

UNIVERSIDAD DE BARCELONA

FACULTAD DE BIOLOGIA

" ESTUDIOS BIOQUIMICOS Y FISIOLÓGICOS DE LA SENESCENCIA  
FOLIAR EN HORDEUM Y TRITICUM "

Vº Bº

EL DIRECTOR



Tesis presentada por  
ISABEL FLECK BOU  
para optar al grado  
de Doctor en Biología,  
dirigida por el Catedrático  
Prof. Dr. Arturo  
Caballero López.

### 3.1.6.2.- RELACION CON LAS VARIACIONES FOTOSINTETICAS

Se buscó el grado de interdependencia entre la actividad de la Ru BP carboxilasa y las tasas de fotosíntesis netas obtenidas a lo largo del tiempo tras escisión foliar (apartado 3.1.2.)

Se realizaron ajustes a polinomios de 1<sup>er</sup> grado y 2<sup>o</sup> grado obteniéndose :

#### TRATAMIENTO CONTROL :

Ajuste lineal :

$$Y = -4,6 + 2,13X \quad r = 0,85$$

Polinomio 2<sup>o</sup> grado :

$$Y = 0,96 - 0,82X + 0,30X^2 \quad r = 0,87$$

(ver figuras Pag. 208 )

#### TRATAMIENTO KINETINA :

Ajuste lineal :

$$Y = -3,36 + 1,52X \quad r = 0,53 \quad (p < 0,05)$$

Polinomio 2<sup>o</sup> grado :

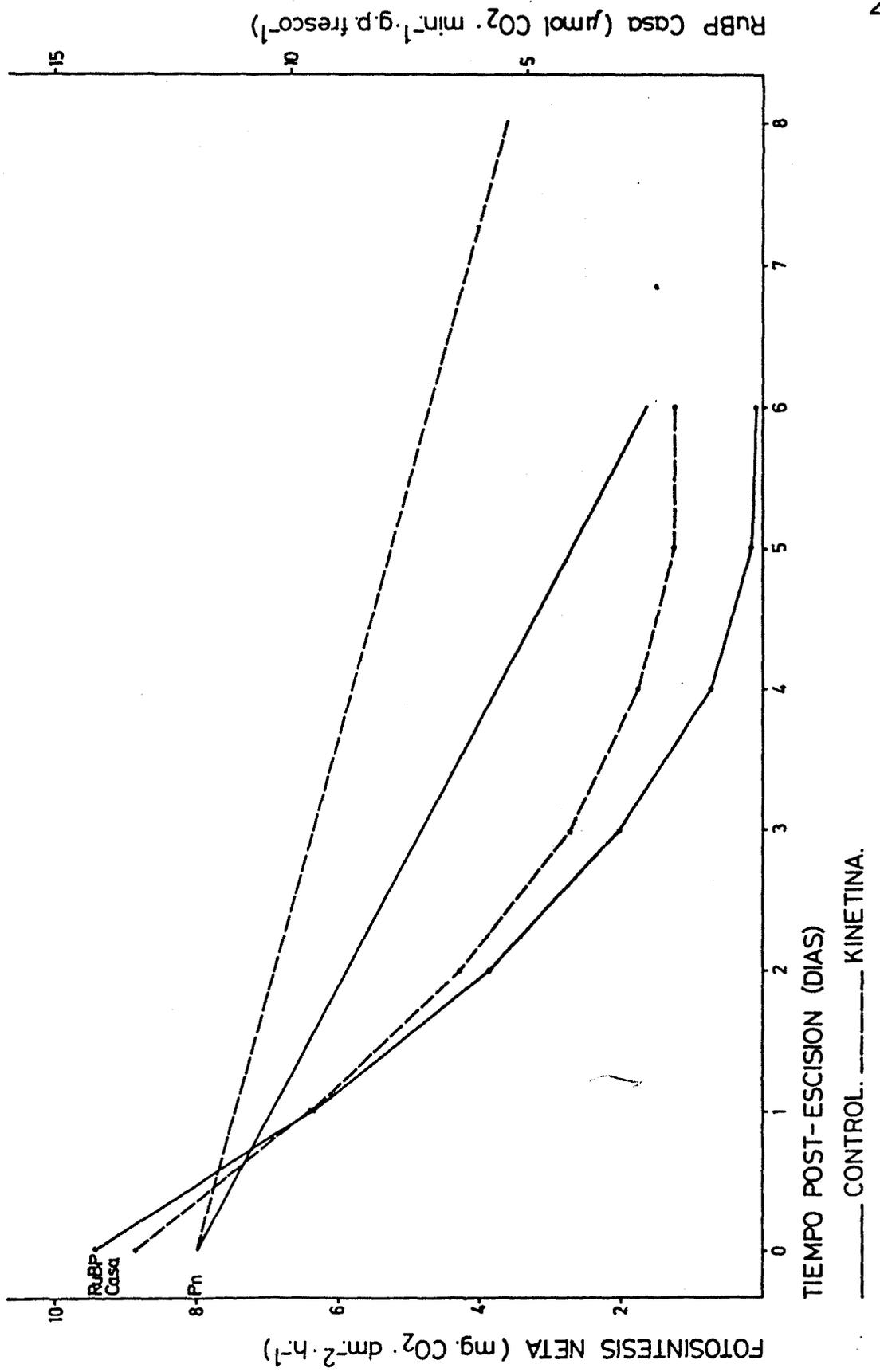
$$Y = -4,59 + 1,93X - 0,03X^2 \quad r = 0,53 \quad (p < 0,05)$$

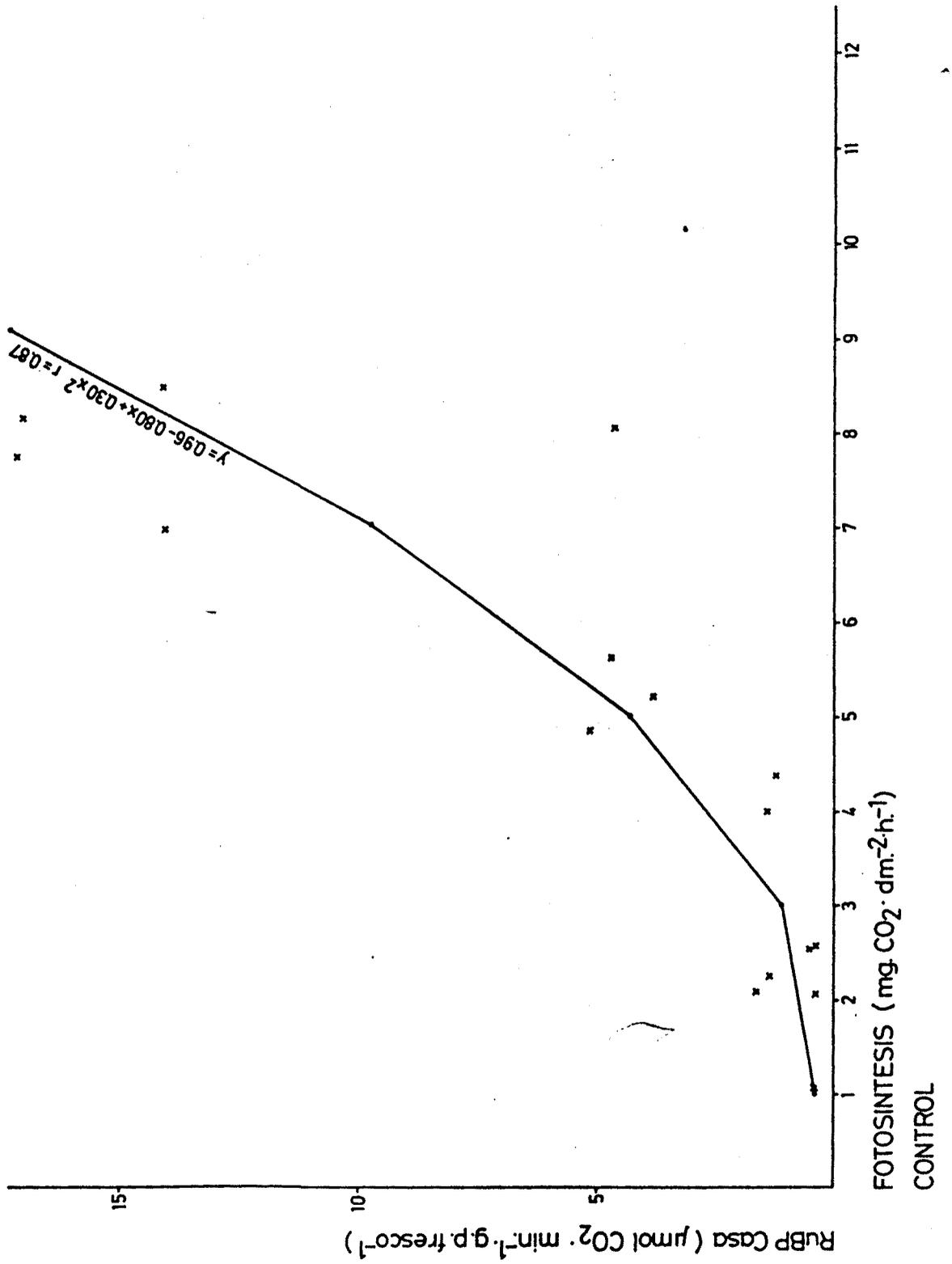
( ver figuras Pag. 209 )

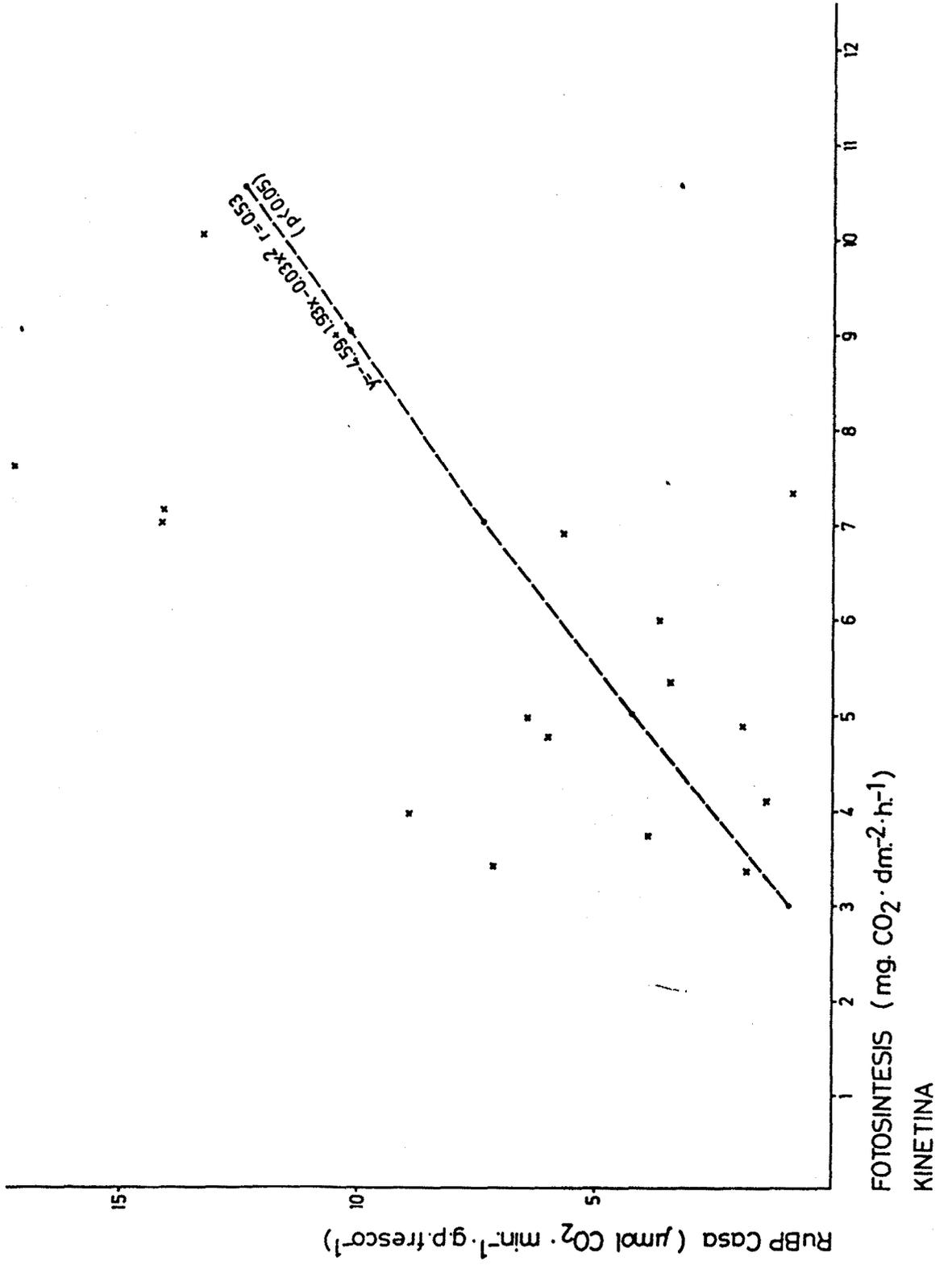
Si se observan los ajustes respecto a los puntos experimentales, se observa que en el control es claramente más adecuado el polinomio de 2<sup>o</sup> grado.

Asimismo se realizó la correlación entre los parámetros: fotosíntesis neta y actividad carboxilásica, tomando como valores, pares de puntos deducidos a partir de las ecuaciones teóricas de ambas variables.

( ver Gráfica Pag. 211, 212, 213, 214 )







Ecuaciones teóricas :

TRATAMIENTO CONTROL :

Fotosíntesis neta (mg CO<sub>2</sub>. dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>)

21% O<sub>2</sub> : Y = 8,116 - 1,069X (r = -0,94)

2,5% O<sub>2</sub> : Y = 11,376 - 1,419X (r = -0,96)

Ru BP casa (μmol CO<sub>2</sub>. min g.p.f<sup>-1</sup>)

Y = 14,26 - 5,15X + 0,47X<sup>2</sup> (r = -0,98)

TRATAMIENTO HORMONAL :

Fotosíntesis neta (mg CO<sub>2</sub>. dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>)

21% O<sub>2</sub> : Y = 8,121 - 0,579X (r = -0,90)

Ru BP casa (μmol CO<sub>2</sub>. min.gpf<sup>-1</sup>)

Y = 13,47 - 4,31X + 0,40X<sup>2</sup> (r = -0,94)

CORRELACIONES :

Tratamiento control :

Ajuste lineal :

Y = 3,22 + 0,36X (r = 0,95)

Polinomio 2º grado :

Y = 2,79 + 0,69X - 0,02X<sup>2</sup> (r = 0,98)

TRATAMIENTO HORMONAL :

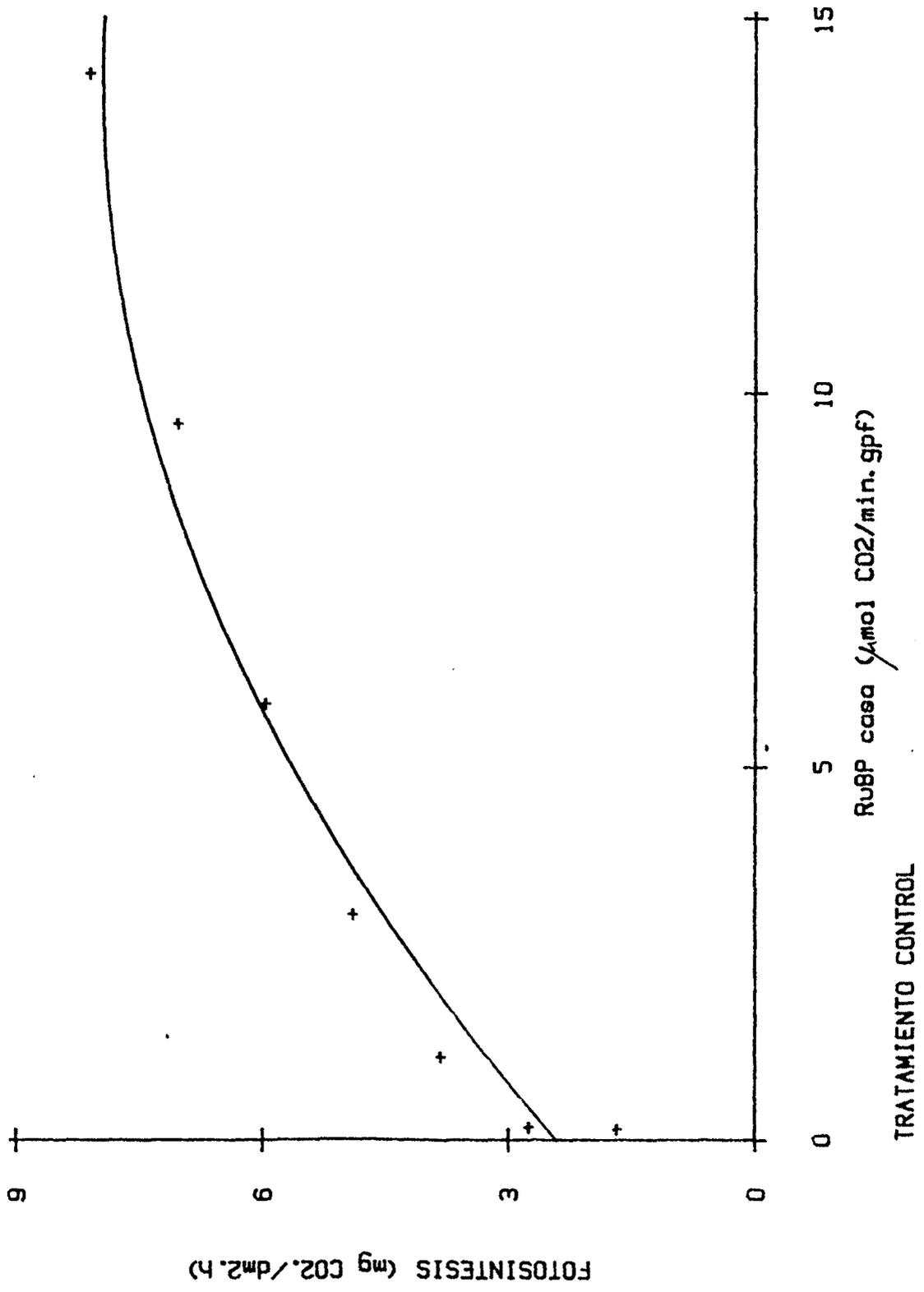
Ajuste lineal :

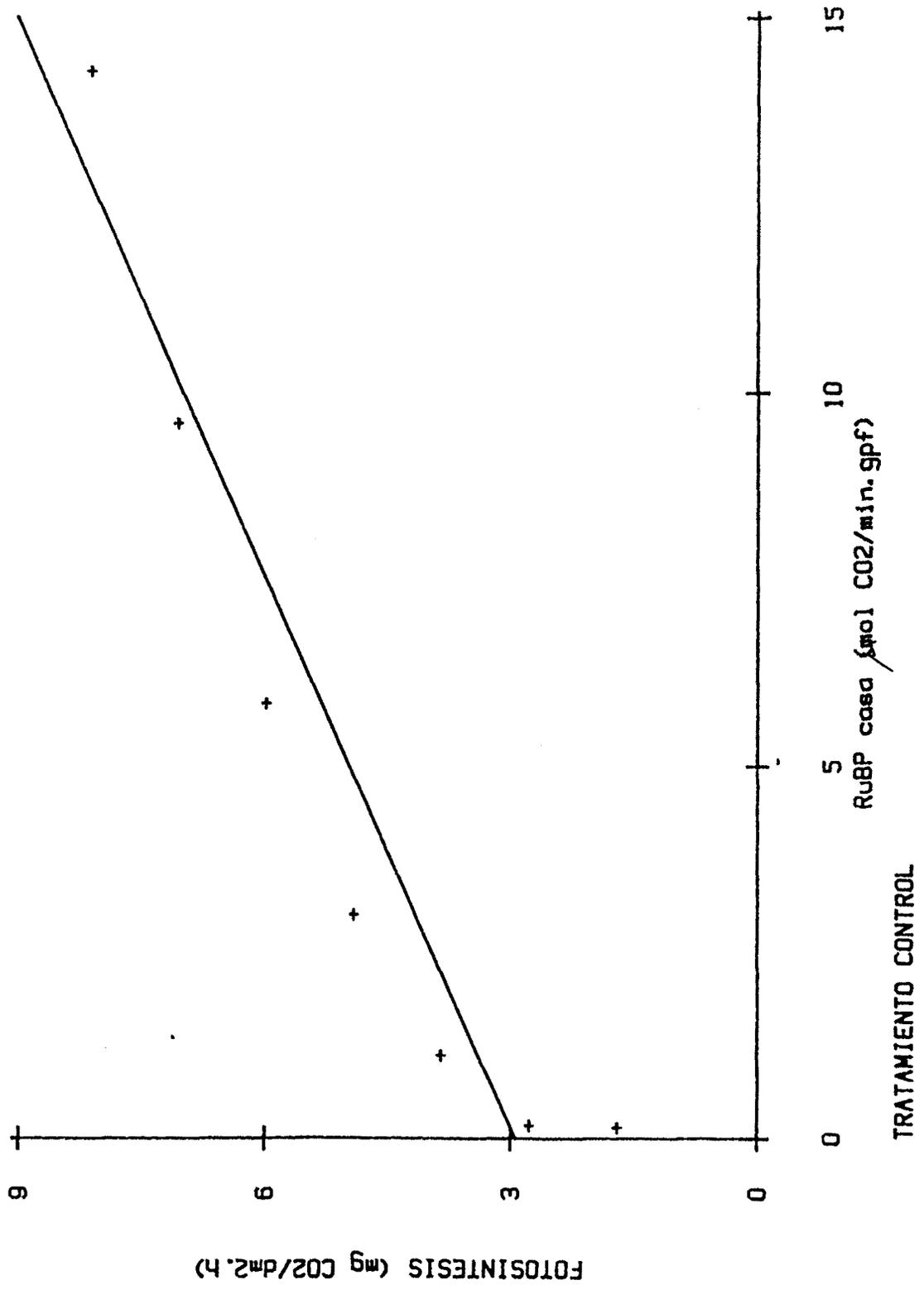
Y = 4,89 + 0,27X (r = 0,94)

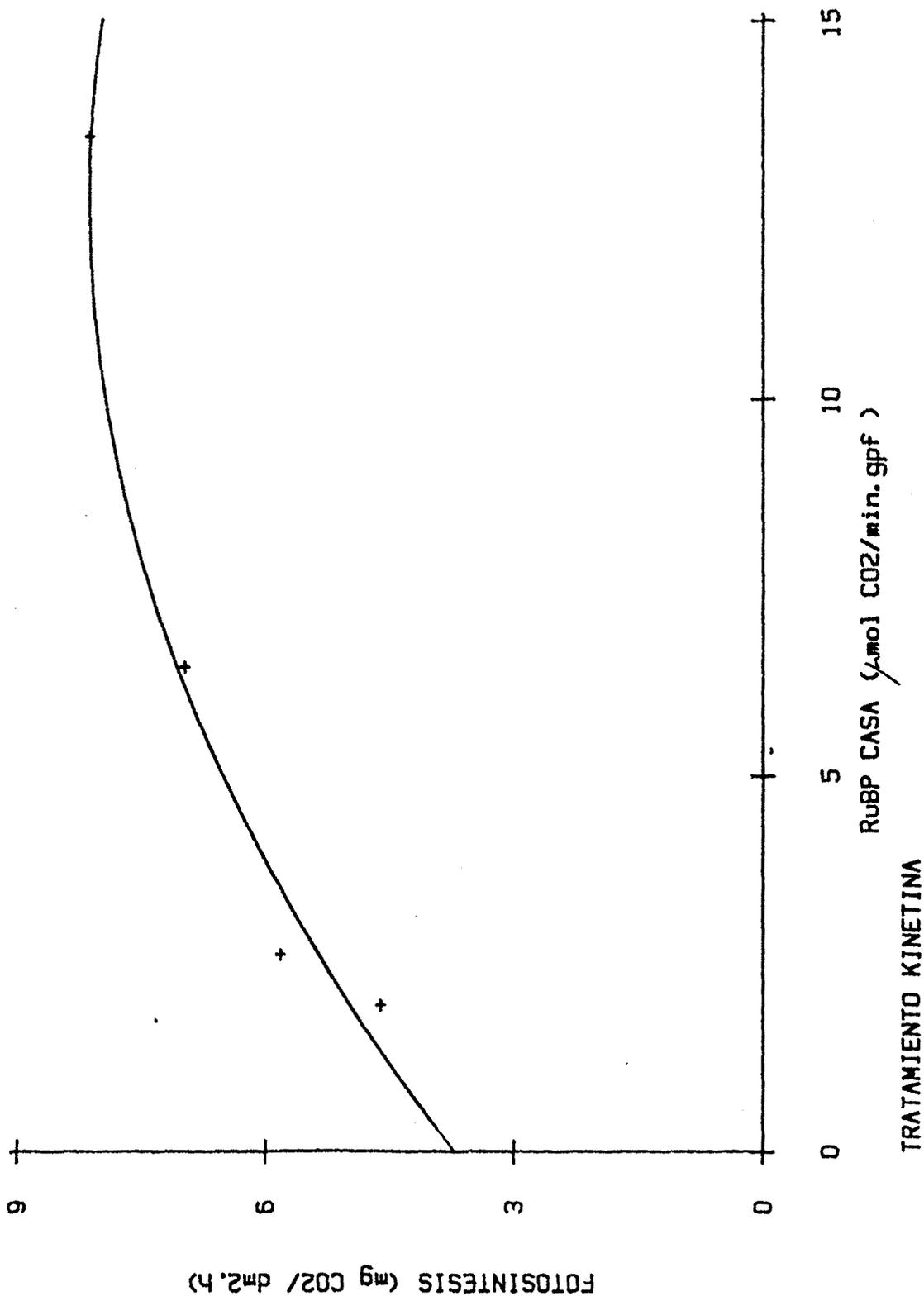
Polinomio 2º grado :

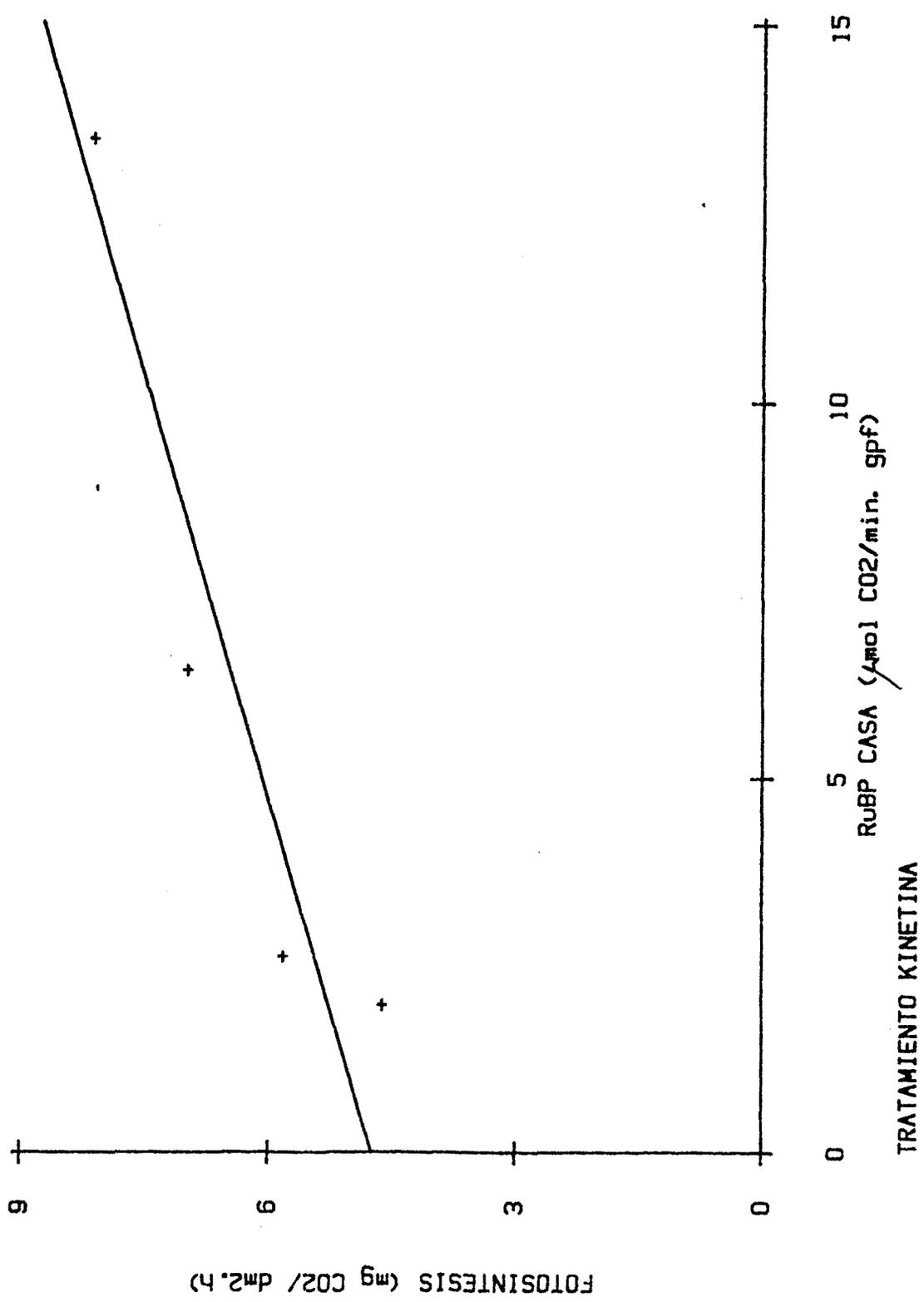
Y = 4,09 + 0,61X - 0,02X<sup>2</sup> (r = 0,97)

(figuras Pag. 211, 212, 213, 214 )









TRATAMIENTO KINETINA

### 3.1.6.3.- RELACION CON LAS VARIACIONES EN LOS P.C.CO<sub>2</sub>

Se buscó el grado de interdependencia entre la actividad de la Ru BP carboxilasa y los puntos de compensación obtenidos (apartado 3.1.3)

#### TRATAMIENTO CONTROL - 21% O<sub>2</sub>

Ajuste lineal :

$$Y = 80,93 - 2,55X \quad r = -0,73$$

Polinomio 2º grado :

$$Y = 92,13 - 9,80X + 0,45X^2 \quad r = -0,86$$

(figura Pag. 217 )

#### TRATAMIENTO CON KINETINA - 21% O<sub>2</sub>

Ajuste lineal :

$$Y = 60,03 - 0,86X \quad r = -0,51 \quad p < 0,01$$

Polinomio 2º grado :

$$Y = 60,55 - 0,83X - 0,002X^2 \quad r = -0,51 \quad p < 0,01$$

(figura Pag. 218)

Se realizaron también correlaciones entre los parámetros P.C.CO<sub>2</sub> y actividad carboxilásica tomando como valores, pares de puntos deducidos a partir de las ecuaciones teóricas de ambas variables. (ver apartados correspondientes)

Ecuaciones teóricas :

#### TRATAMIENTO CONTROL - 21% O<sub>2</sub>

$$\text{P.C.CO}_2 \text{ (ppm)} \quad Y = 47,47 \cdot e^{0,11x}$$

$$\text{Ru BP casa } (\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{gpf}^{-1})$$

$$Y = 14,26 - 5,15X + 0,47X^2$$

#### TRATAMIENTO KINETINA - 21% O<sub>2</sub>

$$\text{P.C.CO}_2 \text{ (ppm)} \quad Y = 45,60 \cdot e^{0,06x}$$

$$\text{Ru BP casa } (\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{min} \cdot \text{g p f}^{-1})$$

$$Y = 13,47 - 4,31X + 0,40X^2$$



CORRELACIONES

Ru BP casa / P.C.CO<sub>2</sub>                      control 21% O<sub>2</sub>

Ajuste lineal :

$$Y = 80,85 - 2,71X \quad r = -0,91$$

Polinomio 2º grado :

$$Y = 85,09 - 5,98X + 0,24X^2 \quad r = -0,96$$

(figura Pag. 219 )

Ru BP casa / P.C.CO<sub>2</sub>                      Kinetina 21% O<sub>2</sub>

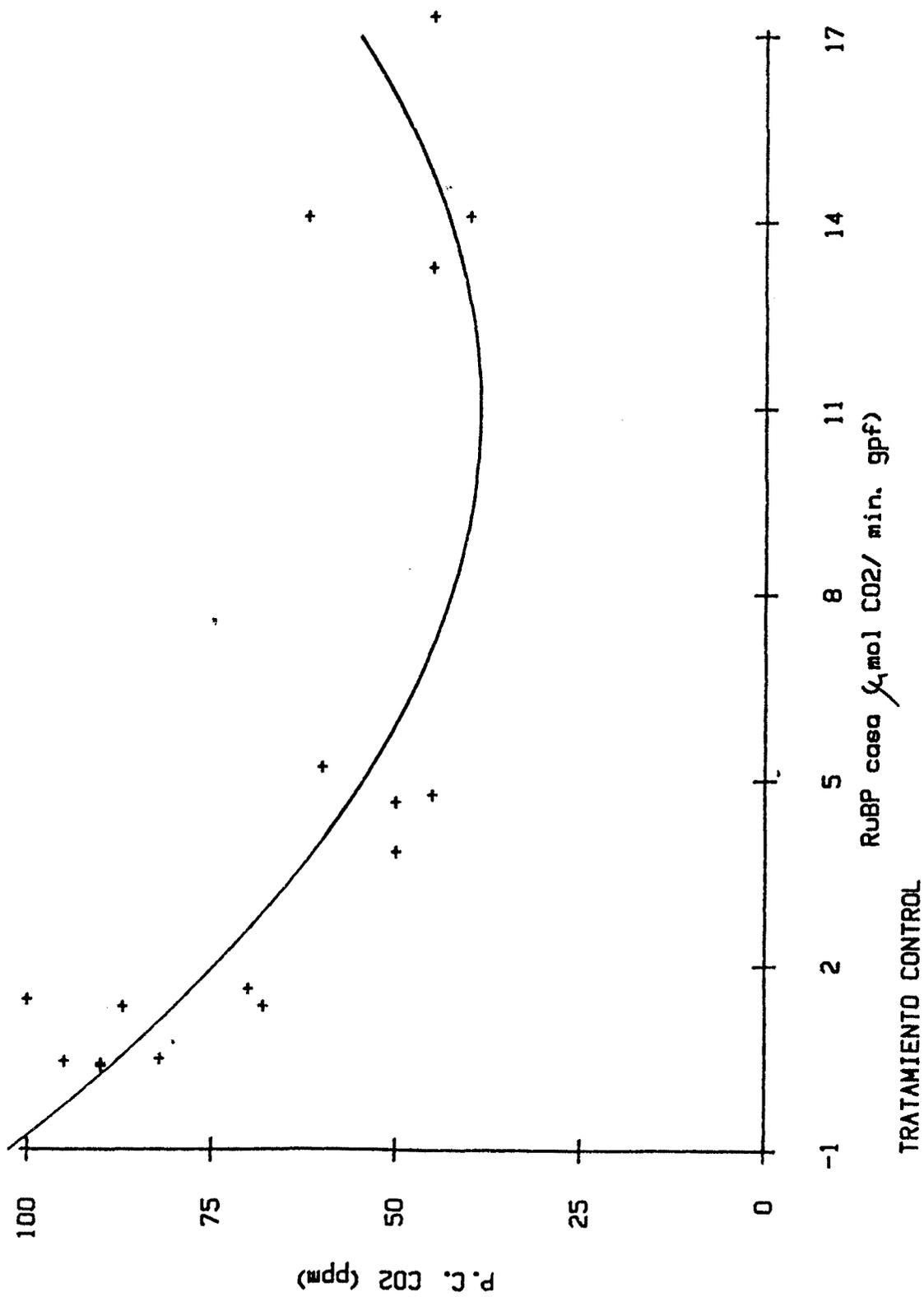
Ajuste lineal :

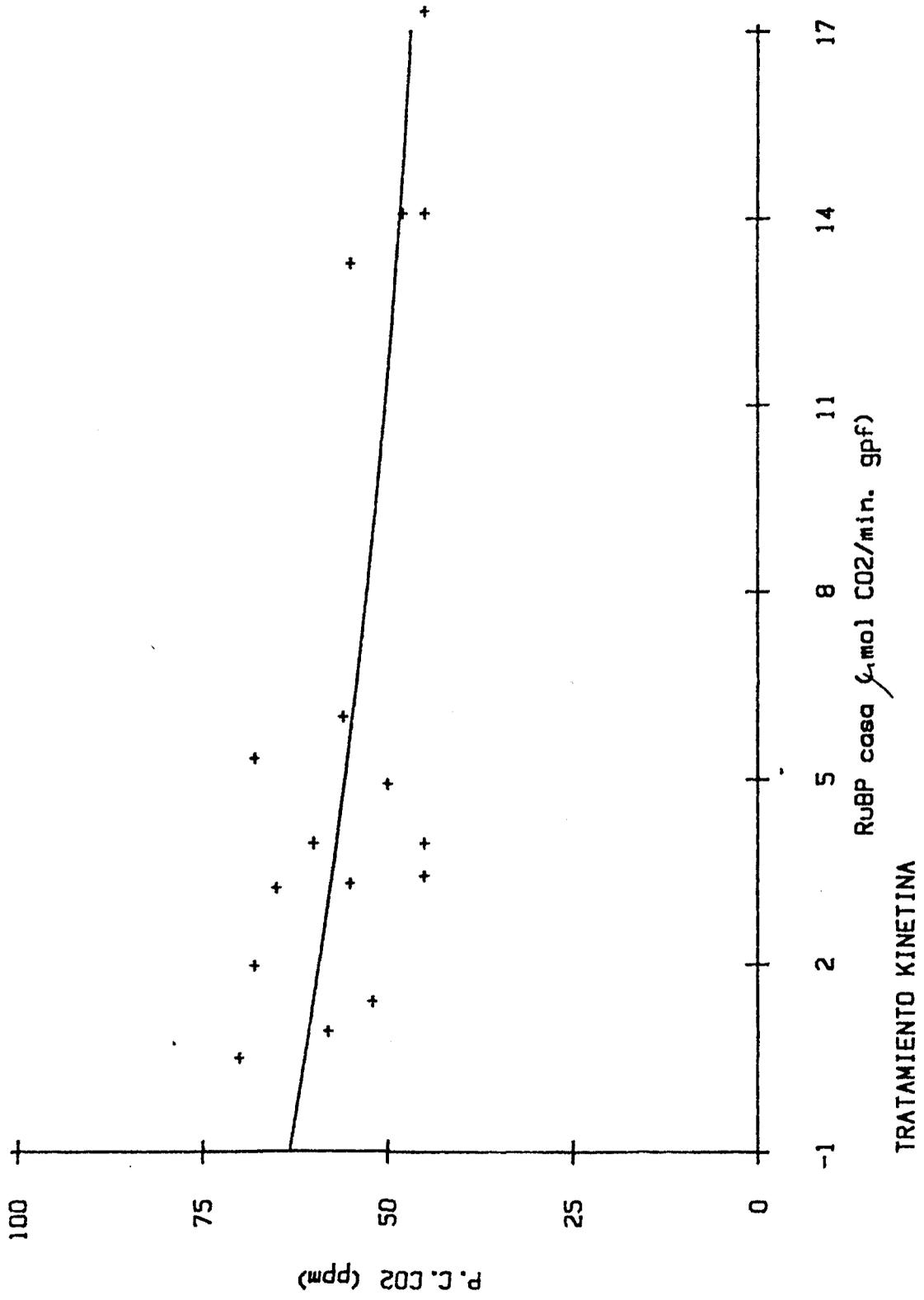
$$Y = 63,51 - 1,49X \quad r = 0,92$$

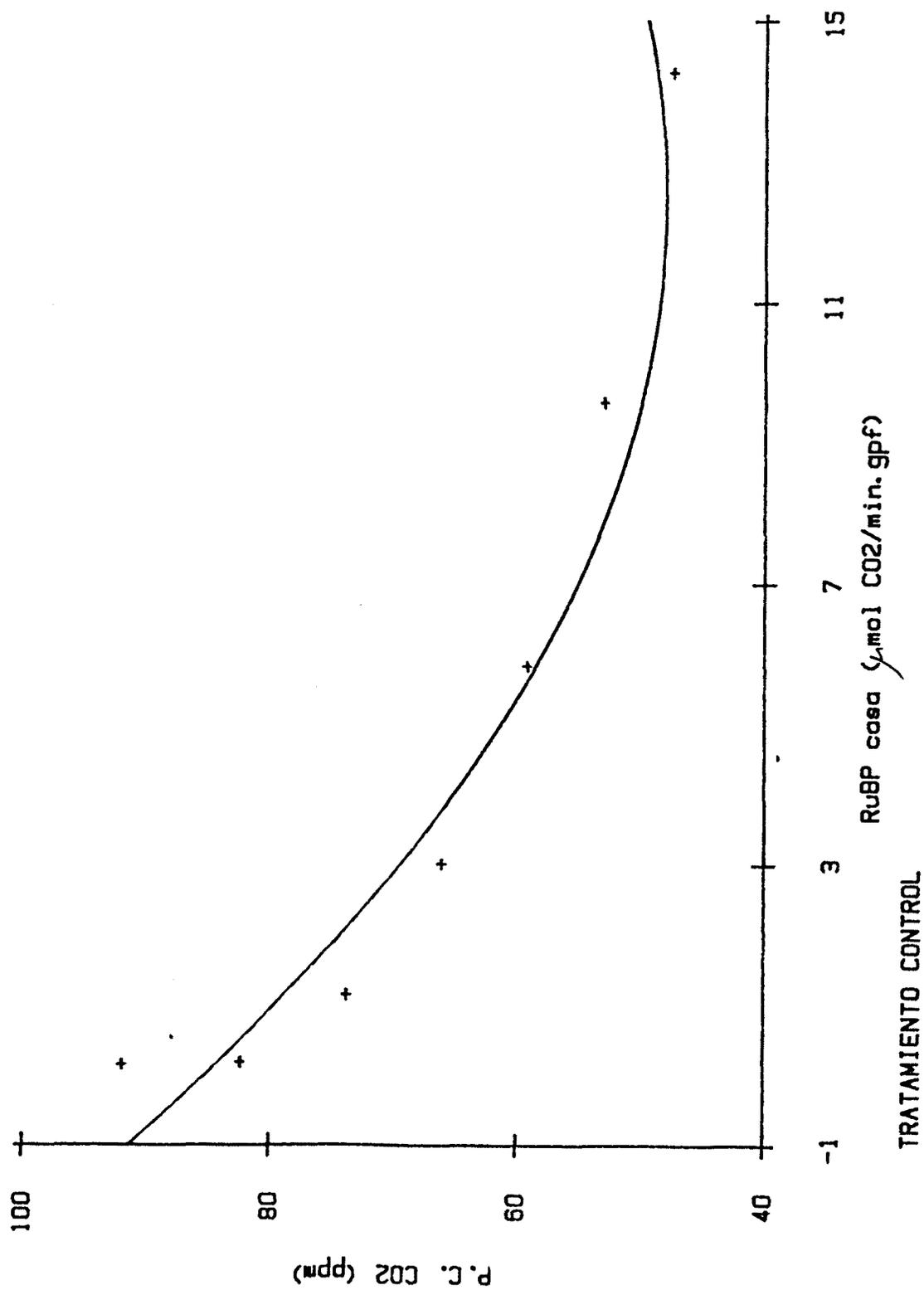
Polinomio 2º grado :

$$Y = 68,62 - 3,65X + 0,15X^2 \quad r = 0,97$$

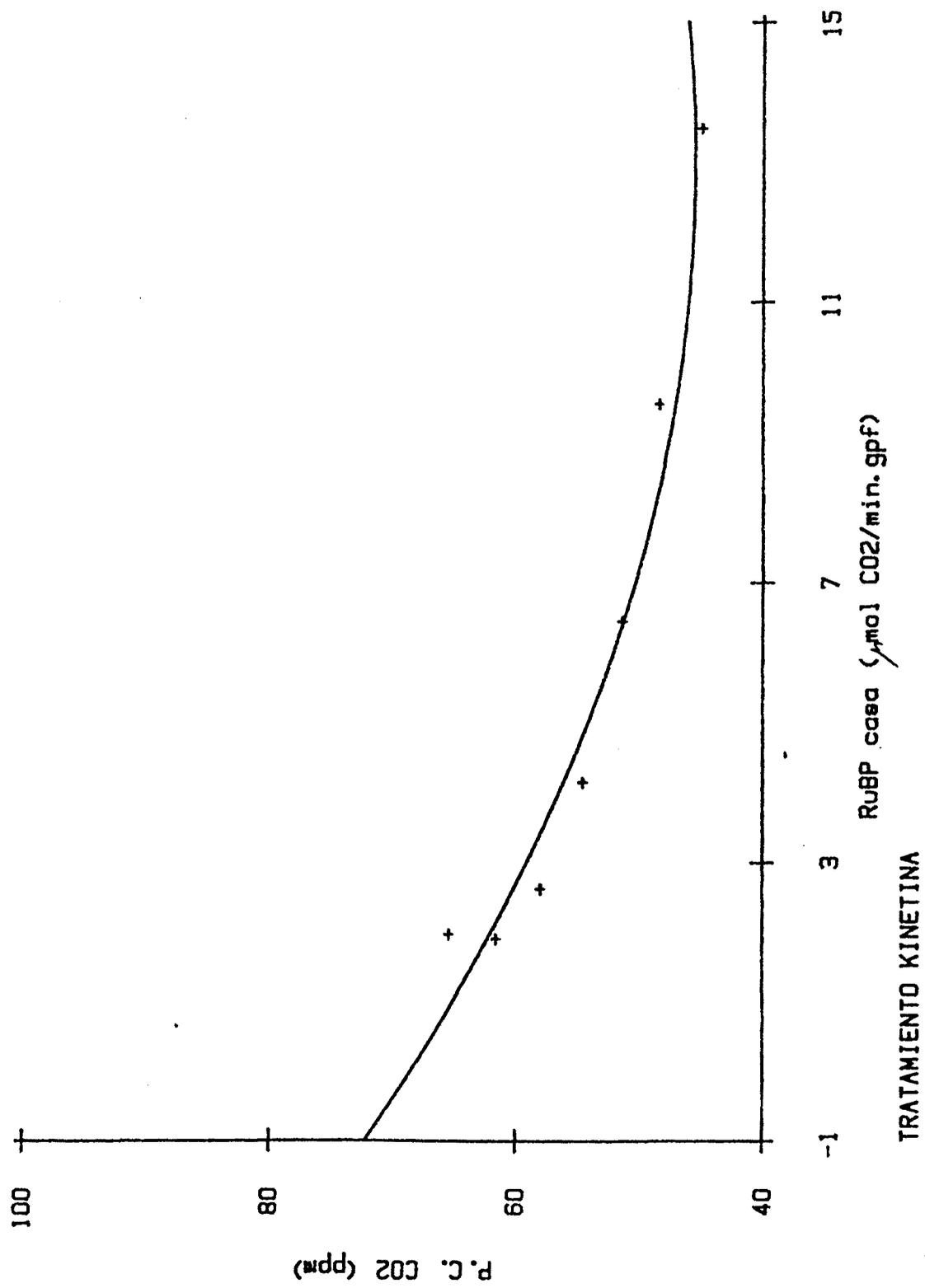
(figura Pag. 220 ).







TRATAMIENTO CONTROL



#### 3.1.6.4.- RELACION CON LAS VARIACIONES EN PROTEINAS SOLUBLES

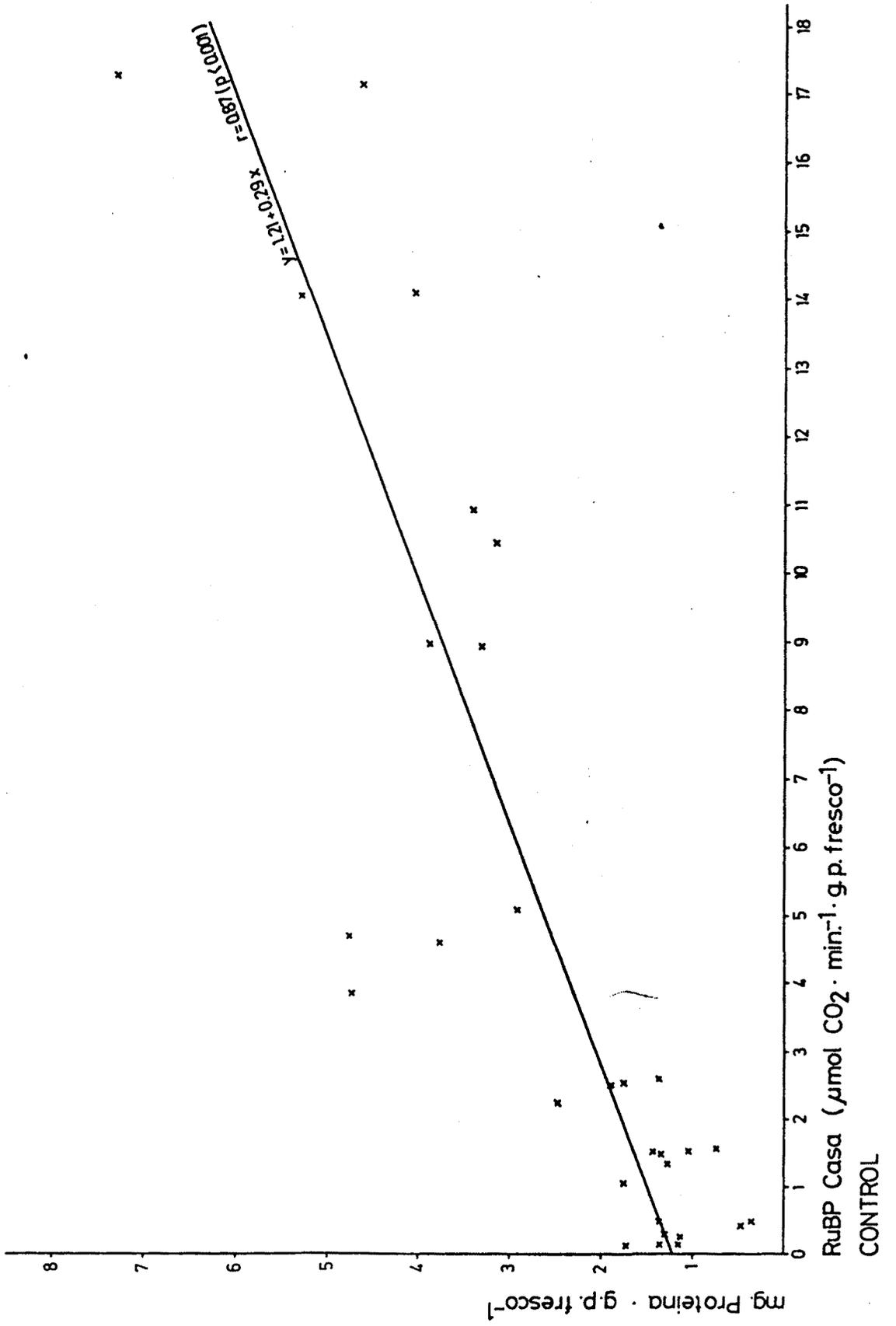
Se buscó el grado de interrelación entre la actividad de la Ru BP carboxilasa y el nivel de proteínas solubles a lo largo del tiempo post-escisión foliar, obteniéndose :

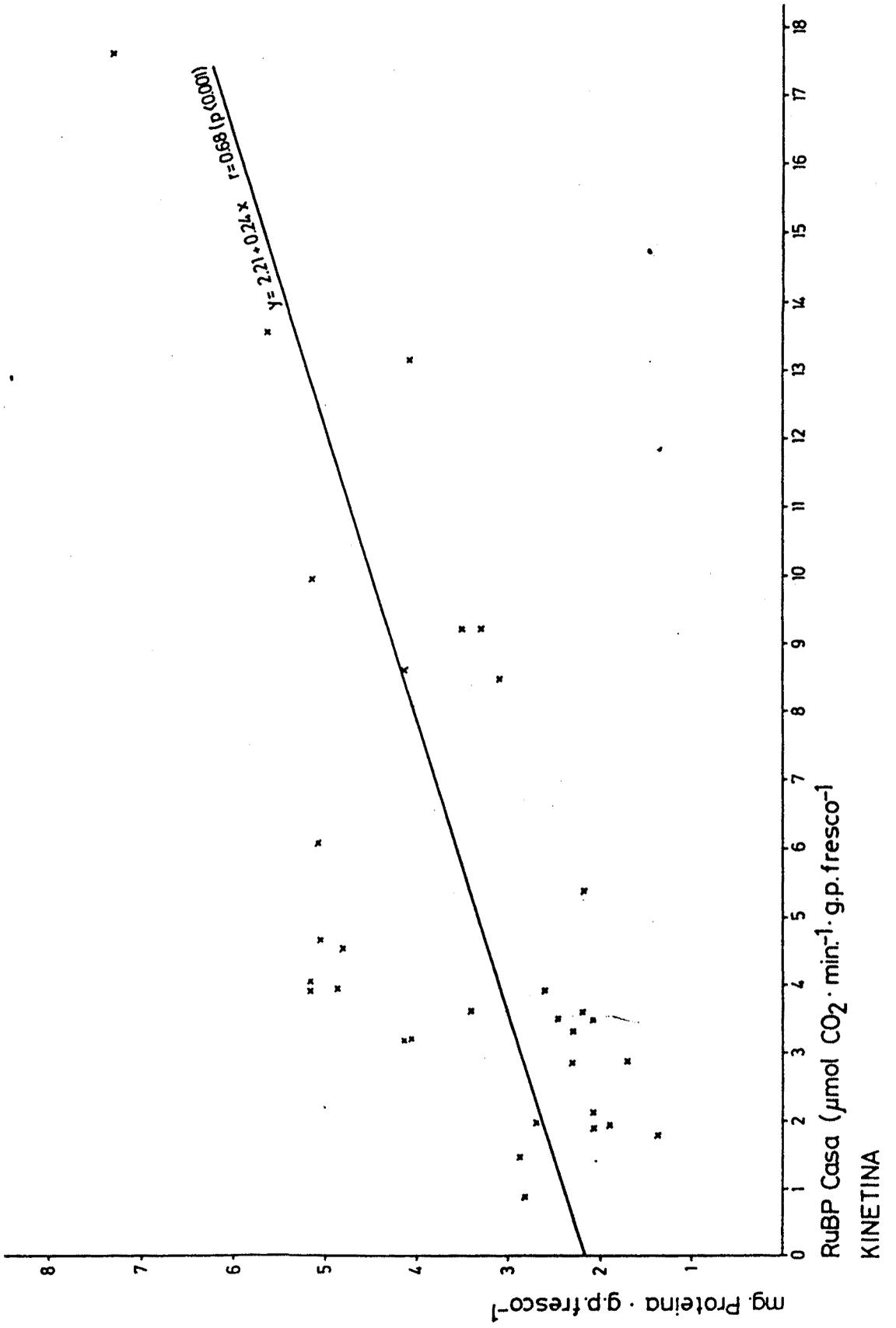
##### TRATAMIENTO CONTROL :

Recta de regresión :  $Y = 1,21 + 0,29X$  (r = 0,87)  
(figura Pag. 222 )

##### TRATAMIENTO CON KINETINA :

Recta de regresión :  $Y = 2,21 + 0,24X$  (r = 0,69)  
(p < 0,001)  
(figura Pag. 223 )





3.1.7.- VARIACIONES EN PROTEINAS SOLUBLES A LO LARGO DEL TIEMPO POST-ESCISION FOLIAR

3.1.7.1.- EFECTO DEL TRATAMIENTO CON KINETINA (10ppm)

DIA	TRATAMIENTO	mg proteína/			% proteína		
		gpf <sup>-1</sup>	$\bar{X}$	s	gpf <sup>-1</sup>	$\bar{X}$	s
0	control	7,37			0,74		
0	"	4,06			0,41		
0	"	5,62			0,56		
			5,68	1,66		0,57	0,
1	control	3,90			0,39		
1	"	3,34			0,33		
1	"	3,21			0,32		
			3,48	0,36		0,35	0,
1	kinetina	4,13			0,41		
1	"	3,10			0,31		
1	"	3,31			0,33		
			3,51	0,54		0,35	0,
2	control	3,75			0,38		
2	"	4,75			0,48		
2	"	2,90			0,29		
			4,04	0,89		0,40	0,
2	kinetina	5,20			0,52		

DIA	TRATAMIENTO	mg proteína /			% proteína		
		gpf <sup>-1</sup>	$\bar{X}$	s	gpf <sup>-1</sup>	$\bar{X}$	s
2	kinetina	4,20			0,42		
2	"	5,15			0,52		
			4,85	0,56		0,49	0,06
3	control	1,30			0,13		
3	"	1,73			0,17		
3	"	2,51			0,25		
			1,85	0,62		0,19	0,06
3	kinetina	3,06			0,31		
3	"	2,03			0,20		
3	"	2,00			0,20		
3	"	2,18			0,22		
			2,32	0,50		0,23	0,06
4	control	0,75			0,08		
4	"	1,01			0,11		
4	"	1,28			0,13		
4	"	1,37			0,14		
			1,10	0,28		0,11	0,06
4	kinetina	2,63			0,26		
4	"	1,69			0,17		

DIA	TRATAMIENTO	mg proteína /			% proteína		
		gpf <sup>-1</sup>	$\bar{X}$	s	gpf <sup>-1</sup>	$\bar{X}$	s
4	kinetina	2,43			0,24		
4	"	2,24			0,22		
			2,24	0,40		0,22	0,04
5	control	1,01			0,10		
5	"	1,43			0,14		
5	"	1,88			0,19		
5	"	1,83			0,18		
			1,54	0,40		0,15	0,04
5	kinetina	3,45			0,35		
5	"	2,18			0,22		
5	"	2,33			0,23		
5	"	2,33			0,23		
			2,57	0,59		0,26	0,06
6	control	0,66			0,07		
6	"	0,48			0,05		
6	"	1,19			0,12		
6	"	1,31			0,13		
			0,91	0,40		0,09	0,04

DIA	TRATAMIENTO	mg proteína /			% proteína		
		gpf <sup>-1</sup>	$\bar{X}$	s	gpf <sup>-1</sup>	$\bar{X}$	s
6	kinetina	1,94			0,19		
6	"	1,39			0,14		
6	"	2,85			0,29		
6	"	2,93			0,30		
			2,28	0,74		0,23	0,07
7	control	1,73			0,17		
7	"	1,10			0,11		
			1,41	0,44		0,14	0,04
7	kinetina	2,70			0,27		
7	"	2,29			0,23		
7	"	2,24			0,22		
7	"	1,73			0,17		
			2,24	0,40		0,22	0,04

A continuación se realizó un ajuste lineal de los resultados, obteniéndose :

TRATAMIENTO CONTROL :

$$Y = 4,72 - 0,65X \quad r = -0,82 \quad p < 0,001$$

TRATAMIENTO CON KINETINA :

$$Y = 4,65 - 0,42X \quad r = -0,70 \quad p < 0,001$$

(ver gráficas Pag.

Asimismo se realizó un análisis de la varianza de 2 vías para observar si existían diferencias significativas :

- A lo largo del tiempo tras escisión foliar
- Entre tratamientos (control-kinetina)
- Interacción entre tiempo y tratamiento.

Nº filas : 8 (días)

Nº columnas : 2 (control-kinetina)

Nº réplicas por casilla : 4

Los resultados fueron :

TIEMPO		$\bar{X}$ (mg proteína .g.p.f <sup>-1</sup> )
DIA 0	=	5,69
DIA 2	=	3,50
DIA 3	=	4,44
DIA 4	=	2,08
DIA 5	=	1,67
DIA 6	=	2,05

TIEMPO		$\bar{X}$	(mg proteína g.p.f <sup>-1</sup> )
DIA 7	=	1,59	
DIA 8	=	1,83	

Tratamiento control :  $\bar{X} = 2,50$

Tratamiento con kinetina :  $X = 3,21$

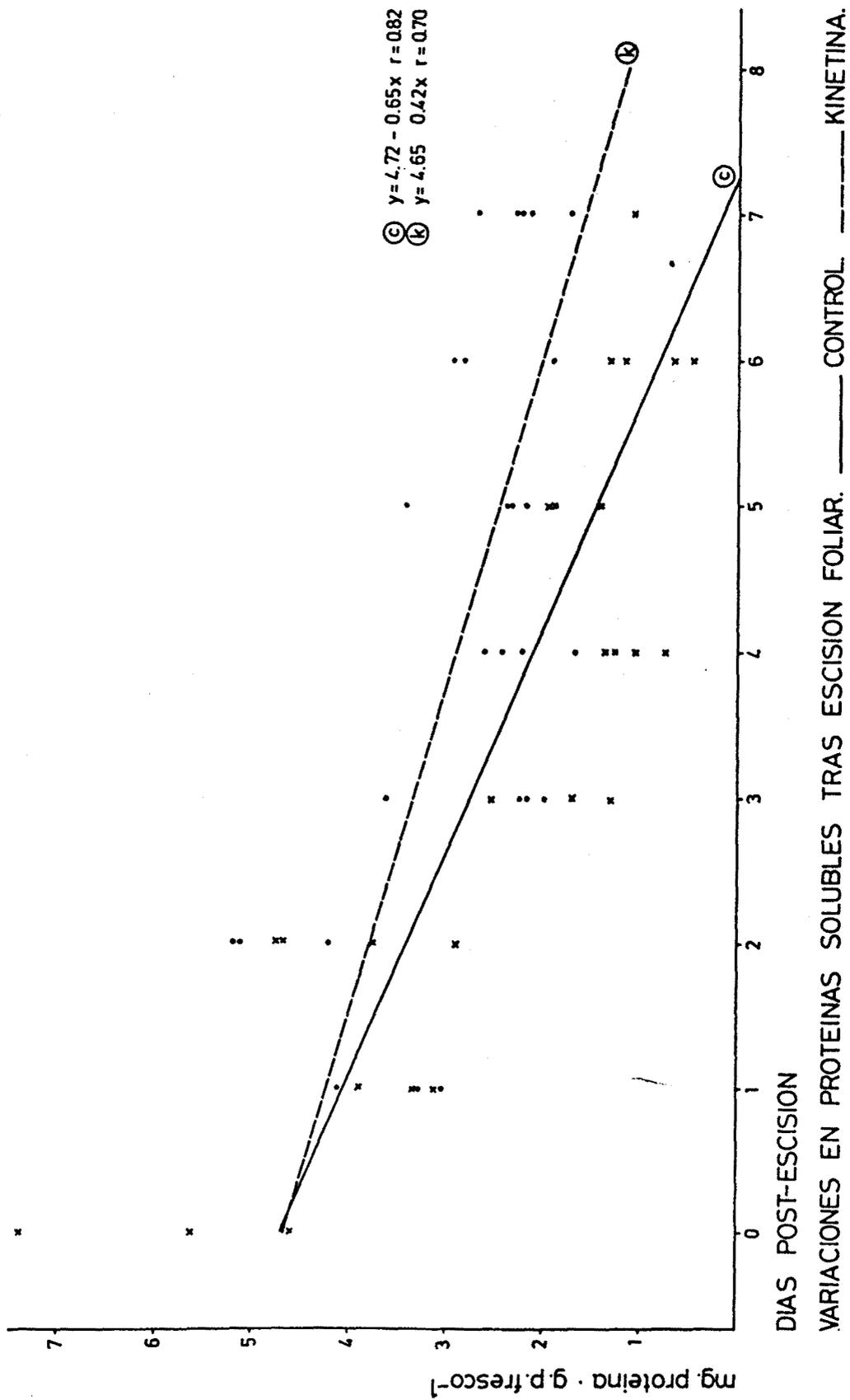
Media global = 2,86

ANALISIS DE LA VARIANZA :

Filas (días)            F = 41,6    (7,48 g.d.1)  
                               p < 0,001    Diferencias significativas

Columnas (tratamiento)    F = 18,0    (1,48 g.d.1)  
                                       p < 0,001    Diferencias significativas

Interacción            F = 1,1    (7,48 g.d.1)  
                               p > 0,5    Diferencias no significativas



### 3.1.7.2.- RELACION CON LAS VARIACIONES FOTOSINTETICAS

Se realizó un test para observar el grado de correlación entre la disminución de la fotosíntesis neta (apartado 3.1.2.) a lo largo del tiempo post-escisión y la disminución en proteínas solubles durante este periodo.

#### TRATAMIENTO CONTROL :

Los datos se ajustaron a una recta de regresión de ecuación :

$$Y = -0,81 + 0,74X$$

con un coeficiente de correlación  $r = 0,915$

( $p < 0,001$ ) (figura Pag. 233)

#### TRATAMIENTO CON KINETINA :

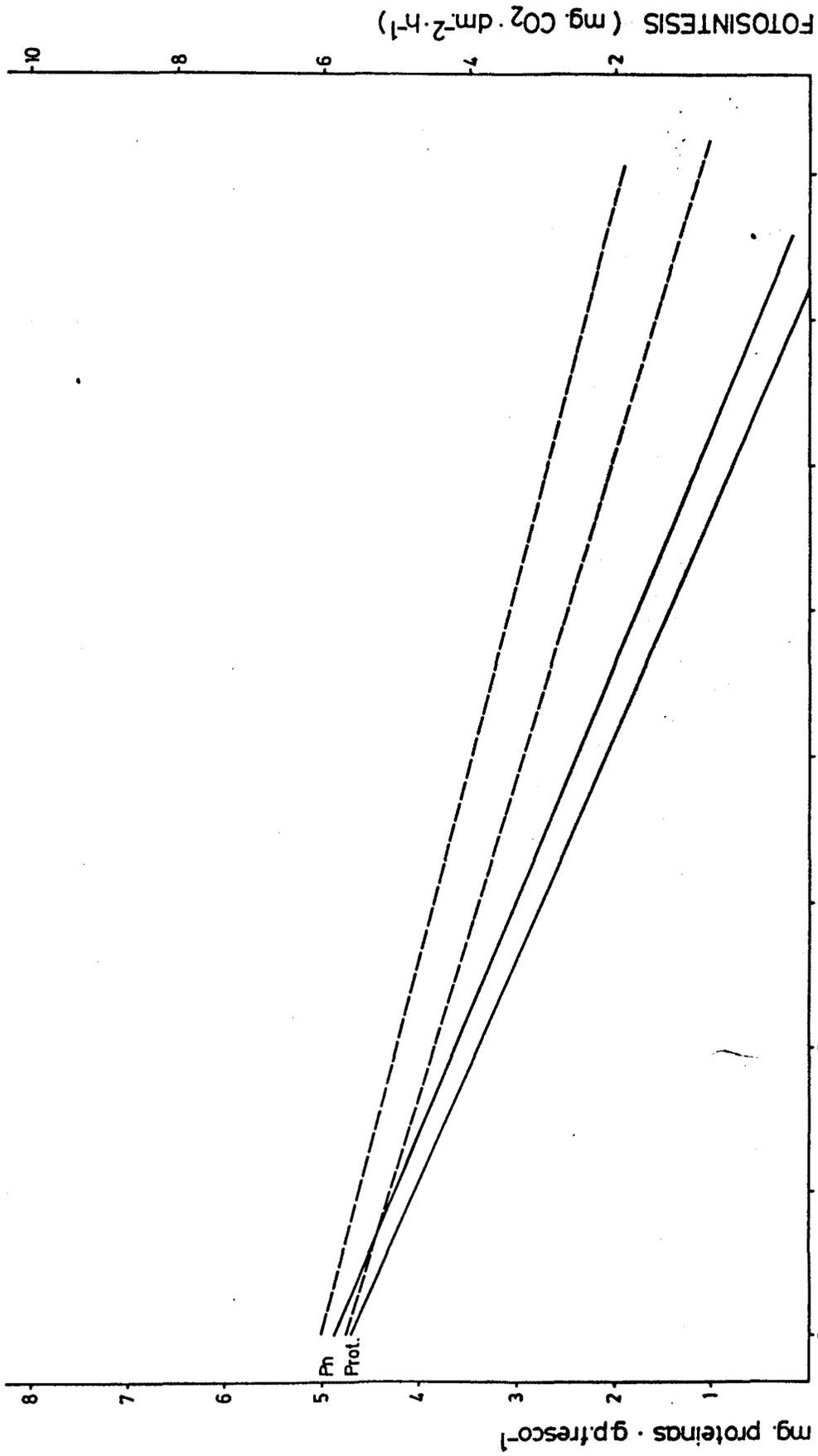
Los datos se ajustaron a una recta de regresión de ecuación

$$Y = -0,81 + 0,74X$$

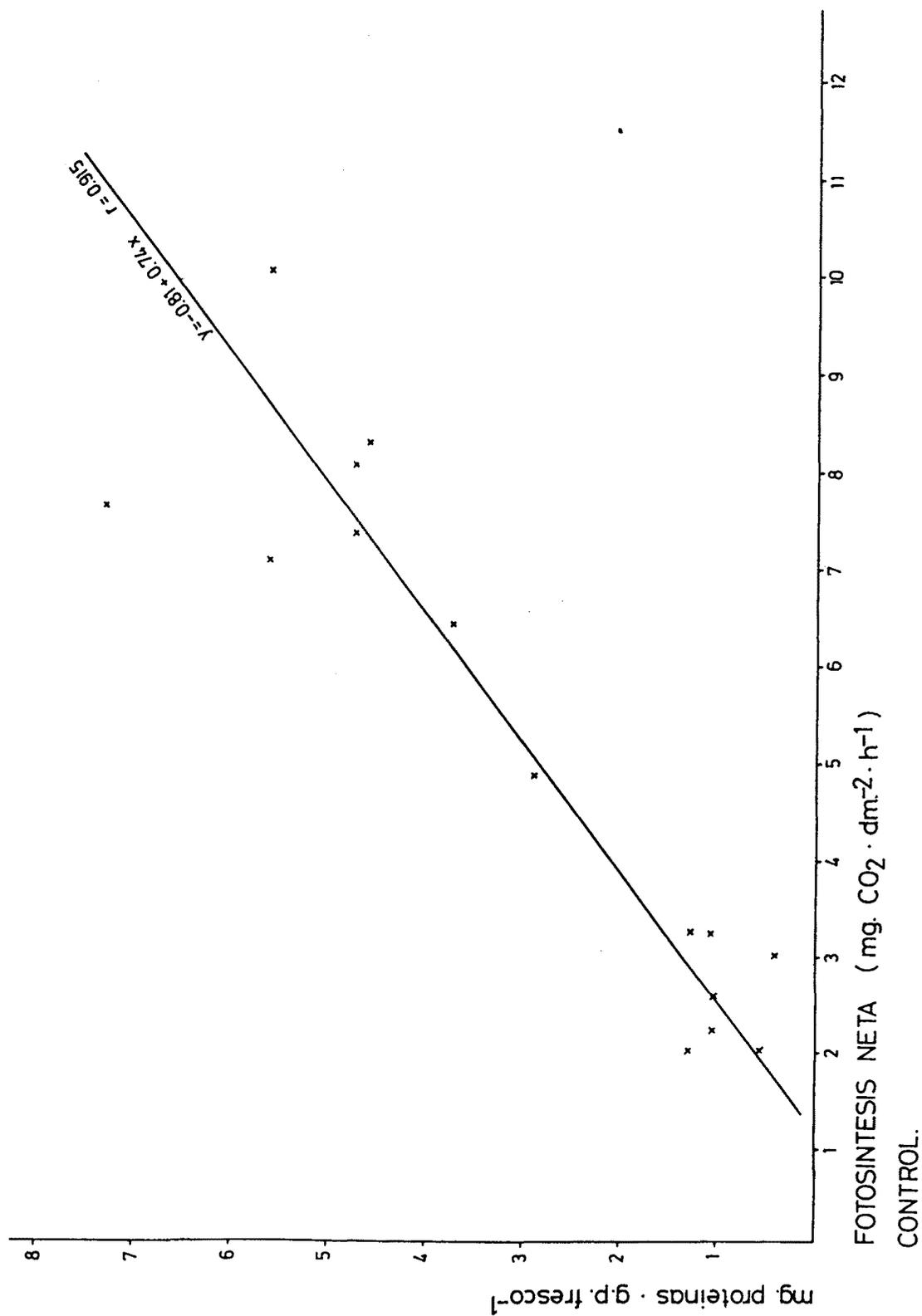
$$Y = -8,13 + 7,423X$$

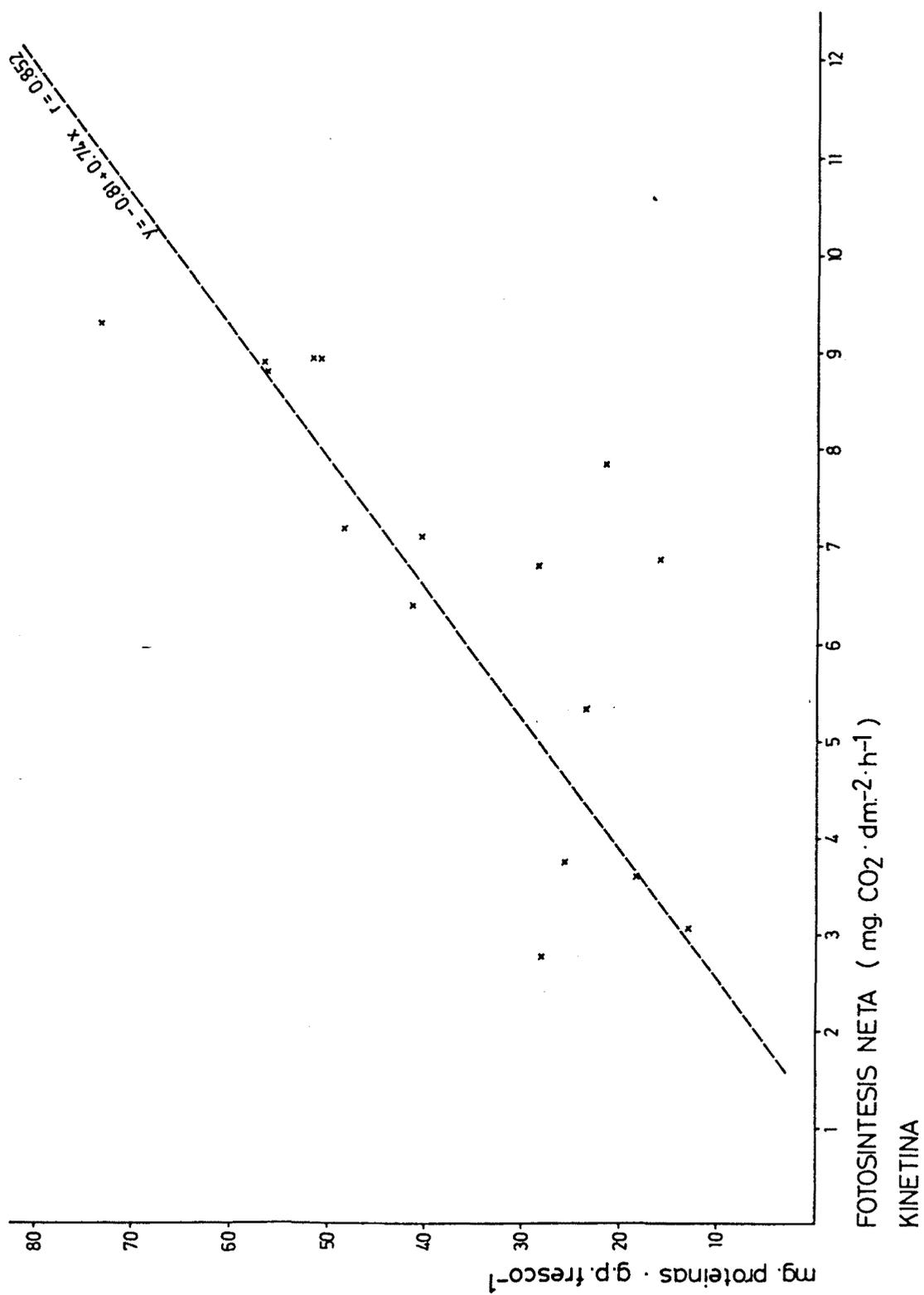
con un coeficiente de correlación  $r = 0,852$

$p < 0,001$  (figura Pag. 234)



VARIACIONES EN PROTEINAS SOLUBLES Y FOTOSINTESIS TRAS ESCISION FOLIAR  
 — CONTROL. - - - KINETINA.





### 3.1.8.- RELACION ENTRE LAS MEDICIONES BIOQUIMICAS Y DE INTERCAMBIO GASEOSO REALIZADAS

Los símbolos utilizados fueron :

$P_n$  : Fotosíntesis neta, medida en la cámara de asimilación.

$V_c$  : Actividad de la Ru BP carboxilasa del extracto foliar.

$v_c$  : Actividad de la Ru BP carboxilasa en el cloroplasto, derivada de  $V_c$  a partir de la ecuación de Michaelis - Menten, suponiendo saturación de Ru BP :

$$v_c = \frac{V_c \text{ max}}{1 + \frac{K_c}{[CO_2]} \left( 1 + \frac{[O_2]}{K_i} \right)} \quad (1)$$

$K_c$  y  $K_i$  son las constantes de Michaelis - Menten para  $CO_2$  y  $O_2$  y que corresponden, respectivamente a 0,460 mbar y 330 mbar.

$[CO_2]$  es la concentración de  $CO_2$  en el cloroplasto bajo una concentración externa de 0,330 mbar y que toma un valor de 0,230 mbar (Farquhar et al 1980); considerándose constante a lo largo de la senescencia.

$[O_2]$  es la concentración de oxígeno en la atmósfera con valor 210 mbar.

$V_c \text{ max}$  : actividad máxima de la Ru BP casa completamente activada y en presencia de oxígeno, teniendo en cuenta el efecto inhibidor de la concentración atmosférica de éste. Se obtiene a partir de  $V_c$  de la ecuación (1). En este caso,  $[CO_2]$  representa la concentración de  $CO_2$  en el medio del ensayo en equilibrio con 20mM de  $NaHCO_3$ . Esta concentración, calculada a partir en la ecuación de Hasselbach corresponde a 11,2  $\mu$ bar.

$v_o$  : Actividad de la Ru BP oxigenasa en el cloroplasto. Se considera una proporción fija a la carboxilasa de 0,27  $v_c$  (Farquhar et al 1980).



RESULTADOS :

La actividad de la Ru BP casa en  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  (apartado 3.1.6) puede expresarse como de  $V_c$  teniendo en cuenta el peso específico foliar (SLW)

DIA	$V_c$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ )	
	CONTROL	KINETINA
0	1169 $\pm$ 49	1169 $\pm$ 49
2	682 $\pm$ 62	968 $\pm$ 43
4	234 $\pm$ 32	660 $\pm$ 66
6	121 $\pm$ 16	467 $\pm$ 25
8	—	225 $\pm$ 16
10	—	168 $\pm$ 34

El ajuste lineal realizado dió :

CONTROL	$Y = 1090,3 - 179,6X$	( $r = -0,97$ )
KINETINA	$Y = 1140,0 - 106,1X$	( $r = -0,99$ )

(figuras Pag. 239 )

$V_c$  max ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  . )

DIA	CONTROL	KINETINA
0	1250,83	1250,83
2	729,74	1035,76
4	250,38	706,20
6	129,47	499,69

DIA	CONTROL	KINETINA
8	—	240,75
10	—	179,76

En un modelo propuesto por Farquhar y Caemmerer 1980, se describe el P.C.  $\text{CO}_2$  en términos de los parámetros cinéticos del enzima Ru BP carboxilasa / Oxigenasa y de la respiración oscura a la luz  $R_d$ , que representa todo tipo de producción de  $\text{CO}_2$  a la luz, distinto del fotorrespiratorio.

$$\gamma = \frac{K_c (0,5 V_o \text{ max} / V_c \text{ max} + R_d / V_c \text{ max})}{K_o (1 - R_d / V_c \text{ max})}$$

$$\mathcal{F}_o = \frac{K_c \cdot R_d / V_c \text{ max}}{1 - R_d / V_c \text{ max}}$$

Dichas ecuaciones, que describen la dependencia de  $\mathcal{F}_o$  y  $V_c \text{ max}$  con el tiempo en oscuridad, se utilizaron para los cálculos de  $R_d$  y  $R_d / V_c \text{ max}$ . Como simplificación, el cálculo del factor  $(1 + R_d / V_c \text{ max})$  se ha aproximado a 1 ya que  $R_d$  es una fracción pequeña de  $V_c \text{ max}$ .

Bajo la concentración correspondiente a  $\mathcal{F}_o$ , la carboxilasa probablemente está solamente activada en parte; por ello se ha calculado también  $R_d$  utilizando la fórmula :

$$V_c^+ \text{ max} = V_c \text{ max} \frac{\mathcal{F}_o}{\mathcal{F}_o + K A}$$

donde  $KA$  es una constante que representa la activación del enzima y toma un valor de  $30 \mu \text{ bar}$ , correspondiente a  $1,2 \mu \text{ M}$  (Farquhar : comunicación en Day y Parkinson 1982).

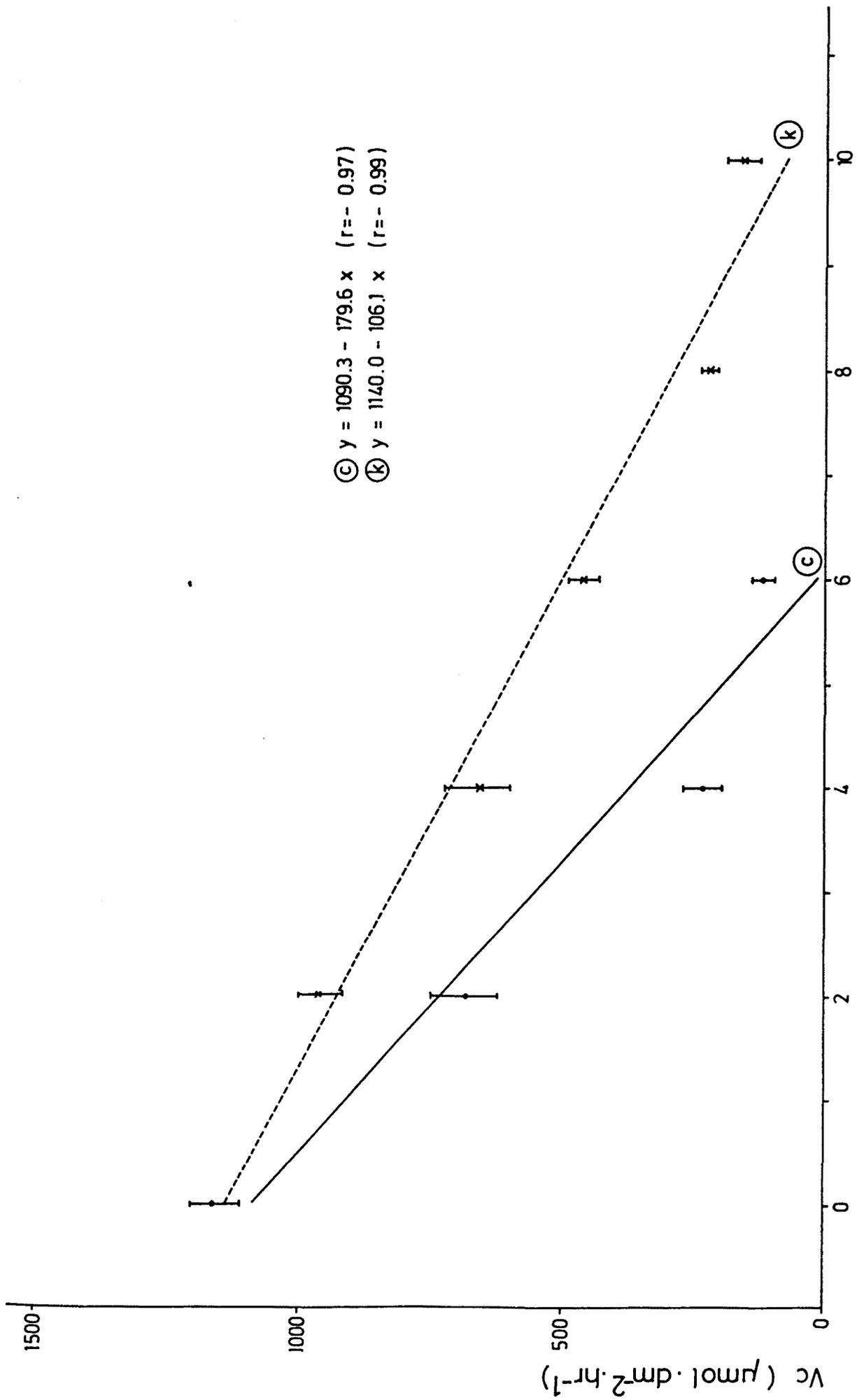
Rd / V<sub>c</sub>max x 100

DIA	CONTROL	KINETINA
0	3,0	3,0
2	4,1	3,5
4	5,4	3,9
6	6,5	4,5
8	—	5,0
10	—	5,6

Rd (μmol CO<sub>2</sub>. dm<sup>-2</sup>. h<sup>-1</sup>.)

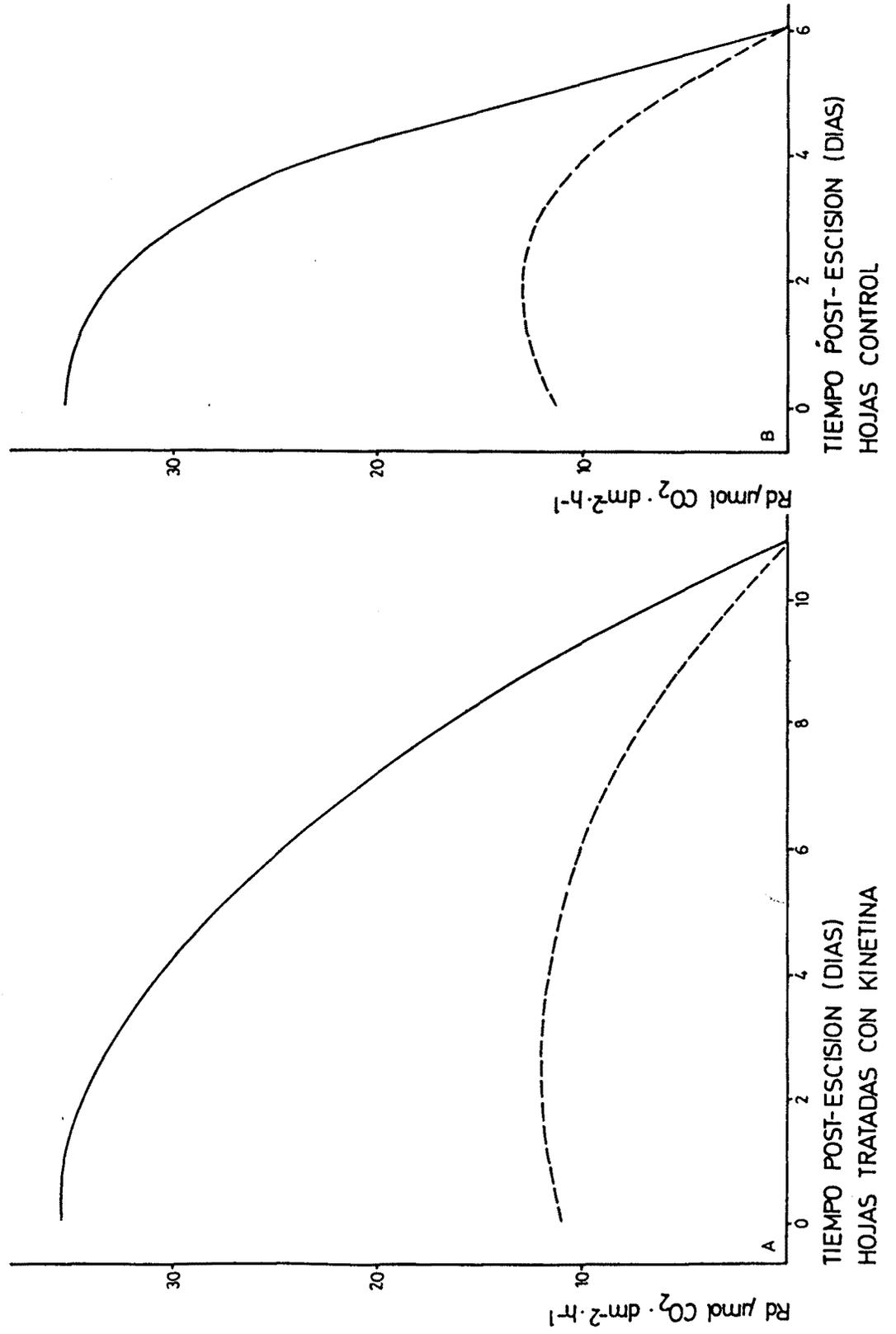
DIA	CONTROL		KINETINA	
	c.n.	ausencia O <sub>2</sub>	c.n.	ausencia O <sub>2</sub>
0				
0	35,5	11,5	35,5	11,0
2	32,9	13,0	34,3	12,0
4	22,5	9,8	31,0	11,8
6	0,0	0,0	24,5	10,0
8			16,3	7,0
10			6,0	2,2
12			0,0	0,0

(ver figuras Pag. 240 )



TIEMPO POST-ESCISION (DIAS)

———— CONTROL. - - - - - KINETINA. HOJAS TRATADAS CON KINETINA.



Farquhar et al 1980 expresan la asimilación de  $\text{CO}_2$  mediante la ecuación :

$$A = v_c - 0,5 v_o - R_d$$

El factor 0,5 procede de la estequiometría de la fotorrespiración ya que se libera una molécula de  $\text{CO}_2$  al producirse 2 moléculas de fosfoglicolato en la reacción en que 2 moléculas de  $\text{O}_2$  reaccionan con 2 moléculas de Ru BP.

Despreciando el valor de  $R_d$  y considerando que  $v_o = v_c \cdot 0,27$  se obtiene para el día 0 :

$$V_c (21\% \text{ O}_2) = 1250 \times 0,22 = 275.$$

$$v_o = 0,27 \cdot V_c = 74,25$$

$$A = 275 - 0,5 \times 74,25 = 237,87 \mu\text{ moles CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$$

mientras que experimentalmente :

$$P_n 21\% = 196 \mu\text{ moles CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}.$$

Las proporciones de  $R_d$  y  $V_c$  max respecto a la fotosíntesis neta a lo largo del envejecimiento fueron :

$V_c$  max /  $P_n$

DIA	CONTROL	KINETINA
DIA 0	6,38	6,38
DIA 2	5,49	5,13
DIA 4	3,42	5,98
DIA 6	2,58	5,32
DIA 8	—	3,21

DIA	CONTROL	KINETINA
DIA 10	—	4,50

Rd / Pn

DIA	CONTROL	KINETINA
DIA 0	0,18	0,18
DIA 2	0,25	0,17
DIA 4	0,31	0,26
DIA 6	—	0,26
DIA 8	—	0,22
DIA 10	—	0,15

### 3.2.- SENESCENCIA FOLIAR EN TRITICUM AESTIVUM CV KOLIBRI CULTIVADO EN CONDICIONES DE CAMPO.

El objeto de este apartado fue el de continuar los estudios sobre senescencia foliar en condiciones naturales, para confrontar, posteriormente los resultados con los obtenidos en condiciones de laboratorio.

El estudio se realizó en trigo, centrándose exclusivamente en la última hoja u hoja bandera ("flag") debido a su interés por ser la fuente principal en el suministro de productos sintetizados durante la fotosíntesis, a la espiga en desarrollo (Carr y Wardlaw 1965, Wittenbach 1979)

Los parámetros estudiados se determinaron a lo largo del ciclo biológico hasta el envejecimiento de la hoja, correspondiendo a las fases siguientes en el desarrollo de la espiga :

- pre-antesis
- antesis
- llenado de grano o "grain filling".

Se determinaron por una parte la actividad de la Ribulosa difosfato carboxilasa (RuBP casa) y por otra el intercambio gaseoso expresado como tasa fotosintética, punto de compensación y respiración de oscuridad.

Asimismo, al comienzo del período de antesis, se realizó la decapitación de una muestra suficiente de espiga. Con ello se intentaba averiguar hasta que punto el efecto de la supresión de este sumidero afectaba la actividad carboxilásica y fotosintética.

Por otra parte, también se siguieron las variaciones en proteínas solubles, dado que la fracción I proteica (considerada en general como RuBP casa crudo) es el componente mayoritario en los vegetales (Kawashima y Mitake 1969, Kleinkopf et al 1970, Huber et al 1976). Asimismo se relacionó el efecto de cambios en las condiciones ambientales (efecto de la irradiación sobre la actividad carboxilásica y fotosintética. Björkman y Holmgren 1963)

El interés principal de este estudio fué averiguar si la disminución de la actividad de la RuBP casa a lo largo del envejecimiento podía ser un factor limitante en la fotosíntesis del trigo. La RuBP-casa funciona proporcionando productos fotosintéticos a las partes vegetales en desarrollo. Una vez la etapa senescente de la hoja, la degradación proporciona nitrógeno y carbo-

no adicional para la movilización de semillas o tejidos que se desarrollan.

La regulación de este enzima debe tener pues un papel fundamental en el control de la senescencia. Por otra parte la disminución en fotosíntesis a lo largo del envejecimiento está relacionado con una pérdida en fracción I protéica (Batt y Woolhouse 1975, Hall et al 1978 b) y con una disminución de la actividad del RuBP casa (Wittenbach 1978 a), Ku et al 1979, Jensen y Bahr 1977, Neales et al 1971). La senescencia foliar en el trigo empieza después de la anthesis implicando un descenso rápido en las tasas de fotosíntesis y coincidiendo en la etapa de llenado de grano.

Dicho descenso podría significar una limitación en la productividad de la cosecha. Parece pues interesante el estudiar un índice de senescencia foliar distinto a los clásico como son la disminución en clorofilas, proteínas y que sería la medida de la actividad de la RuBP-carboxilasa.

Asimismo se quiere hacer constar que estos resultados deben considerarse como iniciales de un estudio del material vegetal "in vivo" con las dificultades que ello comporta. Describiendo las respuestas bioquímicas a nivel de órgano frente a factores como la luz, temperatura y edad, puede llegarse a entender la respuesta de la planta entera a las variaciones del ambiente.

3.2.1.1.- VARIACIONES EN LA ACTIVIDAD DE LA Ru BP CARBOXILASA

3.2.1.1.1.- EFECTO DE LA EXTIRPACION DE LA ESPIGA

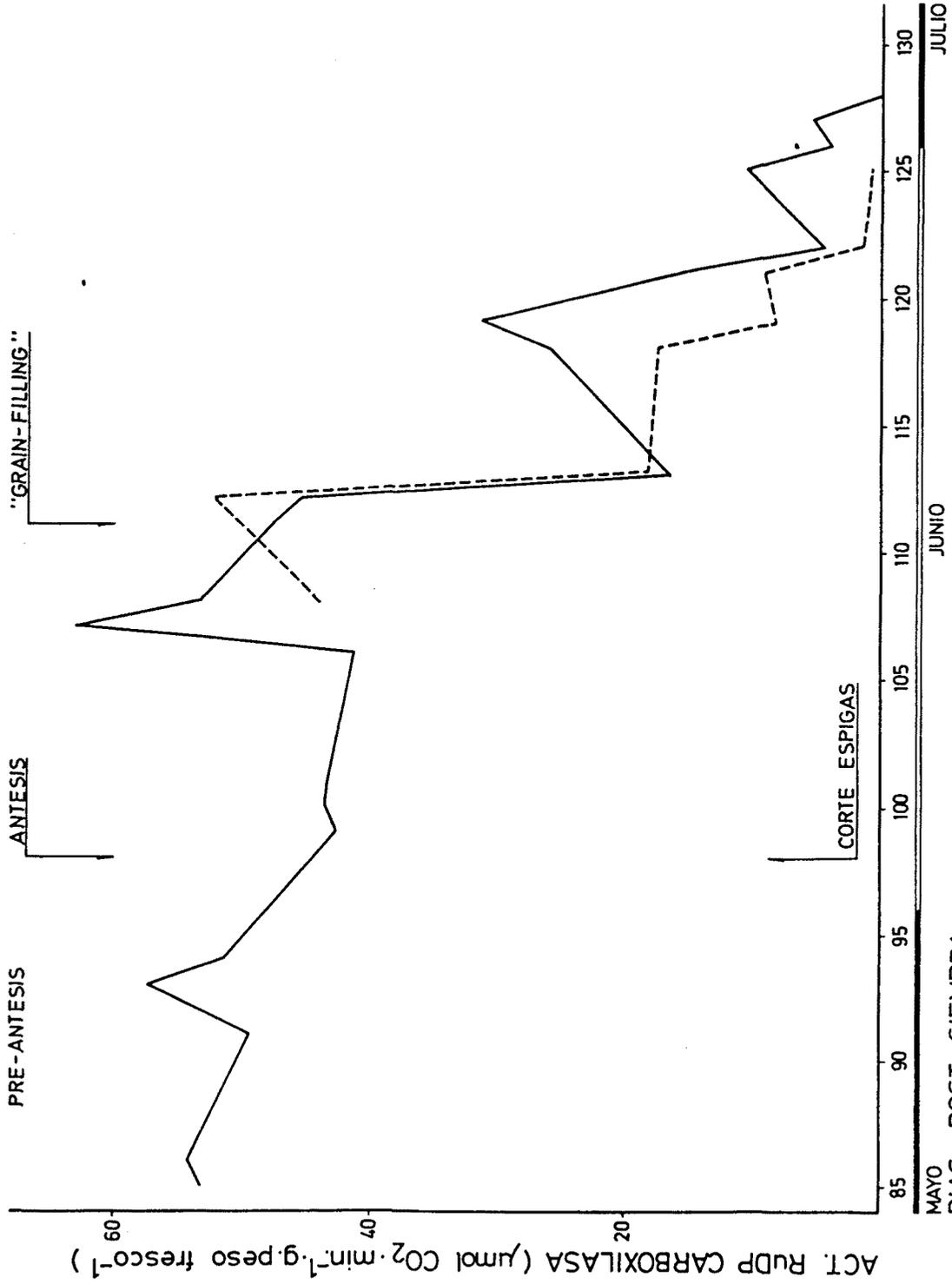
1981

FECHA	DIA POST SIEMBRA	ETAPA	RuBP - casa ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g.p.f}^{-1}$ )	$\bar{x}$	RuBP - casa ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mgproteína}$ ) $\bar{x}$
20.5.81	85	pre-antesis	49,40		
20.5	85	"	58,40	53,92	
21.5	86	"	54,20		
26.5	91	"	49,80		1,64
26.5	91	"	49,80	49,80	2,72
28.5	93	"	56,36		2,56
28.5	93	"	58,40	57,40	1,76
29.5	94	antesis	49,84		1,92
29.5	94	"	53,08		2,48
3.6	99	"	44,44		1,32
3.6	99	"	41,20	42,80	1,2
4.6	100	"	45,52		
4.6	100	"	42,28	43,92	
5.6	101	"	36,80		
5.6	101	"	49,84	43,32	0,32
10.6	106	"	41,20		
					2 45

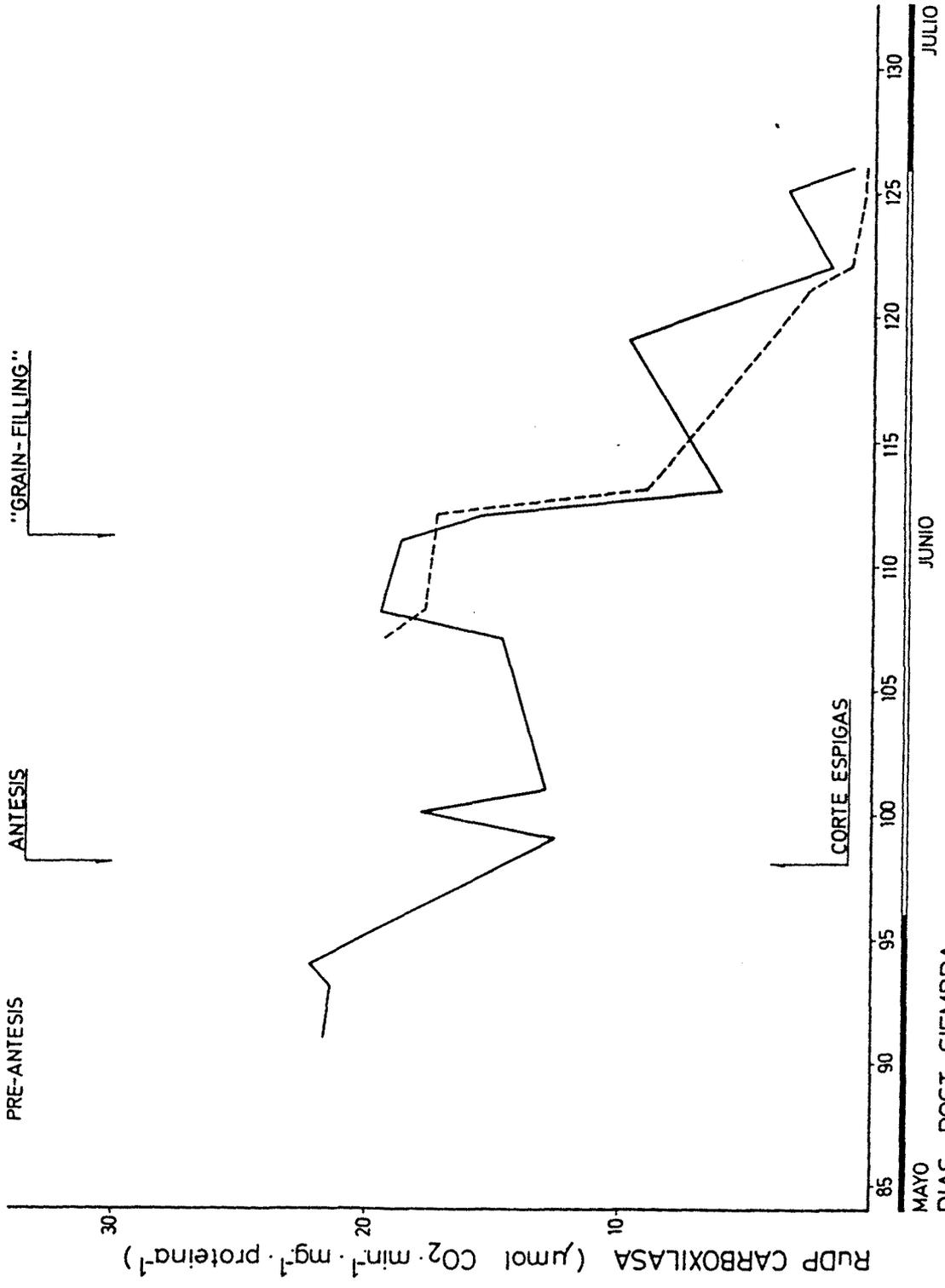
FECHA	DIA POST SIEMBRA	ETAPA	RuBP casa ( $\mu\text{mol CO}_2\text{xmin}^{-1}$ xg p f <sup>-1</sup> )	$\bar{X}$	RuBP casa ( $\mu\text{mol CO}_2\text{xmin}^{-1}$ xmg proteína <sup>-1</sup> )	$\bar{X}$
11.6	107	antesis + espiga	63,24		1,60	
11.6	107	+ espiga	63,24	63,24	1,40	1,48
11.6	107	- espiga	63,24		2,16	
11.6	107	- espiga	63,24	63,24	1,68	1,92
12.6	108	+ espiga	52,24		2,48	
12.6	108	+ espiga	54,16	52,12	1,36	1,92
12.6	108	- espiga	45,40		2,12	
12.6	108	- espiga	42,28	43,84	1,40	1,76
		" GRAIN FILLING"				
15.6	111	+ espiga	47,68		1,88	
16.6	112	+ espiga	45,52			1,56
16.6	112	- espiga	52,00		1,72	
17.6	113	+ espiga	16,24		0,60	
17.6	113	- espiga	17,88		0,92	
22.6	118	+ espiga	35,76			
22.6	118	+ espiga	16,24	24,50		
22.6	118	- espiga	24,29			
22.6	118	- espiga	10,28	17,60		
23.6	119	+ espiga	31,64		0,96	
23.6	119	- espiga	8,12		0,40	
25.6	121	+ espiga	14,64			
25.6	121	- espiga	9,20		0,28	

FECHA	DIA POST SIEMBRA	ETAPA	Ru BP casa ( $\mu\text{mol CO}_2\text{xmin}^{-1}$ x g p f <sup>-1</sup> )	RuBP casa ( $\mu\text{mol CO}_2\text{xmin}^{-1}$ x mg protefina <sup>-1</sup> )	$\bar{X}$
26.6	122	antesis + espiga	4,32	0,16	
26.6	122	" - espiga	1,68	0,08	
29.6	125	" + espiga	10,84	0,32	
29.6	125	" - espiga	0,76	0,02	
30.6	126	" + espiga	3,96	0,10	
1.7	127	" + espiga	5,64	0,19	

(figuras Pag. 248-249 )



ACTIVIDAD DE LA RuDPc EN LA HOJA BANDERA DE TRITICUM AESTIVUM CV KOLIBRI REFERIDA A GRAMO DE PESO FRESCO. \_\_\_\_\_ CON ESPIGA. - - - - SIN ESPIGA.

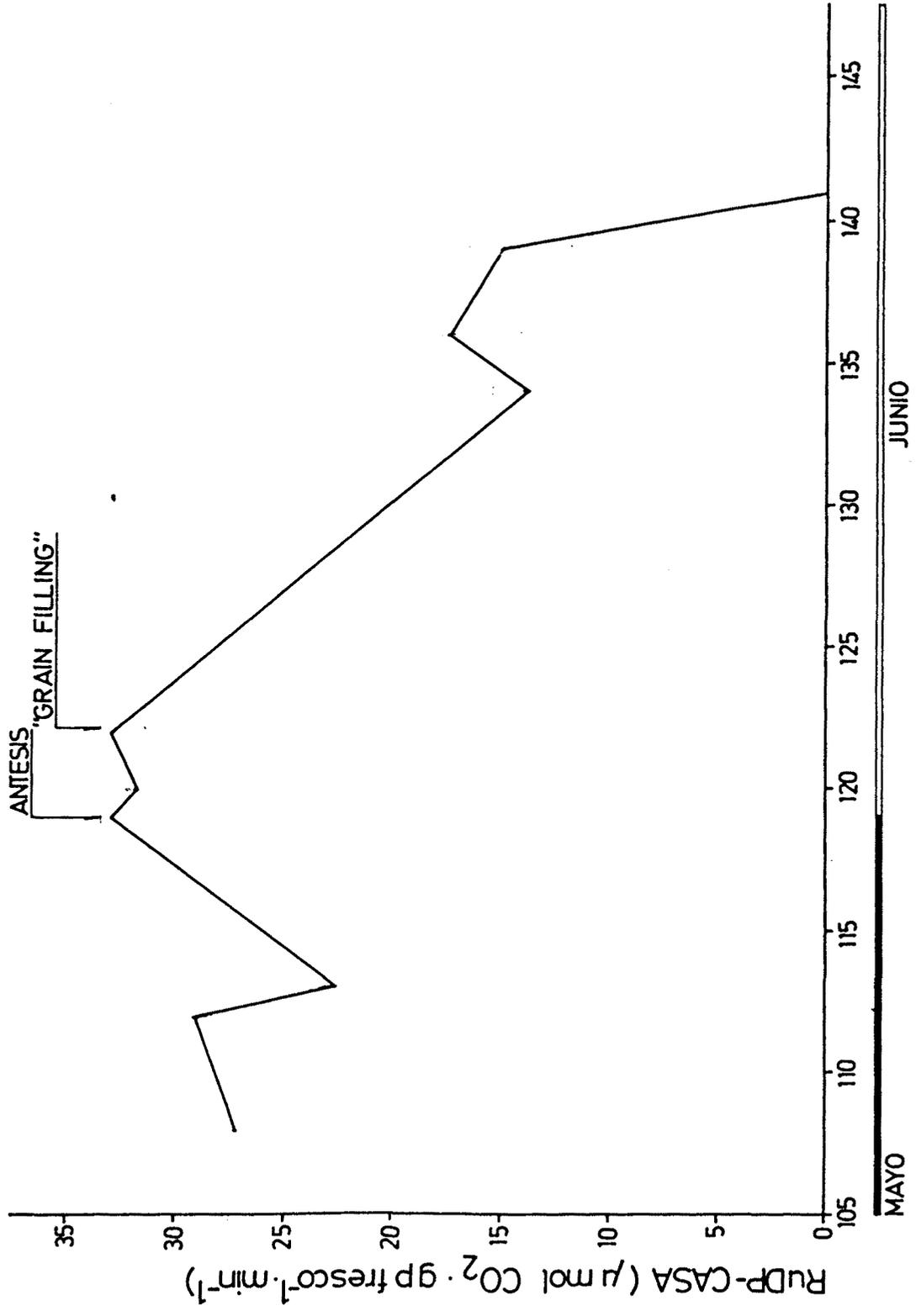


1982

FECHA	DIA POST-SIEMBRA	ETAPA	RuBP-casa ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g p f}^{-1}$ )	$\bar{X}$	s	se
21.5	108	Pre-Antesis	23,87			
21.5	108	"	26,05			
21.5	108	"	29,30			
21.5	108	"	29,30	27,13	2,66	1,33
25.5	112	"	27,13			
25.5	112	"	26,05			
25.5	112	"	32,56			
25.5	112	"	30,39	29,03	2,99	0,75
26.5	113	"	20,62			
26.5	113	"	24,96			
26.5	113	"	23,85			
26.5	113	"	20,62	22,51	2,23	1,12
1.6	119	Antesis	32,92	32,92	0,00	0,00
2.6	120	"	29,22			
2.6	120	"	32,88			
2.6	120	"	32,88	31,66	2,11	1,22
4.6	122	"	32,92			

FECHA	DIA POST-SIEMBRA	ETAPA	RuBP - casa ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g p f}^{-1}$ )	$\bar{X}$	s	se
4.6	122	Antesis	32,92	32,92	0,00	0,00
16.6	134	"GRAIN FILLING"	9,77			
16.6	134	"	13,02			
16.6	134	"	14,65			
16.6	134	"	17,36	13,70	3,17	1,59
18.6	136	"	10,85			
18.6	136	"	20,62			
18.6	136	"	20,62	17,36	5,64	3,26
21.6	139	"	11,94			
21.6	139	"	7,60			
21.6	139	"	20,62			
21.6	139	"	19,53	14,92	6,22	3,11
23.6	141	-	0,00	0,00	0,00	0,00

(figura Pag. 252 )



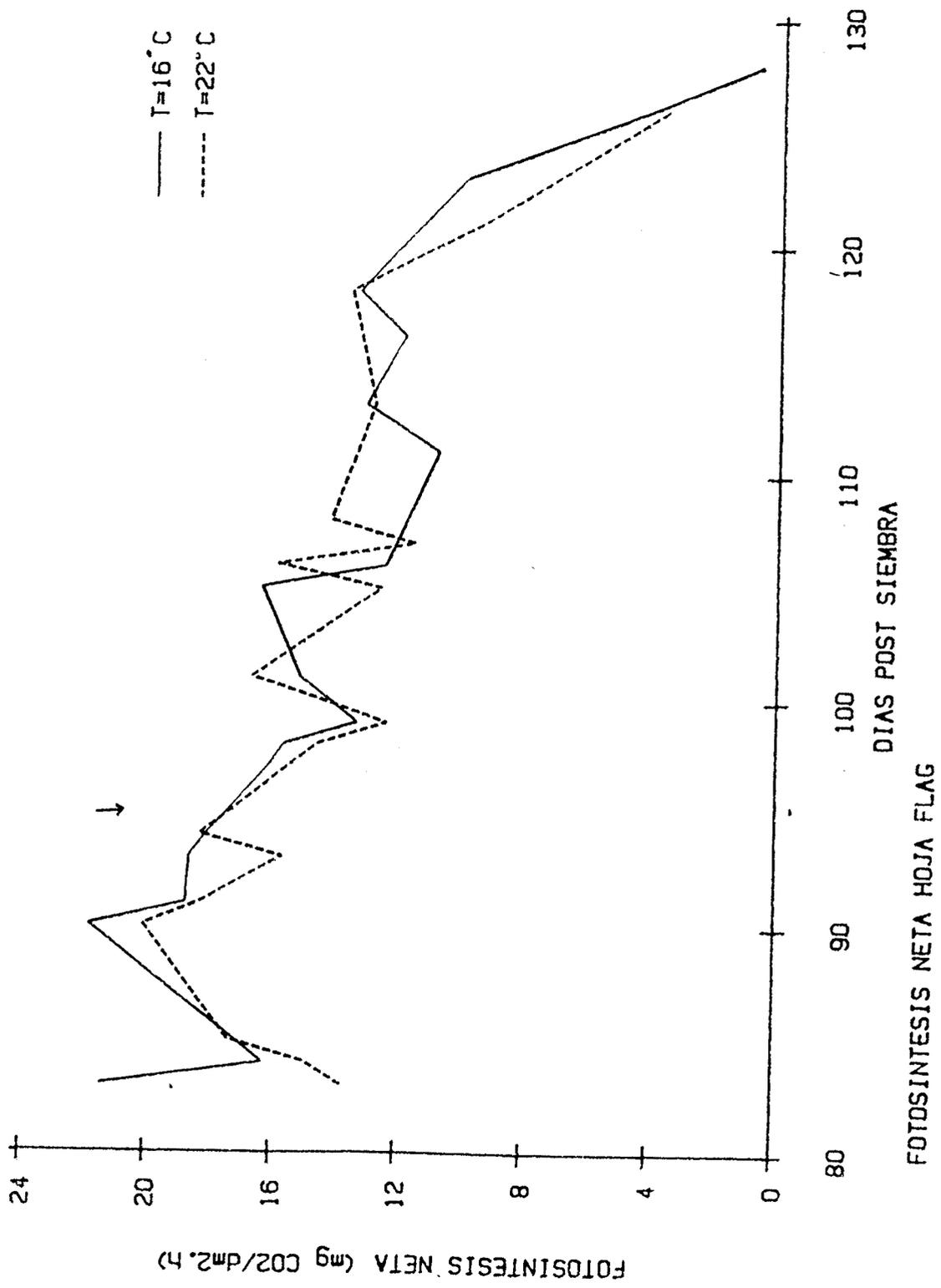
DIAS POST-SIEMBRA  
 ACTIVIDAD RuDP CARBOXILASA EN HOJA BANDERA DE TRITICUM AESTIVUM

3.2.2.- VARIACIONES EN FOTOSINTESIS NETA1981

FECHA	DIA POST-SIEMBRA	Pn (mg CO <sub>2</sub> .dm <sup>-2</sup> .h <sup>-1</sup> )		Pn (mg CO <sub>2</sub> .dm <sup>-2</sup> .h <sup>-1</sup> )	
		16°C	X	22°C	X
18.5	83	20,90 21,92	21,36	13,93/13,54	13,73
19.5	84	15,98 16,50	16,24	14,60/15,15	14,91
20.5	85	—	—	18,03/16,74	17,39
25.5	90	21,54 22,11 21,70 21,8L	21,83	20,58/20,04 19,92/20,46	20,11
26.5	91	18,45/18,78 18,57/19,15	18,74	19,37/18,07 17,06/18,76	18,32
28.5	93	18,13/19,17	18,65	9,72 /10,11 15,35/ 16,06	15,70
29.5	94	17,62/18,60	18,11	18,22/18,46	18,34
1.6	97	13,37/13,83 18,59/18,86	16,17	—	—
2.6	98	16,25/16,02 15,04/15,31	15,66	14,80/15,25 13,96/14,48	14,62
3.6	99	13,46/13,24	13,35	13,19/13,41 11,39/11,70	12,42
5.6	101	14,60/15,77	15,19	16,59/16,88	16,73
9.6	105	16,50/16,45	16,45	12,48/12,73	12,60
10.6	106	12,34/12,65	12,50	15,95/15,93	15,94
11.6	107	—	—	10,59/11,15 11,77/12,67	11,54
12.6	108	—	—	14,15/14,39	14,27

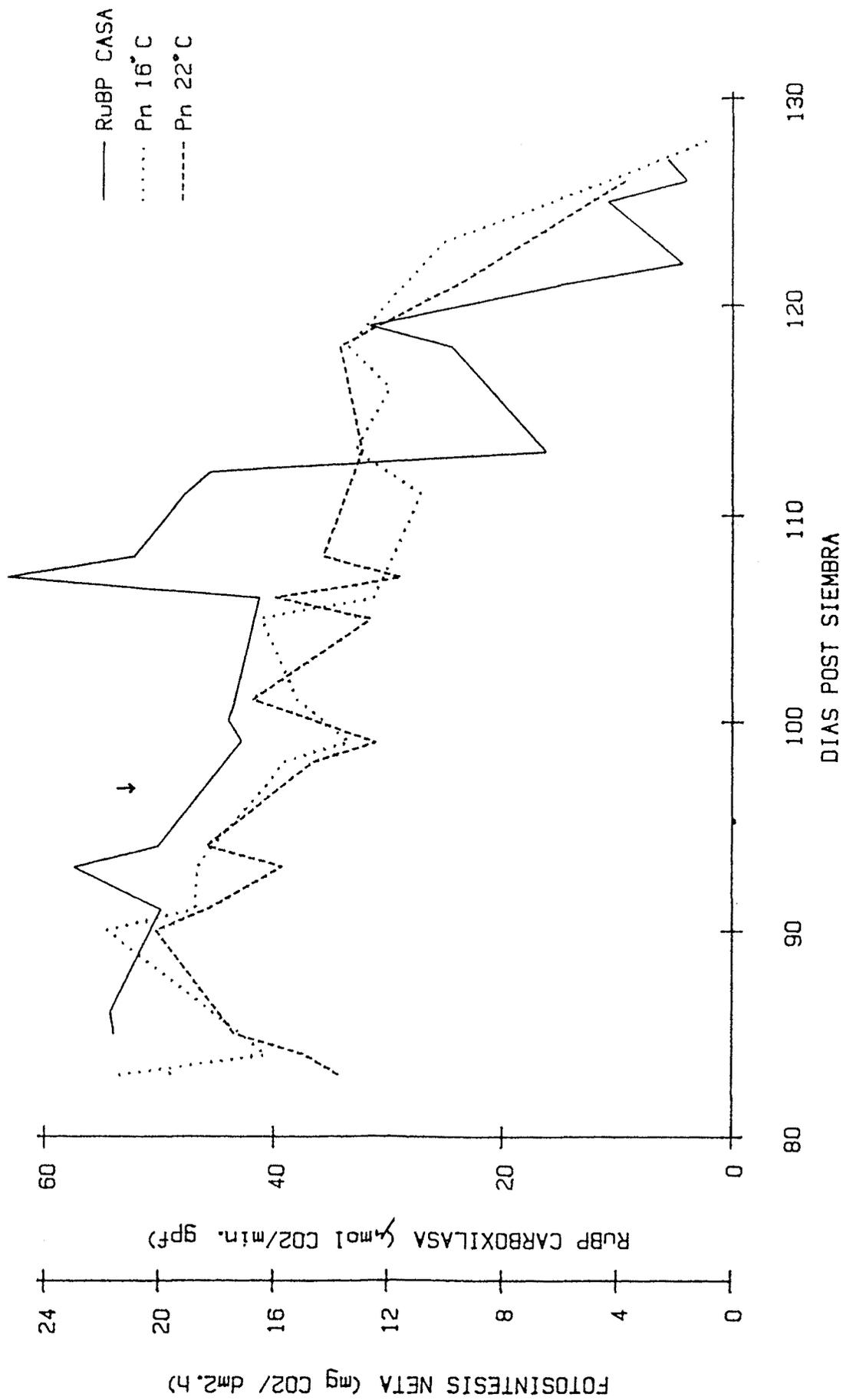
FECHA	DIA POST-SIEMBRA	Pn (mg CO <sub>2</sub> .dm <sup>-2</sup> .h <sup>-1</sup> )		Pn (mg CO <sub>2</sub> .dm <sup>-2</sup> .h <sup>-1</sup> )	
		16°C	X	22°C	X
15.6	111	11,00/10,67	10,84	—	—
17.6	113	14,49/15,08	13,18	13,27/12,72	12,99
		11,20/11,85			
20.6	116	14,33/15,11	11,95	—	—
		8,76/ 9,59			
22.6	118	13,01/13,84	13,43	13,02/14,38	13,70
23.6	119	—	—	—	—
25.6	121	—	—	6,56/ 6,10 12,18/13,15	9,50
27.6	123	9,68/10,40	10,04	—	—
30.6	126	4,22/4,33	4,28	3,59/ 3,92	3,75
1.7	128	0,86/0,64	0,75	—	—

( Figura pag. 255 )



3.2.2.1.- RELACION DE LA ACTIVIDAD FOTOSINTETICA CON LA ACTIVIDAD CARBOXILASICA

Ver figura página 257 .



COMPARACION ENTRE ACTIVIDADES CARBOXILASICA Y FOTOSINTETICA EN HOJA FLAG

3.2.3.- VARIACIONES EN EL PUNTO DE COMPENSACION DE CO<sub>2</sub>

3.2.3.1.- EFECTO DEL OXIGENO A 2,5%

1981

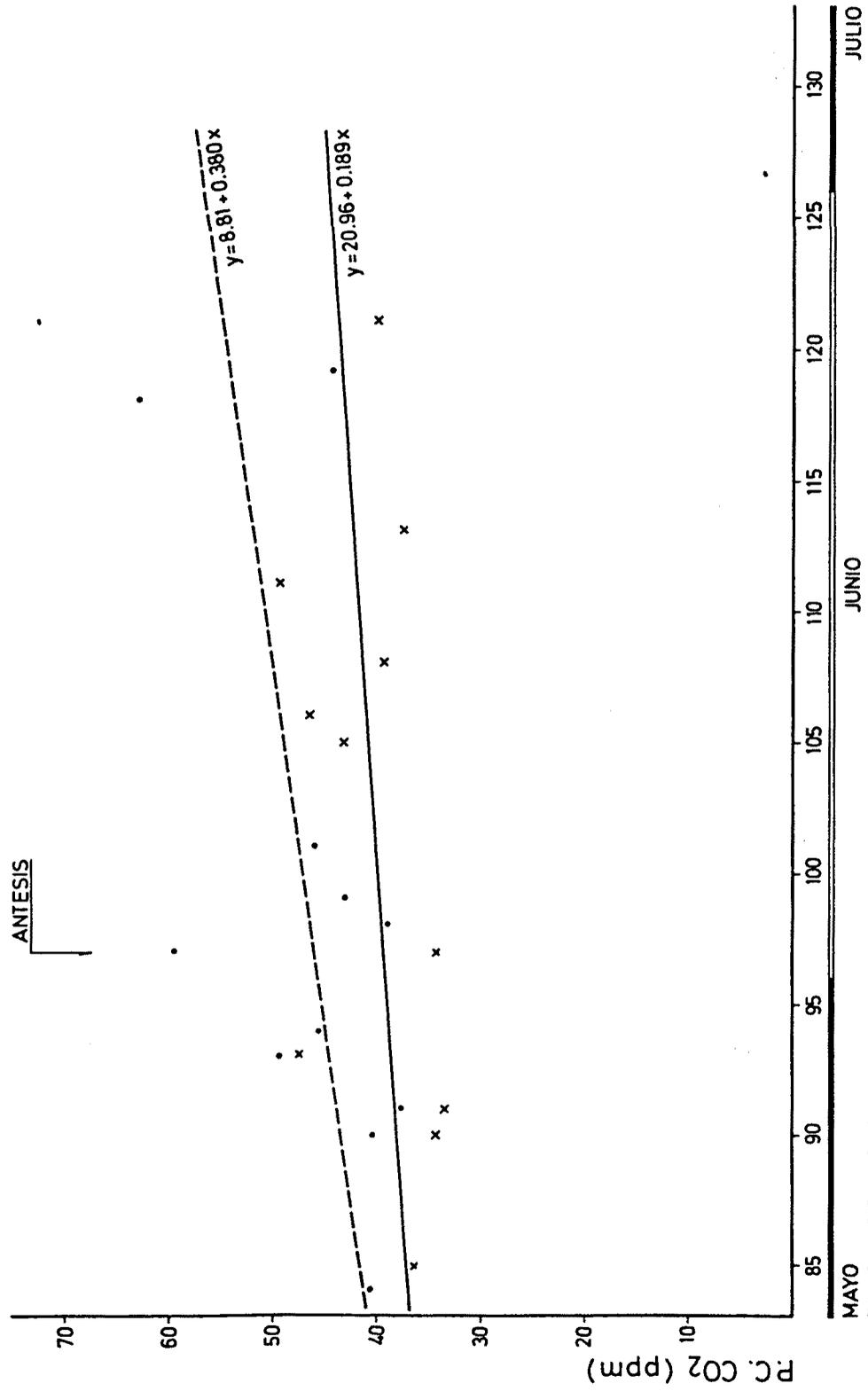
FECHA	DIA POST-SIEMBRA	ETAPA	PC CO <sub>2</sub> 16°C (ppm)	PC CO <sub>2</sub> 21°C (ppm)
19.5.81	84	pre-antesis	—	40,50
20.5	85	"	36,50	—
25.5	90	"	34,50	40,25
26.5	91	"	33,50	37,75
28.5	93	"	47,50	49,50
29.5	94	antesis	—	45,50
1.6	97	"	34,75	59,75
2.6	98	"	—	39,00
3.6	99	"	—	43,00
5.6	101	"	—	46,00
9.6	105	"	43,25	—
10.6	106	"	46,50	—
12.6	108	"	39,50	—
15.6	111	"grain filling"	48,75	—
17.6	113		37,75	—
22.6	118		—	63,00
23.6	119		—	44,50
25.6	121		40,00	—

Los puntos se ajustan a ecuaciones lineales de expresión :

$$\text{P.C.CO}_2 \text{ a } 16^\circ\text{C} : Y = 20,956 + 0,189X$$

$$\text{P.C.CO}_2 \text{ a } 22^\circ\text{C} : Y = 8,804 + 0,380X$$

(figura Pag. 260 )



MAYO  
DÍAS POST-SIEMBRA

JUNIO

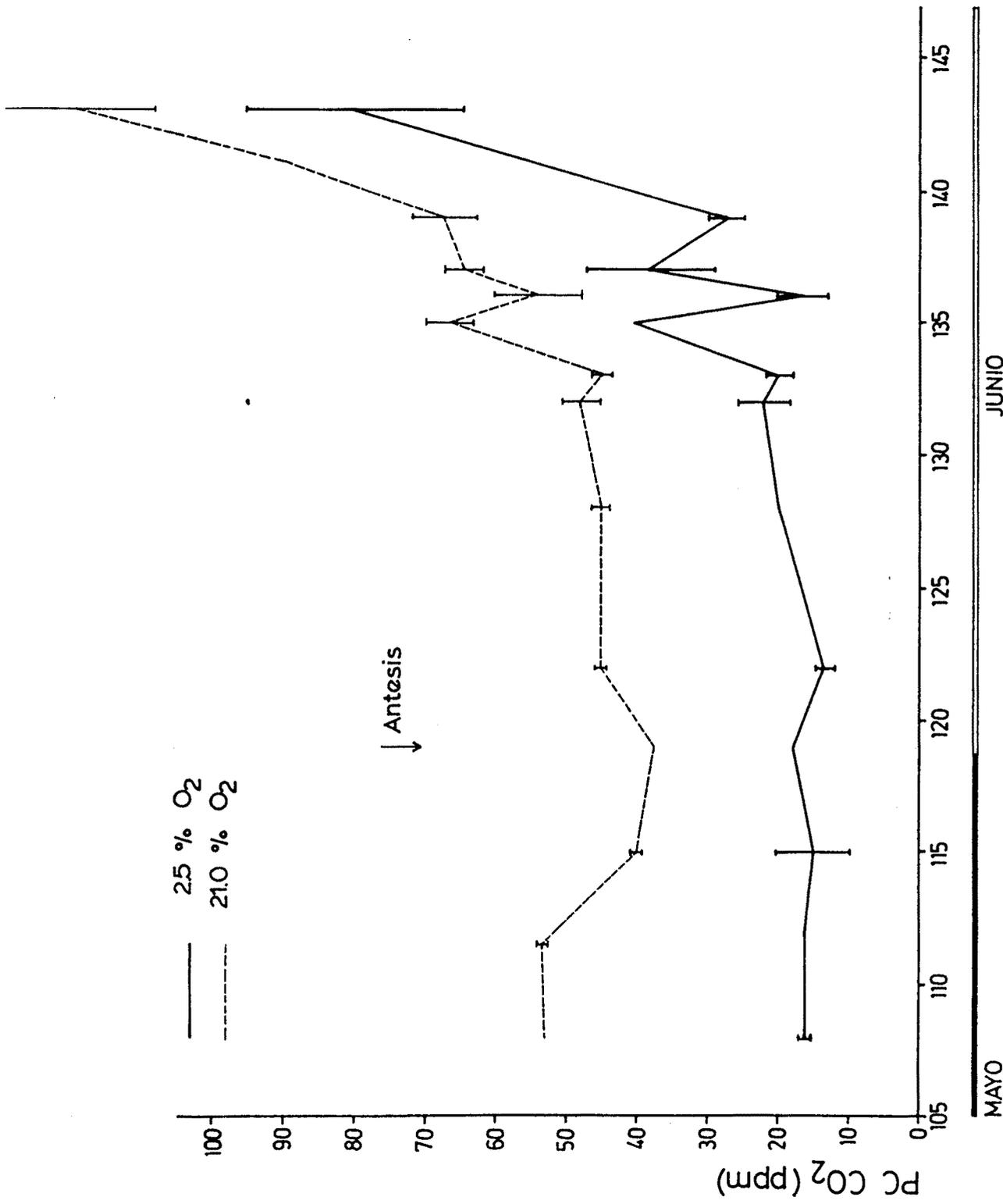
JULIO

PUNTOS DE COMPENSACION CO2 HOJA FLAG. — 16 °C. - - - - 22 °C.

1982

FECHA	DIA POST-SIEMBRA	ETAPA	P.C.CO <sub>2</sub> 21% O <sub>2</sub> (ppm)	P.C.CO <sub>2</sub> 2,5% O <sub>2</sub> (ppm)	se
			X	X	se
21.5	108	pre-antesis	52,0		
21.5	108	"	52,0	0,00	0,00
25.5	112	"	52,5		16,5
25.5	112	"	53,0	0,35	0,25
28.5	115	"	38,0		10,0
28.5	115	"	40,0	1,15	0,67
1.6	119	antesis	38,0	0,00	0,00
4.6	122	"	45,0		15,0
4.6	122	"	43,5	1,06	0,75
10.6	128	"GRAIN FILLING"	46,0		20,0
10.6	128	"	44,0	1,41	1,00
14.6	132	"	56,0		30,0
14.6	132	"	43,0		19,0
14.6	132	"	46,0	6,81	3,93
15.6	133	"	47,0		22,0
15.6	133	"	42,0	3,54	2,51
17.6	135	"	60,0		40,0
17.6	135	"	68,0		42,0
17.6	135	"	75,0	7,61	4,34
18.6	136	"	45,0		13,0
18.6	136	"	62,0	53,5	8,53
			53,5	12,02	8,53
			16,5	4,95	3,51

FECHA	DIA POST-SIEMBRA	ETAPA	P.C.CO <sub>2</sub> 21% O <sub>2</sub> (ppm)			P.C.CO <sub>2</sub> 2,5% O <sub>2</sub> (ppm)		
			X	s	se	X	s	se
19.6	137	"GRAIN FILLING"	70,0			50,0		
19.6	137	"	70,0			45,0		
19.6	137	"	60,0	5,77	3,34	20,0	38,3	16,07
21.6	139	"	75,0			30,0		9,29
21.6	139	"	62,0	9,19	6,52	25,0	27,5	3,54
23.6	141	"	90,0	0,00	0,00			
25.6	143	"	95,0			65,0		
25.6	143	"	120,0	95,0	17,68	12,54	80,0	21,21
								15,04



MAYO JUNIO  
DIAS POST-SIEMBRA  
PUNTOS DE COMPENSACION CO<sub>2</sub> HOJA FLAG

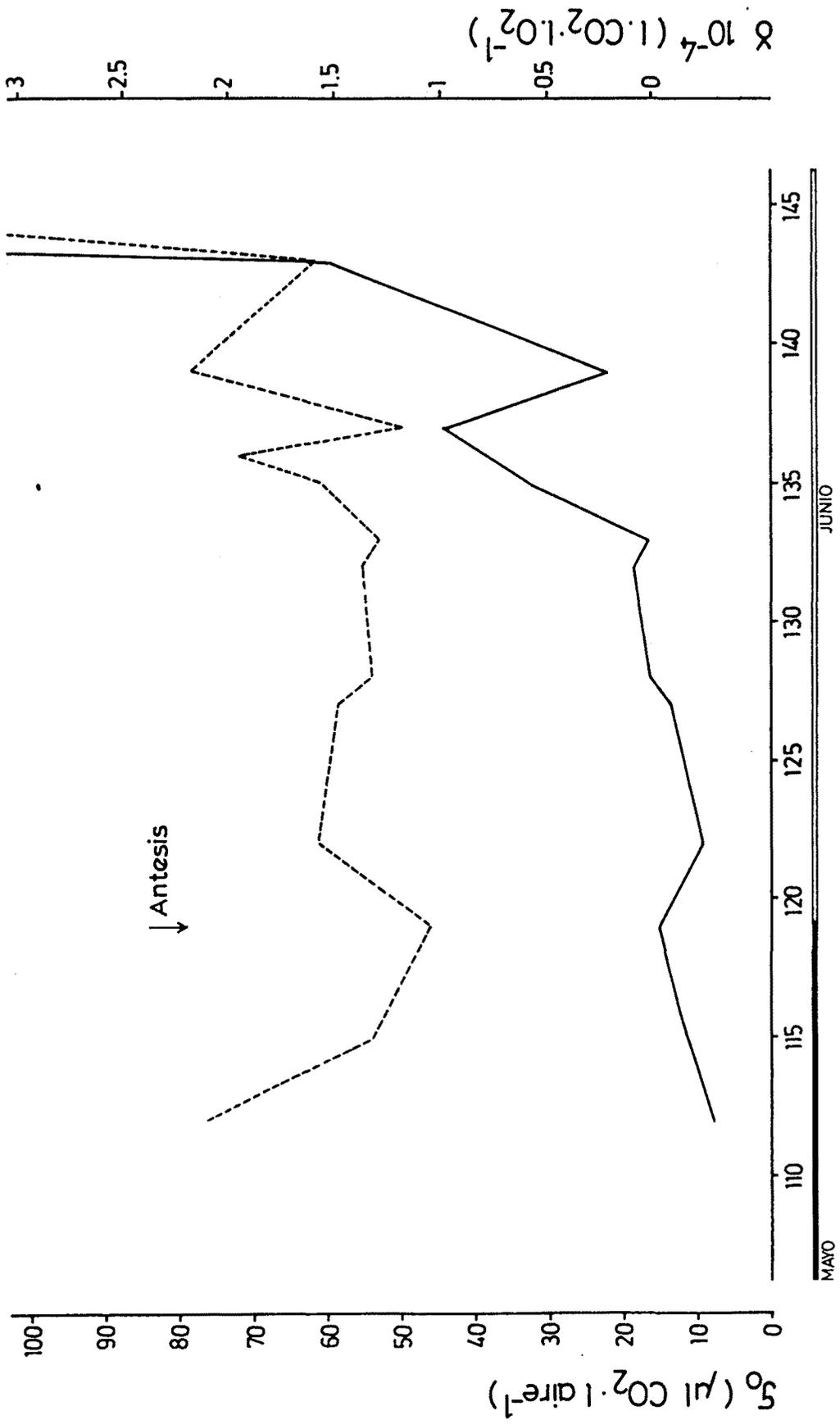
3.2.3.2 .- RELACION DEL P.C. CO<sub>2</sub> CON LA CONCENTRACION DE OXIGENO

Considerando que el P.C.CO<sub>2</sub> ( $\mathcal{F}$ ) depende linealmente de la concentración ambiental de O<sub>2</sub>, se calcularon  $\mathcal{F}_0$  y  $\gamma$  a partir de la ecuación :

$$\mathcal{F} = \mathcal{F}_0 + \gamma [O_2]$$

FECHA	DIA POST-SIEMBRA	ETAPA	$\mathcal{F}_0$ ( $\mu\ell$ CO <sub>2</sub> / aire <sup>-1</sup> )	$\gamma$ ( $10^{-4} \cdot 100_2 \cdot 10_2^{-1}$ )
25.5.82	112	pre-antesis	7,92	2,14
28.5	115	"	11,65	1,35
1.6	119	antesis	15,32	1,08
4.6	122	"	9,39	1,61
9.6	127	"	13,72	1,54
10.6	128	"GRAIN FILLING"	16,55	1,36
14.6	132	"	18,79	1,41
15.6	133	"	16,66	1,33
17.6	135	"	33,05	1,60
19.6	137	"	44,46	1,22
21.6	139	"	21,96	2,22
25.6	143	"	60,98	1,62
26.6	144	"	231,89	3,24

(figuras Pag. 265 )



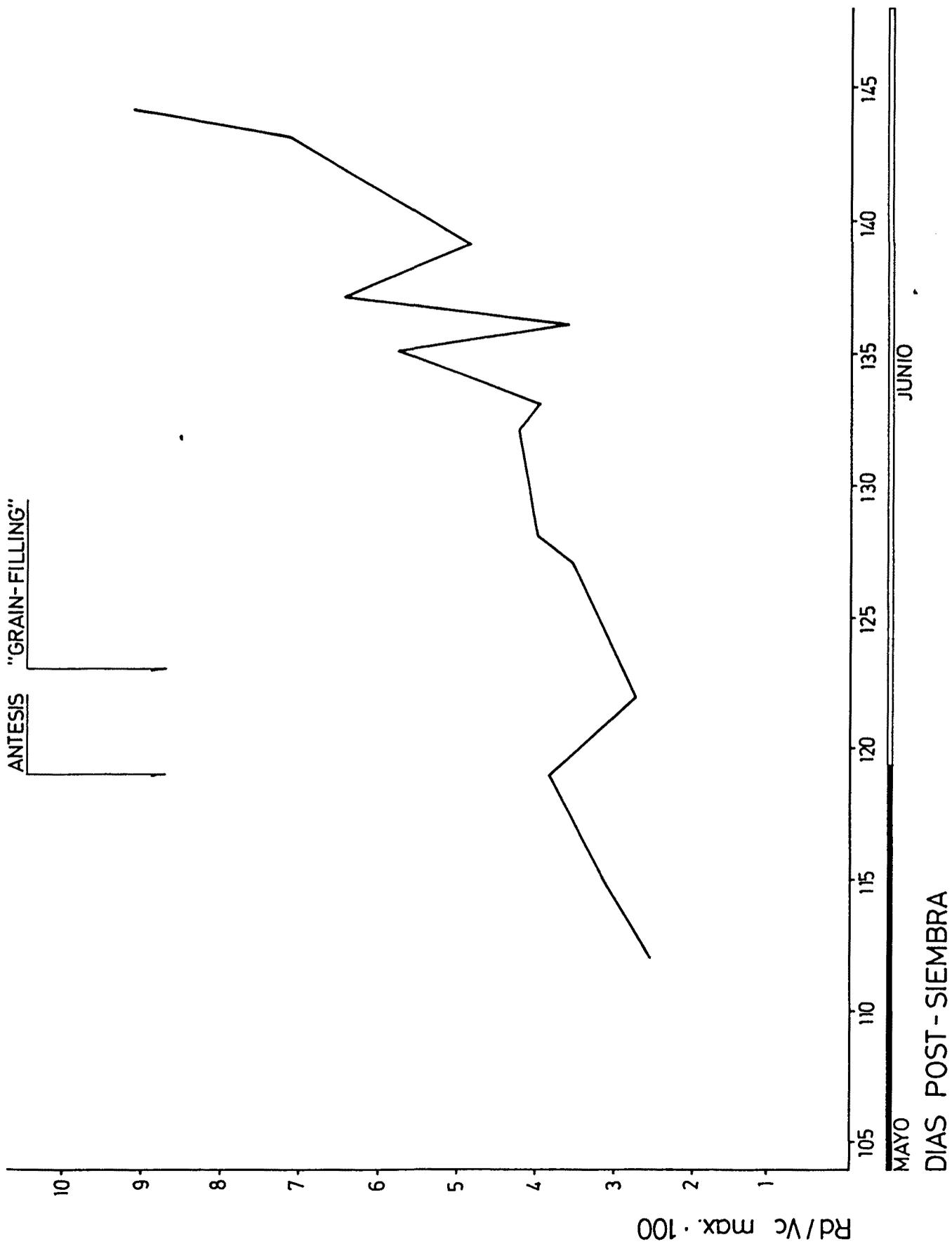
DIAS POST-SIEMBRA  
 COMPONENTES INDEPENDIENTE (S<sub>0</sub>) Y DEPENDIENTE (δ) DEL O<sub>2</sub> DEL P.C. CO<sub>2</sub>

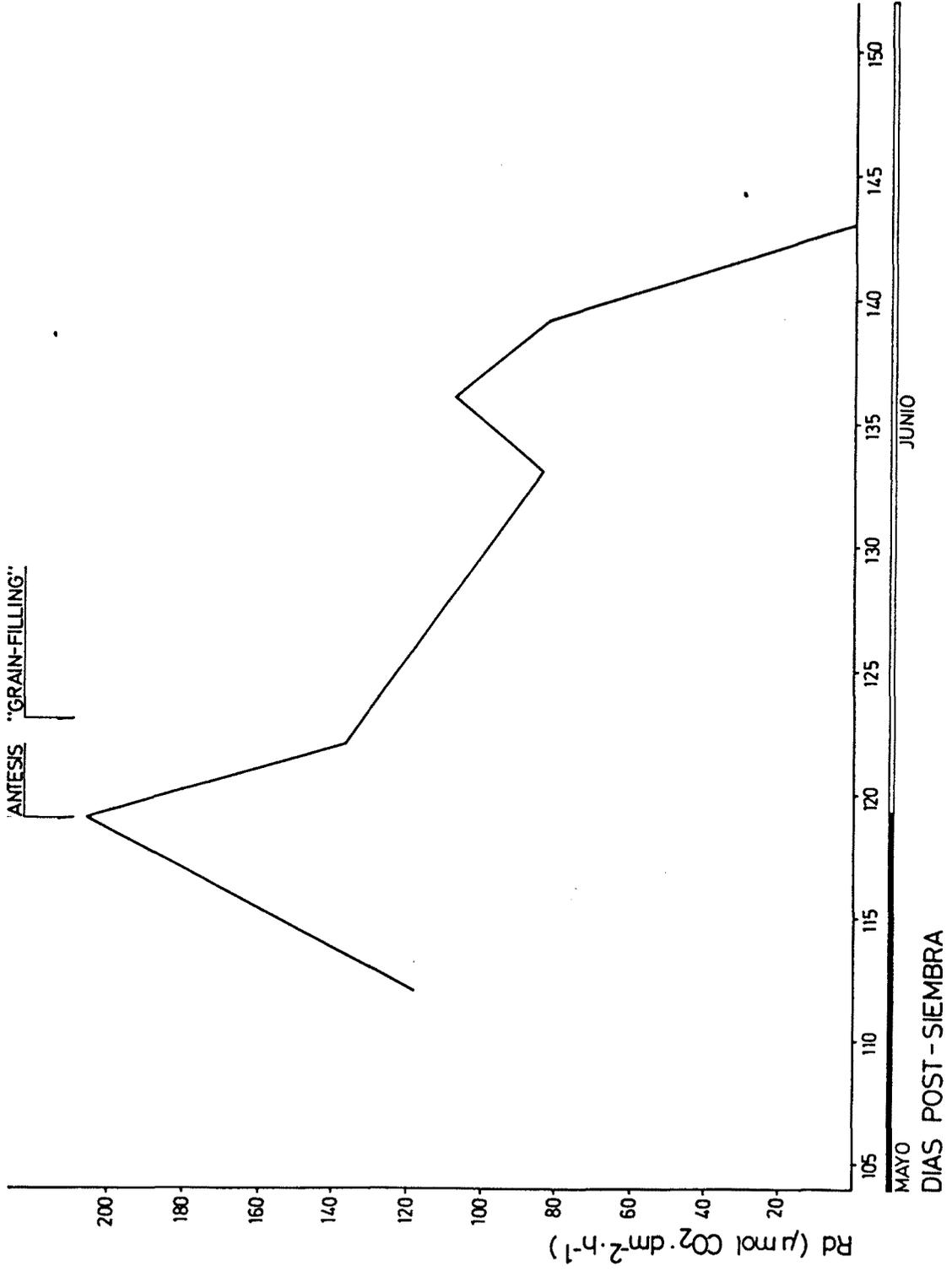
3.2.4 .- RELACION ENTRE LAS MEDICIONES BIOQUIMICAS Y DE INTERCAMBIO GASEOSO REALIZADAS

Los símbolos utilizados se describieron en el apartado 3.1.8

FECHA	DIA POST-SIEMBRA	ETAPA	$V_c$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ )	$V_{c\text{max}}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ )
21.5.82	108	pre-antesis	4041	4324
25.5	112	"	4363	4668
26.5	113	"	3342	3576
1.6	119	antesis	4701	5030
2.6	120	"	4752	5085
4.6	122	"	4701	5030
16.6	134	"GRAIN FILLING"	2049	2192
18.6	136	"	2364	2529
21.6	139	"	2246	2403
23.6	141	"	0	0

FECHA	DIA POST-SIEMBRA	ETAPA	$Rd/V_{c_{max}}$	$Rd$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ )
25.5.82	112	pre-antesis	2,44	118,67
28.5	115	"	3,12	
1.6	119	antesis	3,78	206,01
4.6	122	"	2,73	137,30
9.6	127	"	3,54	
10.6	128	"GRAIN FILLING"	4,00	
14.6	132	"	4,30	
15.6	133	"	4,00	85,63
17.6	135	"	5,67	
18.6	136	"	3,60	107,96
19.6	137	"	6,40	
21.6	139	"	4,67	86,38
25.6	143	"	7,10	0
26.6	144	"	9,03	





A ( asimilación segun Farquhar et al) (apartado 3.1.8)

$$A = v_c - 0,5 v_o - Rd$$

considerando  $v_o = v_c \cdot 0,27$   
y despreciando Rd

Día 108 después de la siembra :

$$v_c = 839$$

$$v_o = 227$$

$$A = 839 - 113 = 726 \mu \text{ mol CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$$

Los resultados de J.Luis Araus y L. Tapia de fotosíntesis para el mismo día dieron un valor de :

$$P_n = 717,05$$

DIA 112 (Pre-Antesis)

$$v_c = 912 ; \quad v_o = 246$$

$$A = 912 - 123 = 789$$

$$P_n = 717,05$$

DIA 122 (Antesis)

$$v_c = 1107 ; \quad v_o = 298$$

$$A = 1107 - 149 = 958$$

$$P_n = 673$$

DIA 133 ("GRAIN FILLING")

$$v_c = 383$$

$$v_0 = 103$$

$$A = 383 - 51,71 = 331$$

$$P_n = 543,25$$

DIA 135 ("GRAIN FILLING")

$$v_c = 365 ; \quad v_0 = 99$$

$$A = 365 - 50 = 315$$

$$P_n = 532,39$$

DIA 139 ("GRAIN FILLING")

$$v_c = 328$$

$$v_0 = 89$$

$$A = 328 - 45 = 283$$

$$P_n = 325,95$$

FECHA	DIA POST-SIEMBRA	ETAPA	Rd/Pn x 100	V <sub>c</sub> max/Pn
25.5	112	pre-antesis	10,98%	6,51
1.6	119	antesis	26,51%	7,01
4.6	122	"	20,38%	7,47
16.6	134	"GRAIN FILLING"	13,53%	4,03
18.6	136	"	17,62%	4,75
21.6	139	"	21,38%	7,39

3.2.5.- VARIACIONES EN RESPIRACION DE OSCURIDAD (Rn)

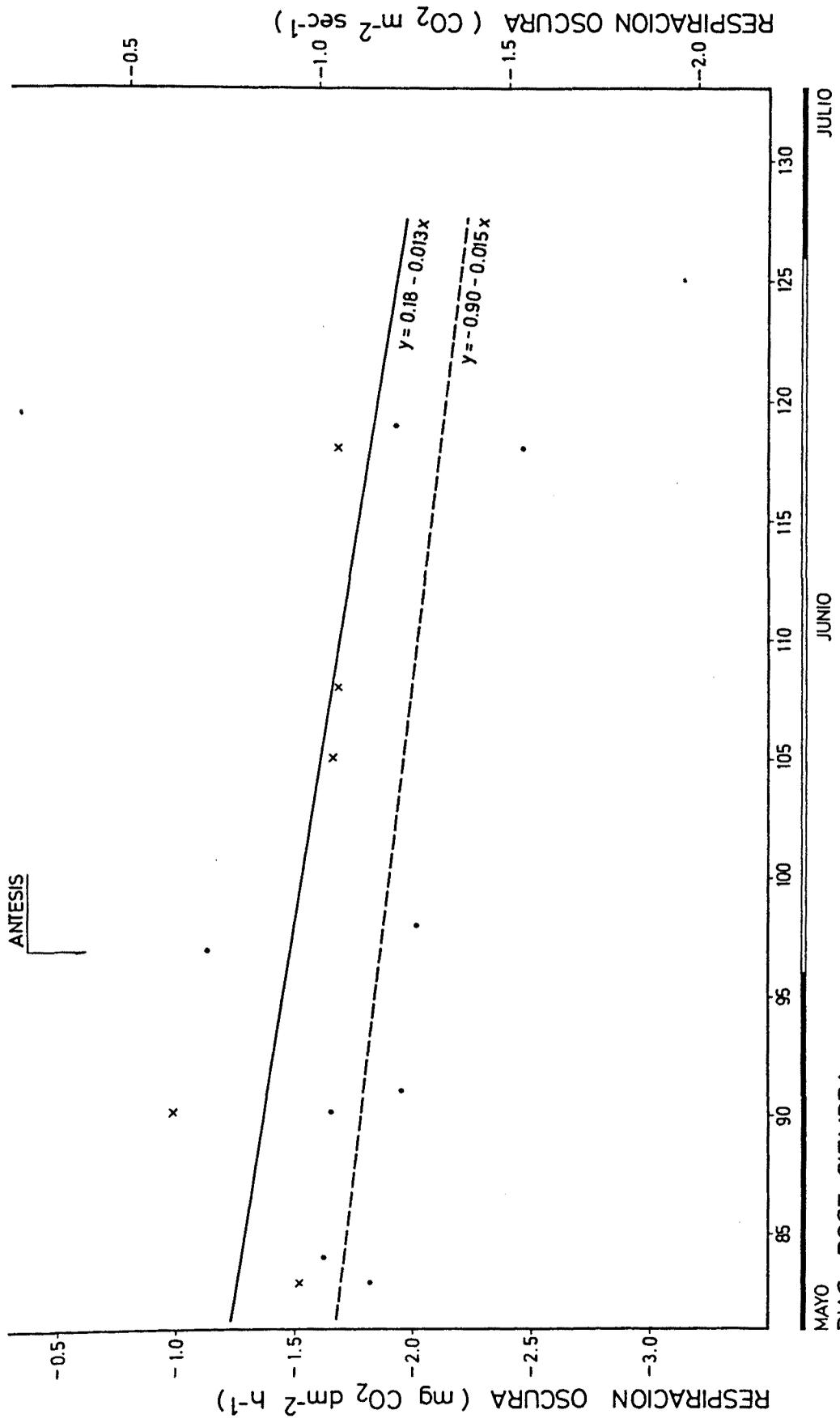
FECHA	DIA POST-SIEMBRA	Rn (16°C)	Rn (22°C)
18.5.81	83	-1,506	-1,763
19.5	84		-1,615
25.5	90	-1,008	-1,649
26.5	91		-1,943
1.6	97	-1,678	
2.6	98		-2,034
9.6	105	-1,678	
12.6	108	-1,689	
22.6	118	-1,689	-2,467
23.6	119		-1,920

Los puntos se ajustan a ecuaciones lineales de expresión :

Respiración de oscuridad a 16°C :  $y = -0,181 - 0,013 x$

Respiración de oscuridad a 22°C :  $y = -0,399 - 0,015 x$

( ver gráfica Pag. 274 ).



MAYO JUNIO JULIO

DIAS POST-SIEMBRA

RESPIRACION OSCURA HOJA FLAG. — 16 °C. --- 22 °C.

3.2.6.- VARIACIONES EN EL CONTENIDO EN PROTEINA SOLUBLES

3.2.6.1.- RELACION CON LA ACTIVIDAD CARBOXILASICA

DIA	ETAPA	µg prot/100 l	mg protxg.p.f <sup>-1</sup>	$\bar{x}$	%prot x p.fresco <sup>-1</sup>	$\bar{x}$
26.5.81	pre-antesis	60,00	30,02		3,02	
26.5	"	36,50	18,26	24,14	1,83	2,41
28.5	"	44,00	22,01		2,20	
28.5	"	66,00	33,01	27,51	3,30	2,75
29.5	antesis	52,00	26,01		2,60	
29.5	"	42,50	21,27	23,64	2,13	2,36
3.6	"	68,00	34,01		3,40	
3.6	"	69,00	34,50	34,26	3,45	3,43
4.6	"	51,00	25,50		2,55	
5.6	"	77,50	38,76		3,88	
11.6	antesis+espiga	80,00	40,03		4,00	
11.6	" +espiga	91,00	45,50	42,77	4,55	4,28
11.6	" -espiga	58,50	29,26		2,92	
11.6	" -espiga	64,00	37,47		3,75	3,34
12.6	" +espiga	42,50	21,25		2,12	
12.6	" +espiga	80,00	40,00	30,63	4,00	3,06
12.6	" -espiga	42,50	21,20		2,12	
12.6	" -espiga	59,00	29,50	25,35	2,95	2,54

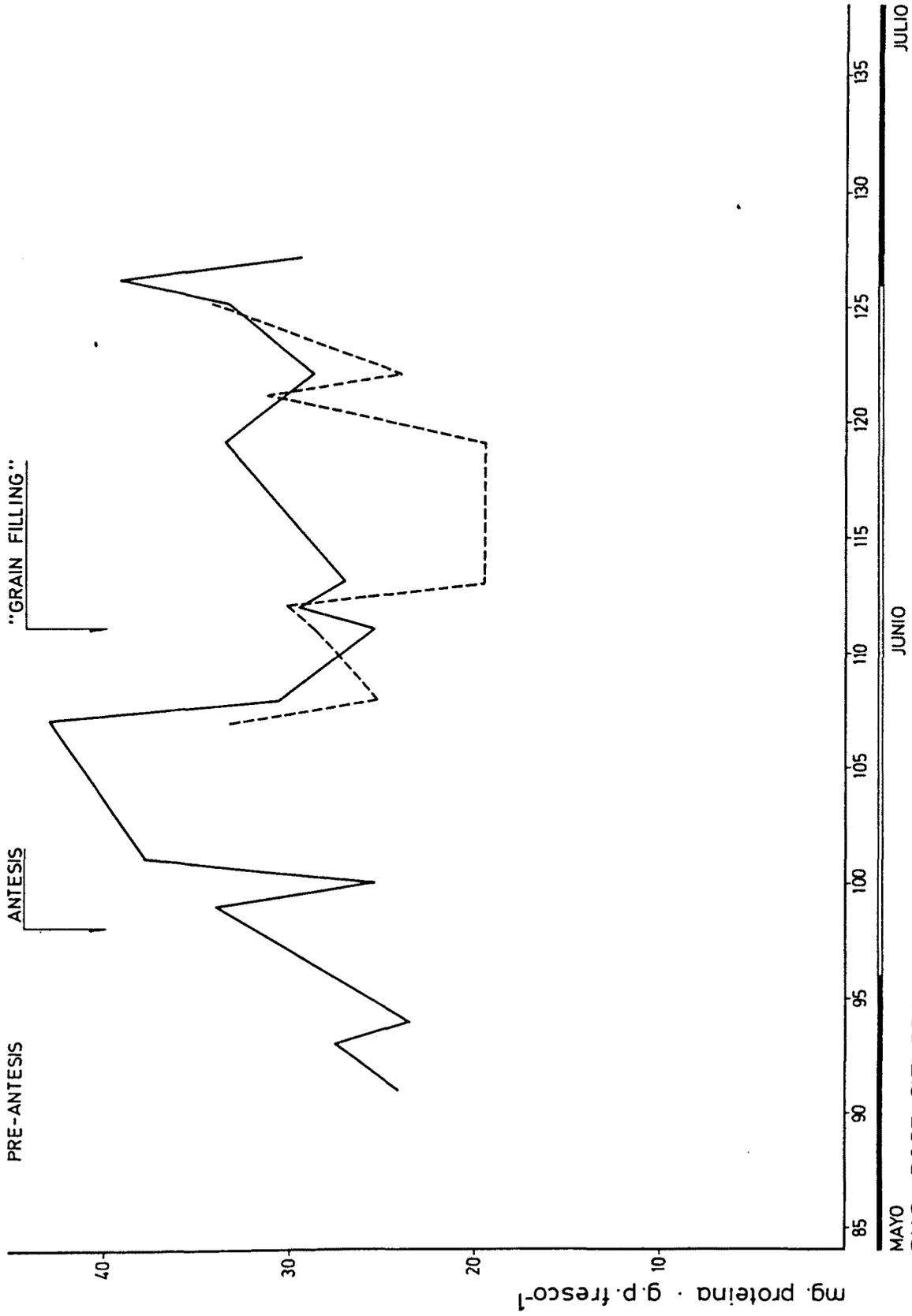
DIA	ETAPA	g prot/100 l	mg protx g p f <sup>-1</sup>	$\bar{X}$	% protx p.fresco <sup>-1</sup>	$\bar{X}$
15.6	antesis	51,00	25,51		2,55	
15.6	" -espiga	57,50	28,45		2,88	
16.6	" +espiga	59,00	29,52		2,95	
16.6	" -espiga	60,00	30,02		3,00	
17.6	" +espiga	54,00	27,07		2,71	
17.6	" -espiga	39,00	19,50		1,95	
23.6	" +espiga	67,00	33,50		3,35	
23.6	" -espiga	39,00	19,50		1,95	
25.6	" -espiga	63,50	31,75		3,18	
26.6	" +espiga	57,50	28,75		2,88	
26.6	" -espiga	48,00	24,00		2,40	
29.6	" +espiga	67,00	33,50		3,35	
30.6	" +espiga	78,00	39,00		3,90	
1.7	" +espiga	59,00	29,50		2,95	

3.2.7 .- EFECTO DE LA IRRADIACION SOBRE LA ACTIVIDAD DE LA RuBP CARBOXILASA

(Resultados a partir de registros situados en los campos experimentales de Pedralbes y elaborados por M. Berbel)

DIA	RADIACION INCIDENTE	RADIACION REFLEJADA (calxcm <sup>-2</sup> x día <sup>-1</sup> )	BAREMO RADIACION
1.5.81	477,80	107,40	370,40
2.5	335,50	74,20	261,40
3.5	482,90	107,30	375,60
4.5	457,60	104,90	352,80
5.5	392,60	90,40	302,30
6.5	470,10	111,10	359,10
7.5	202,00	49,00	153,00
8.5	496,20	102,00	393,60
9.5	85,70	17,50	68,30
10.5	376,20	88,60	297,70
11.5	455,50	100,00	355,50
12.5	499,90	11,40	382,50
13.5	378,70	85,50	293,20
14.5	406,90	93,10	313,80
15.5	530,80	118,40	412,50
16.5	433,40	98,90	334,50
17.5	509,60	113,60	396,10
18.5	531,10	113,00	418,10
19.5	456,50	93,00	363,50
20.5	356,30	71,50	284,90
21.5	94,70	20,40	74,30
22.5	507,90	98,90	409,10
23.5	498,80	95,70	403,10
24.5	323,60	60,80	262,80
25.5	94,80	21,20	73,60
26.5	313,00	62,40	250,60
27.5	436,20	82,90	353,40
28.5	512,40	101,00	449,60
29.5	333,00	66,00	267,00

DIA	RADIACION INCIDENTE (calxcm <sup>-2</sup> x día <sup>-1</sup> )	RADIACION REFLEJADA	BAREMO RADIACION
30.5	551,00	101,00	449,60
31.5	466,00	87,60	378,40
1.6	516,30	98,10	418,20
2.6	337,40	68,60	268,90
3.6	390,70	78,60	312,10
4.6	380,30	77,10	303,20
5.6	521,40	102,70	418,70
6.6	527,60	102,90	424,70
7.6	530,40	106,30	433,10
8.6	527,60	102,00	399,70
9.6	488,30	99,30	389,10
10.6	501,70	102,00	399,70
11.6	504,70	101,70	403,00
12.6	487,20	99,00	388,20
13.6	491,20	99,70	391,50
14.6	493,50	100,00	393,50
15.6	482,60	99,90	382,70
16.6	494,70	106,70	387,80
17.6	505,70	112,70	393,00
18.6	436,10	100,20	335,00
19.6	79,70	24,70	55,00
20.6	273,40	62,10	211,30
21.6	223,40	51,10	172,30
22.6	250,50	59,50	191,00
23.6	413,70	91,00	322,80
24.6	533,40	112,40	421,00
25.6	254,80	59,70	195,10
26.6	194,60	45,00	149,60
27.6	280,60	48,30	232,30
28.6	84,30	21,90	62,40
29.6	254,90	47,30	207,60
30.6	537,00	98,40	438,60

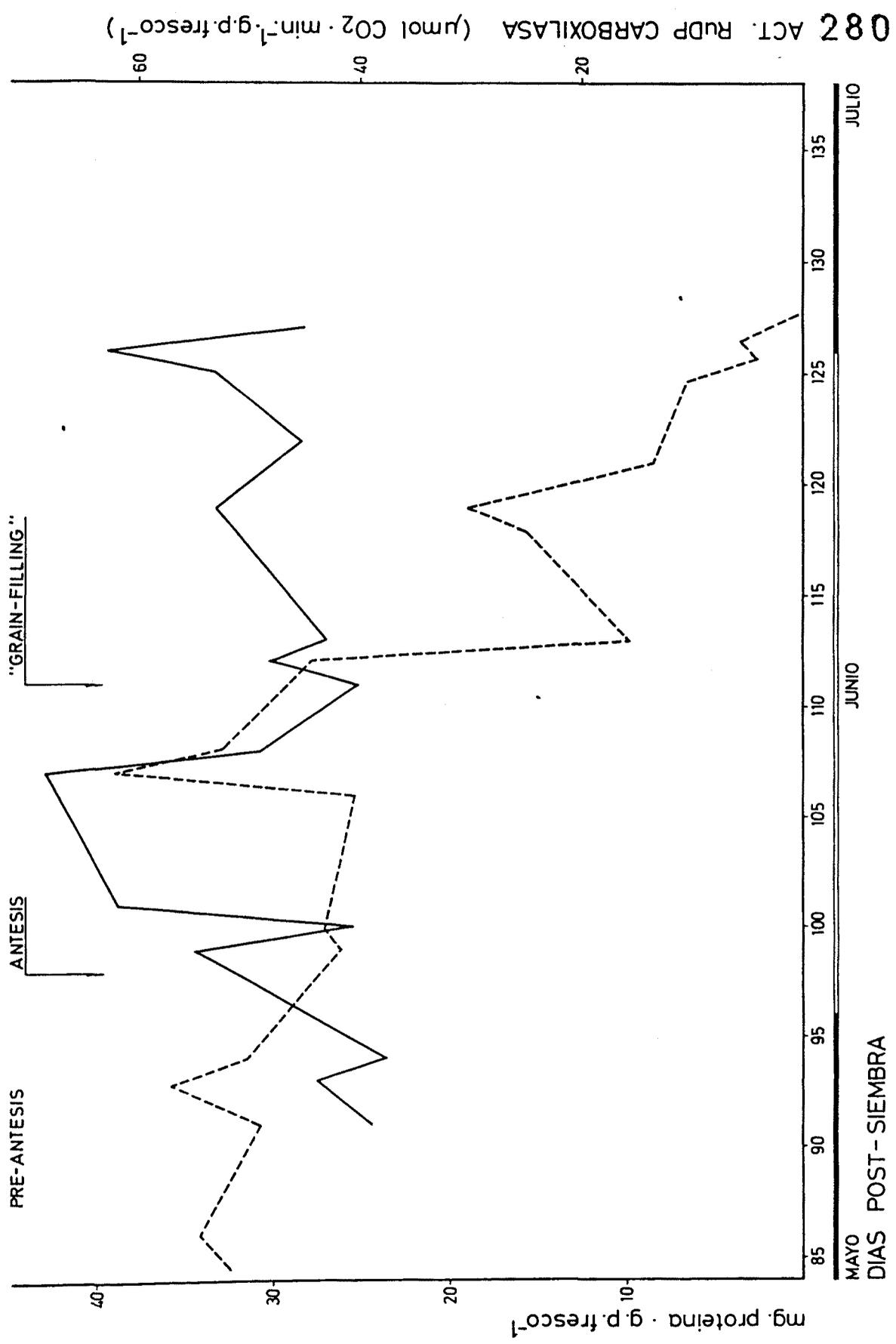


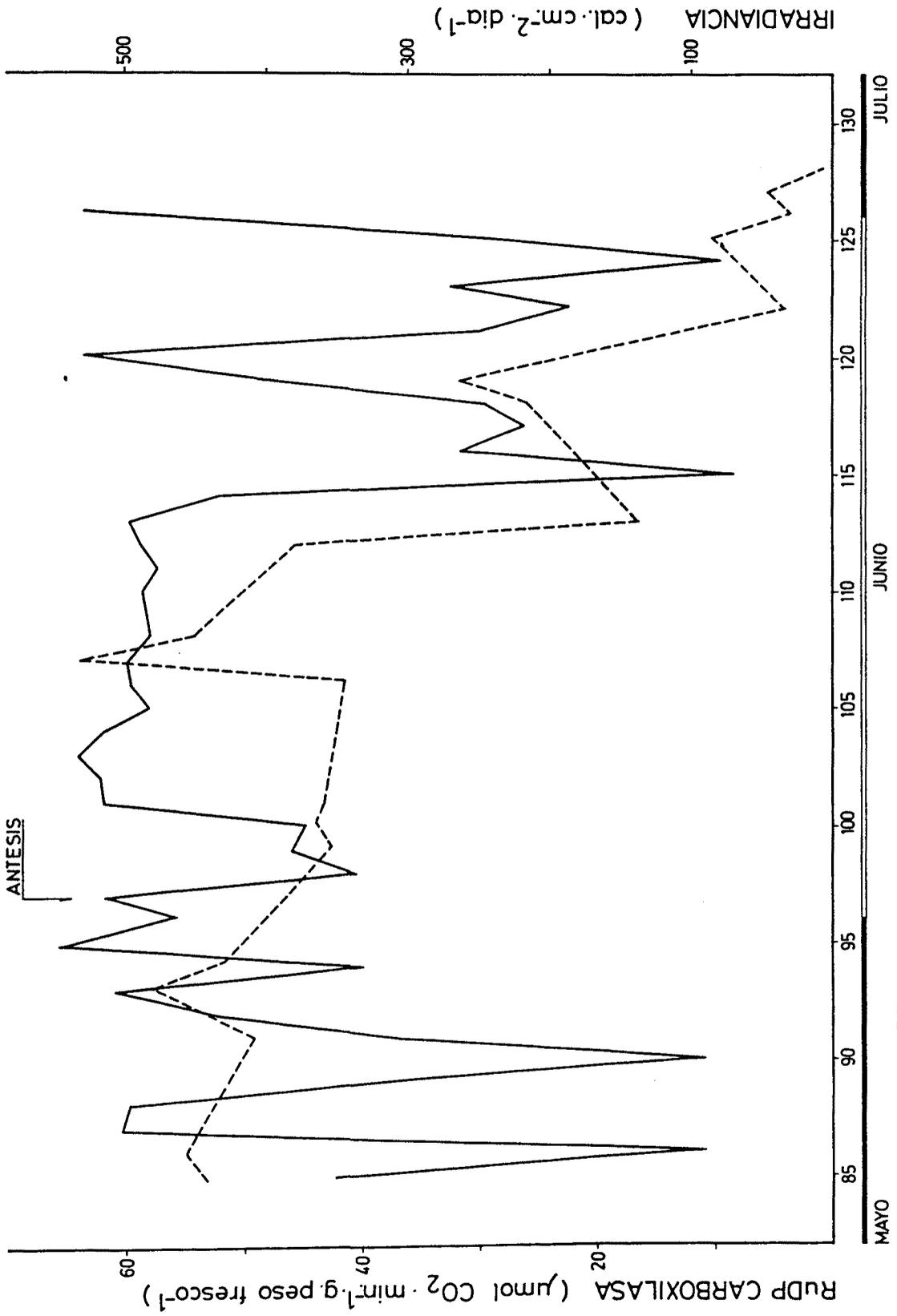
PROTEINAS SOLUBLES HOJA FLAG DE *TRITICUM AESTIVUM*. — CON ESPIGA. - - - - SIN ESPIGA.

MAYO  
DIAS POST-SIEMBRA

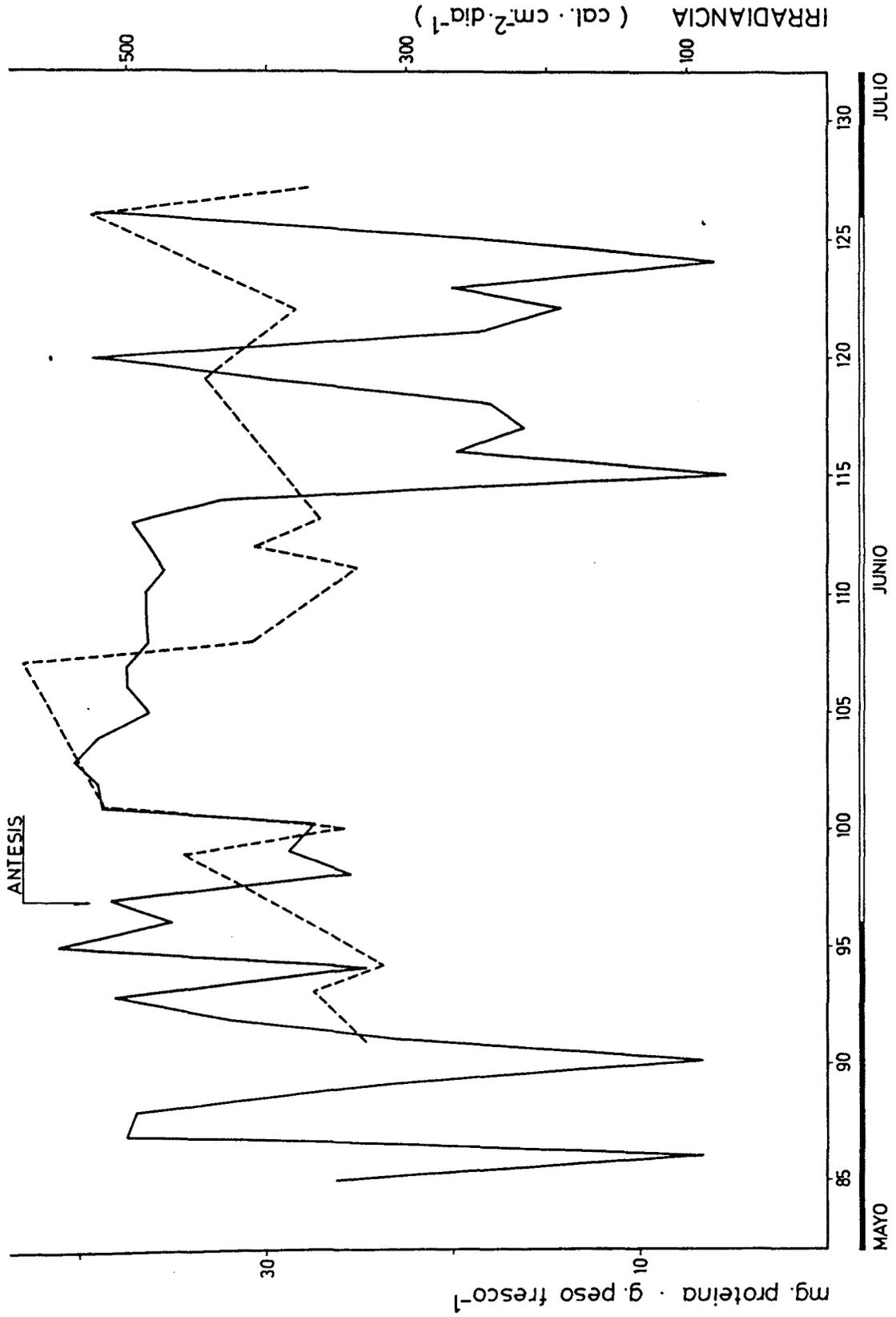
JUNIO

JULIO





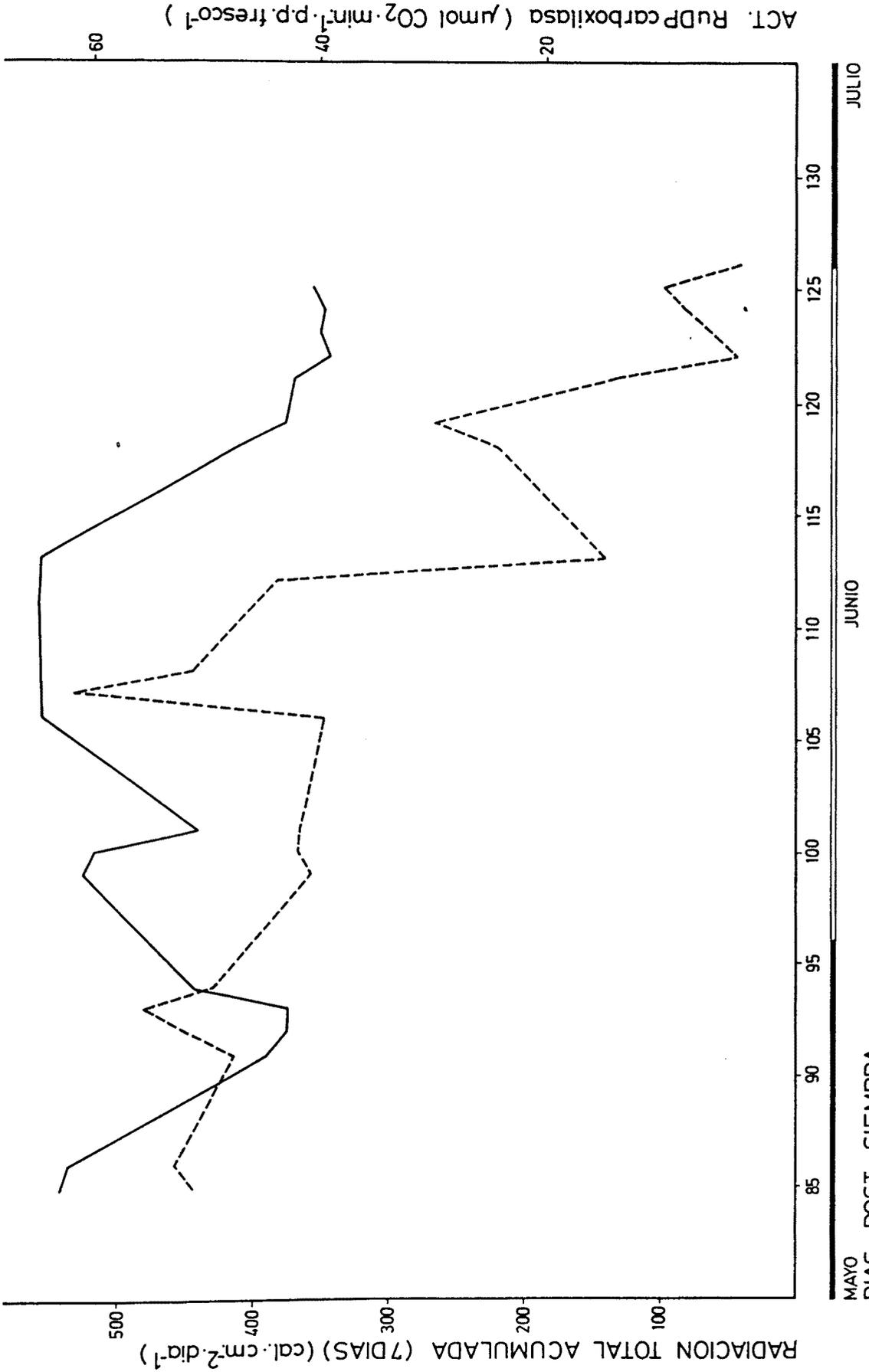
MAYO JUNIO JULIO  
 DIAS POST-SIEMBRA  
 RELACION IRRADIACION - ACTIVIDAD RuDPc EN HOJA FLAG EN TRIGO. — IRRADIACION  
 - - - - RuDPc.



MAYO JUNIO JULIO  
 DIAS POST-SIEMBRA  
 RELACION IRRADIACION - CONTENIDO EN PROTEINAS SOLUBLES.

## RADIACION INCIDENTE ACUMULADA DURANTE UNA SEMANA

FECHA	RADIACION cal. cm <sup>-2</sup> día <sup>-1</sup>
20.5	3247,00
21.5	3224,60
26.5	2332,60
28.5	2269,00
29.5	2686,70
3.6	3152,30
4.6	3106,80
5.6	2641,70
10.6	3375,30
11.6	3486,30
12.6	3563,45
15.6	3494,20
16.6	3449,20
17.6	3455,60
22.6	2495,60
23.6	2263,50
25.6	2210,20
26.6	2028,90
29.6	2011,90
30.6	2016,30
1.7	2139,60



MAYO DIAS POST - SIEMBRA  
EFFECTO RADIACION ACUMULADA - ACTIVIDAD RuDPC. EN HOJA BANDERA DE TRIGO. \_\_\_\_\_ RADIACION  
----- RuDPC.  
JUNIO JULIO

ACT. RuDP carboxilasa (  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{p.p.fresco}^{-1}$  )

RADIACION TOTAL ACUMULADA (7 DIAS) (  $\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{dia}^{-1}$  )

4. DISCUSSION

#### 4.1.- DISCUSION DE RESULTADOS DE SENESCENCIA FOLIAR EN HORDEUM VULGARE L. OBTENIDOS EN CONDICIONES DE LABORATORIO.

##### 4.1.1.- EFECTO DE LA KINETINA Y CONCENTRACIONES OPTIMAS PARA LA RETENCION DE CLOROFILAS.

Los resultados encontrados en este trabajo respecto a la retención de clorofilas en hojas escindidas tratadas con kinetina, son análogos a los obtenidos por diversos autores, situándose las concentraciones de hormona ensayadas dentro de los niveles estudiados por diversos equipos en materiales diversos.

Salih (1977) trabajando en plántulas de dos semanas de Hordeum vulgare utilizó una concentración de 5ppm mientras que Schneider y Legocke (1981), aplicó 1ppm en plántulas de siete días crecidas en oscuridad para examinar el efecto de la luz y de las citoquininas sobre la diferenciación del cloroplasto.

Malik y Thimann (1980), utilizaron 3ppm en plántulas de Avena sativa de siete días para observar las diferencias en el contenido de ATP con la senescencia.

Peterson y Huffaker (1975), utilizaron 10ppm en plántulas de una semana de cebada en estudios sobre el efecto de distintos productos y de la iluminación sobre la pérdida de actividad de la RuBP-casa y retención de clorofilas y proteínas.

La retención de clorofilas por citoquininas ha sido observada en otros materiales así : Osborne y Mc Calla 1962, en sus clásicos experimentos con discos de Xanthium, en los que obtuvieron un efecto óptimo de la concentración de kinetina a 10ppm.

Estos autores sugirieron asimismo un método de determinación de clorofilas en material senescente que ha sido posteriormente muy utilizado.

Grierson et al. 1977, en discos de Nicotiana tabacum, utilizaron kinetina a 0,5ppm en discos cultivados en luz sobre agar conteniendo sales y sacarosa.

Los niveles de clorofila encontrados por Peterson y Huffaker 1975, en hojas primarias de cebada de una semana de edad al tiem-

po de escisión, como es nuestro caso, fueron de 1,5 mg . g.p.f.<sup>-1</sup>, siendo parecido al valor encontrado en este trabajo, 1,83 mg g.p.f.<sup>-1</sup>, en condiciones análogas de crecimiento.

Dichos autores observaron tan solo una disminución del 10% en tres días. Thimann et al. 1977 en hojas de avena encontraron que al cabo de cuatro días la desaparición de clorofilas con 3ppm de kinetina era de un 20% en la luz y de un 85% en la oscuridad.

Malik 1982, también en hojas de avena observó una disminución algo distinta : En oscuridad a los cuatro días fue del 75% mientras que a la luz fue de un 55% y con la aplicación de kinetina a 5ppm, se redujo a un 35%.

Nuestros resultados muestran una disminución al cabo de seis días de un 73% en los controles, mientras que los distintos tratamientos dieron : 2ppm k: 48%, 10ppm k: 38%, 20ppm k: 50%. (gráfica Página 94 ).

También se observó una disminución más rápida de clorofila a que de clorofila b (ver revisión Sestak 1963). Sin embargo, no se pone en evidencia en el caso de utilización de kinetina a 10ppm, donde dicho cociente permaneció como en el momento de la escisión e igual a 4,57, frente a 3,81 (2ppm) y 3,24 (20ppm). Dicha cifra oscila entre 3 y 6 siendo valores altos representativos de una elevada actividad del tejido (Margalef 1974).

El índice D 430/ D665 que expresa la proporción entre clorofila a y el resto de pigmentos en la planta (carotinoides) muestra solo un débil aumento a 10ppm (9%) mientras que en los demás tratamientos aumenta considerablemente : 16% (2ppm) y 24% (20 ppm). Los valores hallados oscilan entre los teó-

ricos para plantas superiores (1,8 - 2,5).

Tras los resultados obtenidos de los distintos parámetros, se optó por utilizar kinetina a una concentración de 10ppm en todos los estudios realizados de senescencia en hoja escindida.

#### 4.1.2.- FOTOSINTESIS NETA EN HOJAS ESCINDIDAS DE HORDEUM VULGARE L.

##### 4.1.2.1.- EFEECTO DE LA KINETINA Y DE LA CONCENTRACION DE OXIGENO

Los resultados obtenidos muestran un descenso gradual en las tasas fotosintéticas de hojas de cebada escindidas y mantenidas en oscuridad, a lo largo del tiempo tras la escisión foliar.

El hecho de utilizar, además de los controles, un tratamiento con la hormona kinetina (6 furfuril-amina-purina) en concentración de 10 ppm, retrasó notablemente la disminución de la actividad fotosintética a lo largo de la senescencia foliar . (Fig. Pag 102 )

En el caso de controles, las hojas dejaron de mostrar asimilación neta de CO<sub>2</sub> al octavo día después de la escisión , mientras que en las hojas tratadas, se pudo medir actividad fotosintética incluso al cabo de catorce días

A los 4 días tras la escisión foliar, la fotosíntesis neta decreció en los controles un 62% mientras que en el tratamiento hormonal fué de un 40%, siendo la disminución al octavo día de un 93% y 62% respectivamente.

Las diferencias entre ambos tratamientos se pusieron de manifiesto a los dos días después de la escisión (dif. sig,  $p < 0,001$ ). , debido al conocido efecto de la kinetina como retardante de las senescencia en vegetales.

Dicha hormona posee un efecto inhibitorio de la degradación de proteínas, bien por :

- inhibición de la lisis de proteínas,
- estabilización de los componentes de la síntesis proteica

o por

- incremento de la síntesis proteica per se. (Wittenbach 1977).

La inhibición de los procesos hidrolíticos evita asimismo incrementos respiratorios (Wittwer et al 1961, Dedolph 1962, Moore 1979) , posiblemente acompañado también por una mejor conservación de ATP en los tejidos (Mc Lean 1963, 1964). Otro efecto de la hormona es el mantenimiento de la permeabilidad de la membrana (Poovaiah y Leopold 1973).

Sin embargo, parece que existen por otra parte, efectos directos de la kinetina sobre los procesos fotosintéticos. Meidner 1967 y Passera y Albuzzio 1978 observan incrementos en la asimilación de  $\text{CO}_2$  en hojas de cebada tratadas con kinetina.

Buschmann 1981, en Raphanus sativus aplicando kinetina a 2 ppm en la solución nutritiva, observa una mayor actividad en la reacción de Hill del cloroplasto de las hojas tratadas y una concentración de p700 mayor por clorofila.

La kinetina, al ser capaz de cambiar la estructura del aparato fotosintético, puede incrementar el rendimiento de la fotosíntesis.

Laetsch y Boasson 1972, encuentran una estimulación de la división en cloroplastos maduros utilizando benziladenina.

Møre 1972, observa la inducción o inhibición de los procesos de intercambio gaseoso en toda una variedad de tejidos vegetales, dependiente de la concentración de hormona utilizada.

También es requerida la kinetina para el desarrollo de cloroplastos funcionales en callo de tabaco (Laetsch y Setler 1967).

Otros autores muestran una estimulación de la actividad de algunos enzimas fotosintéticos (principalmente RuBP carboxilasa) mediante la utilización de citokininas (benziladenina) en soja (Feierabend 1969), judía (Treharne 1970), pepino (Harvey et al 1974) y calabaza (Klyachko et al 1980).

Otro papel importante es el efecto de la kinetina en la regulación de la apertura estomática (Kuraishi y Ishikawa 1977, Thimann et al. 1977, 1982), disminuyendo las resistencias estomáticas al paso del  $\text{CO}_2$  y facilitando la fotosíntesis.

El estímulo de la transpiración mediante citoquininas ha sido observado en Brásica oleracea (Dedolph et al. 1961), en guisante (Katsumi 1963) y en hojas escindidas de cebada (Livné y Vaadía 1965). Kuraishi (1976), en discos de hojas hipostomáticas que flotaban en una solución de kinetina, observó que no se inhibía la senescencia, insinuando que el efecto de las citoquininas sobre la senescencia se ejercía induciendo la apertura de los estomas.

Los trabajos de Thimann et al 1974, y su laboratorio (Tetley y Thi-

mann 1975), además de los efectos de las citokininas como retardantes de la senescencia y sobre la transpiración, les atribuyen un papel importante como agente de acoplaje entre la respiración y la fotofosforilación.

Así pues, debido a las características aquí comentadas de la hormona kinetina, tanto como retardante de la senescencia como por su efecto directo sobre procesos de asimilación de  $\text{CO}_2$ , se justifican los resultados obtenidos en actividad fotosintética a lo largo del envejecimiento con material vegetal tratado con dicha hormona.

Bajo una atmósfera empobrecida en  $\text{O}_2$ , se observa al igual que bajo una atmósfera del 21%  $\text{O}_2$  un efecto claro de la concentración de kinetina sobre las tasas fotosintéticas. ( Fig. Pag. 112 )  
El comportamiento fué muy parecido al que ocurre bajo atmósferas normales de concentración de oxígeno : los controles mostraron fotosíntesis hasta el octavo día después de la escisión foliar, mientras que en las hojas tratadas se detectó fotosíntesis hasta el día catorce con una disminución del 85% respecto al día de la escisión.

Las diferencias entre tratamiento control y con kinetina se manifiestan a partir del cuarto día después de la escisión

Al referirse a procesos de intercambio gaseoso realizados bajo una atmósfera del 2,5%  $\text{O}_2$  debe tenerse en consideración la inhibición de procesos fotorrespiratorios bajo dichas condiciones.

El efecto de la concentración de oxígeno sobre la actividad fotosintética y respiratoria de las plantas  $C_3$  se conoce desde que Warburg en 1920 observó en Chlorella que concentraciones altas inhibían la tasa de fotosíntesis neta. Posteriormente ha sido demostrado por numerosos autores en plantas superiores y cloroplastos aislados, denominándose "efecto Warburg". ( Fig. Pag. 120 )

A su vez, se ha demostrado que altas concentraciones de oxígeno incrementan el fenómeno de la fotorrespiración.

Según Ludwig y Canvin 1971, dos tercios de la inhibición de la fotosíntesis neta se debe a un efecto directo sobre la fotosíntesis (inhibición directa de los enzimas de la vía de Calvin Canson , Chollet y Ogren 1975, Jackson y Volk 1970) y un tercio a un incremento de la fotorrespiración. La respiración de oscuridad es independiente de la concentración de  $O_2$ , saturándose a un 2% de  $O_2$ , ( Forrester et al 1966 )

Según Zelitch 1971., el ensayo a niveles bajos de  $O_2$  subestima la magnitud de la fotorrespiración, porque el metabolismo del glicolato tiene lugar incluso a bajas concentraciones (Eickenbush y Beck 1973, Robinson y Gibbs 1974).

Los datos de actividad fotosintética obtenidos en este trabajo a dos niveles de oxígeno se pueden resumir en las siguientes tablas :

CONTROL :	Pn (mg $CO_2$ $dm^{-2}$ $h^{-1}$ )		$\Delta$ Pn
	21% $O_2$	2,5% $O_2$	
DIA 0	8,12	11,38	40,10%
DIA 2	5,98	8,54	42,80%
DIA 4	3,84	5,70	48,30%
DIA 6	1,70	2,86	68,20%

KINETINA :	Pn (mg CO <sub>2</sub> dm <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> )		Δ Pn
	21% O <sub>2</sub>	2,5% O <sub>2</sub>	
DIA 0	8,12	10,77	32,60%
DIA 2	6,96	9,42	35,30%
DIA 4	5,81	8,07	36,80%
DIA 6	4,65	6,72	44,50%
DIA 8	3,49	5,37	53,80%
DIA 10	2,33	4,02	72,50%
DIA 12	1,17	2,67	128,20%

La fotosíntesis neta aumenta al descender la concentración de oxígeno del 21 al 2,5% en unos valores que concuerdan con la bibliografía (ver revisión Zelitch 1979) y que sitúan los incrementos entre un 30 - 50% (en estado no senescente)

INDICE DE INHIBICION POR OXIGENO (I)

Joliffe y Tregunna 1973 utilizaron el índice de inhibición por oxígeno (I) de la fotosíntesis neta, para expresar las disminuciones de fotosíntesis observadas al aumentar la concentración de oxígeno, disminuir la concentración de CO<sub>2</sub> y aumentar la temperatura.

$$I = (PL - PH) / PL$$

donde

PL = fotosíntesis a 1,8% O<sub>2</sub>

PH = fotosíntesis a una concentración superior

La inhibición completa se obtiene cuando I = 1, o sea a PH = 0 y que corresponde al P.C CO<sub>2</sub>, bajo la concentración mayor de O<sub>2</sub>. En cierto modo puede considerarse como indicativo de la fotorrespiración. (Chollet y Ogren 1975).

El índice I disminuye al aumentar la concentración de CO<sub>2</sub> o disminuir la concentración de O<sub>2</sub>, indicando la competencia por el oxígeno de la 1,5 RuBP-casa en el mismo lugar que el CO<sub>2</sub>. (Andrews et al 1971, Ogren y Bowes 1971, Ku y Edwards 1977 a, b).

TRATAMIENTO CONTROL

(Figura Pag. 124 )

El índice de inhibición por oxígeno aumenta a lo largo del tiempo después de la escisión foliar, desde unos valores de 0,29 en el día cero hasta 0,41 (día 6).

El incremento de I es paulatino y no se manifiesta claramente hasta el día sexto tras la escisión.

Es conocido el hecho de que el oxígeno inhibe la fotosíntesis neta en plantas C<sub>3</sub> a través de diversos mecanismos: Inhibición por oxígeno de la actividad carboxilásica, producción de fosfoglicolato a través de la reacción oxigenásica y competición

con el  $\text{CO}_2$  por electrones fotosintéticos (reacción de Mehler). Como los dos primeros mecanismos dependen solamente de la cinética y contenido en RuBP carboxilasa (a concentración constante de sustrato), el aumento del índice de inhibición con la edad, que es aún más aparente en las hojas tratadas con kinetina, podrían atribuirse (excluyendo el efecto de la reacción de Mehler) : o bien a una mayor afinidad del enzima por el  $\text{O}_2$  al envejecer (Salin y Homan 1973), o bien a cambios en la relación de solubilidades  $\text{O}_2 / \text{CO}_2$  debido a un aumento en resistencia estomática con el envejecimiento (Ku y Edwards 1977 a).

Los trabajos existentes sobre las variaciones en conductancias tanto estomática como intracelulares y su repercusión en los procesos de intercambio gaseoso son muy numerosos (Salin y Homan 1971, Catsky et al 1976, Cary 1977, Samsuddin e Impens 1979, Tichá 1980). Algunos autores han considerado dichas variaciones como las causas principales del cambio en actividad fotosintética con la edad (Holmgren et al 1965, Rawson 1977, Wong et al 1979, Zima et al 1981). Existe discusión en si los incrementos en las resistencias estomáticas e intracelular varían en paralelo (Constable 1980, Ludlow y Canvin 1971), con el resultado de una concentración constante del  $\text{CO}_2$  intercelular (Constable et al 1980, Darwis y Mc Cree 78), o bien declina la resistencia estomática mientras que la resistencia interna incrementa (Catsky et al 1976).

Parece que las resistencias del mesófilo en ciertas plantas estudiadas son mayores a condiciones normales de oxígeno comparadas con condiciones del 1% . (Lake y Slatyer 1970, Slatyer 1970, Ludlow 1970 ).

También Joliffe y Tregunna 1973 encuentran que altas concentraciones de oxígeno (99,9%) incrementaron la resistencia del mesófilo, aunque no vieron diferencias significativas bajo concentraciones del 1,8 y 20,8%.

TRATAMIENTO CON KINETINA

(Figura Pag. 124 )

El índice de inhibición de  $O_2$  muestra un comportamiento parecido al de los controles, pero más acentuado por durar más tiempo. Durante los 4 primeros días, el índice I se sitúa aproximadamente a 0,26 (equivalente al primer día de los controles) aumentando a continuación paulatinamente hasta el día catorce, a partir del cual el incremento es más notable.

Parece deducirse que el tratamiento con kinetina implica un retraso en el deterioro de los procesos de intercambio gaseoso con la edad, pero con un patrón similar al de los controles. Este retraso al igual que en fotosíntesis y punto de compensación corresponde a cuatro días de desfase.

DEFICIT DE CARBONO (D)

El índice de déficit de carbono (D), también de Joliffe y Tregunna (1973) viene expresado por :

$$D = \frac{12 (PL-PH)}{44}$$

y es indicativo de la productividad fotosintética.

PL y PH representan la fotosíntesis neta al 1,8% y 21% de  $O_2$ , y 12/44 representa la proporción de carbono en  $CO_2$ .

En las figuras de la página 125 , se puede observar que en los controles, la disminución de D es mucho más rápida. El índice obtenido al sexto día después de la escisión corresponde aproximadamente al que se obtiene al catorceavo día en el tratamiento con kinetina, demostrando en este caso también la eficacia de la hormona en mantener la productividad.

#### 4.1.3.- P.C.CO<sub>2</sub> EN HOJAS ESCINDIDAS DE HORDEUM VULGARE L.

##### 4.1.3.1.- EFEECTO DE LA KINETINA Y DE LA CONCENTRACION DE OXIGENO

Los puntos de compensación de CO<sub>2</sub> medidos a lo largo del envejecimiento de hojas de cebada escindidas aumentan de forma exponencial. En el caso del tratamiento con kinetina, el incremento es mucho más lento. ( Fig. Página 130 ).

En los controles se obtuvieron P.C. CO<sub>2</sub> estables hasta el sexto día tras la escisión.

En el caso de hojas tratadas con hormona, la estabilización se alargó hasta el doceavo días después de la escisión.

Los valores del primer día tras la escisión en los controles (49 ppm), corresponden a los citados en la bibliografía, en hojas primarias de cebada en etapa de desarrollo con dos hojas (45 ppm, Meidner 1967; revisión Tichá y Catsky 1981).

Dicho autor, encuentra asimismo una disminución en los P.C.CO<sub>2</sub> al tratar con una citokinina, atribuyéndolo a un efecto de ésta sobre el mecanismo estomático.

El incremento en P.C.CO<sub>2</sub> al sexto día después de la escisión fue 85%, frente a un 37% en las hojas tratadas con kinetina.

Se observan desde el inicio del proceso de senescencia (segundo día tras la escisión foliar), diferencias significativas a lo largo del tiempo y, asimismo, entre el tratamiento control y el hormonal, al igual que ocurre en el proceso fotosintético.

En la figura de la página 138 se observa un efecto claro de la kinetina sobre los puntos de compensación de CO<sub>2</sub> obtenidos bajo condiciones del 2,5% de oxígeno. Estos fueron siempre inferiores (60%) que los obtenidos al 21% de O<sub>2</sub>, mostrando diferencias significativas a partir del cuarto día.

Al sexto día tras la escisión, el incremento en los controles respecto al día cero fué de un 96%, mientras que con la kine- tina alcanzó un 51%.

#### 4.13.2.- RELACIONES DEL P.C.CO<sub>2</sub> CON LA FOTOSINTESIS NETA Y LA CONCENTRACION DE OXIGENO .

La relación entre los puntos de compensación de CO<sub>2</sub> y la foto- síntesis neta a lo largo del envejecimiento foliar es de tipo logarítmico. ( Fig Pag. 146 )

A medida que la fotosíntesis neta desciende después de la escisión foliar, el punto de compensación aumenta. En los estados finales de la senescencia Pn es nula y los P.C.CO<sub>2</sub> teóricos bajo condi- ciones normales de oxígeno son superiores a 100 ppm y sin estabilización, debido a un desequilibrio entre los proce- sos de asimilación y respiración, con un incremento de los segundos.

#### RELACION DE P.C.CO<sub>2</sub> Y CONCENTRACION DE OXIGENO

Considerando la inhibición competitiva mutua de las reacciones del aceptor de CO<sub>2</sub>, ribulosa, 1 - 5 difosfato con el CO<sub>2</sub> y el O<sub>2</sub>, Peisker en 1974 propuso un modelo que describe la conocida rela- ción lineal entre P.C.CO<sub>2</sub> y la concentración de oxígeno (Forres- ter et al 1966).

A saturación de luz, la difusión de CO<sub>2</sub> hasta el cloroplasto y al l- gar de reacción de carboxilación, son etapas limitantes en el proce- so global de la fotosíntesis. Las limitaciones al paso de CO<sub>2</sub> pueden ser descritas en términos de resistencias.

Se introduce el concepto de resistencia a la carboxilación (Jar- vis 1971) definida como el recíproco de la pendiente de la rela- ción entre fotosíntesis y concentración de CO<sub>2</sub>, en el lugar de carboxilación. A partir de este concepto, Peisker 1974 expresa asimismo el P.C.CO<sub>2</sub> como :

$$C = r_x R_L$$

$R_L$  = fotorrespiración

$r_x$  = resistencia a la carboxilación.

Este modelo se ha ido completando y variando (Peisker y Apel 1975, 1976, 1977...) hasta la expresión de un modelo complejo (Peisker, Tichá y Catsky 1981), en que introducen la respiración oscura a la luz y las diversas resistencias al paso del  $CO_2$

$$S = r R_{DL} + \mu \alpha R_D + (\gamma + \mu \beta R_D) [O_2]$$

$R_{DL}$  = respiración oscura en la luz, de las células heterótrofas con su resistencia a la difusión de  $CO_2$ ,  $r$ .

$R_D$  = tasa de respiración oscura a la luz.

$\alpha, \beta$  = componentes independientes y dependiente al  $O_2$  de las resistencias a la carboxilación.

$\gamma$  = parte dependiente del  $O_2$  del P.C. $CO_2$  que viene solamente determinada por las propiedades cinéticas de la RuBP carboxilasa / oxigenasa y que no depende de la respiración oscura.

$\mu$  = parte de la respiración oscura que no está inhibida a la luz.

El término  $\gamma + \mu \beta R_D = \gamma'$  corresponde a la parte dependiente del oxígeno del P.C. $CO_2$ .

Para Bauwe et al 1980, y Laing 1974

$$\gamma = 0,5 \frac{V_o K_c}{V_c K_o}$$

donde  $K_c, K_o, V_c, V_o$  son las constantes de Michaelis o de inhibición, y las tasas máximas de la reacción de RuBP como carboxilasa y como oxigenasa, respectivamente.

Por todo ello,  $\gamma$  es directamente proporcional a la actividad

oxigenásica, o sea a la fotorrespiración.

Así pues, en el modelo de Bauwe, Apel y Peisker 1980, la parte dependiente del  $O_2$  del P.C.CO<sub>2</sub>,  $\gamma'$ , depende por una parte de las velocidades respectivas de carboxilación y oxigenación, y por otra, de la respiración oscura a la luz, (Rd).

El modelo de Farquhar et al. 1980, considera :

$$\gamma = \gamma_0 + \gamma [O_2]$$

$$\gamma = \frac{K_c (0,5 V_o \text{ max} / V_c \text{ max} + Rd / V_c \text{ max})}{K_o (1 - Rd / V_c \text{ max})} \quad (1)$$

$$\gamma_0 = \frac{K_c Rd / V_c \text{ max}}{1 - Rd / V_c \text{ max}} \quad (2)$$

$V_c \text{ max}$  : máxima actividad de la RuBP carboxilasa en ausencia de oxígeno, derivado de  $V_c$  y teniendo en cuenta el efecto inhibitor de la concentración atmosférica de  $O_2$ .

Se puede observar que el modelo de Farquhar et al y el modelo de Bauwe, son practicamente correspondientes. En esta tesis se ha utilizado el modelo de Farquhar.

La única diferencia entre ambos modelos consiste en que el equipo de Peisker distingue dentro de la respiración oscura, entre las debidas células heterótrofas y no, y el equipo de Farquhar no lo considera.

Veamos la comprobación de ambos modelos :

Para Peisker y Apel 1980

$$\gamma_0 = r RD_1 + \alpha (RD_1 + RD_2)$$

Para Farquhar

$$\zeta_0 = \frac{K_c \text{ Rd} / V_c \text{ max}}{1 - \text{Rd} / V_c \text{ max}} \quad \text{equivale aproximadamente a}$$

$$\frac{K_c \text{ Rd}}{V_c \text{ max}} \quad \text{por tanto coinciden } \propto \quad \text{y } \frac{K_c}{V_c \text{ max}}, \text{ lo cual es}$$

lógico ya que es la resistencia a la carboxilación independiente del  $O_2$  y  $\frac{K_c}{V_c \text{ max}}$  también equivale a una resistencia

Si comparamos el  $\gamma'$  de Peisker y el  $\gamma$  de Farquhar :

$$\gamma' = [\gamma + \beta (\text{RD}_1 + \text{RD}_2)] [O_2]$$

$$\gamma = \frac{K_c (0,5 V_o \text{ max} / V_c \text{ max} + \text{Rd} / V_c \text{ max})}{K_o (1 - \text{Rd} / V_c \text{ max})}$$

Considerando  $\frac{\text{Rd}}{V_c \text{ max}} = 0$  por ser muy pequeño, obtenemos :

$$\gamma = \frac{K_c 0,5 V_o \text{ max} / V_c \text{ max}}{K_o} + \frac{K_c (\text{Rd} / V_c \text{ max})}{K_o}$$



$$\gamma = 0,5 \frac{V_o K_c}{B_c K_o} + Rd \cdot \frac{K_c}{V_c K_o}$$

Para Bauwe, Apel y Peisker 1980 :

$$0,5 \frac{V_o K_c}{V_c K_o} = \gamma \quad y \quad 0,5 \frac{V_o K_c}{V_c K_o} = \beta$$

Por tanto :

$$\gamma = \frac{0,5 V_o K_c}{K_o V_c} + \beta Rd$$

corresponde a  $\frac{K_c}{V_c K_o}$  que es la parte dependiente del oxígeno de la resistencia a la carboxilación. Se puede observar que ambos modelos son equivalentes.

$\alpha$  ó parte independiente del oxígeno de la resistencia a la carboxilación depende de  $V_c$  max y  $K_c$ ; en cambio  $\beta$  o parte dependiente del oxígeno de la resistencia a la carboxilación depende de  $V_c$  max,  $K_c$  y  $K_o$ .

La representación de la ecuación lineal

$\mathcal{S} = \mathcal{S}_o + \gamma [O_2]$  se puede observar en las figuras de las páginas (control y kinetina, respectivamente).

Se muestran tantas ecuaciones como días post-escisión analizados.

La dependencia de  $\mathcal{S}$  con la concentración de oxígeno se ha considerado lineal (Joliffe Tregunna 1973, Peisker y Apel 1977, Björkman et al 1966, Laing et al 1974).

Considerando las ecuaciones de Farquhar, se observa que si  $R_d$  es positivo, o sea existe respiración a la luz distinta de la fotorrespiratoria,  $\mathcal{T}$  aumentará con la concentración de  $O_2$  y  $\mathcal{T}_o$  será finito al extrapolarlo. Algunos autores como Forrester et al 1966, Björkman et al 1970 y Laing et al 1974) encuentran un valor de  $\mathcal{T}_o = 0$  al extrapolar. Sin embargo, otros autores encuentran valores finitos (Heath y Orchard 1968, Joliffe y Tregunna 1968, Roberts y Keys 1978, Gerbaud y André 1980, Azcon - Bieto et al 1981).

Respecto a los resultados encontrados en este trabajo, se puede observar que los valores de la extrapolación son finitos y mayores cuando aumenta el tiempo tras la escisión foliar, o sea con el envejecimiento, también notificado por Azcón et al 1981 en hojas jóvenes respecto a hojas viejas de Lolium

Si observamos las variaciones de  $\mathcal{T}_o$  con el tiempo, vemos que aumenta considerablemente al cuarto día tras la escisión en los controles y al sexto día en las hojas tratadas, coincidiendo con los momentos de gran incremento del P.C.CO<sub>2</sub>.

Vemos que los valores de  $\mathcal{T}_o$  obtenidos al día 10 en hojas tratadas con kinetina corresponden aproximadamente al día cuatro de los controles.

Teniendo en cuenta que  $\mathcal{T}_o$  bajos implican una mayor actividad de la RuBP carboxilasa (Farquhar et al 1980), vemos que coincide con los resultados de actividad carboxilásica encontrados en este trabajo.

(Confrontar con la discusión del apartado correspondiente a RuBP casa en el que se observa un rápido descenso con el envejecimiento de la actividad del enzima).

Asimismo se ha observado en este trabajo aumentos de  $\chi$  a lo largo del envejecimiento.

$\chi$  viene determinado por las propiedades cinéticas del enzima y también por  $R_d$ . (respiración oscura a la luz).

Según diversos autores, (Ogren y Jordan 1980, Thomas et al 1978, Badger y Lorimer 1976), la relación entre las actividades de la RuBP como carboxilasa y oxigenasa no parece cambiar con la edad. Si admitimos esto, los incrementos en los P.C.CO<sub>2</sub> encontrados a lo largo de la senescencia se podrían explicar por incrementos

en la relación  $R_d / V_c \text{max}$  .

Efectivamente, si observamos los resultados obtenidos en el apartado correspondiente ( pagina 235 ) vemos que  $R_d / V_c \text{max}$  va aumentando a lo largo del envejecimiento foliar y de forma más rápida en los controles que en las hojas tratadas.

Existen algunos trabajos sobre la relación entre respiración oscura y  $P.C.CO_2$  (Smith et al a 1976, Charles-Edwards 1978, Peisker y Apel 1980, Ho 1978) siendo los principales contribuyentes a  $R_d$  principalmente el ciclo de los ácidos tricarbóxicos y el de las pentosas (Raven 1972) y por parte tanto de células heterótrofas como autótrofas.

En resumen, se observa que el incremento en los  $P.C.CO_2$  después de la escisión foliar es debido a aumentos paralelos de  $\gamma$  y  $\Sigma_o$ .

Los cambios de ambos son muy similares, reflejando la misma dependencia con la edad.

#### 4.1.4.- RESPIRACION DE OSCURIDAD (Rn) EN HOJAS ESCINDIDAS DE HOR-

##### DEUM VULGARE L.

No existen diferencias significativas en las tasas de respiración oscura halladas en hojas control y con tratamiento hormonal respectivamente. (confirmado también por Meidner 1967).

La respiración oscura encontrada corresponde aproximadamente a un 10% del valor obtenido para fotosíntesis al primer día.

Sin embargo, debido a la poca precisión del método utilizado para su medición estos resultados deben tomarse solo como aproximativos.

Tampoco puede afirmarse con certeza, tal como se desprende de los resultados, que no existen diferencias en la respiración oscura a lo largo del tiempo de envejecimiento de las hojas escindidas durante ocho días.

Una de las posibles causas de la falta de detección de diferencias entre resultados, puede deberse a la utilización, por otra parte necesaria, de caudales bajos en el flujo de aire que atraviesa la cámara de asimilación de forma que no fuese posible romper la "boundary layer", obteniéndose por tanto resultados falseados.

También el estancamiento de aire debido al bajo caudal pudo entorpecer el análisis.

4.1.5.- PIGMENTOS CLOROFILICOS Y SU RELACION CON LA FOTOSINTESIS NETA EN HOJAS ESCINDIDAS DE HORDEUM VULGARE L.

CLOROFILA A (figura Pag. 176 )

La disminución en clorofila a se manifiesta desde el día siguiente a la escisión foliar, tanto en hojas control como con tratamiento hormonal; asimismo, las hojas control se diferencian de forma significativa de las tratadas a partir del cuarto día después de la escisión.

En los controles se pudo observar que la disminución a los cuatro días fué de un 55%, mientras que en las hojas tratadas fué de un 30%; al octavo día las disminuciones fueron de un 85 y un 58% respectivamente.

La interacción entre el tratamiento y el tiempo post-escisión fué significativa, parece ser por tanto, que el tratamiento afecta de forma distinta la retención de clorofila a de forma distinta a lo largo del envejecimiento.

CLOROFILA B (figura Pag. 176 )

La disminución en contenido en clorofila b también se observaron desde el inicio, tanto en los controles como en las hojas escindidas y tratadas con kinetina; asimismo también al cuarto día tras la escisión foliar se manifiestan diferencias significativas entre tratamientos.

En las hojas sin tratar, la disminución al día cuatro fue de un 61 %, siendo en hojas tratadas de un 42%. Al octavo día tras la escisión, las disminuciones fueron respectivamente de un 83% y de un 63%. En este caso no se observó interacción entre el tratamiento y el tiempo transcurrido desde la escisión foliar.

INDICE Cl a / Cl b (figura Pag. 177 )

La proporción entre la cantidad de clorofila a y clorofila b a lo largo de la senescencia provocada por escisión foliar, no varió de forma significativa a lo largo del tiempo estudiado. Por tanto, para este período de tiempo que comprendió ocho días los

dos tipos de clorofila descendieron en paralelo. En efecto la clorofila a en los controles disminuye al octavo día un 85% y la clorofila b un 83%. En las hojas tratadas, la disminución en clorofila a es de un 58% y la de la clorofila b un 63%. Si se comparan los tratamientos control y con kinetina se obtiene también que no existen diferencias significativas entre tratamientos.

Sin embargo, al haberse observado que en los controles, a pesar de no existir diferencias significativas a lo largo del tiempo, el índice había ascendido un 22% desde el día cero, se optó por realizar el test "t" de Student entre los distintos días por ser un test más potente que el de análisis de la varianza.

Con este test se deduce que, a pesar de que globalmente no existen diferencias significativas a lo largo del tiempo en los controles, entre los días existen diferencias significativas entre los días cuatro-ocho y, cero-ocho. Estas leves diferencias en la disminución del índice Cl a / Cl b en los controles se debería a una degradación algo más rápida de la clorofila b (Gordon et al 1978).

D 430 / D 665            INDICE DE MARGALEF

(figura Pag. 177 )

Tanto en las hojas control, como en las tratadas, el índice D 430 / D 665 va aumentando a lo largo del envejecimiento foliar, siendo el incremento de un 77% y de un 55% respectivamente al cabo de 8 días después de la escisión. Las diferencias entre tratamientos se manifiestan a partir del cuarto día.

Este índice nos indica la proporción entre clorofila a y el resto de pigmentos contenidos en la hoja; el efecto de mantenimiento de las clorofilas debido a la acción de la kinetina repercute en el índice al aumentar mucho más lentamente que en los controles.

Se ha encontrado, asimismo, que existe interacción entre el tra-

tramiento y el tiempo transcurrido; hecho que reafirma la interacción encontrada sobre los niveles de clorofila a y se explica por un efecto más acentuado de la hormona a lo largo de la senescencia.

#### RELACION DE LAS CLOROFILAS a y b CON LA FOTOSINTESIS NETA

(figuras Pag.187- 188 )

Los resultados muestran una estrecha correlación positiva en los controles entre Cl a - Pn ( $r = 0,94$ ) y Cl b - Pn ( $r = 0,86$ ). En el tratamiento con kinetina la correlación no es tan estrecha ( Cl a - Pn ( $r = 0,70$ ) Cl b - Pn ( $r = 0,70$ ) ) a pesar que los niveles de significación sean siempre  $p < 0,001$  . De la observación de las distintas pendientes se deduce que la tasa de descenso de la clorofila a es menor que la de la fotosíntesis, hecho que coincide con la bibliografía (Sestak y Catsky 1967 : revisión trabajos sobre contenido en clorofilas y fotosíntesis, Salin 1977, smillie 1962, Hardwick 1968). Se observa que la disminución al empezar los procesos degradativos es más gradual en clorofilas que en fotosíntesis. Friedrich y Huffaker 1980 alegan que las clorofilas pueden estar mejor protegidas de la hidrólisis debido a su asociación con la membrana del tilecoide del cloroplasto. Se observa también que la extrapolación a cero de la recta de regresión entre clorofila y fotosíntesis no pasa por el origen sino que muestra un cierto nivel de clorofilas para  $Pn = 0$ , siendo dicha cantidad mayor para el tratamiento con kinetina ( $0,227 \text{ mg. gpf}^{-1}$  frente a  $0,397 \text{ mg. gpf}^{-1}$ ). Demuestra que para el cese de la actividad fotosintética no es indispensable la ausencia total de clorofilas. En el caso de la clorofila b, la recta de regresión sí pasa prácticamente por el origen control :  $0,044 \text{ mg.gpf}^{-1}$ , frente a  $0,008 \text{ mg. gpf}^{-1}$ ). Cabe señalar, sin embargo, que a pesar de las altas correlaciones obtenidas entre degradación de clorofilas y disminución de la fotosíntesis neta con la senescencia foliar, algunos autores (Thomas y Stoddart 1980) afirman que la pérdida en clorofilas no es un acontecimiento obligatorio del proceso de senescencia.

Friedrich y Huffaker 1980 están de acuerdo con ello e indican que los mecanismos responsables de la pérdida de clorofilas no son los mismos que para la pérdida en habilidad de la RuBP-casa y fotosíntesis y que constituyen alteraciones secundarias en el metabolismo durante la senescencia.

4.1.6.- ACTIVIDAD DE LA RuBP CARBOXILASA EN HOJAS ESCINDIDAS DE HORDEUM VULGARE L.

A partir de los resultados obtenidos, se observa que la disminución en actividad de la RuBP carboxilasa a lo largo del tiempo después de la escisión foliar, expresada tanto por g. peso fresco como por mg de proteínas, sigue la ecuación de un polinomio de 2º grado, tanto en los controles como en las hojas tratadas.

to con kinetina.

(figura Pag. 199 )

En los controles, a los dos días, la disminución es de un 69%, a los cuatro más de un 80% (siendo hasta este punto prácticamente lineal) y a los siete días de un 98%.

Asimismo, en el tratamiento con kinetina se observa a los dos días un descenso casi idéntico al de los controles (68,82%) ; sin embargo al cuartodía disminuye solo un 73% y al final del ensayo (día 7) un 85%.

Por tanto, se puede afirmar, que la pérdida en actividad a lo largo de la senescencia en hojas tanto tratadas como sin tratamiento hormonal, es muy rápida durante los tres primeros días. A partir de este día, a pesar de que las disminuciones son mucho más lentas, es cuando se evidencia el efecto del tratamiento con kinetina en el mantenimiento de un cierto valor de actividad carboxilásica. (diferencias significativas  $p < 0,1$ ).

Sin embargo, en los dos primeros días después de la escisión cuando tiene lugar el gran descenso en actividad, el efecto hormonal es poco marcado (nivel de significación estadística).

El test estadístico utilizado, (análisis de la varianza), nos indica que globalmente existen diferencias significativas a lo largo del tiempo en cada tratamiento y de éstos entre sí. Sin embargo no existe interacción significativa entre los dos factores, tiempo y tratamiento sobre la actividad de la RuBP carboxilasa.

El efecto específico de la hormona sobre la actividad carboxilásica se pone de manifiesto si observamos las gráficas de la página 146 correspondientes al incremento de los  $P.C.CO_2$  a lo largo del tiempo tras la escisión foliar. Los valores de los  $P.C.CO_2$  expresan en parte las propiedades cinéticas del enzima RuBP como carboxilasa y como oxigenasa. Las diferencias

encontradas en los  $P.C.CO_2$ , en las hojas control y con kinetina van aumentando a lo largo del tiempo, tal como se puede observar también en las gráficas de disminución de actividad de la RuBP-casa con el tiempo. El efecto de la hormona sobre la actividad carboxilásica también se manifiesta claramente bajo condiciones del 2,5%  $O_2$ .

El efecto directo de la estimulación por citokininas de la actividad de la RuBP carboxilasa ha sido citada por diversos autores (Feierabend 1969, Treharne et al 1970, Feierabend y de Boer 1978, Harvey et al 1970, 1974, Peterson y Huffaker 1975 Klyachko et al 1980 ).

Según Harvey et al. 1970, parece que el efecto de la BA (benzladenina) es aumentar la actividad de la RuBP-casa por estimulación de su síntesis más que por activación o evitando su degradación.

Sin embargo, Hall et al 1978 no observaron ningún efecto de  $10^{-6}M$  kinetina sobre la RuBP casa durante la senescencia de la hoja "flag" de trigo, aunque apuntan las grandes diferencias que existen entre aplicación de la hormona en condiciones de hoja unida o no a la planta.

Durante dos series completas de experimentos se midió la actividad oxigenásica del enzima con un electrodo de Clark.

Hubo graves dificultades al avanzar la senescencia en la determinación, debido a la baja actividad oxigenásica y a una utilización elevada de oxígeno endógeno.

La relación actividad carboxilásica / oxigenásica estuvo entre 8 y 10.

Tanto en el tratamiento control como en el de kinetina, se observa que la relación entre los parámetros RuBP-casa y fotosíntesis no es lineal, sino que se ajusta perfectamente a un polinomio de 2º grado (ver figura Pag. Si comparamos las relaciones :

Control             $y = 2,79 + 0,69X - 0,02X^2$             (r = 0,98)

Kinetina             $y = 4,09 + 0,61X - 0,02X^2$             (r = 0,97)

se pone de manifiesto la semejanza de ambas curvas (pendientes) aunque en el control los valores son inferiores a los del tratamiento con kinetina.

La relación encontrada entre fotosíntesis y actividad carboxilásica, confirma la observación de que la disminución en actividad carboxilásica a lo largo del envejecimiento foliar es más rápida que la disminución en actividad fotosintética. A los dos días postescisión, la disminución en actividad carboxilásica fué del 69% (control) y 40% (kinetina), mientras que la disminución en actividad fotosintética fué de 31% y 0% respectivamente.

A los cuatro días, las disminuciones en actividad carboxilásica fueron del del 90% (c) y del 73% (k) y en actividad fotosintética, 62% (c) y 40% (k).

A los seis días, la actividad carboxilásica ha desaparecido prácticamente, 97% (c) y 73% (k). mientras que la actividad fotosintética ha disminuído en 74% (c) y 52% (k).

Wittenbach et al, 1980, encontraron que el declive de la fotosíntesis durante la senescencia en hojas de soja no estuvo acompañado por un declive en actividad de la RuBP-casa ni tampoco por un incremento en resistencia foliar. Sinha y Rajagopal 1980, en hojas "flag" de trigo a lo largo del envejecimiento observaron un declive más rápido en actividad carboxilásica que en fotosintética.

Asimismo Friedrich y Huffaker 1980, en hojas intactas de cebada en senescencia, tampoco encontraron una correspondencia entre

los máximos fotosintéticos y los de actividad de RuBP casa. La tasa de fotosíntesis neta por mg de RuBP-casa aumentó durante las primeras etapas de la senescencia foliar, indicando que la RuBP-casa pudo estar en exceso originariamente.

La disminución más rápida de la actividad carboxilásica que

La fotosintética también se ha encontrado en este trabajo en condiciones de campo.

Una posible explicación de esta falta de correspondencia sería por cambios en la apertura estomática, originados en nuestro caso por el envejecimiento, o bien en el caso de condiciones de campo, por factores ambientales.

El cierre estomático reducirá la concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  a valores cercanos al  $\text{P.C.CO}_2$  causando una inactivación parcial del enzima, con lo que una mayor cantidad de éste no supondría una mayor asimilación fotosintética.

Hall et al. 1978, encontraron asimismo que el descenso inicial en actividad de la RuBP-casa durante la senescencia de la hoja bandera de trigo fué mayor que el descenso en actividad fotosintética. Apuntan la posibilidad de que la actividad del enzima "in vitro" no refleje la actividad del enzima "in vivo". En efecto, la actividad de la RuBP-casa "in vitro" en toda una serie de plantas se consideró inadecuada para jugar un papel importante en la asimilación fotosintética debido a su baja afinidad por el  $\text{CO}_2$ , hasta que se mejoró el ensayo enzimático al descubrir su activación con  $\text{Mg}^{2+}$  y  $\text{CO}_2$  (ver revisión Lorimer 1981).

Es difícil calcular la cantidad de RuBP-casa necesaria para una fijación de  $\text{CO}_2$  típica de una planta  $\text{C}_3$  ( $20\text{-}30 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ). Según Delaney Y Walker 1978, dicha fijación se realizará a una concentración de 100 ppm ( $4,5 \mu\text{M}$  en solución) de  $\text{CO}_2$  en los lugares de carboxilación, con una diferencia de concentración de 200 ppm con la atmósfera externa. Según Björkman 1981, debería ser de 200 ppm ( $9 \mu\text{M}$ ) en los lugares de carboxilación.

Aplicando la ecuación de Michaelis-Menten, asumiendo que el enzima está completamente saturado de substrato y valores de  $V_{\text{max}}$  de  $40 \mu \text{ mol CO}_2 \cdot \text{g.p. fresco}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$  y  $K_m (\text{CO}_2) = 20 \mu\text{M}$ , se obtiene una fijación de  $\text{CO}_2$  de unos  $67 \text{ mg dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ . Incluso con-

siderando una pérdida del 40% debido a la inhibición del  $O_2$  el valor encontrado sigue siendo extraordinariamente elevado. Todo ello nos muestra la dificultad de aclarar la relación entre actividades encontradas "in vivo" e "in vitro".

Farquhar 1979, sugiere una posible regulación de la actividad de la RuBP-casa "in vivo" mediante la tasa de suministro de sustrato,  $RuBP_2$ .

Collatz 1980 demostró que por encima de  $25^{\circ}C$  la concentración de  $RuBP_2$  en hojas de espinacas desciende rápidamente.

Es conocido el hecho de que existe una fuerte inhibición de la actividad de la cadena de transporte de electrones a altas temperaturas; por tanto ello repercutiría en la tasa de regeneración de  $RuBP_2$  y como consecuencia habría menor concentración de  $RuBP_2$  y menor asimilación de  $CO_2$ .

RELACION CON LOS P.C.CO<sub>2</sub>

(figura Pag. 219- 220 )

Existe una estrecha correlación entre la disminución en actividad carboxilásica y el aumento en los P.C.CO<sub>2</sub> a lo largo de la senescencia. La relación, al igual que para la fotosíntesis no es lineal sino que sigue una ecuación de 2º grado ya que la linealidad se rompe en las etapas finales de la senescencia. Ya se ha comentado en el apartado de la discusión de los P.C.CO<sub>2</sub> los diversos modelos que relacionan éstos con las propiedades cinéticas de la RuBP casa (modelos de Bauwe et al 1980, Farquhar 1979, Peisker 1974, Laing et al 1974).

$$\mathcal{G} = \mathcal{G}_0 + \gamma [O_2] \quad \text{donde} \quad \mathcal{G}_0 = \frac{K_c \cdot R_d / V_c \max}{1 - R_d / V_c \max}$$

$$\gamma = \frac{0,5 V_o K_c}{V_c K_o}$$

$V_o$  y  $V_c$  son las velocidades máximas de la oxigenación y carboxilación, respectivamente, y  $K_c$  y  $K_o$  las constantes de Michaelis Menten para CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub>. Así pues, el P.C.CO<sub>2</sub> depende, por una parte, de las velocidades máximas de oxigenación y carboxilación de la carboxilasa y por otra de la respiración oscura que tiene lugar a la luz.



#### 4.1.7.- PROTEINAS SOLUBLES EN HOJAS ESCINDIDAS DE HORDEUM VULGARE L.

Uno de los primeros acontecimientos que se observan al iniciarse la senescencia foliar es una pérdida en proteínas solubles (Hardwick et al 1968, Peterson et al 1973, Peterson y Huffaker 1975, Patterson y Moss 1979, Wittenbach 1978, 1979). La degradación protéica proporciona una fuente importante de N y S que puede utilizarse en partes en desarrollo de la planta. En la gráfica de la página 230 se puede observar una disminución paulatina en la cantidad de proteínas solubles que está notablemente retardada por el tratamiento con kinetina. Uno de los efectos de ésta es la inhibición de la actividad proteásica ( Thomas y Stoddart 1980, Wittenbach 1978).

La importancia de la determinación de la cantidad en proteínas solubles reside en el hecho que un 50% aproximadamente está constituido por la proteína RuBP-casa (Blenkinsop y Dale 1974, Peterson y Huffaker 1975), por ello no es de extrañar las elevadas correlaciones entre cantidad de proteínas solubles y actividad carboxilásica encontradas en el apartado 3.1.6.4. (ver gráfica página 222 ).

Durante la expansión foliar la RuBP-casa se sintetiza activamente, estabilizándose a continuación y poseyendo un turnover muy lento ( Peterson et al 1973, Kannangara y Wool house 1968) hasta la inducción de la senescencia.

Según Peterson y Huffaker 1975, durante la senescencia, la fracción de proteínas solubles correspondiente a RuBP-casa se sintetiza más lentamente que el resto, por tanto, la proteína RuBP-casa es la responsable de casi toda la disminución en proteína soluble. (85%).

La pérdida en proteína RuBP-casa durante la senescencia se acompaña generalmente de una pérdida en actividad "in vitro" de la RuBP-casa y de un declive en actividad fotosintética ( Friedrich y Huffaker 1980), hecho que corrobora las elevadas correlaciones en este trabajo entre proteínas solubles - actividad RuBP casa y proteínas solubles - fotosíntesis (figura página 222 ).

Sin embargo, la concentración de RuBP-casa que en general es elevada, no se cree que pueda ser un factor limitante en las actividades fotosintética y carboxilásica durante la senescencia.

#### 4.1.8.- RELACION ENTRE MEDIDAS BIOQUIMICAS Y DE INTERCAMBIO GASEOSO EN HOJAS ESCINDIDAS DE HORDEUM VULGARE L.

Se ha encontrado de interés el estudiar el efecto de la senescencia foliar sobre las relaciones entre medidas de intercambio gaseoso ( $P_n$  y  $P.C.CO_2$ ) y actividad de la RuBP casa "in vitro".

Los modelos utilizados han sido los de Farquhar y Caemmerer 1981. A partir de los resultados obtenidos se ha llegado al cálculo del cociente  $R_d / V_c \max$  ( $R_d$  = respiración oscura a la luz), observándose un aumento con el envejecimiento. Ello indica que  $R_d$  aumenta más o bien disminuye menos que  $V_c \max$  implicando una re-asimilación de  $CO_2$  respiratorio menos eficiente.

Los valores de  $R_d$  obtenidos ( figura pag 240 ) están en la gama de los citados para materiales semejantes, aunque la comparación con otros resultados no es fácil debido a la dificultad en medir directamente  $R_d$ .

Day y Parkinson 1982, obtiene valores entre  $45 - 67 \mu \text{ mol dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  aunque en presencia de  $V_c \max$  mayores que los obtenidos aquí.

Peisker y Apel 1980, obtiene una respiración oscura de  $42 \text{ mol dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  que se inhibe en un 70% en la luz. Sin embargo, en Phaseolus vulgaris, Peisker et al. 1961, observan valores de  $120 \mu \text{ mol dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ .

En general se ha observado un incremento con comitante entre  $P.C.CO_2$  y desprendimiento de  $CO_2$  en oscuridad al envejecer las hojas. En hojas de cebada, la respiración oscura pasa de  $25 \mu \text{ mol dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  a más de 50 en tres días de incubación en oscuridad. (Peisker et al 1981).

La inhibición a la luz de la respiración oscura debe decrecer con el envejecimiento, debido posiblemente a niveles más bajos de ATP por disminución en actividad fotosintética.

El aumento en respiración oscura y el descenso contemporáneo en inhibición de ésta a la luz implica un aumento en  $R_d$ .

Sin embargo, no se ha observado así en este trabajo aunque al inicio se incrementa con respecto a la fotosíntesis.

Por los resultados obtenidos se observa que  $R_d$  corresponde aproximadamente a un 10% de la fotosíntesis neta.

En el cálculo de  $R_d$  también se ha tenido en cuenta que a baja

concentración de  $\text{CO}_2$ , y que corresponde a  $\zeta$ , la carboxilasa está sólo parcialmente activada, obteniéndose valores de  $R_d$  más bajos que el valor sin dicha corrección (ver figura pag 240). En el momento de la escisión existe un incremento en  $R_d$  triple correspondiente a un aumento de oxígeno desde 2,5 a 21%.

Se ha calculado  $V_c$  max a partir de  $V_c$  suponiendo saturada la RuBP - casa, al menos bajo los niveles de irradiación utilizados en este trabajo (Sicher y Jensen 1979, Perchorowitz et al 1982). Bajo este supuesto es posible calcular la velocidad de carboxilación "in vivo" a partir de la actividad enzimática determinada en el extracto y a partir de aquí la tasa de asimilación teórica A.

En el momento de escisión (día cero) dicha tasa está de acuerdo con la fotosíntesis neta ( $P_n$ ) obtenida.

También las proporciones entre  $P_n$  y  $V_c$  max obtenidas corresponden a unos valores de actividad carboxilásica 5 o 6 veces superiores a los de la actividad fotosintética coincidiendo con Farquhar (1979).

#### 4.2.- DISCUSION DE RESULTADOS OBTENIDOS EN CONDICIONES DE CAMPO

##### 4.2.1.- ACTIVIDAD DE LA RuBP-CASA EN HOJAS DE TRITICUM AESTIVUM CV KOLIBRI. EFECTO DE LA EXTIRPACION DE LA ESPIGA.

La actividad enzimática a lo largo del desarrollo y envejecimiento de la hoja bandera de trigo en los dos años estudiados muestra unas tendencias comunes como son :

a) Incremento de actividad en el período de pre-antesis. Este hecho es explicable por la fuerte presión que implica la aparición de un sumidero (Herzog y Stamp 1982).

Asimismo está en coincidencia con incrementos encontrados en los niveles de N P por otros autores ( Tapia L., Araus J.L, Fransi, A).

b) Máximo durante los días siguientes a la antesis (incluso con un pico notable en 1981, coincidente con los indicados por Patterson et al 1980 y Wittenbach 1979).

c) Descenso durante el período de llenado de grano, siendo muy marcado a partir de las dos semanas siguientes a la antesis y coincidiendo con el inicio de la senescencia. Asimismo está correlacionado con parámetros estudiados por otros

investigadores. : Declive en  $P_n$  y aumento en resistencia del mesófilo (Araus J.L Tapia, L) declive en P (Fransi A), declive en clorofilas (Vidal, M.D).

El descenso general que tiene lugar durante la senescencia en la actividad carboxilásica podría ser la respuesta de la planta al utilizar dicha proteína, que podría considerarse de almacenamiento, ya que existe en grandes cantidades y posee un "turn-over" lento (Peterson-Huffaker 1975). Thomas et al 1978 encuentran una actividad elevada y constante hasta el décimo día después de la antesis, disminuyendo progresivamente a continuación.

Es conocido el efecto de inhibición de la fotosíntesis causa-

do por la extirpación de un sumidero o consumidor de asimilados (King et al 67, Rawson et al 77, Mondal et al 1978, Wareing 1978) Peet y Kramer 1980 observaron en soja que el incremento en fotosíntesis debido a la aparición de un sumidero iba asociado a incrementos en conductancias, tanto estomática como del mesófilo y que no estaba asociado a cambios en fotorrespiración con respecto a fotosíntesis. Las alteraciones en conductancias al cambiarse las relaciones entre fuente y sumidero (sink/source), han sido descritas por diversos autores (Thorne y Koller 1974, Koller y Thorne 1978, Setter y Brun 1978). El incremento en fotosíntesis debido a una demanda incrementada del sumidero conlleva, asimismo, un aumento en actividad de la RuBP carboxilasa en hojas de soja (Thorne y Koller 1974) posiblemente debida a una señal hormonal desde el sumidero (Treharne et al 1970 en Phaseolus vulgaris)

En los resultados obtenidos en este trabajo, se observó que la eliminación de un sumidero era poco efectivo en mantener la actividad de la RuBP carboxilasa; por el contrario, en las plantas decapitadas y al final de la senescencia, se observó un descenso más rápido en actividad.

Patterson et al. 1980, encontraron asimismo sólo un ligero efecto de la extirpación de espigas sobre la actividad carboxilásica, aunque no observaron en las etapas finales una variación en el patrón general de disminución, mientras que sí se mostraba un retraso de la senescencia en términos de pérdida de clorofilas. Según Paterson et al 1973 en cebada, al poseer RuBP-casa un "turnover" muy lento, si no puede ser resintetizada en el cloroplasto, existe una incapacidad en recuperarse, incluso cuando se elimina la influencia de un sumidero.

Mondal et al 1978, en soja, realizó mediciones de actividad fotosintética y carboxilásica bajo efecto de la supresión de un sumidero. El tratamiento fue: a) una única extirpación de flores, yemas y ápices a partir del llamado "midbloom" (plantas con floración en el 50% de los nudos), y b) extirpación ininterrumpida a partir de dicha fecha. Sus resultados muestran una inhibición de la fotosíntesis bajo los dos tratamientos, mientras que la actividad carboxilásica no difirió significativamente en éstos respecto a los controles. Únicamente las plan-

tas del apartado b) mostraron a finales de la experiencia (2 meses) una actividad doble que en los controles. Las diferencias encontradas entre los distintos equipos, son debidas posiblemente a la utilización de una metodología diferente. El ligero efecto sobre la RuBP-casa en las etapas inmediatas a la antesis de la supresión del sumidero encontradas en esta tesis, es debido probablemente a que la decapitación se realizó durante la antesis al igual que en los trabajos de Patterson y Brun 1980. Parece que la respuesta provocada por el sumidero es reversible tan sólo antes de la antesis (Migus y Hunt 1981).

La actividad fotosintética de la hoja bandera o "flag" de trigo variedad Kolibri muestra unos valores elevados durante el período de pre-antesis ( $20 \text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$  en hoja escindida). Durante los diez primeros días después de la antesis la actividad se mantuvo aproximadamente constante, decreciendo a continuación de manera rápida (Peisker et al 1979). Los resultados obtenidos concuerdan con los de Migus y Hunt 1980 en hojas "flag" de trigo variedad Fredrick, en los que observan una plataforma constante de fotosíntesis hasta 2,5 semanas después de la antesis, disminuyendo a continuación. También Aslam y Hunt 1978, en Kolibri, observaron la misma tendencia. Sin embargo, ésta puede ser distinta, encontrándose casos con declives constantes (Wittenbach 1979, Aslam y Hunt 1978 en las variedades Glenlea, Neepawa y Opal, Migus y Hunt 1980 en la variedad Bezoskaya y Winzeler y Nösberger 1980 en la variedad Famos).

Algunos autores (Wittenbach 1979 y Patterson y Moss 1979) encuentran incrementos lineales de fotosíntesis durante el llenado de grano "grain - filling". Parece ser que la tendencia depende del genotipo.

Debe tenerse en cuenta que durante el período de post-antesis, la hoja "flag" de trigo es la mayor suministradora de carbohidratos encontrados en el grano (Evans et al 1977) por tanto, los factores que afecten en este período serán importantes en el rendimiento final de la cosecha.

Se conoce la relación existente entre nitrógeno foliar y la tasa de intercambio gaseoso (Osman y Milthorpe 1971). La demanda incrementada por parte de la espiga implica un descenso en nitrógeno foliar con una aceleración de la tasa de fijación de  $\text{CO}_2$  (Neales et al 1963, Mc Arthur et al 1975, Sinclair y de Wit 1976).

Sin embargo, la creencia general, es que las variaciones en fotosíntesis no dependen de la concentración de nitrógeno foliar sino de las variaciones en apertura estomática, habiéndose demostrado que las variaciones en fotosíntesis correspondieron a desviaciones en la transpiración (Rawson et al 1976, Peisker

y Apel 1976).

Existe correlaciones entre irradiancia y los puntos de variación más acusados de la fotosíntesis. Se puede argumentar que muchas variaciones en los máximos de fotosíntesis que son considerados como efectos de las relaciones fuente / sumidero (Birecka y Daric-Wlodkowska 1963, King et al 1967, Dunstone et al 1973, fueron en parte debido a factores ambientales, hecho que coincide con las correlaciones encontradas en este trabajo entre RuBP carboxilasa e irradiación.

En la madurez dicha relación desapareció cuando la irradiación y la temperatura fueron demasiado elevadas para las hojas que se encontraban en período de senescencia.

Según algunos autores, el factor limitante más importante en fotosíntesis es la conductancia estomática (Frank 1981, Gifford y Musgrave 1973, Jones 1973) , siendo la respuesta estomática variable con la temperatura, el agua y otros procesos de "stress", distintos entre especies y dependientes con la edad.

#### RELACION FOTOSINTESIS - ACTIVIDAD RuBP CARBOXILASA

(figuras páginas 257 )

La actividad fotosintética sigue un patrón parecido al de actividad carboxilásica. Sin embargo, se ha encontrado en los dos años estudiados que el declive final en actividad fotosintética está retrasado respecto al declive en RuBP-casa.

Algunos autores encontraron correlación entre el máximo de fotosíntesis y el máximo de actividad RuBP-casa, mientras que otros autores encuentran lo contrario (ver revisión Zima y Sestak 1979). Hall et al 1978 b) analizando trigo de primavera crecido en tiestos de invernadero encontraron un declive rápido de RuBP-casa a los 40 días después de la siembra, mientras que la tasa de fotosíntesis varió lentamente durante 60 días, cayendo rápidamente a continuación.

Tampoco Thomas y Thorne 1975 encuentran una correlación estrecha entre fotosíntesis y actividad carboxilásica; la tasa fotosintética no varió con un aumento en abonos nitrogenados (hasta 200 Kg Ha<sup>-1</sup>), mientras que sí observaron una mayor acti-

vidad enzimática.

En 1981 la media de la fotosíntesis se realizó con hojas escindidas, por tanto el período previo de iluminación que recibió la hoja antes de la determinación podía influir sobre la actividad carboxilásica.

Sin embargo, al año siguiente las determinaciones de fotosíntesis fueron realizadas en condiciones de campo por Araus J.L y Tapia, L. en hojas unidas a planta, observándose asimismo dicha tendencia. Cabe destacar que también en condiciones de laboratorio viene el declive en actividad carboxilásica asimismo adelantado con respecto al declive fotosintético.

Existe una publicación sobre modelos de asimilación de carbono, en que se discute la importancia en investigar la relación RuBP casa y Pn (Lawlor y Pearlman 1981). Este modelo que simula flujos de carbono en plantas bajo stress hidrico está basado en la actividad y las propiedades cinéticas de la RuBP carboxilasa / oxigenasa.

La resistencia principal a la fijación de  $\text{CO}_2$  se localiza a nivel de carboxilación, mientras que la resistencia al transporte de  $\text{CO}_2$  aparece negligible, exceptuando quizás las hojas bajo un stress muy severo.

4.2.3.- P.C.CO<sub>2</sub> EN HOJAS DE TRITICUM AESTIVUM CV KOLIBRI

(figuras Pag. 263 )

Durante la pre-antesis los P.C.CO<sub>2</sub> van disminuyendo hasta el inicio de la antesis. A partir de ésta se obtuvieron valores estables que fueron aumentando a medida que avanzaba la senescencia y que coincidieron con el declive en actividad carboxilásica.

Tendencias similares a lo largo de la ontogenia también han sido citadas por Tichá et al. 1980, O'Toole 1977, Peisker et al. 1981, Catsky et al. 1976, y Catsky y Tichá 1979 en Phaseolus vulgaris y por Samsuddin y Impens 1979, en Hevea brasiliensis. También Kriedemann et al. 1970, Salin y Homann 1971 y Fair et al 1973, encuentran P.C. elevados en hojas muy jóvenes.

Sin embargo, algunos autores encuentran valores constantes en el P.C.CO<sub>2</sub> a distintas edades (Whiteman y Koller 1967, Hodgkinson 1974).

Wild y Höhler 1978, no encontraron diferencias en los P.C.CO<sub>2</sub> en hojas escindidas de Sinapis alba en las distintas edades estudiadas (5 a 20 días de edad), y que correspondían únicamente a la fase vegetativa. Asimismo Fair et al 1973 a pesar de encontrar fluctuaciones en hojas de cebada, éstas fueron muy pequeñas (menores del 10%).

En principio, el factor que se cree determinante de la obtención de P.C.CO<sub>2</sub> elevados al inicio del desarrollo foliar, es una respiración de oscuridad elevada. Las hojas jóvenes respiran en general más intensamente (Kriedemanl 1968, Kriedeman et al. 1970, en vid, Salin y Homan 1971, en tabaco, Fair et al. 1973, en cebada; revisión Sestak y Catsky 1967).

En las etapas iniciales del desarrollo, la planta utiliza las reservas azucaradas y protéicas del endospermo hasta la formación de una estructura foliar adecuada que le permita una autotrofia mediante la fotosíntesis. Este proceso implica una respiración de base elevada, que se irá estabilizando y disminuyendo al alcanzar la madurez (Hodgkinson 1974), (Peisker et al 1981).

Asimismo, la fotosíntesis aumenta su eficacia a medida que la

hoja alcanza un mayor desarrollo. Al finalizar el período de expansión foliar, la hoja posee su tasa máxima fotosintética, disminuyendo a continuación. (ver revisión Sestak y Catsky 1967).

Por otra parte la fotorrespiración es baja en hojas jóvenes (Cornic et al. 1970, Kisiaki et al. 1973, Hodgkinson 1974) y según algunos autores (Salin et al. 1971, 1974) es prácticamente inexistente en los inicios de la formación de la hoja. A continuación parece discurrir de forma paralela a la fotosíntesis (Cornic et al 1970, Kisiaki et al 1973, Hodgkinson 1974, Peisker y Apel 1976). Sin embargo Fraser y Bidwell 1974 no encuentran una correlación estrecha entre ambas actividades, fotosintética y respiratoria. Una respiración de oscuridad elevada cuando la fotosíntesis y la fotorrespiración aún no están bien desarrolladas puede llevar, cuando las hojas son jóvenes a la obtención de  $P.C.CO_2$  elevados.

Durante el crecimiento y desarrollo de la planta, la capacidad fotosintética aumenta con respecto a la respiración, con lo que es lógico que los puntos de compensación obtenidos en la etapa de madurez de la planta sean los más bajos y estables de todo el ciclo.

En los trabajos de Tichá 1980 y Peisker et al. 1981, se muestran además de las variaciones en  $P.C.CO_2$  a lo largo de la ontogenia, las variaciones en la conductancia a la transferencia de  $CO_2$  (g), también denominada "eficacia a la carboxilación" por Forrester 1966, observándose que transcurren de forma totalmente inversa. Los bajos valores de "eficacia a la carboxilación" en hojas jóvenes han sido también hallados por Dougherty et al. 1979 y en hojas senescentes por Imai y Murata 1979. También Samsuddin e Impens 1979 obtienen cambios en resistencias a la difusión de  $CO_2$  análogos a las variaciones en  $P.C.CO_2$  durante la ontogenia.

Por otra parte, existen una serie de trabajos (Hew et al 1969, Kisiaki et al 1973, Salin y Homan 1971, Wada et al 1967) que ponen de manifiesto un incremento de enzimas o de la capacidad fotorrespiratoria con la edad. Sin embargo, este hecho no deberá cambiar el  $P.C.CO_2$  si la capacidad fotosintética aumenta simultáneamente.

También se ha observado en este trabajo, al igual que en condiciones de laboratorio, que las partes dependiente e independiente al oxígeno del  $P.C.CO_2$  muestran un aumento al envejecer. (ver discusión apartado correspondiente).

#### 4.2.4.- RELACION ENTRE MEDIDAS BIOQUIMICAS Y DE INTERCAMBIO GASEOSO EN HOJAS DE TRITICUM AESTIVUM CV KOLIBRI .

(figura Pag. 268 )

Las relaciones observadas son análogas a las obtenidas en condiciones de laboratorio.

El cociente  $R_d / V_c$  max aumenta asimismo al envejecer la hoja en condiciones naturales indicando de nuevo una reasimilación menos eficiente del  $CO_2$  respiratorio.

Los valores de  $R_d$  oscilan entre el 10 - 20% de la fotosíntesis neta variando a lo largo del ciclo.

La proporción entre  $V_c$  max y  $P_n$  oscila asimismo entre los valores teóricos de 5 y 6.

La tasa de asimilación teórica de  $CO_2(A)$  se asemeja en la fase de antesis a los valores de  $P_n$  obtenidos.

#### 4.2.5.- RESPIRACION DE OSCURIDAD EN HOJAS DE TRITICUM AESTIVUM CV KOLIBRI

Se observó una tendencia al aumento a lo largo del período de post-antesis. Es conocido el incremento en respiración mitocondrial al iniciarse los procesos de degradación en las etapas finales de la senescencia (Salin y Homan 1973 Kriedeman et al 1970) (revisión Peisker et al 1981).

#### 4.2.6.- PROTEINAS SOLUBLES EN HOJAS DE TRITICUM AESTIVUM CV KOLIBRI

(figura Pag. 279 )

El patrón de proteínas solubles sigue los cambios en irradiación

ción y actividad carboxilásica, explicado por el hecho de que la fracción I proteica (considerada como RuBP crudo, es el componente mayoritario de las proteínas solubles).

Dicha correlación ha sido encontrada por diversos autores (Thomas y Thorne 1975, Wittenbach et al. 1980), mientras que otros (Mondal et al. 1978) no observaron incrementos en proteínas solubles al aumentar la actividad carboxilásica.

La RuBP casa constituye más de un 50% de las proteínas solubles de la hoja (Kawashima y Wildman 1970). Según Wittenbach 1979, la RuBP casa constituye en la hoja flag de trigo del 40-45% de la proteína total soluble. Según este autor, esta proporción permaneció invariable a lo largo de la senescencia cuando la proteína RuBP-casa disminuía a una tasa superior que la proteína soluble total. En nuestros resultados se puede observar, sin embargo, que en la fase final del envejecimiento foliar, el nivel de proteínas solubles aumenta, explicado por el hecho de que el método de Lowry utilizado no parece muy adecuado para tejidos en etapa final de senescencia (Wittenbach 1980) ya que puede incluir aminoácidos libres y productos de degradación que aparecen en la senescencia y que interferirían en el momento de la determinación.

#### 4.2.7.- EFECTO DE LA IRRADIACION SOBRE LA ACTIVIDAD CARBOXILASICA EN HOJAS DE TRITICUM AESTIVUM CV KOLIBRI .

En la figura de la página ( 281 ) se pone de manifiesto que la actividad de la RuBP casa está bajo un cierto control ambiental, en este caso de irradiación solar.

Incluso en las etapas finales de la senescencia de la hoja flag, el descenso en actividad carboxilásica que se observa a partir de unos 10 días después de la antesis se ve alterado en varias ocasiones, correspondientes a días de fuerte irradiación. El efecto de la irradiación en trigo cultivado en condiciones de campo ha sido descrito por Di Marco et al 1979, observando una estimulación solar diaria que se repitió toda la temporada.

A pesar de que la relación entre RuBP-casa e irradiación escapa a una cuantificación, en este experimento, tanto en el

período de pre-antesis como en las etapas finales del desarrollo, es evidente un efecto positivo de la radiación solar sobre la actividad carboxilásica.

Se puede observar varios picos de actividad que están en fase con el patrón de radiación total. Este hecho, sin embargo no es cierto durante e inmediatamente después de la antesis.

Por otra parte, podemos observar en la figura de la página 284 , que no existe una relación clara entre la radiación total acumulada durante una semana y la actividad de la RuBP casa.

Es conocido el hecho de que tasas elevadas de fotosíntesis inducidas por incrementos en irradiación van acompañados por un incremento en la activación de la RuBP-casa (Bowes et al 1972 Bjorkman 1965) Por su parte el laboratorio de Huffaker (Obendorf y Huffaker 1970, Kleinkopf et al 1970, Peterson et al 1973), mostraron que tratamientos luminosos afectaban los niveles de enzimas fotosintéticos, en particular RuBP casa.

Según Machler y Nosberger 1980, la intensidad de luz afectaría el estado de activación de la RuBP-casa mejorando las condiciones de pH e incrementando la concentración de  $Mg^{++}$  en el sitio de acción del enzima en el cloroplasto. Con todo ello se provocaría una mayor afinidad del  $CO_2$  por la carboxilasa (Bahr y Jensen 1978, Peschorowica y Jensen 1983). Sin embargo, a pesar de incrementarse la activación de la RuBP-casa, los niveles de ribulosa difosfato según algunos autores permanecieron constantes (Perchorowitz et al 1981 a,b) ; se alega que la limitación luminosa de la fotosíntesis podría ser debida tanto a la disponibilidad de  $RuBP_2$  (que es baja a baja irradiación), como a la activación de la RuBP carboxilasa.

La utilización de sombreados es frecuente en trabajos en que se estudia el efecto de la luz sobre la carboxilación. Se ha visto que hojas crecidas bajo condiciones de sombreado natural (Bjorkman 1968) o con baja intensidad de luz durante el desarrollo (Eagles y Treharne 1969, Thorne y Koller 1974, Lloyd 1976, Blenkinsop y Dale 1974 a), poseen bajas actividades de RuBP-casa.

5. CONCLUSIONES

CONCLUSIONESSENESCENCIA FOLIAR EN CONDICIONES DE LABORATORIO(Hordeum vulgare L.)

- El efecto de la hormona kinetina como retardante de la senescencia en hoja escindida se puso de manifiesto en todos los parámetros estudiados : tanto de intercambio gaseoso (fotosíntesis neta (Pn) y punto de compensación de CO<sub>2</sub>), como sobre proteínas. El retraso producido fué aproximadamente de cuatro días.
- La Pn, medida a dos concentraciones de O<sub>2</sub> (21% y 2,5%), declina rápidamente con la senescencia siendo notable el aumento del índice de inhibición por oxígeno ( $I = \frac{Pn_{2,5\%} - Pn_{21\%}}{Pn_{2,5\%}}$ ).
- El P.C.CO<sub>2</sub> se incrementa desde 19 ppm (2,5%) a 49 ppm (21%) y con una tendencia exponencial al aumento con el envejecimiento.  
Las partes dependiente e independiente al oxígeno del P.C.CO<sub>2</sub>  $\gamma$  y  $\delta$  aumentan con la senescencia y de forma más rápida en los controles. Los cambios de ambas son muy similares y reflejan la misma dependencia con la edad.  
En modelos previos se considera que la parte dependiente al O<sub>2</sub> del P.C.CO<sub>2</sub> sólo depende de las características cinéticas de RuBP como carboxilasa y como oxigenasa. En base a los resultados obtenidos (así como también los de I) parece que estos parámetros deben cambiar con la edad..
- El declive de la actividad RuBP-casa con la senescencia es muy

rápido (80% en los primeros cuatro días en los controles y algo más lento con kinetina). y siendo éste anterior al declive en fotosíntesis neta (Pn).

- La clorofila foliar disminuye después del inicio de las disminuciones en actividad carboxilásica y de proteínas solubles, siendo su declive paralelo al de la fotosíntesis neta .

SENESCENCIA FOLIAR EN CONDICIONES DE CAMPO (Triticum aestivum cv Kolibri).

- La actividad de la RuBP carboxilasa muestra variaciones durante la ontogenia foliar destacándose, un aumento al iniciarse la antesis, debido a presión de sumidero y, un descenso a las dos semanas, coincidiendo con el declive en fósforo, fotosíntesis neta y clorofilas y los aumentos en resistencias del mesófilo. La actividad carboxilásica está bajo un cierto control de la irradiación recibida y solo viene afectada por la extirpación de la espiga si se realiza ésta antes de la antesis.

- Las variaciones a lo largo del desarrollo foliar de las proteínas solubles siguen el patrón de la actividad carboxilásica.

- El patrón de actividad fotosintética sigue aproximadamente al de actividad carboxilásica, salvo en las etapas finales del desarrollo foliar, en las que declina antes que la mencionada actividad.

- Los P.C.CO<sub>2</sub> son elevados durante la juventud de las hojas, muestran estabilización con la madurez y una posterior subida al envejecer.  $\gamma$  y  $\delta$  aumentan, asimismo, con igual tendencia durante la ontogenia.

RELACION ENTRE ENSAYOS BIOQUIMICOS Y DE INTERCAMBIO GASEOSO Y SUS VARIACIONES CON LA SENESCENCIA FOLIAR

Se ha utilizado un modelo reciente que describe los P.C.CO<sub>2</sub>

en términos de los parámetros cinéticos del enzima RuBP - casa/oxigenasa y respiración oscura a la luz  $R_d$ , con los siguientes resultados :

- Las tendencias son comunes en hojas con senescencia natural o provocada por escisión.
- El cociente  $R_d/V_c$  max aumenta con la edad, lo cual indica que  $R_d$  aumenta o disminuye menos que  $V_c$  max, implicando una reasimilación de  $CO_2$  respiratorio menos eficiente.
- La respiración oscura a la luz ( $R_d$ ) representa 10 - 20% de la fotosíntesis neta, observándose un descenso con el envejecimiento foliar.
- Antes de iniciarse el envejecimiento foliar, la tasa de asimilación de  $CO_2$  teórica A, se asemeja a los valores de fotosíntesis neta medidos.
- Con la senescencia, A declina más rápidamente que Pn reflejando la distinta tasa de declive de  $V_c$  respecto a Pn y como consecuencia se deduce que con el envejecimiento la actividad carboxilásica es demasiado baja para responsabilizarse de la Pn medida.  
Una explicación sería una mayor proporción en la inactivación del enzima durante la extracción con el envejecimiento. También la constante de Michaelis-Menten para  $CO_2$  "in vivo" puede ser más baja que el valor utilizado para el cálculo de  $v_c$  ( $20 \mu M$ ) y de A "in vitro".

Expresadas en las mismas unidades se observó que :

La actividad carboxilásica de hojas maduras corresponde a seis veces la actividad fotosintética.

6. BIBLIOGRAFIA

- ABELES, F.B., 1972, Biosynthesis and mechanism of action of ethylene. *Ann. Rev. Plant. Physiol* 23,259-292
- ABELES, F.B., 1973, Ethylene in Plant Biology. Academic Press.
- AKAZAWA, T., TAKABE, T., ASAMI, S., KOBAYASHI, H., 1978. Ribulose biphosphate carboxylase from *Chromatium vinosum* and *Rhodospirillum rubrum* and their role in photosynthetic carbon assimilation. H.V. Siegelman, G. Hinds eds. pp 209-225. Plenum Press, New York and London.
- AKITA, S. D.N. MOSS, 1973. The effect of an Oxygen-free Atmosphere on Net Photosynthesis and Transpiration of Barley (*Hordeum vulgare* L.) and wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Plant Physiol*, 52:601-603.
- ANDERSON, J.W., ROWAN, K.S., 1965. Activity of peptidase in tobacco leaf tissue in relation to senescence. *Biochem. J*, 97, 741-746.
- ANDREWS, T.J., LORIMER, G.H., TOLBERT, N.E., 1971. Incorporation of molecular oxygen into glycine and serine during photorespiration in spinach leaves. *Biochemistry* 10, 4777-4782.
- ANDREWS, T.J. BADGER, M.R., LORIMER, G.H., 1975. Factors affecting interconversion of kinetic forms of ribulose diphosphate carboxylase-oxygenase from spinach. *Arch. Biochem. Biophys.* 171,93-103.
- APEL, P., TSHAPE, M., SCHALLDACH, I., AURICH, O., 1973. Die Bedeutung der Karyopsen fuer die Photosynthese und Trockensubstanzproduktion bei Weizen. *Photosynthetica* 7:132-139.
- APEL, P., TICHA, I., PEISKER, M. 1978. CO<sub>2</sub>-Kompensations-punkt von *Moricandia arvensis* (L) bei Blaettern unterschiedlicher Insertionshoehe und bei verschiedenen O<sub>2</sub>-Konzentrationen. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 172,547-552.
- APEL, P., OHLE, H., 1979. CO<sub>2</sub>-Kompensationspunkt und Blattanatomie bei Arten der Gattung *Moricandia* (Cruciferae). *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 174,68-75.



- ASLAM, M. HUNT, L.A., 1978. Photosynthesis and Transpiration of the Flag Leaf in Four Spring - Wheat Cultivars. *Planta* 141,23-28.
- AUSTIN, R.B., EDRICH, J., 1975. Effects of ear removal on photosynthesis, carbohydrate accumulation and on the distribution of assimilated  $^{14}\text{C}$  in wheat. *Ann. Bot (London)* 39: 141-152.
- AZCON, J., SIMONNEAU, R., 1978. Circuito para medidas simultáneas de los intercambios gaseosos de  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$  en plantas III Reunión Nac. Fisiol. Veg. Granada.
- AZCON, J., 1979. Efecto de la concentración de oxígeno y de la temperatura en las actividades fotosintéticas y respiratorias de Lolium perenne L. Tesina. Universidad de Barcelona.
- AZCON-BIETO, J., FARQUHAR, G.D., CABALLERO, A., 1981. Effects of temperature, oxygen concentration, leaf age and seasonal variations on the  $\text{CO}_2$  compensation point of Lolium perenne L. *Planta* 152, 497-504.
- BADGER, M.R., ANDREWS, T.J., 1974. Effects of  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$  and temperature on a high-affinity form of ribulose diphosphate carboxylase-oxygenase from spinach. *Bioch. and Bioph. Research. Communications* vol 60, n.1.
- BADGER, M.R., LORIMER, G.H., 1976. Activation of ribulose-723-729, 1,5-bisphosphate oxygenase. The role of  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{CO}_2$  and pH. *Arch. Biochem. Biophys* 175,723-729.
- BADGER, M.R., COLLATZ, G.J., 1977. Studies on the kinetic mechanism of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and oxygenase reactions with particular reference to the effect of temperature on kinetic parameters. *Carnegie Inst. Washington Yearb.* 76:355-361.
- BAHR, J.T., JENSEN, R.G., 1974. Ribulose Diphosphate Carboxylase from freshly ruptured spinach chloroplasts having an in vivo  $K_m(\text{CO}_2)$  *Plant Physiol* 53: 39-44.

- BAHR, J.T., JENSEN, R.G., 1978. Activation of Ribulose bisphosphate Carboxylase in Intact Chloroplasts by CO<sub>2</sub> and Light. Archives of Biochemistry and Biophysics vol. 185, no 1, 39-48.
- BARDEN, J.A., 1978. Apple leaves, their morphology and photosynthetic potential. Hort Science vol. 13 (6): 644-646.
- BATE, G.C., D'ARISTO, A., CANVIN, D.T., 1969. Calibration of Infra-red CO<sub>2</sub> Gas Analysers. Plant. Physiol. 44, 1122-1126.
- BATT, T. WOOLHOUSE, H.W. 1975. Changing activities during senescence and sites of synthesis on photosynthetic enzymes in leaves of the labiate Perilla frutescens (L). Britton, J. Exp. Bot. 26, 569-579.
- BAUER, H., BAUWE, U. 1980. Photosynthesis in leaves of the juvenile and adult phase of ivy (Hedera helix): Physiol. Plant. 49: 366-372.
- BAUWE, H., APEL, P., PEISKER, M., 1980. Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase and CO<sub>2</sub> Exchange characteristics in C<sub>3</sub> and C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> intermediate species checking mathematical models of carbon metabolism. Photosynthetica 15 (4): 550-556.
- BEEVER, J.E., WOOLHOUSE, H.W., 1973., Increased cytokinin from root system of Perilla frutescens and flower and fruit development. Nature New. Biol. 246:31-32.
- BEEVER, L., 1966, Effect of Gibberellic Acid on the senescence of leaf discs of Nasturtium (Tropaeolum majus). Plant Physiol, 41, 1074-1077.
- BEEVERS, L., 1968. Growth regulator control of senescence in leaf discs of Nasturtium (Tropaeolum majus). In: F. Wightman and G. Setterfield eds.: Biochemistry of Plant Growth Substances. pp: 1417-1434. Ottawa. Runge Press.
- BEEVERS, L. 1976, a). Nitrogen Metabolism in Plants Chap. 9. The regulation of senescence and its reversal. Ed. Arnold.

- BEEVERS, L., 1976, b). Senescence. Plant Biochemistry, Third Edition. Edited by J. Bonner, J.E. Varner. Academic Press.
- BERRY, J., BJORKMAN, O., 1980. Photosynthetic Response and adaptation to temperature in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 31:491-543.
- BETHLENFALVAY, G.J., PHILLIPS, D.A., 1977. Ontogenetic interactions between photosynthesis and symbiotic nitrogen fixation in legumes. Plant Physiol. 60: 419-421.
- BIDWELL, R.G.S., BARR, R.A., STEWARD, F.C., 1964. Nature (London), 203, 367.
- BIRD, I.F., CORNELIUS, M.J., KEYS, A.J., 1977. Effects of Temperature on Photosynthesis by Maize and Wheat. J. Exp. Bot, 28, 104:519-524.
- BIRECKA, H., DAKIC-WLODKOWSKA, L., 1966. Photosynthetic activity and productivity before and after ear emergence in spring wheat. Acta. Soc. Bot. Polon. 32: 631-650.
- BISWAL, V.C., MOHANTY, P., 1978. Changes in the Ability of Photophosphorylation and Activities of Surface-Bound Adenosine Triphosphatase and Ribulose Diphosphate carboxylase of Chloroplasts Isolated from the Barley Leaves senescing in darkness. Physiol. Plant. 44: 127-133.
- BJORKMAN, O., HOLMGREN, P., 1963. Adaptability of the Photosynthetic Apparatus to Light Intensity in Ecotypes from Exposed and Shaded Habitats. Physiol Plant. 16: 889-913.
- BJORKMAN, O., 1965 a). Photosynthetic Inhibition by Oxygen in Higher Plants. Carnegie Institution year Book, 446-454.
- BJORKMAN, O., 1965 b). Carboxydismutase activity in relation to light-saturated rate of photosynthesis in plants from exposed and shaded habitats. Carnegie Institution Year Book 454-459.
- BJORKMAN, O., 1968. Further studies on differentiation of photosynthetic properties in sun and shade ecotypes of Solidago virgaurea. Physiol. Plant 21: 84-99.

- BJORKMAN, O., GAUHL, E., NOBS, M.A., 1970. Comparative studies of Atriplex species with and without  $\text{C}_4$ -carboxylation, photosynthesis and their first generation hybrid. Carnegie Inst. Wash. Year Book 68, 620-633
- BJORKMAN, O., MOONEY, H.A., EHLERINGER, J., 1975. Ann. Rep. Carnegie Institution 74, 743-748.
- BLACK, C.C., 1973. Photosynthetic carbon fixation in relation to net  $\text{CO}_2$  uptake. Ann. Rev. Plant Physiol. 24: 253-286.
- BLENKINSOP, P.G., DALE, J.E., 1974 a). The effects of shade treatment and light intensity on ribulose-1,5-diphosphate carboxylase activity and fraction I Protein Level in the first leaf of Barley. J. Exp. Bot. 25, 899-912.
- BLENKINSOP, P.G., DALE, J.E., 1974 b). The effects of nitrate supply and grain reserves on Fraction I protein level in the first leaf of barley. J. Exp. Bot. 25: 913-926.
- BONNER, J., VARNER, J.E., 1976. Plant Biochemistry Academic Press.
- BOSIAN, G., 1955. Ueber die Vollautomatisierung der  $\text{CO}_2$ -Assimilation-bestimmungen und zur Methode des Kuevettenklimas. Planta 45: 470-592.
- BOWES, G., OGREN, W.L., HAGEMAN, R.H., 1971. Phosphoglycolate production catalyzed by ribulose diphosphate carboxylase. Biochem. Biophys. Res. Commun. 45:716-722.
- BOWES, G., OGREN, W.L., 1972 a). Oxygen Inhibition and other properties of soyben ribulose 1,5-diphosphate carboxylase. The Journal of Biological Chemistry vol. 247 n<sup>o</sup> 7, 2171-2176.
- BOWES, G., OGREN, W.L., HAGEMAN, R.H., 1972 b). Light saturation, Photosynthesis Rate, RuDP carboxylase activity and specific leaf weight under different light intensities. Crop Science vol 12, 77-79.
- BOWES, G., OGREN, W.L., HAGEMAN, R.H., 1975. pH dependence of the  $K_m$  ( $\text{CO}_2$ ) of ribulose-1,5-diphosphate carboxylase.

- Plant Physiol 56, 630-633.
- BRANDEN, R., 1978. Ribulose-1,5-diphosphate carboxylase and oxygenase from green plants are two different enzymes. Biochem. Biophys. Res., Commun. vol 81 no 2, 539-546.
- BRANDEN, R., BRANDEN, C.I., 1978. Separation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase and oxygenase activities. Photosynthetic Carbon Assimilation. Siegelman and Hind, eds. Plenum Press.
- BRAVDO, B.A., 1968. Decrease in Net Photosynthesis Caused by Respiration. Plant Physiol 43. 479-483.
- BRAVDO, B.A., 1971. Carbon Dioxide Compensation Point of Leaves and Stems and their relation to Net Photosynthesis. Plant Physiol 48, 607-612.
- BRAVDO, B.A., PAGLI, A., LURIE, S., FRENKEL, C., 1977. Changing Ribulose Diphosphate carboxylase /oxigenase activity in ripening tomato fruit. Plant Physiol., 60, 309-312.
- BUCHANAN, B.B., SCHURMAN, P., 1973. Regulation of Ribulose 1,5-diphosphate carboxylase in the photosynthetic assimilation of carbon dioxide. J. Biol. Chem. 248: 4956-4964.
- BULLEY, N.R., TREGUNNA, E.B., 1970. Photorespiration and the postillumination CO<sub>2</sub> burst. Can. J. Bot. 49: 1277-1284.
- BUSCHMANN, C., 1981. Effect of kinetin on chlorophyll fluorescence and photosynthetic activity of leaves, Meeting OCDE Ettlingen.
- BUTLER, R.D., 1967. The fine structure of senescing cotyledons of cucumber. J. Exp. Bot. 18: 535-543.
- BUTLER, R.D., SIMON. E.W., 1970. Ultrastructural aspects of senescence in plants. In: Advances in Gerontological Research vol III. ed. STREHLER. Academic Press.
- BUTLER, R.D., SIMON, E.W., 1971. Ultrastructural aspects of senescence in plants. In: Advances in Gerontological Research. I.B.L. Strehler ed. 3:73-123.
- BYKOV, O.D., KOSHKIN, V.A. CATSKY, J. 1981. Carbon Dioxide Compensation Concentration Of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants: Dependence

- on Temperature. *Photosynthetica* 15 (1): 114-121.
- CABALLERO, A., GIL, F., 1978. Desecador de cloruro de zinc anhidro para circuito de medidas de intercambio gaseoso. III Reunión Nacional Fisiol. Veg. Granada.
- CABALLERO, A., ARAUS, J.L., FLECK, I., SIMONNEAU, R., 1981. Gas exchange in excised Triticum aestivum L. cv Kolibri leaves of field-grown plants during the life-cycle. OCDE Meeting Ettlinge. West Germany.
- CALLOW, J.A., 1974. Ribosomal RNA, Fraction I, protein synthesis and ribulose diphosphate carboxylase activity in developing and senescing leaves of cucumber. *New Phytol.* 73: 13-20.
- CANVIN, D.T., 1979. Photorespiration: Comparison between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub>. In: *Photosynthetic Carbon Metabolism and related Processes*. Gibbs M., Latsko, ed. *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series vol 6. Springer Verlag.
- CANVIN, D.T. BERRY, J.A., BADGER, M.R., FOCK, H., OSMOND, C.B., 1980. Oxygen exchange in leaves in the light. *Plant Physiol* 66:302-307.
- CARR, D.J., PATE, J.S., 1967. Ageing in the whole plant. In: *Aspects of the Biology of Ageing*. Cambridge University Press.
- CARR, D.J., WARDLAW, I.F., 1965. The supply of photosynthetic assimilates to the grain from the flag leaf and ear of wheat. *Aust. J. bio. Sc.* 18: 711-719.
- CARY, J.W., 1977. Relations between CO<sub>2</sub> Exchange Rate, CO<sub>2</sub> Compensation and Mesophyll resistance from a simple field method. *Crop Science* 17, 453-456.
- CATSKY, J. TICHA, I., SOLAROVA, J., 1976. Ontogenetic changes in the internal limitations to bean-leaf photosynthesis. 1. Carbon Dioxide Exchange and Conductances for Carbon Dioxide Transfer. *Photosynthetica* 10 (4): 394-402.
- CATSKY, J., TICHA, I., 1979. CO<sub>2</sub> compensation in bean leaves: effect of photon flux density and leaf age. *Biol. Plant.* 21: 361-364.

- CATSKY, J., TICHA, I., 1980. Ontogenetic changes in the Internal limitations to bean- leaf photosynthesis 5. Photosynthetic and Photorespiration rates and conductances for CO<sub>2</sub> transfer as affected by irradiance Photosynthetica 14 (3): 392-400.
- COLLATZ, G.J., 1981. The interaction between Photosynthesis and Ribulose-P<sub>2</sub> concentration-effects of light, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub>. Carnegie Institution
- CONSTABLE, G.A., RAWSON, H.M., 1980. Effect of leaf position, expansion and age on Photosynthesis, transpiration and water use efficiency of cotton. Aust. J. Plant. Physiol, 7, 89-100.
- CORNIC, G. MOUSSEAU, M., MONTENY, B., 1970. Importance de la photorespiration dans le bilan photosynthétique au cours de la croissance foliaire. Oecol. Plant 5: 355-363.
- CORNIC, G., JARVIS, P.G., 1972. Effects of oxygen on CO<sub>2</sub> exchange and stomatal resistance in sitka spruce and maize at low irradiances. Photosynthetica 6:225-239.
- CORNIC, G., 1973. Etude de l'inhibition de la respiration par la lumière chez la Moutarde blanche (Sinapsis alba). Phsiol. Vég. 12:83-94.
- CORNIC, G., 1978. La photorespiration se déroulant dans un air sans CO<sub>2</sub> A-t-elle une fonction?. Can. J. Bot 56: 2128-2137.
- HARDY, R.W.F., HAVELKA, V.D., QUEBEDAUX, B., 1978. The opportunity for and significance of alteration of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase activities in crop production. In:Photosynthetic Carbon Assimilation. Siegelman and Hind ed. Plenum Press.
- CREWS, C.E., WORLEY, R.E., SYVERSTEN, J.P., BAUSHER, M.G., 1980. Carboxylase activity and seasonal changes in CO<sub>2</sub>Assimilation rates in three cultivars of pecan. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105 (6): 798-801.

- CUADRAS, C.M., 1979. Comparació estadística de curves experimentals. *Questió* 3, 1-9
- CUNNINGHAME, M.E., BOWES, B.G., HILLMAN, J.R., 1979. An ultrastructural study of foliar senescence in *Taxus baccata* L. *Ann. Bot.* 43, 527-528.
- CHAMPIGNY, M.L., MOYSE, A., 1979. Photosynthetic carbon metabolism in wild, primitive and cultivated forms wheat at three levels of ploidy: Role of the glycolate pathway. *Plant and Cell Physiol.* 20: 1167-1178.
- CHANDLER, W.H., HEINICKE, A.J., 1926. The effect of fruting on the growth of oldenburg apple trees. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 23: 36-46.
- CHANG, F.H. TROUGHTON, J.H., 1972. Chlorophyll a/b Ratios in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Photosynthetica* 6 (1): 57-65.
- CHARLES-EDWARDS, D.A., 1978. Leaf carbon dioxide compensation points at high light flux densities. *Ann. Bot.* 42, 733-739.
- CHEN, T.M., BROWN, R.H., BLACH, C.C. jr., 1971. Photosynthetic <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> Fixation Products and Activities of enzymes related to photosynthesis in Bermudagrass and other plants. *Plant Physiol* 47:199-203.
- CHIBNALL, A.C., 1939. Protein Metabolism in the Plant. Yale Univ. Press. New Haven Connecticut.
- CHOE, H.T., THIMANN, K.V., 1975. The metabolism of oat leaves during senescence. III The senescence of isolated chloroplasts. *Plant Physiol* 55, 828-834.
- CHOLLET, R., OGREN, W.L., 1975. Regulation of photorespiration in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species. *The Botanical Review* vol. 41 n.2.
- CHOLLET, R., 1977. The biochemistry of photorespiration. *TIBS* vol. 2, n.3:155-159.
- CHOLLET, R., 1978. Inactivation of tobacco ribulose biphosphate carboxylase by 2,3-butanedione. *Biochem. and Biophys. Res Commu.* 83, 1267-1274.

- CHUA, N.H., SCHMIDT, G.W., 1970. In vitro synthesis transport and assembly of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase subunits. In: Photosynthetic Carbon Assimilation (H.W. Siegelman and G. Hind eds pp 325-346. Plenum Press. New York-London.
- D'AOUST, A.L., CANVIN, D.T., 1972. The specific activity of  $^{14}\text{CO}_2$  evolved in  $\text{CO}_2$ -free air in the light and darkness by sunflower leaves following periods of photosynthesis in  $^{14}\text{CO}_2$ . *Photosynthetica* 6: 150-157.
- D'AOUST, A.L., CANVIN, D.T., 1973. Effect of oxygen concentration on the rates of photosynthesis and photorespiration of some higher plants. *Can. J. Bot* 51: 457-464.
- DALEY, L.S., DAILEY, F., CRIDDLE, R.S., 1978. Light Activation of Ribulose Bisphosphate Carboxylase. Purification and properties of the enzyme in tobacco. *Plant Physiol* 62: 718-722.
- DAVIS, S.D., Mc CREE, K.J., 1978. Photosynthetic Rate and Diffusion Conductance as a Function of Age in Leaves of Bean Plant. *Crop. Science* 18, 280-282.
- DEDOLPH, R.R., WITWER, S.H., TULI, V., 1961. Senescence inhibition and respiration. *Science* 134. 1075.
- DEDOLPH, R.R., WITWER, S.H., TULI, V., GILBART, D., 1962. Effect of  $\text{N}^6$ -Benzylaminopurine on respiration and storage behaviour of broccoli (*Brassica oleracea* var. italica) *Plant Physiol* 37, 509-513.
- DE JONG, D.W., 1972. Detergent extraction of enzymes from tobacco leaves varying in maturity. *Plant Physiol.* 43, 81-87.
- DERMAN, B.D., RUPP, D.C., NOODEN, L.D., 1978. Mineral distribution in relation to fruit development and monocarpic senescence in anoka soybeans. *Amer. J. Bot.* 65(2): 205-213.
- DESCOMPS S., DEROCHE, M., 1973. Action de l'eclaircissement continu sur l'appareil photosynthétique de la tomate. *Physiol. Veg.* 11, 615-623.

- DICKMANN, D.I., 1971 a). Chlorophyll, Ribulose-1,5-diphosphate carboxylase and Hill reaction activity in developing leaves of Populus deltoides. Plant Physiol, 48: 143-145.
- DICKMANN, D.I., 1971 b). Photosynthesis and respiration by developing leaves of cottonwood (Populus deltoides Barttr Bot. Gaz. 132 (4): 253-259.
- DICKMANN, D.I., GJERSTAD, DH., 1973. Application to woody plants of a rapid method for determining leaf CO<sub>2</sub> compensation concentration. Can J. Forest Res. 3:237-242.
- DICKMANN, D.I., GORDON, J.C., 1975. Incorporation of <sup>14</sup>C-photo-synthate into protein during leaf development in young Populus plants. Plant Physiol 56: 23-27.
- DI MARCO, G., GREGO, S., PIETROSANTI, T., TRICOLI, D., 1976. Seasonal trends of Nitrate Reductase, Carboxylating Enzymes and water -soluble proteins in two Fieldgrown cultivars of Triticum. J. Exp. Bot. 27, 725-734.
- DI MARCO, G. GREGO, S., TRICOLI, D., 1979. RuBP carboxylase-oxygenase in Field -grown wheat. J. Exp. Bot. 30: 851-861.
- DOGGE, J.D., 1970. Changes in chloroplast fine structures during autumnal senescence of Betula leaves. Ann. Bot. 34: 817-824.
- DOUGHERTY, P.M., TESKEY, R.O., PHELPS, J.E., HINCKLEY, T.M., 1979. Net photosynthesis and early growth trends of a dominant white oak (Quercus alba L.) Plant Physiol 64: 930-935.
- DOWNTON, W.J.S., TREGUNNA, E.B., 1968. Photorespiration and Glycolate Metabolism: A Re-examination and correlation of some previous studies. Plant Physiol 43, 923-929.
- DUNSTONE, R.L., GIFFORD., R.M., EVANS, L.T., 1973. Photosynthetic characteristics of modern and primitive wheat species in relation to ontogeny and adaptation to light. Aust. J. Biol. Sci. 26:295-307.

- DRIVDAHL, R.H., THIMANN, K.V., 1977. Proteases of Senescing Oat Leaves. I Purification and general properties. *Plant Physiol* 59, 1059-1063.
- EAGLES, C.F., THEHARNE, K.T., 1969. Photosynthetic Activity of Dactylis glomerata in Different Light Regimes. *Photosynthetica* (3): 29-38.
- EGLE, K., SCHENK, W., 1953. Der Einfluss der Temperatur auf die Lage des CO<sub>2</sub> Kompensationspunktes. *Planta* 43: 89-97.
- EICKENBUSCH, J.D., BECH, E., 1973. Evidence for the involvement of two types of reactions in glycolate formation during photosynthesis in isolated spinach chloroplasts. *FEBS Lett.* 31,225-228.
- EILAM, Y., BUTLER, R.D., SIMON, E.W., 1971. Ribosomes and Polyosomes in Cucumber Leaves during Growth and Senescence. *Plant Physiol* 47, 317-323.
- EVANS, L.W., HABER, A.H., 1977. Activity of hydrolitic enzymes during leaf senescence. *Suppl. Plant Physiol* 59 (6); 112
- FAIR, P., TEW, J., CRESSWELL, C., 1972. The effect of age and leaf position on carbon dioxide compensation point and potential photosynthetic capacity, photorespiration and nitrate assimilation in Hordeum vulgare L.J. *South. Afr. Bot.* 38: 81-95.
- FAIR, P., TEW, J., CRESSWELL, C.F., 1973. Enzyme activities with carbon dioxide exchange in illuminated leaves of Hordeum vulgare L. I.effects of light period leaf age and position on carbon dioxide compensation point. *Ann. Bot.* 37: 831-844.
- FARQUHAR, G.H., 1979. Models describing the kinetics of Ribulose Biphosphate Carboxylase-Oxygenase. *Archives of Biochemistry and Biophysics* vol. 193 n<sup>o</sup> 2: pp 456-468.
- FARQUHAR, G.D., von CAEMMERER, S., BERRY, J.A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> Assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149:78-90.

- FEIERABEND, J., 1969. Der Einfluss von Cytokininen auf die Bildung von photosyntheseenzymen in Roggen keimlingen. *Planta* (Berl.) 84:11-29.
- FEIERABEND, J., de BOER, J., 1978. Comparative analysis of the action of cytokinin and Light on the formation of ribulosebiphosphate carboxylase and plastid biogenesis. *Planta* 142, 75-82.
- FELLER, V.K., SOONG, T.S.T., HAGEMAN, R.H., 1977. Leaf proteolytic activities and senescence during grain development of field-grown corn (Zea Mays L.) *Plant physiol* 59, 290-294
- FELLER, V., ERISMANN, K.H., 1978. Veränderungen des Gaswechsels der aktivierten proteolytischer enzyme während der Seneszenz von weizenblättern (Triticum aestivum L.). *Z. Pflanzenphysiol* 90, 235-244.
- FERGUSON, C.H.R., SIMON, E.W., 1973. Membrane lipids in senescing green tissues. *J. Exp. Bot.* 24:307-316.
- FLECK, I., 1976. Método para estudiar y comparar puntos de compensación de anhídrido carbónico. II Reunión Nac. Fisiol Veg. Sta. Cruz de Tenerife.
- FLETCHER, F.A., OSBORNE, D.J., 1965. Regulation of proteins and nucleic acid synthesis by gibberellin during leaf senescence. *Nature* 207: 1176-1177.
- FLETCHER, R.A., 1969. Retardation of leaf senescence by benzyladenine in intact bean plants. *Planta* 89: 1-8
- FLINN, A.M., 1974. Regulation of leaflet photosynthesis by developing fruits in the pea. *Physiol. Planta.* 31: 275-278.
- FORRESTER, M.L., KROTKOV, G., NELSON, C.D., 1966. Effect of Oxygen on Photosynthesis, Photorespiration in detached leaves. I. Soybean. *Plant Physiol.* 41:422-427.
- FOX, S.B., NAYLOR, A.W., 1976. Comparison of RuDP and PeP carboxylase and chlorophyll levels in greening Zea mays leaves. *Plant physiol. Ann. suppl.*, pág. 4.
- FRANK, A.B., 1981. Effect of leaf age and position on photosynthesis and stomatal conductance of forage grasses. *Agronomy*

- journal 73, 70-74.
- FRASER, D.E., BIDWELL, R.G.S., 1974. Photosynthesis and photorespiration during the ontogeny of the bean plant. *Can. J. Bot.* 52, 2561-2570.
- FREY, N.M., MOSS, D.N., 1976. Variation in RuDPCase in Barley. *Crop Science* 16:209-213.
- FRIEDRICH, J.W., HUFFAKER, R.C., 1980. Photosynthesis, leaf resistances and ribulose 1, 5-Bisphosphate carboxylase degradation in senescing Barley leaves. *Plant Physiol* 65, 1103-1107.
- GALSTON, A.W., DAVIES, P.J., 1970. Control Mechanisms in plant development. New Jersey: Prentice Hall.
- GAUHL, E., 1976. Photosynthetic response to varying light intensity in ecotypes of Solanum dulcamara L. from shaded and exposed habitats. *Oecologia* 22:275-286.
- GEIGER, D.R., 1976. Effects of translocation and assimilate demand on photosynthesis. *Can. J. Bot.* 54: 2337-2345.
- GEPSTEIN, S., THIMANN, K.V., 1980. Changes in the abscisic acid content of oat leaves during senescence (Chlorophyll/porometer/stomata/mannitol). *Proc. Natl. Sci. USA* 77: 2050-2053.
- GERBAUD, A., ANDRE, M., 1979. Photosynthesis and Photorespiration in Whole plants of wheat. *Plant Physiol* 64:735-738.
- GERBAUD, A., ANDRE, M. 1980. Effect of CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub> and light on photosynthesis and photorespiration in Wheat. *Plant Physiol* 66: 1032-1036.
- GERWICK, B.C., WILLIAMS III, G.J., 1979. Effects of growth temperature on carboxylase enzyme activity in Opuntia ~~sp~~ polyacantha. *Photosynthetica* 13 (3): 254-259.
- GIFFORD, R.M., MUSGRAVE, R.B., 1973. Stomatal role in the variability of net CO<sub>2</sub> exchange rates by two maize inbreds. *Aust. J. Biol. Sci.* 26:35-44.
- GILBERT, M.L. THOMPSON, J.E., DUMBROFF, E.B., 1980. Delayed cotyledon senescence following treatment with a cytokinin,

- an effect at the level of membranes. *Can J. Bot.* 58: 1797-1803.
- GIOVANOZZI-SERMANNI, G., DI MARCO, G., TRICOLI, D., GREGO, S., ROSSI, W., 1973. Ribulose-1,5-diphosphate carboxylase and phosphoenolpyruvic carboxylase in *Triticum* genus. Proceedings symposium of genetic and breeding of durum wheat: 211-216.
- GOATLY, M.B., SMITH, H., 1974. Differential properties of phosphoenol pyruvate carboxylase from etiolated and green sugar cane. *Planta* 117, 67-73.
- GOLDSWORTHY, A, 1970. Photorespiration. *Bot. Rev.* 36 (4): 321-340
- GOLDTHWAITE, J.J., LAETSCH, V.M., 1967. Regulation of senescence in bean leaf discs by light and chemical growth regulators. *Plant Physiol* 42: 1757-1763.
- GOLDTHWAITE, J.J., LAETSCH, W.M., 1968. Control of senescence in Rumex leaf discs by gibberellic acid. *Plant Physiol* 43, 1855-1859.
- GOLDTHWAITE, J., 1974. Energy metabolism of Rumex leaf tissue in the presence of senescence-regulating hormones and sucrose. *Plant Physiol* 54:399-403.
- GORDON, K,H.J., PEOPLES, M.B., MURRAY, D.R., 1978. Ageing linked changes in photosynthetic capacity and in fraction I protein content on the first leaf of the pea Pisum sativum. *New Phytol* 81: 35-42.
- GORTER, C.J., 1972. Growth regulators and ageing of plants. In: *Hormonal Regulation in plant growth and development*. H. Kaldewey and Y. Vardar (eds). Proc. Adv. Study Inst. Izmir 439-451. Verlag Chemie, Weinheim.
- GRAHAM, D., CHAPMAN, E.A., 1979. Factors influencing CO<sub>2</sub> assimilation. Interactions between photosynthesis and respiration in higher plants. In: *Photosynthetic carbon metabolism and related processes*. Gibbs M, Latsko, E. *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series vol. 6 Springer Verlag.

- GREEF De J., BUTLER, W.L., ROTH, T.F., FREDERICQ, H., 1971. Control of senescence in Marchantia by Phytochrome. *Plant Physiol* 48, 407-412.
- GRIERSON, D., CHAMBERS, S.E., PENNIKET, L.P., 1977. Nucleic acid and protein synthesis in discs cut from mature leaves of Nicotiana tabacum L. and cultured on nutrient agar with and without kinetin. *Planta* 134: 29-34.
- HALEVY, A.H., DILLEY, D.R., WITTWER, S.H., 1966. Senescence Inhibition and respiration induced by growth retardants. *Plant Physiol* 41:1085-1090.
- HALL, N.P., KEYS, A., MERRETT, M.J., 1978. Ribulose-1,5-diphosphate carboxylase protein during flag leaf senescence. *J. Exp. Bot.* 29: 31-37.
- HANSEN, P., 1969. <sup>14</sup>C-studies on apple trees. IV Photosynthate consumption in fruits in relation to the leaf-fruit ratio and to the leaf-fruit position. *Physiol Plant.* 22: 186-198.
- HARDWICK, K., WOOD, M., WOOLHOUSE, H.W., 1968. Photosynthesis and respiration in relation to age in Perilla frutescens (L) Britt. *New Phytol* 67: 79-86.
- HARRIS, J.B., 1978. Development of a tubular apparatus in chloroplasts of ageing Cyphomanda leaves. *Cytobios* 21: 151-164.
- HARVEY, B.M. R., FLETCHER, R.A., 1974. Benzyladenine accelerates chloroplast differentiation and stimulates photosynthetic enzyme activity in cucumber cotyledons. *Can. J. Bot* 52: 2581-2586.
- HASELKORN, R., FERNANDEZ-MORAN, H, KIERAS, F.J., van BRUGGEN, 1965. Electron microscopic and biochemical characterization of fraction I protein. *Science* 150, 1598.
- HATCH, M.D., SLACK, C.R., 1970. Photosynthetic CO<sub>2</sub>-fixation pathways. *Ann. Rev. Plant Physiol* 21, 141.

- HATCH, M.D., 1971. Mechanism and function of the C<sub>4</sub> pathway of photosynthesis. In: M.D. Hatch, C.B. Osmond and R.O. Slatyer eds. Photosynthesis and photorespiration. Wiley interscience New York. pp 139-152.
- HEATH, O.V.S., MEIDNER, H., 1967. Compensation points and carbon dioxide enrichments for lettuce grown under glass in winter. J. Exp. Bot. 18: 746-751.
- HEATH, O.V.S., ORCHARD, B., 1968. Carbon Assimilation at low carbon dioxide levels. II. The processes of apparent assimilation. J. Exp. Bot. 19: 176-192.
- HENKEL, J. SANE, P.V., WILDNER, G.F., 1980. The oxygen dependent reactivation of spinach ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase. Biochimica et Biophysica Acta 614: 564-576.
- HERNANDEZ-GIL, R., SCHAEDEL, M., 1973. Functional and structural changes in senescing Populus deltoides (Bart.) chloroplasts. Plant Physiol 51: 245-249.
- HEW, C.S., KROTKOV, G., 1968. Effect of oxygen on the rates of CO<sub>2</sub> evolution in light and in darkness by photosynthesizing and non-photosynthesizing leaves. Plant Physiol 43, 464-466.
- HEW, C.S., KROTKOV, G., CANVIN, D.T., 1969. Effects of temperature on photosynthesis and CO<sub>2</sub> evolution in light and darkness by green leaves. Plant Physiol 44: 671-677.
- HICKLETON, P.R., JOLIFFE, P.A., 1978. Effects of greenhouse CO<sub>2</sub> enrichment on the yield and photosynthetic physiology of tomato plants. Can J. Plant Sci. 58: 801-817.
- HILLIARD, J.H., WEST, S.H., 1970. Starch accumulation associated with growth reduction at low temperatures in a tropical plant. Science 168: 494-496.
- HO, L.C., 1978. The regulation of carbon transport and the carbon balance of mature tomato leaves. Ann. Bot 42: 155-164.
- HODGKINSON, K.C., 1974. Influence of partial defoliation on photosynthesis, photorespiration and transpiration by lu-

- cerne leaves of different ages. Aust. J. Plant Physiol 1: 561-578.
- HOLMGREN, P., JARVIS, P.G., JARVIS, M.S., 1965. Resistance to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. Physiol. Plant. 18: 557-573.
- HOPKINSON, J.M., 1964. Studies on the expansion of the leaf surface. IV. The carbon and phosphorus economy of a leaf. J. Exp. Bot. 15, 125-137.
- HOPKINSON, J.M., 1966. Studies on the expansion of the leaf surface. VI. Senescence and the usefulness of old leaves. J. Exp. Bot. 17: 762-771.
- HUBER, S.C., HALL, T.C., EDWARDS, G.E., 1976. Differential localization of fraction I protein between chloroplasts types. Plant Physiol 57: 730-733.
- HUNER, N.P.A., MACDOWALL, F.D.H. 1979. The effects of low temperature acclimation of winter rye on catalytic properties of its ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase. Can. J. Biochem. 57: 1036-1041.
- HURKMAN, W.J., 1979. Ultrastructural changes of chloroplasts in attached and detached, aging primary wheat leaves. Amer. J. Bot. 66: 64-70.
- ILAN, I., GOREN, R., 1979. Cytokinins and senescence in Lemon Leaves. Physiol. Plant. 45: 93-95.
- IMAI, K., MURATA, Y, 1979. Changes in apparent photosynthesis, CO<sub>2</sub> compensation point and dark respiration of leaves of some poaceae and cyperacea species with senescence. Plant and Cell Physiol 20: 1653-1658.
- ISEBRANDS, J.G., LARSON, P.R., 1973. Anatomical changes during leaf ontogeny in Populus deltoides. Amer. J. Bot. 60: 199-208.
- JACKSON, W.A., VOLK, R.J., 1970. Photorespiration Ann. Rev. Plant Physiol 21: 385-432.
- JARVIS, P.G., 1971. The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. In: Sestak. Z, CatskyJ, Jarvis, P.G.

- (ed): Plant photosynthetic production: Manual of methods pp 566-631. Dr. W. Junk N V Publ., The Hague.
- JENKINS, G.I., BAKER, N.R., WOOLHOUSE, H.W., 1981. Changes in Chlorophyll content and organization during senescence of the primary leaves of Phaseolus vulgaris L. in relation to photosynthetic electron transport. J. Exp. Bot. 32: 1009-1020.
- JENSEN, R.G., BAHR, J.T., 1977. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase. Ann. Rev. Plant Physiol. 28:379-400.
- JENSEN, R.G., SICHER, R.C., BAHR, J.T., 1978. Regulation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase in the chloroplast. From: photosynthetic carbon assimilation. Ed. by Harold W. Siegelman and Geoffrey Hind (Plenum Publishing Corporation).
- JESKO, T., HEINRICOVA, K. LUKACOVIC, A., 1971. Increase in photosynthetic activity during the formation of the first node roots and first tiller in Sorghum saccharatum L. MOENCH Photosynthetica 5: 233-240.
- JEWISS, O.R., WOLEDGE, J., 1967. The effect of the age of tobacco leaves on photosynthesis in leaves of tall fescue. (Festuca arundinace Schreb). Ann. Bot. (Lond) 31: 661-671.
- JOLIFFE, P.A. TREGUNNA, E.B., 1968. Effect of temperature CO<sub>2</sub> concentration and light intensity on Oxygen inhibition of photosynthesis in wheat leaves. Plant Physiol 43: 902-906.
- JOLIFFE, P.A., TREGUNNA, E.B., 1973. Environmental regulation of the oxygen effect on apparent photosynthesis in wheat. Can. J. Bot. 51: 841-853.
- JONES, H.G., 1973. Limiting factors in photosynthesis. New Phytol 72: 1089-1094.
- KANNANGARA, C.G., WOOLHOUSE, H.W., 1968. Changes in the enzyme activity of soluble protein fractions in the course of foliar senescence in Perilla frutescens L. Britt. New Phytol. 67: 533-542.

- KAR, M., MISHRA, D., 1975. Inorganic pyrophosphatase activity during rice leaf senescence. *Can. J. Bot.* 53: 503-511.
- KAR, M., MISHRA, D., 1976. Catalase peroxidase and polyphenol oxidase activities during rice leaf senescence. *Plant physiol* 57, 315-319.
- KATSUMI, M., 1963. Physiological effects of kinetin. *Physiologia plantarum* 16: 66-72.
- KAWASHIMA, N., MITAKE, T., 1969. Studies on protein metabolism in higher plants. VI. Changes in ribulose diphosphate carboxylase activity and fraction I protein content in tobacco leaves with age. *Agr. Biol. Chem.* 33:539-543.
- KAWASHIMA, N., WILDMAN, S.G., 1970. Fraction I protein. *Ann. Rev Plant Physiol* 21: 325-358.
- KEYS, A.J., SAMPAIO, E.V.S., CORNELIUS, M.J., BIRD, I.F., 1977. Effect of temperature on Photosynthesis and Photorespiration of wheat leaves. *J. Exp. Bot.* 28: 525-533.
- KING, R.W., WARLAW, I.F., EVANS, L.T., 1967. Effect of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat. *Planta* 77: 261-276.
- KISAKI, T., HIRABAYASHI, S., YANO, S., 1973. Effect of the age of tobacco leaves on photosynthesis and photorespiration. *Plant Cell Physiol.* 14:505-514.
- KLEINKOPF, G.E., HUFFAKER, R., MATHESON, A., 1970. Light induced de novo synthesis of ribulose 1, 5-diphosphate carboxylase in greening leaves of barley. *Plant Physiol* 46: 416-418.
- KLYACHKO, N.L., PARTHIER, B., CHAYANOVA, S.S., VOLODARSKY, A.D., KULAEVA, O.N., 1980. Ribulose-1,6-bisphosphate carboxylase synthesis in detached cytokinin-treated pumpkin cotyledons. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 175:712-721.
- KOIVUNIEMI, P.J., TOLBERT, N.E., CARLSON, P.S., 1980. Ribulose -1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and polyphenol oxydase in the tobacco mutant Su/su and three revertant plants. *Plant Physiol* 65: 828-833.

- KOLLER, H.R., THORNE, J.H., 1978. Soybean pod removal alters leaf diffusion resistance and leaflet orientation. *Crop Science* 18: 305-307.
- KRIEDEMANN, P.E., 1968. Photosynthesis in vine leaves as a function of light intensity, temperature and leaf age. *VITIS* Band 7, 3: 213-220.
- KRIEDEMANN, P.E., KLIEVER, W.M., HARRIS, J.M., 1970. Leaf age and photosynthesis in Vitis vinifera L. *Vitis*, 9: 97-104.
- KU, S.B., EDWARDS, G.E., 1977 a). Oxygen inhibition of photosynthesis. I. Temperature dependence and relation to  $O_2/CO_2$  solubility ratio. *Plant Physiol* 59: 986-990.
- KU, S.B., EDWARDS, G.E., 1977 b). Oxygen Inhibition of photosynthesis. II Kinetic characteristics as affected by temperature *Plant Physiol* 59: 991-999.
- KU, S.B., EDWARDS, G.E., 1978. Oxygen inhibition of photosynthesis. III. Temperature dependence of quantum yield and its relation to  $O_2/CO_2$  solubility ratio. *Planta* 140: 1-6.
- KU, Ms.B., SCHMITT, M.R., EDWARDS, G.E., 1979. Quantitative determination of RuBP Carboxylase-Oxygenase protein in leaves of several  $C_3$  and  $C_4$  plants. *J. Exp. Bot.* 30: 89-98.
- KUNG, S.D., 1976. Tobacco Fraction I protein: A unique genetic marker. *Science* 191: 429-434.
- KUNG, S.D., CHOLLET, R., MARSHO, T.V., 1980. Crystallization and assay procedures of tobacco ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase. *Methods in enzymology* vol 69. Academic Press.
- KURAIISHI, S., 1968. The effect of kinetin on protein level of brassica leaf disks. *Physiol. Plant* 21: 78-83.
- KURAIISHI, S., 1976. Ineffectiveness of cytokinin induced chlorophyll retention in hypostomatous leaf discs. *Plant and Cell Physiol* 17: 875-885.

- KURAIISHI, S. ISHIKAWA, F., 1977. Relationship between transpiration and aminoacid accumulation in Brassica leaf discs treated with cytokinins and fusicoccin. *Plant and Cell Physiol* 18: 1273-1279.
- KURSANOV, A.L., KULAEVA, D.N., 1964. *Soviet Plant Physiol* 11: 838-847.
- LAETSCH, W.M., STETTLER, D.A., 1967. Regulation of chloroplast development in cultured plant tissue. In: *the chloroplaste*. Ed. C. Sironval Masson et cie. Paris. pp 291-297.
- LAETSCH, W.M., 1968. Senescence in tobacco leaves: relation of the level of senescence to bleaching and potential for cell division. *Can J. Bot.* 55:704.
- LAETSCH, W.M., BOASSON, R., 1972. Effects of growth regulators on organelle development. In: *Hormonal regulation of plant growth and development*. Proc. Adv. Study. Inst. Izmir. Ed. H. Kaldewey and Y. Vardar. Verlag Chemie p 453-465.
- LAETSCH, W.M., 1974. The C<sub>4</sub> syndrome: a structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25: 27-52.
- LAING, W.A., OGREN, W.L., HAGEMAN, R.H., 1974. Regulation of soy bean net photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation by the interaction of CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub> and ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. *Plant Physiol* 54: 678-685.
- LAKE, J.V., SLATYER, R.O., 1970. Respiration of leaves during photosynthesis. Respiration of leaves during photosynthesis. III Respiration rate and mesophyll resistance in turgid cotton leaves with stomatal control eliminated. *Aust. J. Biol Sci* 23: 529-535.
- LATSKO, A.N., SEELEY, E.J., 1978. Environmentally induced responses of apple tree photosynthesis. *Hort. Science* 13: 646-650.
- LANE, D.M., MIZIORKO, H.M., 1978. Mechanism of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase. In: *Photosynthetic carbon assimilation*. Basic Life Sciences vol II, Ed. H. Siegel-

- man, G. Hind.
- LAWLOR, D.W., PEARLMAN, J.G., 1981. Compartmental modelling of photorespiration and carbon metabolism of water stressed leaves. *Plant and Cell Environment* 4: 37-52.
- LEE, S.H., IKEDA, M., KANG, Y.H., YAMADA, Y., 1980. Comparative studies on chloroplast development and photosynthetic activities in  $C_3$ - $C_4$  plants. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.* 24: 183-188.
- LEES, G.L, THOMPSON, J.E., 1979. An evaluation of the role of membrane self digestion in cotyledon senescence. *Z. Pfl. Physiol* 95 (3): 199-211.
- LEOPOLD, A.C., KAWASE, M., 1964. Benzyladenine effects on bean leaf growth and senescence. *Amer. J. Bot.* 5 (13): 294-298.
- LEOPOLD, A.C., KRIEDEMANN, P.C., 1975. *Plant growth and development*. 2nd. ed. Mc Graw-Hill.
- LICHTENTHALER, H.K., 1969. Die Bildung überschüssiger plastidenchinone in den Blättern von Ficus elastica robx. *Z. Naturforsch.* 24 b: 1461-1466.
- LILLEY, R., WALKER, D.A., 1974. An improved spectrophotometric assay for ribulosebisphosphate carboxylase. *Biochim. Biophys. Acta.* 358: 226-229.
- LINDOO, S.J., NOODEN, L.D., 1976. The interrelation of fruit development and leaf senescence in "anoka" soybeans. *Bot. Gaz.* 137 (3): 218-223.
- LINDOO, S.J., NOODEN, L.D., 1977. Studies on the behavior of the senescence signal in anoka soybeans. *Plant Physiol.* 59: 1136-1140.
- LIVNE, A., VAADIA, Y., 1965. Stimulation of transpiration rate in barley leaves by kinetin and gibberellic acid. *Physiologia P.* 18:658-664.
- LIVNE, A., VAADIA, Y., 1972. In: "Water deficits and plant growth". T.T. Kozlowski, ed. vol III pp 255-275. Academic Press.

- LJUBESIC, N., 1968. Feinbau der Chloroplasten waehrend der Vergilbung und Wiederergruenung der Blaetter. *Protoplasma* 66: 369-379.
- LORIMER, G.H., BADGER, M.R., ANDREWS, T.J., 1976. The activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase by carbon dioxide and magnesium ions. *Biochemistry* 15: 529-536.
- LORIMER, G.H., BADGER, M.R., HELDT, H.W., 1978. The activation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. In: *Photosynthetic Carbon Assimilation*. Siegelman and Hind ed. Plenum Press.
- LORIMER, G.H., 1981. The carboxylation and oxygenation of ribulose-1,5-bisphosphate: The Primary Events in Photosynthesis and Photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol* 32: 343-383.
- LOWRY, O.H., ROSENBROUGH, N.J., LEWIS-FARR, A., RANDALL, R.J., 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193, 265-275.
- LUDLOW, M.M., 1970. Effect of oxygen concentration on leaf photosynthesis and resistances to carbon dioxide diffusion. *Planta* 91: 283-290.
- LUDLOW, M.M., WILSON, G.L., 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. III Leaf age. *Aust. J. Biol. Sci.* 24: 1077-1087.
- LUDWIG, L.J., CANVIN, D.T., 1970. An open gas-exchange system for the simultaneous measurement of the  $\text{CO}_2$  and  $^{14}\text{CO}_2$  fluxes from leaves. *Can. J. Bot.* 49: 1299-1313.
- LUDWIG, L.J., CANVIN, D.T., 1971. The rate of photorespiration during photosynthesis and the relationship of the substrate of light respiration to the products of photosynthesis in sunflower leaves. *Plant Physiol* 48: 712-719.
- LURIE, S., PAZ, N., STRUCH, B.A., BRAVDO, B.A., 1978. Effect of leaf age on photosynthesis and photorespiration. In: *Photosynthesis and Plant Development*. Ed. Marcelle, Clijsters and Van Pouck. Dr. W. Junk publishers.

- LLOYD, E.J., 1976. The influence of shading on enzyme activity in seedlings leaves of barley. *Z. Pflanzenphysiol* 78: 1-12.
- MACNICOL, P.K., 1976. Rapid metabolic changes in the wounding response of leaf discs following excision. *Plant Physiol.* 57: 80-84.
- MACHLER, F., NOSBERGER, J., 1980 a). Regulation of ribulose biphosphate carboxylase activity in intact leaves by light, CO<sub>2</sub> and temperature, *J. Exp. Bot.* 31: 1485-1491.
- MACHLER, F. KEYS, A.J., CORNELIUS, M.J., 1980 b). Activation of ribulose biphosphate carboxylase purified from wheat leaves. *J. Exp. Bot.* 31: 7-14.
- MAGALHAES, A.C., HAGEMAN, R.H., 1978. High temperatura effects on net CO<sub>2</sub> exchange, nitrate reductase and RuDP carboxylase activities in soybean leaves. *Revta. brasil. Bot.* 1:139-142.
- MAGGS, D.H., 1963. The reduction in growth of apple trees brought about by fruiting. *J. Hort. Sci.* 38: 119-128.
- MAGGS, D.H., 1965. Growth rates in relation to assimilate supply and demand. II The effect particular leaves and growing regions in determining the dry matter distribution in young apple trees. *J. Exp. Bot.* 16: 387-404.
- MAHON, J.D., CANVIN, D.T., 1972. Low temperature effects on growth and physiology specific to a "grasschump" dwarf wheat hybrid. *Can. J. Bot.* 50, 253-261.
- MAKOVEC, P., VOLFOVA, A., 1981. Influence of senescence and nitrogen fertilization on the ultrastructural characteristics of barley chloroplasts. *Photosynthetica* 15 (1): 145-147.
- MALIK, N.S.A., THIMANN, K.V., 1980. Metabolism of oat leaves during senescence. VI. Changes in ATP levels. *Plant Physiol* 65: 855-858.

- MANGAT, B.S., LEVIN, W.B., BIDWELL, R.G.S., 1974. The extent of dark respiration in illuminated leaves and its control by ATP levels. *Can. J. Bot.* 52:673-681.
- MARGALEF, R., 1974- *Ecología*. Ed. Omega.
- MARTIN, C., THIMANN, K.V., 1972. The role of protein synthesis in the senescence of leaves. I. The formation of proteases. *Plant Physiol* 49: 64-72.
- MARTIN, C., THIMANN, K.V., 1972. Role of protein synthesis in the senescence of leaves. II The influence of aminoacids on senescence. *Plant Physiol* 50, 432-438.
- MATILE, P., WINKENBACH, F., 1971. Function of lysosomes and lysosomal enzymes in the senescing corolla of the morning glory (*Ipomoea purpurea*) *J. Exp. Bot.* 22: 759-771.
- MAYAK, S., HALEVY, A.H., 1970. Cytokinin activity in rose petals and its relation to senescence. *Plant Physiol* 46: 497-499.
- MC ARTHUR, J.A., HESKETH, J.D., BAKER, D.N., 1975. Cotton. In: *Crop Physiology: some histories*. Ed. L.T. Evans Cambridge University press. pp. 297-326.
- MC CURRY, S.D., HALL, N.P., PIERCE, J., PAECH, C., TOLBERT, N.E. 1978. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase from parsley. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* vol 84, nº 4, 895-900.
- MC KERSIE, B.D., THOMPSON, J.E., 1977 a). Lipid crystallization in senescent membranes from cotyledons. *Plant Physiol* 59: 803-807.
- MC KERSIE, B.D., THOMPSON, J.E., 1977 b). Changes in membrane lipids during senescence. *Sup. Plant Physiol* 59: 113.
- MC KERSIE, B.D., THOMPSON, J.E., 1978 a). Phase behavior of chloroplast and microsomal membranes during leaf senescence. *Plant Physiol* 61: 639-643.
- MC KERSIE, B.D., THOMPSON, J.E., 1978 b). Changes in the physical state of membrane lipid during senescence. In: *Biomolecular structure and function*. Academic Press. New York.

- MC LEAN, D.C., DEDOLPH, R.R., 1964. Phytokinins and senescence in broccoli. *Amer. J. Bot.* 51 (6): 618-621.
- MC MAHON, D., BOGORAD, L., 1965. Some kinetic studies of Ribulose-1,5-diphosphate carboxylase (Carboxydismutase) from races of Mimulus cardinalis. *Carnegie Institution Year Book*, 459-461.
- MC LEAN, D.C., DEDOLPH, R.R., WITTWER, S.H., 1963. Respiratory responses of broccoli (Brassica oleracea var. *Italica*) to Pre-and-Post harvest treatments with N<sup>6</sup>-benzyladenine.
- MEDINA, E., DELGADO, M., 1976. Phtosynthesis and night CO<sub>2</sub> fixation in Echeveria columbiana v. Poellnits. *Photosynthetic* 10: 155-163.
- MEIDNER, H., 1967. The effect of kintin on stomatal opening and the rate of intake of carbon dioxide in mature primary leaves of Barley. *J. Exp. Bot.* 18: 556-561.
- MEIDNER, H., 1970. Precise measurements of carbon dioxide exchange by illuminated leaves near the compensation point. *J. Exp. Bot.* 21: 1067-1075.
- MIGUS, W.N., HUNT, L.A., 1980. Gas exchange rates and nitrogen concentrations in two winter wheat cultivars during the grain filling period. *Can. J. Bot.* 58: 2110-2116.
- MIGUS, W.N., HUNT, L.A., 1981. Wheat flag leaf phtosynthetic potential. *Field Crop Abstracts* 34 n.7.
- MILBORROW, B.V., 1974. The chemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant. Physiol* 25: 259-307.
- MILFORD, G.F.J., PEARMAN, I., 1975. The relationship between photosynthesis and the concentration of carbohydrates in leaves of sugar beet. *Photosynthetica* 9: 78-83.
- MIZIORKO, H.M., 1978. Magnetic resonance studies on ribulose bisphosphate carboxylase. In: *Photosynthetic Carbon assimilation* Ed. Siegelman and Hind. Plenum Publishing Corporation.

- MIZRAHI, Y., AMIR, J., RICHMOND, A.I., 1970. The mode of action of kinetin in maintaining the protein content of detached Tropaeolum majus leaves. *New Phytol* 69:355-361.
- MOLISCH, H., 1928. *Die Lebensdauer der Pflanze*. G. Fischer. Jena. E.H. Fulling. Science Press. Lancaster.
- MOLISCH, H., 1938. *The longevity of plants*. Science press. Lancaster. Pa.
- MONDAL, M.H., BRUN, W.A., BRENNER, M.L., 1978. Effects of sink removal on photosynthesis and senescence in leaves of soybean (Glycine max L.) Plants. *Plant Physiol* 61, 394-397.
- MONSON, R.K., STIDHAM, M.A., WILLIAMS, G.J., EDWARDS, G.E., URIBE, E.G., 1982. Temperature dependence of photosynthesis in Agropyron smithii Ryab. I. Factors affecting net CO<sub>2</sub> uptake in intact leaves and contribution from ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase measured in vivo and in vitro. *Plant Physiol* 69: 921-928.
- MOORE, T.S., MILLER, C.O., 1972. Effects of cytokinins on the respiration of soybean callus tissue. *Plant Physiol* 50: 594-598.
- MOORE, T.C, 1979. *Biochemistry and physiology of plant hormones*. Springer Verlag.
- MOTHES, K., 1959. Bemerkungen ueber isolierten Blaettern. *Colloq Ges. Physiol. Chem* 72-81.
- MOTHES, K., ENGELBRECHT, L, 1961. Kinetin-induced directed transport of substances in excised leaves in the dark. *Phytochemistry* 1: 58-62.
- MULCHI, C.L., VOLK, R.J., JACKSON, W.A., 1971. Oxygen exchange of illuminated leaves of carbon dioxide compensation. In: *Photosynthesis and Photorespiration*. Ed. M.D. Hatch, C.B. Osmond, R.O. Slatyer. Wiley Interscience, Toronto, pp 35-50
- MULLER, K., LEOPOLD, A.C., 1966. Correlative aging and transport of P<sup>32</sup> in corn leaves under the influence of kinetin.

- Planta 68: 167-185.
- NEALES, T.F., ANDERSON, M.J., WARDLAW, I.F., 1963. The role of the leaves in the accumulation of nitrogen by wheat during ear development. *Aust. J. Agric. Res.* 14: 725-736.
- NEALES, T.F., INCOLL, D., 1968. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilates concentration in the leaf: A review of the hypothesis. *Bot. Rev.* 34: 107-125.
- NEALES, T.F., TREHARNE, J.J., VAREING, P.F., 1971. A relationship between photosynthesis, diffusive resistance and carboxylating enzyme activity in bean leaves. In: *Photosynthesis and Photorespiration* (Ed. by M.D. Hatch, C.B. Osmond, R.O., Slatyer) pp 89. Wiley Interscience. New York.
- NOODEN, L.D., LINDOO, S.J., 1978. Monocarpic senescence. What is new in *Plant Physiology*, vol 9 n<sup>o</sup> 7..
- NOODEN, L.D., LEOPOLD, A.C., 1978. Phytohormones and the endogenous regulation of senescence and abscission. In: *Phytohormones and related compounds: A comprehensive treatise vol II*. Edited by D.S. Letham, P.B. Goodwin, T.J. V. Higgins. Elsevier/North Holland.
- NOODEN, L.D., RUPP, D.C., DERMAN, B.D., 1978. Separation of seed development from monocarpic senescence in soybeans *Nature* 271: 354-357.
- OBENDORF, R.L., HUFFAKER, R.C., 1970. Influence of age and illumination on distribution of several Calvin cycle enzymes in greening barley leaves. *Plant Physiol* 45: 579-582.
- OGREN, W.L., BOWES, G., 1971. Ribulose diphosphate carboxylase regulates soybean photorespiration. *Nature-New Biol* 230: 159-160.
- OGREN, W.L., HUNT, L.D., 1978. Comparative biochemistry of ribulose biphosphate carboxylase in higher plants. In: *photosynthetic carbon assimilation*. Ed. Siegelman and Hind

Plenum Press.

- OGREN, W.L., JORDAN, D.B., 1980. A sensitive assay procedure for simultaneous determination of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and oxygenase activities. In: Abstract of the fifth International Congress on Photosynthesis pp 426. Akonynoglou G.A. ed. Halkidiki, Greece.
- ONG, C.K., MARSHALL, C., 1975. Assimilate distribution in Poa annua. *Ann. Bot.* 39: 413-421.
- OSBORNE, D.J., 1962. Effect of kinetin on protein acid metabolism in Xanthium leaves during senescence. *Plant Physiol* 37: 595-603.
- OSBORNE, D.J., MOSS, S.E., 1963. Effect of kinetin on senescence and abscission in explants of Phaseolus vulgaris. *Nature* 200: 1299-1301.
- OSBORNE, D.J., HALLOWAY, M., 1964. The auxin 2,4-dichloro-phenoxyacetic acid as a regulator of protein synthesis and senescence in detached leaves of Prunus. *New Phytol* 63: 334-347.
- OSBORNE, D., 1967. Hormonal Regulation of leaf senescence. In: *Aspects of the Biology of Ageing*. Cambridge University Press.
- OSBORNE, D.J., 1968. A theoretical model for polar auxin transport. *Transport of Plant Hormones*. North-Holland. Amsterdam.
- OSBORNE, D.J., 1977. Ethylene and target cells in the growth of plants. *Sci. Prog. Oxf.* 64: 51-63.
- OSMAN, A.M., MILTHORPTE, F.L., 1971. Photosynthesis of wheat leaves in relation to age, illuminance and nutrient supply. II. Results. *Photosynthetica* 5:61-70.
- OSMOND, C.B., GREENWAY, H., 1972. Salt responses of Carboxylation enzymes from species differing in salt tolerance. *Plant Physiol* 49: 260-263.
- O'TOOLE, J.C., LUDFORD, P.M., OZBUN, J.L., 1977. Gas exchange and enzyme activity during leaf expansion in Phaseolus

- vulgaris L. New Phytol 78: 565-571.
- OULTON, K., WILLIAMS, G.J., MAY, D.S., 1979. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase from altitudinal populations of Taraxacum officinale. Phtosynthetica 13: 15-20.
- OZBUN, J.L., VOLK, R.J., JACKSON, W.A., 1964. Effects of light and darkness on Gaseous Exchange of Bean Leaves. Plant Physiol 39: 523-528.
- PAECH, C., MC CURRY, S.D. PIERCE, J. TOLBERT, N.E., 1978. Active site of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase. In: Phtosynthetic Carbon Assimilation. Siegelman and Hind ed. Plenum Press.
- PASSERA, C., 1975. Meccanismo di assimilazione della CO<sub>2</sub> e livello di fotorespirazione in piante di orzo di differente età- Rivista di Agronomia. Anno IX, nº 1.
- PASSERA, C., ALBUZZIO, A., 1978. Benzylaminopurine induced changes in photosynthesis and photorespiration of Barley Plants, Biologia Plantarum 20: 274-280.
- PATRA, H.K., MISHRA, D., 1979. Pyrophosphatase peroxidase and poliphenoloxidase activities during leaf development and senescence. Plant Physiol 63: 318-323.
- PATTERSON, T.G., MOSS, D.N., 1979. Senescence in field-grown wheat. Crop Science 19: 635-640.
- PATTERSON, T.G., BRUN, W.A., 1980. Influence of sink removal in the senescence pattern of wheat. Crop science 20: 19-23.
- PATTERSON, T.G., MOSS, D.N., BRUN, W.A., 1980. Enzymatic changes during the senescence of field-grown wheat. Crop Science 20: 15-18.
- PAULS, K.P., THOMPSON, J.E., 1980. In vitro simulation of senescence-related membrane damage by ozone-induced lipid peroxidation. Nature 283: 504-506.
- PEET, M.M., KRAMER, P.J., 1980. Effects of decreasing source/sink ratio in soybeans on photosynthesis, photorespiration, transpiration and yield. Plant, Cell and Enviro-

- ment 3: 201-206.
- PEISKER, M., 1974. A model describing the influence of oxygen on photosynthetic carboxylation. *Photosynthetica* 8 (1): 47-50.
- PEISKER, M., APEL, P., 1975. Influence of Oxygen on photosynthesis and photorespiration in leaves of Triticum aestivum L. 1. Relationship between oxygen concentration, CO<sub>2</sub> compensation point and intracellular resistance to CO<sub>2</sub> uptake. *Photosynthetica* 9: 16-23.
- PEISKER, M., APEL, P., 1976. Influence of oxygen on photosynthesis and photorespiration in leaves of Triticum aestivum L. 2. Response of CO<sub>2</sub> gas exchange to oxygen at various leaf ages. *Photosynthetica* 10 (2): 140-146.
- PEISKER, M., APEL, P., 1977. Influence of Oxygen on photosynthesis and photorespiration in leaves of Triticum aestivum L. 3. Response of CO<sub>2</sub> gas exchange to oxygen at various temperatures. *Photosynthetica* 11: 29-37.
- PEISKER, M., TICHÁ, I., APEL, P., 1979. Variations in the effect of temperature on Oxygen dependence of CO<sub>2</sub> gas exchange in wheat leaves. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 174: 391-397.
- PEISKER, M., APEL, P. 1980. Dark respiration and the effect of oxygen on CO<sub>2</sub> compensation concentration in Wheat leaves. *Z. Pflanzenphysiol* 100: 389-395.
- PEISKER, M. TICHÁ, I., CATSKY, J., 1981. Ontogenetic changes in the internal limitations to Bean-Leaf photosynthesis. 7. Interpretation of the linear correlation between CO<sub>2</sub> compensation concentration and CO<sub>2</sub> evolution in darkness. *Photosynthetica* 15 (2): 161-168.
- PEOPLES, M., DALLING, M.J., 1978. Degradation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase by proteolytic enzymes from crude extracts of wheat leaves. *Planta* 138: 153-160.
- PERCHOROWICZ, J.T., RAYNES, D.A., JENSEN, R.G., 1981. Light limitation of photosynthesis and activation of ribulose bisphosphate carboxylase in wheat seedlings. *Proc. Natl.*

- Acad. Sci. USA vol 78 n<sup>o</sup> 5: 2985-2989.
- PERCHOROWICZ, J.T., RAYNES, D.A., JENSEN, R.G., 1981. Influence of irradiance on the in vivo activation of ribulose biphosphate carboxylase in young wheat leaves. Phtosynthesis IV. Regulation of carbon metabolism. Ede. G. Akoyunoglou. Balaban International science services. Philadelphia. Pa.
- PETERSON, L.W. KLEINKOPF, G.E., HUFFAKER, R.C., 1973. Evidence for lack of turnover of ribulose-1,5-diphosphate carboxylase in Barley Leaves. Plant Physiol 51: 1042-1045.
- PETERSON, L.W., HUFFAKER, R.C., 1975. Loss of ribulose-1,5-diphosphate carboxylase and increase in proteolytic activity during senescence. Plant Physiol 55: 1009-1015.
- PHELOUNG, P., BRADY, C.J., 1979. Soluble and fraction I protein in leaves of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses. J. Sci. Food/Agric. 30: 246-250.
- POLLOCK, C.J., LLOYD, E.J., 1977. The distribution of acid invertase in developing leaves of Lolium temulentum L. Planta 133: 197-200.
- POLLOCK, C.J., LLOYD, E.J., 1978. Acid invertase activity during senescence of excised leaf tissue of excised leaf tissue of Lolium temulentum. Z. Pflanzenphysiol 90: 79-84.
- POOVAIAH, B.W., LEOPOLD, A.C., 1973. Deferral of leaf senescence with calcium. Plant Physiol 52: 236-239.
- POSKUTA, F., 1968. Photosynthesis and respiration. I Effect of light quality on the photorespiration in attached shoots of spruce. Experientia 24: 796-797.
- RACKER, E., 1962. Ribulose diphosphate carboxylase from spinach leaves. Meth. Enzymol 5: 265-270.
- RAGGI, V., 1978 a). CO<sub>2</sub> release in light, dark and upon light-dark transition (CO<sub>2</sub> outburst) in rust-infected Bean leaves. Phytopath. Med. 17: 135-138.
- RAGGI, V., 1978 b). Fotorespirazioni, respirazione fotosintesi e loro influenza sul punto di compensazione per la

- CO<sub>2</sub> in piante di faggiolo affette da leggeri attachi di "ruggine". *Phytopath. Med.* 17: 105-109.
- RAVEN, J.A., 1972. Endogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis. Occurrence of dark respiratory pathways in illuminated green cells. *New Phytol* 71: 227-247.
- RAWSON, H.M., GIFFORD, R.M., BREMNER, P.M., 1976. Carbon dioxide exchange in relation to sink demand in wheat. *Planta* 132: 19-23.
- RAWSON, H.M., BEGG, J.E., WOODWARD, R.G., 1977. The effect of atmospheric humidity on photosynthesis transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Physiol. Plant.* 18: 557-573.
- RHODES, J., YEMM, A., 1963. Development of chloroplasts and the synthesis of proteins in leaves. *Nature* 200: 1077-1080.
- RICHARDS, F.A., THOMPSON, T.G., 1952. The estimation and characterization of plankton populations by pigments analyses. II A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *Jour. Mar. Res.* 11: 156-172.
- RICHMOND, A.E., LANG, A., 1957. Effect of kinetin on protein effect of kinetin on protein content and survival of detached Xanthium leaves. *Science* 125: 650-651.
- RIGAU, M.C., 1966. Relaciones entre los pigmentos foliares, clorofila A y carotinoides y la producción. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.
- ROBERTS, G.R., KEYS, A.J., 1978. The mechanism of photosynthesis in the tea plant (Camelia sinensis L.) *J. Exp. Bot.* 29: 1403-1407.
- ROBINSON, J.M., GIBBS, M., 1974. Photosynthetic intermediates the Warburg effect and glycolate synthesis in isolated spinach chloroplasts. *Plant Physiol* 53: 790-797.
- ROY, H., TERENNA, B., CHEONG, L.C., 1977. Synthesis of the small subunit of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase by soluble fraction polyribosomes of pea leaves. *Plant Physiol* 60: 532-537.

- RYAN, F.J., TOLBERT, N.E., 1975. Ribulose diphosphate carboxylase/oxygenase. III Isolation and properties. J. Biol. Chem. 250: 4234-4238.
- SACHER, J.A., 1969. Hormonal control of senescence of bean endocarp: Auxin-suppression of RNase. Plant Physiol 44: 313-314.
- SALIH, F.A., 1977. Influence of plant age on the rates of photosynthesis and respiration and chlorophyll content of four isogenic lines of barley (Hordeum vulgare L.). Photosynthetica 11 (2): 207-210.
- SALIN, M.L., HOMANN, P.H., 1971. Changes of photorespiratory activity with leaf age. Plant Physiol 48: 193-196.
- SALIN, M.L., HOMANN, P.H., 1973. Glycolate metabolism in young and old tobacco leaves and effects of  $\beta$ -hydroxyl-2-pyridinemethanesulfonic acid. Can. J. Bot. 51: 1857-1865.
- SAMISH, Y., KOLLER, D., 1968. Photorespiration in green plants during photosynthesis estimated by use of isotopic  $CO_2$ . Plant Physiol 43: 1129-1132.
- SAMSUDDIN, Z., IMPENS, I., 1979. Relationship between leaf age and some carbon dioxide exchange characteristics of four Hevea brasiliensis. MUELL. ARG. clones. Photosynthetica 13 (2): 208-210.
- SAWADA, S., MATSUSHIMA, H., MIYACHI, S., 1974. Effects of growth temperature on photosynthetic carbon metabolism in green plants. III Differences in structure, photosynthetic activities and ribulose diphosphate carboxylase and glycolate oxidase in leaves of wheat grown under varied temperatures. Plant and Cell Physiol 15: 239-248.
- SERVAITES, J.C., OGREN, W.L., 1978. Oxygen inhibition of photosynthesis and stimulation of photorespiration in soybean leaf cells. Plant Physiol 61: 62-67.
- SESTAK, Z., 1963. Changes in the chlorophyll content as related to photosynthetic activity and age of leaves. Photochem. Photobiol 2: 101-110.

- SESTAK, Z., 1966. Limitations for finding a linear relationship between chlorophyll content and photosynthetic activity. *Biol. Plant* 8: 336-346.
- SESTAK, Z., CATSKY, J., 1967. Sur les relations entre le contenu en chlorophyll et l'activité photosynthétique pendant la croissance et le vieillissement des feuilles. In: Sironval, C. ed.: *Le chloroplaste, croissance et vieillissement*. pp 213-262. Masson et cie. Paris.
- SESTAK, Z., 1969. Ratio of photosystem 1 and 2 particles in young and old leaves of spinach and radish. *Photosynthetica* 3 (3): 285-287.
- SESTAK, Z., CATSKY, J., JARVIS, P.G., 1971. Plant Photosynthetic production. *Manual of Methods*. Dr. W. Junk. The Hague.
- SESTAK, Z., 1977 a). Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 1. Chlorophylls. *Photosynthetica* 11: 367-448.
- SESTAK, Z., 1977 b). Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 2. Photosystems, components of electron transport chain and photophosphorylations. *Photosynthetica* 11: 449-474.
- SESTAK, Z., 1979. Changes in activities of photosystems during leaf ontogenesis. In: *Photosynthesis and Plant Development*. Marcelle, Clysters, Van Pouck. eds. Junk.
- SESTAK, Z., CATSKY, S., 1980. Bibliography of reviews and methods of photosynthesis 49. *Photosynthetica* 14 (3): 441-455.
- SETTER, T.L., BRUN, W.A., 1978. The effect of pod removal and petiolegirdling on soybean leaf photosynthesis. *Agronomy Abstracts* 85. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin.
- SHANTA KUMARI, P., SINHA, S.A., 1972. Variation in chlorophylls and photosynthetic rate in cultivars of bangal Gram (*Cicer arietium* L). *Photosynthetica* 6 (2): 189-194.
- SHELDRAKE, A.R., NORTHCOTE, D.N., 1968. Production of auxin by detached leaves. *Nature* 217, 195.

- SHIBAOKA, H., THIMANN, K.V., 1970. Antagonism between kinetin and aminoacids. Experiments on the mode of action of cytokinins. *Plant Physiol* 46: 212-221.
- SIEGEL, S., 1956. *Nonparametric statistics*. Mc Graw-Hill. New York.
- SIMON, E.W., 1967. Types of leaf senescence. In: *Aspects of the biology of ageing*. Cambridge University Press
- SIMON, E.W., 1977. Leakage from fruit cells in water. *J. Exp. Bot.* 28: 1147-1152.
- SINCLAIRE, T.R., DE WIT, C.T., 1976. Analysis of carbon and nitrogen limitations to soybean yield. *Agron. J.* 68: 319-324.
- SINHA, S.H., RAJAGOPAL, V., 1980. Photosynthetic characteristics and nitrate reductase activity during development of the flag leaf of wheat. *Photosynthetica* 14 (2): 189-192.
- SIROHI, G.S., SHRIVASTAVA, A.K., 1978. Carbondioxide compensation concetration and its relationship to photorespiration and net carbon exchange a review. *Indian. J. Plant Physiol* 21: 70-89.
- SITTON, D., ITAI, C., KENDE, H., 1967. Decreased cytokinin production in the roots as a factor in shoot senescence. *Planta* 73: 296-300.
- SKENE, K.G.M., 1975. Cytokinin production by roots as a factor in the control of plant growth. The development and function of roots. J.G. Torrey, D.T. Clarkson. Academic Press.
- SKOOG, F., MILLER, C.O., 1957. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured "in vitro". *Sy. Soc. Exp. Biol.* 11: 118-131.
- SKOOG, F., ARMSTRONG, D.J., 1970. Cytokinins. *Ann. Rev. Plant Physiol* 21: 359-384.
- SLATYER, R.O., 1970. Comparative photosynthesis growth and transpiration of two species of Atriplex. *Planta* 93: 175-189.

- SMILLIE, R.M., 1962. Photosynthetic and respiratory activities of growing pea leaves. *Plant Physiol* 37: 716-721.
- SMITH, E.W., TOLBERT, N.E., KU, H.C., 1976. Variables affecting the CO<sub>2</sub> Compensation point. *Plant Physiol* 58: 143-146.
- SOONG, T.S.T., FELLER, U.K., HAGEMAN, R.H., 1977. Changes in activities of proteolytic enzymes during senescence of detached corn (Zea mays L.) leaves as function of physiological age. *Suppl. Plant Physiol* 59: 112.
- SOSINSKA, A., KACPERSKA-PALACZ., 1979. Ribulosediphosphate and phosphoenlpyruvate carboxylase activities in winter rape as related to cold acclimation. *Z. Pflanzenphysiol* 92: 455-458.
- SPENCE, J.A., HUMPHRIES, E.C., 1972. Effect of moisture supply, root temperature and growth regulators on photosynthesis of isolated rooted leaves of sweet potato (Ipomoea batatas) *Ann. Bot.* 36: 115-121.
- SPENCER, P.W., TITUS, J.S., 1973. Apple Leaf Senescence: Leaf disc compared to attached leaf. *Plant Physiol* 51: 89-93.
- SRIVASTAVA, B.I.S., WARE, G., 1965. The effect of kinetin on nucleic acids and nucleases of excised barley leaves. *Plant Physiol* 40: 62-65.
- STAMP, P., 1979. Pigmentgehalte und Aktivitaeten photosynthetischer wirksamer Enzyme in Blaettern junger Maispflanzen in Abhaengigkeit von der Temperatur zur Zeit der Kornausreife. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 148: 230-238.
- SUGIURA, M., 1963. Effect of red and far-red light on protein and phosphate metabolism in tobacco leaf discs. *Bot. Mag. (Tokyo)* 76: 174-180.
- TAMIYA, H., HUZISIGE, H., 1949. Effect of Oxygen on the dark reaction of photosynthesis. *Acta Phytochim* 15: 83-104.
- TAVARES, J. KENDE, H., 1970. The effect of 6-benzylaminopurine on protein metabolism in senescing corn leaves. *Phytochemistry* 9: 1763-1770.

- TETLEY, R.M. THIMANN, K., 1974. The metabolism of oat leaves during senescence. I. Respiration, carbohydrate metabolism and the action of cytokinins. *Plant Physiol* 54: 294-303.
- TETLEY, R.M., THIMANN, K.V., 1975. The metabolism of oat leaves during senescence. IV the effects of  $\alpha$ -dipyridyl acid and other metal chelators on senescence. *Plant Physiol* 56: 140-142.
- THIMANN, K.V., TETLEY, R.R., THANH, T.V., 1974. The metabolism of oat leaves during senescence. II Senescence in leaves attached to the plant. *Plant Physiol* 54: 859-862.
- THIMANN, K.V., TETLEY, R.M., KRIVAK, B.M., 1977. Metabolism of Oat leaves during senescence. V. Senescence in light. *Plant Physiol* 59: 448-454.
- THOMAS, H., 1974. Regulation of alanine -Aminotransferase in leaves of Lolium temulentum during senescence. *Zeitschrift fuer Pflanzenphysiologie* Band 74: 208-218.
- THOMAS, S., THORNE, M.G.N., 1975. Effect of Nitrogen fertilizer on photosynthesis and ribulose 1,5-diphosphate carboxylase activity in spring wheat in the field. *J. Exp. Bot.* 26: 43-51.
- THOMAS, H., STODDART, J.L., 1975. Separation of chlorophyll degradation from other senescence processes in leaves of a mutant genotype of meadow (Festuca pratensis L.) *Plant Physiol* 56: 438-441.
- THOMAS, H., 1976. Delayed senescence in leaves treated with the protein synthesis inhibitor MDMP. *Plant Science Letters*. 6: 369-377.
- THOMAS, S.M., HALL, N.P., MERRETT, M.J., 1978. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxigenase activity and photorespiration during the ageing of flag leaves of wheat. *J. Exp. Bot.* 29: 1161-1168.
- THOMAS, H., STODDART, J.L., 1980. Leaf Senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol* 31: 83-111.

- THORNE, J.H., KOLLER, H.R., 1974. Influence of assimilate demand on photosynthesis, diffusive resistances, translocation and carbohydrate levels of soybean leaves. *Plant Physiol* 54: 201-207.
- TICHA, I., CATSKY, J., 1977. Ontogenetic changes in the internal limitations to bean -leaf photosynthesis. 3. Leaf mesophyll structure and intracellular conductance for carbon dioxide transfer. *Photosynthetica*. 11: 361-366.
- TICHA, I., CATSKY, J., PEISKER, M., 1980. Ontogenetic changes in the internal limitations to bean-leaf photosynthesis. 6. CO<sub>2</sub> dependence of net photosynthetic rate. *Photosynthetica* 14: 489-496.
- TICHA, I., CATSKY, J., 1981. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 5. Carbon dioxide compensation concentration. *Photosynthetica* 15: 401-428.
- TING, I.P., OSMOND, C.B., 1973 a). Photosynthetic phosphoenolpyruvate carboxylases: characteristics of alloenzymes from leaves of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant Physiol* 51: 439-447.
- TING, I.P., OSMOND, C.B., 1973 b). Multiple forms of plant phosphoenolpyruvate carboxylase associated with different metabolic pathways. *Plant Physiol* 51: 448-453.
- TAMIYA, H., HUZISIGE, H., 1949. Effect of oxygen on the dark reaction of photosynthesis. *Acta Pytochim.* 15: 83-104.
- TREGUNNA, E.B., KROTKOV, G., NELSON, C.D., 1966. Effect of oxygen on the rate of photorespiration in detached tobacco leaves. *Physiol. Plants* 19: 723-733.
- TREHARNE, K.J., STODDART, J.L., PUGHE, J., PARANJOTHY, K., WAREING, P.F., 1970. Effects of gibberellin and cytokinins on the activity of photosynthetic enzymes and plastid ribosomal RNA synthesis. *Nature* 228: 129-131.
- UPMEYER, D.J., KOLLER, H.R., 1973. Diurnal trends in net photosynthetic rate and carbohydrate levels of soybean leaves. *Plant Physiol* 51: 871-874.
- VAN LOO, L.C., HAVERKORT, A.J., 1977. No increase in protease ac-

- tivity during senescence of oat leaves. *Suppl. Plant Physiol* 59 (6): 113.
- VAN STADEN, J., 1976. Seasonal changes in the cytokinin content of *Ginkgo biloba* leaves. *Physiol. Plant* 38: 1-5.
- VARNER, J.E., 1961. Biochemistry of senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol* 12: 245-264.
- VARNER, J.E., TUAN-HUA-HO, D., 1976. Hormones, In: *Plant biochemistry*. Third Edition, J. Bonner, J.E. Varner. Academic Press.
- VEEN, H., 1969. Auxin transport, auxin metabolism and ageing. *Acta Bot. Neerl.* 18: 447-454.
- VEEN, H., JACOBS, W.P., 1969 a). Transport and metabolism of Indole 3-acetic acid in *Coleus* petiole segments of increasing age. *Plant Physiol* 44: 1157-1162.
- VEEN, H., JACOBS, W.P., 1969 b). Transport and metabolism of indole-3 acetic acid in *Coleus* petiole segment of increasing age. *Plant Physiol* 44: 1157-1162.
- WADA, Y., WATANABE, S., KURODA, S., 1967. Changes in the photosynthetic activities and chlorophyll contents of growing tobacco leaves. *Physiol Plant* 19: 723-733.
- WARDLAW, I.F., 1968. The control and pattern of movement of carbohydrate in plants. *Bot. Rev.* 34: 79-105.
- WAREING, P.F., SETH, A.K., 1967. Ageing and senescence in the whole plant. In: *Aspects of the Biology of Ageing*. Cambridge University Press.
- WAREING, P.F., KHALIFA, M.M., THEHARNE, C.J., 1968. Rate-limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities. *Nature* 220: 453-457.
- WAREING, P.F., PHILLIPS, I.D.J., 1978. The control of growth and differentiation in plants. 2nd. Ed. Pergamon Press. Chap. 12: Senescence.
- WAREING, P.F., 1978. Inaugural address: plant development and crop yield. In: *photosynthesis and plant development*. Ed. Marcelle, Clijster and Van Pouch. Dr. W. Junk Publishers.



- WESTON, T.J., 1969. The behaviour of peroxidase and polyphenol oxidase during the growth and senescence of tobacco leaves. *J. Exp. Bot.* 20: 56-63.
- WHITEMAN, P.C., KOLLER, D., 1967. Interactions of carbon dioxide concentration, light intensity and temperature on plant resistance to water vapour and carbon dioxide diffusion. *New Phytol* 66: 463-473.
- WEISSBACH, A., HORECKER, B.L., HURWITZ, J., 1956. The enzymatic formation of phosphoglyceric acid from ribulose diphosphate and carbon dioxide. *J. Biol. Chem* 218: 795-810.
- WHITMAN, W.B., COLLETTI, C., TABITA, F.R., 1979. Activation of spinach ribulose biphosphate carboxylase by pyridoxal phosphate. *Febs. Letters*. Vol 101 n°2
- WILD, A., HOHLER, T., 1978. Die Wirkung unterschiedlicher Lichtintensitäten während der Anzucht auf die CO<sub>2</sub>-Kompensations-Lage, die Glycolsaure-Oxidase und Ribulosebiphosphat-Carboxylase-Aktivitäten bei Sinapis alba. *Z. Pflanzenphysiol* 87: 413-428.
- WILDMAN, S.G., BONNER, J., 1947. The proteins of green leaves. I. Isolation, enzymic properties and auxin content of spinach cytoplasmic proteins. *Arch. Bioch.* 14 (381-413).
- WILDMAN, S.G., KWANYUEN, P., 1978. Fraction I protein and other products from tobacco for food. In: *Photosynthetic Carbon Assimilation*. Siegelman, G. Hind eds. pp 1-17. Plenum Press.
- WILDMAN, S.G., 1979. Aspects of fraction I protein evolution. *Arch. Biochem. Biophys.* 196: 598-610.
- WILDNER, G.F., HENKEL, J., 1979. The deactivation and reactivation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase and oxygenase during air-argon-oxygen-transitions. *FEBS Letters* 103, n°2: 246-249.
- WILDNER, G.F., SANE, P.V., HENKEL, J., 1980. The activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase from spinach by oxygen. *Z. Naturforsch* 35 c: 239-248.

- WILDNER, G.F., 1981. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase. Aspects and prospects. *Physiol. Plant* 52: 385-389.
- WILHELM, W.W., NELSON, C.J., 1978. Leaf growth, leaf aging and photosynthetic rate of tall fescue genotypes. *Crop Sci* 18: 769-772.
- WILSON, D., 1972. Variation in photorespiration in Lolium. *J. Exp. Bot.* 23: 517-524.
- WILLIAMS, L.E., KENNEDY, R.A., 1978. Photosynthetic carbon metabolism during leaf ontogeny in Zea mays L.: Enzyme studies. *Planta* 142: 269-274.
- WINZELER, H., NOSBERGER, J., 1980. Carbon dioxide exchange of springwheat in relation to age and photon flux density at different growth temperatures. *Ann. Bot.* 46: 685-693.
- WIRTH, E., KELLY, G.J., FISCHBECK, G., LATSKO, E., 1977. Enzyme activities and products of CO<sub>2</sub> fixation in various photosynthetic organs of wheat and oat. *Z. Pflanzenphysiol* 82: 78-87.
- WITTENBACH, V.A., 1977 a). Induced senescence of intact wheat seedlings and its reversibility. *Plant Physiol* 59: 1039-1042.
- WITTENBACH, V.A., 1977 b). Proteolytic activity during dark-induced senescence of wheat seedlings. *Suppl. Plant Physiol* 59: 112.
- WITTENBACH, V.A., 1977. Induced senescence of intact wheat seedlings and its reversibility. *Plant Physiol* 59: 1039-1042
- WITTENBACH, V.A., 1978 a). Changes in proteolytic activity and the level of RuBP case in the flag leaf of wheat during grain development and senescence. *Suppl. Plant Physiol* 61 (4): 25.
- WITTENBACH, V.A., 1978. Breakdown of ribulose biphosphate carboxylase and change in proteolytic activity during dark-induced senescence of wheat seedlings. *Plant Physiol* 62: 604-608.

- WITTENBACH, V.A., 1979. Ribulose bisphosphate carboxylase and proteolytic activity in wheat leaves from anthesis through senescence. *Plant Physiol* 64: 884-887.
- WITTENBACH, V.A., ACKERSON, R.C., GIAQUINTA, R.T., HEBERT, R.R., 1980. Changes in photosynthesis, ribulose bisphosphate carboxylase, proteolytic activity and ultrastructure of soybean leaves during senescence. *Crop Science* 20: 225-231.
- WITTWER, S.H., DEDOLPH, R.R., TULI, V., GILBART, D., 1961. Respiration and storage deterioration in celery (*Apium graveolens* L.) as affected by post-harvest treatments with  $N^6$ -Benzylaminopurine. Journ. Article 2910 of the Michigan Agriculture Experiment. Station.
- WOLLGIEHN, R., 1967. Nucleic acid and protein metabolism of excised leaves. In: *Aspects of the Biology of Ageing*. Cambridge University Press.
- WONG, S.C., COWAN, I.F., FARQUHAR, G.D., 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282: 424-426.
- WOODWARD, R.G., 1976. Photosynthesis and expansion of leaves of soybean grown in two environments. *Photosynthetica* 10: 274-279.
- WOODWARD, R.G., RAWSON, H.M., 1976. Photosynthesis and transpiration in dicotyledonous plants. II Expanding and senescing leaves of soybean. *Aust. J. Plant Physiol* 3: 257-267.
- WOOLHOUSE, H.W., 1967. The nature of senescence in plants. In: *Aspects of the Biology of Ageing*. Cambridge University Press.
- WOOLHOUSE, H.W., BATT, T., 1976. The nature and regulation of senescence in plastids. In: Sunderland ed. *Perspectives in experimental Biology* vol 2. Botany Pergamon Oxford 163-175.
- ZELITCH, I., 1971. Photosynthesis, photorespiration and plant

- productivity. Academic Press.
- ZELITCH, I., 1975. Pathways of carbon fixation in green plants. *Annu. Rev. Biochem.* 44: 123-145.
- ZELITCH, I., 1979. Photorespiration: Studies with whole tissues. In: *Photosynthesis II. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series vol 6.* Ed. Gibbs. Latsko.
- ZIMA, J., SESTAK, Z., 1979. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 4. Carbon fixation pathways and products. *Photosynthetica* 13 (1): 83-106.
- ZIMA, J., SESTAK, Z., CATSKY, J., TICHA, I., 1981. Ontogenetic changes in leaf CO<sub>2</sub> uptake as controlled by photosystem and carboxylation activities and CO<sub>2</sub> transfer. *Photosynthesis VI. Photosynthesis and productivity, Photosynthesis and Environment.* Ed. G. Akoyunoglou. Balaban International Science Services. Philadelphia. Pa.

## AMPLIACION BIBLIOGRAFICA

- AHARONI.N, LIEBERMAN.M, SISLER. H.D. 1979 Patterns of ethylene production in senescing leaves. *Plant Physiol* 64:796-800.
- AZCON-BIETO.J, OSMOND.C.B. 1983. Relationship between Photosynthesis and Respiration. The effect of carbohydrate status on the rate of CO<sub>2</sub> production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves. *Plant Physiol* 71:574-581
- BAUER.H, MARTHA.P. 1981. The CO<sub>2</sub> compensation point of plants. A re-examination. I. Interspecific variability. *Z. Pflanzenphysiol* 103:445-450
- BAUER.H, MARTHA.P, HEISS.B, MAIRHOFER.I. 1983. The CO<sub>2</sub> compensation point of plants. A re-examination. II Intraspecific variability. *Z. Pflanzenphysiol* 109:143-154.
- BIRD.I.F, CORNELIUS.M.J, KEYS.A.J. 1982. Affinity of RuBP carboxylases for carbon dioxide and inhibition of the enzyme by oxygen. *J.Exp. Bot.* 53:1004-1013.
- BRAUN.P, BODE.J, WILD.A. 1983. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase: New aspects respective the pH dependence of the carboxylation reaction. *Z. Naturforsch.* 38: 243-246.
- BRAVDO.B, PALLAS Jr. J.E. 1982. Photosynthesis, photorespiration and RuBP carboxylase oxygenase activity in selected peanut genotypes. *Photosynthetica* 16 (1) : 36-42.
- CAMP.P.J, HUBER: S.C, BURKE.J.J, MORELAND.D.E. 1982. Biochemical changes that occur during senescence of wheat leaves . I Basis for the

- reduction of photosynthesis, *Plant Physiol* 70.: 1641-1646.
- DALE.J.E 1982. Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat, *Triticum aestivum* . *Ann Bot.* 50 (6) : 851-8.
- DAY.W, PARKINSON.K.J.1982. Application to wheat and barley of two leaf photosynthesis models for C<sub>3</sub> plants. *Plant, Cell and Environ* 5 : 501-507.
- DI MARCO.G, TRICOLI.D 1983 RuBP carboxylase determination by enzymic estimation of D-3-PGA formed. *Photosynth. Res.* 4 (2) : 145-9
- HALL.M.A, ACASTER.M.A, BENGOCHEA.T, DODDS.J.H, EVANS.D.E, JONES.J.F, JERIE.P,H, MUTUMBA.G.C, NIEPEL.B, SHAARI.A.R. 1980. Ethylene and seeds. In : Skoog F. eds. *Plant Growth substances 1979*. Springer Verlag. pp 199-207.
- HALL.N.P, Mc CURRY.S.D, TOLBERT. N.E. Storage and maintaining of ribulose-bisphosphate carboxylase oxygenase. *Plant Physiol* 67: 1220-1223.
- HALL.H.K, Mc WHA.J.A. 1982 Abscissic Acid and wheat leaf senescence. *Z.Pfl. Physiol* 106 (4): 371-3.
- HUFFAKER R.C. 1982. Biochemistry and Physiology of Leaf Proteins. In: *Nucleic Acids and Proteins in Plants. I Encyclopedia of Plant Physiology* vol 14 A. Springer Verlag.
- JACQUOT J.P, JOLY.C, GADD.P. 1982. Ribulose bisphosphate carboxylase small subunits functions as a thioredoxin in the dithiotreitol - dependent activation of NADP- malate. *Biochem.*
- JENKINS. G.I, BAKER.N.F, WOOLHOUSE.H.W. 1981 Changes in chlorophyll content and organization during senescence of the primary leaves of *Phaseolus vulgaris* L. in relation to photosynthetic electron transport. *J. Exp. Bot.* 32 (130) : 1009-1020.

- JUPP.D.J. 1980 Nucleic acids and proteins during development of leaves of Festuca pratensis. Ph D. Thesis Univ. Durham.
- KAWASE.M. 1974 Role of ethylene in induction of flooding damage in sunflower. *Physiol Plant* 31:29-38.
- KENDE.H, HANSON.A.D 1976. Relationship between ethylene evolution and senescence in morning glory flower tissue. *Plant Physiol* 57: 523-527.
- KHANNA CHOPRA.R, SINHA.S.K. 1982. Photosynthetic rate and photosynthetic carboxylation enzymes during development and growth in Cicer arietinum L. cultivars. *Photosynthetica* 16 (4): 509-13.
- KU.S.B, PRICKRIL.B.C, REGER B.J, PALLAS.J.E.1982. Diurnal fluctuation of RuBP carboxylase activity in peanut leaves. Possible regulation by photosynthetic metabolites. *Plant Physiol* 69 (4) Suppl 51.
- LLOYD.E.D.1980. The effect of leaf age and senescence on the distribution of carbon in Lolium temulentum *J.Exp. Bot.* 31: 1067-1079.
- MAE.T, OHIRA.K.1981. The remobilization of nitrogen related to senescence in rice plants (Oryza sativa). *Pl.Cell. Physiol Tokyo* 22 (6): 1067-74.
- MARTIN M.N, TABITA.F.R. 1981. Differences in the kinetic properties of the carboxylase and oxygenase activities of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase. *FEBS Lett* 129 (1) 39-43.
- MEYERS S.P, BRINEGAR.A.C, SCHRADER L.E, JORDAN D.B, OGREN W.L. 1983. Ploidy effects in isogenic population of alfalfa. (Medicago sativa L.). IV Similarity in physical and kinetic properties of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase-oxygenase. *Plant Physiol* 71: 966-968.
- MONSON R.K, STIDHAM M.A, WILLIAMS III G.J, EDWARDS G.E, URIBE E.G, URIBE E.G. 1982. Temperature Depen-

- dence of Photosynthesis in AGROPYRON smithii Ryalb. I. Factors affecting net CO<sub>2</sub> uptake in intact leaves and contribution from ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase measured in vivo and in vitro. Plant Physiol 69: 921-928.
- PEOPLES M.B. 1980. Investigations of the degradative processes involved in the turnover of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in wheat leaves. Ph.D. Thesis. Univ. Melbourne.
- PEOPLES M.B, BEILHARZ V.C, WATERS S.P, SIMPSON R.J, DALLING M.J. 1980. Nitrogen distribution during grain growth in wheat (Triticum aestivum L.) II Chloroplast senescence and the degradation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase. Planta 241-251.
- PERCHOROWICZ J.T, JENSEN R.G. 1983. Photosynthesis and activation of ribulose bisphosphate carboxylase in wheat seedlings. Regulation by CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub>. Plant Physiol 71 : 955-60.
- POPOVA L.P, DIMITROVA O.D, VAKLINOVA S.G. 1982 Effect of ABA on the chlorophyll content, the intensity of the photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation and the activity of the carboxylating enzymes in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants CR Acad. Bulg. Sci.(35)9 : 1291-4.
- PUROHIT S.S. 1982. Monocarpic senescence in Helianthus annuus L. 1. Relation of fruit induced senescence, chlorophyll and chlorophyllase activity. Photosynthetica 16 (4) : 542-5.
- SATLER S.O, THIMANN K.V. 1983. Metabolism of oat leaves during senescence. VII The interaction of carbon dioxide and other atmospheric gases with light in controlling chlorophyll loss and senescence. Plant Physiol 71 (1) : 67-70
- SCHMIDT G.W., MISHKIND M.L. 1983. Rapid degradation of unassembled ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase small subunits in chloroplasts. Proc.

- natl. Acad. Sci. USA 80 (9) : 2632-6.
- SCHNEIDER J, LEGOCKA J. 1981. The role cytokinins in the Development and Metabolism of Barley leaves.V. Effect of Light and Kinetin on the Transcriptional Activity of Chromatin in Etiolated Leaves. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 176 : 614-624.
- SICHER R.C, HATCH A.L, STUMPF D.K, JENSEN R.G. 1981. Ribulose 1,5-bisphosphate and activation of the carboxylase in the chloroplast. *Plant Physiol* 68 (1) : 252-5.
- SICHER R.C. 1982. Reversible light activation of ribulose bisphosphate carboxylase in isolated barley chloroplasts and protoplasts. *Plant Physiol Suppl* 69 (4) : 102.
- STODDART J.L. 1981. Leaf senescence. Monograph British Plant Growth Regulators Group N.6.
- STODDART J.L, VENIS M.A. 1980 . Molecular and subcellular aspects of plant growth regulators. In : Mc Millan J, ed. *Encyclopedia of Plant Physiology New Series. Plant Hormones vol IX.* Springer Verlag.
- STODDART J.L, THOMAS H. 1982 leaf senescence. In : *Nucleic Acids and Proteins in Plants I.* pp 592-636. *Encyclopedia of Plant Physiology New Series vol. 14A* Springer Verlag.
- THIMANN K.V, SATLER S.O, TRIPPI V. 1982. Further extension of the syndrome of leaf senescence. In : *Plant Growth substances*, ed P.F. Wareing 540548.
- VON CAEMMERER S.M, FARQUHAR G.D. 1981. Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153 (4): 376-87.
- WEIS E. 1981. The temperature senesitivity of dark - inactivation and light activation of the ribulose-

1,5-bisphosphate carboxylase in spinach chloroplasts. FEBS Lett 129 (2) : 197-200.

WITTENBACH V.A, ACKERSON R.C, GIAQUINTA R.T, HEBERT R.R.  
1980. Changes in photosynthesis ribulose bisphosphate carboxylase, proteolytic activity and ultrastructure of soybean leaves during senescence. Crop Sci 20 : 225-31.





