

Movilización de Fotoasimilados desde Hojas de Girasol (*Helianthus annuus* L.) durante el Llenado de Frutos¹

L.F. Hernández*, G.A. Orioli**

ABSTRACT

Assimilate partitioning of different sunflower leaves during the grain filling period was evaluated. Plants of the hybrid cultivar Dekalb G-97 grown in the field were fed in upper, middle or bottom leaves with 200 μCi of ^{14}C during 30 minutes. Plants were sampled 12 hours after labelling. Results obtained after the analysis of fruit radioactivity and shoot autoradiography indicated that photoassimilates were mainly imported in the section of the capitulum located on the same orthostichy as the labelled leaf. The major fraction of radioactivity in the fruits was detected when labelled leaves were close to the capitulum. Under the experimental design of this work bottom leaves exported assimilates more efficiently to roots. This observation could be attributed to an enhancement of the ^{14}C fixation and carbohydrate synthesis, mainly produced by an increment of the solar radiation intercepted.

COMPENDIO

Se determinó durante el período de llenado de los frutos el aporte relativo de fotoasimilados al capítulo, de diferentes hojas de plantas de girasol. Plantas del cultivar híbrido Dekalb G-97, crecidas en el campo, fueron alimentadas en hojas superiores, intermedias o inferiores con 200 μCi de ^{14}C durante 30 minutos. Las plantas fueron cosechadas 12 h después de la marcación. Los resultados del análisis de radiactividad en los frutos y de autorradiografías del tallo, indicaron que los fotoasimilados fueron principalmente importados en el sector del capítulo ubicado sobre el mismo ortóstico de la hoja utilizada para la marcación. La radiactividad detectada en el capítulo fue significativamente mayor cuando esta hoja se encontró próxima a él. Se observó que las hojas inferiores aportaron una mayor proporción de fotoasimilados a la raíz. Ello podría deberse a una mayor fijación de ^{14}C y síntesis de carbohidratos como resultado de un incremento de la radiación solar interceptada por estas hojas.

INTRODUCCION

La partición de fotoasimilados entre diferentes órganos de una planta determina no sólo su crecimiento y desarrollo sino también su rendimiento económico (4, 5, 6). Por lo tanto, para la obtención y manejo de cultivares altamente productivos, es muy importante conocer la eficiencia y magnitud con las cuales las hojas aportan fotoasimilados a los órganos de cosecha.

Los objetivos de este trabajo fueron: a) caracterizar el papel desempeñado por las diferentes hojas de la planta de girasol que crecen en él, durante la fase de llenado de los frutos, y b) determinar el patrón de incorporación de fotoasimilados en el capítulo.

MATERIALES Y METODOS

Inicialmente se sembraron plantas de girasol del cultivar híbrido Dekalb G-97 a una densidad de 5.6 plantas por metro cuadrado. Veinte días después de la última anthesis, el cultivo se realizó mediante raleo manual a una densidad de 1.0 plantas/m² con el fin de facilitar la marcación con ^{14}C y evitar la competencia por luz de las hojas inferiores. Se extrajeron las hojas inferiores muertas o en un estado avanzado de senescencia, y se dejaron solamente 24 hojas en cada planta. Se seleccionaron, en diferentes plantas elegidas al azar, las hojas no. 2 (inferior), no. 12 (intermedia) o no. 24 (superior). Cada hoja seleccionada se introdujo en una bolsa de polietileno de 6 dm³ de capacidad, la cual fue firmemente sellada a su peñolo. Dentro de ella se hicieron reaccionar 400 l de ^{14}C -NaCO₃H (200 μCi) con ácido láctico concentrado. El sistema de marcación se dejó armado durante 30 min contados a partir del inicio de la reacción, luego de lo cual cada hoja fue liberada. Se marcaron tres plantas en cada hoja seleccionada y el experimento se repitió una vez.

¹ Recibido para publicación el 15 de mayo 1989. Este trabajo es parte de un proyecto subvencionado por la Comisión de Investigaciones Científicas (CIC), Provincia de Buenos Aires, Arg.; y por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET), Arg.

* Miembro de la Carrera de Investigador Científico; Comisión de Investigaciones Científicas (CIC), Provincia de Buenos Aires, Arg.

** Departamento de Agronomía, Universidad Nacional del Sur, Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS), Bahía Blanca, Arg.

Los capítulos fueron cosechados 12 h después de realizada la marcación y seccionados de acuerdo con el esquema descrito en la Fig. 1. Las hojas utilizadas para la marcación y los frutos de cada sector del capítulo fueron lavados, secados a 80°C y molidos. La materia grasa de los frutos se extrajo mediante la utilización de

solventes. La actividad en el aceite, en el residuo sólido (harina de extracción) y en las hojas se midió con un detector de flujo gaseoso (Frieske & Hoepfner, G.m.b.H.) con una eficiencia del 3 por ciento. En cada muestra analizada se realizaron tres mediciones por medio de lecturas de un minuto. Secciones transversales del tallo de aproximadamente 3 mm de espesor se tomaron de la región superior e inferior al nudo correspondiente a cada hoja marcada; luego se secaron y expusieron durante 30 días sobre película radiográfica Agfa Mamoray RP 3.

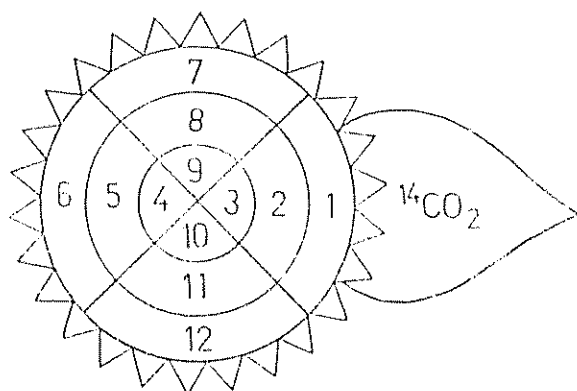


Fig. 1. Representación esquemática de un capítulo: Forma en que se realizó su fraccionamiento para determinar la radiactividad en los frutos y la posición relativa de la hoja utilizada para la alimentación con $^{14}\text{CO}_2$.

RESULTADOS Y DISCUSION

La mayor actividad específica medida en los frutos de cada sector del capítulo mostró una estricta correspondencia con la posición de la hoja marcada (Cuadro 1). Cuando la marcación se realizó en las hojas superiores, la mayor cantidad de radiactividad se detectó casi exclusivamente en el sector del capítulo correspondiente al ortóstico de tales hojas (Cuadro 1). La actividad proveniente de la marcación en las hojas intermedias fue menor, pero con una distribución más uniforme que en el caso anterior (Cuadro 1). La marcación realizada en las hojas inferiores no se reflejó en la detección de una alta radiactividad en el capítulo, aunque nuevamente se pudo observar la estricta verticalidad del flujo de fotoasimilados (Cuadro 1).

La distribución de radiactividad observada en el estudio autorradiográfico de las secciones transversales del tallo (Fig. 2) también coincidió con la zona de inserción de las hojas utilizadas para la marcación. En este caso se observó la presencia de alta radiactividad en la sección tomada encima del nudo de la hoja superior (Fig. 2a) y en la sección tomada debajo de la hoja inferior (Fig. 2b). No ocurrió lo mismo en la sección encima de la hoja inferior (Fig. 2c). Esta observación, si bien no fue cuantificada, evidenciaría la preferencia de la movilización de fotoasimilados desde las hojas inferiores hacia la raíz. Estos resultados coinciden con lo observado en otras especies (1, 13, 14, 15, 17, 18, 20)

Cuadro 1. Peso seco de las secciones del capítulo, contenido porcentual de aceite y radiactividad detectada en el aceite y en la harina de extracción en los frutos de las plantas alimentadas con $^{14}\text{CO}_2$ en hojas superiores, intermedias e inferiores.

Sección del capítulo	Peso de los frutos por sección de capítulo (g)	Contenido de aceite (% sps)	Marcación en la hoja superior		Marcación en la hoja intermedia		Marcación en la hoja inferior	
			R.e.ac.	R.e.ha.	R.e.ac.	R.e.ha.	R.e.ac.	R.e.ha.
1	25.31 (6.9)	26.4 (6.5)	4 264 (68)	32 176 (723)	3 947 (81)	11 370 (433)	nd	nd
2	12.62 (4.1)	14.4 (3.1)	6 709 (123)	81 002 (1 734)	6 123 (230)	20 111 (615)	98 (30)	120 (43)
3	5.40 (1.2)	6.2 (2.9)	10 162 (301)	144 566 (10 163)	7 837 (301)	25 857 (560)	115 (75)	160 (29)
4	5.62 (3.3)	6.9 (3.7)	197 (38)	1 004 (332)	1 122 (291)	3 930 (607)	nd	nd
5	14.00 (5.9)	14.5 (5.2)	nd	nd	nd	nd	nd	nd
6	25.51 (8.7)	28.2 (8.6)	nd	nd	nd	nd	nd	nd
7	26.32 (7.1)	27.1 (8.9)	nd	nd	471 (115)	860 (87)	nd	nd
8	15.09 (4.9)	13.9 (2.7)	nd	nd	1 212 (403)	3 144 (502)	nd	nd
9	14.91 (2.1)	6.7 (3.2)	108 (35)	937 (193)	1 438 (301)	4 882 (317)	nd	nd
10	5.29 (2.2)	6.3 (2.6)	186 (43)	1 194 (234)	2 275 (291)	7 571 (229)	nd	nd
11	12.83 (4.0)	14.5 (4.3)	nd	nd	1 351 (332)	4 412 (434)	nd	nd
12	28.13 (7.0)	26.2 (5.7)	nd	nd	291 (53)	461 (129)	nd	nd

Leyenda:

Cada valor representa el promedio de tres plantas y dos repeticiones

R.e.ac. = Radiactividad específica en el aceite (cpm g fruto⁻¹)

R.e.ha. = Radiactividad específica en la harina (cpm g fruto⁻¹)

nd = Radiactividad no detectada

Valores entre paréntesis = error estándar.

y demuestran que los fotoasimilados exportados por cada hoja siguen haces vasculares definidos, sin mezclarse en gran medida con el contenido de haces paralelos correspondientes a otras hojas.

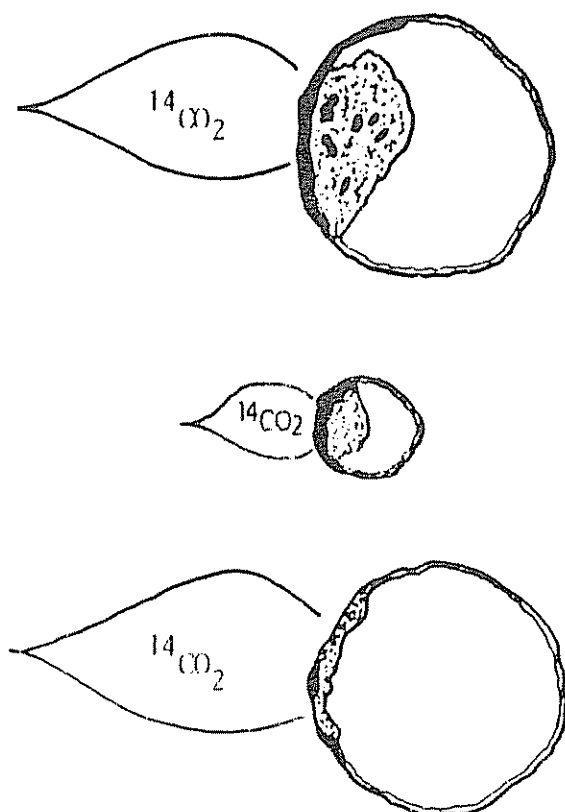


Fig. 2. Distribución del ^{14}C en secciones transversales del tallo correspondientes a diferentes regiones de las plantas marcadas. En todos los casos se observa la mayor localización de radiactividad en el sector correspondiente al nudo de inserción de la hoja alimentada con $^{14}\text{CO}_2$. Las zonas radiactivas (áreas sombreadas) fueron ubicadas por autorradiografías: a) Sección del tallo tomada por encima de la hoja superior; b) sección del tallo tomada 10 cm por debajo de la hoja inferior; c) sección del tallo tomada 15 cm por encima de la hoja inferior.

La diferencia de actividad específica encontrada entre el aceite y la harina de extracción (Cuadro 2) puede atribuirse al retraso que existe entre la lipogénesis y la incorporación global de carbohidratos en los frutos (7, 11). Por otro lado, la harina de extracción contiene restos de tejido del pericarpio, en el cual se puede incorporar un alto porcentaje de los fotoasimilados importados por los frutos (9).

Cuadro 2. Actividad específica porcentual total detectada en los frutos y en el aceite y harina de extracción, luego de la marcación con $^{14}\text{CO}_2$.

Hoja marcada	Actividad detectada en los frutos (cpm %)	VAR (%)	Actividad detectada en el aceite (cpm %)	Actividad detectada en la harina (cpm %)
Superior	100	—	8.0	92.0
Intermedia	38.5	-61.5	24.0	76.0
Inferior	0.17	-99.8	43.0	57.0

Leyenda:

Cada valor representa el promedio de tres plantas y dos repeticiones.

% VAR = porcentaje de variación

Los valores de la actividad específica calculados para los frutos (Cuadro 1) muestran que su capacidad de polarizar fotoasimilados depende más de su actividad metabólica que de su tamaño (19, 21). Considerando entonces al flujo de fotoasimilados como una relación entre las concentraciones de carbohidratos solubles de las fuentes (hojas) y los destinos (frutos) (6, 19, 21), el sistema de la forma se puede definir de la siguiente manera:

$$F = (Sh - Sf)/R \quad (\text{Ecuación 1})$$

donde F es el flujo de fotoasimilados; Sh, el nivel de sacarosa en las hojas; Sf, el de sacarosa en los frutos; y R, la resistencia al transporte. Esta será directamente proporcional a la distancia entre las hojas y los frutos (19).

Teniendo en cuenta, entonces, la movilidad de los metabolitos marcados con ^{14}C en función de la distancia fuente-destino (2), se infiere que los fotoasimilados producidos por las hojas superiores se exportarán más eficientemente hacia los frutos, ya que en este caso R tendrá menor magnitud. Por otro lado, algunos caracteres fisiológicos de estas hojas, como por ejemplo mayor capacidad de fijación de CO_2 (3, 4, 16), hacen que su eficiencia sea aún mayor (Cuadro 3).

La menor radiactividad total encontrada en el capítulo, cuando ésta proviene de las hojas inferiores (Cuadro 1), se debe a que: a) Sh-Sf es menor, posiblemente por una disminución en su capacidad de exportación; b) R se incrementa al aumentar la distancia; y c) los fotoasimilados, provenientes de estas hojas, se dispersan, se descargan en otras hojas o se dirigen hacia las raíces (Fig. 2b). El aporte de los fotoasimilados al rendimiento de la planta podría considerarse poco significativo, por causa de su limitada

capacidad de fijación de CO₂, la que se debe a su edad fisiológica y a su posición en el cultivo (Cuadro 3), (3, 9, 10, 12, 16).

Cuadro 3. Características morfológicas de las hojas utilizadas para la marcación con ¹⁴CO₂ y actividad específica remanente detectada en ellas al finalizar el experimento. Los valores son el promedio de tres plantas por hoja considerada en cada posición y dos repeticiones.

Hoja marcada	Superficie (cm ²)	Peso (g)	Distancia capítulo (cm)	Actividad específica detectada después de la marcación (cpm g ⁻¹) 10 ⁻⁴
Superior	305 a	4.22 a	23.0 a	131.8 a
Intermedia	698 b	7.47 b	75.0 b	77.1 b
Inferior	738 b	7.63 b	113.0 c	74.9 b

Legenda:

Los valores de una misma columna seguidos por la misma letra no difieren significativamente por la prueba de rango múltiple de Duncan al nivel del 5 por ciento. Cada valor representa el promedio de tres plantas y dos repeticiones

CONCLUSIONES

Al considerar el aporte de fotoasimilados a los frutos en desarrollo se nota una marcada división de la arquitectura del canopeo de la planta de girasol. Aproximadamente los dos tercios de hojas superiores exportan fotoasimilados hacia el capítulo, mientras el resto lo hace hacia la raíz. Fotoasimilados provenientes del tercio superior de hojas del canopeo se dirigen estrictamente hacia el sector del capítulo ubicado en el ortóstico de tales hojas. Las hojas ubicadas más abajo mantienen el mismo patrón de respuesta, pero la incorporación de fotoasimilados marcados se puede observar en una región más amplia del capítulo, hecho que sugiere una mayor dispersión durante el transporte.

El número de hojas en la planta de girasol varía de acuerdo con el cultivar y las condiciones climáticas durante el desarrollo del cultivo. Por lo tanto, es de esperar que el rendimiento de esta especie se vea beneficiado en aquellos cultivares que lleguen a antesis con una arquitectura foliar que permita una buena captación de luz en el estrato superior de hojas del canopeo, y con una duración del área foliar superior capaz de suministrar una cantidad apropiada de fotoasimilados al capítulo durante la mayor parte del período de llenado de los frutos.

LITERATURA CITADA

1. BARLOW, H.W.B. 1979. Sectorial patterns in leaves of fruit tree shoots produced by radioactive assimilates and solutions. *Annals of Botany* 43:593-602.
2. COOK, M.G.; EVANS, L.T. 1978. Effect of relative size and distance of competing sinks on the distribution of photosynthetic assimilates in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 5:495-509.
3. ENGLISH, S.D.; McWILLIAM, J.R.; SMITH, R.C.G.; DAVIDSON, J.L. 1979. Photosynthesis and partitioning of dry matter in sunflower. *Australian Journal of Plant Physiology* 6:149-164.
4. EVANS, L.T. 1975. The physiological basis of crop yield. In *Crop Physiology*. L.T. Evans (Ed.) London, Cambridge University Press. p. 327-355.
5. EVANS, L.T.; WARDLAW, L.E. 1976. Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. *Advances in Agronomy* 28:301-359.
6. GIFFORD, M.; EVANS, L.T. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning and yield. *Annual Review of Plant Physiology* 32:485-509.
7. GREWAL, S.S.; SUKHUJA, P.S.; BHATIA, L.S. 1978. Polar lipid composition during sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed development. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen-BPP* 173:11-16.
8. HERNANDEZ, L.F. 1983. Estudios sobre el desarrollo de los frutos de girasol (*Helianthus annuus* L.) y su respuesta a factores de estrés. Tesis Mag. Sc. Bahía Blanca, Arg., Universidad Nacional del Sur. 178 p.
9. HERNANDEZ, L.F.; ORIOLI, G.A. 1983. Estudio comparativo de la estructura foliar, interceptación de luz y rendimiento en girasol (*Helianthus annuus* L.). *Anales de Edafología y Agrobiología* 42:2137-2148.
10. HIROI, T.; MONSI, M. 1966. Dry-matter economy of *Helianthus annuus* communities grown at varying densities and light intensities. *Journal of the Faculty of Agronomy* 3(9):241-285.
11. HOPKINS, C.W.; CHISHOLM, M.J. 1961. Development of oil in the seed of *Helianthus annuus* L.. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology* 39:1481-1487.
12. HORIE, T.; UDAGAWA, T. 1971. Canopy photosynthesis of sunflower plants: Its measurements and modelling. *Bulletin of the National Institute of Agricultural Sciences (Series A) (Japan)* no. 18:1-54.
13. JOY, K.W. 1964. Translocation in sugar-beet. 1. Assimilation of ¹⁴CO₂ and distribution of materials from leaves. *Journal of Experimental Botany* 45:485-494.
14. KURSANOV, A.L. 1963. Metabolism and the transport of organic substances in the phloem. *Advances in Botanical Research* 1:209-274.
15. LARSON, P.R.; DICKSON, R.E. 1973. Distribution of imported ¹⁴C in developing leaves of eastern cottonwood according to phylotaxy. *Planta* 108:95-112.

16. RAWSON, H.M.; CONSTABLE, G.A. 1980. Carbon production of sunflower cultivars in field and controlled environments. 1. Photosynthesis and transpiration of leaves, stems and heads. *Australian Journal of Plant Physiology* 7:555-573.
17. SHIROYA, M.; LISTER, G.R.; NELSON, C.D.; KROTKOV, G. 1961. Translocation of ^{14}C in tobacco at different stages of development following assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ by a single leaf. *Canadian Journal of Botany* 39:855-864.
18. THODAY, D. 1922. On the organization of growth and differentiation in the stem of the sunflower. *Annals of Botany* 36:489-510.
19. WALKER, A.J.; THORNLEY, J.H.M. 1977. The tomato fruit: Import, growth, respiration and carbon metabolism at different fruit sizes and temperatures. *American Journal of Botany* 41:977-985.
20. YAMAMOTO, T. 1967. The distribution of carbon-14 assimilated by a single leaf in tobacco plant. *Plant and Cell Physiology* 8:353-362.
21. ZEEVART, J.A.D. 1979. Regulation of assimilate partitioning. In *Partitioning of assimilates*. Michigan State University p. 14-17. (Reports of a Workshop).