

## EFFECTOS DEL "STRESS" HÍDRICO SOBRE LA ASIMILACION FOTOSINTETICA Y DISTRIBUCION DE <sup>14</sup>C-FOTOSINTATO EN MAIZ (*Zea mays* L.) Y FREJOL (*Phaseolus vulgaris* L.)

MARTÍNEZ Y HUAMAN, C.A.<sup>1</sup>; CERRI, C.C.<sup>2</sup>

### RESUMEN

El efecto del "stress" hídrico sobre la tasa fotosintética y distribución del <sup>14</sup>C-fotosintato, fue evaluado en maíz (*Zea mays* L.), durante el período de llenado de grano y frejol (*Phaseolus vulgaris* L.) durante la floración representando los tipos fotosintéticos C<sub>4</sub> y C<sub>3</sub> respectivamente.

El maíz mantuvo la más alta tasa fotosintética comparada al frejol a niveles comparables de potencial de agua. La tasa de cambio por MPa de declinación en potencial de agua fue mayor en frejol que en maíz.

El stress hídrico correspondiente al potencial de agua de -1.7 MPa no inhibieron completamente la fotosíntesis ni la translocación en maíz en esta planta, las hojas inmediatamente encima y debajo de la mazorca, presentaron la más alta concentración de carbono radioactivo que otras hojas.

Las tasas fotosintéticas fueron reducidas con el incremento en "stress" hídrico, sin embargo las plantas bajo "stress" continuaron translocando <sup>14</sup>C fotosintéticamente asimilado, sugiriendo que la fotosíntesis es la más sensitiva de los dos procesos.

### INTRODUCCION

La reducción de la tasa fotosintética debido a un incremento en stress hídrico ha sido observado en una gran variedad de especies vegetales. Los efectos del stress sobre los estomas, son considerados como la primera y principal limitación en la fijación del CO<sub>2</sub>, aunque la inhibición a nivel de cloroplastos también ha sido propuesto (1,2). Cuando las plantas están sometidas a stress hídrico hay una disminución en fotosíntesis y alargamiento celular (3). Hay una retención considerable de carbohidratos en tejidos fotosintéticos (3,

4). La fotosíntesis de las hojas es afectada debido a la acumulación de fotosintatos por una menor translocación o utilización de los asimilatos (5,6). La inhibición de la translocación de asimilatos ha sido observado en gran número de especies (7,8,9,10). Wardlaw (4,11) ha encontrado que el mayor efecto del stress hídrico sobre la translocación es al afectar y reducir la tasa de transferencia de azúcares del tejido asimilatorio al tejido conductor.

Existen desacuerdos sobre la sensibilidad relativa de la fotosíntesis y translocación al stress hídrico. Varios estudios han establecido que la translocación es más sensitiva que la fotosíntesis al deficit de agua (7,8). En contraste a estas conclusiones, otros (2, 4,10,11) han sugerido que la fotosíntesis es más sensible al stress hídrico que a la translocación. Wardlaw (4) ha indicado que el efecto del stress hídrico sobre los procesos de translocación están más relacionados a la disponibilidad de fotosintatos que a un efecto directo sobre el mecanismo de translocación per se.

El objetivo de este estudio fue determinar las relaciones entre los potenciales de agua de hojas, fotosíntesis y translocación de asimilatos en función del tipo fotosintético; frejol (C-3) versus maíz (C-4) durante las fases de floración y llenado del grano respectivamente, usando el <sup>14</sup>C como un trazador.

### MATERIALES Y METODOS

Este trabajo fue realizado en la sección Materia Orgánica del Suelo, el Centro de Energía Nuclear Na Agricultura (CENA).

#### Material Vegetal

Se seleccionaron, maíz (cv. Templado Amarillo Cristalino-CIAT) y frejol (cv. Carioca Precoz 1760-CENA) debido a sus diferencias en tipos fotosintéticos (C-4 vs.

<sup>1</sup>Depto. de Biología, Universidad Nacional Agraria, Apartado 456, La Molina, Lima, Peru.

<sup>2</sup>Pesquisador - CENA/USP, Caixa Postal 96, 13400 Piracicaba, SP., Brasil

C-3). Las plantas experimentales crecieron en macetas, conteniendo 5 Kg. de suelo Oxial, bajo condiciones de invernadero, recibiendo un riego diario uniforme hasta el momento de la aplicación de los tratamientos de estres.

En maíz, durante el período de llenado de granos, un grupo de plantas fueron sometidas a estres, por disminución progresiva de la humedad del suelo (5 días sin riego) permaneciendo un segundo grupo como plantas control (sin estres) mientras que un tercer grupo representó la condición de recuperación por renovación de riego luego del período de estres.

En las plantas de frejol el período de sequía fue iniciado durante la floración, permaneciendo un grupo de plantas con riego normal, como control.

#### Medición del Potencial de Agua

Las determinaciones del potencial de agua de las hojas (Ψ<sub>hoja</sub>) fueron hechas en muestras usando un Dew Point Hygrometer (Wescor, Inc. Logan, Utah) modelo HR-33T Dew Point Microvoltimeter, con cámaras de muestras C-51 y C-52.

Las muestras fueron obtenidas con un sacabocado de aproximadamente 7 mm de diámetro y colocados en las cámaras. Las mediciones del Ψ<sub>hoja</sub> fueron hechas a temperaturas de laboratorio (23±2°C) usando el método de punto de rocío. Las lecturas fueron tomadas a intervalos de 30 minutos hasta el establecimiento de una valor constante. El potencial de agua fue expresado en MPa.

#### Medición de la tasa de Asimilación Fotosintética del CO<sub>2</sub> y Distribución del <sup>14</sup>C-Asimilato.

Fue realizado encerrando las plantas en una cámara biosintética en la cual las variables medioambientales fueron controladas. Esta cámara normalmente es usada para la producción de material vegetal uniformemente marcado en el CENA y fue adaptada para estudios fotosintéticos como un sistema cerrado (FIG.1).

El cilindro de la cámara hecho de acrílico tiene 76 cm de diámetro y está sostenida en una base de metal con un doble anillo y una cavidad para soportar el borde terminal del cilindro. Cuando esta cavidad se llena de agua y aceite, se asegura un sellado e independencia del medio interno de la cámara con el medio externo. La regulación de la temperatura dentro del cilindro y la colección del agua transpirada fue realizada con un sistema de circuito cerrado por medio de una unidad de refrigeración, manteniéndose al aire circulando permanentemente por medio del ventilador. Sensores de temperatura localizados fuera y dentro de la cámara regulaban el flujo del aire refrigerado.

La generación del <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> resultó de la

adición de carbonato de sodio marcado (Na<sub>2</sub><sup>14</sup>CO<sub>3</sub>) sobre ácido sulfúrico (1N) produciéndose <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> el cual fue circulado por medio de bombas de diafragma en circuito cerrado que incluye el frasco de reacción, un detector Geiger-Müller, las bombas, un analizador infrarojo de gases y la cámara biosintética conectados por medio de tubos plásticos. El frasco de reacción está conectado al recipiente conteniendo la solución marcada de carbonato de sodio por medio de una válvula solenoide, el cual se abre automáticamente de acuerdo a la actividad específica del aire circulante. Un flujo constante de aire circuló en este sistema y los niveles de radioactividad y de CO<sub>2</sub> fueron permanentemente monitoreados. Una actividad específica de 15.12 KBq por mg de Carbono fue la satisfactoria, mientras que la concentración del CO<sub>2</sub> dentro del sistema se mantuvo alrededor de 330±10 ppm.

Para determinar la tasa de asimilación fotosintética del CO<sub>2</sub> (F CO<sub>2</sub>) se usó el método de sistema cerrado en el cual el aire proveniente de la cámara pasaba por el tubo de análisis del Analizador Infrarojo del CO<sub>2</sub> (IRGA) el que estaba calibrado en modo absoluto. El aire era luego reciclado, regresando a la cámara. Cuando las plantas encerradas dentro de la cámara fotosintetizaba, la concentración del CO<sub>2</sub> del sistema disminuía hasta alcanzar el punto de compensación del CO<sub>2</sub> (Γ).

La tasa de asimilación fotosintética de CO<sub>2</sub> fue calculada mediante la siguiente ecuación:

$$F_{CO_2} = \frac{Ca \cdot V}{t \cdot A}$$

donde:

F CO<sub>2</sub> = tasa fotosintética (mg.CO<sub>2</sub>.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>)

Ca = cambio en la concentración de CO<sub>2</sub> en el intervalo de tiempo t (mg.m<sup>-3</sup>)

V = volumen del sistema (m<sup>3</sup>)

t = intervalo de tiempo de registro de concentraciones de CO<sub>2</sub> (h)

A = Area foliar (dm<sup>2</sup>).

#### Procedimiento Experimental

Mediciones de fotosíntesis y translocación fueron obtenidas en tres plantas de cada tratamiento en maíz, en el período de llenado de granos y en frejol durante la floración encerrando las plantas dentro de la cámara la que se mantuvo con una temperatura de 26 ± 2°C.

Antes de colocar las plantas en la cámara se midió el área foliar y el potencial de agua de las hojas. Se determinó luego la tasa de fotosíntesis separadamente por tipo de planta y por tratamiento con una intensidad luminosa aproximada de 800 uE.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>. Las plantas fueron alimentadas con <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> durante una hora al cabo del cual se abrió la cámara y las plantas fueron procesadas para determinar el <sup>14</sup>C incorporado. Aproximadamente 400 uCi de <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> fue generado.

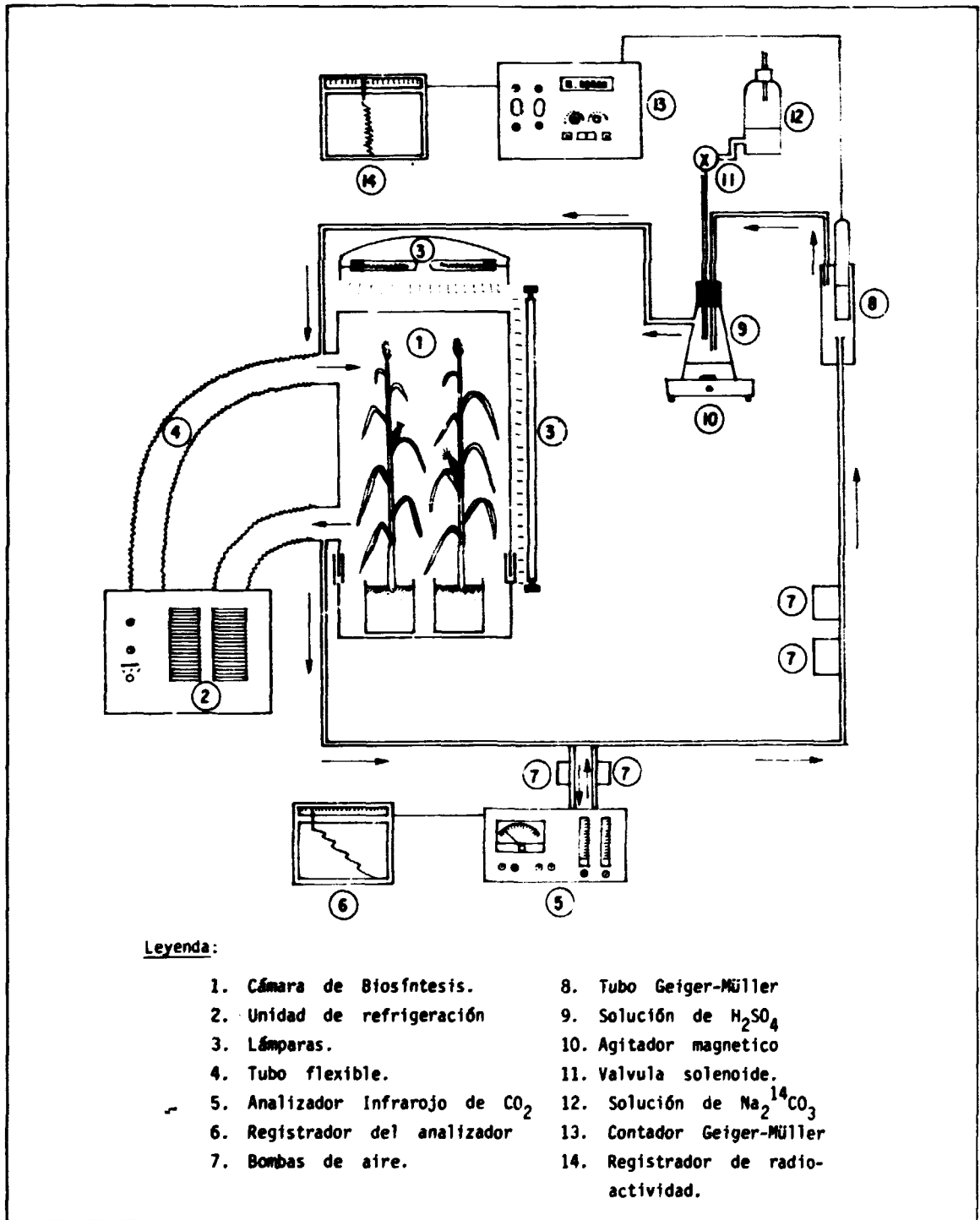


FIG 1. EQUIPO USADO PARA LA MARCACION DE PLANTAS CON  $^{14}CO_2$  Y MEDICION DE LA TASA DE FOTOSINTESIS.

La parte aérea de las plantas fue cortada y sus correspondientes partes subterráneas lavadas para eliminar el suelo.

Las plantas de maíz se separaron en hojas, tallo, mazorcas, espiga y raíces.

Las hojas fueron enumeradas desde la base hasta la parte superior, el tallo fue dividido en partes (stratums) correspondientes a las hojas. La mazorca fue dividida en coronta, panoja, pelo y granos. Las plantas de frejol fueron separadas en hojas, tallos, flores y raíces.

Se usó el nitrógeno líquido para matar a las plantas procediéndose luego a secar, pesar y moler las muestras. Dos muestras de 20 mg fueron tomadas de cada muestra para ser analizadas en su contenido de  $^{14}\text{C}$  en un Biological Material Oxidizer (Beckman), usando el método de combustión seca para material marcado. El  $^{14}\text{CO}_2$  evolucionado se fue atrapado en 10 ml de una solución de  $\text{NaOH}$  0.2 N. 1 ml de la solución de  $\text{Na}^{14}\text{CO}_3$  formado y 9 ml de coctel de centelleo conteniendo 4 g de PPO, 100 mg de POPOP, 0.666 l. de tolueno y 0.333 l. de trítón X-100 fueron adicionadas a viales de centelleo. Todas las mediciones de la radioactividad fueron efectuadas en una Espectrómetro de Centelleo Líquido, con un 60% de eficiencia. Las muestras fueron contadas por 10 minutos y corregidas en fondo, "quenching". La cantidad del  $^{14}\text{C}$  en cada parte de la planta fue expresada como distribución porcentual de la actividad total relativa = cuentas por minuto x mg. x peso de la parte de la planta / suma de la actividad en todas las partes de la planta. Y en  $\mu\text{Ci}$  x mg. x peso de la parte de la planta / suma de la radioactividad en toda la planta.

#### RESULTADOS Y DISCUSION

La Tabla 1 muestra resultados del potencial de agua, tasa fotosintética y reducción en la tasa fotosintética debido al estrés hídrico en las plantas control y bajo estrés de frejol y maíz. Las plantas control de frejol tuvieron un  $\Psi$  hoja de -0.49 MPa mientras que las plantas en estrés un  $\Psi$  hoja de -0.88 MPa y no mostraron síntomas de marchitamiento. Las plantas en estrés de maíz tuvieron significativamente menores potenciales de agua (-1.65 MPa) comparadas a las plantas en estrés de frejol mostrando síntomas de marchitez.

La diferencia en estrés hídrico entre plantas control y estrés fueron de -0.39 MPa y -1.1 MPa para frejol y maíz respectivamente. El tratamiento de sequía fue

diferente en ambos tipos de plantas. Las tasas fotosintéticas fueron significativamente mayores en maíz que en frejol en todas las condiciones de estrés y a niveles comparables de potencial de agua de la hoja. (FIG. 2)

Sin embargo, las tasas fotosintéticas de maíz fueron reducidos en un promedio de 73% por un diferencial de hoja de -1.1 MPa durante el período de llenado de grano. Calculando el cambio en la tasa fotosintética por cambio en el potencial de agua de hoja resultó un 66% ó 14.9  $\text{mg} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  de reducción en tasa fotosintética por MPa de declinación en el rango de potencial de agua de hoja de -0.55 a -1.65 MPa.

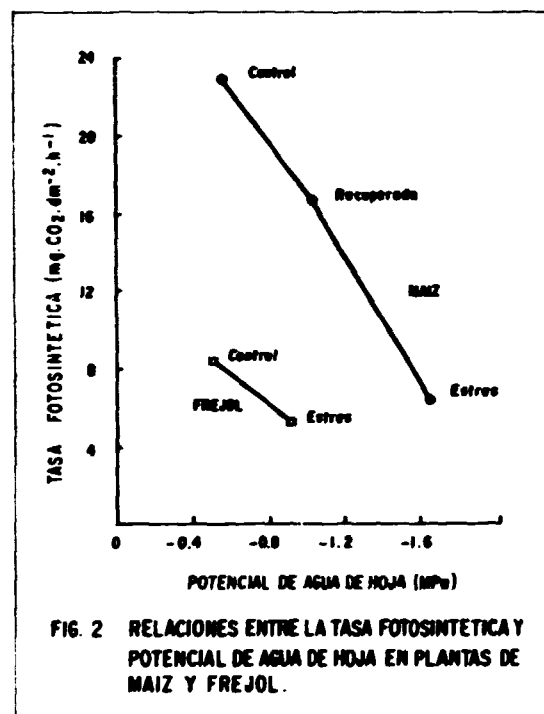


FIG. 2 RELACIONES ENTRE LA TASA FOTOSINTETICA Y POTENCIAL DE AGUA DE HOJA EN PLANTAS DE MAIZ Y FREJOL.

TABLA 1 : TASAS FOTOSINTETICAS DE PLANTAS DE FREJOL Y MAIZ EN FUNCION DE LA INTENSIDAD DEL ESTRES HIDRICO

| TIPO DE PLANTA          | POTENCIAL DE AGUA (MPa) |        | DIFERENCIAL DE POTENCIAL DE AGUA (MPa) | TASA FOTOSINTETICA $\text{mg} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ |        | REDUCCION EN LA TASA FOTOSINTETICA DEBIDO AL ESTRES HIDRICO |       |  |
|-------------------------|-------------------------|--------|--|---|--------|---|-------|--|
|                         | CONTROL                 | ESTRES |  | CONTROL   | ESTRES | %   | %/MPa | $\text{mg} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ por MPa |
| C <sub>3</sub> (FREJOL) | -0.49                   | -0.88  | 0.39                                   | 8.20  | 5.37   | 35  | 90    | 7.3  |
| C <sub>4</sub> (MAIZ)   | -0.55                   | -1.65  | 1.10                                   | 22.47   | 6.04   | 73  | 66    | 14.9   |

TABLA 2 : EFECTOS DEL ESTRES HIDRICO SOBRE EL POTENCIAL DE AGUA DE HOJA, TASA FOTOSINTETICA Y LA CANTIDAD DE  $^{14}\text{C}_2$  ASIMILADO POR PLANTA EN FUNCION A SU TIPO FOTOSINTETICO.

| TIPO DE PLANTA | TRATAMIENTO HIDRICO | POTENCIAL DE AGUA DE HOJA | TASA $^{14}\text{C}$ TOTAL POR PLANTA                                   |                          |
|----------------|---------------------|---------------------------|---|--------------------------|
|                |                     |                           | FOTOSINTETICA $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ | cpm                      |
| FREJOL (C-3)   | Control             | -0.49a <sup>1</sup>       | 8.20 a  | 4,945x10 <sup>3</sup> a  |
|                | Estres              | -0.88b                    | 5.37 b  | 888x10 <sup>3</sup> b    |
| MAIZ (C-4)     | Control             | -0.55a                    | 22.47 c   | 46,571x10 <sup>3</sup> c |
|                | Estres              | -1.65c                    | 6.04 b  | 540x10 <sup>3</sup> b    |
|                | Recuperada          | -1.00b                    | 16.52 c   | 39,558x10 <sup>3</sup> c |

<sup>1</sup> Promedios seguidos de la misma letra dentro de columnas no presentan diferencia significativa ( $P \leq 0.05$ )

TABLA 3 : DISTRIBUCIÓN DE  $^{14}\text{C}$  EN LAS PARTES VEGETATIVAS DE MAIZ DESPUES DE 1 HORA DE MARCACION

| PARTE DE LA PLANTA | T R A T A M I E N T O       |      |                             |      |                             |      |
|--------------------|-----------------------------|------|-----------------------------|------|-----------------------------|------|
|                    | CONTROL                     |      | ESTRES                      |      | RECUPERADA                  |      |
|                    | $\mu\text{Ci}/\text{parte}$ | %    | $\mu\text{Ci}/\text{parte}$ | %    | $\mu\text{Ci}/\text{parte}$ | %    |
| HOJAS              | 25.104                      | 76.0 | 0.196                       | 51.2 | 22.11                       | 78.8 |
| TALLO              | 3.294                       | 9.9  | 0.111                       | 28.9 | 3.97                        | 14.0 |
| MAZORCA            | 4.530                       | 13.7 | 0.051                       | 13.3 | 1.99                        | 7.1  |
| ESPIGA             | 0.025                       | 0.1  | 0.003                       | 0.8  | 0.002                       | 0.0  |
| RAICES             | 0.069                       | 0.2  | 0.022                       | 5.8  | 0.007                       | 0.2  |
| TOTAL              | 33.022                      | 100  | 0.383                       | 100  | 28.05                       | 100  |

En frejol la fotosíntesis declinó en una tasa de  $7.3 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  por MPa dentro del rango de -0.49 a -0.88 MPa (90% de reducción por MPa de declinación)

Las plantas recuperadas de maíz, mostraron una recuperación fotosintética sobre las siguientes 24 horas después del riego de restablecimiento (73% del valor del control).

La reducción de  $\psi_{\text{hoja}}$  provoca un desplazamiento masivo en los procesos de intercambio gaseoso: la fijación de  $\text{CO}_2$  es perjudicada invariablemente, mientras que la tasa relativa de producción de  $\text{CO}_2$  puede ser estimulada, además el incremento en la resistencia estomatal puede estar acompañada por una alta resistencia mesofítica ( $r_m$ ) debido a la influencia combinada de mayor resistencia en la fase líquido-vapor

(12,13) así como la reducción en las eficiencias fotoquímicas (14,15) y carboxilantes (16).

Con relación a la magnitud relativa en el desplazamiento de la asimilación del carbono vs. la desasimilación bajo estres, un incremento en el punto de compensación por  $\text{CO}_2$  a bajos potenciales de agua, provoca serios efectos en la fotosíntesis neta. La más alta capacidad fotosintética de las plantas C-4 en comparación a las C-3, las coloca en un grupo con gran ventaja en términos de generación de biomasa y eficiencia en el uso de agua (flujos  $\text{H}_2\text{O}/\text{CO}_2$ ) durante el día.

Para una determinada resistencia estomatal la transpiración de las plantas C-3 y C-4 puede ser comparable, pero la asimilación de  $\text{CO}_2$  será potencialmente mayor

TABLA 4 : DISTRIBUCION PORCENTUAL DE <sup>14</sup>C EN PARTES DE LAS PLANTAS DE MAIZ DESPUES DE 1 HORA DE MARCACION

| PARTE DE LA PLANTA              | T R A T A M I E N T O |            |              |            |              |            |
|---------------------------------|-----------------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|
|                                 | CONTROL               |            | ESTRES       |            | RECUPERADA   |            |
|                                 | uCi/parte             | %          | uCi/parte    | %          | uCi/parte    | %          |
| <b>HOJAS</b>                    |                       |            |              |            |              |            |
| Hoja 1                          | 1.734                 | 5.24       | 0.0011       | 2.84       | 1.026        | 3.65       |
| Hoja 2                          | 4.433                 | 12.00      | 0.0071       | 1.83       | 3.375        | 12.02      |
| Hoja 3                          | 4.871                 | 13.51      | 0.0199       | 5.14       | 5.143        | 18.35      |
| Hoja 4                          | 6.298                 | 19.04      | 0.0322       | 8.26       | 5.441        | 19.39      |
| Hoja 5                          | 6.329                 | 19.10      | 0.0929       | 24.00      | 3.455        | 12.31      |
| Hoja 6                          | 1.808                 | 5.47       | 0.0381       | 9.82       | 2.998        | 10.68      |
| Hoja 7                          | 0.431                 | 1.30       | 0.005        | 1.29       | 0.677        | 2.41       |
| <b>SEGMENTOS DE TALLOS</b>      |                       |            |              |            |              |            |
| Stratum 1                       | 0.043                 | 0.28       | 0.046        | 11.88      | 0.098        | 0.35       |
| Stratum 2                       | 0.844                 | 2.55       | 0.0126       | 3.25       | 1.988        | 7.08       |
| Stratum 3                       | 1.423                 | 4.30       | 0.0128       | 3.30       | 1.068        | 3.80       |
| Stratum 4                       | 0.727                 | 2.20       | 0.0253       | 6.53       | 0.752        | 2.68       |
| Stratum 5                       | 0.257                 | 0.77       | 0.0147       | 3.79       | 0.035        | 0.12       |
| <b>ESTRUCTURA DE LA MAZORCA</b> |                       |            |              |            |              |            |
| Granos                          | 2.011                 | 6.10       | 0.0233       | 5.94       | 1.227        | 4.37       |
| Panoja                          | 0.316                 | 0.99       | 0.019        | 4.90       | 0.373        | 1.32       |
| Coronta                         | 2.189                 | 6.50       | 0.008        | 2.06       | 0.383        | 1.36       |
| Pelos                           | 0.005                 | 0.02       | 0.001        | 0.26       | 0.008        | 0.03       |
| ESPIGA                          | 0.025                 | 0.07       | 0.003        | 0.77       | 0.002        | 0.00       |
| RAICES                          | 0.0069                | 0.20       | 0.022        | 5.16       | 0.007        | 0.02       |
| <b>TOTAL EN PLANTA</b>          | <b>33.022</b>         | <b>100</b> | <b>0.383</b> | <b>100</b> | <b>28.05</b> | <b>100</b> |

TABLA 5 : ACTIVIDAD ESPECIFICA EN PARTES DE LAS PLANTAS EN MAIZ DESPUES DE 1 HORA DE MARCACION

| PARTE DE LA PLANTA               | ACTIVIDAD ESPECIFICA cpm/100 mg.peso seco |              |                |
|----------------------------------|---|--------------|----------------|
|                                  | CONTROL                                   | ESTRES       | RECUPERADA     |
|                                  | <b>HOJAS</b>                              |              |                |
| Hoja 1                           | 34,092                                    | 136          | 23,833         |
| Hoja 2                           | 59,826                                    | 200          | 53,062         |
| Hoja 3                           | 90,055                                    | 310          | 86,189         |
| Hoja 4                           | 103,872                                   | 506          | 83,095         |
| Hoja 5                           | 90,022                                    | 1,690        | 69,375         |
| Hoja 6                           | 87,965                                    | 1,343        | 88,675         |
| Hoja 7                           | 64,022                                    | 367          | 53,172         |
| <b>SEGMENTOS DEL TALLO</b>       |   |              |                |
| Stratum 1                        | 503                                       | 294          | 2,926          |
| Stratum 2                        | 4,343                                     | 133          | 10,939         |
| Stratum 3                        | 17,443                                    | 140          | 11,763         |
| Stratum 4                        | 12,496                                    | 234          | 13,806         |
| Stratum 5                        | 5,653                                     | 499          | 2,533          |
| <b>ESTRUCTURAS DE LA MAZORCA</b> |   |              |                |
| Granos                           | 3,969                                     | 150          | 12,893         |
| Panoja                           | 2,879                                     | 146          | 2,609          |
| Coronta                          | 5,526                                     | 143          | 8,326          |
| Pelos                            | 300                                       | 133          | 596            |
| ESPIGA                           | 87  | 153          | 159            |
| RAICES                           | 126                                       | 156          | 93             |
| <b>TOTAL EN PLANTA</b>           | <b>582,639</b>                            | <b>6,739</b> | <b>524,047</b> |

en el grupo C-4 debido a su mayor capacidad para captar el CO<sub>2</sub>.

La tabla 5 muestra los datos de <sup>14</sup>C expresados en base a actividad específica (cpm/unidad de peso seco de tejido) en maíz, para comparar la habilidad de las diferentes partes de la planta para fijar <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> y translocar el producto final. Determinamos que las hojas inmediatamente encima y debajo de la mazorca, tienen la más alta actividad específica de las hojas examinadas, indicando que ellas fijan más CO<sub>2</sub>/unidad de peso. La distribución porcentual del <sup>14</sup>C en las partes de las plantas mostraron un patrón similar (ver Tabla 4,5 y Figs. 3,4,5).

Hubo un gran efecto del estrés sobre la asimilación del <sup>14</sup>C como puede ser observado al comparar la actividad específica de toda la planta (comparando plantas control, estrés y recuperadas).

Una cantidad sustancial del carbono-14 asimilado ha sido translocado a los granos de la mazorca dentro de la hora de marcación en las plantas control. Los granos de las plantas bajo estrés tuvieron las menores cuentas en comparación a la plantas control y recuperadas, pero el porcentaje de <sup>14</sup>C en los granos, de la cantidad total de <sup>14</sup>C por planta, fue si-

milar en todos los tratamientos.

Los segmentos del tallo funcionaron como el tejido al cual se transportó el asimilato marcado con evidencias de una mayor acumulación en estas áreas en las plantas bajo estrés que en las plantas control y recuperadas (Tabla 3)

La Tabla 2 muestra los efectos del estrés hídrico sobre el potencial de agua de hojas; la tasa fotosintética y en la cantidad de <sup>14</sup>C incorporado por las plantas en estudio. Las plantas en estrés tuvieron significativamente más bajo hoja comparadas a las plantas control. Como se esperaba las tasas fotosintéticas fueron reducidas por el estrés y el <sup>14</sup>C total tomado por las plantas mostraron también un patrón similar, sin embargo, cuando comparamos los tipos fotosintéticos C-3 y C-4 la actividad en las plantas control fueron significativamente diferentes, mientras que el <sup>14</sup>C incorporado en las plantas en estrés, no.

La planta recuperada de maíz mostró una recuperación inmediata luego de la rehidratación.

La cantidad relativa del <sup>14</sup>C hallada en varias partes de las plantas cosechadas luego de 1 hora de exposición al

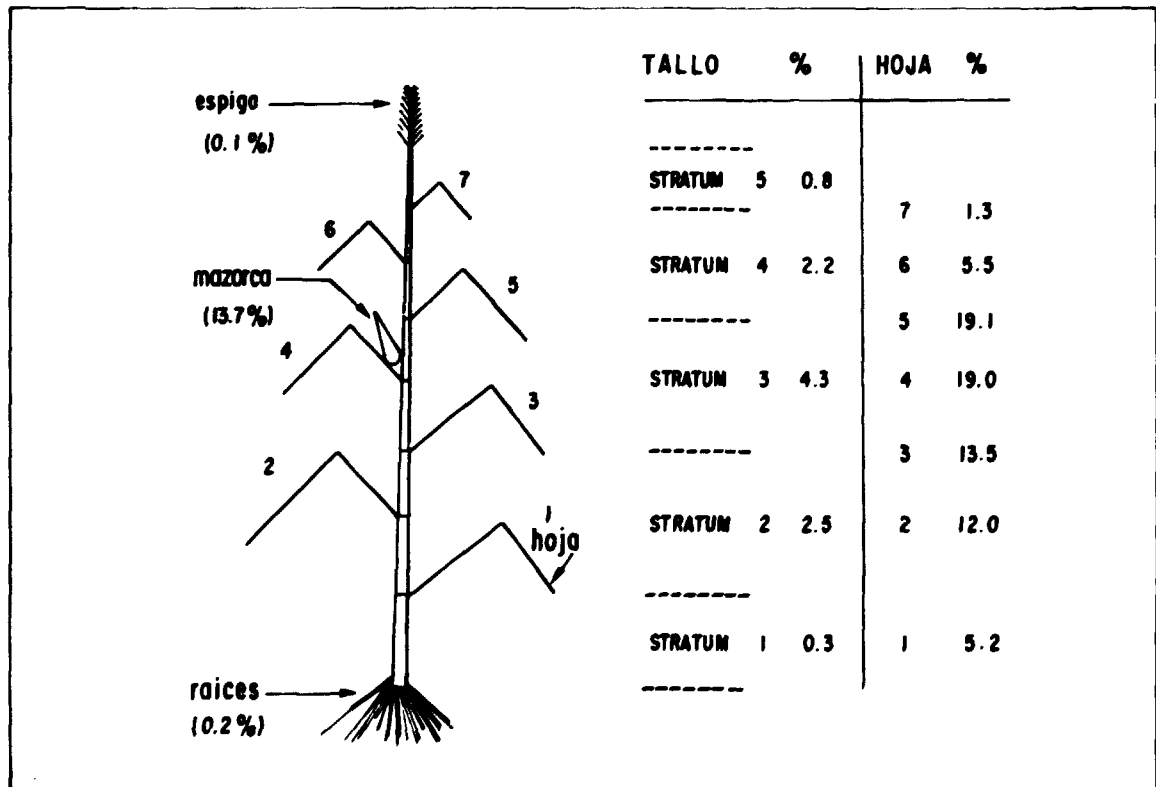


FIG. 3 REPRESENTACION DIAGRAMATICA DE LA PLANTA CONTROL DE MAIZ, MOSTRANDO EL PORCENTAJE DE DISTRIBUCION DE <sup>14</sup>C

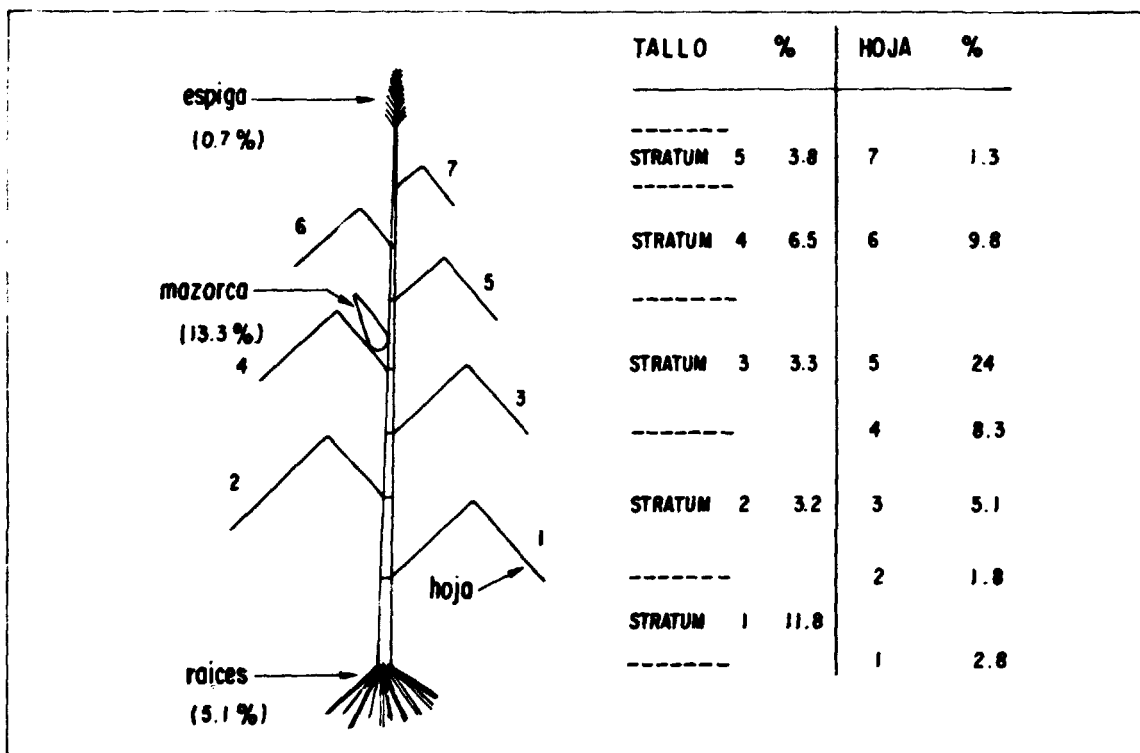


FIG. 4 REPRESENTACION DIAGRAMATICA DE LA PLANTA EN ESTRES DE MAIZ, MOSTRANDO EL PORCENTAJE DE DISTRIBUCION DE  $^{14}\text{C}$

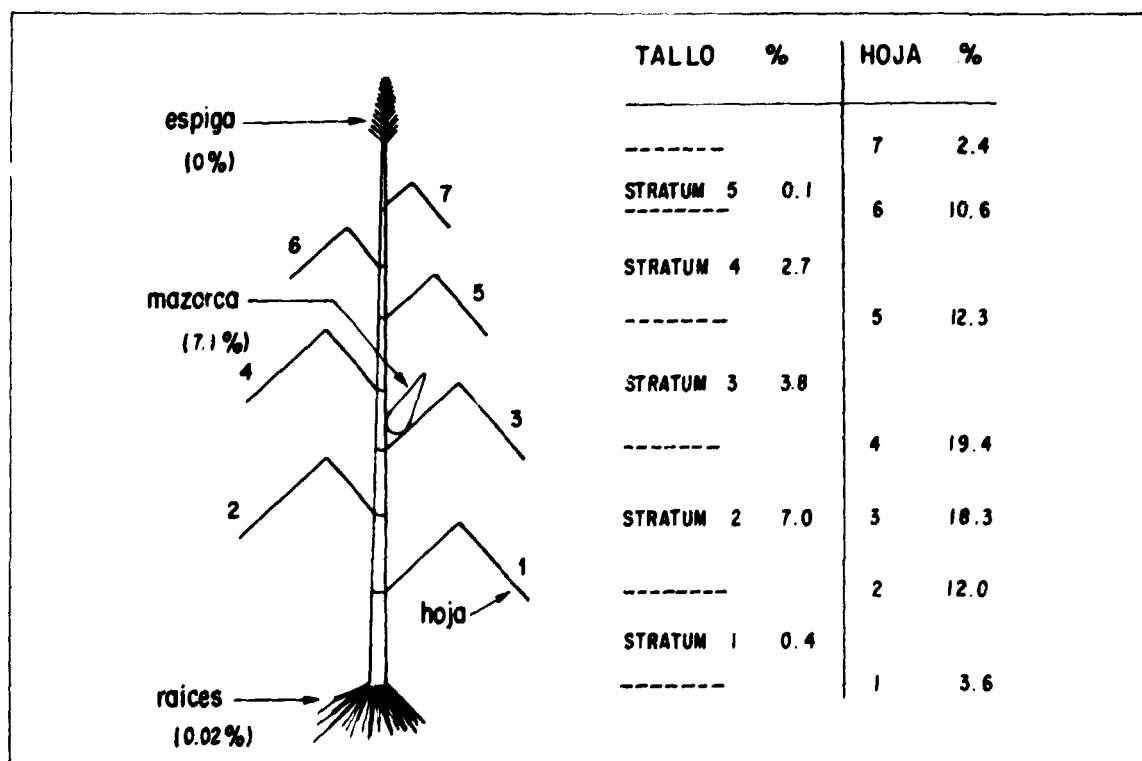


FIG. 5 REPRESENTACION DIAGRAMATICA DE LA PLANTA RECUPERADA DE MAIZ, MOSTRANDO EL PORCENTAJE DE DISTRIBUCION DE  $^{14}\text{C}$



$^{14}\text{CO}_2$  son mostradas en las tablas 3,4 y 6,7 para maiz y frejol, respectivamente.

En las plantas de maiz bajo estres, de la radioactividad total presente en la planta, 29% estaba en el tallo y 51% en las hojas, mientras que en las plantas control un 76% estuvo en las hojas y sólo un 10% en el tallo.

El porcentaje de  $^{14}\text{C}$ /recuperado por planta, en plantas bajo estres de maiz (tabla 6,7)pero, debido a la diferencia en el grado de estres al cual fueron

impuestas las plantas los resultados presentados parecerían inconsistentes, sin embargo, los datos son sumamente consistentes entre tratamientos en los experimentos de maiz y frejol separadamente.

Wardlaw (4,11) halló un movimiento continuo de asimilatos desde las hojas hacia los granos en desarrollo en plantas de trigo bajo estres. El potencial de agua de la hoja parece ser el indicador crítico de la capacidad de la planta de maiz, para translocar el  $^{14}\text{C}$ -fotosintato. Bredan y Hodges (7) hallaron que las

TABLA 6 : DISTRIBUCION PORCENTUAL DE  $^{14}\text{C}$  EN PARTES DE LA PLANTA DE FREJOL DESPUES DE 1 HORA DE MARCACION.

| PARTE DE LA PLANTA | T R A T A M I E N T O |      |                   |      |
|--------------------|-----------------------|------|-------------------|------|
|                    | CONTROL               |      | ESTRES            |      |
|                    | uCi/parte             | %    | uCi/parte         | %    |
| HOJAS              |                       |      |                   |      |
| Hoja 1             | 0.351                 | 9.5  | 0.081             | 12.2 |
| Hoja 2             | 0.638                 | 17.3 | 0.063             | 9.6  |
| Hoja 3             | 0.947                 | 25.6 | 0.046             | 6.9  |
| Hoja 4             | 0.644                 | 17.4 | 0.064             | 9.6  |
| Hoja 5             | 0.385                 | 10.4 | 0.180             | 27.1 |
| Hoja 6             | 0.318                 | 8.6  | 0.068             | 10.2 |
| TALLO              | 0.246                 | 6.6  | 0.080             | 12.0 |
| FLORES             | 0.048                 | 1.3  | 0.065             | 9.8  |
| RAICES             | 0.121                 | 3.3  | 0.016             | 2.5  |
| TOTAL EN PLANTA    | $3.698 \pm 0.281$     | 100  | $0.664 \pm 0.088$ | 100  |

(a) Valores expresados en  $\pm$  DE de la media.

TABLA 7 : ACTIVIDAD ESPECIFICA DE PARTES DE LA PLANTA DE FREJOL DESPUES DE 1 HORA DE MARCACION

| PARTE DE LA PLANTA | ACTIVIDAD ESPECIFICA |           |
|--------------------|----------------------|-----------|
|                    | cpm/100 mg.          | Peso Seco |
|                    | CONTROL              | ESTRES    |
| HOJAS              |                      |           |
| Hoja 1             | 31,127               | 9,312     |
| Hoja 2             | 33,200               | 17,268    |
| Hoja 3             | 49,070               | 6,312     |
| Hoja 4             | 38,887               | 7,142     |
| Hoja 5             | 43,842               | 16,390    |
| Hoja 6             | 31,545               | 25,290    |
| TALLO              | 2,835                | 4,857     |
| FLORES             | 2,972                | 5,537     |
| RAICES             | 872                  | 1,175     |
| TOTAL EN PLANTA    | 234,950              | 93,283    |

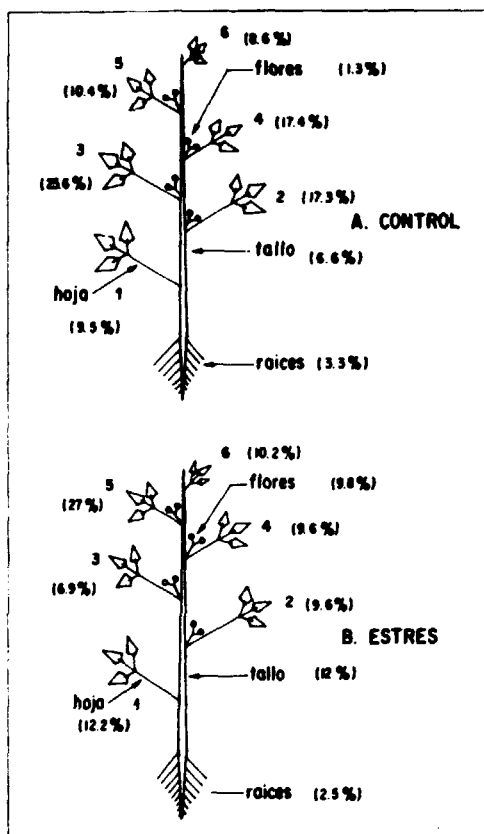


FIG. 6 REPRESENTACION DIAGRAMATICA DE LAS PLANTAS CONTROL Y ESTRES DE FREJOL MOSTRANDO EL PORCENTAJE DE DISTRIBUCION DE  $^{14}\text{C}$

plantas de maíz bajo estrés severo (-1.5 a -2 MPa) continuaron translocando  $^{14}\text{C}$  asimilado fotosintéticamente, tan igual como las plantas control por espacio de 90 minutos. Entre 90 y 120 minutos después de la marcación encontraron una mayor reducción en la cantidad translocada en las plantas estrés comparadas a las plantas control.

Sung y Krieg (17) determinaron en plantas de algodón (C-3) y sorgo (C-4) que los procesos de asimilación de  $\text{CO}_2$ , son más sensibles al estrés por agua, que la translocación de asimilatos. Los resultados de este experimento confirman las conclusiones previas (2,4,10,11,18) y sirvieron para determinar en las plantas de maíz la habilidad de las hojas cercanas a la mazorca, para fijar más  $^{14}\text{CO}_2$ /unidad de peso seco y translocar el producto final a la mazorca.

Basados en los resultados presentados aquí, podemos concluir que bajo condiciones de estrés hídrico los procesos de

asimilación de  $\text{CO}_2$  son afectados primero y más severamente que los procesos de translocación. En estos estudios la imposición de un estrés hídrico que bajo el  $^{14}\text{C}$  hoja desde aproximadamente -0.5 MPa a -1.7 MPa causó una reducción del 73% en la tasa fotosintética del maíz y mientras que la imposición de un estrés hídrico de -0.5 MPa a -0.8 MPa en frejol causó un 35% de reducción en su respectiva tasa fotosintética.

Claramente, las plantas C-4 no mantienen necesariamente una ventaja sustancial sobre las plantas C-3 bajo condiciones de sequía, en tan buena forma como lo hacen bajo condiciones de agua suficiente, si el balance entre asimilación y desasimilación fuese la única responsable para resistencia a la sequía las variaciones entre plantas es comúnmente más atribuida a su historia medioambiental que a su tipo fotosintético (17).

#### AGRADECIMIENTO

Los autores agradecen la valiosa asistencia técnica de Brigitte de Paula Eduardo, Silvia, Joselin, Sandra y Sr. Dacyr, así como al Dr. Clanton C. Black, Jr. por su labor invaluable en la revisión del manuscrito de este trabajo.

#### EFFECTS OF WATER STRESS ON THE PHOTOSYNTHETIC ASSIMILATION AND DISTRIBUTION OF $^{14}\text{C}$ -PHOTOSYNTHATE IN MAIZE (*Zea mays* L.) AND BEAN (*Phaseolus vulgaris* L.)

#### SUMMARY

The relationship between photosynthesis and distribution of  $^{14}\text{C}$ -photosynthate as affected by water stress was evaluated in corn (*Zea mays* L.) during the grain filling period and bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during flowering, representing a C-4 and a C-3 photosynthetic type, respectively.

Corn maintained higher photosynthetic rates compared to bean at comparable leaf water potentials. The rate of change per MPa decline in water potential was greater in corn than in bean, water stress, corresponding to leaf water potential of -1.7 MPa did not completely inhibit either photosynthesis or translocation in corn. The leaves just above and below of the ear contained more radioactive carbon than another leaves in corn.

Photosynthetic rates were reduced with increasing water stress, however plants under stress continued to translocate photosynthetically assimilated  $^{14}\text{C}$ , suggesting that photosynthesis is the more sensitive of the two process.

#### BIBLIOGRAFIA

- 1) BOYER, J.S. 1976. Water deficits and photosynthesis in "Water deficits and Plant Growth" (T.T. Kozlowski, ed), vol 4, pp 153-190. Acad. Press, N.Y.

- 2) JOHNSON RR. and MOSS. 1976. Effect of water stress on  $^{14}\text{C}$  fixation and translocation in wheat during grain filling. *Crop Sci.* 16: 697-701.
- 3) WIEBE, H.H. and S.E. WIHREIM 1962. The influence of internal moisture stress on translocation. In: *Radioisotopes in soil-plant Nutrition studies.* Internat. Atomic Energy Agency . Vienna pp. 279-288
- 4) WARDLAW, I.F. 1967 The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth. I. Effect during grain growth in wheat *Aust. J.Biol. Sci.* 20: 25-39
- 5) NEALES T.F. L.D. INCOLL 1968. The control of leaf photosynthetic rate by the level of assimilate concentration in the leaf. A review of the hypothesis *Bot. Rev.* 34: 107-125
- 6) THORNE, J.R. and H.R. KOLLER. 1974. Influence of assimilate demand on photosynthesis, diffusive resistance, translocation and carbohydrate levels of soybean leaves *Plant. Physiol.* 64: 852-856.
- 7) BREVEDAN ER, HF. HODGES. 1973. Effect of moisture deficits on  $^{14}\text{C}$  translocation in corn (*Zea mays* L) *Plant Physiol.* 53: 436-439
- 8) HOFSTRA G. C.D. NELSON. 1969. A comparative study of translocation in  $^{14}\text{C}$  from leaves of different species. *Plant.* 88: 102-112
- 9) HSIAD T.C. 1973. Plant response to water stress. *Annu. Rev. Plant. Physiol* 24: 519-570.
- 10) McPHERSON H.G. and J.S. BOYER 1977. Regulation of grain yield by photosynthesis in maize subjected to a water deficiency. *Agron. J.* 69: 714-718
- 11) WARDLAW, I.F. 1969. The effect of water stress on translocations in relation to photosynthesis and growth. I. Effect during grain growth in *Lolium. temulentum.* L. *Aust. J. Biol. Sci.* 22: 1-16.
- 12) GALE J. POLJAKOFF-MAYER, A. and KAHANE I. 1967. The gas diffusion porometer technique and its application to the measurements of leaf mesophyll resistance. *Isr J. Bot.* 16,187-204.
- 13) GAASTRA P. 1963 Climatic Control of photosynthesis and respiration. In "Environment Control of Plant Growth (L.T.Evans ed.) pp 113-140. Academic Press, N.Y.
- 14) BOYER J.S. 1971 . Resistances to water transport in soybean, bean and sunflower, *Crop Sci.* 11,403-407.
- 15) KECK R.W. and J.S. BOYER .1974 Chloroplast response to low leaf water potentials III Differing inhibition of selection transport and photophosphorilation. *Plant Physiol.* 53,474-479.
- 16) O'TOOLE J.C. J.L. OZBUN and D.H. WALLACE. 1977 Photosynthetic response to water stress in *Phaseolus vulgaris* . *Plant Physiol.* 40: 111-114.
- 17) SUNG F.J.M. and D.R. KRIEG .1979. Relative sensitivity of photosynthetic assimilation and translocation of  $^{14}\text{C}$  to water stress. *Plant Physiol.* 64,852-856.
- 18) MUNNS R. and PEARSON C.J. 1974 Effect of water deficit on translocation of carbohydrate in *Solanum tuberosum* . *Aust J.Plant Physiol.* 1:529-537.
- 19) LUDLOW, M.M. 1976. Ecophysiology of C-4 grasses. In *Ecological Studies.* vol 19 *Water and Plant Life* ( O. L. Lange, L. Kappen and E.D. Schulze, eds.) pp. 364-386 Springer Verlag. Berlin.