

22.- TRANSPORTE DE SOLUTOS Y FOTOASIMILADOS.

Morfología del sistema conductor. Composición química del jugo floemático. Caracterización del transporte. Factores que influyen sobre el transporte. Mecanismos de transporte por el floema.

OBJETIVOS: Trata de la naturaleza de las sustancias transportadas y de los elementos constitutivos del floema, de los mecanismos que permiten el movimiento de nutrientes a través de los tubos cribosos, así como de los mecanismos de carga y descarga en órganos fuente y sumidero.

DESARROLLO DURANTE EL S. XIX

El desarrollo del floema comienza a prosperar en el S. XIX, y se basa fundamentalmente en la técnica de anillamiento de la corteza para observar lo que sucedía. Los elementos situados por debajo presentaban déficit de crecimiento pero los de arriba no. Esta técnica fue muy útil para el estudio del floema, y fue utilizada por STEPHEN HALES, pero también ayudó a los demás investigadores a razonar sus conclusiones.

NAGELI (1858) sugiere que la sabia elaborada se transporta por el floema, phloios=corteza. (el floema está por fuera)

HARTING (1837) descubridor de los tubos cribosos y de la exudación del xilema y floema. Descortezamiento anular. Técnica desarrollada por S Hales en 1727.

MASON Y MASKELL (1928) descortezamiento y análisis de azúcares, oscilaciones diurnas; concluye que el floema es el tejido transportador de azúcares.

CURTIS (1935) demuestra la existencia de transporte ascendente-descendente

ESTRUCTURA DEL FLOEMA

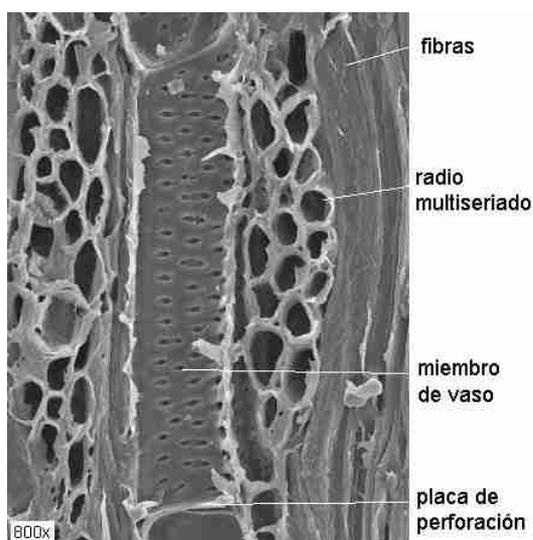


Fig. 1 Elementos del floema. Nótese las perforaciones de la tráquea

El floema es un tejido complejo, tanto morfológica como fisiológicamente. Sus componentes básicos son los elementos cribosos que pueden ser de dos tipos:

- 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.

Otros componentes básicos del floema son:

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

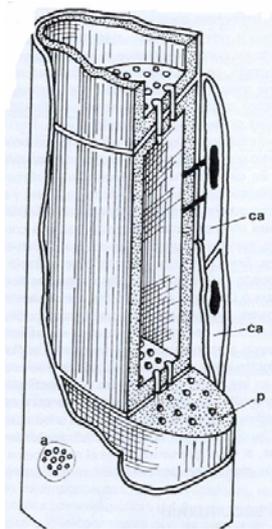


Fig. 2 Representación esquemática de un tubo criboso y sus células acompañantes. Ca: células acompañantes, p: placa cribosa; a: área cribosa

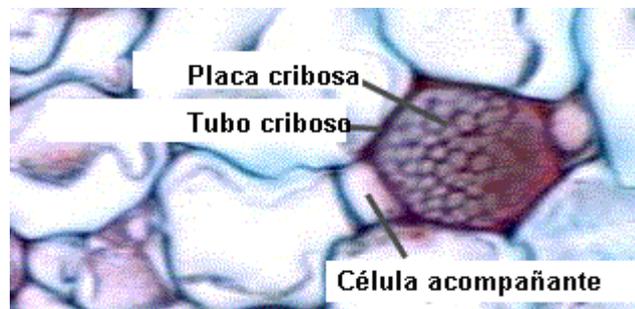


Fig. 3 corte transversal de floema y sus estructuras

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

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.

COMPOSICIÓN DEL EXUDADO

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.

CARBOHIDRATOS, SUSTANCIAS NITROGENADAS, SULFATOS, ÁCIDOS ORGÁNICOS, SUSTANCIAS DE CRECIMIENTO

| | |
|---------------------|-----------------|
| Materia seca | 100-125 mg/ml |
| Sacarosa | 80-126 |
| Azúcares reductores | ausentes |
| Proteína | 1, 45-2,20 |
| Aminoácidos | 5,2 (glutámico) |
| Cetoácidos | 2-3,2 (málico) |
| Fosfato | |
| Sulfato | |
| Cloruro | |
| Nitrato | |
| Bicarbonato | |
| Potasio | |
| Sodio | |
| Calcio | |
| Magnesio | |
| Amonio | |
| AUXINAS | |
| 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.

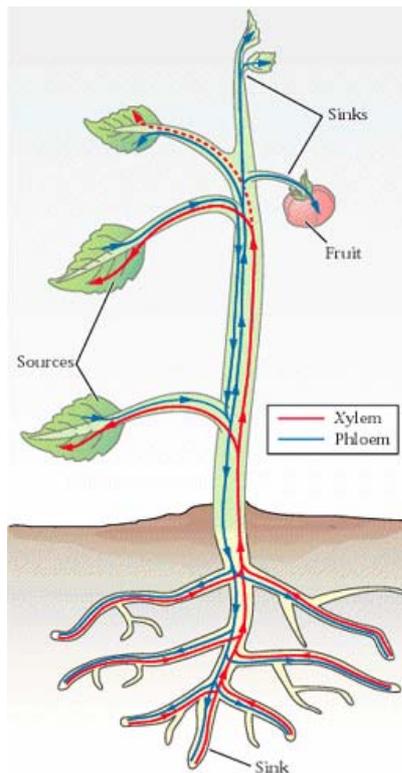


Fig.. 4 transporte por el floema y xilema

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

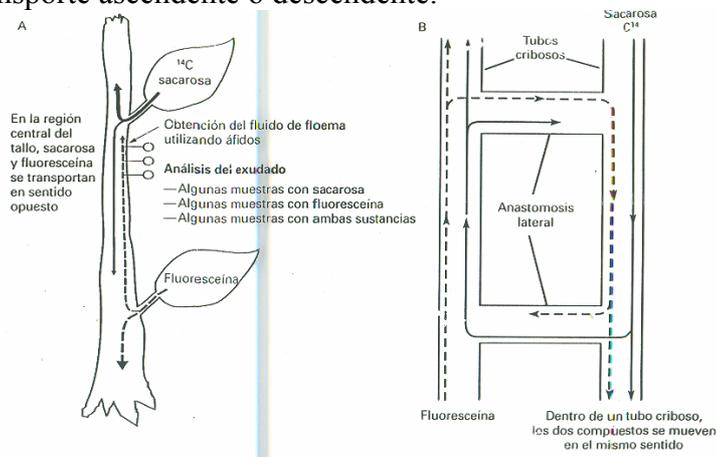


Figura 5-14. A) Dispositivo experimental para demostrar el transporte bidireccional en el floema. B) Explicación para la presencia simultánea de ambas sustancias en el exudado de un elemento criboso, compatible con el transporte unidireccional de todas las sustancias en el mismo.

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.

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* ó *células de transferencia*.

La transferencia de las células del mesófilo al floema esta asegurado 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 de 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 (estatosia, rafinosa). Estas moléculas son mas 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.

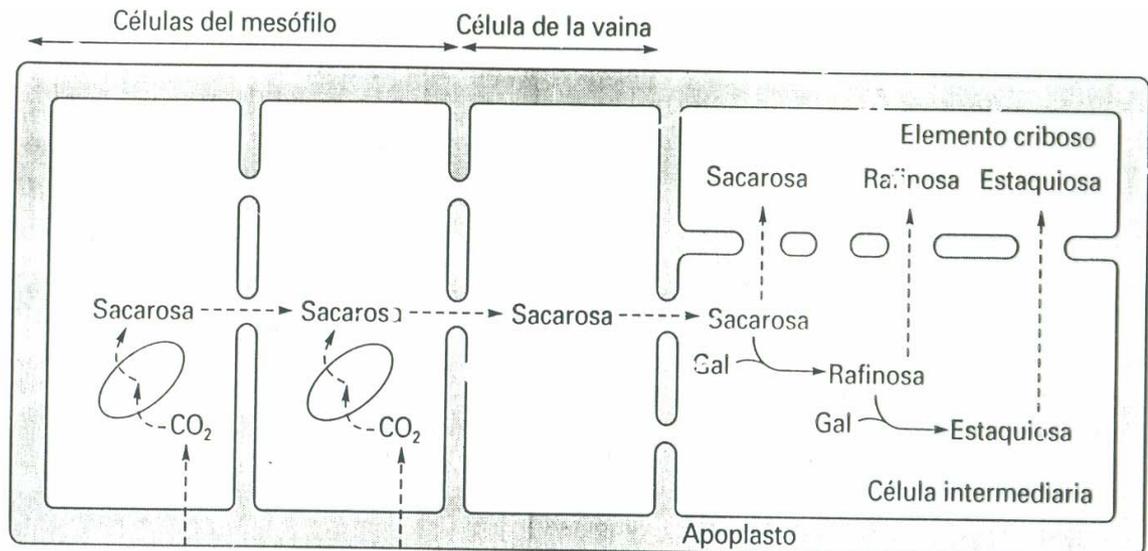


Fig.6. Carga simplástica del floema

En la *vía apoplástica* 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.

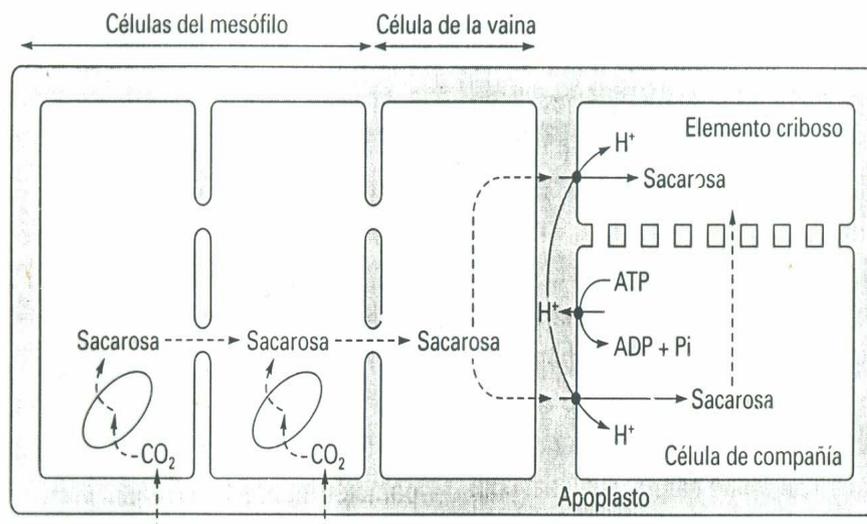


Fig.7. Carga apoplástica del floema

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.

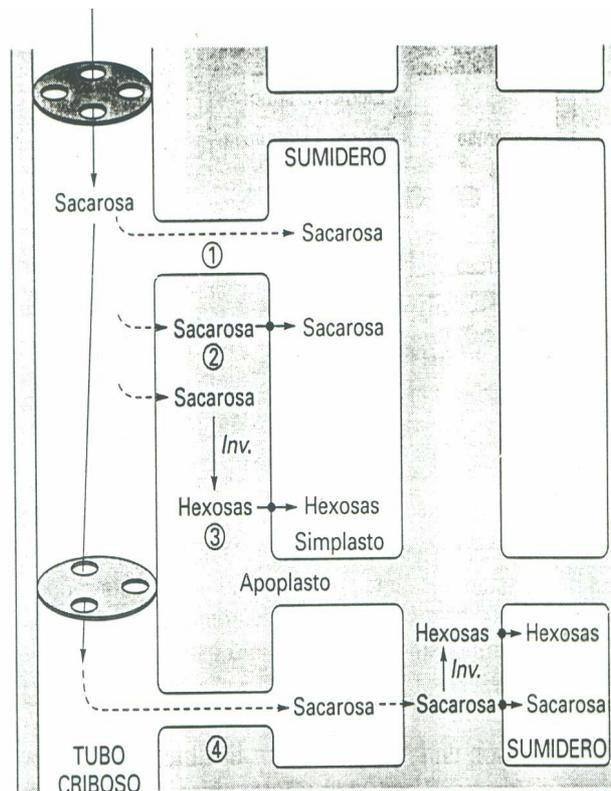


Fig.8. Descarga en los sumideros. Tipos de descarga: 1: descarga simplástica, 2: descarga apoplástica, 3: descarga apoplástica con hidrólisis por invertasa (*inv.*). 4: descarga simplástica seguida por liberación al apoplasto

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 ó 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.

Mecanismos activos

Teoría electroosmótica: Esta teoría da un papel a la proteína P que taponan 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

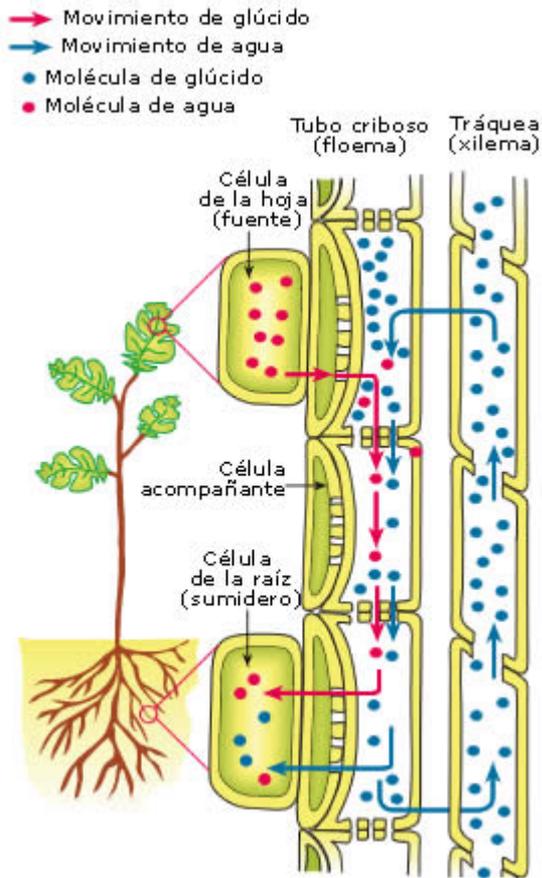


Figura 9: mecanismo de flujo de presión generado osmóticamente.

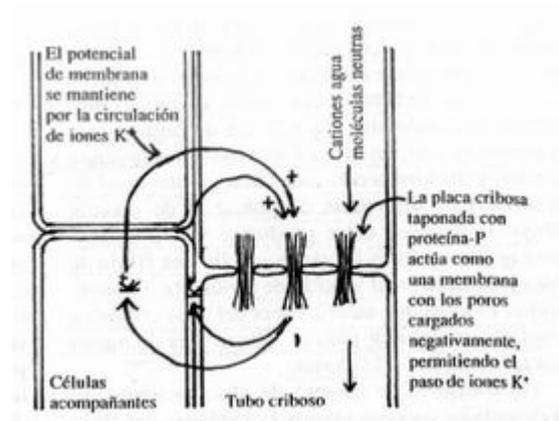


Figura 10: esquema del funcionamiento de la hipótesis electroosmótica.

CRISTINA VICUÑA GARCIA