

Distribución de los Asimilados en Sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*). Destinos de las Hojas y la Panoja del Vástago Principal, Mediante el Uso de Glucosa C¹⁴).

DANIEL O. GIMENEZ¹, MARIA E. URRUTIA¹ y GABRIEL N. BROCCHI¹

Resumen. El objetivo del trabajo fue determinar cuantitativamente en plantas de sorgo de Alepo, la distribución de asimilados en las hojas recientemente expandidas del vástago principal, desde la hoja número 5 hasta la hoja 11 (hoja bandera). Plantas provenientes de semillas, se cultivaron en hidroponía y luz solar directa. Las hojas se marcaron en el envés con glucosa [C¹⁴(U)]. A las 24 h las plantas se disecaron en: raíces, rizomas, tallo, hojas expandidas y no expandidas, macollas, yemas y ápice. La hoja marcada se separó en: zona sembrada y resto de la hoja. El material vegetal se llevó a estufa a 80°C hasta peso seco. Las muestras se digestaron con OHNa 9N a temperatura ambiente y se homogeneizaron. A 1 ml del homogeneizado se le agregó 5 ml de solución centelladora Bray + cab-o-sil al 5%, midiéndose su actividad en un contador de centelleo líquido, Beckman LS 100C. Las raíces fueron un fuerte destino, recibiendo el 46% de los asimilados que exportaba la hoja 5, mientras que de la hoja 7 recibía el 15% y el 6,3% de la hoja 10. En el caso de la hoja bandera fue el 9,33%. Las hojas no expandidas fueron también un fuerte destino: 22% para la hoja 5 y más de un 25% para las restantes hojas marcadas. Las yemas rompieron la dominancia apical a partir de la 6^a hoja expandida y fueron un destino importante para la hoja 6, ya que recibieron el 9,5% de lo exportado, aumentando hasta alcanzar aproximadamente el 15% para cada una de las hojas 8, 9 y 10. La hoja bandera sólo exportó el 6,5% hacia las yemas. El tallo como destino de las hojas fue cada vez más importante durante el crecimiento de la planta. De la hoja 5 recibió el 5,5% y de la 10, el 29%. Los destinos de mayor importancia para la hoja bandera fueron la panoja y el tallo de hojas expandidas (28% cada uno). La raíz como destino de asimilados de las hojas recientemente expandidas fue disminuyendo con el crecimiento de la planta; paralelamente la zona de activo crecimiento (tallos y hojas no expandidas) se fueron convirtiendo en un fuerte destino. Las yemas también fueron un fuerte destino desde que iniciaron su crecimiento, excepto para la hoja bandera, cuyo destino más importante de asimilados fue la porción reproductiva de la planta.

Palabras clave. crecimiento, retención, absorción, traslado, SORHA

Abstract. The aim of this work was the quantitative determination of assimilates distribution in Johnson-grass plants showing between 5 and 11 leaves along the main shoot.

Plants grown from seeds, were cultivated in hydroponia under direct sun lighth. The latest expanded leaves were labelled at the down side with glucose [¹⁴C(U)] and 24 h latter, plants were dissected in root, rhizome, stem, expanded leaves and non expanded leaves, apex and buds. The labelled leaf was separated in a sown zone and the rest of it. Both and each dissected part plant were taken to dried weight at 80°C. The samples were digested with OHNa 9N at room temperature and homogenated. A 1 ml sample was then added to 5 ml of Bray solution plus cab-o-sil at 5%. The radioactivity was determined using a liquid scintillation counter Beckman LS 100C. Roots were a dominant sink, receiving 46%, 15% and 6.3% of assimilates coming from leaves number 5, 7 and 10 respectively. The flag leaf received 9.33%. Non expanded leaves were also a dominant sink, receiving 22% from the 5th leaf and more than 25% from the others leaves. The panicle was an important source to the roots, too. When the plant expanded its 6th leaf, the apical dominance is broken. At this moment the buds become an important sink for assimilates coming from the 6th leaf (9.5%). From each 8, 9 and 10 leaves, the buds received 15% of the

1. Instituto de Fisiología vegetal, Fac. es Agrarias y Forestales y Fac. es Malezas, UNLP cc 327, 1900 La Plata, Argentina

exported assimilated. The flag leaf exported only 6.5% to the buds. The growing stems and the apex were increasing sink from the 5th to 10th leaves (5.5% to 29%). The panicle and the stem of the expanded leaves were the most important sink for the flag leaf (28% each). During the plant is growing, the roots became a less important sink for the assimilates coming from the last expanded leaves. Simultaneously, the active growth region of the plant (stem and non expanded leaves) became a dominant sink. The buds were also important sink for the last expanded leaves since they started growing. However, this was not true for the flag leaf whose most important sink was the reproductive structures of the plant.

Additional index words. Growth stage, retention, absorption, translocation, SORHA.

INTRODUCCION

El sorgo de Alepo, *Sorghum halepense* (L.) Pers. #2 SORHA es una maleza rizomatosa que causa grandes perjuicios a la agricultura de nuestro país y otras zonas templado cálidas del mundo (7).

Muchos son los trabajos de investigación publicados sobre la distribución de asimilados en malezas (8,9,13), aunque en sorgo de Alepo no se ha hecho un seguimiento tan minucioso como el que aquí informamos.

El objetivo de este trabajo fue determinar cuantitativamente la distribución de los asimilados de cada una de las hojas del vástago principal durante su desarrollo, y de la panoja. Teniendo en cuenta que es una maleza agresiva por sus rizomas y semillas, hubo interés particular en determinar el potencial de ellos como destino para los metabolitos sintetizados en distintas fuentes.

Para conocer el modelo de distribución de los asimilados se utilizó glucosa-C¹⁴, por ser común al metabolismo de todas las plantas. Su absorción y traslado tiene en general mecanismos similares a los de otras sustancias orgánicas de interés agronómico utilizadas para el control de esta maleza (5).

Otras plantas se trataron con urea-C¹⁴ ya que ésta, por la acción de la ureasa, penetra en los tejidos descompuesta en CO₂ y NH₄, simulando luego de la absorción, la distribución de fotoasimilados.

MATERIAL Y METODOS

Material vegetal. Semillas provenientes de una población de los alrededores de La Plata (latitud sur 34°54') fueron desprovistas de glumas y glumelas. Se pusieron a germinar en cajas de Petri humedecidas con agua destilada, sometidas a alternancia de temperatura e iluminación (25°/15°C; luz/oscuridad). Las plántulas y plantas fueron cultivadas en hidroponia y bajo luz solar directa durante todo su crecimiento. El ensayo se hizo durante los meses de octubre, noviembre y diciembre.

Condiciones de cultivo. Las plántulas con una hoja expandida fueron colocadas en cestillos plásticos individuales de 4 cm de diámetro, con perlitas de polietileno negro como se describe en (1). Los cestillos se colocaron sobre placas perforadas de madera soportadas por bandejas plásticas. Estas como la madera terciada fueron pintadas primero de negro para evitar la entrada de luz al sistema subterráneo, y luego de blanco para evitar el sobrecalentamiento de la solución nutritiva. Esta solución fue la de Hoagland completa (6) con el agregado de nitrofoska y sílice. El hierro fue agregado como tartrato. El pH se controló diariamente para mantenerlo en 5,6 con el agregado de H₂SO₄ 0.1M. La concentración de la solución fue mantenida por agregado de agua destilada y fue renovada semanalmente. Las plantas fueron trasplantadas a potes de mayor volumen, 2 y 4 L, cuando tenían 4 a 5 hojas expandidas y 9 a 10 hojas expandidas respectivamente. Las plantas fueron aireadas con burbujeo continuo.

Tratamientos. Se estudió el destino de la glucosa-C¹⁴ sembrada en las hojas 5 a 11, siendo esta última la hoja bandera. También se siguió el destino de la glucosa-C¹⁴ cuando era sembrada en la panoja. Los destinos considerados fueron la raíz, cada una de las yemas, las hojas expandidas (HE), las hojas no expandidas (HNE), el tallo correspondiente a las HE (THE), el tallo correspondiente a las HNE (THNE) y que incluye el ápice y la panoja (> 0,5cm).

Metodología. *Incorporación de la glucosa radiactiva.* Para el marcado de las hojas se usó glucosa [C^{14} C(U)] NEN 9,6 GBq/mmol que se aplicó con una microjeringa Hamilton. Las alícuotas fueron proporcionales al tamaño de las plantas (1·10⁶ Bq cada 500 mg de peso seco). La siembra se realizó en la cara abaxial de las hojas y a 5 cm de la lígula. Las plantas fueron mantenidas a la luz solar durante 24 horas (ver Momento de la toma de muestra).

Para estudiar el traslado de fotoasimilados se usó urea- C^{14} NEN (2,0 GBq/mmol), aplicada como la glucosa y siguiendo los mismos procedimientos.

Toma de muestra. Se cortó la hoja sembrada y se lavó la zona marcada durante 5 minutos con 10 ml de alcohol al 10%. A una alícuota del mismo se le midió su actividad para determinar la glucosa C^{14} no absorbida.

La zona sembrada se separó de la hoja marcada. El resto de la planta se disectó en sus órganos, que fueron separados según se describe en *Tratamientos*. Cada una de las partes de la planta, incluida la zona sembrada y el resto de la hoja marcada fueron llevadas a estufa a 80°C hasta peso constante.

Medición de la radiactividad. Cada muestra fue digerida con OHNa 9N (1 ml cada 100 mg de peso seco) a temperatura ambiente y posteriormente homogeneizada manualmente con homeinizador de vidrio. Se tomó 1 ml de homogeneizado y se le agregó 5 ml de solución centelladora Bray con cab-o-sil al 5% (2). La actividad radiactiva (cpm) se midió en un contador de centelleo líquido Beckman LS 100C. Se calculó los Bq, la concentración de actividad (Bq/mg) y lo trasladado, expresado como porcentaje de lo absorbido, a cada una de las partes de las plantas.

Momento de la toma de muestra. Para determinar el momento oportuno de la toma de muestra, debió estudiarse la velocidad de absorción y traslado de la sustancia marcada. En plantas con 8 hojas expandidas, se sembró una alícuota de solución de glucosa marcada de 1·10⁶ Bq por planta, a 5 cm de la lígula de la 7ª hoja.

Luego se midió la glucosa- C^{14} no absorbida y la retenida por los tejidos en la zona sembrada. La glucosa- C^{14} no absorbida se extrajo lavando la zona de siembra con 10 ml de alcohol etílico al 10% durante 5 minutos, agitando regularmente; a un ml de este extracto se le midió la actividad. La glucosa- C^{14} retenida en la zona sembrada se determinó por digestión alcalina y homogeneizado. Se determinó la actividad por el procedimiento ya descrito. Por diferencia se calculó la glucosa trasladada. Este procedimiento se realizó en distintas plantas, tomándose las muestras a las 3, 6, 12, 24, 48 y 72 horas de sembrada la glucosa marcada. No se encontró actividad en la solución nutritiva.

En la Figura 1, se observa que a las 24 horas las hojas tratadas trasladaron el 89% de lo sembrado y a las 48 horas, el 93%. Hasta los 7 días no se encontró actividad en la solución nutritiva. Estos datos indicaron que un buen momento para la toma de muestra, en los ensayos de determinación del destino de los asimilados, era 24 horas después de la siembra.

Análisis estadístico. Cada tratamiento se hizo por cuadruplicado. El CV fue del 15 a 20% para los pesos secos de los órganos y del 10 a 15% para la concentración de actividad (10).

Glosario. *Raíz.* Bajo este término incluimos las raíces provenientes de los entrenudos basales del vástago principal, así como los que nacen de los entrenudos de rizomas y macollas. *Vástago principal.* Es el tallo con sus hojas que deriva directamente de la semilla. La numeración de las hojas se hizo en función del orden de aparición; el nudo en que aparecen así como la yema que se diferencia en su axila, llevan el mismo número.

Hojas no expandidas. (HNE) Son las hojas del fascículo foliar; se las considera como tal mientras no se les observe la lígula.

Hojas expandidas. (HE) Son las hojas a las cuales pueden observarse la lígula, generalmente tienen la vaina más larga que la hoja anterior.

Tallo de HNE (THNE). Es el tallo que se ubica entre el nudo donde nace la última hoja expandida y el ápice. Si no se especifica nada, incluye también el ápice.

Tallo de HE (THE). Es el tallo que sostiene las hojas que se ubican desde el cuello de la planta hasta la última hoja expandida.

Panoja. Se considera como tal al ápice reproductivo de más de 0,5 cm de largo.

Yemas laterales. Son las yemas diferenciadas en las axilas de las hojas. Se las identifica por el número de la hoja en cuya axila se diferencian. Pueden estar indiferenciadas o bien tener marcadas manifestaciones de su tendencia hacia rizoma o macolla.

Rizoma. Son yemas laterales extravaginales que crecen con orientación 45° o más, hacia el suelo. Sus hojas son catáfílas blanquecinas, no se observan nudos ni entrenudos en las etapas iniciales. Generalmente se diferencian fundamentalmente en las dos yemas basales

Macollas. Se dan cuando las yemas diferencian hojas normales, después de diferenciar o no algunas pocas catáfilas.

Macollas extravaginales. Atraviesan durante su crecimiento la vaina de la hoja que las protege. Las primeras hojas son catáfilas. Se diferencian generalmente en las yemas 3 a 6, ocasionalmente en la 2.

Macollas intravaginales. Son las yemas que crecen dentro de la vaina de las hojas que las protegen, tienen un perfilo importante y hojas fotosintéticas en escaso número. Generalmente se diferencian en las yemas 7 a 11.

Hoja marcada u hoja sembrada. Es la hoja sobre la que se realizó la siembra de material radioactivo. *Zona marcada o zona sembrada.* Es la porción de la hoja marcada que se extiende a 1 cm a cada lado de la zona donde se aplicó la sustancia radioactivo. Está ubicada a 5 cm de la lígula.

Concentración de actividad. Es la actividad (Bq) encontrada por mg de peso seco del órgano. Indica el estado de reposo o de crecimiento y la importancia como destino de la hoja fuente, de las distintas partes de la planta.

A los fines de comparar las concentraciones de actividad de los destinos de las hojas de las distintas plantas, se normalizaron los datos llevándolos a un promedio de 400 dpm/mg en cada planta, obteniéndose un valor que llamamos concentración de actividad normalizada.

conc.activ.norm.=conc.activ.muestra . (400dpm/mg)/(activ.total/p.s.total)

RESULTADOS Y DISCUSION

Hábito de crecimiento. Las plantas de sorgo de Alepo provenientes de semillas expanden en el vástago principal 10 hojas, antes de desplegar la hoja bandera. Esto sucede de 10 a 12 semanas después de la germinación. La panoja, si bien se diferencia cuando la planta tiene entre 6 y 7 HE, crece en forma exponencial cuando tiene 10 HE (Figura 2).

De las yemas laterales, las dos basales habitualmente diferencian rizomas y ocasionalmente las dos siguientes. Los rizomas, en el vástago principal, al igual que la panoja se diferencian cuando la planta tiene 6 a 7 HE y comienzan su crecimiento exponencial cuando la hoja bandera está expandida. Los rizomas pueden emerger y diferenciar plantas hijas, bajo determinadas condiciones.

Las restantes yemas laterales del vástago principal se diferencian en macollas. Las yemas 3 a 6, numeradas de abajo hacia arriba, se diferencian en macollas extravaginales. Estas comienzan a crecer y diferenciar hojas cuando la planta tiene alrededor de 6 a 7 HE. El momento de este crecimiento coincide con el comienzo del crecimiento de rizomas y la diferenciación de la panoja.

Las yemas 7 a 10 se transforman en macollas intravaginales, los cuales expanden pocas hojas y rápidamente diferencian su ápice en panoja.

El tallo, hasta el 6° nudo, crece antes de la encañazón. Luego sólo crecen los entrenudos superiores que junto con el pedúnculo de la panoja, son los responsables de la altura de la planta.

La raíz representa el 25% del peso seco de la planta hasta la 6 hoja. Hasta la expansión de la hoja bandera este porcentaje disminuye. Datos no publicados, indican que el peso seco de las raíces aumenta posteriormente, debido al aporte de raíces que hacen las macollas basales y los rizomas.

Cuando las plantas de sorgo de Alepo fueron cultivadas en hidroponia no mostraron diferencias manifiestas con respecto a plantas que crecieron en tierra, en su crecimiento, desarrollo y diferenciación de órganos vegetativos (12).

Retención de los asimilados y su traslado. Tal como se observa en la Figuras 3, 4 y 5, cuando la siembra de glucosa-C¹⁴ se hizo sobre HNE (hojas 6 y 7), poco más del 50% fue retenido por la hoja en cuestión y el resto fue trasladado.

Si la siembra se hacía sobre hojas recientemente expandidas, éstas retenían algo más del 25%. Las hojas algo más adultas, retuvieron menos, alrededor del 20% (Figuras 4 y 5). Estas diferencias podrían deberse a que las hojas en expansión, dado su estado de crecimiento, retienen más metabolitos en las estructuras celulares. Las hojas con manifiesta senescencia parecían retener más asimilados y esto podría deberse más a una imposibilidad de traslado por disfunción de los tejidos conductores, que a la utilización de los mismos en el metabolismo.

En todas las HE tratadas, la mayor parte de la glucosa absorbida y retenida por la hoja, quedó en la zona

de siembra (Figuras 3, 4 y 5).

La hoja como fuente. *La raíz como destino.* La raíz mostró ser un destino preferencial pero bastante variable dependiendo de la posición y estado de las hojas. En los primeros estados de crecimiento de la planta, las hojas basales fueron su fuente más importante. Posteriormente, las hojas distales fueron fuente creciente a medida que las hojas basales perdían su actividad fotosintética (Figura 4).

Las hojas como destino. Si la hoja marcada estaba en expansión le cedía a las restantes hojas del fascículo foliar, entre un 5 y 15% de lo asimilado, y a las restantes hojas expandidas menos del 5%.

Las HE marcadas le cedieron al fascículo foliar entre el 20 y 25 % y al resto de las HE menos del 3%. Las hojas francamente senescentes solamente cedieron al fascículo foliar un 5% y a las restantes hojas otro 5%.

De lo antedicho se deduce que el fascículo foliar fue fuerte destino para las HNE y HE. Las hojas senescentes no fueron una fuente importante para las restantes hojas del vástago principal.

El tallo como destino. El THNE, recibió de las HNE Y HE sembradas, menos del 5% de lo absorbido. No obstante, el THNE poseía una alta concentración de actividad, debido a un bajo peso seco. El THE fue un creciente destino a medida que emergen nuevas hojas (Figura 3).

La panoja como destino. La hoja bandera expandida fue fuente importante de la panoja durante todo su crecimiento. Este resultado es coincidente con lo informado en la bibliografía (3, 4 y 11).

Las yemas como destino. Las yemas 1 y 2 se diferenciaron en rizoma cuando la planta tenía 6 HE, pero su crecimiento fue manifiesto al expandir la hoja bandera. Todas las hojas fueron fuentes para las yemas, especialmente la hoja 7.

Las yemas 3 a 6 originaron macollas extravaginales. Su peso seco se hizo importante cuando la planta tuvo 6 HE. Todos los macollas extravaginales tuvieron como fuente principal a la hoja 7 totalmente expandida. También contribuyeron con asimilados las hojas 6, 8 y 9.

Las yemas 7 a 11 se convirtieron en macollas intravaginales y de acuerdo con nuestros resultados no aparecieron como destino importante de la glucosa-C¹⁴ sembrada en las hojas.

La panoja como fuente. Si bien en la panoja se hizo el mismo tratamiento que en las hojas, no fue posible una buena extracción de la glucosa-C¹⁴ no absorbida durante el lavado, debido a las características morfológicas de la misma. Por lo tanto los datos se refieren a porcentajes de los Bq totales encontrados en la planta. De éstos, la panoja retuvo el 84%. De lo trasladado por la panoja, las raíces y las hojas retuvieron aproximadamente 30% cada una; la hoja bandera, 14% y el tallo, 8%. Las macollas 4 y 5 fueron abastecidas con el 9 y 5% respectivamente, de los asimilados. Los rizomas recibieron un 3,25%.

Fotoasimilados. La urea-C¹⁴ fue retenida en la hoja sembrada en igual proporción que lo hizo la glucosa-C¹⁴, pero la zona marcada retuvo sólo el 50%. El otro 50% se distribuyó en el resto de la hoja. La urea mostró mayor difusión dentro de los tejidos de la hoja marcada dado que se traslada como CO₂. Al comparar los destinos de las hojas sembradas con urea y con glucosa no se pudieron apreciar diferencias marcadas.

Los resultados de todos los tratamientos muestran, relacionando el peso seco con el porcentaje de actividad retenida en los distintos órganos, que los destinos más importantes fueron los de mayor concentración de actividad, es decir, panoja, yemas cercanas a la panoja, hoja bandera y HE. Las raíces y las macollas extravaginales tuvieron menor concentración de actividad y la de los rizomas fue muy baja (Figura 7).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Comisión Nacional de Energía Atómica, R.A. por la provisión del material radiactivo.

Este trabajo fue subvencionado por un Programa de Investigación y Desarrollo otorgado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

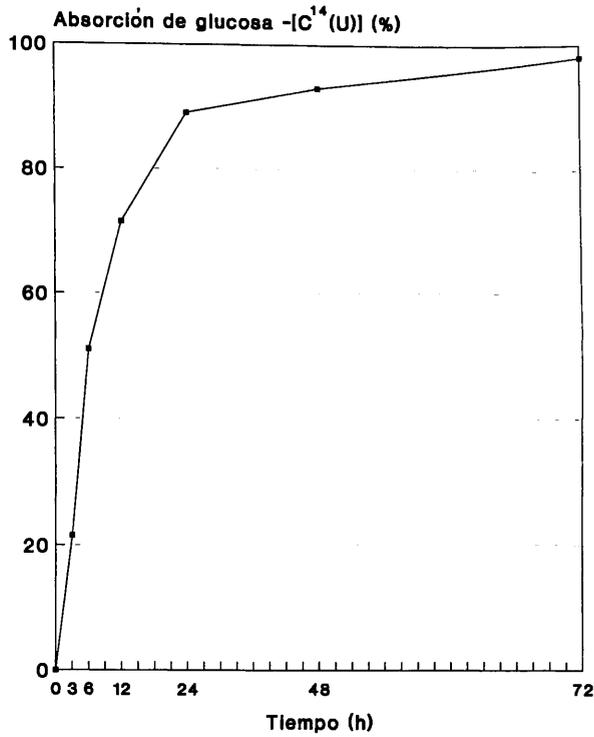


Figura 1. Porcentaje de absorción de glucosa-C¹⁴ sembrada en el envés de las hojas. C.V. 2,9%. Se hizo por cuadruplicado.

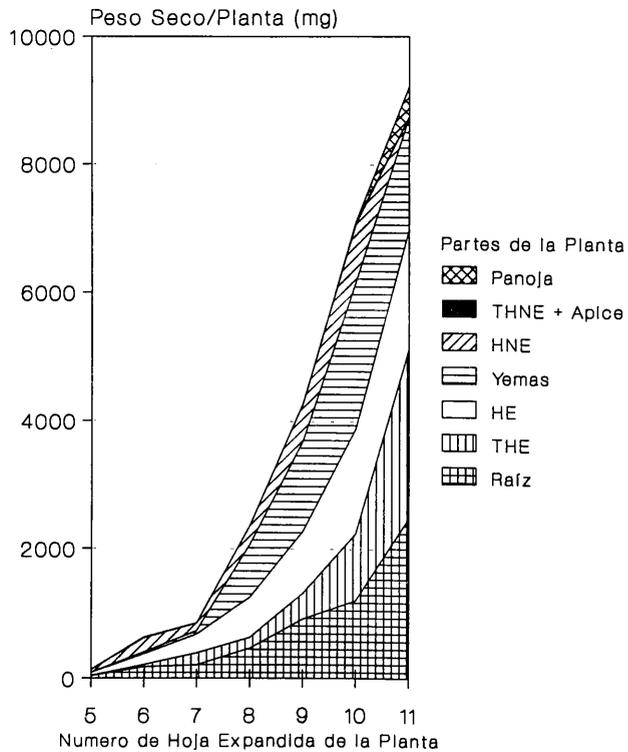


Figura 2. Peso seco de la planta (mg) durante su crecimiento, discriminado en las distintas partes de la misma.

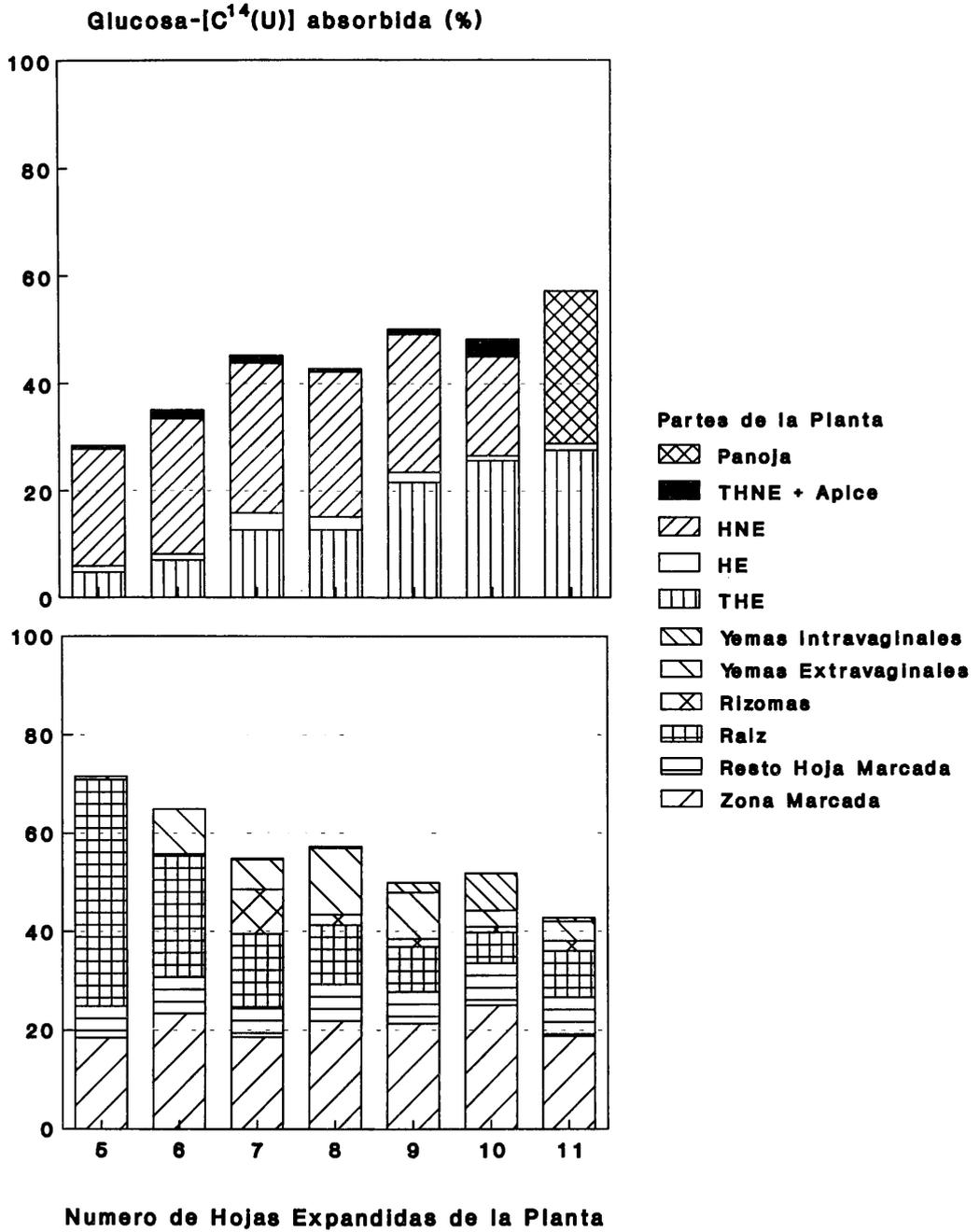


Figura 3. Distribución de asimilados para plantas con distinto número de hojas recientemente expandidas. Distribución del C¹⁴ en las diferentes estructuras de la planta.

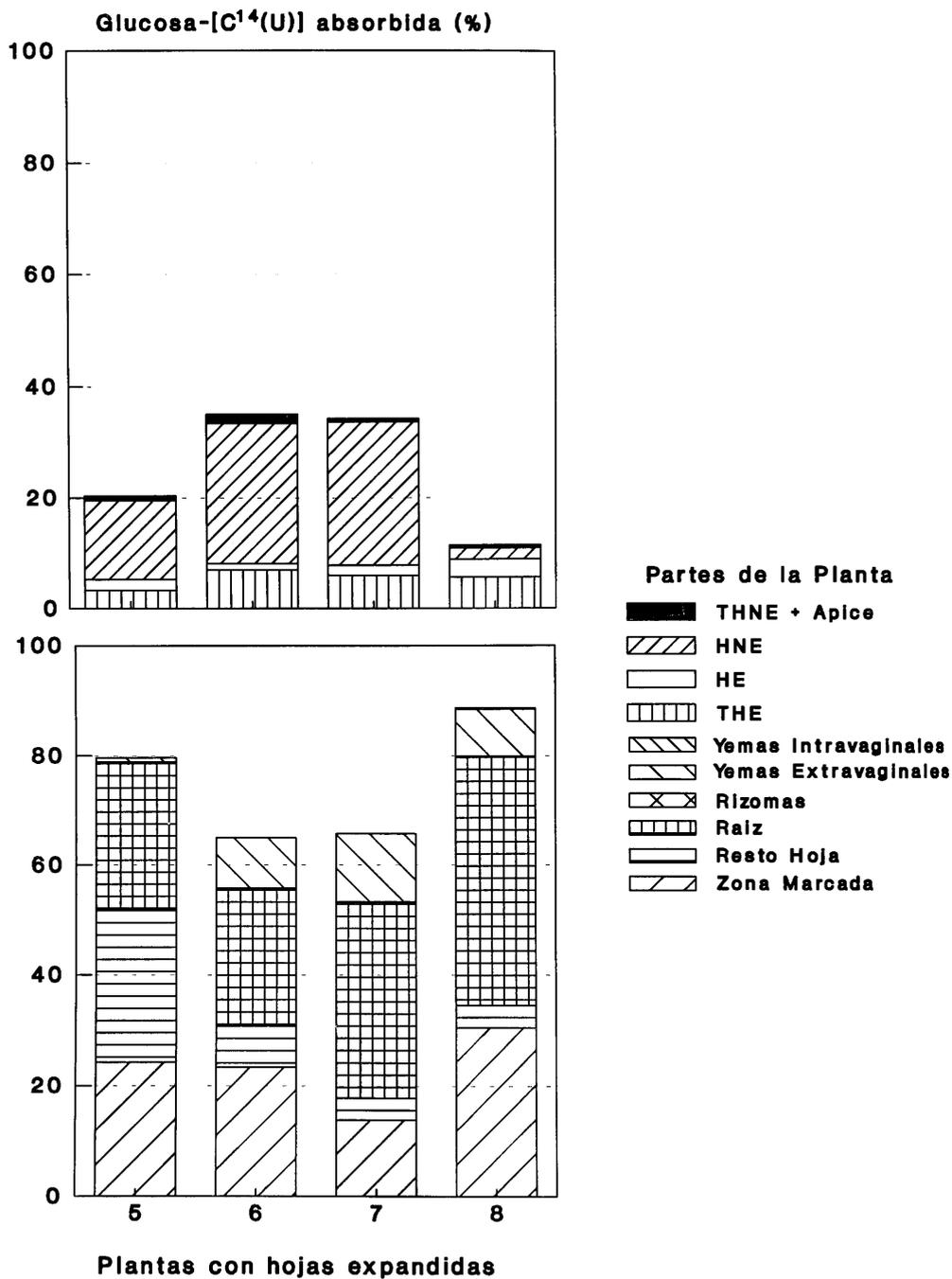


Figura 4. Traslado del C¹⁴ por la hoja seis durante su desarrollo. Absorción del C¹⁴ en las distintas estructuras de la planta.

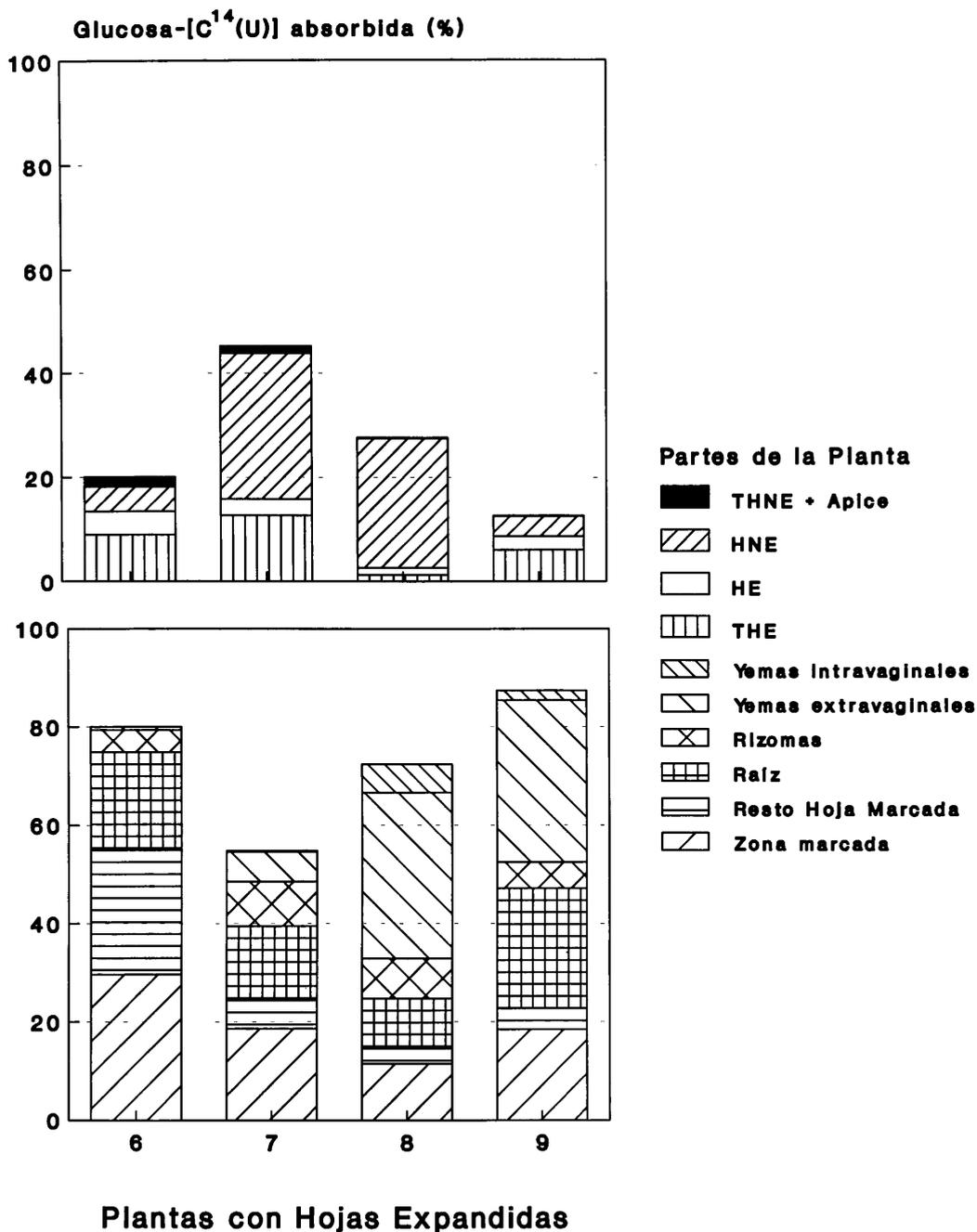


Figura 5. Traslado del C¹⁴ por la hoja siete durante su desarrollo. Absorción del C¹⁴ en las distintas estructuras de la planta.

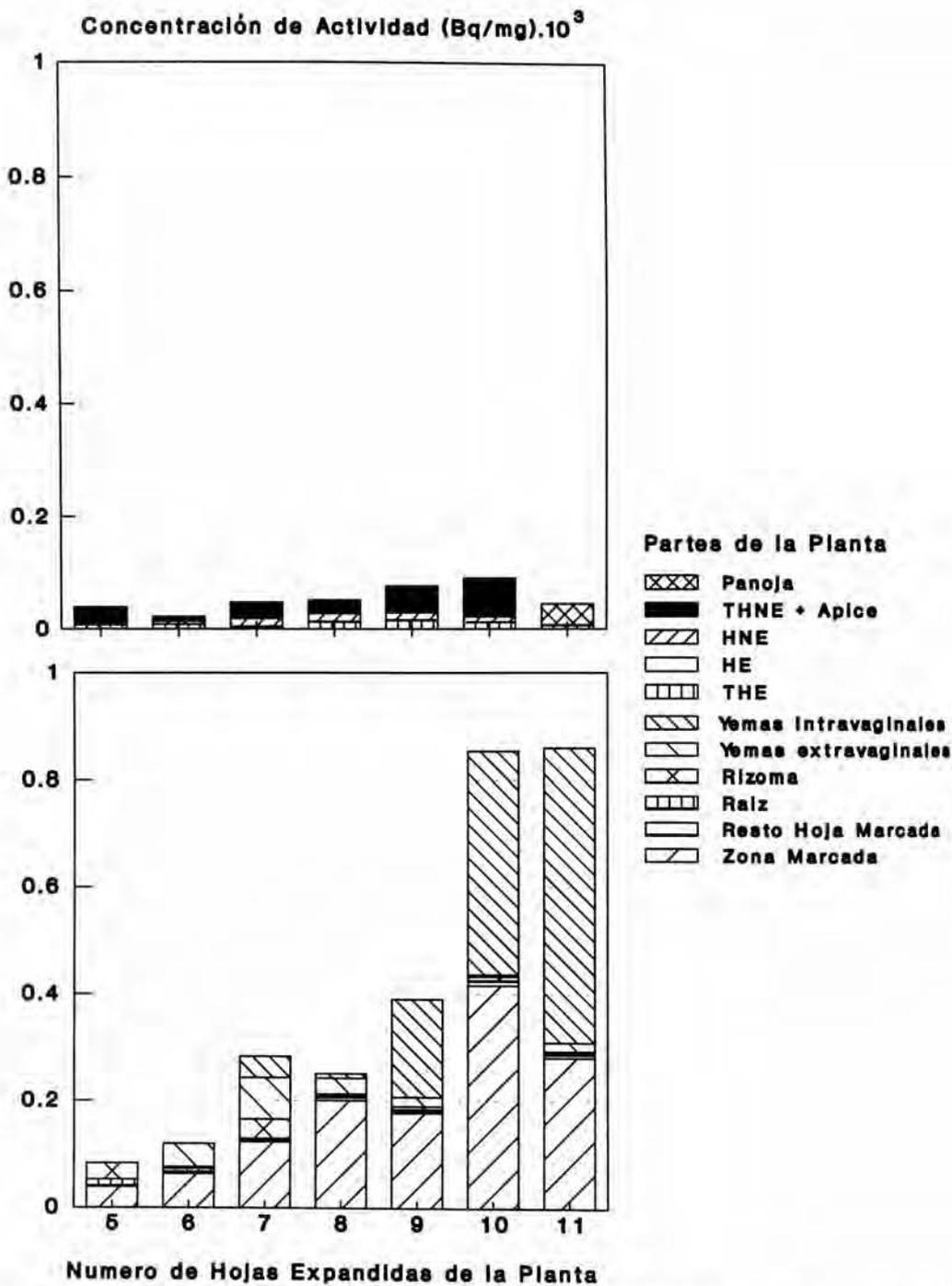


Figura 6. Traslado del C¹⁴ por la hoja nueve de plantas marcadas con glucosa-C¹⁴ y urea-C¹⁴. Absorción de C¹⁴ en las distintas estructuras de la planta.

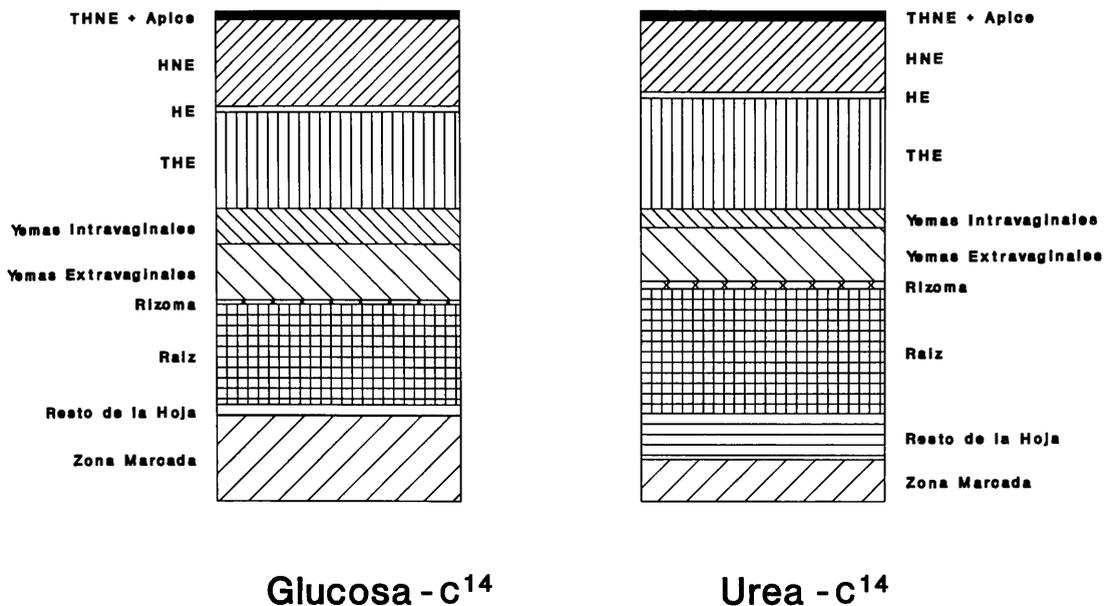


Figura 7. Concentración de actividad normalizada de las distintas partes de plantas que tenían diferente número de hojas recientemente expandidas.

BIBLIOGRAFIA

1. Asher, C.J. and D.G. Edwards. (1983) Modern solution culture techniques. Page 94 in A. Lauchli and R.L. Bielecki eds. Inorganic Plant Nutrition. *Encycl. of Plant Physiol.* Vol. 15 A. Springer - Verlag.
2. Caro R.A., V.A. Ciscato and Z.F. Piccini (1974). Metodología de Radiosótopos en el Laboratorio Moderno. Ed. Médica Panamericana. Vol.3 (2).
3. Fischer, K.S. and G.L. Wilson (1971). Studies of grain production in *Sorghum vulgare*. I. The contribution of pre-flowering photosynthesis to grain yield. *Austr. J. of Agric. Res.* 22, 33-37.
4. Fischer, K.S. and G.L. Wilson (1975). Studies of grain production in *Sorghum bicolor* (L.) Noench. III. The relative importance of assimilate supply, grain growth capacity and transport system. *Australian Journal of Agricultural Research* 26, 11-23.
5. *Herbicide Handbook of the Weed Science Society of America*. Sixth Edition. 1989.
6. Hoagland, D.R. & D.I. Arnon. 1950. The water culture method of growing plants without soil. *Calif. Agr. Exp. Sta. Circ.* 347. 32pp.
7. Holm L. (1969) Weed problems in developing countries. *Weed Sci* 17:113 - 118.
8. Rogan P.G. and D.L. Smith (1974) Patterns of translocation of ¹⁴C-labelled assimilates during vegetative growth of *Agropyron repens* (L.) Beauv. *Zeitschr. Pflanzenphysiologie* 73 (5), 405 - 414.
9. Sharma K.P. and B. Matia (1980) Sucrose metabolism *Sorghum vulgare* at ripening. *Physiol. Plant.* 48, 470 - 476.
10. Snedecor G.W. and W.G. Cochran (1980) Análisis de covarianza. *Métodos Estadísticos*. Compañía Editorial Continental, México. Pages 513 - 543.
11. Wardlaw I.F. (1990) *Tansley Rev.* N°27. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116:341

381.

12. Weddrespoon, I.M. and G.W. Burt (1974). Growth and development at three Johnsongrass selections. *Weed Sci.*, Vol 22: 319-322.
13. Turgeon R. (1989) The sink - source transition in leaves. *Annv. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40:119-138.
14. Zeigler, H. (1975). Nature of transported substances. Page 69 in M.H.Zimmerman and J.A. Milburn eds. *Transport in Plants I, Encycl. of Plant Physiol.*, Vol I, Springer-Verlag.