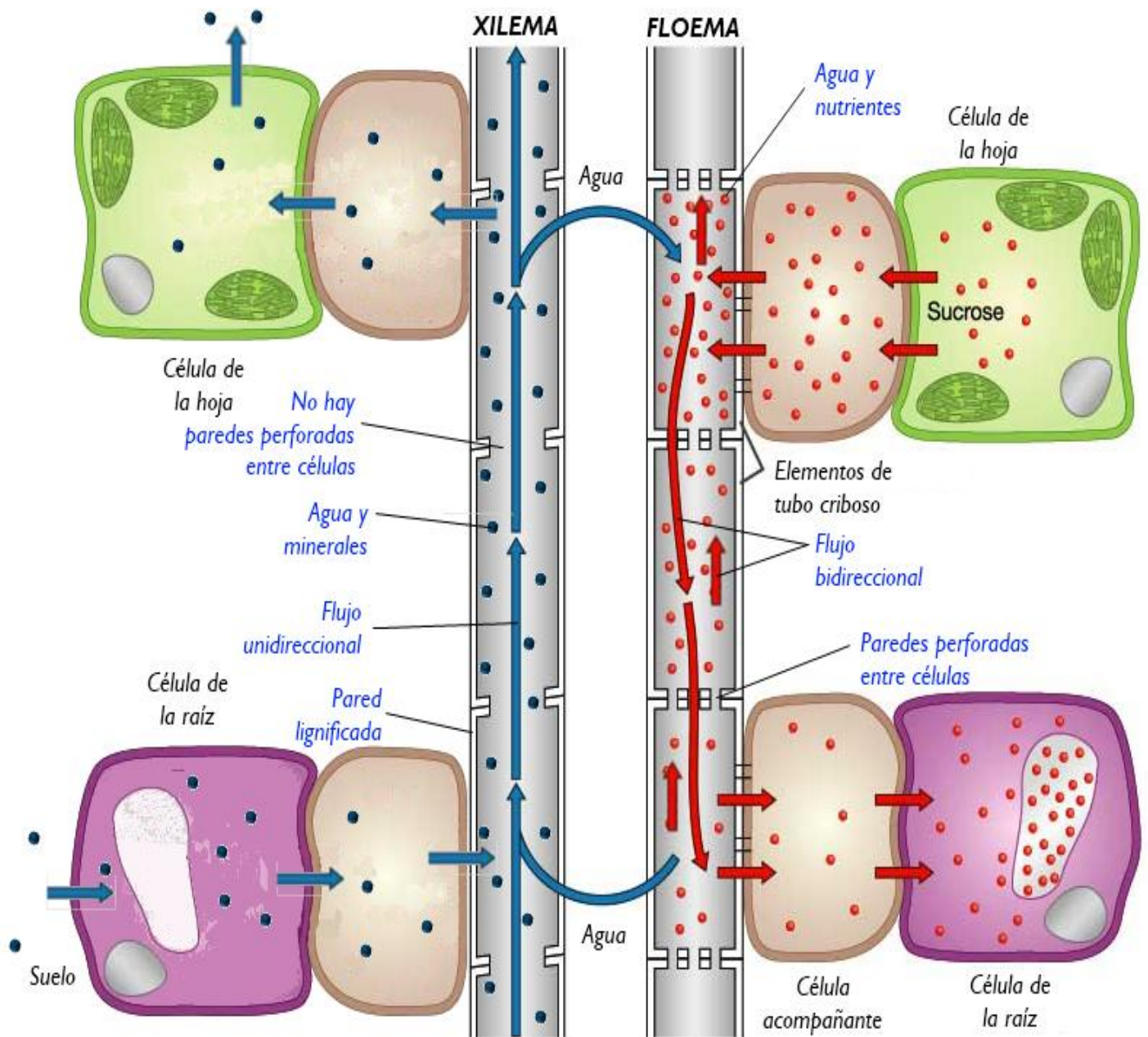


Unidad IV

Traslacion por floema. Sistema de transporte. Sustancias transportadas. Mecanismos de transporte. Organos productores y consumidores. Carga y descarga del sistema. Factores que afectan la translocación por floema.



Hasta ahora hemos hablado del transporte de agua y sales minerales, a través del xilema, pero el sistema de transporte de sustancias elaboradas dentro de la planta difiere del transporte por xilema. Los elementos conductores del floema son denominados *elementos del tubo criboso* y las células parenquimáticas funcionan como acompañantes. La característica más importante de los elementos del tubo criboso es la carencia de núcleo y de ribosomas en la célula y la disposición de los orgánulos celulares (RE, mitocondrias, cloroplastos, etc.) en la periferia de la célula.

Los elementos del tubo criboso están separados por placas cribosas, dispuestas transversal u oblicuamente. Contienen una sustancia más o menos viscosa, denominada mucílago, que se ha denominado **Proteína P** (phloem). Es un contenido muy característico de estas células, de disposición filamentosa en los elementos maduros, aunque su estructura puede variar, entre: amorfa, tubular, filamentosa, cristalina, dependiendo de la especie y el estado de madurez. Algunas actividades enzimáticas, como fosfatasa ácida y ATPasa han sido localizadas en la proteína P.

1. SUSTANCIAS TRANSPORTADAS POR FLOEMA

En la mayoría de las especies, además del agua, **los azúcares** (no reductores) constituyen la mayor parte de las sustancias transportadas por floema. En cuanto a la composición de azúcares del jugo floemático, pueden distinguirse tres tipos de plantas:

- * Especies con sacarosa como azúcar dominante, con pequeñas proporciones de oligosacáridos, tipo rafinosa. Son la mayoría de las especies analizadas. En casos como **Salix** la sacarosa representa el 98% del total de azúcares.

- * Especies con considerables cantidades de oligosacáridos, además de sacarosa, del tipo de la rafinosa (estaquiosa, verbascosa). Mirtaceas, Oleaceas, Verbenaceas.

- * Especies que contienen considerables cantidades de azúcar alcoholes, además de los azúcares antes mencionados, como manitol, sorbitol, mioinositol.

Hay especies que contienen hasta un 45% de compuestos nitrogenados. Los aminoácidos constituyen la fracción más importante de las **sustancias nitrogenadas** transportadas por floema. Por ej, ácido glutámico, ácido aspártico, glutamina, y asparagina son los más abundantes. Algunas especies poseen proporciones relativamente elevadas de serina.

En general todas las sustancias nitrogenadas de bajo peso molecular, pueden ser fácilmente transportadas por floema (ureidos, alcaloides). Se han detectado proteínas en el exudado de floema, en concentraciones que oscilan entre 0,1 y 3,6 mg.ml⁻¹. La proteína P constituye la fracción más importante de las proteínas analizadas, junto con las proteínas de tipo enzimático. Pero hay que aclarar que este tipo de compuestos, aunque forman parte del contenido floemático, no son transportados por los vasos.

La concentración de N total en el jugo floemático no es constante a lo largo del año, sino que presenta oscilaciones estacionales. En sauce, por ej, el contenido de N total es de 2

mg.ml⁻¹ al brotar las yemas; 1,2 mg.ml⁻¹ durante el desarrollo de las hojas; 0,3 mg.ml⁻¹ durante el verano y 1,3 mg.ml⁻¹ durante la movilización del N desde las hojas en otoño.

También se detecta un número importante de **ácidos orgánicos**, en gran cantidad de plantas. Por ej, ácido α-cetoglutarico, pirúvico, oxalacético, fumárico, succínico, malónico, oxálico, málico, cítrico, tartárico, siquímico, químico, glucónico; pero todos en concentraciones del orden de μg.ml⁻¹, por lo que se consideran un constituyente menor del jugo floemático.

La presencia de **reguladores del crecimiento (fitohormonas)** es de gran importancia en los procesos que estas sustancias controlan. La concentración de reguladores varía con las condiciones ambientales y con el estado de desarrollo de la planta. Entre ellas encontramos auxinas, giberelinas, citocininas, ácido abscísico, ácido salicílico, etc.

Otras sustancias que se han detectado son las **vitaminas**, como tiamina, niacina y ác. Ascórbico.

En algunos exudados se han detectado **lípidos** y sustancias de naturaleza esteroide.

Generalmente se considera al floema como conductor de sustancias orgánicas, pero también transporta **iones inorgánicos**, entre los cuales se ha detectado el K⁺ como predominante, además de Mg⁺², PO₄⁻, Cl⁻.



<http://www.etsmre.upv.es/varios/biologia/images/Libros/Moore.gif>

2. VELOCIDAD DE TRANSPORTE

Un método muy utilizado para medir la velocidad de transporte en floema, es seguir el movimiento de sustancias marcadoras (fluoresceína o isótopos radiactivos) a lo largo del tallo, en relación con el tiempo. Así se han obtenido valores entre 30 y 100 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ en plantas C-3 y más de 200 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ en plantas C-4.

También se han realizado estudios midiendo el aumento de peso seco en frutos o tubérculos, asumiendo que toda la transferencia de peso seco tiene lugar a través del floema. Por este método se han medido intensidades de transporte de 0,7 $\text{gr}\cdot\text{h}^{-1}$.

3. DIRECCION DE TRANSPORTE

Durante toda la vida de una planta hay un continuo transporte de solutos de una parte a otra. Hoy en día el transporte por floema es considerado en términos de movimiento entre órganos productores y consumidores.

Un **órgano productor** es aquel que funciona como sitio de producción o almacenamiento de sustancias orgánicas, fundamentalmente carbohidratos. La disponibilidad de estos compuestos excede a su utilización por parte del órgano en cuestión. Por ej, hojas maduras, cotiledones y endosperma de semillas en germinación, tejidos de reserva en tallo, hoja o raíz cuando están brotando.

Un **órgano consumidor** es aquel sitio de consumo de sustancias orgánicas, bien para la formación de nuevos órganos o para la acumulación de sustancias de reserva, como: meristemas, hojas jóvenes, endosperma y cotiledones de semillas en formación, tejidos de reserva de tallo, hoja o raíz cuando están almacenando sustancias.

El floema es la vía de unión entre productores y consumidores. El tamaño y las actividades metabólicas de estos órganos pueden ejercer una profunda influencia en el crecimiento y desarrollo vegetal. La dirección de movimiento de solutos desde las hojas es un reflejo de la distribución de los consumidores. Los solutos son transportados de forma prioritaria a las zonas de rápido crecimiento de la planta; yemas, hojas, tallos y raíces en crecimiento, semillas y frutos en desarrollo. Por lo tanto lo más seguro es afirmar que el modelo de distribución de solutos esta determinado por la posición que ocupan en la planta los órganos productores y consumidores.

Hay que considerar que el continuo cambio de "estatus" de los órganos productores y consumidores provoca una movilidad del modelo de distribución. Por ej:

- una planta de tomate en estado vegetativo debe distribuir sus nutrientes desde las hojas maduras, a los tejidos más jóvenes (meristemas y hojas); en cambio al ingresar al estado reproductivo sus consumidores principales serán las flores y luego los frutos. Como estos se hallan distribuidos por toda la planta, el movimiento es en todas direcciones.

- Una planta de papa en estado vegetativo, al crecer está desarrollando sus tubérculos, principales órganos consumidores. Al ingresar al estado reproductivo los tubérculos pasan a ser productores, suministrando nutrientes a los órganos reproductivos.

Parece obvio que el transporte por floema ocurre simultáneamente en ambos sentidos, acropétalo (hacia el ápice) o basipétalo (hacia la base), pero por conductos diferentes. En general el movimiento tangencial es nulo, solo ocurre en los puntos en que hay conexiones vasculares directas.

Por ej. Si se trata una hoja con un metabolito marcado, éste aparecerá exclusivamente en las hojas de un mismo lado, por encima o por debajo de la hoja tratada. Pero si se eliminan las hojas maduras (productores) de un lado de la planta, las hojas jóvenes (consumidores) de ese mismo lado comienzan a ser suministradas por órganos productores del lado opuesto de la planta. Hecho que pone en evidencia el transporte tangencial, que puede servir para mantener los suministros habituales en caso de algún accidente o enfermedad.

4. CARGA DEL FLOEMA

El primer paso en el transporte de solutos desde los órganos productores a los órganos consumidores, es su entrada activa y selectiva en el sistema conductor (carga del floema), mediante el cual las sustancias transportadas pueden acumularse en el floema, alcanzando una concentración superior a la que se encuentra fuera de los tubos cribosos.

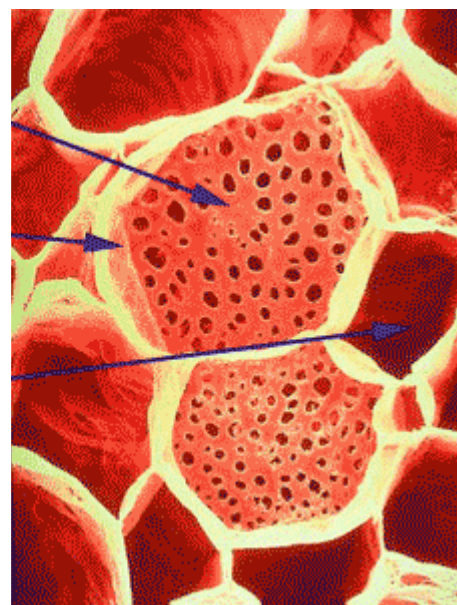
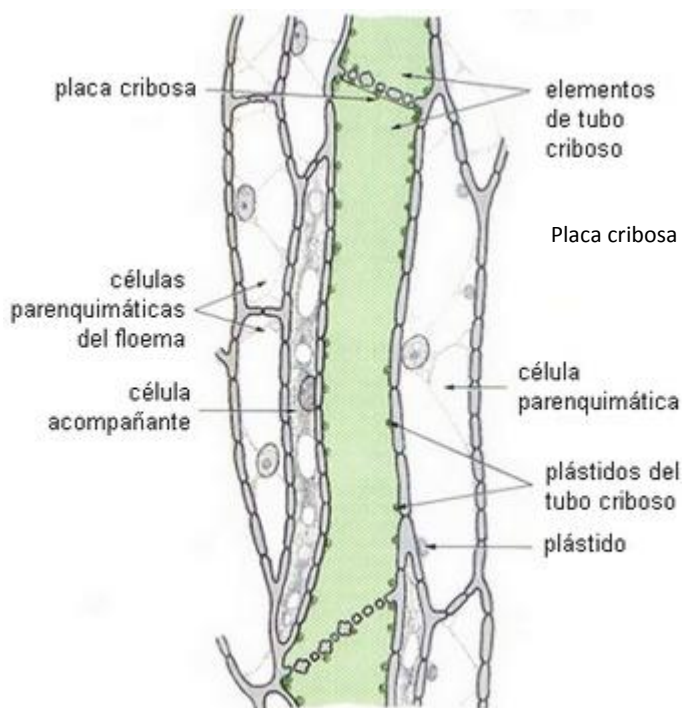


Fig. 1: Elementos del tubo criboso y placas

El sistema vascular de las hojas está especializado para la carga del floema y el transporte de solutos. Las venas principales sufren una serie de ramificaciones, de forma tal que las células del mesófilo nunca quedan más lejos del capilar más próximo, que 2 o 3 células de espesor.

Los elementos del tubo criboso están asociados a células parenquimáticas, muy especializadas: las células acompañantes, que generalmente se originan a partir de la misma célula meristemática que los elementos cribosos. Ambos presentan numerosas conexiones, mediante poros en las paredes laterales o plasmodesmos (ver figura).

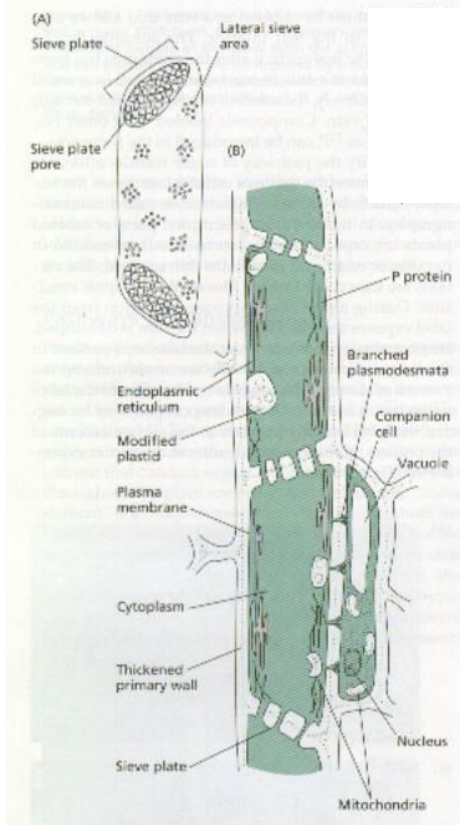


Fig. 2: Perforaciones del tubo criboso

Las células acompañantes conservan sus núcleos, poseen gran cantidad de ribosomas y mitocondrias, al igual que cloroplastos.

El transporte de azúcares desde las células del mesófilo hasta las venulas menores dura varios minutos y puede ocurrir por simplasto, atravesando los espacios metabólicos y pasando de célula en célula o por el apoplasto. Cada vez hay más evidencia experimental que indica que en algún momento de la ruta de transporte, la sacarosa sale al apoplasto, desde donde es activamente cargada en el complejo célula acompañante-elemento criboso. El lugar en el que los azúcares dejan el apoplasto y pasan al simplasto, probablemente a nivel de las células acompañantes, es el lugar de carga.

Según las experiencias realizadas en las décadas del 70 y del 80, parecería que el azúcar es secretado activamente de las células del mesófilo (simplasto) a los tubos cribosos. Los azúcares salen con facilidad de las células mesofílicas y floemáticas al apoplasto,

pero estas células tienen una gran capacidad de recuperar las moléculas de sacarosa, mediante el cotransporte acoplado de H^+ . Los H^+ se bombean hacia fuera, a través del plasmalema, utilizando energía del ATP y una enzima ATPasa. Cuando los H^+ difunden de regreso a la célula, su desplazamiento se acopla a una proteína portadora, la cual lleva sacarosa y otros azúcares al interior de la célula, en forma conjunta con los H^+ .

El transporte de azúcares es muy selectivo, ya que ciertos azúcares no reductores, como la sacarosa o estaquiosa pasan fácilmente, mientras que la glucosa o fructosa (reductores) no pueden ingresar al sistema de transporte. La vía del simplasto predomina en las especies que traslocan elevadas cantidades de rafinosa o estaquiosa. Estos azúcares se sintetizan a partir de sacarosa y esto ocurre mayoritariamente en las células intermediarias que rodean los elementos cribosos. De esta forma se mantiene una difusión gradacional (gradiente de difusión) de sacarosa desde el mesófilo a la célula intermediaria. Rafinosa y estaquiosa son moléculas más grandes y no difunden de regreso a la célula del mesófilo.

Finalmente los azúcares acumulados en las células acompañantes difunden pasivamente al tubo criboso, a través de los plasmodesmos.

Hay evidencias experimentales que confirman que la sacarosa no sufre ningún cambio durante la carga del floema, pero es necesario el gasto de energía para que ocurra el proceso.

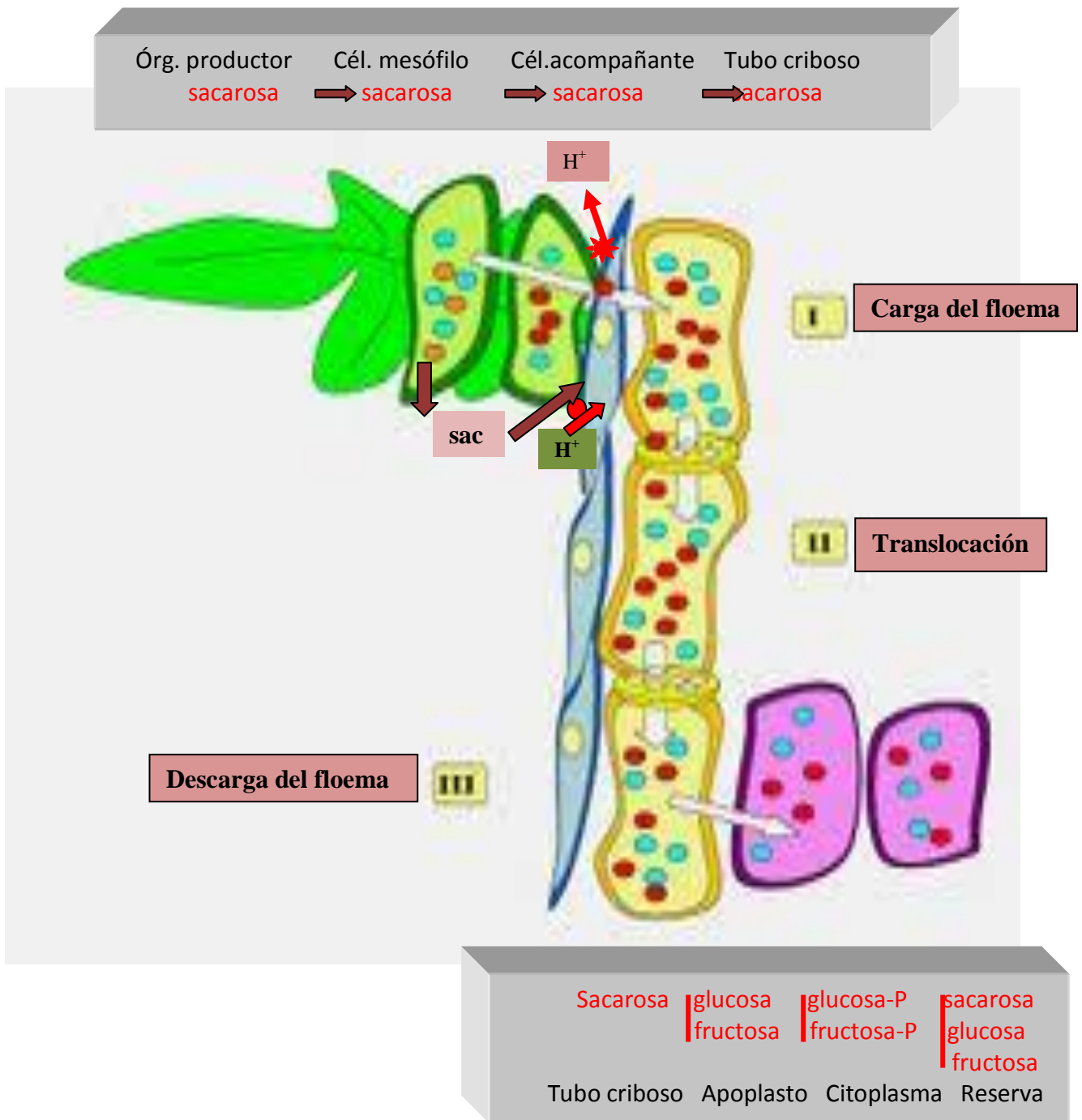
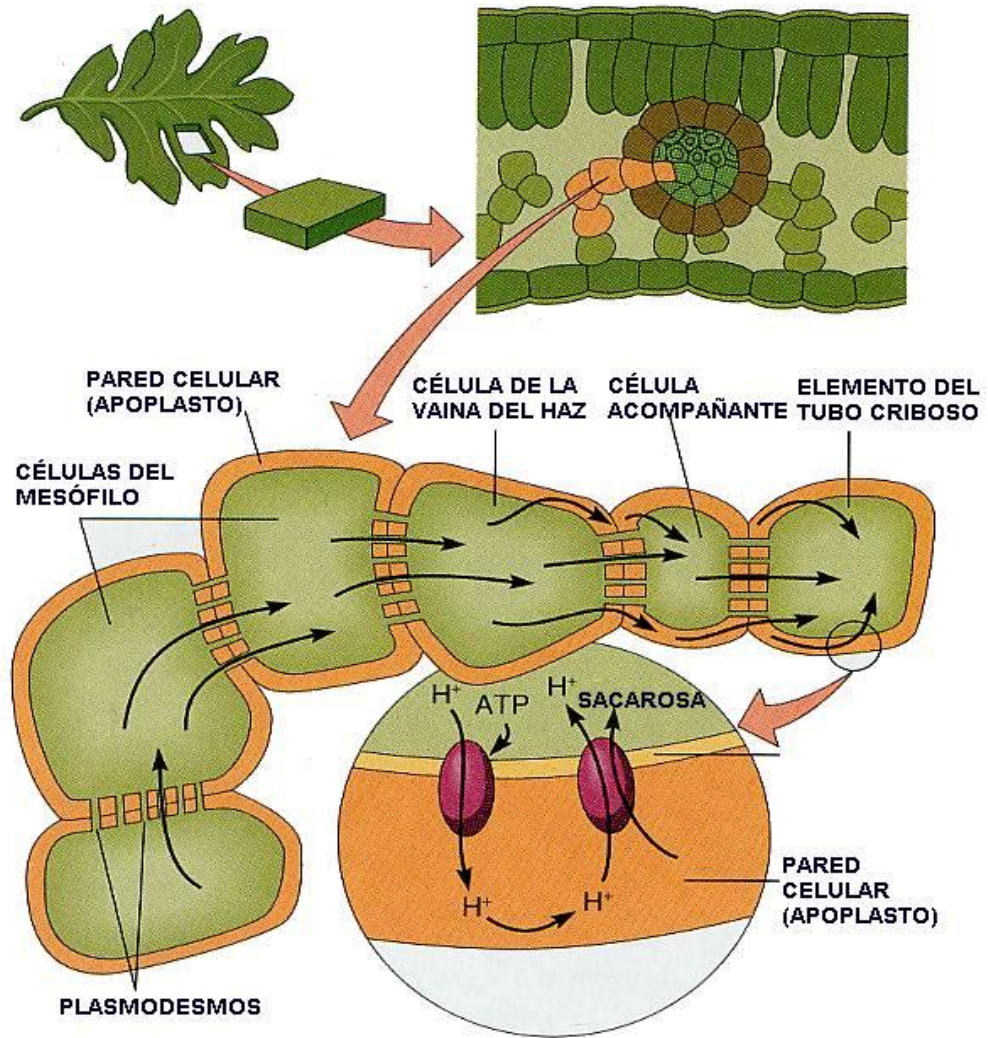


Fig. 3: Esquema de carga y descarga del Floema



[Figura modificada de Moore, R., Clark, W.D. & Vodopich, D.S. (1998). *Botany*. 2nd ed., WCB McGraw-Hill].

Fig. 4: Vías de circulación de sacarosa para la carga del Floema

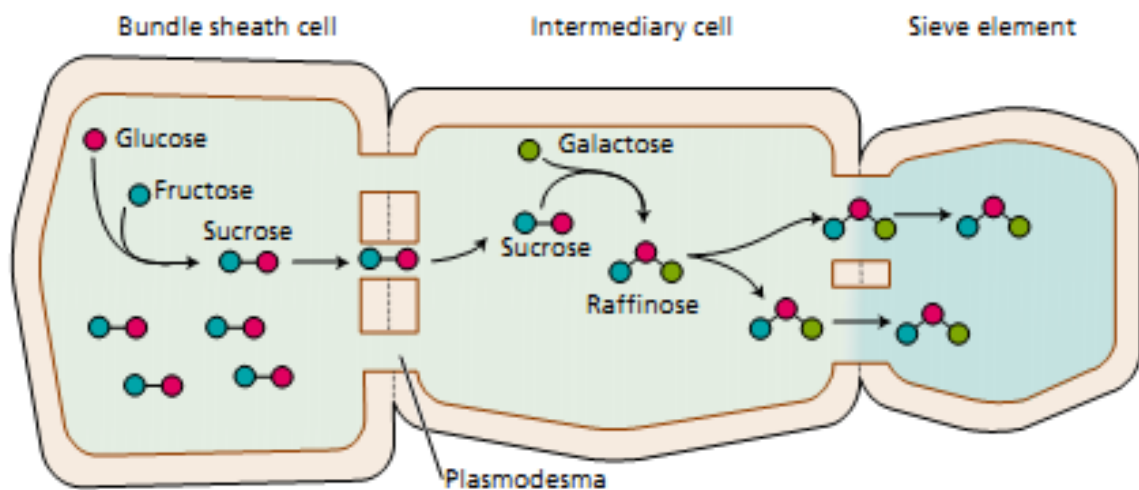


Fig. 5: Vías de circulación de rafinosa para la carga del Floema

5. DESCARGA DEL FLOEMA

La sacarosa transportada por floema, necesita ser hidrolizada por una invertasa, durante el proceso de descarga, en el órgano consumidor, para evitar su reflujo hacia el tubo criboso. La descarga es por la vía del simplasto y se lleva a cabo por transporte pasivo, por diferencias de concentración. Si el órgano donde se descarga la sacarosa es un órgano en crecimiento (hojas, raíces), la baja concentración de sacarosa se mantiene por su consumo a través de la respiración. Si es un órgano de reserva que almacena polímeros, como almidón o proteínas, se reduce por conversión, entonces el proceso de descarga es activo.

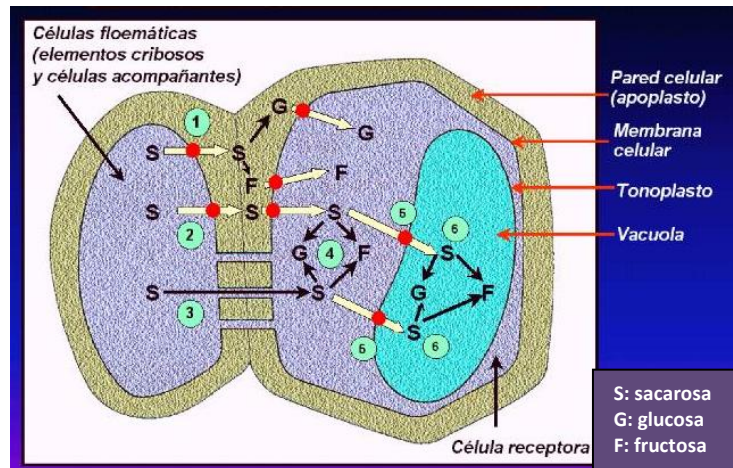


Fig. 6: Descarga del Floema

6. MECANISMO DE TRANSPORTE

El modelo de transporte más aceptado es el mecanismo llamado de **flujo por presión** o de **Münch**. Fue propuesto por Münch en 1926, en Alemania. Es un modelo sencillo, basado en el funcionamiento de dos osmómetros (A y B), conectados entre sí por un tubo y sumergidos en soluciones de Ψ_w igual.

El osmómetro **A** contiene una solución más concentrada que la solución circundante, por lo tanto el agua ingresa por ósmosis, aumentando la presión hidrostática interna. El aumento de presión hidrostática eleva el nivel de la solución contenida en **A**, forzando al líquido a circular por el conducto, hacia **B**. Esta presión se transfiere al osmómetro **B**, provocándole un aumento de Ψ_w con respecto a la solución que lo rodea y generando así una salida de agua a través de la membrana.

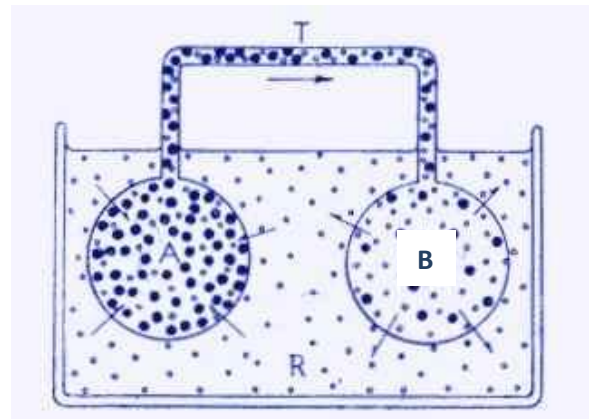


Fig. 7: Osmómetro de Münch

Este fenómeno alivia la presión en el sistema, por lo que más agua se difunde hacia el osmómetro **A**, desde la solución circundante. El resultado es un flujo masivo de solución a través del conducto, entre ambos osmómetros. El flujo masivo cesa cuando se ha movilizado suficiente soluto desde **A** hacia **B**, para igualar los Ψ_w de ambos.

Münch sugirió que las plantas poseen un sistema comparable, pero con ciertas ventajas. Los elementos cribosos cercanos a las células fuente (productoras) serían análogos al osmómetro A (**source cell** en fig.) y la concentración se mantiene siempre alta en ellos,

debido a su condición de productores. El extremo del sistema floemático que transfiere los productos a otras células, para su utilización o almacenamiento (consumidores), constituye el osmómetro B (**sink cell** en fig.), que mantiene siempre baja su concentración. El canal comunicante entre productores y consumidores es el sistema floemático. Las soluciones de los alrededores son la del apoplasto, ya sea de paredes celulares o de xilema.

El flujo a través de los conductos, es pasivo, ocurre en respuesta a gradientes de presión, causados por la difusión osmótica de agua hacia el interior de dichos tubos, en el extremo productor y hacia fuera de ellos en el extremo consumidor.

No hay bombeo activo de la solución a lo largo de la ruta del floema, pero se requiere de cierto metabolismo para mantener las condiciones que permiten el flujo (**carga del floema**).

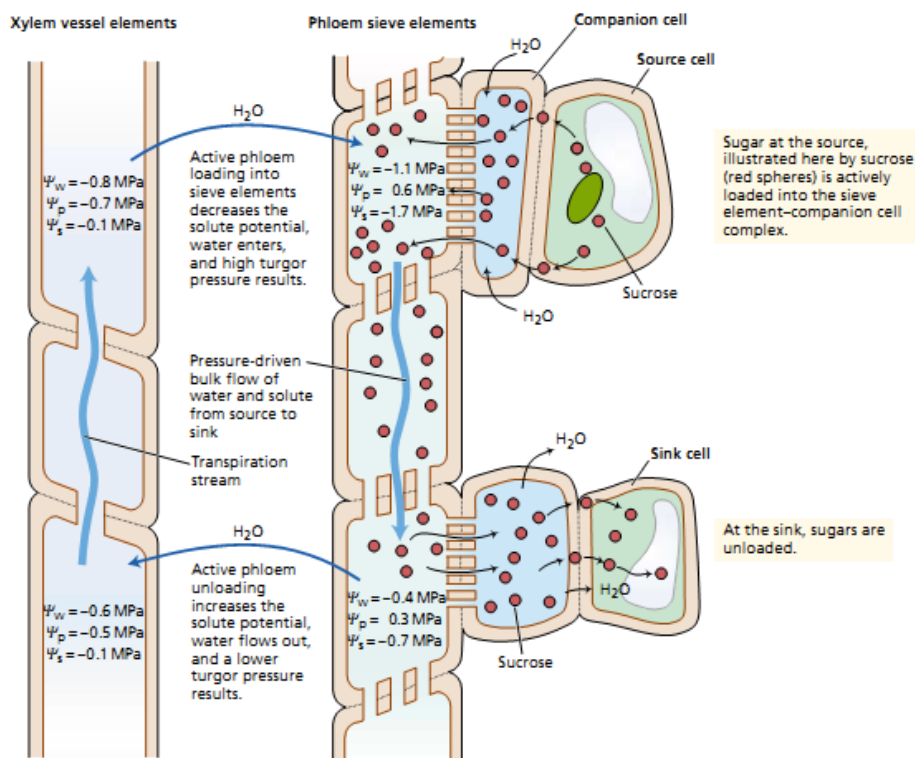


Fig. 8: Juego de presiones que permite la circulación del floema

7. EFECTO DE LOS FACTORES AMBIENTALES

Los factores ambientales que más han demostrado afectar la intensidad del transporte y distribución de solutos, son aquellos capaces de afectar al órgano productor, al consumidor o al sistema conductor.

Luz: Uno de los efectos fundamentales de la luz, está asociado a la fotosíntesis, es decir a la actividad del órgano productor, llegándose a valores de 25% en oscuridad.

Ψ_w : Uno de los efectos de la falta de agua sería en forma indirecta, afectando la intensidad fotosintética y, consecuentemente el proceso de carga del floema. Pero también hay evidencias sobre efectos directos en el transporte de solutos. La caída del potencial hídrico conduce a una caída en el flujo de exudación de sacarosa, a la vez que ocasiona un retardo en el transporte, debido al aumento en la viscosidad de la solución transportada.

Temperatura: Plantas tratadas a diferentes temperaturas presentan un rango óptimo para el transporte de sustancias elaboradas entre los 20 y 30 °C. Por debajo de 10 °C y por encima de 40 °C, el transporte es inhibido considerablemente. Esta respuesta a la temperatura demuestra que es un proceso que depende del suministro de energía, ya que se obtienen valores de $Q_{10} = 2 - 3$.

$$Q_{10} = \frac{\text{intensidad del proceso a } T^{\circ}\text{C} + 10}{\text{intensidad del proceso a } T^{\circ}\text{C}}$$

Q_{10} = Incremento de la velocidad de reacción de un determinado proceso, provocado por un aumento en 10 °C de la temperatura. (Se considera un estándar arbitrario de 10 °C para determinar la sensibilidad de una reacción biológica).

Si el valor es $Q_{10} = 2$, esto indica que la velocidad de reacción estudiada se duplica con un aumento de 10 °C, si es $Q_{10} = 3$, se triplica. Si el intervalo de T° analizado no es exactamente de 10 °C se debe considerar la ecuación de Van't Hoff:

$$Q_{10} = \left[\frac{k_2}{k_1} \right]^{10/t_2 - t_1}$$

Donde: k_2 y k_1 son las constantes de velocidad a las temperaturas t_2 y t_1 , respectivamente.

De esta forma se transforma la ecuación para expresar el resultado como si la variación de T° fuera de 10 °C, aunque puede haber sido mayor o menor.

BIBLIOGRAFIA

Salisbury, F. & Ross, C. 1994. Fisiología Vegetal. Ed. Interamericana

Taiz, L & Zeiger, E. 1998. Plant Physiology. Sinauer Assoc. Inc. Pub. Sunderland, Massachusetts-2da Edición