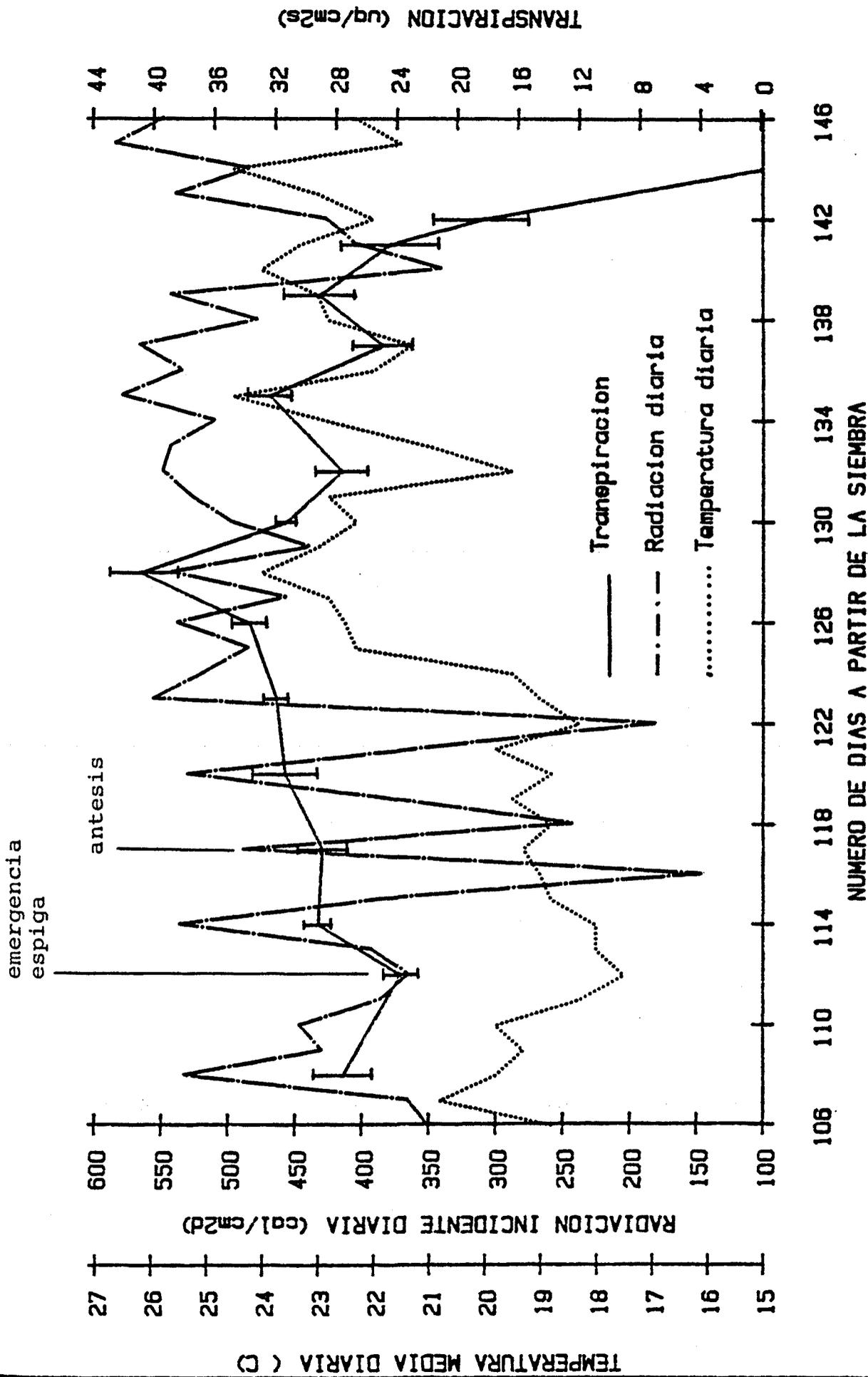


FIG. 3-8

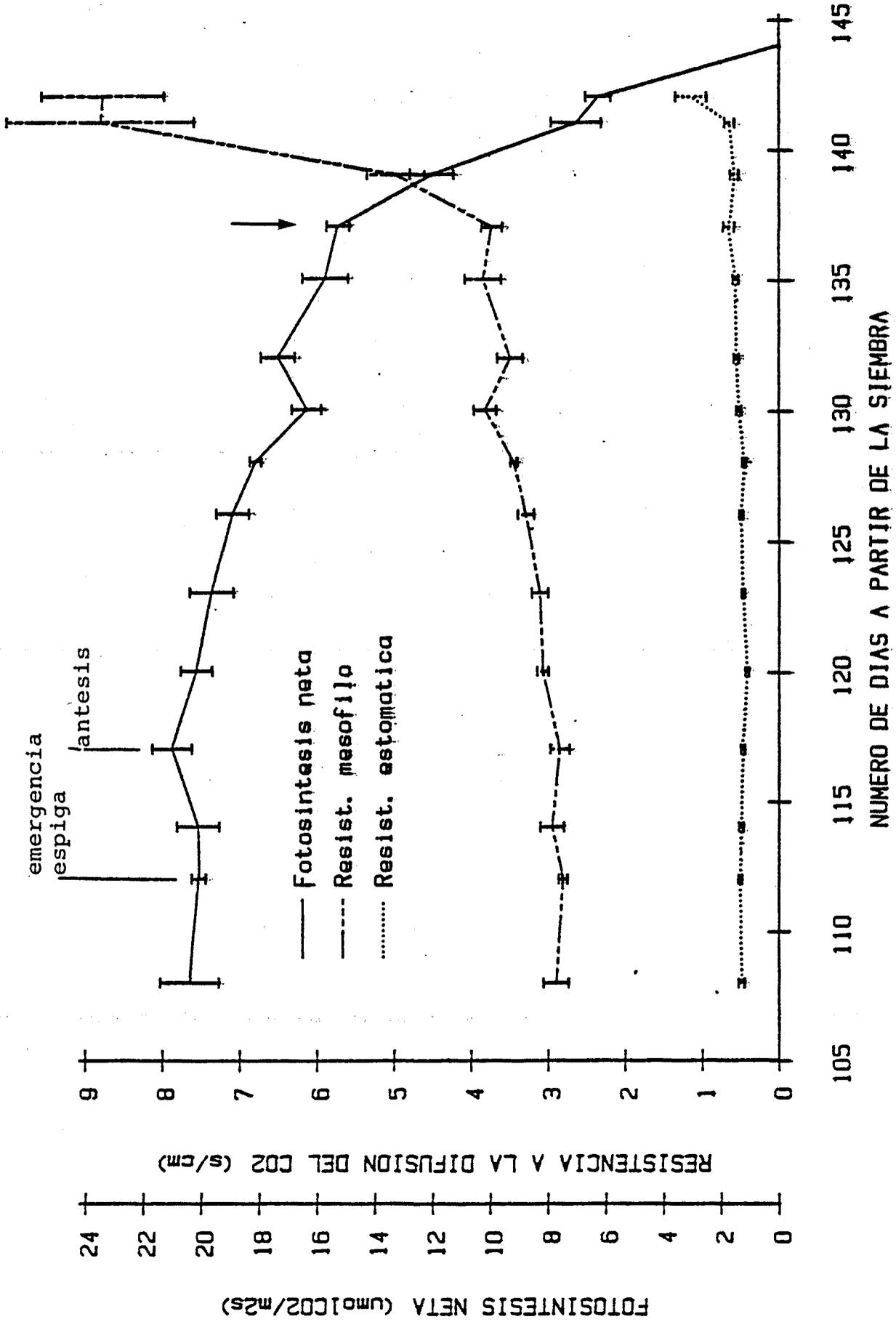


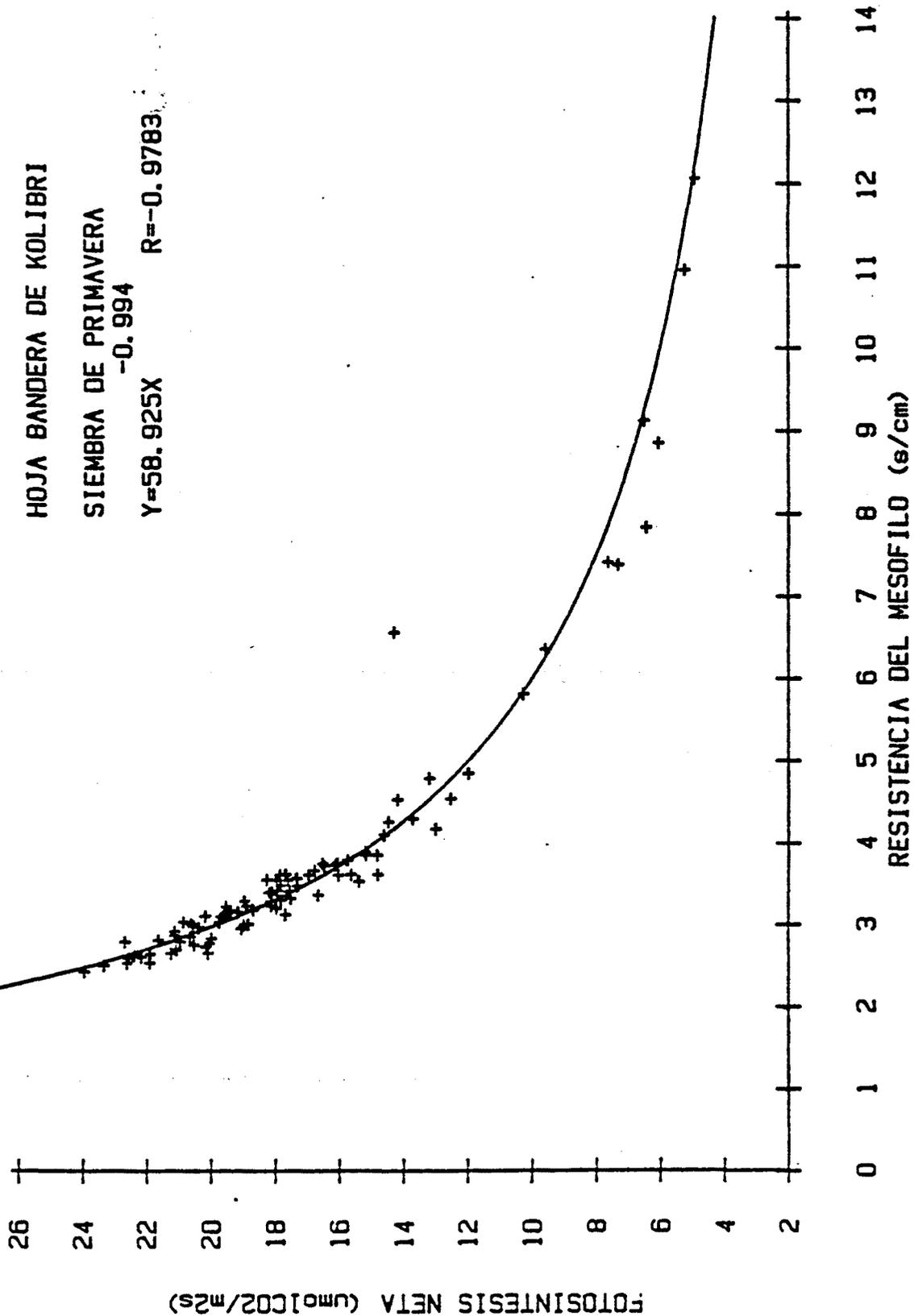
FIG. 3-9

HOJA BANDERA DE KOLIBRI

SIEMBRA DE PRIMAVERA

-0.994

Y=58.925X R=-0.9783



EG. 3-10

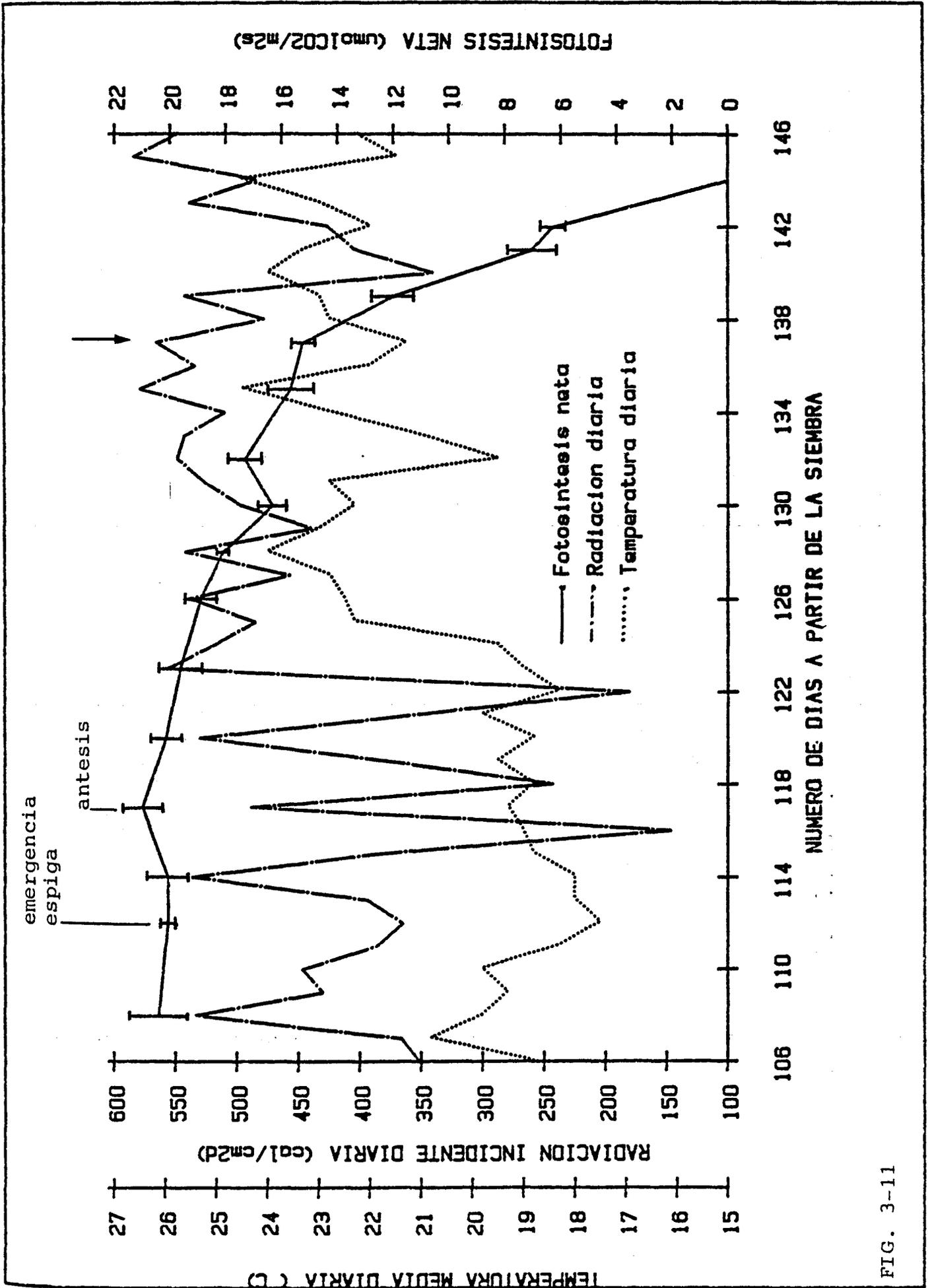


FIG. 3-11

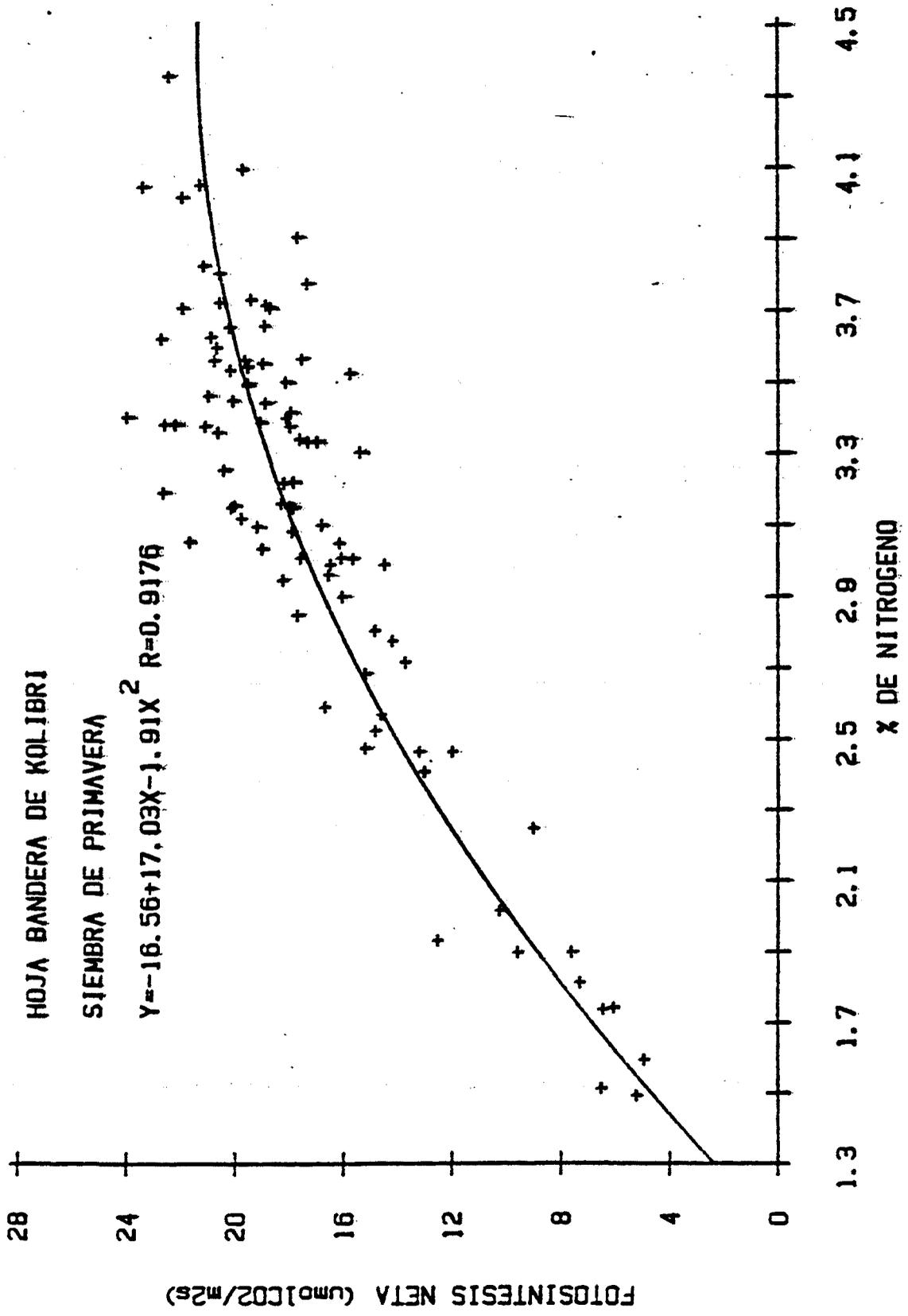


FIG. 3-12

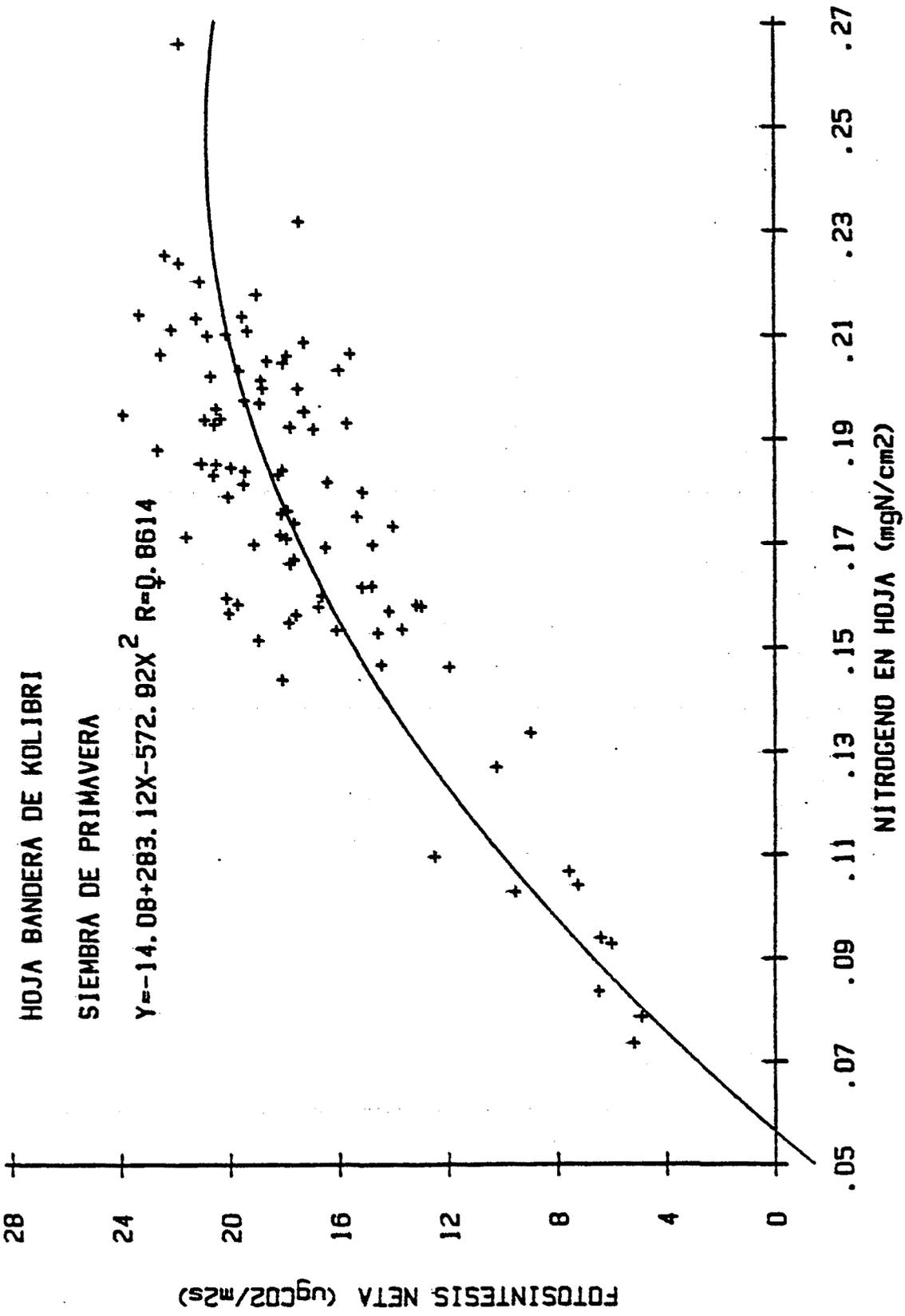
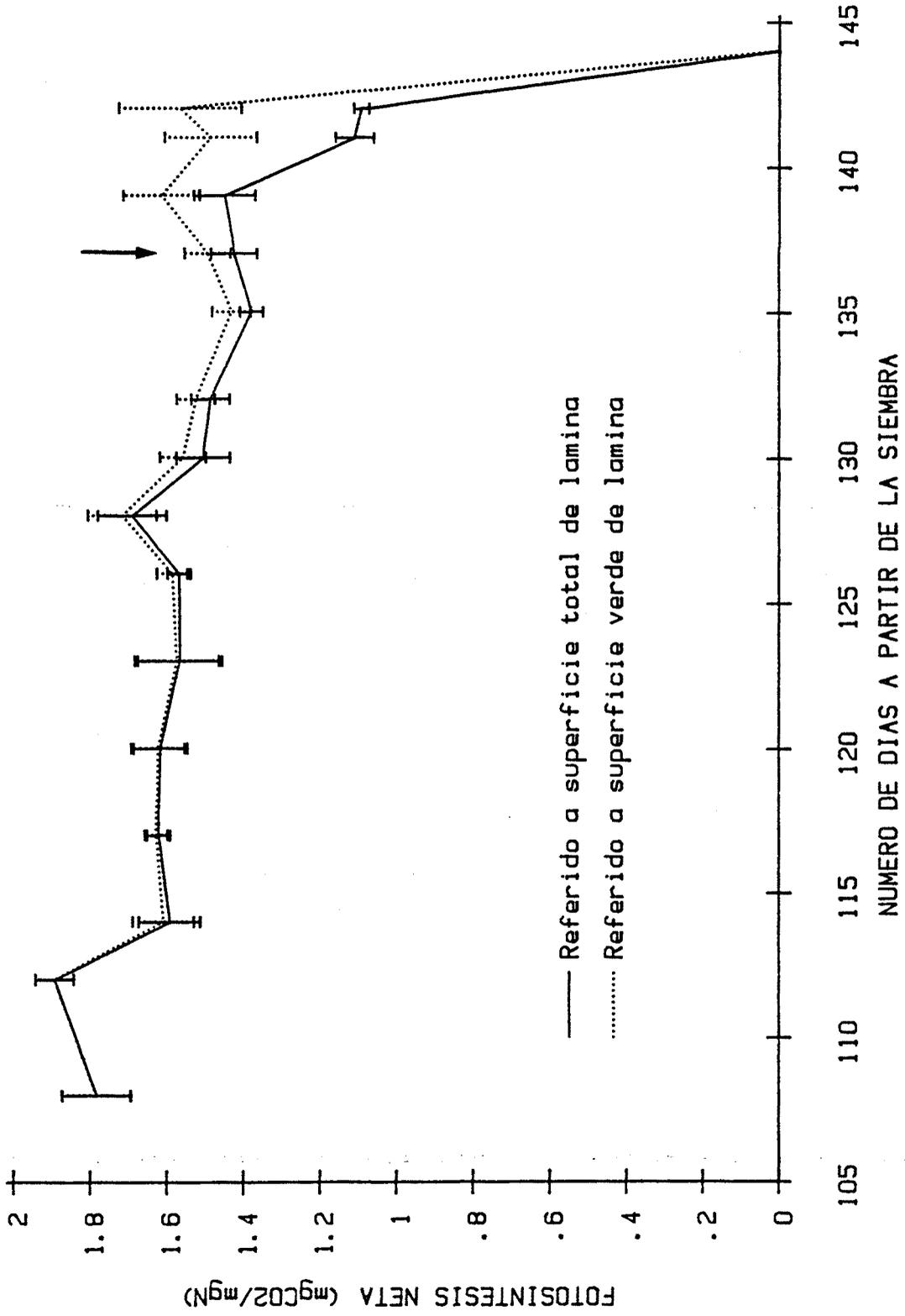


FIG. 3-13



3-13-



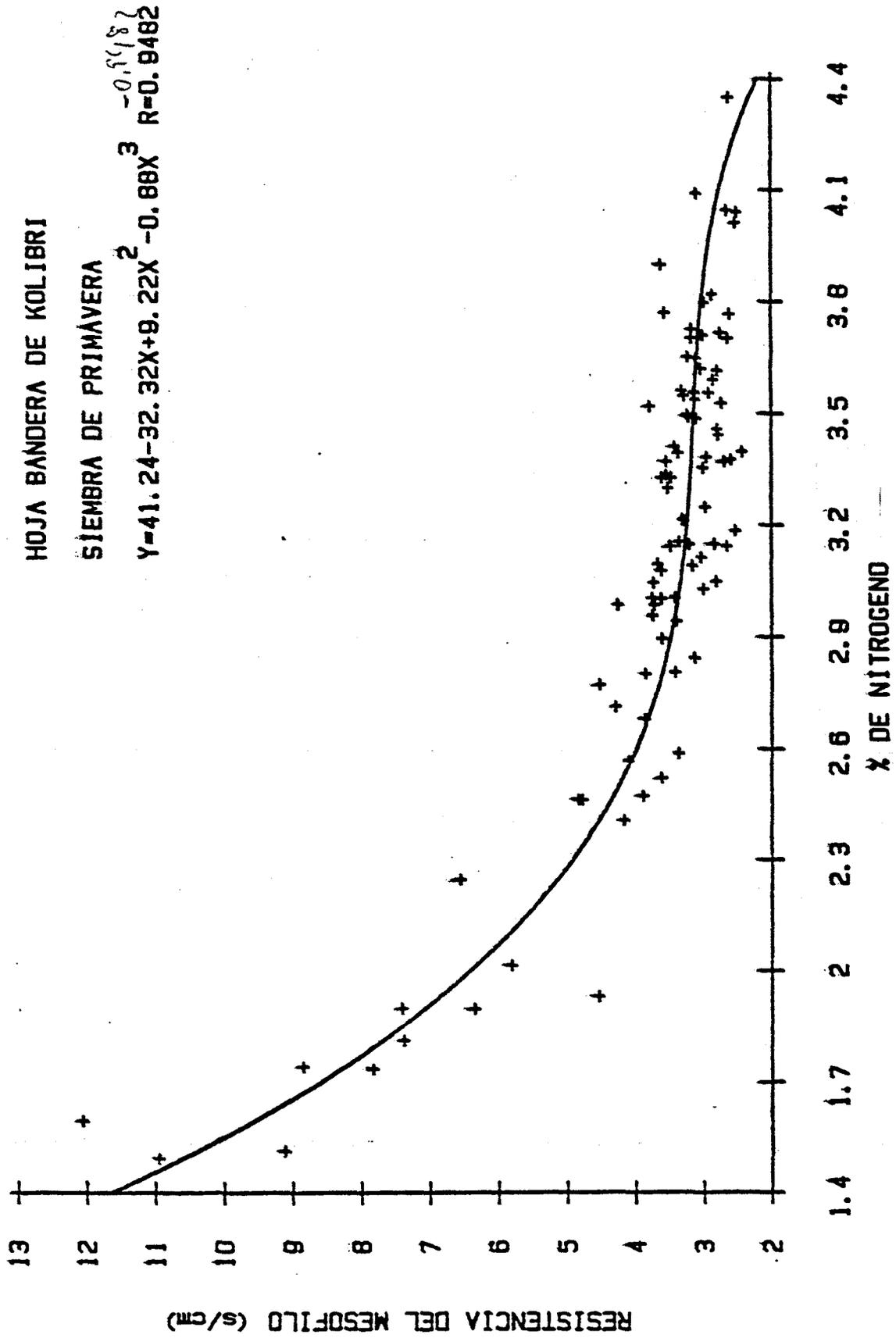


FIG. 3-14

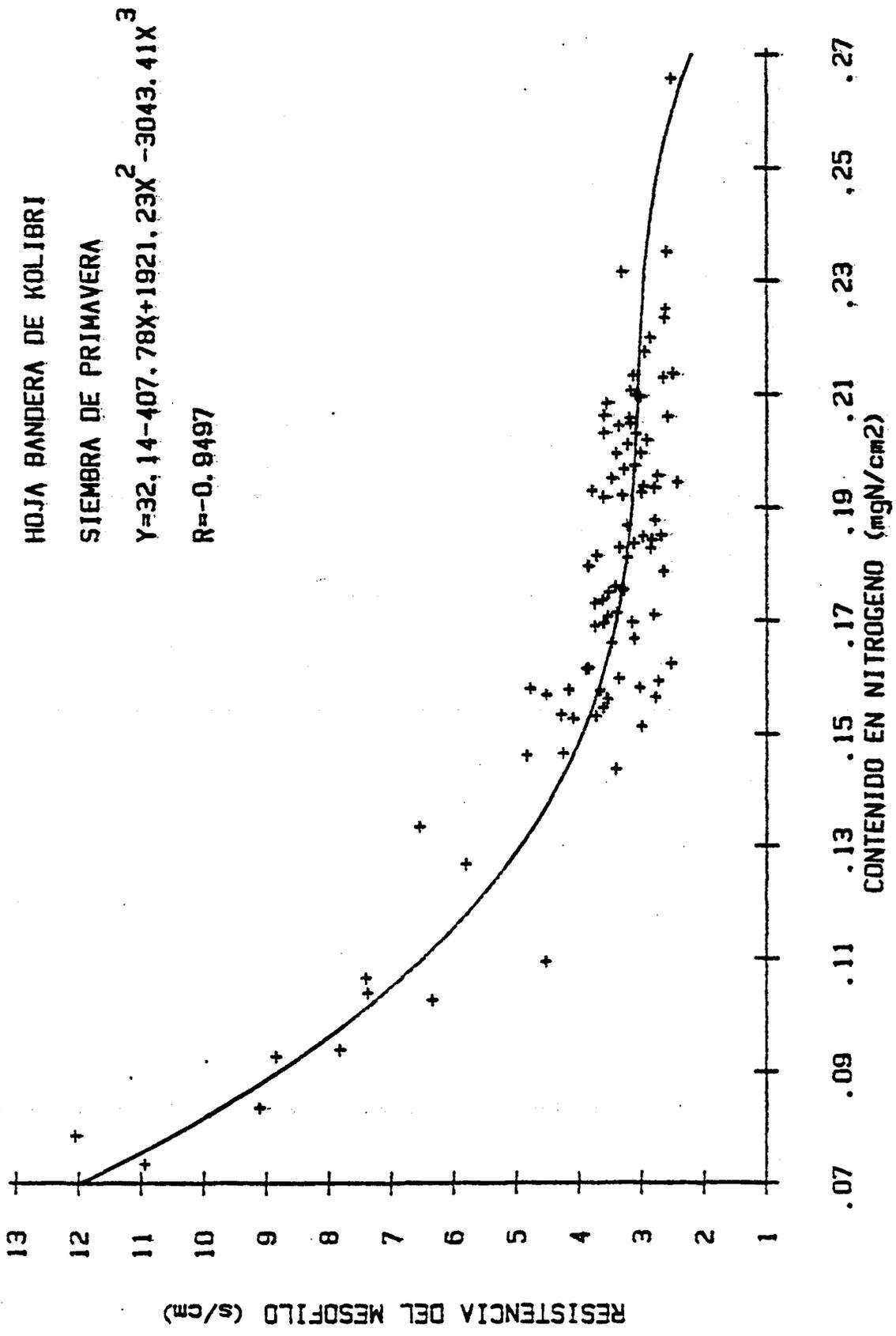


FIG. 3-15

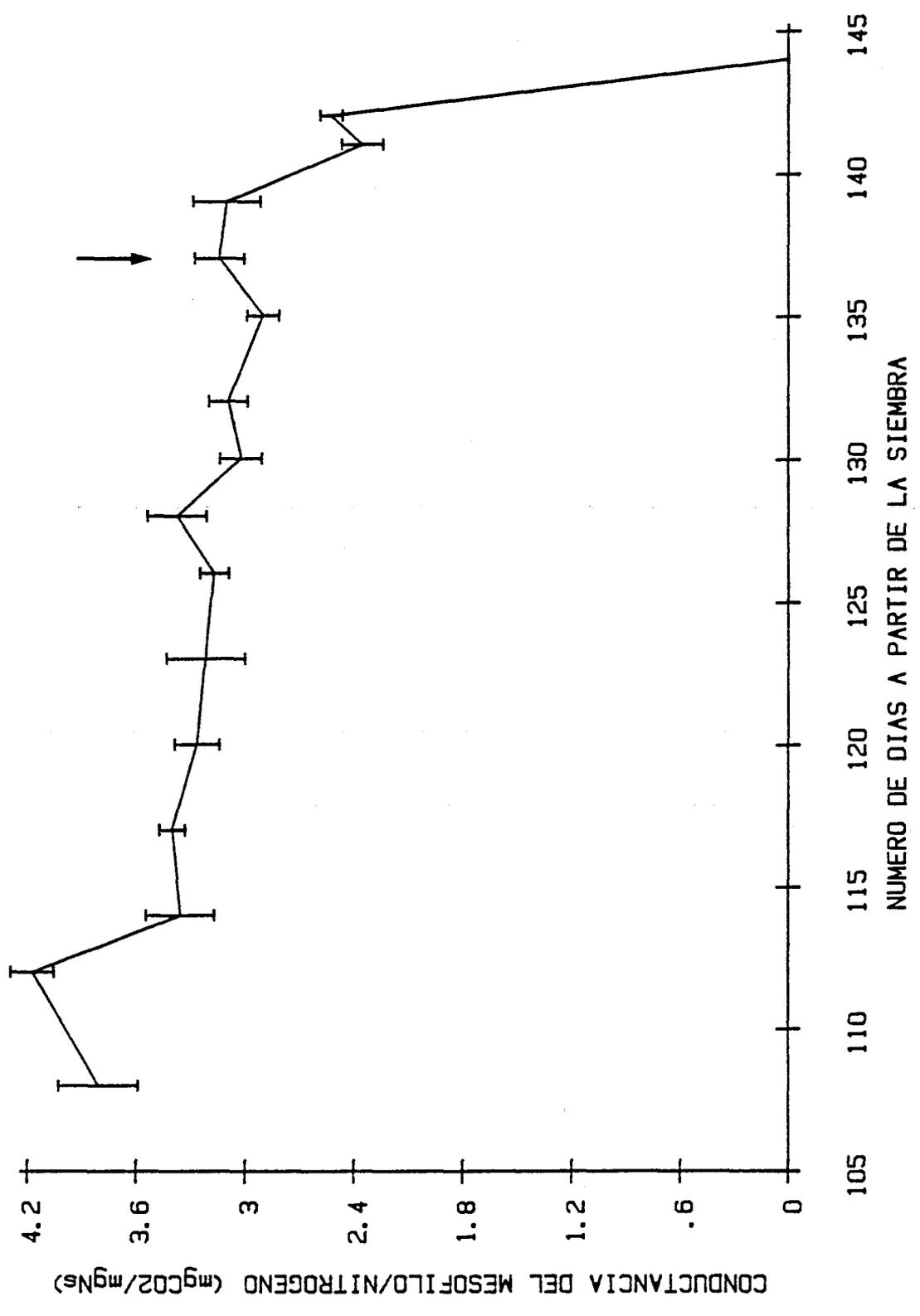


FIG. 3-15

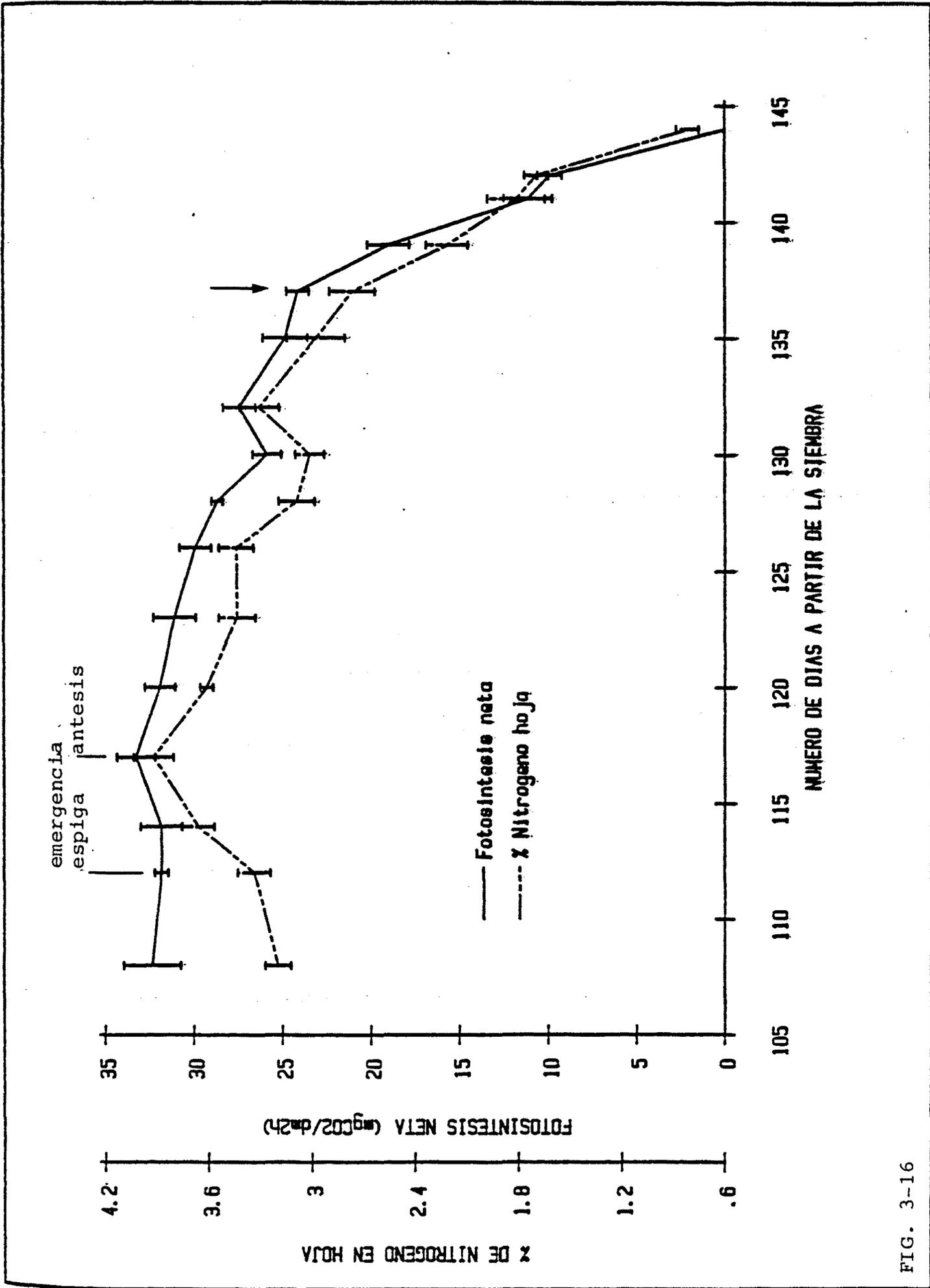


FIG. 3-16

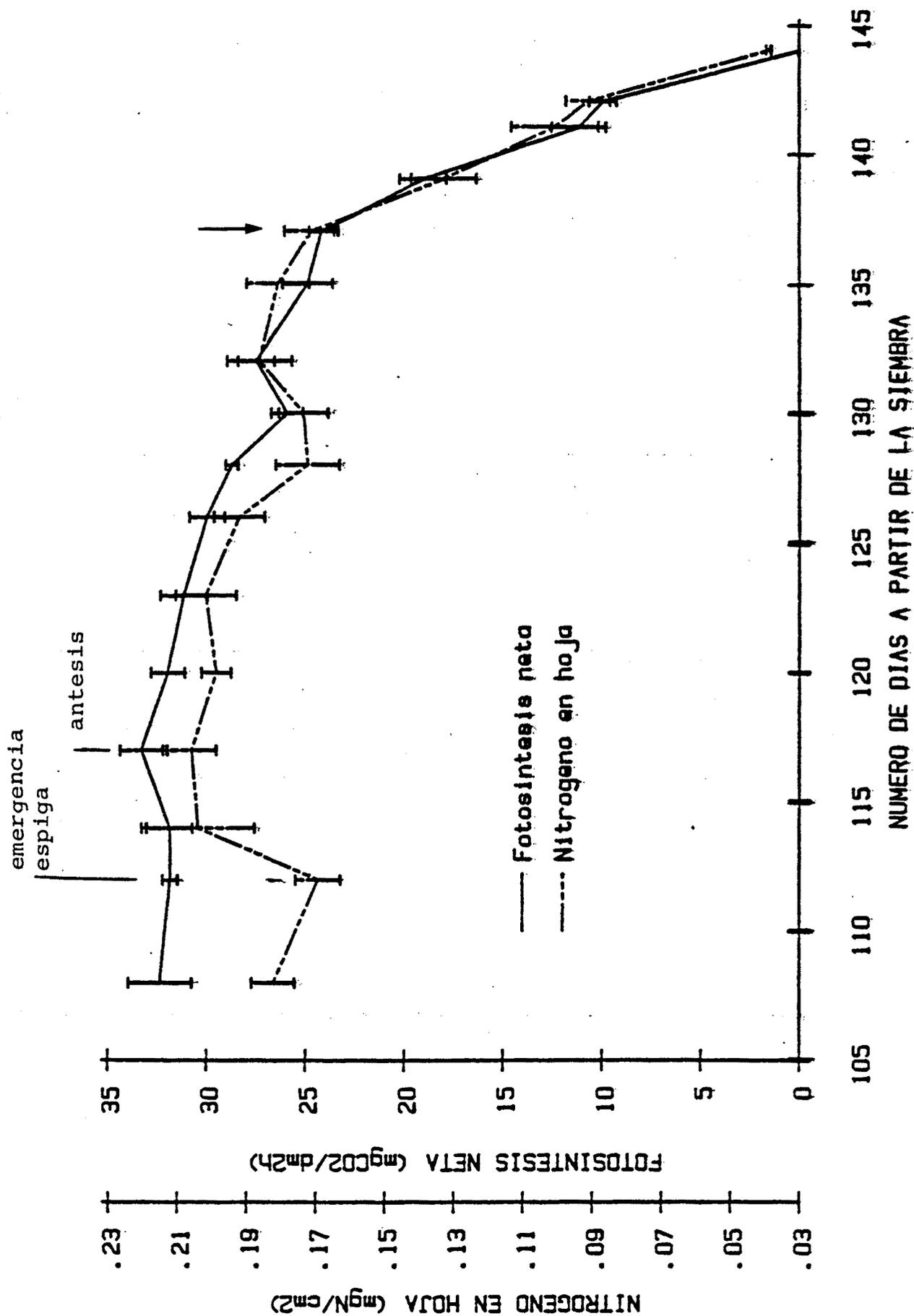


FIG. 3-17

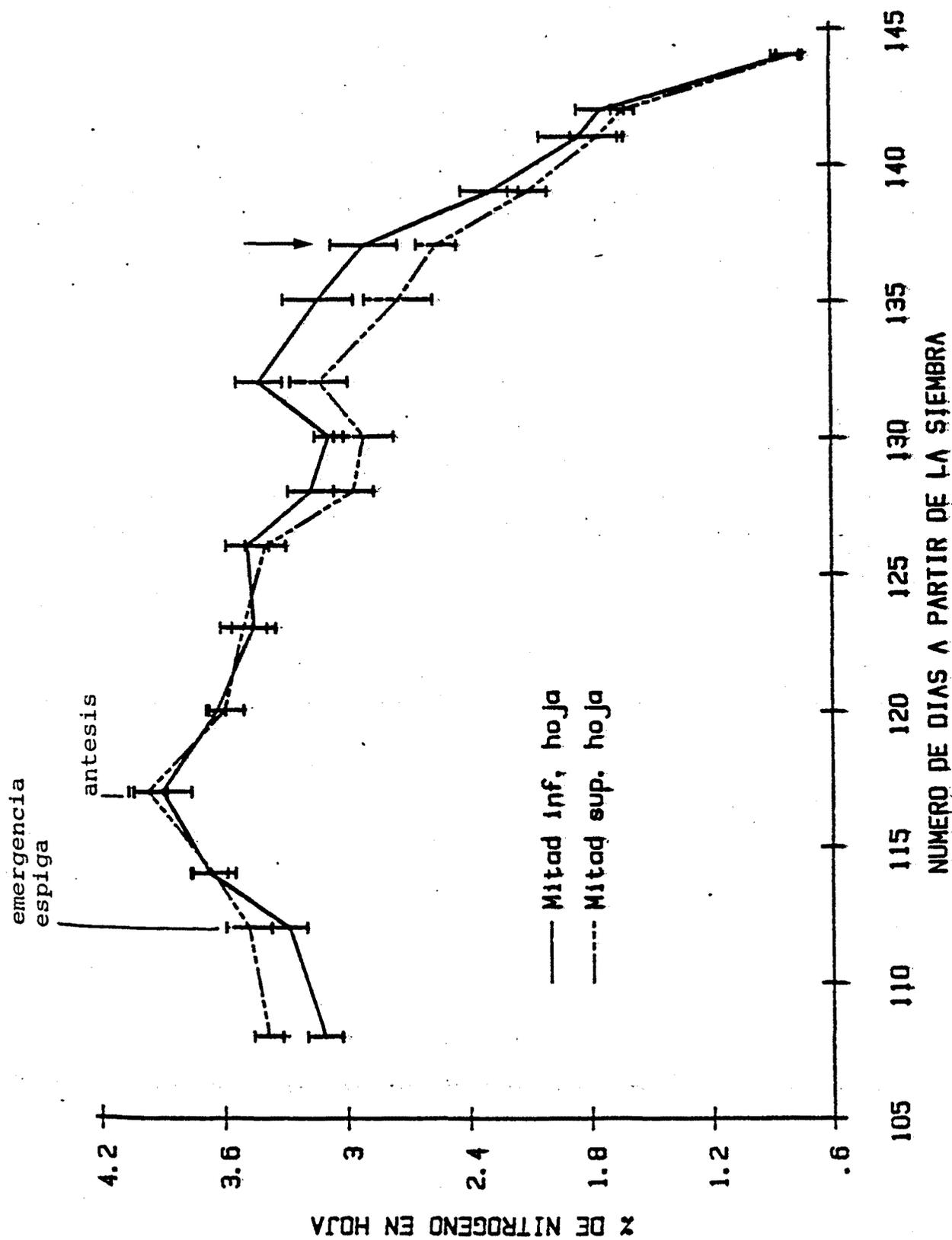


FIG. 3-18

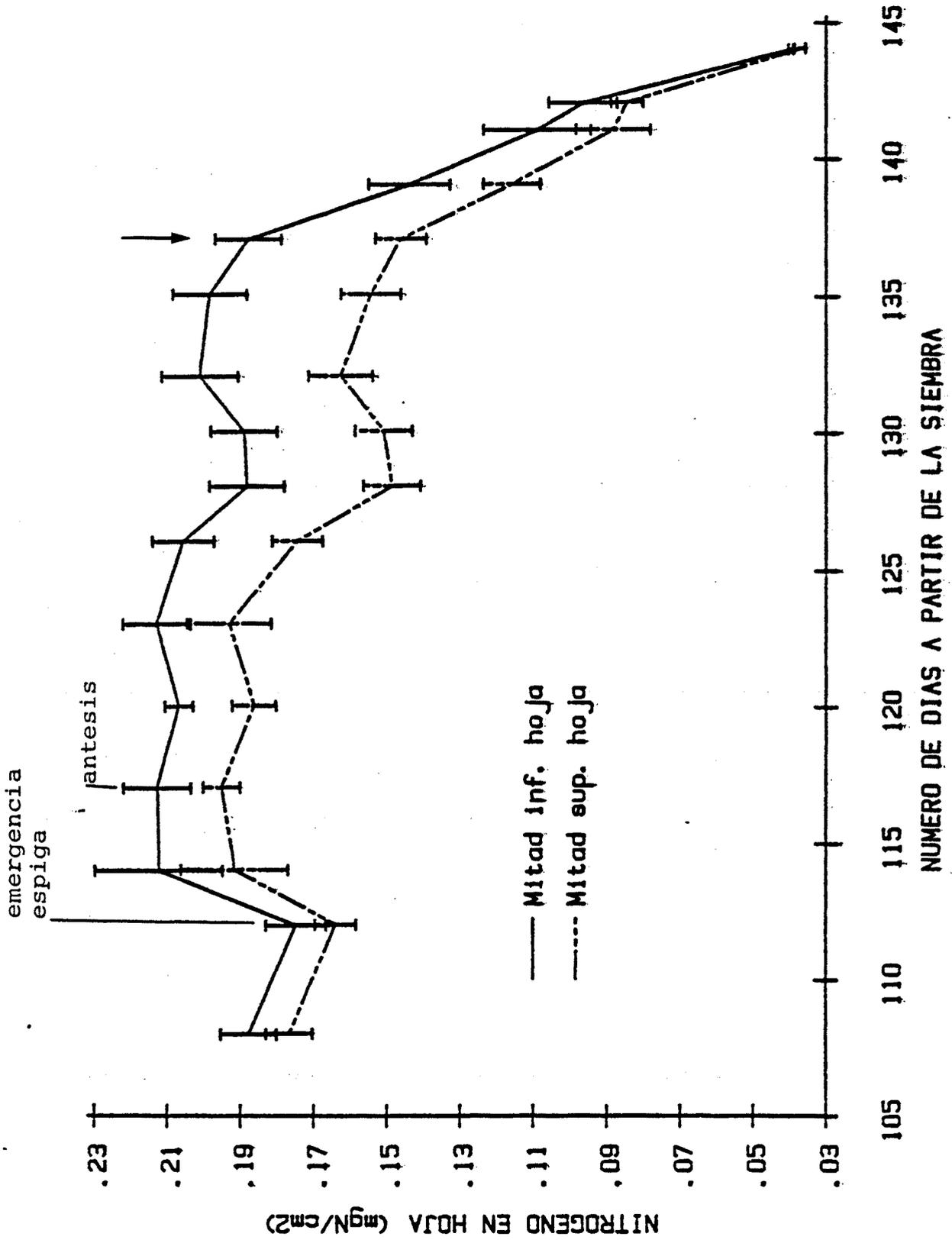


FIG. 3-19

3.3.2.- POSIBLES INTERACCIONES EN LA EVOLUCION DE LAS TASAS FOTOSINTETICAS, EL PESO ESPECIFICO (DE LAMINA, VAINA, TALLO Y ESTIPE) Y EL LLENADO DEL GRANO: SU RELACION CON LA SENESCENCIA DE LA LAMINA.

- Los valores de peso específico foliar y % de peso seco de la lámina parecen mostrar en líneas generales una evolución paralela hasta justo antes de la senescencia fina (141 días a partir de la siembra); lo que sugiere que las variaciones en peso específico foliar de la lámina estarían originadas, en parte, por un acúmulo de materiales de reserva (fig. 3-20). En este sentido, existe una correlación lineal, positiva y significativa ( $p \leq 0.01$ ) entre ambos parámetros considerando el conjunto de láminas medidas (fig. 3-21).
- Las variaciones en el peso específico de la lámina, a lo largo de su senescencia parecen en cierto grado ligadas a las oscilaciones diarias de la radiación incidente (considerada como radiación acumulada), en especial hasta la primera mitad del llenado del grano (fig. 3-22, 3-23).
- La evolución en los valores de peso específico de la lámina y de la vaina durante el llenado del grano son muy similares; aunque con variaciones mucho más acusadas en la vaina (fig. 3-24), coincidiendo, para ambas partes de la hoja, su peso específico máximo a los 137 días de la siembra (fig. 3-23, 3-24).
- Durante el período de llenado del grano la evolución en el peso seco de otros componentes de la espiga es mínima (fig. 3-25), lo que indicaría que el principal y casi exclusivo sumidero de la espiga, durante este período, estaría constituido por el grano en crecimiento.

- El momento de aparición de los pesos específicos máximos, tanto para la lámina como para la vaina, (137 días a partir de la siembra) coincide con una marcada inflexión en las tendencias de las tasas de fotosíntesis de la lámina (fig. 3-26) y de contenido en nitrógeno ( $\text{mgN}/\text{cm}^2$ ) de la lámina y la vaina (fig. 3-27): es decir, con el inicio de la rápida senescencia final de la hoja.
- Respecto a la evolución en el peso específico del tallo (segmento envuelto por la vaina) y de la estipe (fig. 3-28) se observa un desplazamiento en el tiempo de sus valores máximos: para el tallo se registra a los 135 días de la siembra, mientras que para la estipe, aunque de forma más ligera, tiene lugar el día 137; a partir del cual ambos parámetros experimentan un claro descenso, coincidente hasta el día 139 con el final del llenado del grano. Las evoluciones en ambos pesos específicos, del día 135 al 137, aunque opuestas, parecen muy similares en magnitud (lógicamente algo menor para el peso específico de la estipe), como si se tratara de un trasiego de asimilados hacia la espiga; y que por otra parte la exportación de asimilados por parte de la lámina y la vaina de la hoja de bandera decreciese en magnitud a partir del día 135, lo que explicaría el descenso en el peso específico del tallo a partir del citado día, así como el incremento en el peso específico de la lámina y la vaina hasta alcanzar sus valores máximos el día 137 (fig. 3-24). Por otra parte, el incremento casi nulo en el llenado del grano durante el intervalo del día 135 al 137 (su tendencia, ligeramente negativa, puede deberse a la variabilidad de la muestra), no justifica el descenso en el peso específico del tallo a partir del día 135. La explicación podría estar en las condiciones ambientales durante esas fechas: el máximo de temperatura media diaria (ambiente) se registró el día 135; las cuales

repercutirían negativamente en la exportación y trasiego de asimilados, exacerbando, por otra parte, los procesos respiratorios (fig. 3-22). En el mismo sentido, la evolución de las temperaturas máximas y mínimas diarias, así como de la humedad relativa (calculada a partir de las temperaturas seca y húmeda máximas), en especial los valores registrados el día 135, apoyarían dicha suposición (fig. 3-29).

-Por otra parte, en la evolución de los puntos de compensación ( 21% ) para la lámina de la hoja de bandera se observa un claro incremento de los mismos a partir del día 135, coincidiendo con los pesos específicos (de lámina y vaina) mayores de toda su evolución (fig. 3-30).

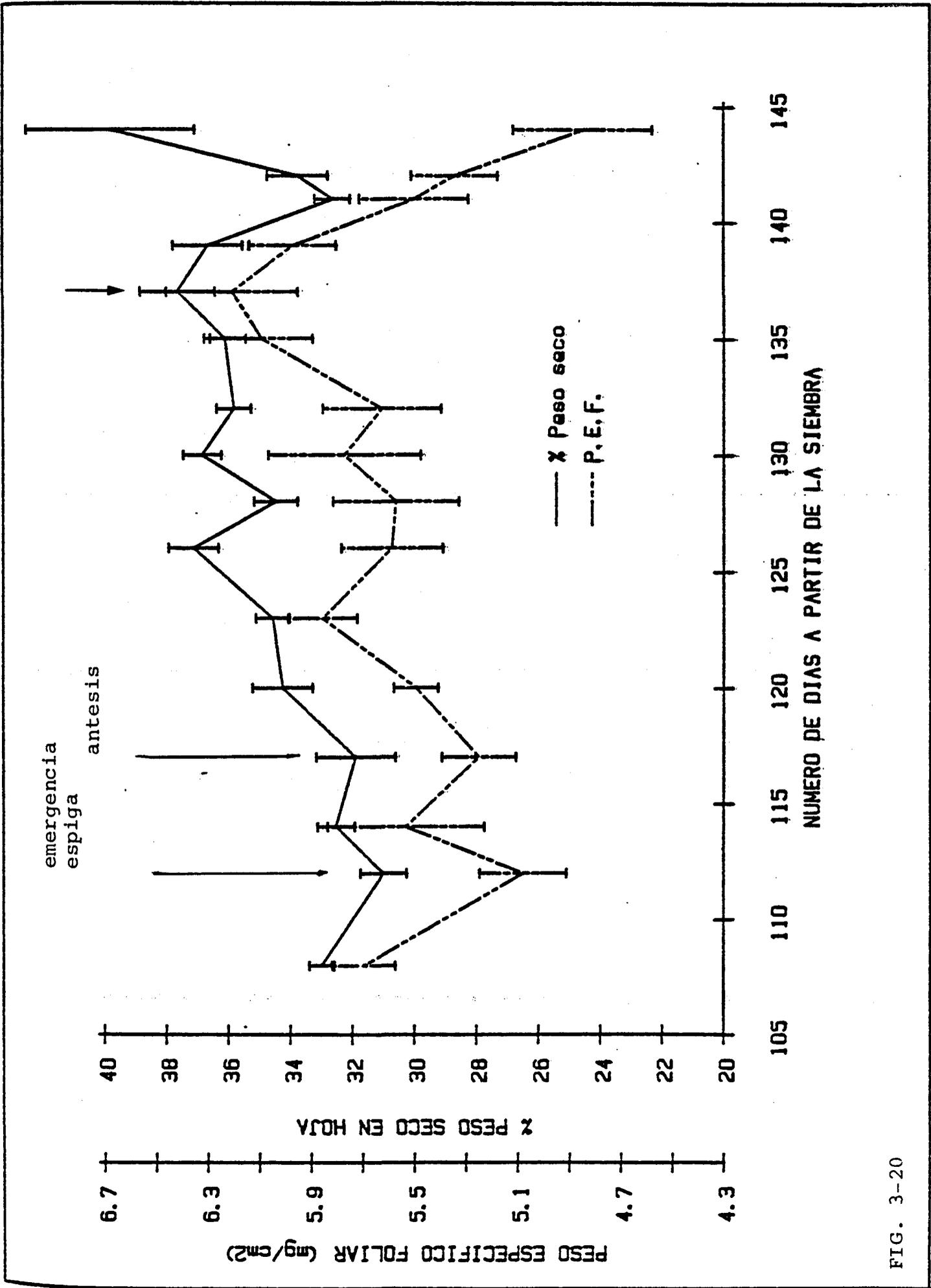


FIG. 3-20

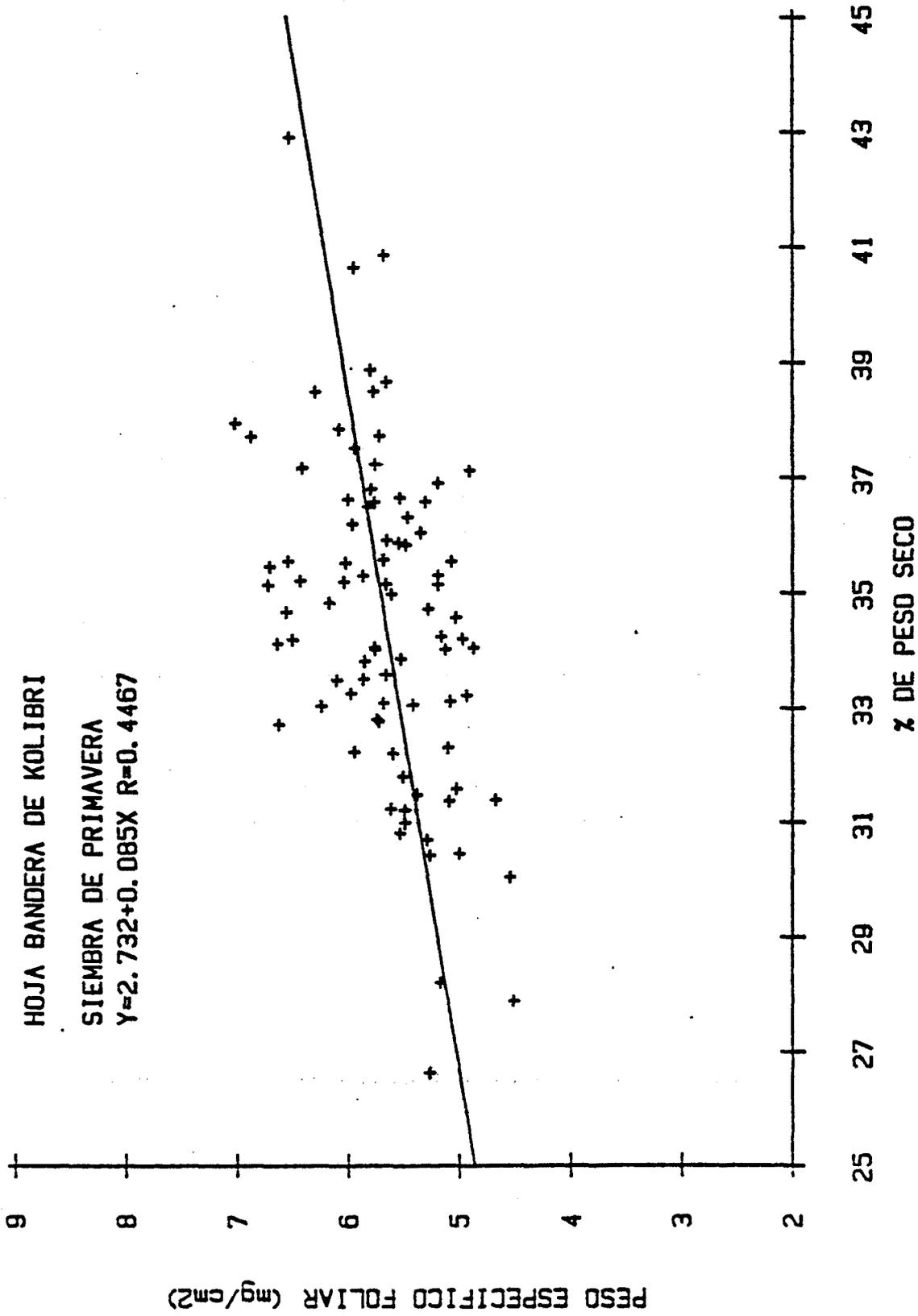


FIG. 3-21

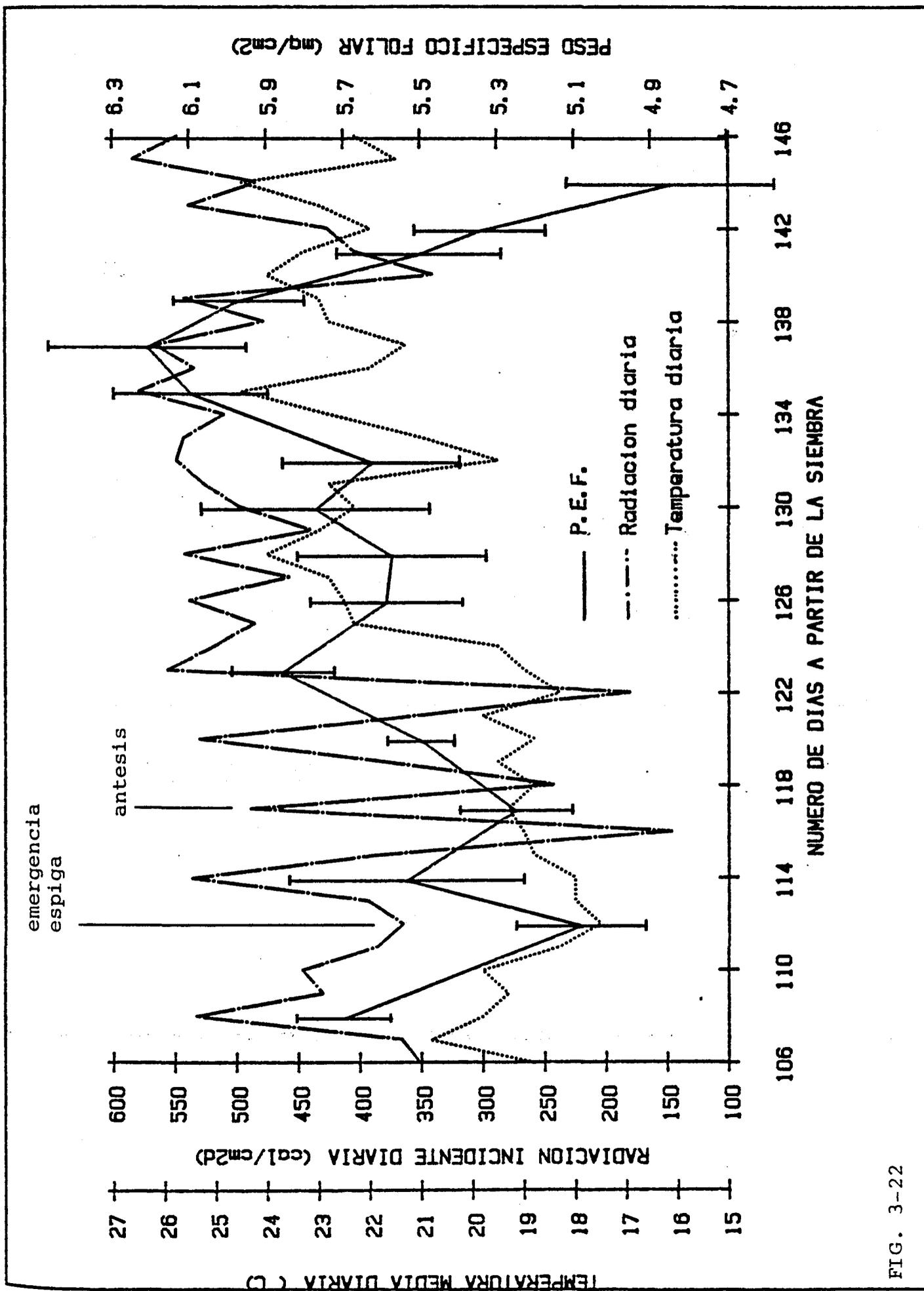


FIG. 3-22

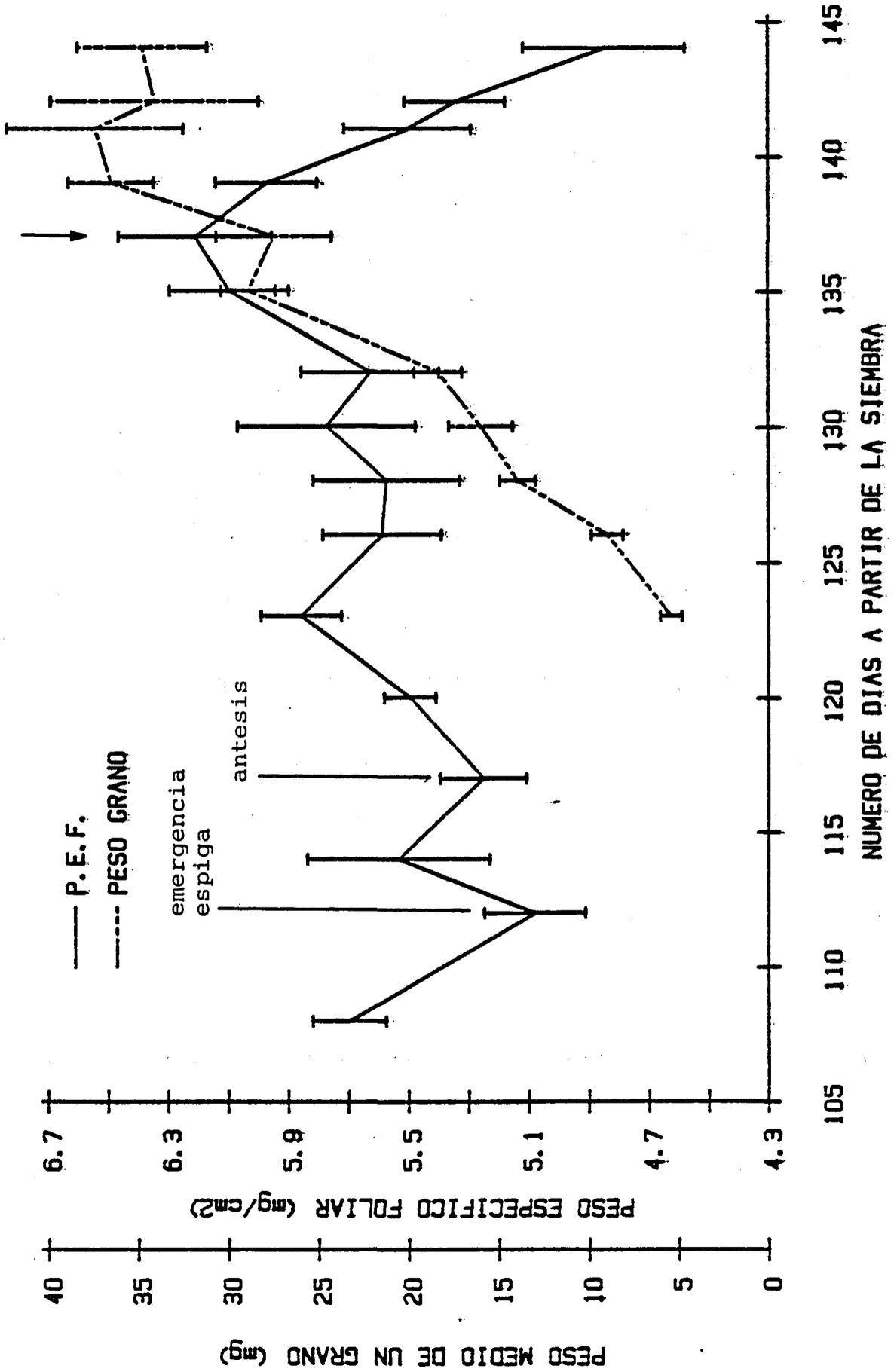


FIG. 3-23

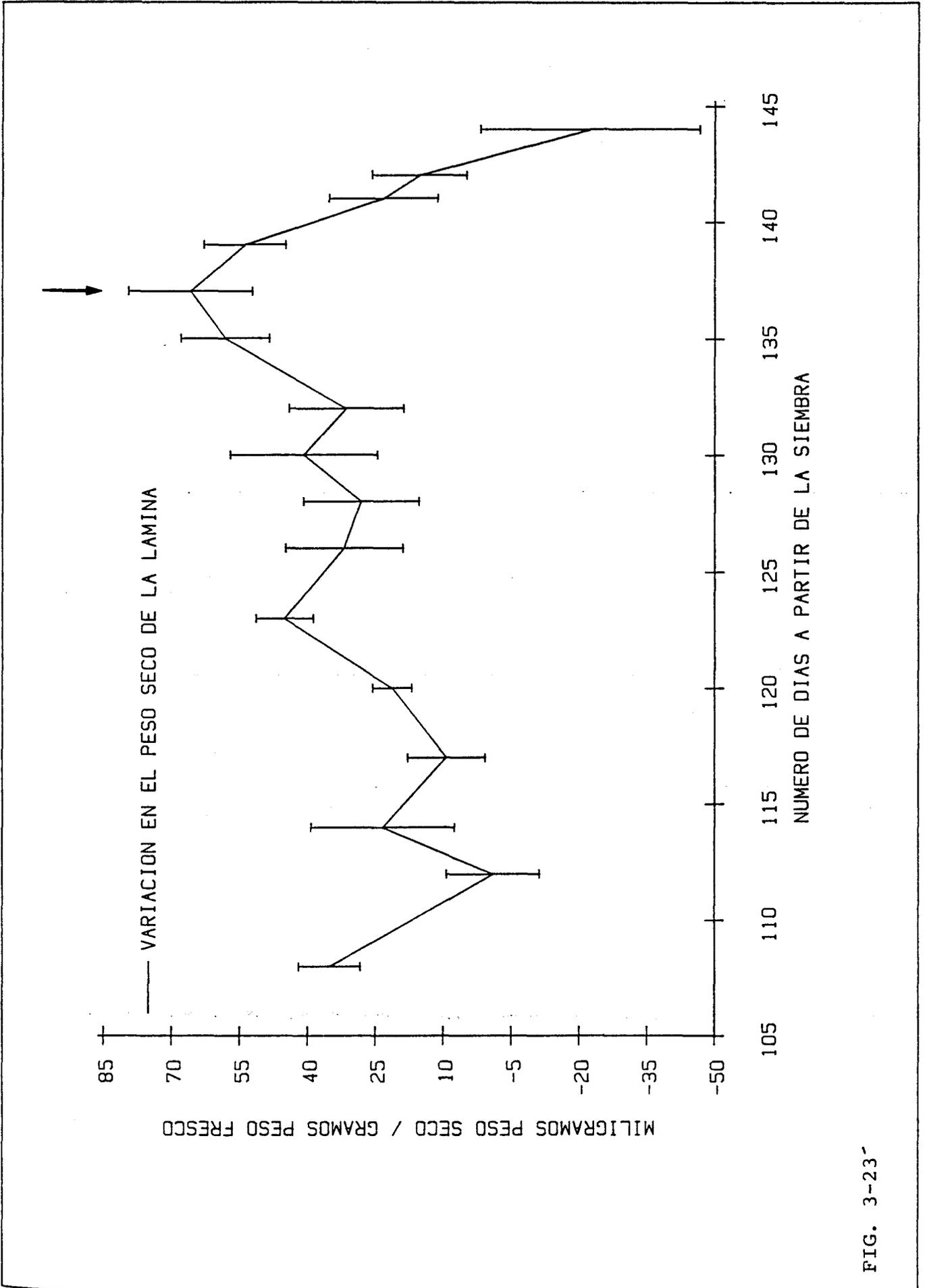


FIG. 3-23

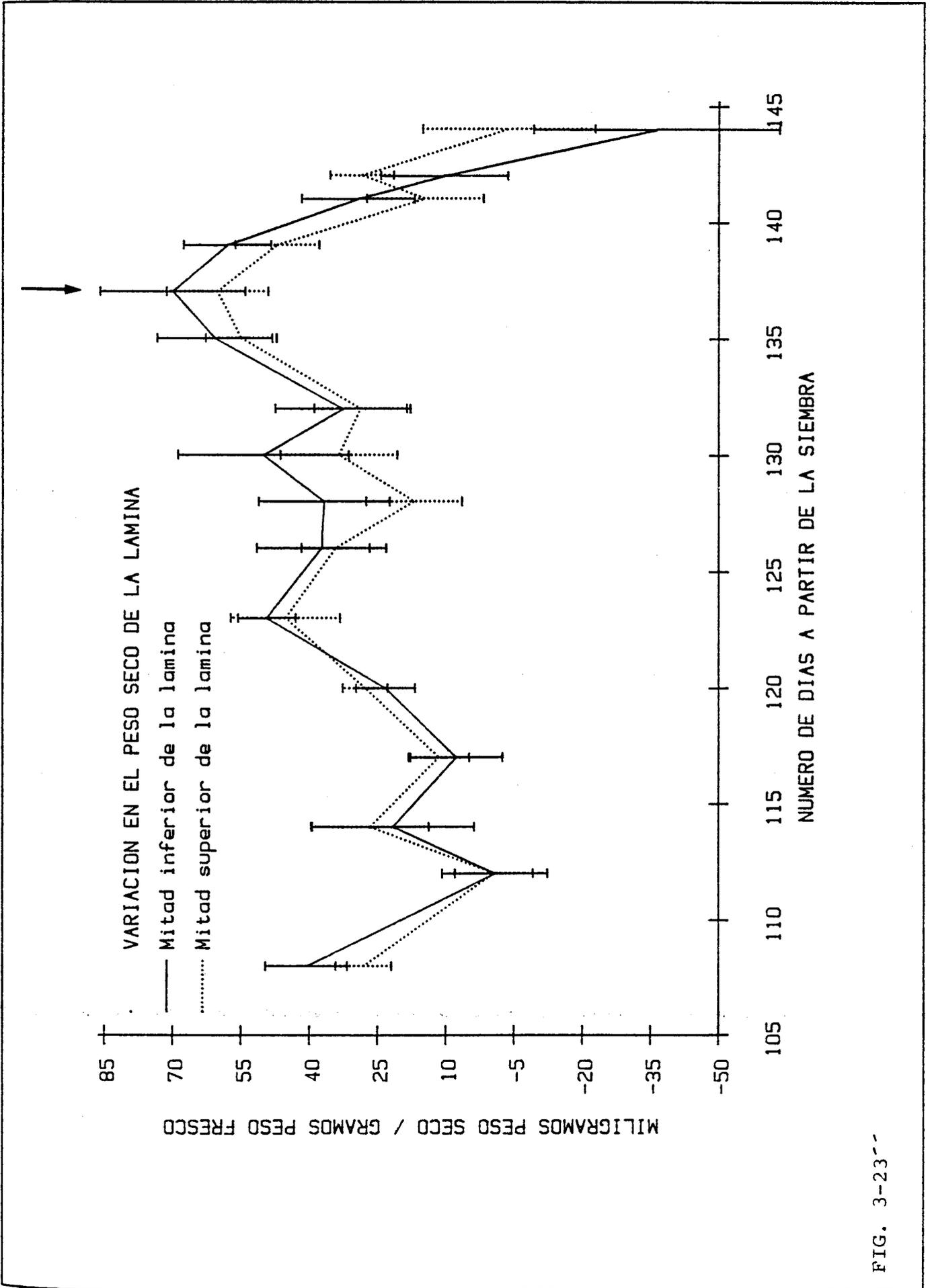


FIG. 3-23

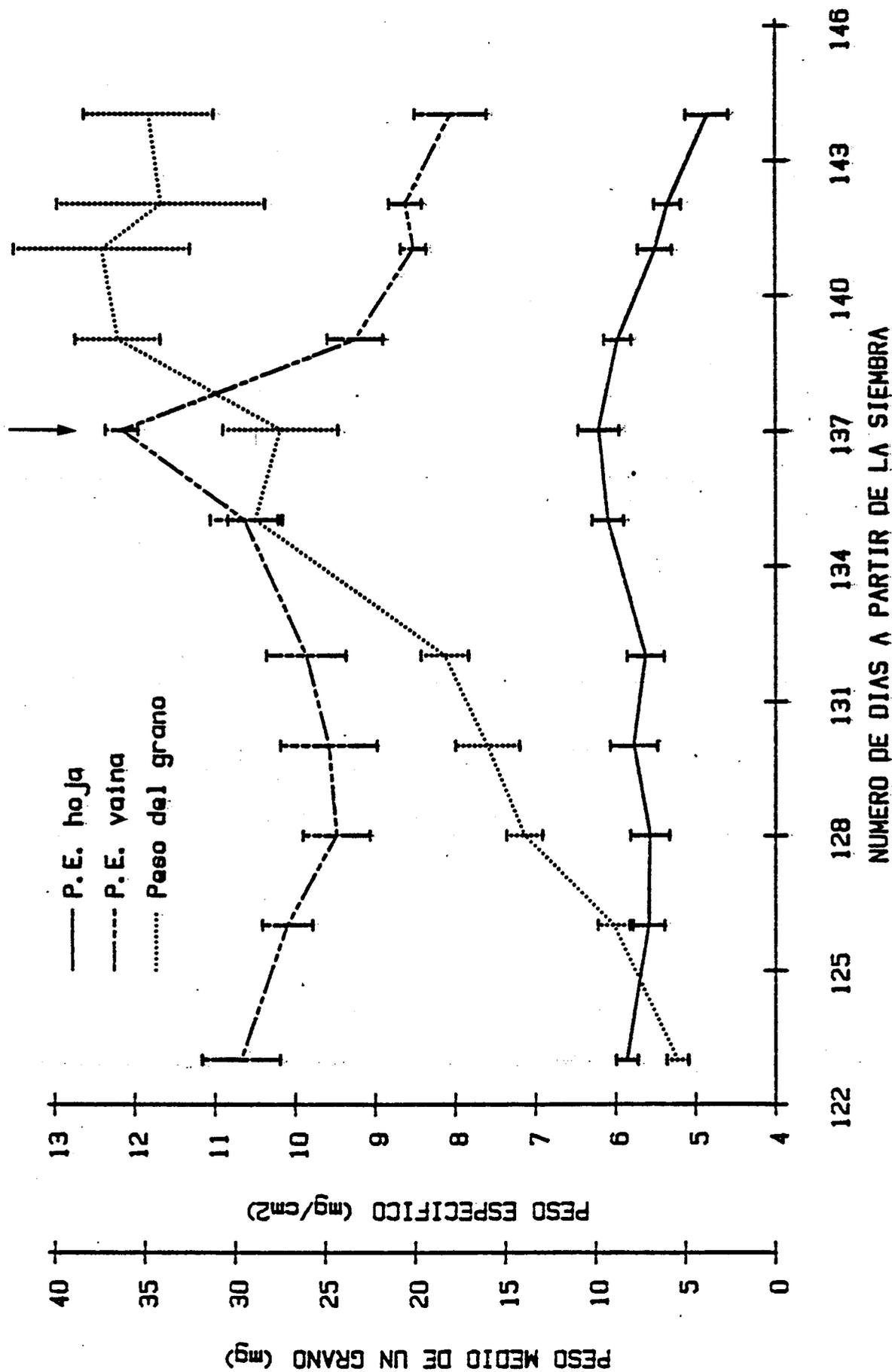


FIG. 3-24

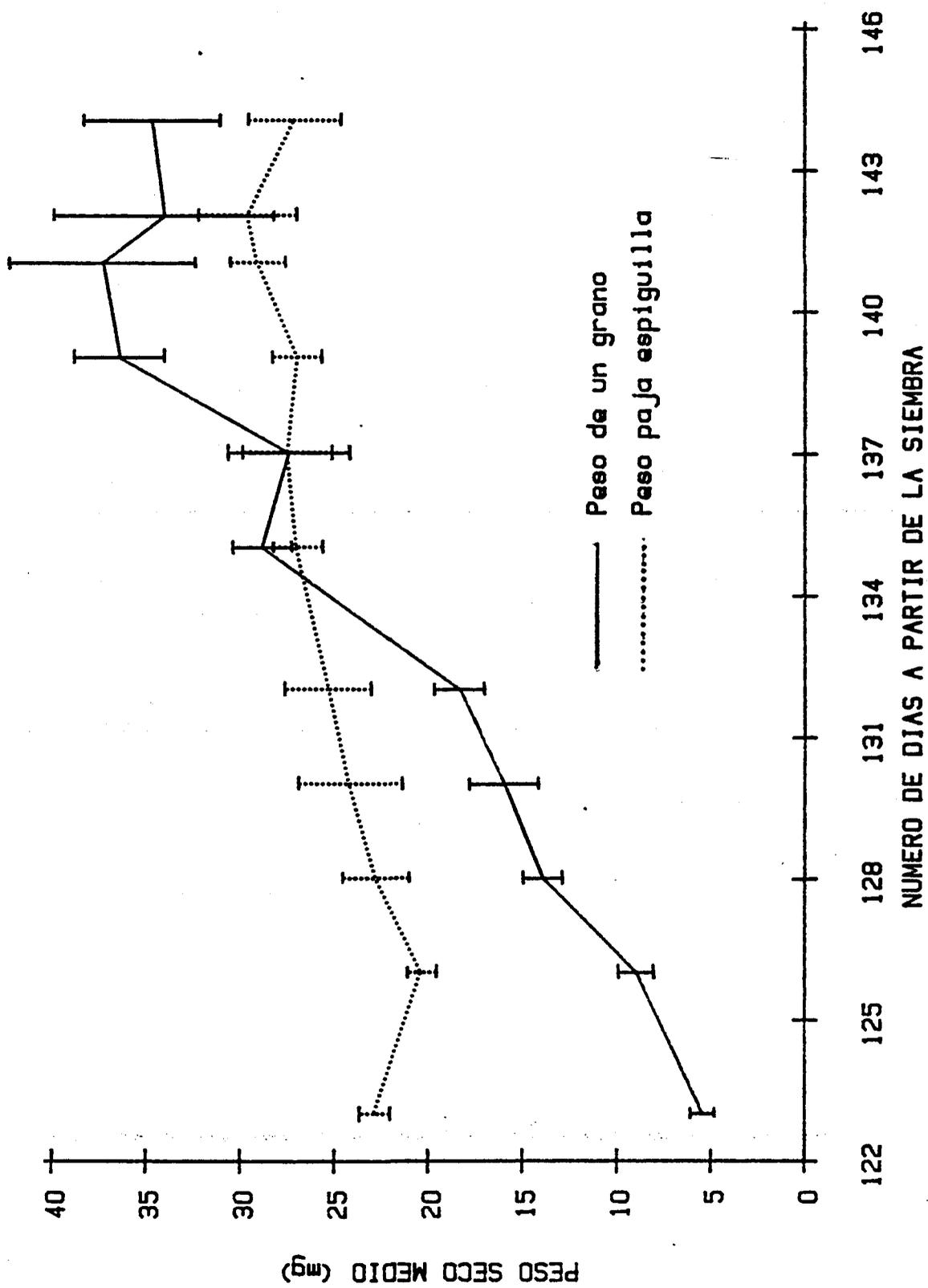


FIG. 3-25

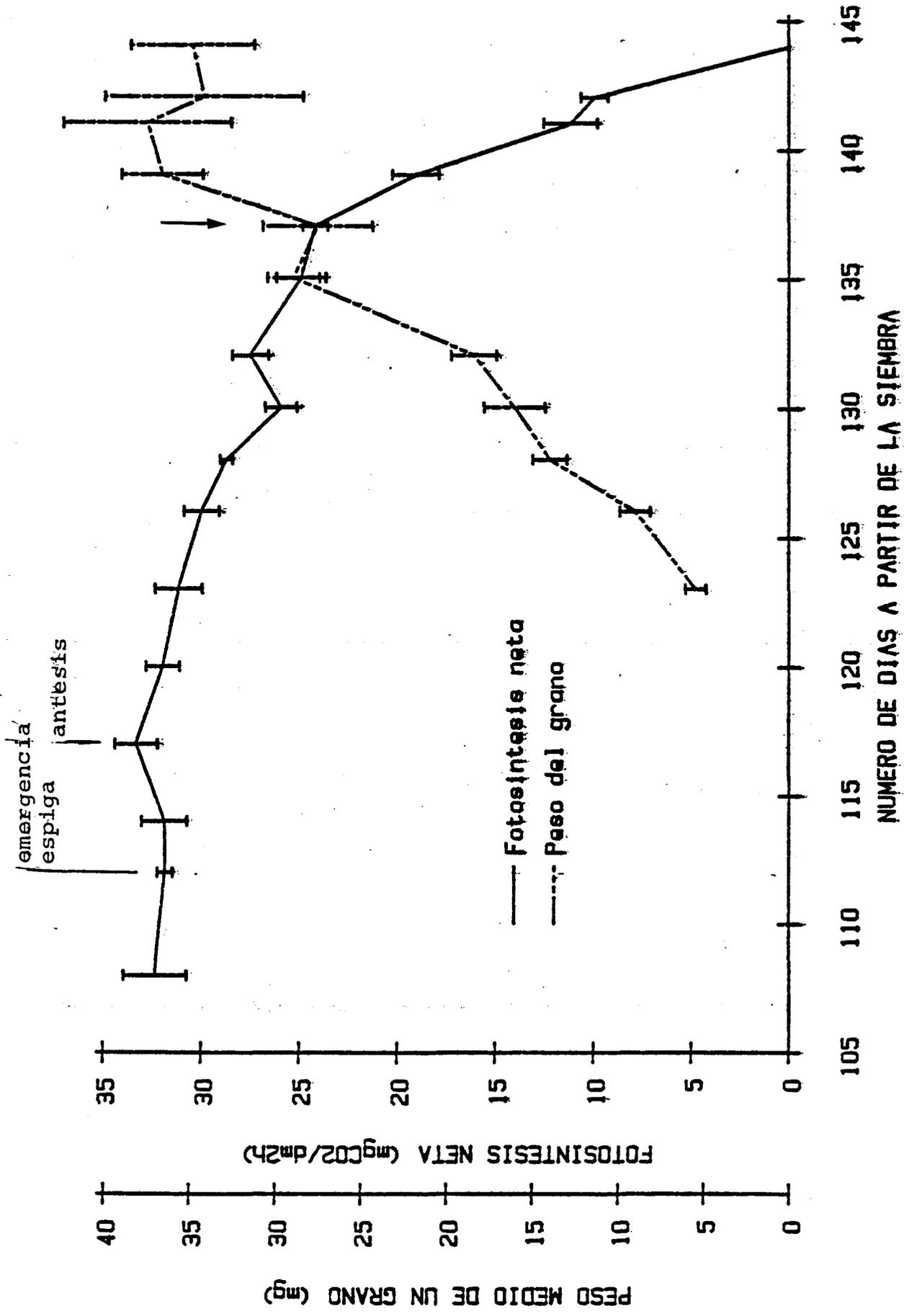
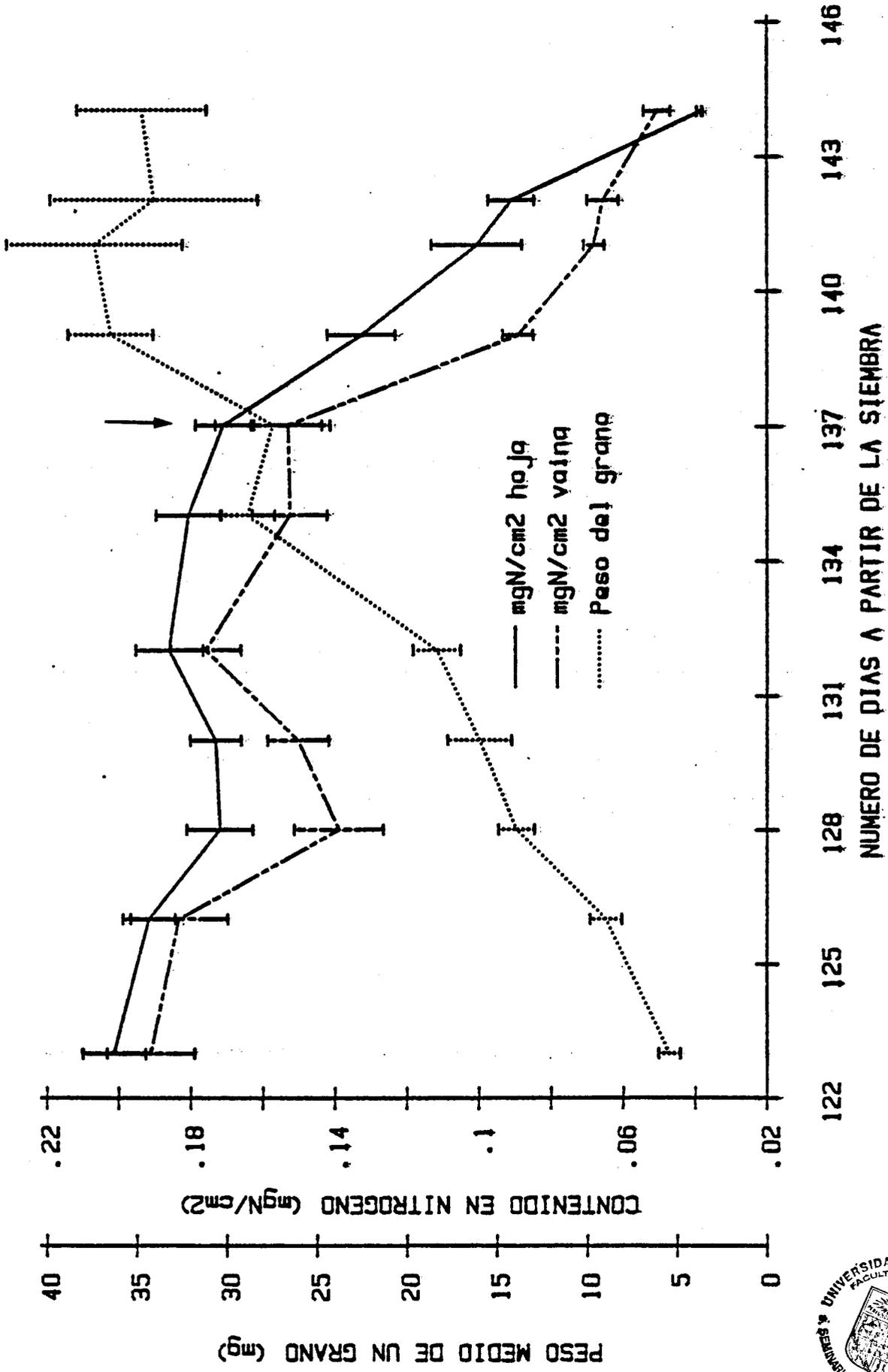


FIG. 3-26



NUMERO DE DIAS A PARTIR DE LA SIEMBRA

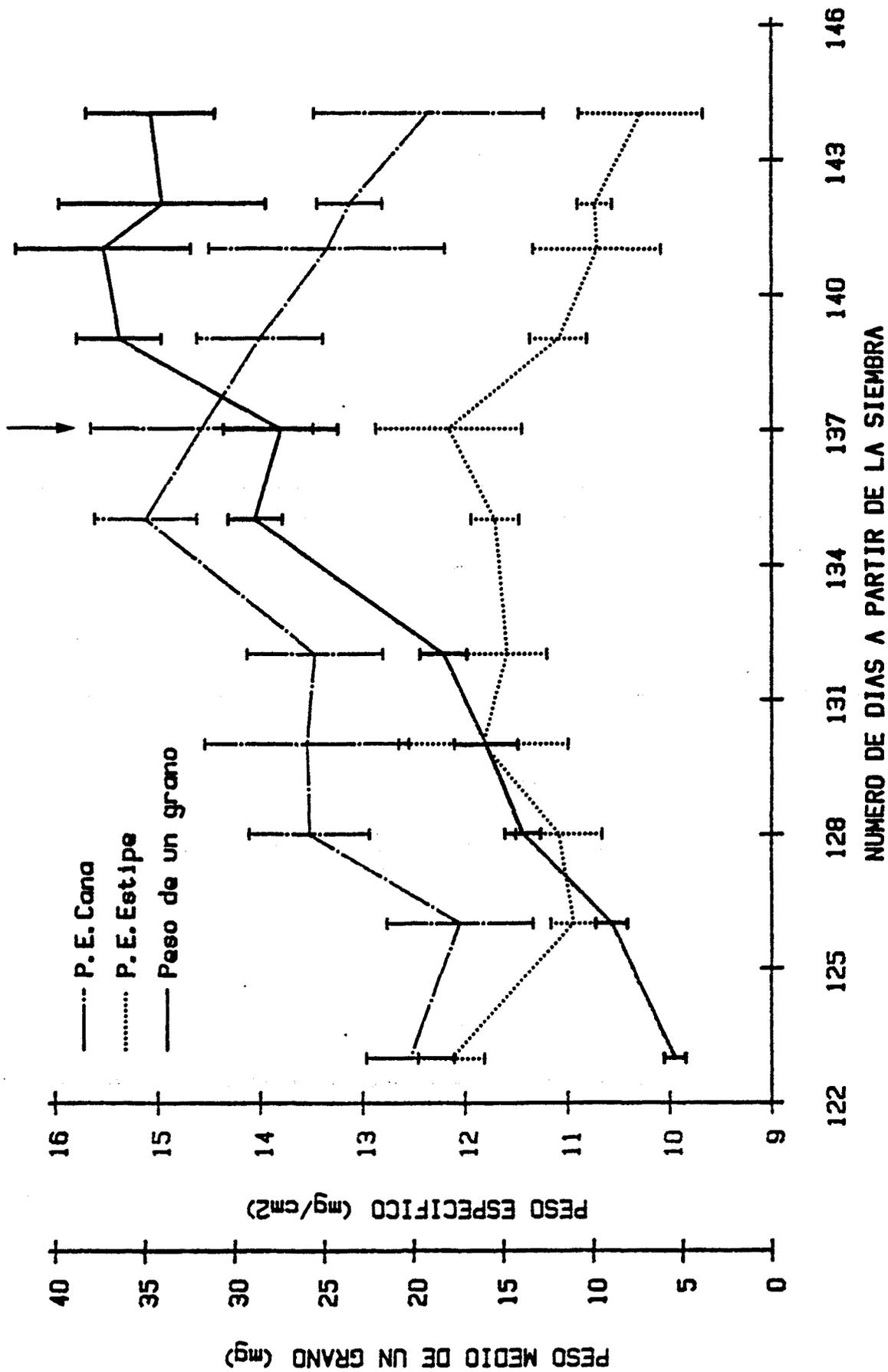


FIG. 3-28

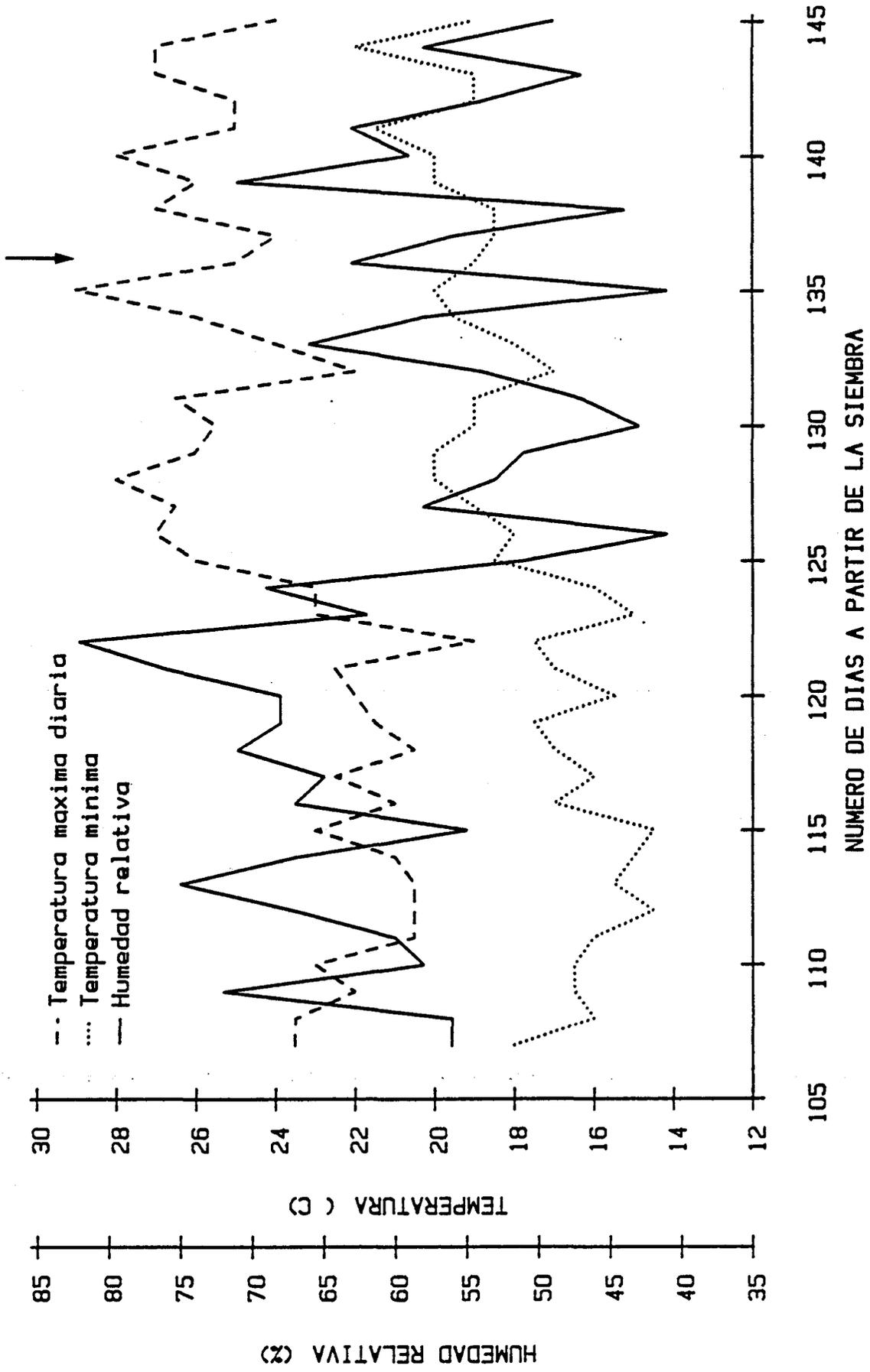


FIG. 3-29

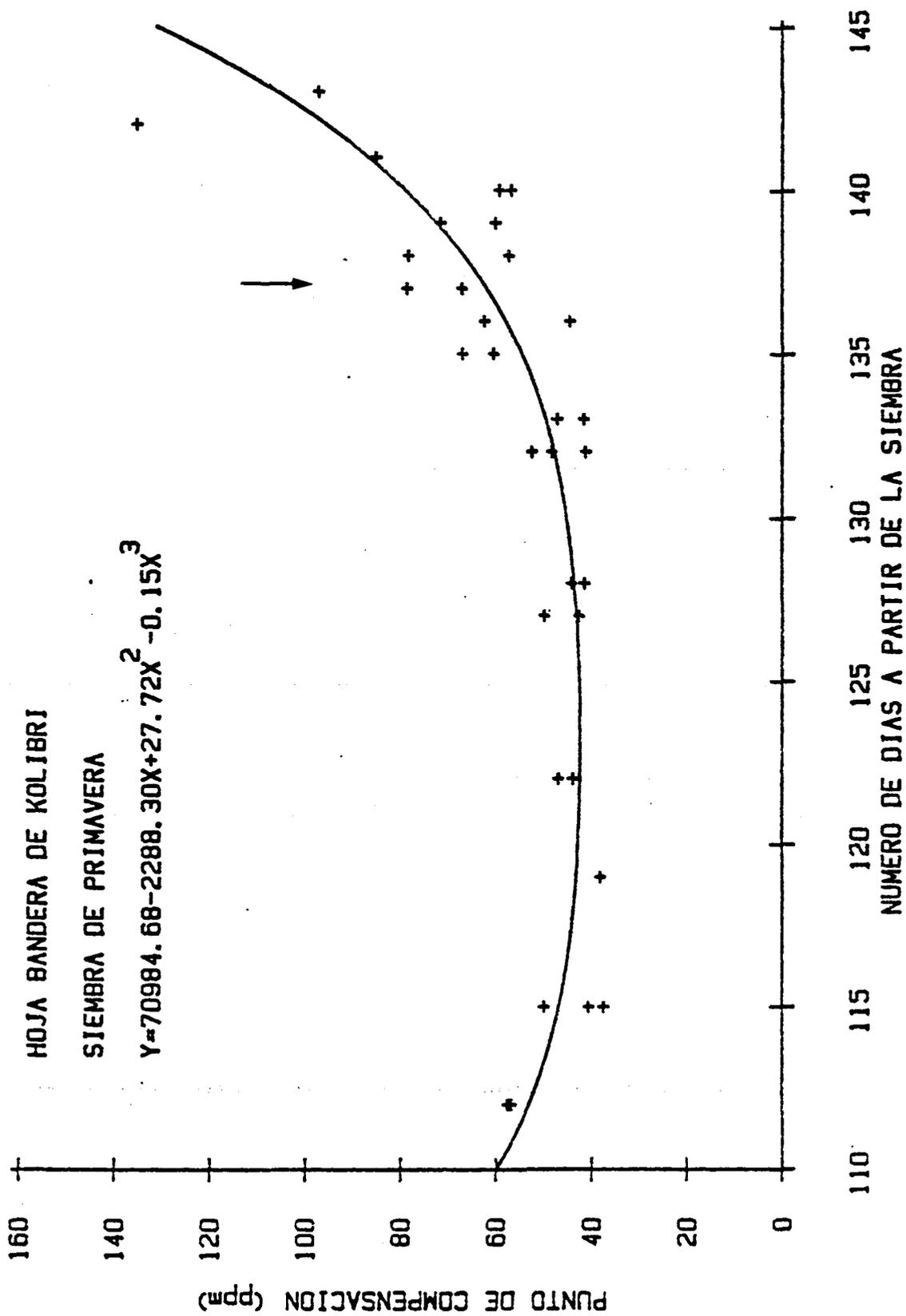


FIG. 3-30

### 3.3.3.- INFLUENCIA DE DIVERSOS PARAMETROS MORFOLOGICOS Y ANATOMICOS SOBRE LA DENSIDAD ESTOMÁTICA DE LAMINAS DE HOJA DE BANDERA.

- Para la lámina de la hoja de bandera (3°siembra) existe una correlación lineal, negativa y significativa ( $p=0.01$ ) entre la densidad estomática y la distancia entre vasos (ambos parámetros medidos en la zona media de la hoja) (fig.3-31). Si consideramos conjuntamente las láminas de las hojas de bandera medidas en las tres épocas de siembra la correlación es algo superior (fig. 3-32).
- Así mismo, la distancia entre vasos está correlacionada de forma positiva, lineal (3°siembra) o potencial (las tres siembras conjuntamente) y significativa con la superficie de la hoja ( $p\leq 0,01$ ) (fig.3-33,3-34).
- Además, y en parte como consecuencia de lo anterior, hay una correlación negativa, lineal (3°siembra) o potencial (las tres siembras conjuntamente) y significativa ( $p=0.01$ ), entre la superficie de la lámina y su densidad estomática (fig. 3-35, 3-36).
- A pesar de la existencia de las anteriores correlaciones negativas entre la densidad estomática, por una parte, y la distancia entre vasos y la superficie de la lámina por la otra, la evidente correlación existente entre el número de estomas totales de una lámina y la superficie de la misma se ajusta, estrechamente, a una regresión de tipo lineal ( $p\leq 0.001$ ), tanto para las láminas de las hojas de bandera de la tercera siembra como para las láminas de las tres siembras conjuntamente. El incremento en la "R" al pasar de un ajuste lineal a uno polinómico de segundo grado es casi nulo: en el caso de las láminas de la tercera siembra (únicamente) pasa la "R" de -0.8966 a -0.8977. (fig. 3-37, 3-38).

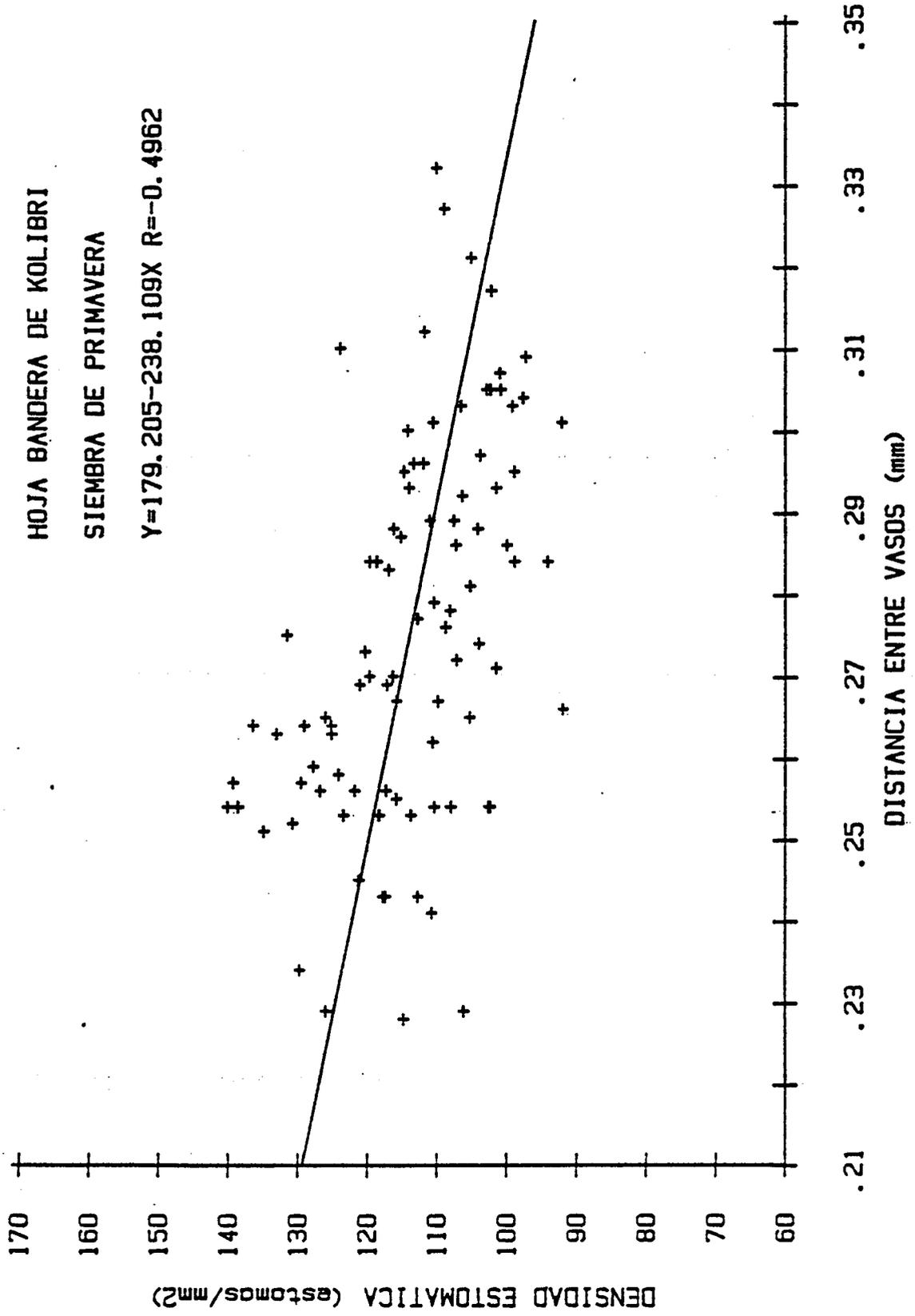


FIG. 3-31

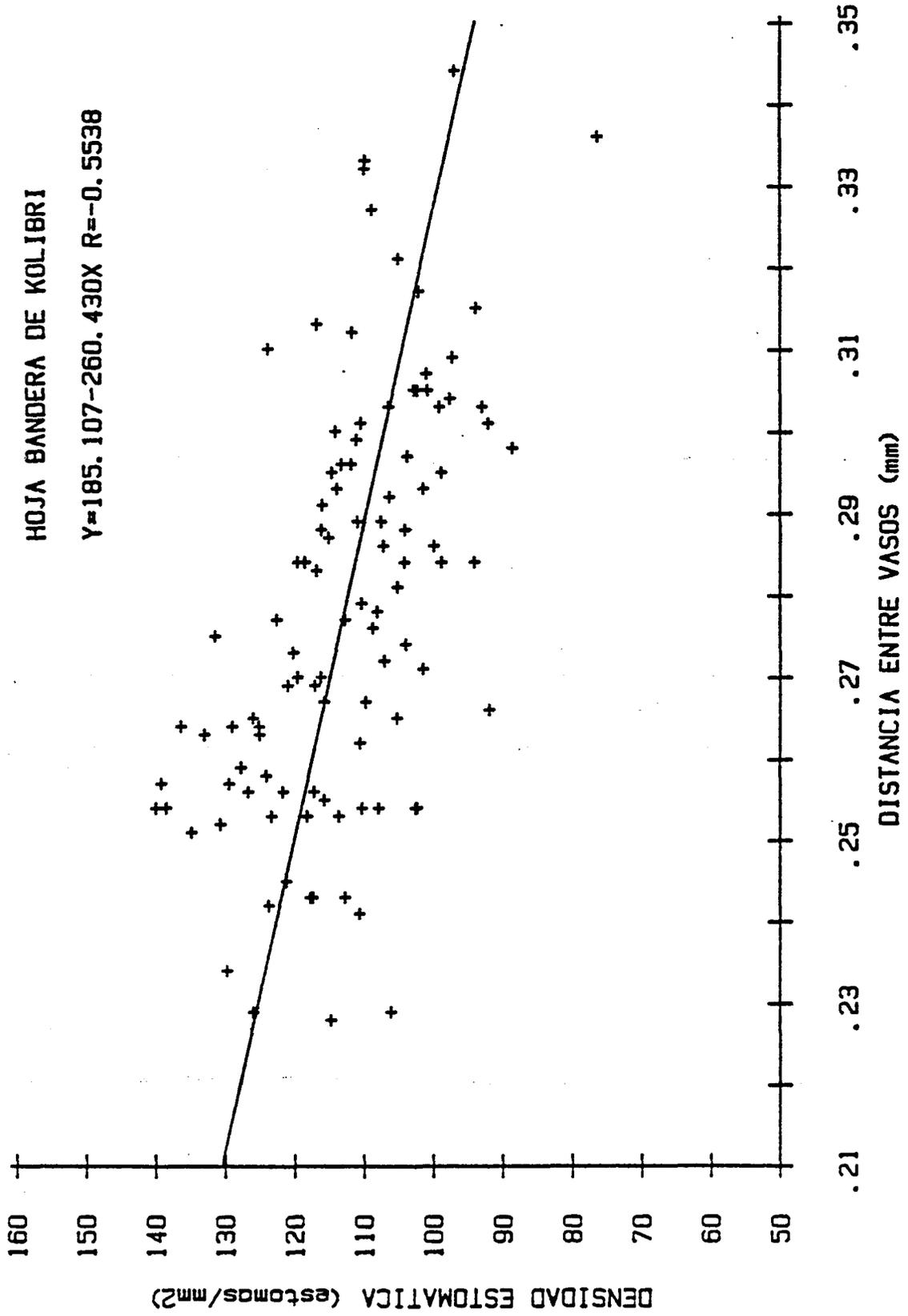


FIG. 3-32

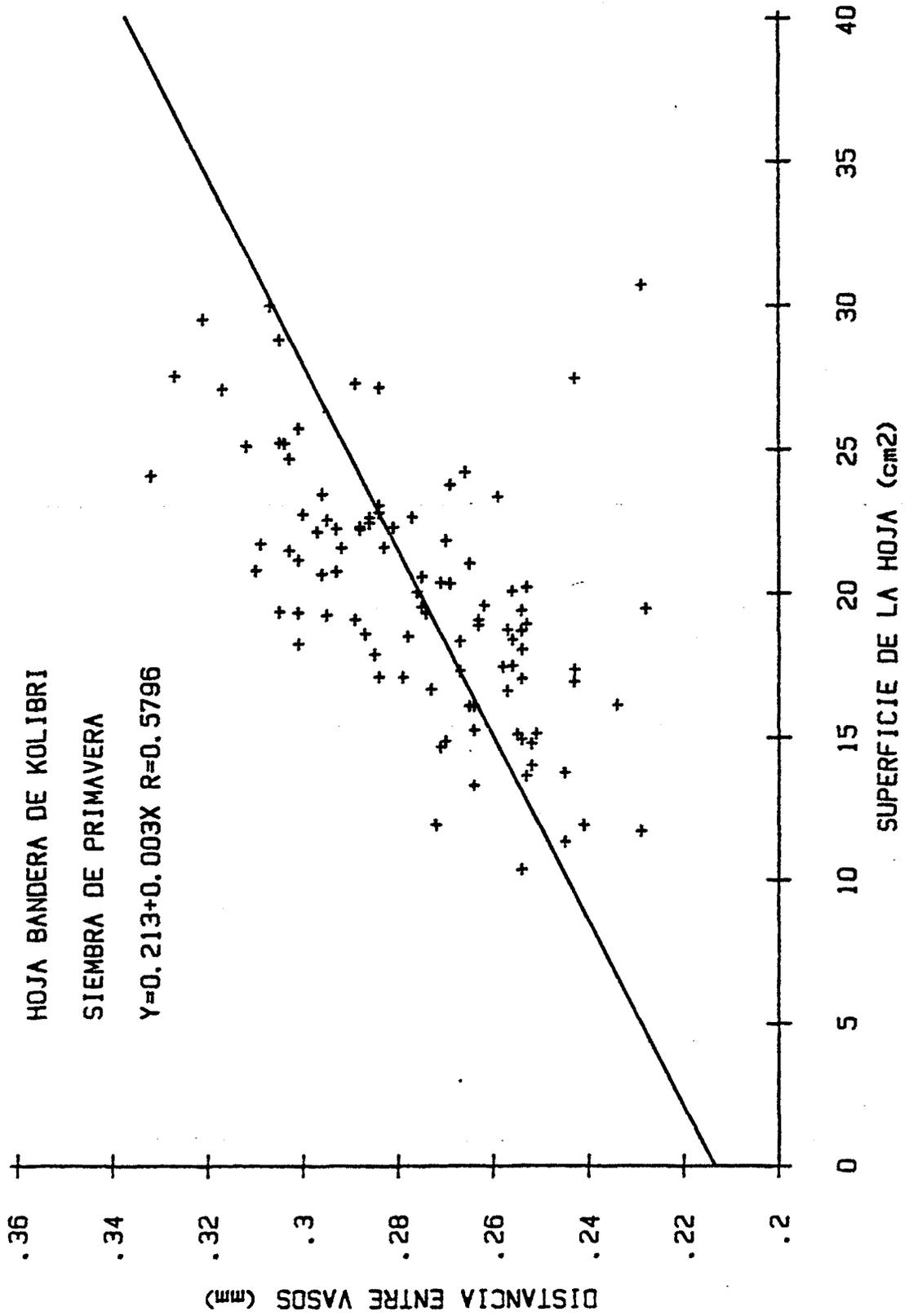


FIG. 3-33

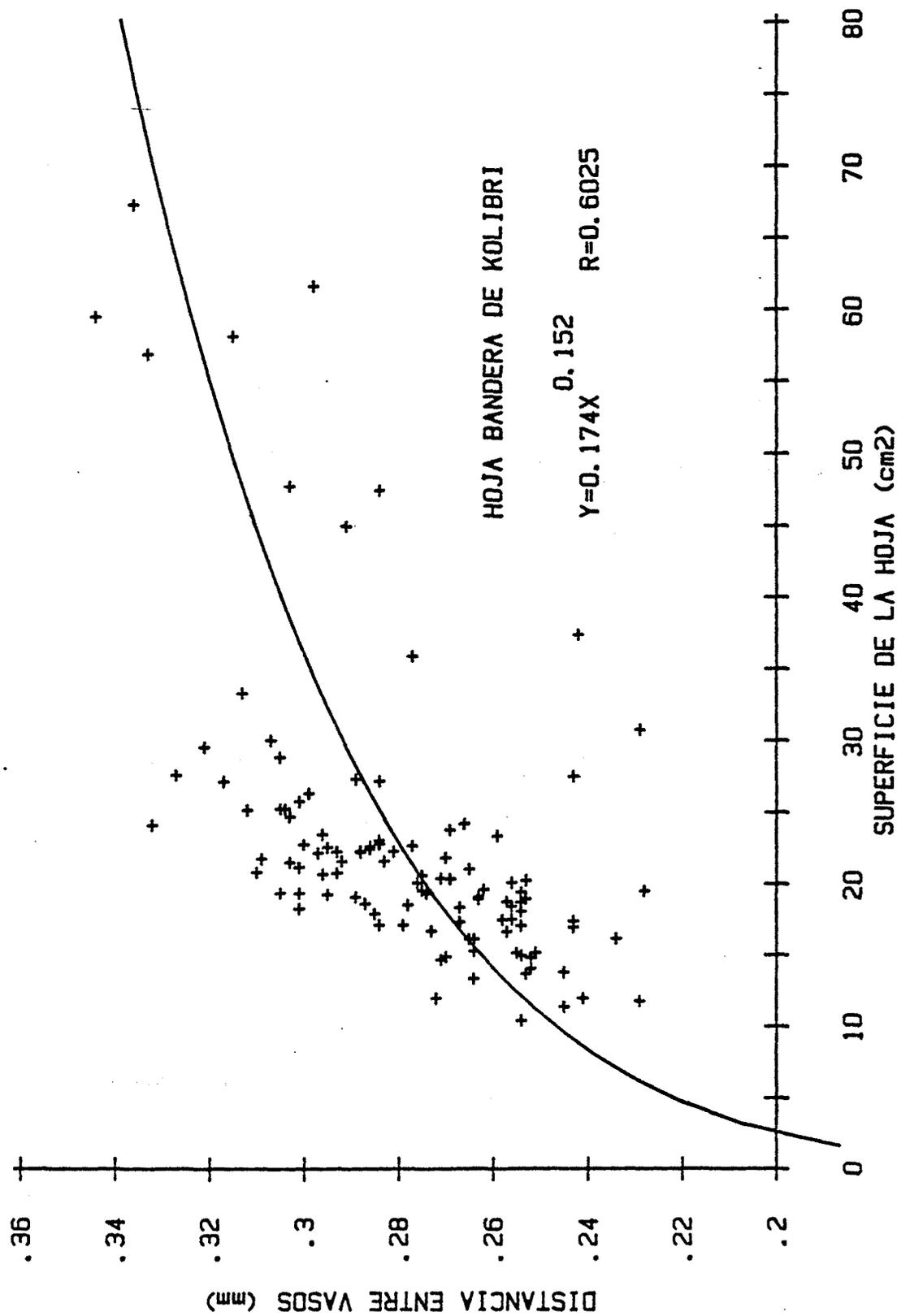


FIG. 3-34

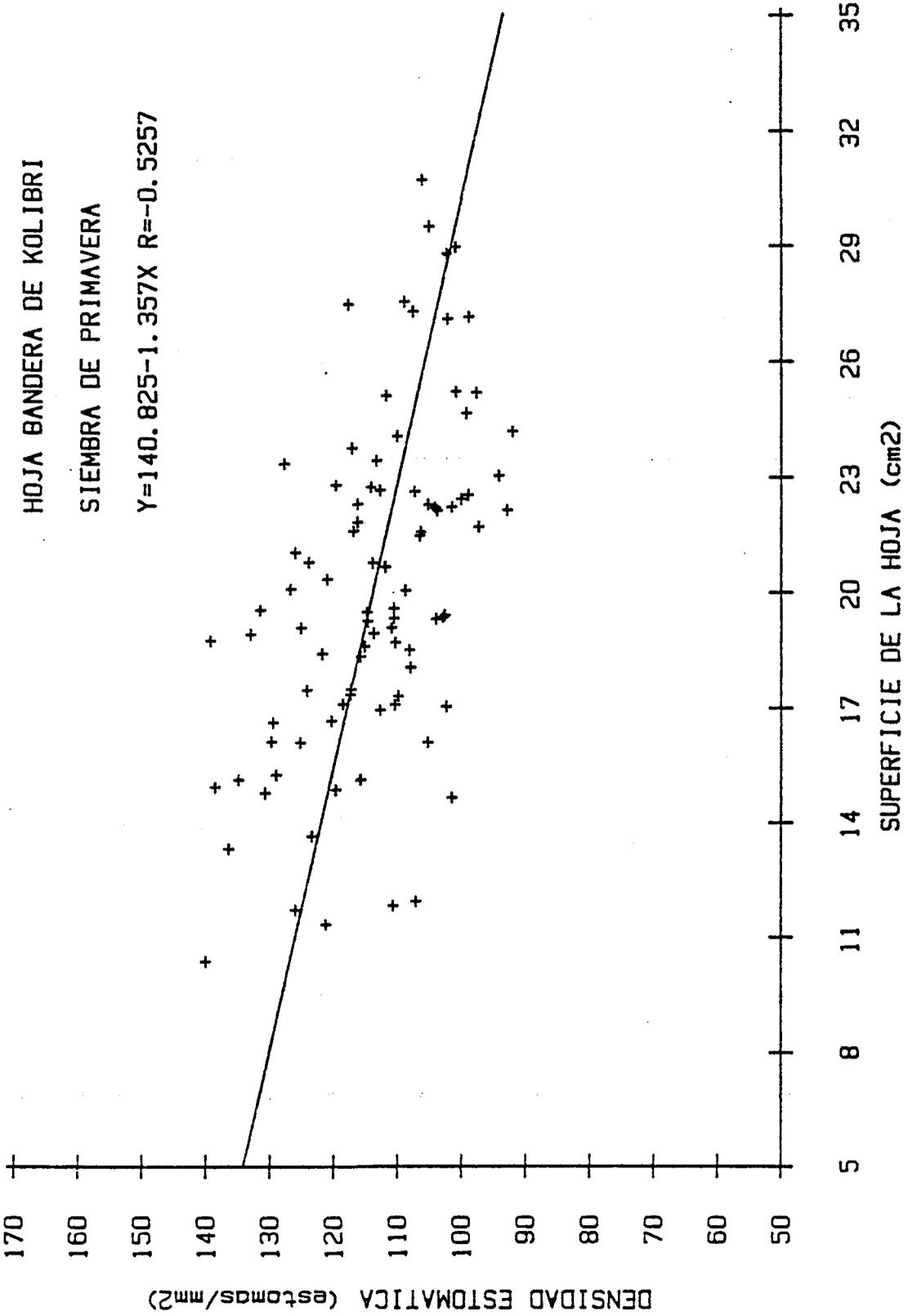


FIG. 3-35

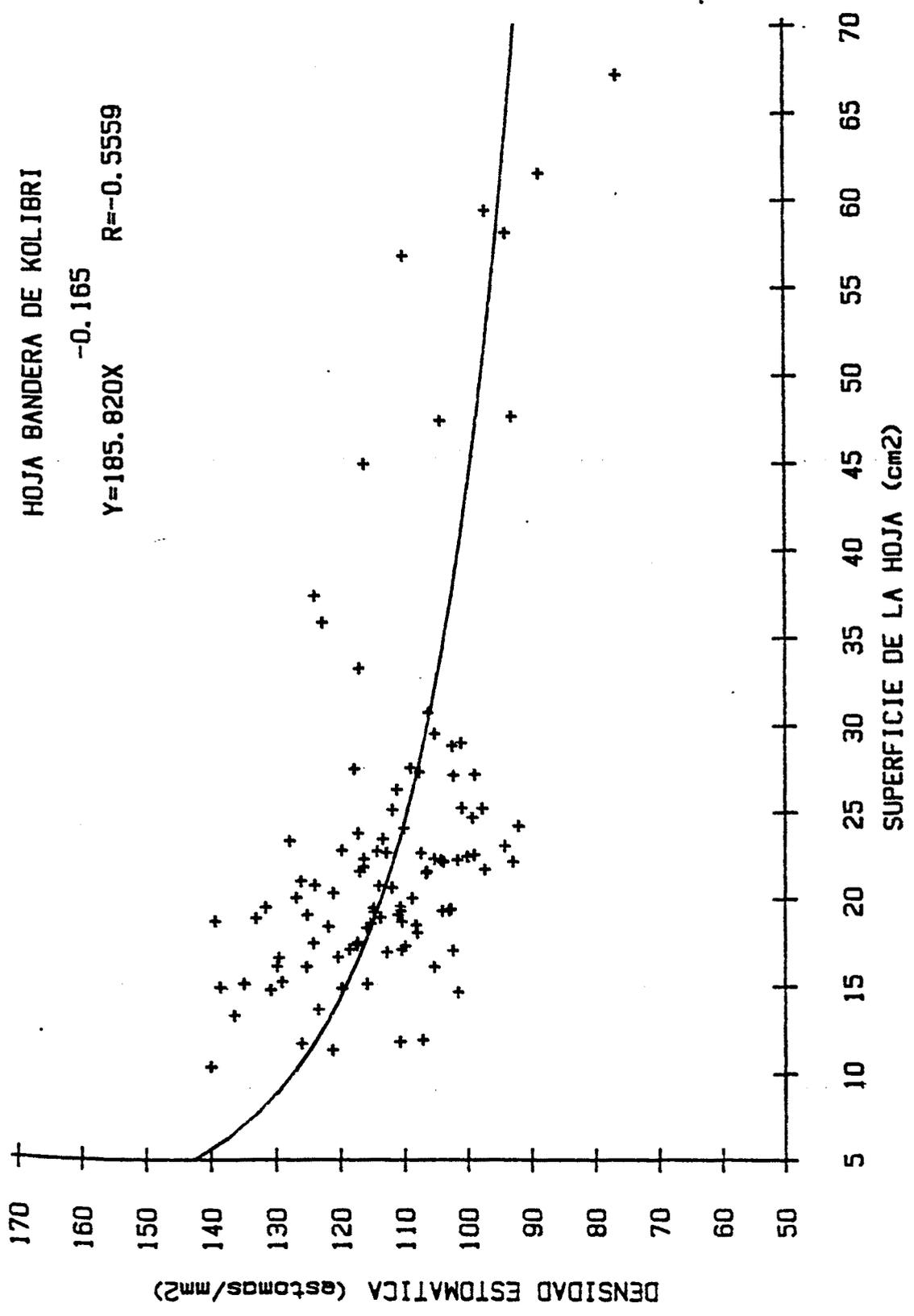
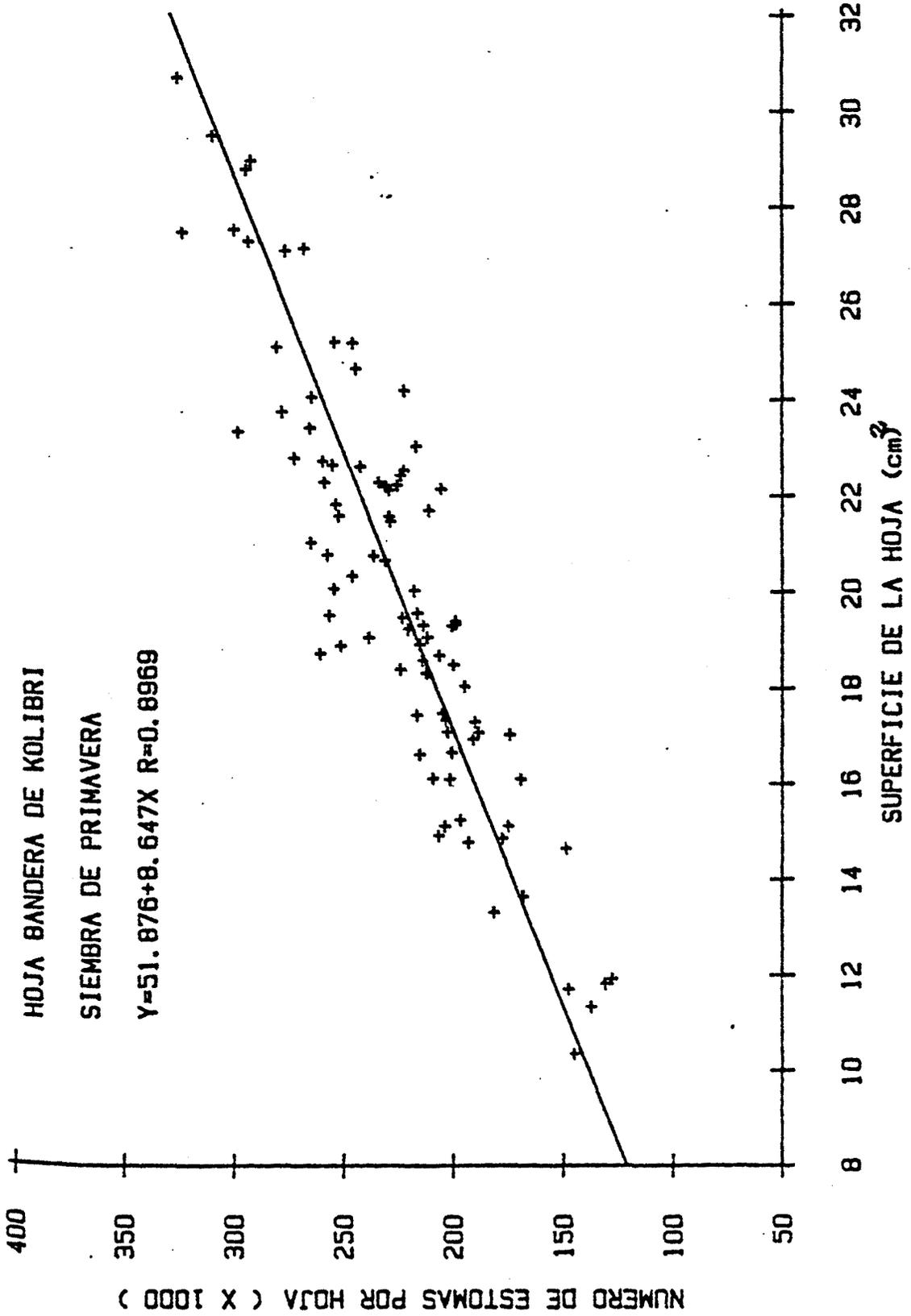


FIG. 3-36



IG. 3-37



3.4.-OBSERVACIONES SOBRE LA MORFOLOGIA, ANATOMIA Y ULTRAESTRUCTURA DE LAMINAS PERTENECIENTES A HOJAS (DEL PERIODO VEGETATIVO Y DE BANDERA) DE Triticum aestivum L. C. V. KOLIBRI.

3.4.1.-ASPECTOS MORFOLOGICOS Y ANATOMICOS DE LA LAMINA.

3.4.1.1.EPIDERMIS.

a) Evolución morfológica de la epidermis de sucesivas hojas, de una siembra de primavera, de Triticum aestivum L. c.v.Kolibri (correspondientes al apartado 3.1.). LAMINAS 1-3.

Se observa que un claro dimorfismo (haz-envés), no comienza a aparecer hasta la tercera hoja; estableciéndose a partir de la cuarta hoja la cutícula festoneada en el envés, con células epidérmicas más alargadas y de mayor superficie que las del haz (estas últimas de forma prismática). Así mismo, el envés presenta una densidad de tricomas muy baja. Por otra parte, las células epidérmicas de ambas caras, sufren un progresivo descenso en superficie, hasta la hoja de bandera. Lo mismo parece que sucede respecto a la longitud de los estomas (célula de guarda y accesoria).

b) Evolución morfológica de la epidermis de hojas penúltima y de bandera, pertenecientes a tres épocas de siembra sucesivas (correspondientes al apartado 3.2.) LAMINAS 3-5.

La morfología de la epidermis, para una misma hoja, no parece sufrir variaciones en función de la época de siembra. Unicamente se observan células epidérmicas mayores en las láminas de la primera siembra. También parece observarse una ligera disminución de la longitud de los estomas, en las sucesivas siembras.

c) Diferencias morfológicas entre la epidermis del haz y del envés, en hoja de bandera. LAMINA 6.

Se observa en el haz una elevada densidad de tricomas; existiendo un marcado dimorfismo en los mismos: los que se disponen en las "crestas" de los lóbulos (en la vertical de los vasos), y otros menores, dispersos en las invaginaciones de los lóbulos. Los estomas en el haz, se disponen en dos filas, entre vasos, (a ambos lados de las invaginaciones). En el envés, la superficie es mucho más plana; estando también los estomas dispuestos en dos filas, entre vasos. No parece que exista dimorfismo entre los estomas del haz y del envés.

d) Variaciones en la disposición estomática del haz, entre hojas del período vegetativo y hojas de bandera. LAMINA 7.

En la lámina perteneciente al período vegetativo, los estomas están alojados en lóbulos mucho más profundos que en la de la hoja de bandera. El brillo general que se observa en la fotografía de la hoja de bandera, corresponde a la capa cérea que recubre la cutícula.

e) Estoma del haz y recubrimiento céreo. LAMINA 8.

En las técnicas clásicas para microscopía "Scanning" los procesos de deshidratación (mediante disolventes orgánicos), normalmente eliminan la capa cérea depositada encima de la epidermis.

#### 3.4.1.2.MESOFILO.

a) Características generales del mesófilo de la lámina, y su evolución en la disposición y dimensiones celulares. LAMINAS 9-11.

En la evolución de una hoja del período vegetativo a una de bandera, se produce una clara disminución en la anchura del mesófilo, así como en sus dimensiones celulares. Las diferencias entre una hoja de bandera,

perteneciente a una siembra invernal, y otra de primavera, son menos evidentes. Quizás algo más grueso el mesófilo de la perteneciente a la siembra de primavera (según época; ver apartado 3.2.), así como una mayor densidad celular en esta última. Un aspecto importante, es la disposición celular laxa (sección transversal) del mesófilo en la hoja vegetativa, respecto a la hoja de bandera de su misma siembra; así como de esta última respecto a la hoja de bandera de la siembra de primavera. Esta última hoja, aparte de su mayor densidad celular, presenta una disposición del mesófilo alrededor de los vasos mucho más acentuada. Es decir, parece existir una evolución hacia la disposición anatómica de tipo "Panicoide", típica de ambientes secos y cálidos, y que suele estar relacionada con mayores capacidades fotosintéticas (ver Discusión).

b) Sección longitudinal del mesófilo. LAMINAS 12-14.

En las secciones longitudinales, las células del mesófilo aparecen polilobuladas. Observándolas mediante el microscopio de "Scanning" adquieren su verdadera configuración y disposición espacial (observándose además los espacios intercelulares). Los cloroplastos dentro de las células se sitúan periféricamente, con el núcleo, por lo general, en la unión entre lóbulos.

c) Parénquima de la vaina. LAMINAS 15-17.

Los cloroplastos del parénquima de la vaina de los vasos, son menores que los del mesófilo (típico de las C<sub>3</sub>). Sin embargo, en la hoja vegetativa, estos cloroplastos alcanzan dimensiones bastante mayores que los correspondientes en las hojas de bandera (ver también lámina 9). Este hecho, podría tener su explicación en el menor recubrimiento de la vaina, por parte del mesófilo, en las hojas vegetativas (llegaría más luz al pa

rénquima de la vaina. Ver discusión). En el parénquima de la vaina de hojas de bandera, se han observado amiloplastos. Las células del parénquima de la vaina son, en sección longitudinal, mucho más alargadas que las del mesófilo.

d) Estoma y cámara subestomática. LAMINA 18-20.

Se observa la estructura del estoma (cortes longitudinales y transversales), así como la morfología del conjunto estoma-cámara subestomática.

### 3.4.2.-CARACTERIZACION DE LOS CLOROPLASTOS DEL MESOFILO DE LA LAMINA.

#### 3.4.2.1.MORFOLOGIA Y DISPOSICION DE LOS CLOROPLASTOS EN HOJAS VEGETATIVAS Y DE BANDERA.LAMINAS 21-23.

Los cloroplastos en la hoja del período vegetativo son más alargados y estrechos (típico de menos luz), que los de bandera; en especial, respecto a los de la hoja de bandera de primavera. En ésta, la morfología de sus cloroplastos le permiten una mayor posibilidad de empaquetamiento de los mismos en la periferia de la célula (en densidad y en profundidad). Generalmente, los cloroplastos se disponen en una sola capa en la periferia de la célula, pero no es extraño observar en las hojas de bandera algunos cloroplastos en segundo término.

#### 3.4.2.2.ESTRUCTURA CLOROPLASTICA EN HOJAS VEGETATIVAS Y DE BANDERA. LAMINAS 24-29.

En las hojas vegetativas, los cloroplastos presentan granas con relativamente pocos tilacoides y abundantes plastoglóbulos osmiofílicos, aunque de menor tamaño que los de la hoja de bandera. Así mismo presentan más material laminar en las secciones (sobre todo en las longitudinales), que las de la hoja de bandera. Los granos de almidón son escasos o inexistentes.

Los cloroplastos de la hoja de bandera muestran algo menos de material laminar (tilacoides), así como una densidad y tamaño mayor en los plastoglóbulos osmiofílicos; valores demasiado elevados para tratarse de una hoja recién expandida. Los granas son aparentemente muy grandes. En las hojas de bandera de primavera son frecuentes los granos de almidón de gran tamaño.

#### 3.4.2.3. DISPOSICION DE LOS GRANAS EN EL CLOROPLASTO. LAMINA 30.

En secciones longitudinales de la hoja de bandera, parece observarse una disposición de los grana en el cloroplasto de cara a una optimización de la captación de luz. Los granas más lejanos a la pared celular (mitad interior del cloroplasto), se disponen en forma de pantalla, mientras que los más cercanos a la misma están situados perpendicularmente a la pared.

Es interesante también observar, que los cloroplastos situados en segunda fila respecto a la pared celular, presentan granas típicos de ambientes poco luminosos.

#### 3.4.2.4. SEPARACION DE LOS COMPONENTES ESTRUCTURALES DEL CLOROPLASTO EN UN MEDIO HIPOTONICO. LAMINAS 31-33.

Sometidos a un medio hipotónico, los cloroplastos adquieren una gran turgencia, por el hinchamiento del estroma. Esto produce su separación respecto al material más consistente (tilacoides, granas, granos de almidón). Una fase posterior en este proceso lleva a la rotura de la membrana cloroplástica, con la liberación de sus componentes.

#### 3.4.2.5. DENSIDAD CLOROPLASTICA. LAMINA 34.

Se presenta una comparación (sección longitudinal) entre la densidad de cloroplastos en una hoja de

bandera de una siembra invernal de Triticum monococcum cultivado en Inglaterra y otra de Triticum aestivum c.v. Kolibri, en siembra de primavera, cultivado en Barcelona. Por otra parte, la morfología de los cloroplastos del trigo cultivado en Inglaterra (alargados y estrechos), frente a los del trigo cultivado en Barcelona (más cortos y anchos y con más acúmulo de almidón), responden claramente en el primero a unas condiciones de menos luz durante su crecimiento.

La LAMINA 35 es completamente independiente de las anteriores, presentando unas microfotografías de una división mitocondrial y de unos puentes plasmodésmicos, respectivamente.

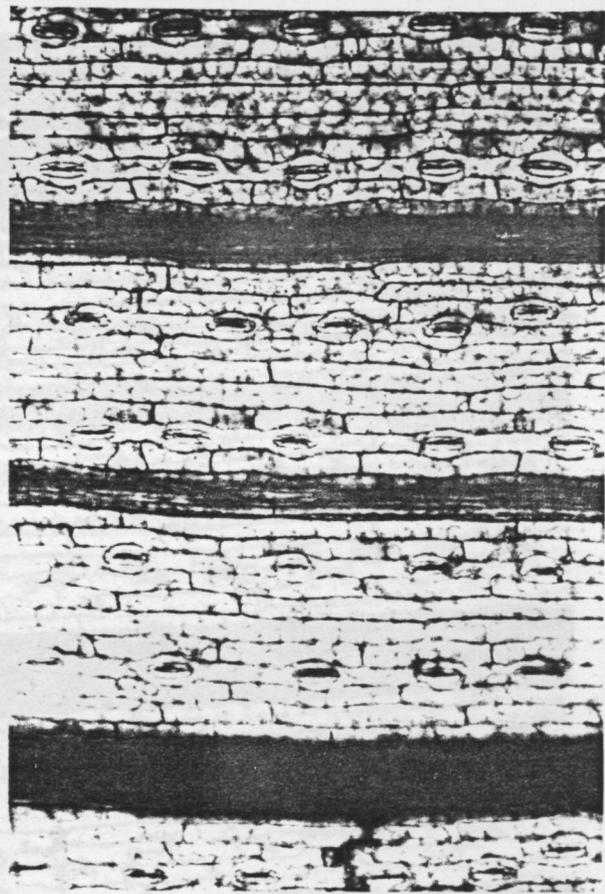
RELACION DE SIMBOLOS UTILIZADOS

254

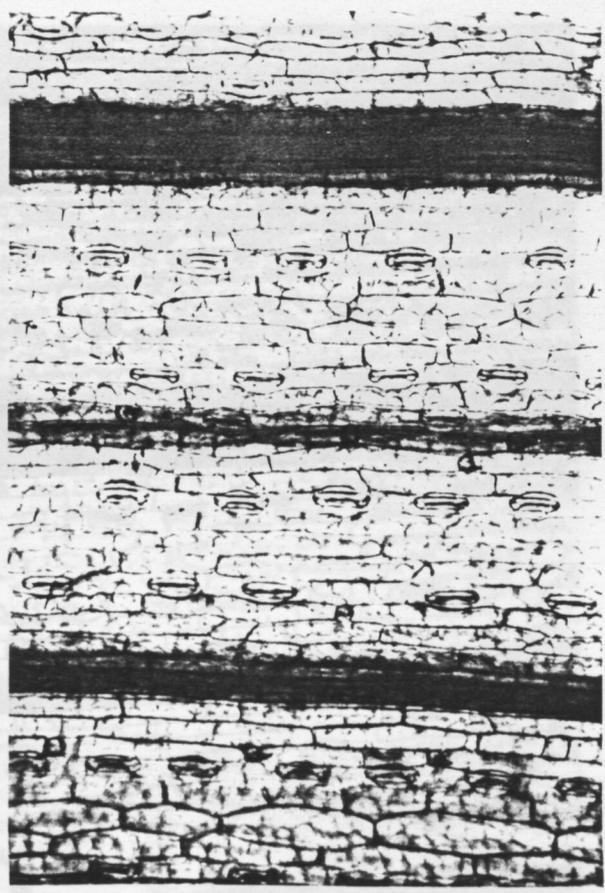
e	estoma
t	tricoma
v	vaso
c	célula epidérmica
cb	célula bulliforme
vt	vaso transversal
cf	cutícula festoneada
cg	célula de guarda
cs	célula subsidiaria
o	ostíolo
cc	capa cérea
csb	cámara subestomática
am	amiloplasto
ME	mesófilo
pv	parénquima de la vaina
rc	recubrimiento cutínico
gs	grana sombra
mn	membrana nuclear
r	ribosoma
to	tonoplasto
p	pared celular
lm	lámina media
pl	plasmalema
pe	peroxisoma
m	mitocondria
cl	cloroplasto
g	grana
ti	tilacoide
pd	plasmodesmo
ei	espacio intercelular
a	almidón
pg	plastoglóbulo
rp	retículo periférico
st	estroma
mc	membrana del cloroplasto
me	membrana de la mitocondria
va	vacuola
n	nucleo
nu	nucleolo
cr	crestas

2a. HOJA (vegetativo-"double ridge") - 3a. SIEMBRA (22-4-82)

envés

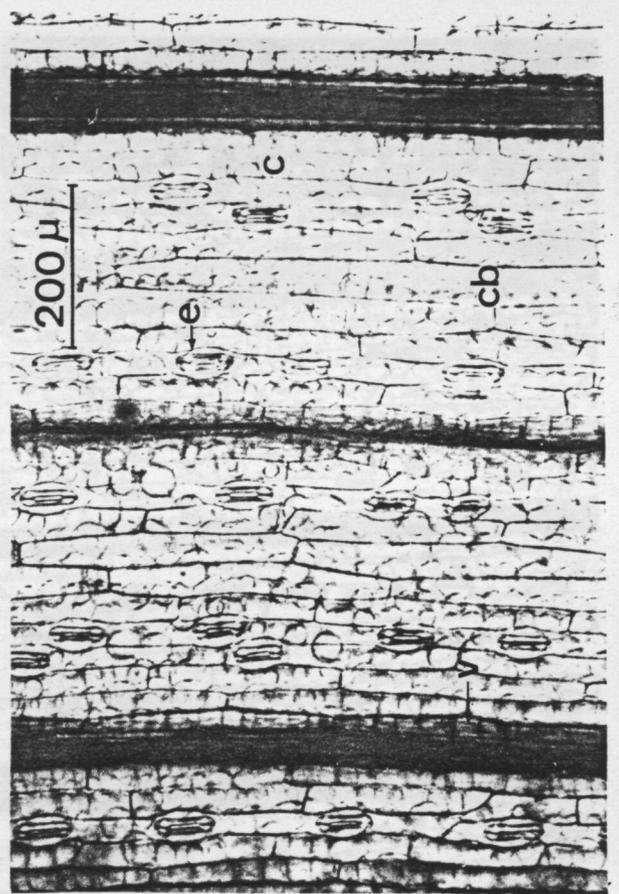


haz

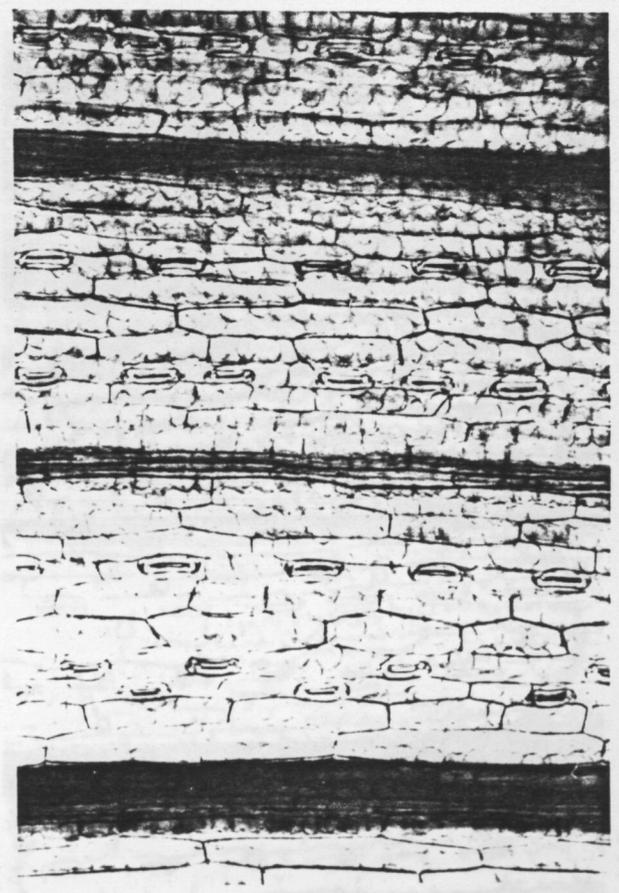


1a. HOJA (período vegetativo) - 3a. SIEMBRA (6-4-82)

envés



haz

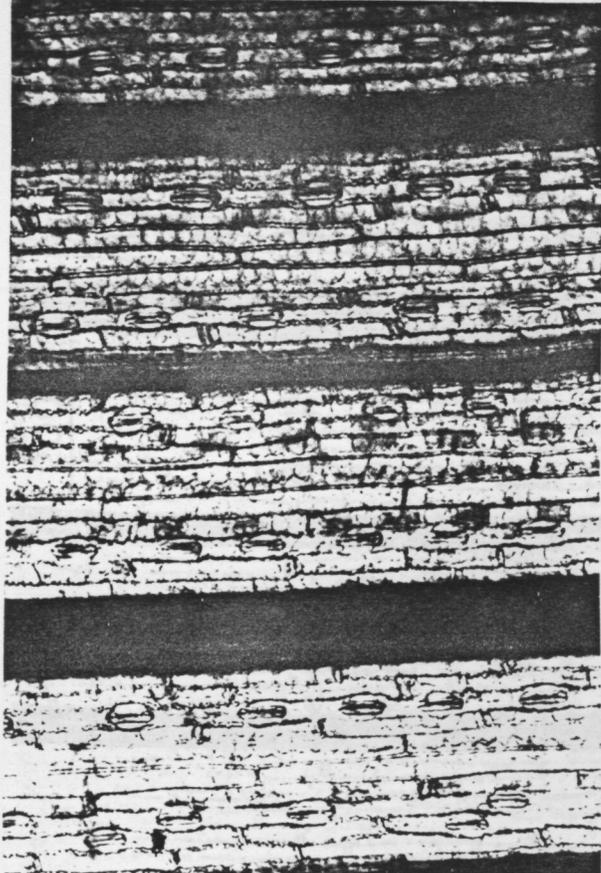


e=estoma; t=tricom; v=vaso; c=cel. epidérmica

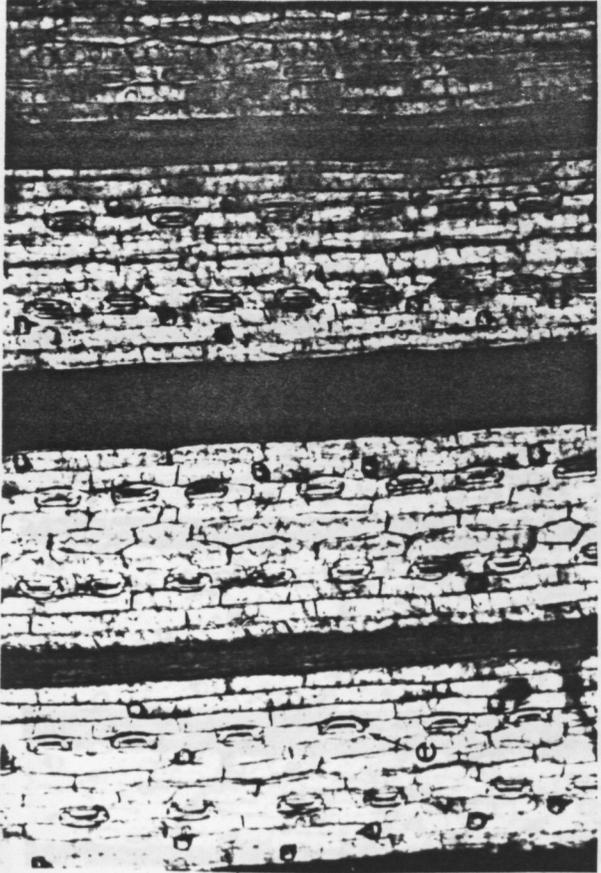
110 X

4a. HOJA (2º nudo) - 3a. SIEMBRA (8-5-82)

envés

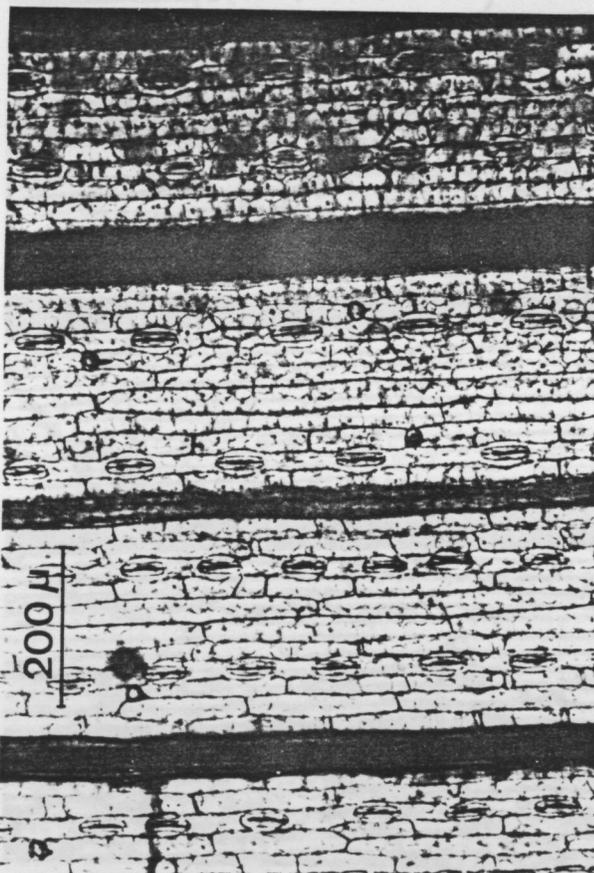


haz

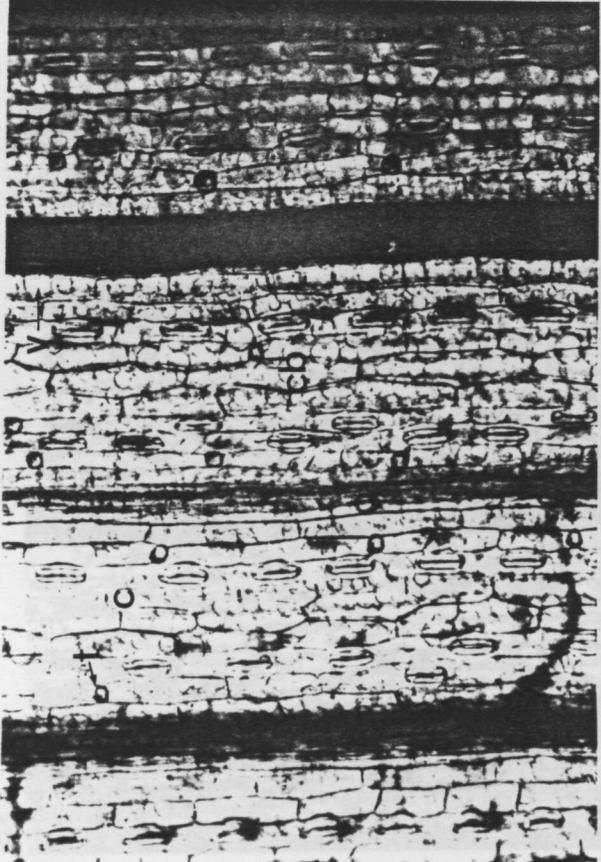


3a. HOJA (1er. nudo) - 3a. SIEMBRA (29-4-82)

envés



haz

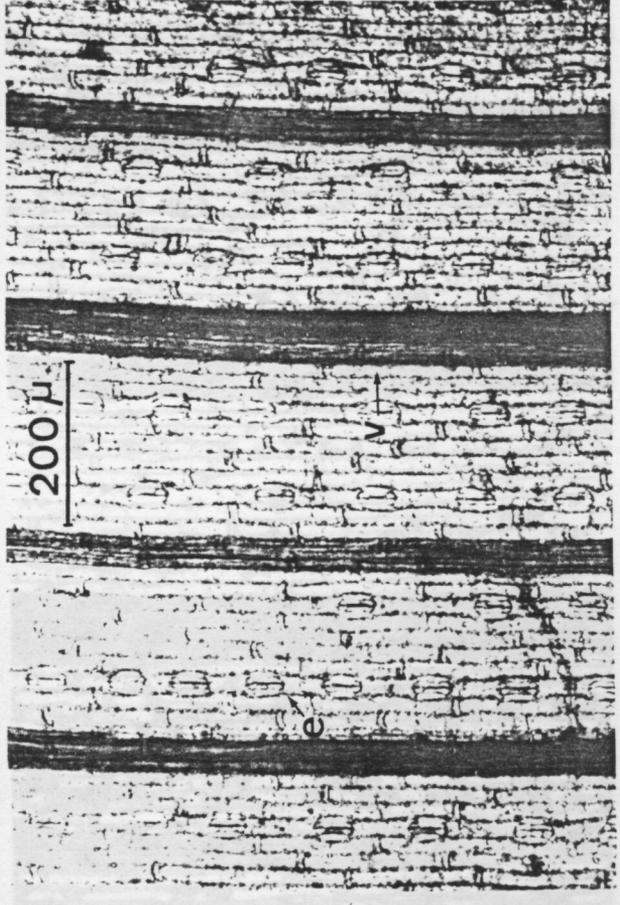


e=estoma; t=tricoma; v=vaso; c=cel. epidérmica

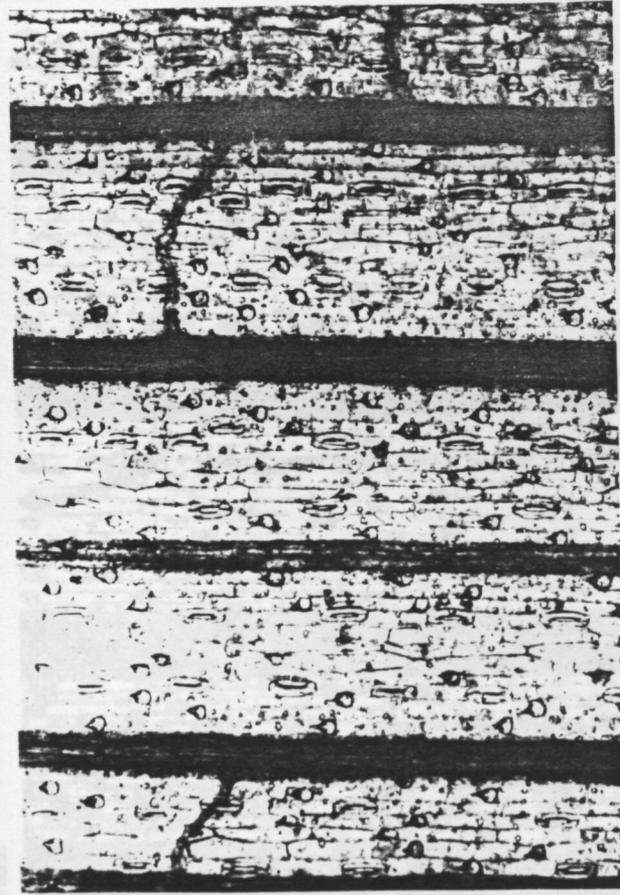
110 X

HOJA DE BANDERA (6a.hoja) - 3a. SIEMBRA (21-5-82)

envés

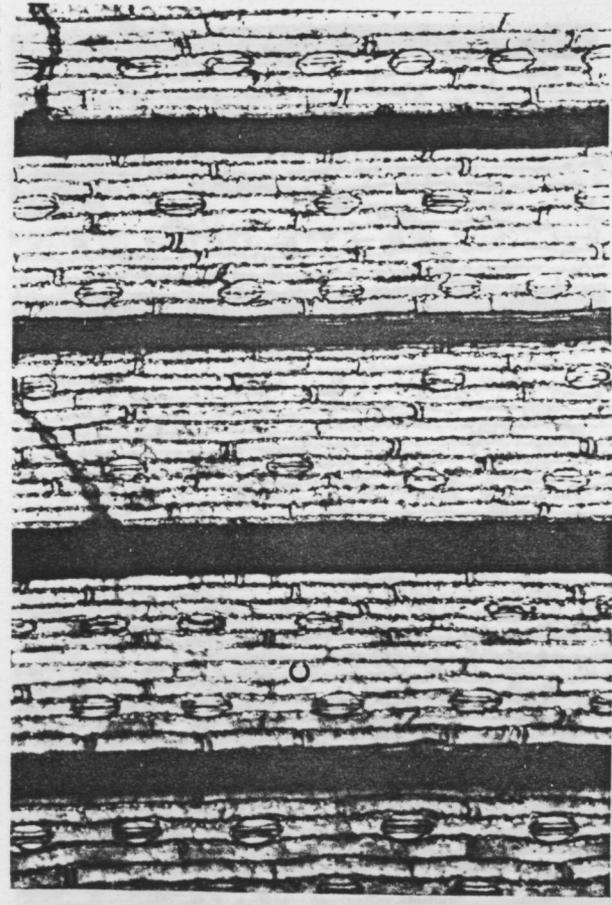


haz

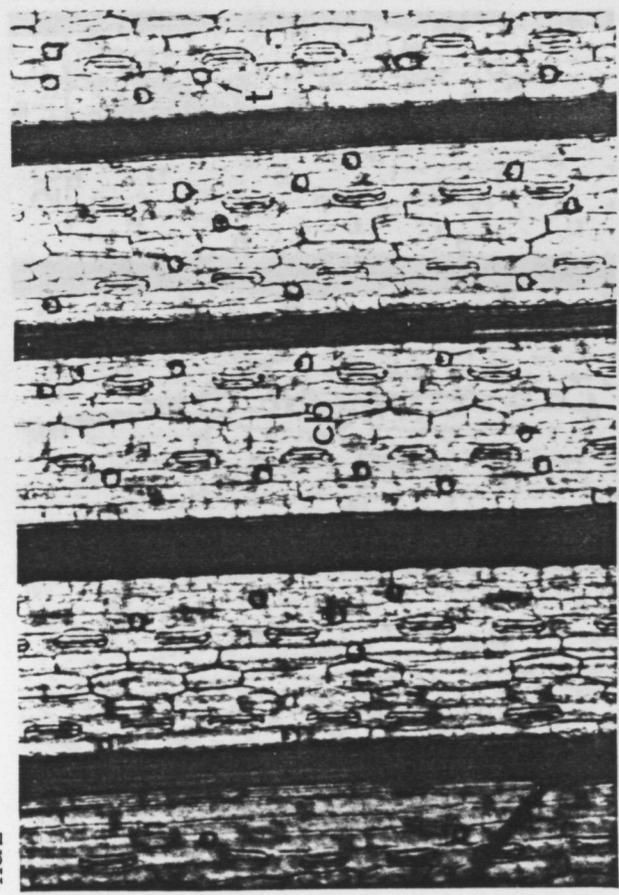


HOJA PENULTIMA (5a.hoja) - 3a. SIEMBRA (16-5-82)

envés



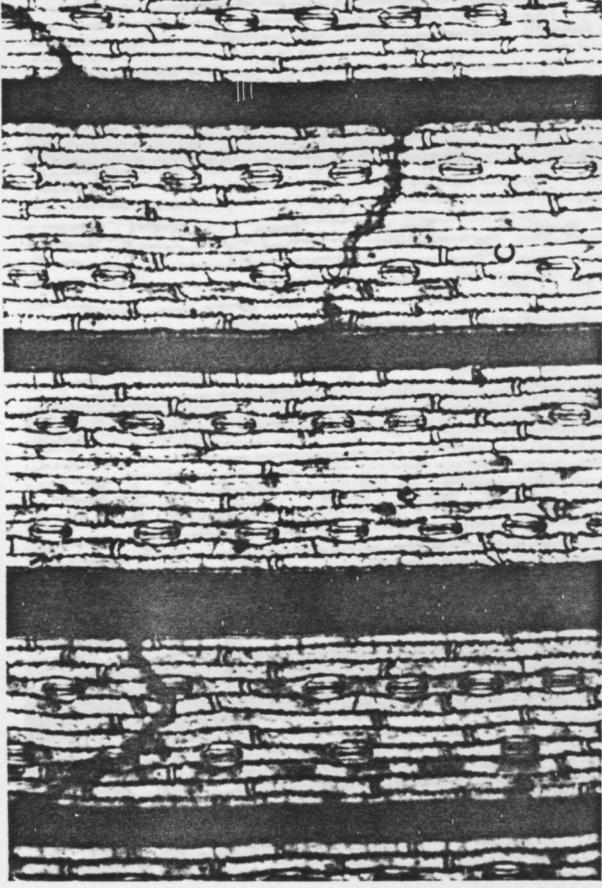
haz



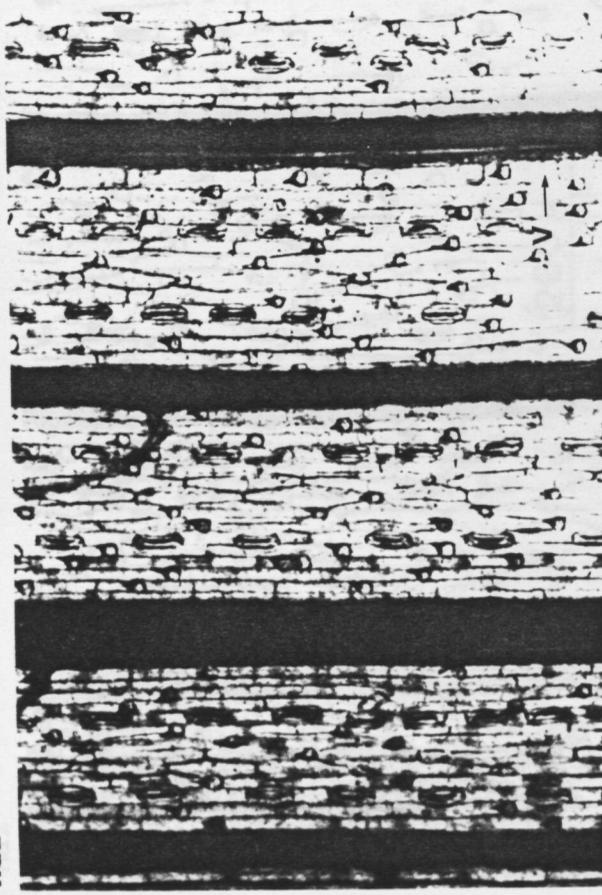
110 X

HOJA DE BANDERA - 2a. SIEMBRA (10-5-82)

envés

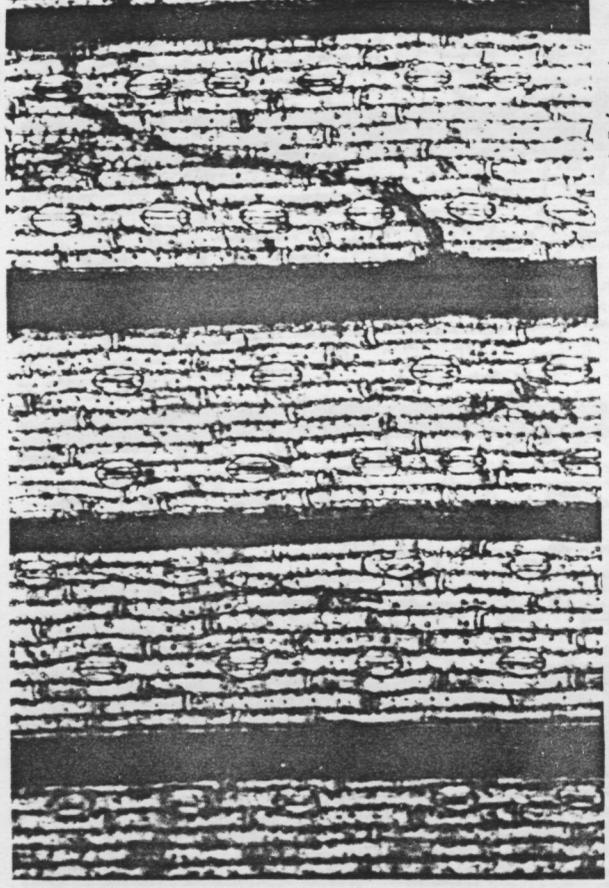


haz

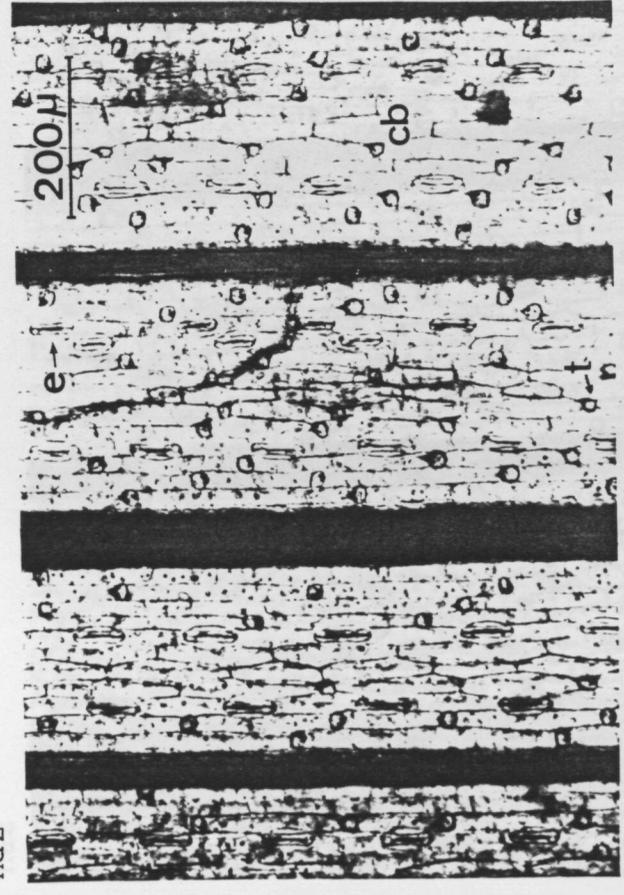


HOJA PENULTIMA - 2a. SIEMBRA (27-4-82)

envés



haz



e=estoma; t=tricom; v=vaso; c=cel. epidérmica

110 X