

- Células cribosas
- Elementos de los tubos cribosos

Se distinguen por el grado de diferenciación de sus áreas cribosas y por la distribución de las áreas sobre la pared celular. Desde un punto de vista filogenético, se considera a las células cribosas como precursoras de los elementos de los tubos cribosos.

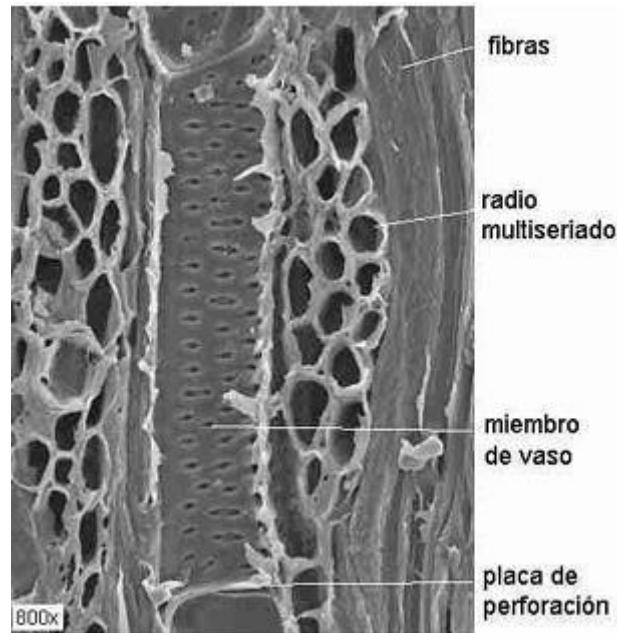
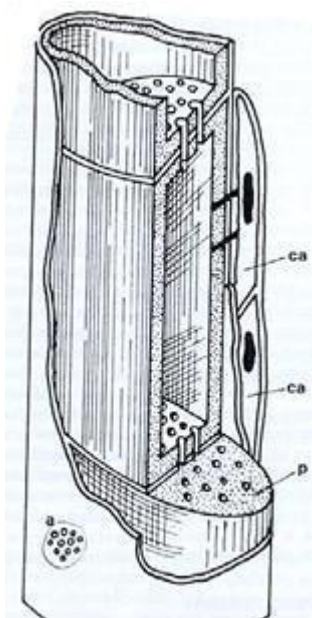


Figura 67.- Elementos del floema. Nótese las perforaciones de la tráquea



Otros componentes básicos del floema son:

- Las células parenquimáticas (células acompañantes, células albuminosas, parénquima floemático,...)
- Fibras
- Esclereidas

Figura 68.- Representación esquemática de un criboso y sus células acompañantes. Ca: células acompañantes, p: placa cribosa; a: área cribosa.

En los elementos cribosos se encuentra una sustancia más o menos viscosa, denominada originalmente mucílago (smile) y hoy denominada, dado su naturaleza proteica, **proteína -P** (phloem-protein).



Fig. 69.- corte transversal de floema y sus estructuras.

Es un componente muy característico del protoplasto de los elementos de los tubos cribosos de dicotiledóneas, mientras que su aparición en monocotiledóneas es muy esporádica.

Ocupa una posición parietal en el elemento criboso maduro. Puede presentarse bajo forma amorfa, tubular, filamentosa o cristalina, dependiendo de la especie y del estado de diferenciación del elemento criboso.

Algunos autores dicen que esta **proteína-p** se localiza en los elementos maduros taponando los poros, mientras que otros dicen que la **proteína-p** en los poros es artefacto de la metodología.

El Floema Como Sistema Conductor De Solutos.

La actividad metabólica de los diferentes órganos (o partes de órganos vegetales) requiere el aporte de fotoasimilados en cantidades diversas (**Figura 68**). En algunos casos, los procedentes de la actividad fotosintética de ese órgano, o bien de la hidrólisis de reservas acumuladas previamente en él, pueden satisfacer y sobrepasar los niveles señalados por estas necesidades; el órgano se autoabastece y está en condiciones de *exportar* fotoasimilados. En otros casos, el órgano puede ser claramente deficitario y debe *importar* fotoasimilados. El transporte de fotoasimilados a larga distancia, de un órgano a otro, se denomina **translocación** y se lleva a cabo, en general, por el *floema*

Los fotoasimilados (sustancias sintetizadas a partir del CO₂ y de la energía solar) son empleados por las células para la obtención de energía metabólica, para los procesos de biosíntesis celular, o son almacenados para ser usados posteriormente.

El xilema y el floema juntos forman un sistema vascular continuo que penetra prácticamente en todas las partes de la planta. Así como el agua y los solutos inorgánicos ascienden a través del xilema, o corriente de transpiración, los azúcares manufacturados durante la fotosíntesis salen de la hoja a través del floema, o *corriente de asimilables* (**Figura 70**) hacia lugares donde se utilizan, como el vástago en crecimiento y la caliptra de la raíz, y a lugares de almacenamiento como frutos, semillas y el parénquima de almacenamiento de tallos y raíces.

Diagrama de la hoja que muestra los caminos seguidos por las moléculas de agua de la corriente de transpiración a medida que se mueven desde el xilema de un vaso menor hacia las células mesofíticas, se evaporan de las superficies de las paredes de las células mesofíticas, y se difunden después fuera de la hoja a través de un estoma abierto (líneas continuas). También se muestran los caminos seguidos por las moléculas de azúcar producidas durante la fotosíntesis a medida que se mueven desde las células mesofíticas al floema del mismo vaso y entran en la corriente de asimilación. Se cree que las moléculas de azúcar producidas en el parénquima en empalizada se dirigen al parénquima esponjoso y después lateralmente al floema a través de las células esponjosas.

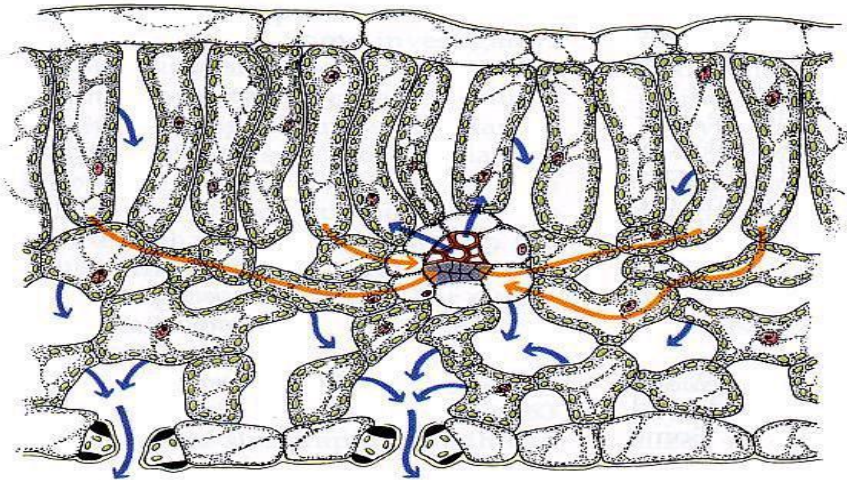


Figura 70.- Diagrama que muestra los elementos básicos en la circulación del agua, iones inorgánicos, y fotoasimilados en la planta.

El agua y los iones inorgánicos que absorbe la raíz se mueven hacia arriba por el xilema en la corriente de transpiración. Parte se mueve lateralmente hacia los tejidos de la raíz y del tallo, mientras que otra parte es transportada hacia zonas de la planta en crecimiento y hojas maduras. En las hojas, cantidades sustanciales de agua e iones inorgánicos son transferidos al floema y son exportados con sacarosa y la corriente de asimilación. Las partes de la planta en crecimiento, que son relativamente inefectivas capturando agua a través de la transpiración, reciben muchos de sus nutrientes y agua vía el floema. El agua y los solutos que entran en las raíces en el floema se pueden transferir al xilema y ser recirculados en la corriente de transpiración. La letra A indica sitios especializados en la absorción y asimilación de materias primas del entorno. C y D designan sitios de carga y descarga, respectivamente, e I, puntos principales de intercambio entre el xilema y el floema.

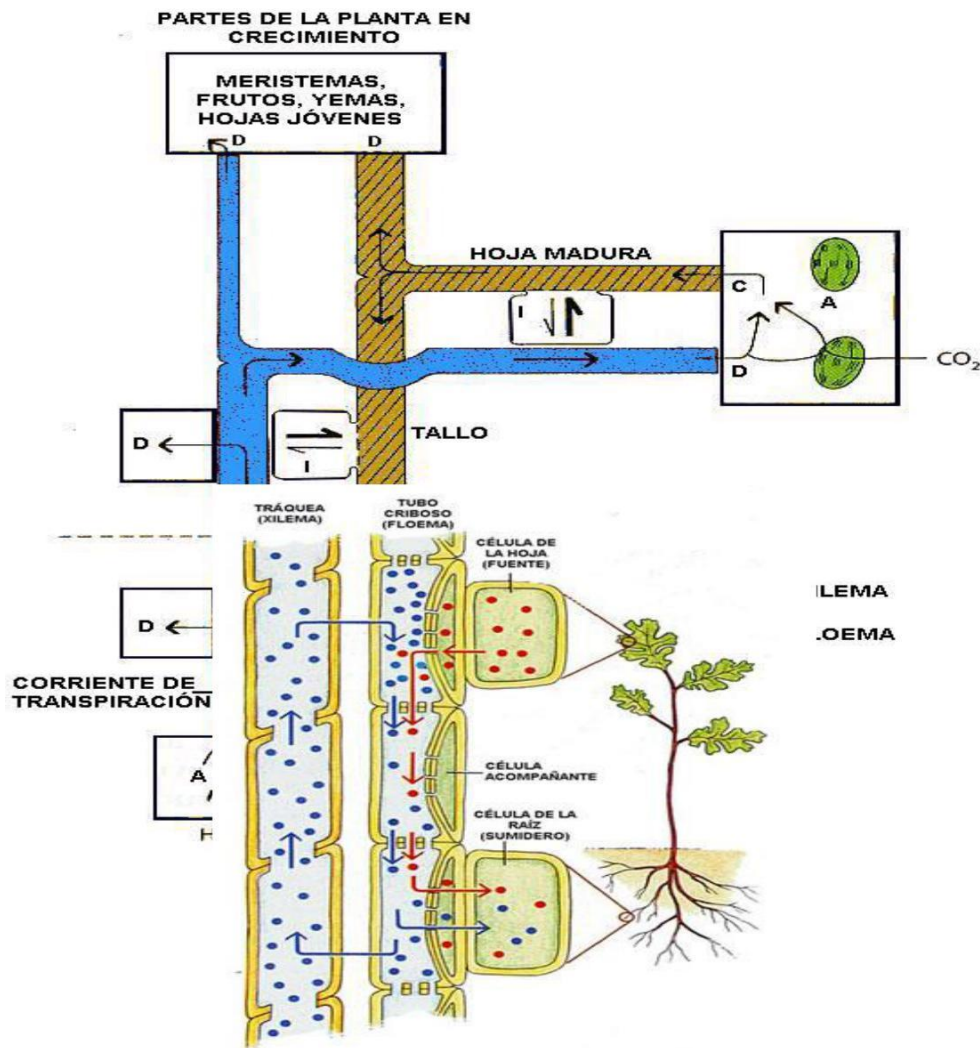


Figura 71.- Las células conductoras del floema de las Angiospermas son los elementos cribosos que carecen de núcleo y de la mayoría de los orgánulos, pero son ricos en una proteína filamentosa específica del floema, llamada proteína P. Los elementos cribosos forman series longitudinales llamadas tubos cribosos.

Los elementos cribosos presentan poros, que forman áreas cribosas en las paredes laterales, y placas cribosas en las paredes transversales. Las placas cribosas posibilitan la comunicación y amplia continuidad citoplasmática entre elementos cribosos de un mismo tubo criboso (**Figura 72**).

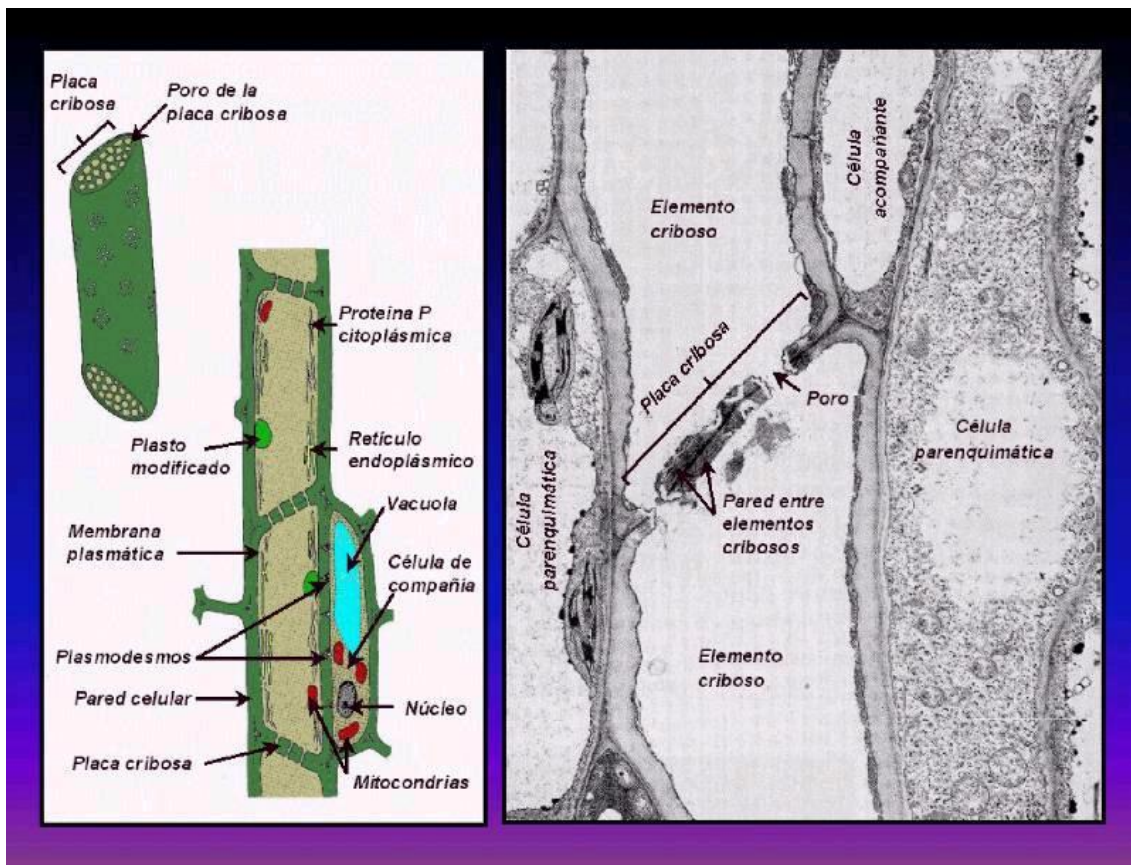


Figura 72.- Tejido del floema y Estructura interna de los tubos cribosos.
 En la izquierda podemos observar un esquema de los elementos de los tubos cribosos. En la derecha se observa una micrografía electrónica de transmisión de una placa cribosa en sección longitudinal.

El floema es el tejido conductor especializado en la translocación de fotoasimilados. El movimiento de este contenido puede ser tanto ascendente como descendente y sus diferentes componentes pueden moverse en sentidos contrarios, aún dentro de un mismo haz conductor.

SUSTANCIAS QUE SE TRASLADAN POR EL FLOEMA

El conocimiento de la naturaleza química de las sustancias transportadas por el floema es muy interesante por varios aspectos:

- Permite una mejor comprensión de las relaciones metabólicas entre las diferentes partes de una planta durante su desarrollo.
- Puede dar algunas indicaciones sobre el mecanismo de transporte.
- El conocimiento de qué sustancias pueden y cuales no pueden ser transportadas por el floema es de gran utilidad para el uso de herbicidas y fertilizantes adecuados.

Uno de los métodos más antiguos para determinar las sustancias transportadas por el floema consiste en una simple incisión en la corteza que interese los elementos conductores funcionales del mismo. Este método puede ser bueno con especies arbóreas, pero no sirve con las herbáceas. Tampoco sirve en las plantas con células cribosas como las gimnospermas.

La técnica del estilete de áfidos también suministra por exudación jugo flemático; el problema principal es el de obtener cantidades suficientes de exudado para poder realizar análisis relevantes.

Estudios con marcadores radioactivos, muestran como el transporte descendente de iones es realizado a través del floema, y también un transporte ascendente aunque muy poco. Biddulph y Markle (1944) estudiaron la procedencia de estos iones y concluyeron que los iones que son movilizados a través del floema no tienen relación la absorción de la raíz, sino que proceden de las hojas que movilizan los nutrientes para ser reutilizados por hojas jóvenes, inmediatamente antes de que comiencen a caer.

Agua, Azúcares: principalmente sacarosa, (rafinosa, estaquinosa), Sustancias nitrogenadas como aminoácidos y amidas, Ácidos orgánicos: pirúvico, oxalacético, cítrico, málico; sustancias inorgánicas: Sulfatos, K, Mg, P, Cl; Hormonas (auxinas, giberelinas, ABA, citocininas); pesticidas, otros reguladores del crecimiento;

Materia seca 100-125 mg/ml

Sacarosa 80-126

Azúcares reductores ausentes

Proteína 1, 45, 2,20

Aminoácidos 5,2

(glutámico, Cetoácidos) 2-3

(málico) Fosfato

Sulfato

Cloruro

Nitrato

Bicarbonato

Potasio

Sodio

Calcio

Magnesio

Amonio

GIBERELINAS

CITOQUININAS ATP

pH 8-8,2

CARACTERIZACION DEL TRANSPORTE

Las necesidades de una planta son distintas dependiendo de la etapa de vida en la que se encuentre. Preferentemente el floema tiene sentido descendente o basípeto. Se transporta de los órganos productores a los consumidores. Dependiendo de la época del año y de las necesidades existe la posibilidad de realizar transporte ascendente.

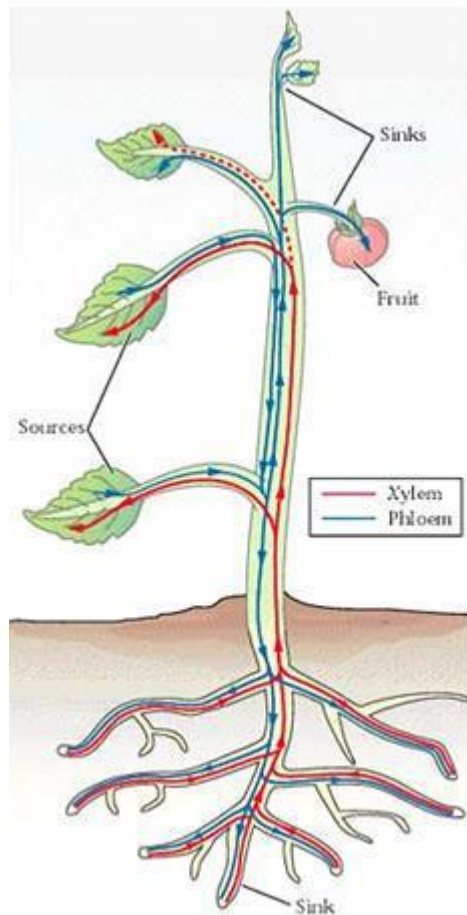


Fig.73.- Transporte por el Floema y xilema.

Mediante el uso de isótopos en experimentos de pulso y caza se comprobó que el transporte es bidireccional aunque dependiendo de la topótesis (localización del órgano) preferentemente puede existir un transporte ascendente o descendente.

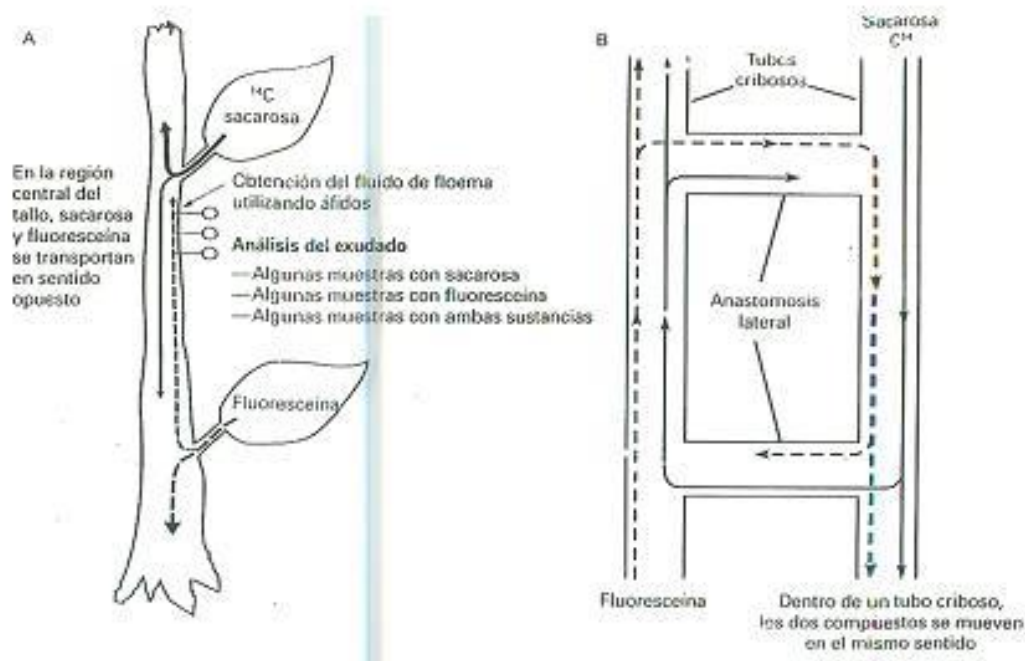


Figura 74.- A) Dispositivo experimental para demostrar el transporte bidireccional en el floema. B) Explicación para la presencia simultánea de ambas sustancias en el exudado de un elemento criboso, compatible con el transporte unidireccional de todas las sustancias en el mismo.

Las células cribosas van a ser el canal conductor de fotoasimilados, y desde la perspectiva de diferenciación, existe una autofagia creciente en estas células. En el proceso de diferenciación, las coordenadas celulares marcan la expresión diferencial de genes.

En células o elementos floemáticos inmaduros se necesita que el área quede despejado y que se produzcan conexiones con otros elementos. Esto da lugar a una degeneración progresiva de todos los componentes celulares. Desaparecen vacuolas, se pierden ribosomas y solo queda el núcleo. Todos los orgánulos van a quedar apartados a la región lateral de la célula. Este espesamiento recibe el nombre de placa nacarada. La pared celular permanece íntegra y permanece funcional la membrana.

MECANISMO DE TRANSPORTE POR EL FLOEMA

Dependiendo de la zona del tubo en la que nos encontremos funcionan mecanismos distintos. Hay mecanismos activos y pasivos:

Pasivos – Son aquellos en los cuales no se gasta energía al transportar al fotoasimilado al floema.

Activos- Requieren gasto energético en la propia translocación.

Mecanismos pasivos

- **Difusión.** La difusión por sí sola no justifica las necesidades en cada área del tubo. Los cambios de potencial osmótico favorecen el trasiego de solutos, ya que existe una demanda de agua en el floema y el agua actúa como elemento de transporte. Tiene que haber otros mecanismos que ayuden a estos.
- **Flujo interfacial** La proteína P, en determinadas especies, puede tener un papel determinado en elementos maduros localizándose a lo largo de los elementos cribosos. Esto unido al flujo de presión y el hecho de que la proteína es contráctil (por lo que provoca trasiego de elementos) justificará una posibilidad de transporte bidireccional.
- **Flujo de presión** En una zona productora los fotoasimilados pasan al torrente floemático provocando una disminución de potencial osmótico y, por lo tanto, también de potencial hídrico, la cual induce una demanda de agua que proviene directamente del xilema o de las células parenquimáticas de los alrededores, por lo que aumenta el potencial de presión en los tubos cribosos de la zona. En la zona consumidora se están consumiendo fotoasimilados y disminuye por tanto el potencial de presión. Esta diferencia de potencial de presión (flujo de presión) entre productor y consumidor provoca el desplazamiento por el floema; lo que provoca definitivamente es un flujo

en masa. El agua que saldría fuera del tubo criboso a nivel de consumidor pasa al xilema y es de nuevo transportada hacia las hojas.

Hipótesis del flujo a presión

- Propuesta originalmente en 1927 por el fisiólogo vegetal alemán **Ernst Münch**, y modificada desde entonces, la hipótesis de flujo de presión es claramente la más sencilla y, hoy en día, la explicación más extendida y aceptada del transporte de asimilables a grandes distancias a través de los tubos cribosos. Es la explicación más sencilla porque sólo depende de la ósmosis como fuerza que impulsa el transporte de asimilables.
- Dicho en pocas palabras, la *hipótesis de flujo de presión* afirma que los asimilables son transportados de fuente a sumidero a lo largo de un *gradiente de presión de turgencia desarrollado osmóticamente*.
 - ✓ El principio fundamental de esta hipótesis se puede ilustrar con un sencillo modelo físico que consiste en ampollas, o células osmóticas, permeables sólo al agua y conectadas por tubos de vidrio (**Figura 75**) Inicialmente, la primera ampolla (A) contiene una solución de azúcar más concentrada que la de la segunda ampolla (B). Cuando estas ampollas interconectadas se meten en

el agua, ésta entrará en la primera ampolla por ósmosis, incrementando así su presión de turgencia. Esta presión se transmitirá a través del tubo a la segunda ampolla, haciendo que la solución de azúcar se mueva en volumen, o en masa, hacia la segunda ampolla, haciendo salir el agua de ésta. Si la segunda ampolla está conectada con una tercera que contiene una concentración de sacarosa menor que la de la segunda, la solución fluirá de la segunda a la tercera por el mismo proceso, y así indefinidamente siguiendo el gradiente de presión turgente.

- ✓
Nótese que la hipótesis de flujo de presión asigna a los tubos cribosos un papel *pasivo* en el movimiento de la solución de azúcar a través de ellos. El transporte activo está también implicado en el mecanismo de flujo de presión; no obstante, no está directamente relacionado con el transporte a grandes distancias a través de los tubos cribosos, sino más bien con la carga y posible descarga de azúcares y otras sustancias dentro y fuera de los tubos cribosos en las fuentes y sumideros (**Figura 74**) Una evidencia considerable indica que la fuerza que impulsa la acumulación de sacarosa (carga del floema) en la fuente es suministrada por una bomba de protones activada por ATP y mediada por ATPasa en la membrana citoplasmática, que implica un sistema de cotransporte sacarosa-protón ("simporte"). La energía metabólica necesaria para la carga y descarga es consumida por las células acompañantes o las células del parénquima que bordean los tubos cribosos, más que por los tubos cribosos. Hasta hace poco se asumía que la carga se daba a través de la membrana citoplasmática de la célula acompañante que luego transfería el azúcar a su tubo criboso asociado vía las múltiples conexiones plasmodésmicas de su pared común. Ahora parece, no obstante, que algunos tubos cribosos son capaces de cargarse ellos mismos, siendo el sitio de transporte activo sus membranas citoplasmáticas. Cualquiera que sea el caso, el tubo criboso maduro depende de su célula acompañante o de las células del parénquima vecinas para la mayoría de sus necesidades energéticas.
- ✓
La carga del floema es un proceso selectivo. Como se mencionó previamente, la sacarosa es con mucho el azúcar más comúnmente transportado; además, todos los azúcares que se encuentran en la savia de los tubos cribosos son azúcares no reductores. Ciertos aminoácidos e iones son también cargados selectivamente al floema.

Mecanismo del flujo por presión que se cree actúa en la planta. Los círculos grises representan moléculas de glúcidos y los negros moléculas de agua. Los azúcares fotosintetizados son cargados activamente en el tubo criboso a partir de la fuente (célula de una hoja). Con la mayor concentración de azúcar, el potencial hídrico decrece y el agua del xilema entra en el tubo criboso por

ósmosis. El azúcar es extraído (descargado) en el sumidero, y la concentración de azúcar disminuye; el resultado de esto es que el potencial hídrico aumenta, y el agua abandona el tubo criboso. Con el movimiento del agua hacia dentro del tubo criboso en la fuente y hacia fuera de él en el sumidero, las moléculas de azúcar son transportadas pasivamente a lo largo del gradiente de concentración y el gradiente de presión hidrostática entre la fuente y el sumidero. A, flujo de la solución de azúcar entre la fuente y el sumidero; B, flujo de agua en la corriente de transpiración; C, flujo de agua entre el xilema y el floema en la zona fuente; y D, flujo de agua entre el floema y el xilema en la zona sumidero.

FLUJO POR PRESIÓN O FLUJO MASAL (MODELO DE MUNCH)

Flujo por presión explica el desplazamiento de la savia elaborada debido a la existencia de un gradiente de presión entre la fuente y el sumidero. La fuente es una zona de elevada presión hidrostática debido a la alta concentración de azúcares, mientras que el sumidero es una zona de baja presión hidrostática debido a que su concentración de azúcares es menor.

Mecanismo de transporte en el floema. Hipótesis de Münch.

A lo largo de los años se han propuesto diferentes mecanismos para explicar el transporte de productos asimilables en los tubos cribosos del floema. Probablemente el primero fue el de **difusión**, seguido del de **corriente citoplasmática**. La difusión y la corriente citoplasmática normales, del tipo que se encuentra en las células de las plantas superiores, fueron en gran parte abandonados como posibles mecanismos de translocación cuando se supo que las velocidades del transporte de asimilables (típicamente 50 a 100 centímetros por hora) eran demasiado altas para que cualquiera de estos fenómenos justificara el transporte a grandes distancias vía los tubos cribosos.

Se han propuesto hipótesis alternativas para explicar el mecanismo de transporte en el floema, pero sólo una, la **hipótesis de flujo de presión**, justifica satisfactoria y prácticamente todos los datos obtenidos en estudios experimentales y estructurales del floema. Todas las otras hipótesis tienen serias deficiencias.

En la planta, la sacarosa producida por la fotosíntesis en una hoja es secretada activamente a los tubos cribosos menores. Este proceso activo, llamado **Carga De Floema**, disminuye el potencial hídrico en el tubo criboso y hace que el agua que está entrando a la hoja por la corriente de transpiración penetre en el tubo criboso por ósmosis. Con el movimiento de agua al tubo criboso de esta fuente, la sacarosa es transportada pasivamente por el agua a un sumidero, como una raíz de almacenamiento donde la sacarosa es extraída (descargada) del tubo criboso (Descarga Floemática). La extracción de sacarosa provoca un aumento del potencial hídrico en el tubo criboso del sumidero y el movimiento subsiguiente del agua fuera de él en ese lugar. La sacarosa puede ser utilizada o almacenada en el sumidero, pero la mayor parte del agua regresa al xilema y recircula en la corriente de transpiración.

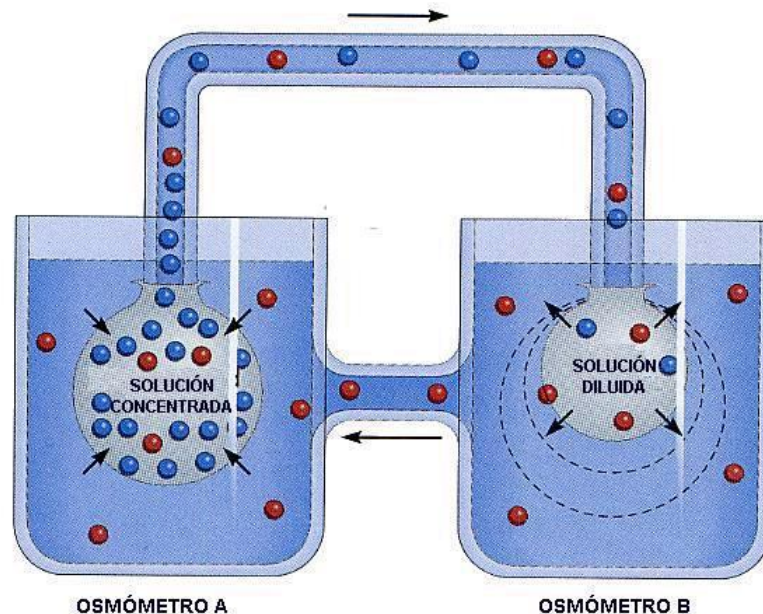


Figura 75.- El modelo de Münch del mecanismo básico del flujo a presión. A y B son células osmóticas. A, contiene una concentración más alta de sacarosa que B. Ambos osmómetros se encuentran sumergidos en cubetas con agua y conectados por un tubo de vidrio. El agua entra en A por ósmosis, incrementando así la presión de turgencia y empujando la solución de azúcar hacia el osmómetro B.

Mecanismos activos

Teoría electroosmótica: Esta teoría da un papel a la proteína P que tapona los poros. La carga de esa proteína P es negativa y en el entorno existe una presencia significativa de K^+ . Existe un trasiego entre elementos cribosos y células acompañantes. La entrada de cationes facilita la apertura física de los espacios ocupados con proteína P permitiendo el trasiego de esos cationes.

- **Transporte bidireccional:** En los tubos no solo encontramos proteína P, sino que también aparecen otras proteínas más largas y de naturaleza contráctil que pueden favorecer el establecimiento de distintos compartimentos dentro del mismo elemento floemático. Esto podría facilitar el transporte bidireccional a través de un mismo elemento floemático.

CORRIENTES CITOPASMÁTICA: Movimiento del citoplasma dentro de las células. Funciona como un sistema de transporte interno para mover sustancias esenciales a través de la célula y en los organismos unicelulares, como la AMEBA, es responsable del movimiento de la célula entera (movimiento celular).

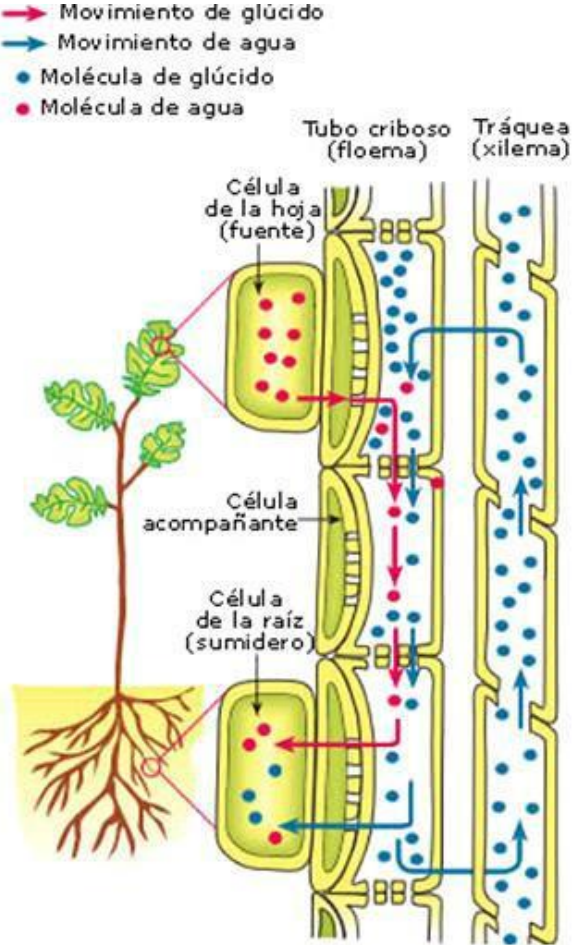


Figura 76.- Mecanismo de flujo de presión generado osmóticamente.

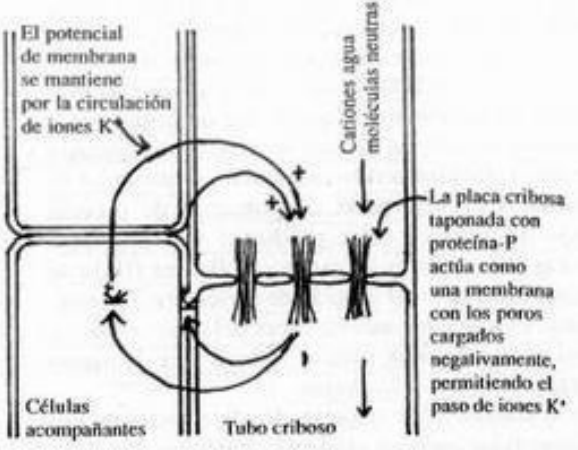


Figura 77.- Esquema del funcionamiento de la hipótesis electro osmótica.

MECANISMOS DE CARGA Y DESCARGA DEL FLOEMA

Se realizan en órganos productores, que van a ser preferentemente las láminas foliares. Los fotoasimilados se generan en las células fotosintéticas y tienen que ser incorporados a la corriente floemática. Las células que constituyen el floema se ramifican de tal manera que las células parenquimáticas no se van a encontrar separadas más de 2 o 4 células del floema. Próximo al floema existen células diferentes a las parenquimáticas que se conocen como *células intermediarias* o *células de transferencia*.

La transferencia de las células del mesófilo al floema está asegurada por las pequeñas distancias.

Las *células de transferencia* presentan una maquinaria bioquímica diferente a la del resto, y presenta mayor cantidad de plasmodesmos. La presencia de plasmodesmos se suele dar mayoritariamente en las proximidades del floema, aunque también hay plasmodesmos en contacto con las células del mesófilo.

El mecanismo de carga del floema se produce mediante la acumulación de sacarosa y azúcares a través de las células Intermediarias. La carga incluye el trasiego de fotoasimilados y la inclusión de estos fotoasimilados a lo largo de los elementos cribosos del floema.

Para que el proceso se realice en forma adecuada, en las células intermediarias se va a poder acumular sacarosa contragradiante (cotransporte sacarosa/H⁺ mediante potencial electroquímico, ATPasa) provocando cambios de potencial osmótico, insuflar los fotoasimilados al transporte.

El trasiego de sacarosa en la hoja hasta los elementos del floema se realiza mediante 2 vías:

- Vía apoplástica
- Vía simplástica

En la **vía simplástica**, la sacarosa se mueve a través de las células del mesófilo, y dependiendo de las necesidades de la planta se puede cargar directamente al floema o bien a las células intermediarias para administrarla o almacenarla. (Sería contragradiante). Un mecanismo alternativo es la posibilidad de generar azúcares más complejos (estatososa, rafinosa). Estas moléculas son más grandes que el tamaño del plasmodesmo y no pueden atravesarlo, con lo que las células los almacenan en su interior. Así se controla el trasiego de la vía simplasto.

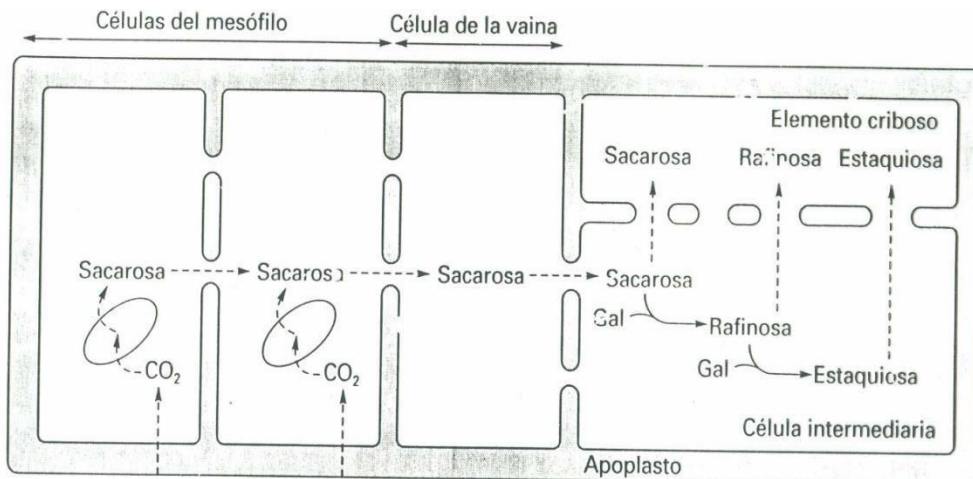


Figura 78.- Carga simplástica del floema

En la **vía apoplásto** habría un trasiego de la sacarosa y otros compuestos hasta la célula intermediaria.

A partir de aquí hay un mecanismo para transferir la sacarosa al floema. El proceso se ve apoyado por H^+ /ATPasa. La utilización de anticuerpos monoclonales permite encontrar H^+ /ATPasa en esas células. Ocurre un proceso de polarización de membranas y a partir de aquí va a poder generar un antiporte sacarosa-protones. Debido a ello el pH del floema es básico, ya que hay una salida de protones y entrada de sacarosa. La participación de K^+ también interviene en el establecimiento de cargas. Así consiguen entrar los fotoasimilados al floema.

El modelo de carga simplástica del floema podría ser el mecanismo original de transporte, mientras que la carga apoplástica sería un proceso evolutivo posterior, posiblemente para permitir un crecimiento más efectivo en áreas con bajas temperaturas, debido a la sensibilidad que presentan los plasmodesmos a las mismas.

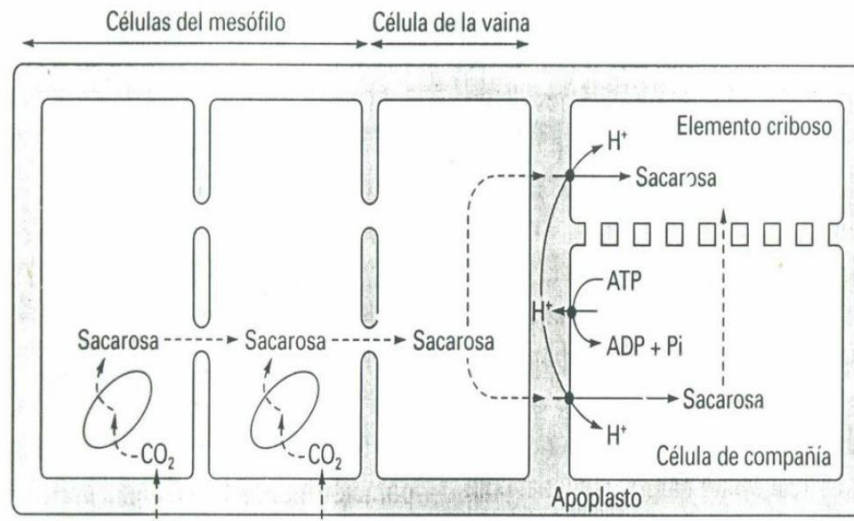


Figura 79.- Carga apoplástica del floema

Por lo que respecta a la **descarga del floema**, este proceso ha sido mucho menos estudiado, aunque se ha sugerido que el paso limitante puede ser la actividad de una invertasa ácida localizada en el apoplasto, que actuaría como una válvula de reflujo para evitar una recarga del floema con sacarosa. Subsecuentemente habría un cotransporte de las hexosas

resultantes/ H^+ hacia el citoplasma de las células del órgano consumidor. Tampoco puede destacarse la existencia de un mecanismo de cotransporte sacarosa/ H^+ . La acumulación de sacarosa en la vacuola parece tener lugar

por un mecanismo antiport sacarosa/ H^+ . La energía para este proceso sería suministrada por una ATPasa localizada en el tonoplasto que translocaría protones hacia el interior de la vacuola. Una última posibilidad es que la sacarosa pase directamente desde el elemento criboso a las células del parénquima vascular del órgano consumidor a través de los plasmodesmos.

Carga floemática.

Etapas:

- Las triosas fosfatos formadas por fotosíntesis se transportan desde el cloroplasto al citoplasma donde se convierten en sacarosa.
- La sacarosa se mueve desde las células del mesófilo hasta la vecindad de los elementos cribosos presentes en los pequeños vasos conductores de las hojas.
 - ✓ Este transporte se realiza a través de dos o tres células en lo que se llama **transporte a corta distancia**.
- En la tercera etapa, denominada **carga floemática**, la sacarosa se incorpora en los elementos cribosos (**Figura 79**)

Modelo del proceso de carga floemática. De acuerdo con este modelo, los H^+ son primero bombeados hacia el exterior de los tubos cribosos, usando para ello la energía del ATP. A continuación, se incorpora la sacarosa en su interior por cotransporte simporte.

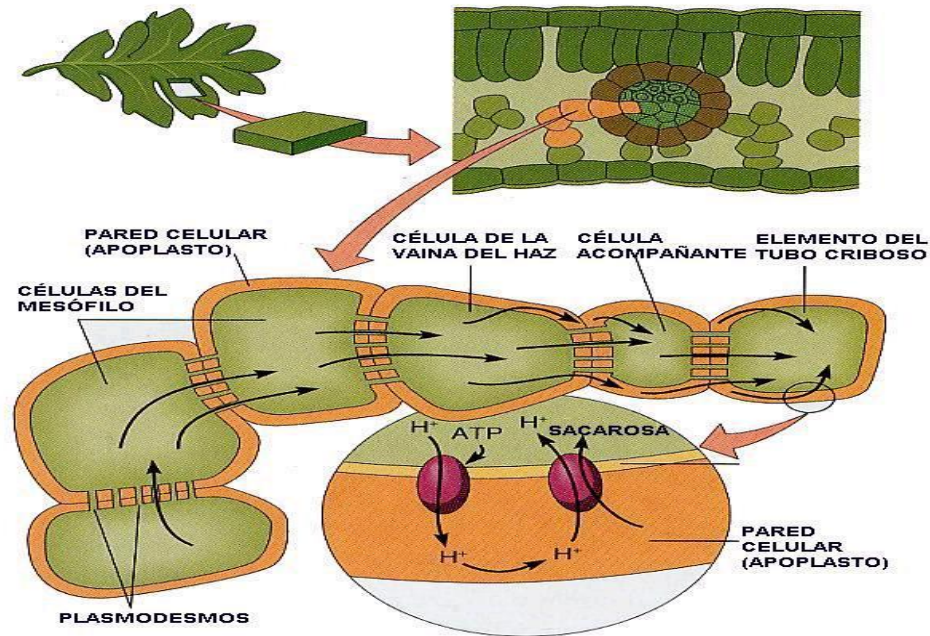


Figura 80.- Detalle de una carga floemática en una hoja.

- Dentro de los elementos cribosos, los fotoasimilados se exportan hacia las zonas sumideros: **transporte a larga distancia**.
- La carga floemática de los fotoasimilados requiere **energía metabólica**.
 - ✓ En las células de los órganos fuente los fotoasimilados se encuentran en menor concentración que la encontrada en los elementos cribosos relacionados con ellas.
 - ✓ En la remolacha azucarera: la presión osmótica de las células del mesófilo es de unos 1.3 MPa, mientras que la medida en los elementos cribosos es de 3.0 MPa.
 - ✓ Esta diferencia se debe fundamentalmente a la acumulación de sacarosa en los elementos cribosos.
 - ✓ La acumulación en contra de gradiente se realiza con gasto de energía metabólica: por **transporte activo**.
 - ✓ La vía de transporte desde las células del mesófilo hasta los elementos cribosos es parcialmente apoplástica (**Figura 80**).
 - ✓ El camino simplástico a través de los plasmodesmos también ocurre pero en menor proporción.

- ✓ La sacarosa, en su mayor parte, pasa al apoplasto en el mesófilo o más tarde, salida que es favorecida por la **concentración de K^+** en el apoplasto.
- ✓ Desde allí se incorpora al simplasto en la célula acompañante o en el elemento criboso por **cotransporte activo**, facilitado por una **ATPasa** de membrana que expulsa H^+ y provoca la entrada de K^+ al simplasto.
- ✓ Otras sustancias que se encuentran en menor concentración, como las hormonas, se cargan pasivamente.

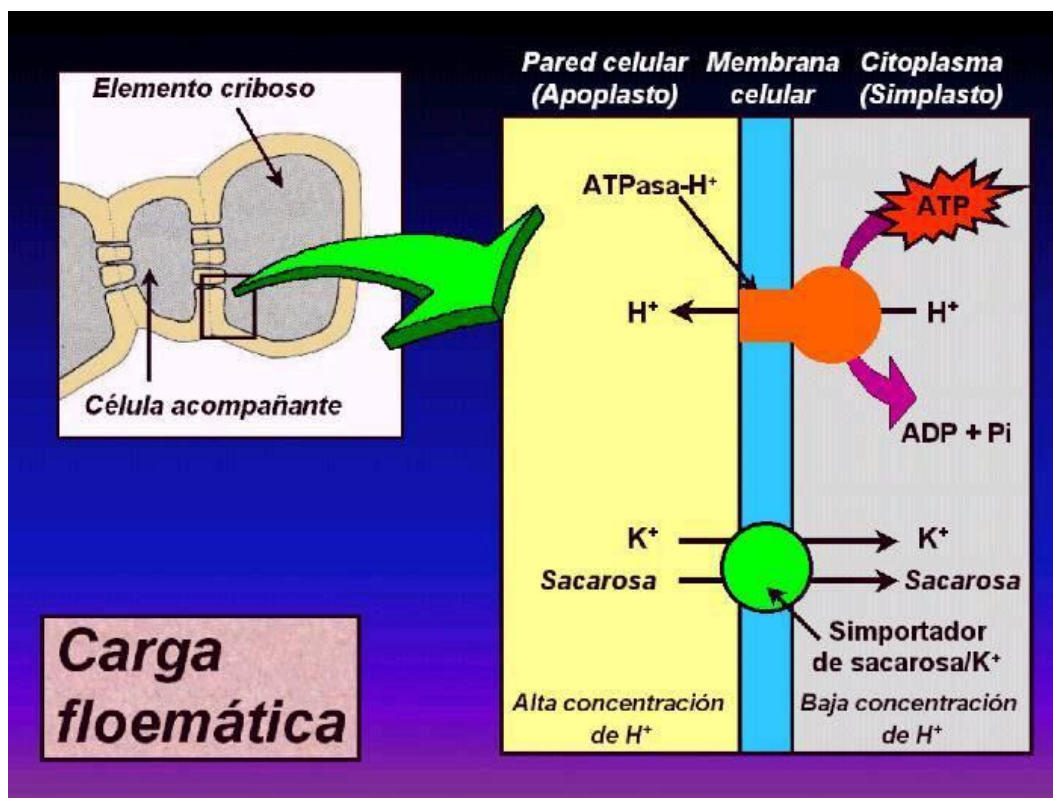


Figura 81.- Esquema del proceso de carga floemática que se produce en los tubos cribosos. Esta carga es por transporte activo ya que se consumen ATP para extraer H^+ del tubo criboso y crear así un gradiente electroquímico que permite la entrada de la sacarosa por cotransporte.

2.- La descarga floemática.

- Se lleva a cabo en los órganos sumidero o consumidores.
- El camino desde el elemento criboso hasta la célula donde el soluto se metabolizará puede ser simplástico o apoplástico; en ambos casos, la descarga dependerá de la actividad metabólica (**Figura 82**).
 - ✓ Si los *sumideros* son de *almacenamiento*, la vía preferida es la *apoplástica* y requiere *consumo de energía* en forma de ATP.
 - ✓ En *sumideros en crecimiento*, la descarga es por vía *simplástica*, por *difusión pasiva* ya que la concentración del soluto es mayor en los elementos cribosos que en las células en crecimiento donde se consumen.

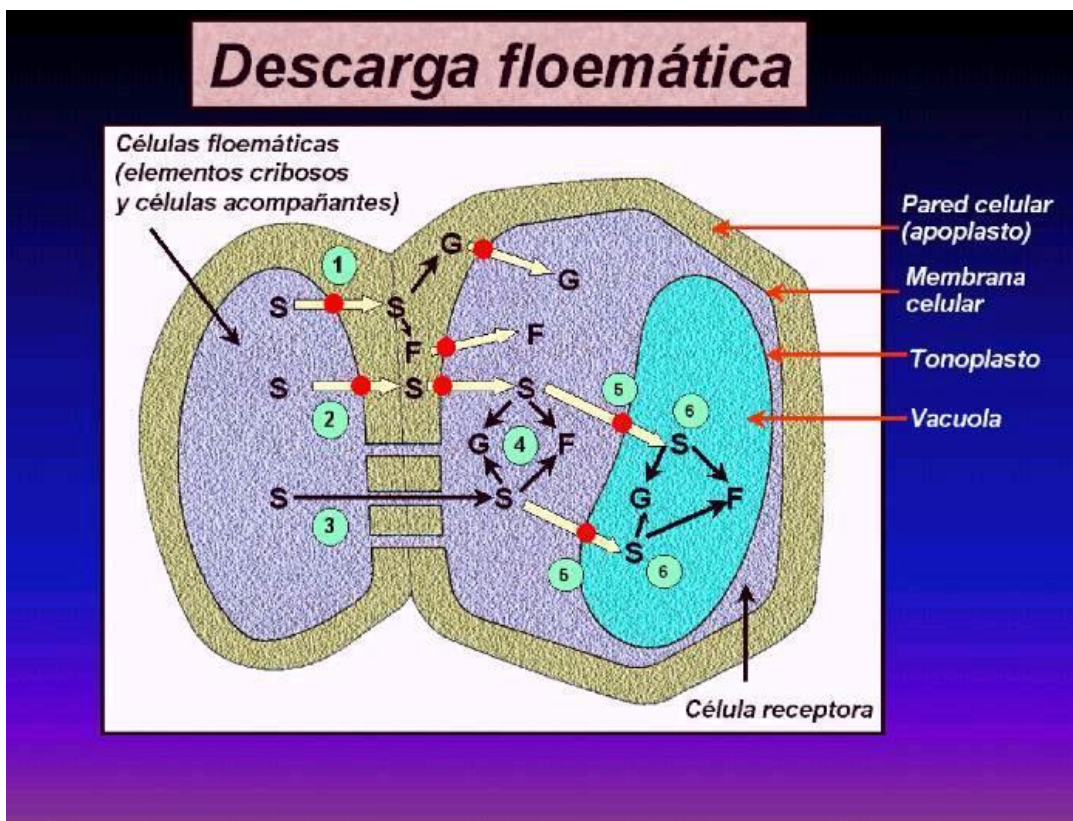


Figura 82.- Proceso de descarga floemática. Si el órgano donde se descarga la sacarosa es un sumidero en crecimiento este proceso se lleva a cabo por transporte pasivo. Si es un órgano de almacenamiento entonces el proceso de descarga es por transporte activo.

B.- Fuentes y sumideros.

Del movimiento de los asimilables se dice que sigue un modelo de **fuelle a sumidero**. Las principales fuentes de solutos asimilables son las hojas fotosintetizantes, pero los tejidos de almacenamiento pueden servir también como importantes fuentes. Todas las partes de las plantas incapaces de satisfacer sus propias necesidades nutricionales pueden actuar como sumideros, esto es, pueden importar productos asimilables. Así, los tejidos de almacenamiento actúan como sumideros cuando están importando productos asimilables y como fuentes cuando los exportan (**Figuras 83 y 84**).

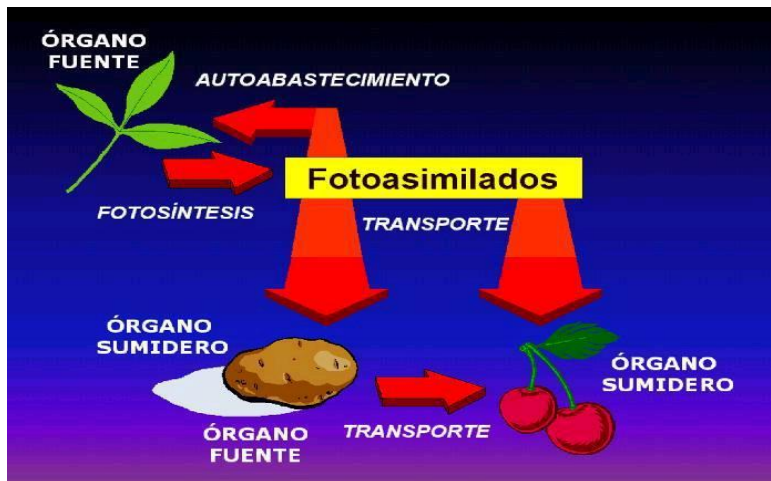


Figura 83.- Diferenciación entre fuentes y sumideros en una planta. Según su función o su estado de desarrollo una parte u órgano de una planta será fuente o sumidero de fotoasimilados.

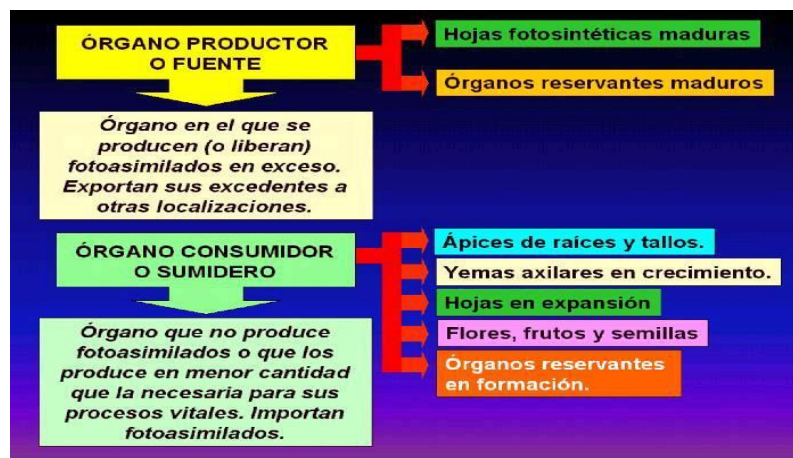


Figura 84.- Esquema donde se muestra la diferencia de función entre los órganos fuente y los sumidero. También se indican los principales órganos de la planta que actúan como fuente o como sumidero.

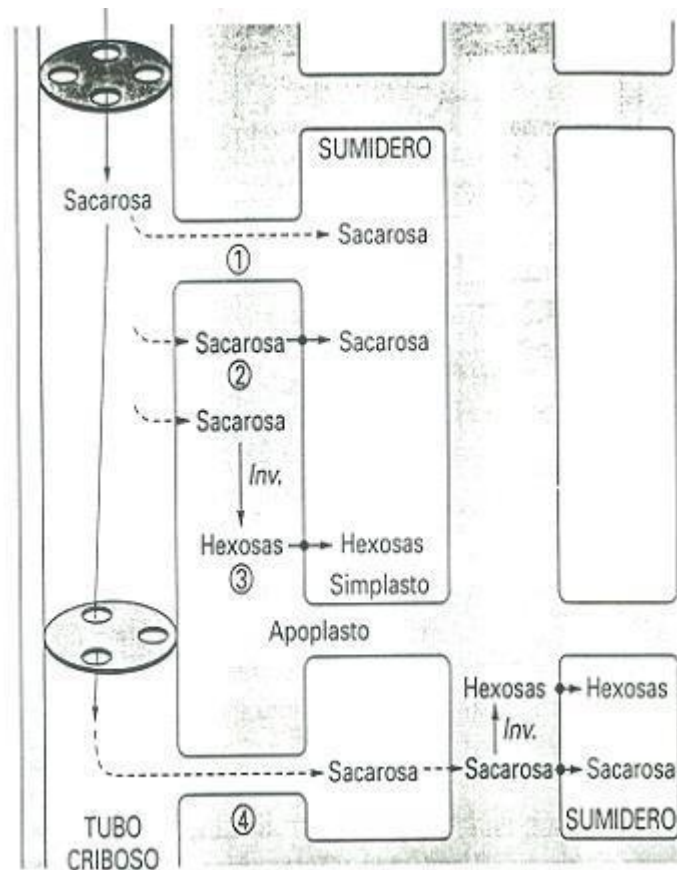


Figura 85.- Descarga en los sumideros. Tipos de descarga: 1: descarga simplástica, 2: descarga apoplástica, 3: descarga apoplástica con hidrólisis por invertasa (*inv.*). 4: descarga simplástica seguida por liberación al apoplasto.

Las relaciones fuente-sumidero pueden ser relativamente simples y directas, como en las plántulas jóvenes, donde los cotiledones que contienen alimento de reserva representan a menudo la fuente principal, y las raíces en crecimiento representan el sumidero principal. En las plantas las viejas, la mayoría de las hojas maduras superiores recién formadas exportan comúnmente productos asimilables principalmente hacia el ápice del vástago; las hojas de más abajo los exportan principalmente a las raíces; y las del medio exportan en ambas direcciones (**Figura 83, 84, 85**). Este modelo de distribución de los productos asimilables se ve marcadamente alterado durante el cambio de crecimiento vegetativo a reproductivo. Los frutos en desarrollo son sumideros competentes que monopolizan los productos de las hojas más próximas y, frecuentemente, los de las más alejadas también, causando a menudo un declive o cese virtual del crecimiento vegetativo (**Figura 86**).

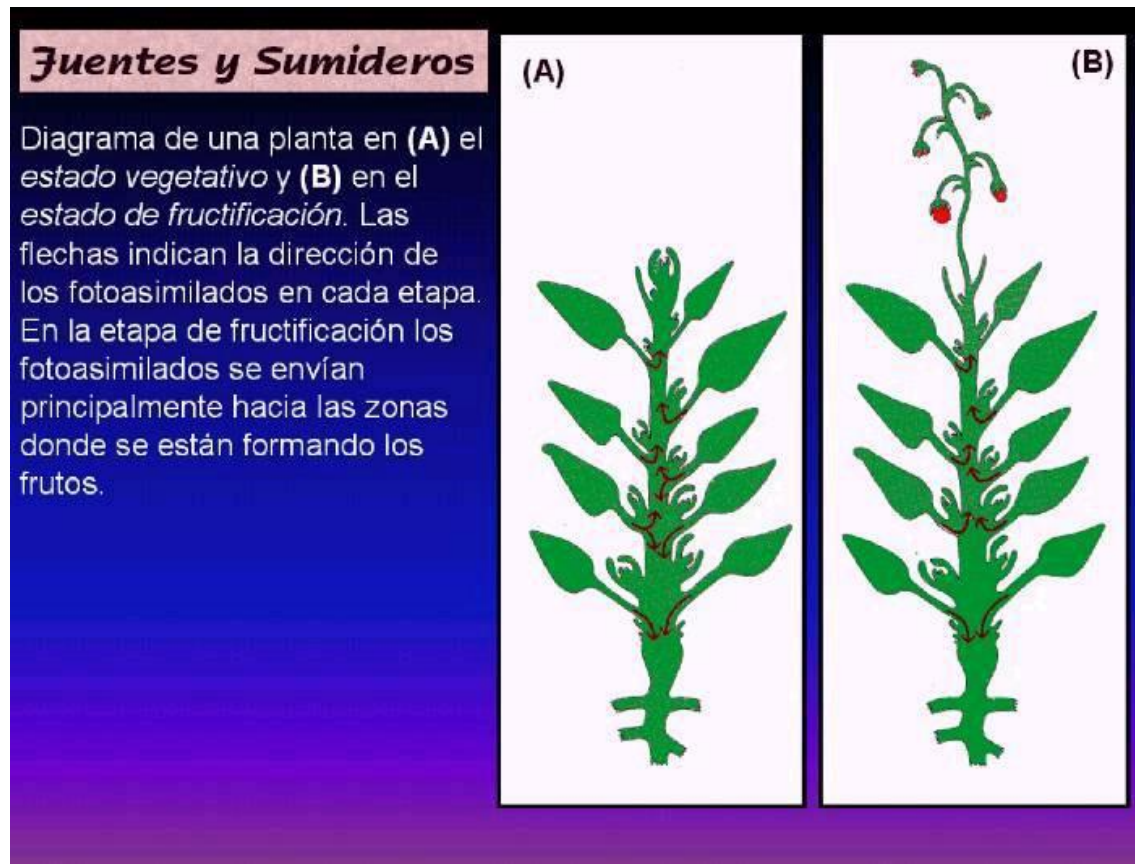


Figura 86.- Diagramas de una planta en (a) estado vegetativo y (b) estado fructífero. Las flechas indican la dirección del transporte de fotoasimilados en cada estado.

C.- Evidencias del transporte de azúcar en el floema.

Las primeras evidencias que apoyan el papel del floema en el transporte de productos asimilables vino de las observaciones de árboles a los que se les había quitado un anillo completo de corteza. La corteza de los tallos más viejos está compuesta principalmente de floema y no contiene xilema. Cuando a un árbol que está fotosintetizando se le quita una tira de corteza o se le hace una incisión circular alrededor de él, la corteza por encima de la manipulación se hincha, indicando la acumulación de productos que se mueven hacia abajo por el floema desde las hojas fotosintetizadoras (**Figura 87**)

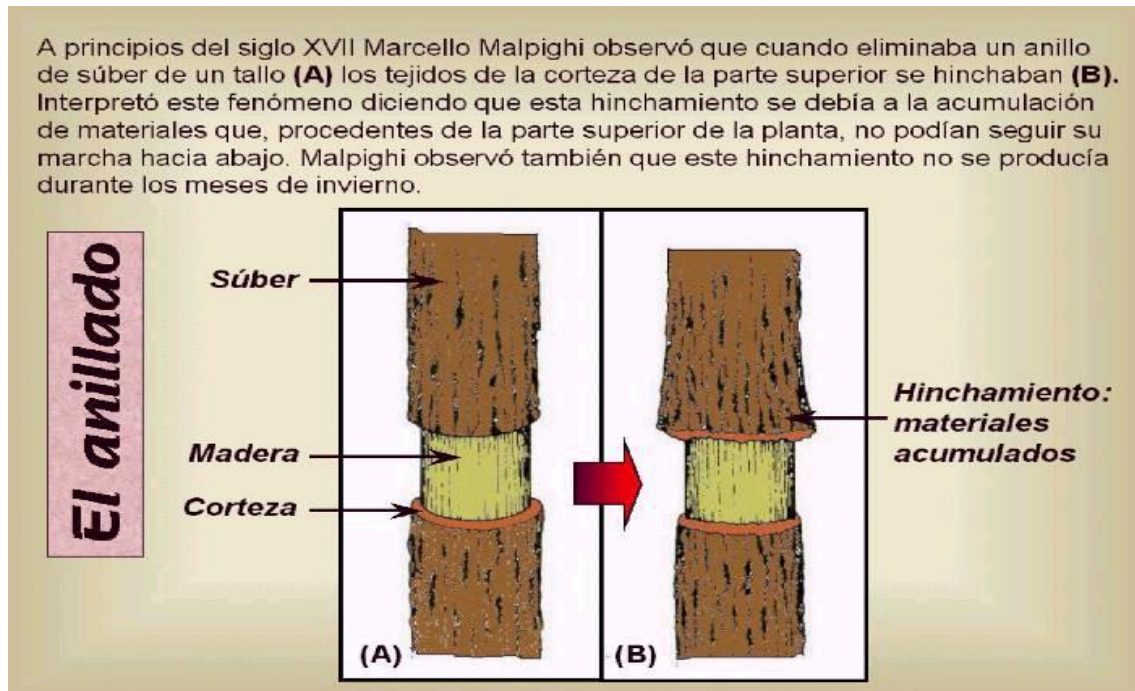


Figura 87.- Cuando de un tallo se extrae un trozo de corteza en forma de anillo (a), los tejidos por encima del corte se abultaban (b). Este fenómeno se debe a un crecimiento nuevo de la madera y tejidos de la corteza estimulado por una acumulación de alimento que se desplaza hacia abajo desde las hojas y que queda interceptado en el anillo. Este fenómeno no se produce durante los meses de invierno.

Una evidencia mucho más convincente del papel del floema en el transporte de asimilables se obtuvo con marcadores radiactivos. Antes de que dichos marcadores fueran disponibles, era necesario efectuar un corte en la planta intacta para la introducción de colorantes y otras sustancias para intentar estudiar ciertos fenómenos de transporte. No obstante, cuando las altas presiones de turgencia (hidrostáticas) de los tubos cribosos son liberadas al tiempo que éstos son cortados, sus contenidos se agolpan hacia la superficie cortada, alterando considerablemente el sistema. Este fenómeno es el responsable de la formación de tapones mucilaginosos (proteína P) en los elementos cribosos dañados. Con la utilización de marcadores radiactivos, es posible experimentar ahora con plantas enteras y obtener así una comprensión bastante clara de los fenómenos normales de transporte.

Los resultados de experimentos con asimilables radiactivos (como sacarosa marcada con ^{14}C) confirmaron el movimiento de dichas sustancias en el floema. Más recientemente, dichos estudios han demostrado concluyentemente que los azúcares son transportados en los tubos cribosos del floema (**Figura 88**).

Experiencia que demuestra la existencia de los fotoasimilados recién sintetizados por una hoja en los tubos cribosos del floema. Para la misma se empleó CO_2 radiactivo.

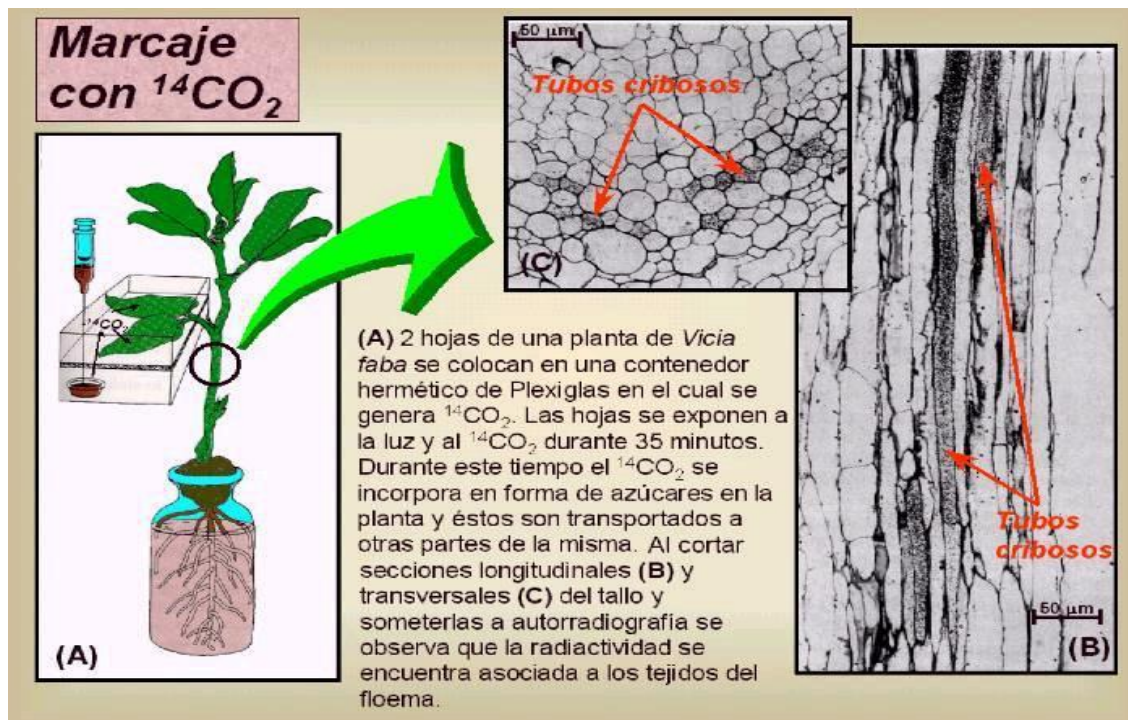


Figura 88.- Mecanismo del flujo por presión que se cree actúa en la planta.

Los círculos grises representan moléculas de glúcidos y los negros moléculas de agua. Los azúcares fotosintetizados son cargados activamente en el tubo criboso a partir de la fuente (célula de una hoja). Con la mayor concentración de azúcar, el potencial hídrico decrece y el agua del xilema entra en el tubo criboso por ósmosis. El azúcar es extraído (descargado) en el sumidero, y la concentración de azúcar disminuye; el resultado de esto es que el potencial hídrico aumenta, y el agua abandona el tubo criboso. Con el movimiento del agua hacia dentro del tubo criboso en la fuente y hacia fuera de él en el sumidero, las moléculas de azúcar son transportadas pasivamente a lo largo del gradiente de concentración y el gradiente de presión hidrostática entre la fuente y el sumidero. A, flujo de la solución de azúcar entre la fuente y el sumidero; B, flujo de agua en la corriente de transpiración; C, flujo de agua entre el xilema y el floema en la zona fuente; y D, flujo de agua entre el floema y el xilema en la zona sumidero.

D.- Los áfidos (pulgones) en la investigación del floema.

Mucha información interesante del movimiento de sustancias en el floema proviene de estudios realizados con áfidos: pequeños insectos que chupan los jugos de las plantas. La

mayoría de las especies de áfidos se alimentan del floema. Cuando estos áfidos insertan sus piezas bucales modificadas, o estiletes, dentro del tallo u hoja, los extienden hasta que sus puntas perforan un tubo criboso de conducción. La presión de turgencia de los tubos cribosos fuerza entonces la

savia del tubo criboso a pasar a través del aparato digestivo del áfido y a salir al exterior por su extremo posterior en forma de gotitas azucaradas (**Figura 89**). Si los áfidos que se alimentan son anestesiados y separados de sus estiletes, suele continuar la exudación durante muchas horas. La exudación de los tubos cribosos se puede recolectar de los extremos cortados de los estiletes con una micropipeta. Los análisis de exudaciones obtenidas de esta manera revelan que la savia de los tubos cribosos contiene de un 10 a un 25 por ciento de materia seca que en la mayoría de las plantas el 90 % de ella es azúcar, principalmente sacarosa. Bajas concentraciones (menos del 1 por ciento) de aminoácidos y otras sustancias nitrogenadas están también presentes.

Dibujo de un áfido alimentándose sobre un tallo. El áfido introduce su estilete (pieza bucal modificada) hasta los tubos cribosos del floema. La presión a la que se encuentra la corriente de asimilación hace que parte del fluido floemático se introduzca a través del estilete hasta el tubo digestivo del áfido, llegando incluso a salir por el extremo distal del mismo. En el dibujo puede verse emergiendo una gotita de líquido azucarado. Tomando muestras de estas gotitas se puede analizar la composición del líquido floemático.



Figura 89.- Los datos obtenidos de estudios que utilizan áfidos y marcadores, radiactivos indican que.

En el floema las velocidades del movimiento longitudinal de los productos son particularmente rápidas. Por ejemplo, en una serie de experimentos que utilizaron estiletes de áfido cortados, se estimó que la savia de los tubos cribosos se estaba moviendo a una velocidad de más o menos 100 centímetros por hora en las zonas de la punta de los estiletes.

Tabla 8.- Ejemplos de velocidades medidas en el floema en distintas especies vegetales.

Velocidades de Translocación	
Organismo	Velocidad (cm/hr)
Tallo de <i>Picea</i>	13.2
Tallo de <i>Pinus</i>	48
Tallo de <i>Fraxinus</i>	48
Tallo de <i>Ipomoea</i>	72
Tallo de <i>Ulmus</i>	120
Hoja de <i>Triticum</i>	168
Tallo de <i>Heracleum</i>	210
Tallo de <i>Helianthus</i>	240
Hoja de <i>Zea</i>	660

E.- Naturaleza de las sustancias transportadas por el floema.

Si se quiere analizar la solución de sustancias asimiladas transportadas en el floema, se requiere savia elaborada (o descendente). Esta se puede obtener raspando la corteza de un árbol. Particularmente pura se puede conseguir mediante el método del pulgón (Áfido) que acabamos de comentar en el párrafo anterior.

La savia elaborada es una solución muy concentrada con un contenido de materia seca de 50 a 300 g/l. El 90 por 100 de la materia seca de la savia elaborada corresponde a azúcares, particularmente sacarosa. En otras plantas también se encuentran otros oligosacáridos, por ejemplo, rafinosa y estaquinoso, así como alditos. Los monosacáridos (por ejemplo glucosa, fructosa) no se transportan. En cambio, la savia elaborada contiene también aminoácidos, amidas, nucleótidos, ácidos orgánicos e iones inorgánicos (aunque no Ca^{2+}). Estas sustancias, no obstante, aparecen en concentraciones mucho más pequeñas, comparadas con las de azúcares (Tabla 9). Los pulgones y otros parásitos requieren los azúcares y otros compuestos acompañantes, como compuestos nitrogenados, en cantidades equilibradas. Es por eso cuando toman la alimentación descrita el exceso de azúcar lo exudan en forma de "melaza".

Tabla 9.- Ejemplo de la composición del fluido floemático del ricino (*Ricinus communis*).

Concentración de los principales componentes del contenido floemático del ricino (<i>Ricinus comunis</i>)	
Componente	Concentración (mg/ml)
Materia Seca Total	100-125
Sacarosa	80-106
Aminoácidos	5.2
Ácidos orgánicos	2.0-3.2
Proteínas	1.4-2.2
Potasio	2.3-4.4
Cloruro	0.35-0.67
Fosfatos	0.35-0.55
Magnesio	0.10-0.12

Los tubos cribosos contienen una proteína especial, la proteína P. Esta tiende a acumularse en la cercanía de las placas cribosas y no se transporta. Se supone que tapa los tubos cribosos en caso de ocurrir una lesión, impidiendo el derrame de la savia elaborada que está bajo presión.

BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

- AZCON J. y M. TALON. 1993. Fisiología y bioquímica vegetal, interamericana - MacGrawillill. Madrid. 581 p.
- BIDWELL, R.G.S. 1983. Fisiología vegetal. AGT Editor. México, D. F. p63.
- KRAMER, P.J. and J. S. BOOYER. 1995. Water relations of plants and soils. Academic press. NewYork,N. Y. 482p.