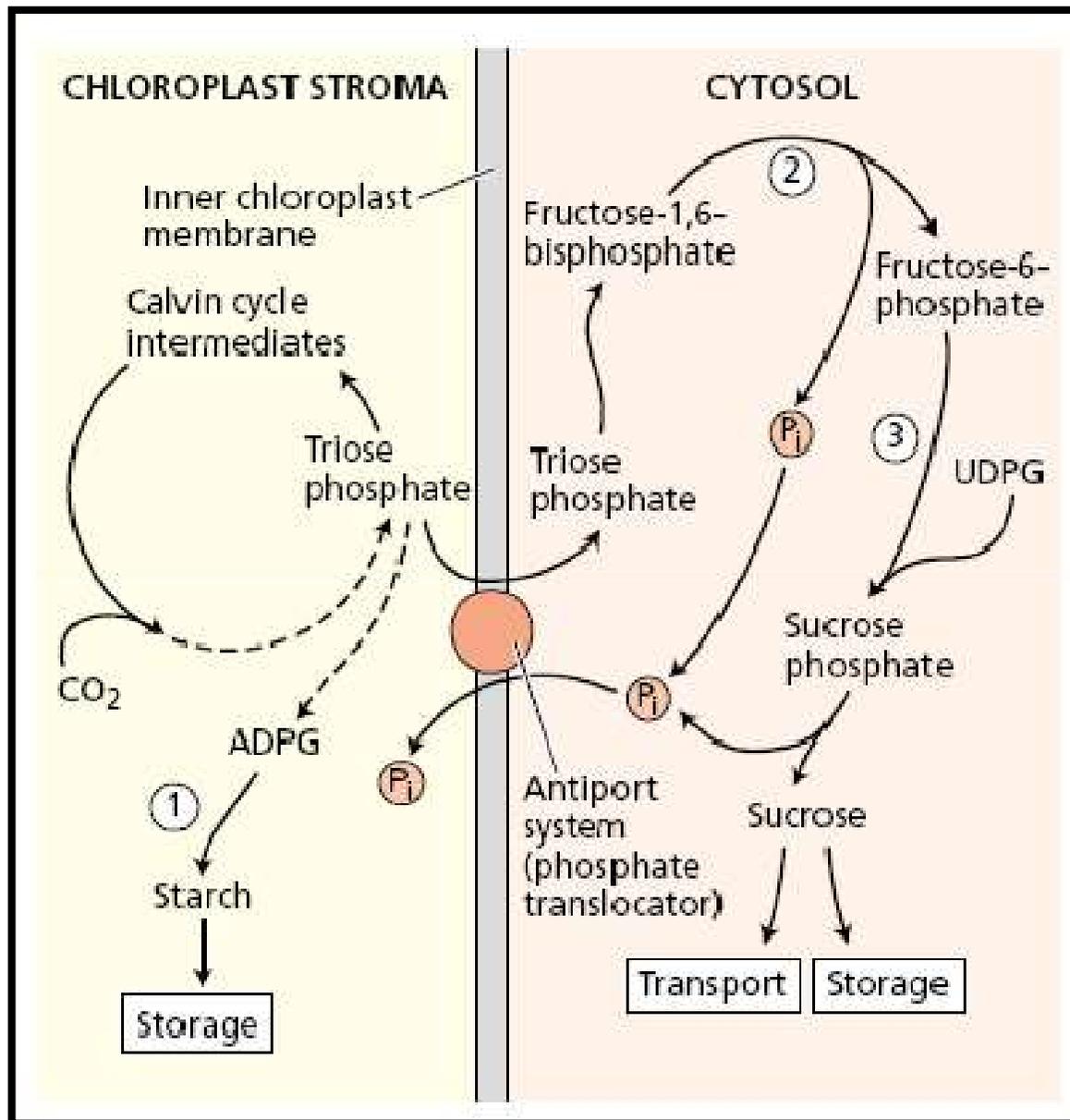


TRASLADO DE SOLUTOS ORGÁNICOS

- En las plantas hay dos sistemas de transporte de larga distancia: el xilema, que transporta agua y solutos según diferencias de potencial y el floema, que permite el flujo masal de los carbohidratos.
- Los fotoasimilados (hidratos de carbono) llegan a recorrer largas distancias para trasladarse desde un órgano a otro en las plantas.

Fuentes y destinos

- Los órganos fotosintetizantes o de reserva pueden metabolizar o exportar los hidratos de carbono. Se los denomina fuentes.
- Los órganos con activo metabolismo o los que almacenan reservas, necesitan importarlas y se conocen como destinos.



Las triosas fosfato formadas durante el ciclo de Calvin pueden ser usadas para la síntesis de almidón en el cloroplasto o transportadas hacia el citosol. En el citosol la triosa fosfato puede ser convertida en sacarosa para almacenamiento en vacuola o para transporte.

Estructura del floema

- **Elementos cribosos** (son los que participan directamente en el transporte), se unen formando los tubos cribosos. Están asociados a las células acompañantes.
- **Células parenquimáticas** (regulan el metabolismo y la carga de los tubos)
- **Fibras** (brindan protección y fortaleza al tejido)
- **Laticíferos** (sólo en algunas especies, son células que contienen látex)

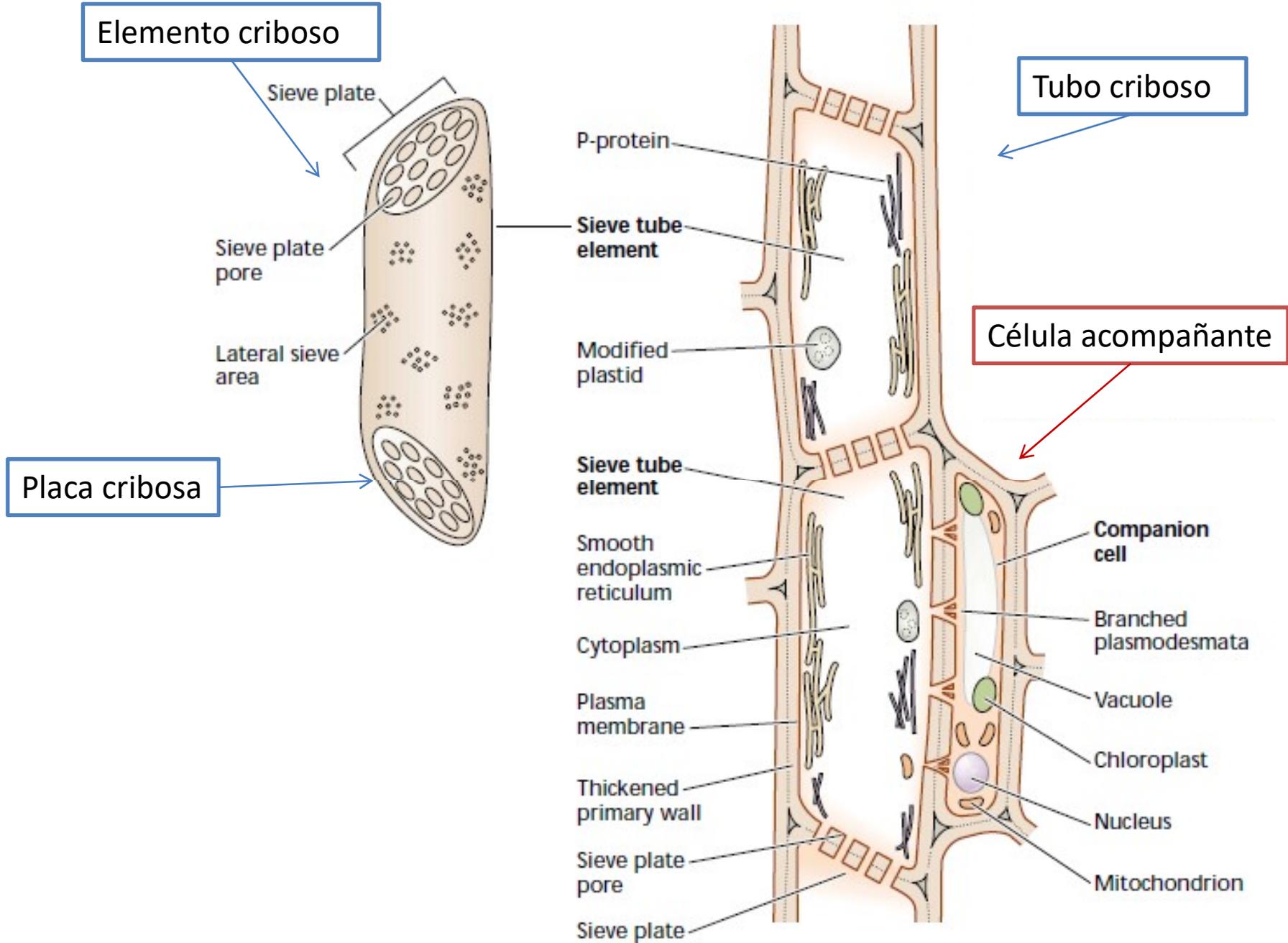
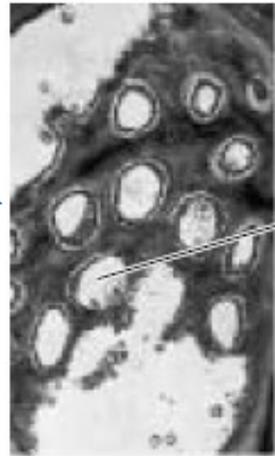


Imagen al microscopio electrónico

Detalle de los poros en la placa cribosa



Parenchyma cell

Célula de parénquima

Unobstructed sieve plate pores

Sieve element

Parenchyma cell

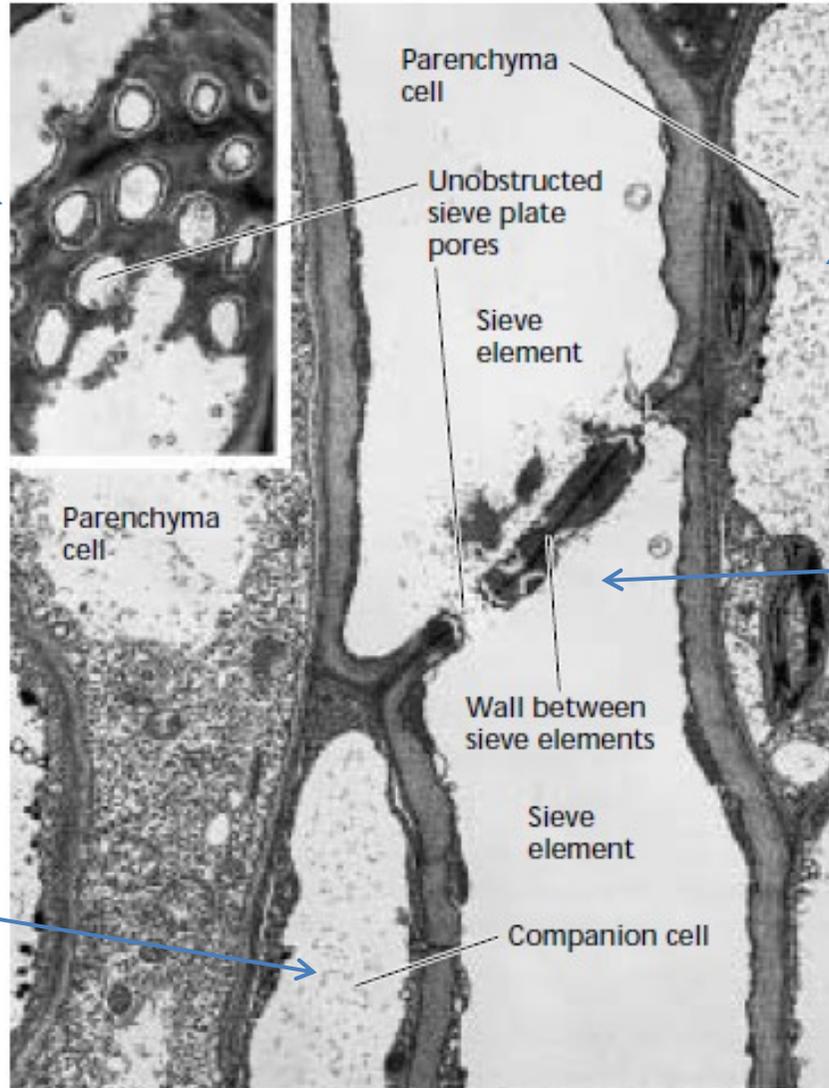
Elemento criboso, se observan los poros

Wall between sieve elements

Sieve element

Célula acompañante

Companion cell



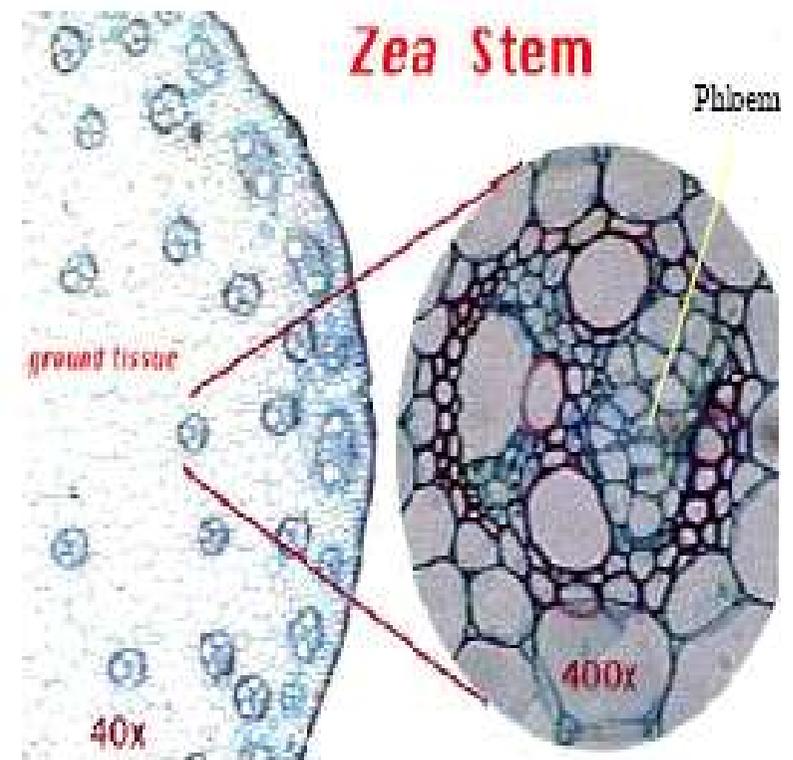
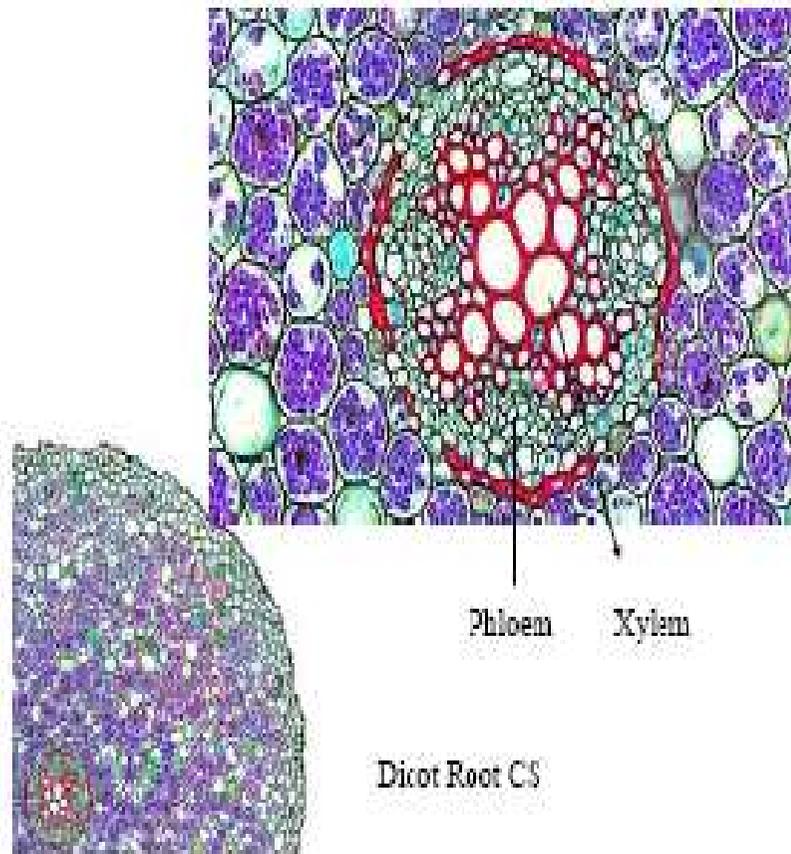
Características de los elementos cribosos

- En floema primario se forman a partir del **procambium**
- En el floema secundario a partir del **cambium vascular**
- En las gimnospermas se denominan células cribosas, y presentan las placas perforadas en los laterales.
- **El elemento criboso es una célula altamente diferenciada:** no tiene núcleo, no tiene la vacuola, conserva algunas mitocondrias, plástidos y ribosomas. Tiene gran cantidad de plasmodesmos en las regiones perforadas.

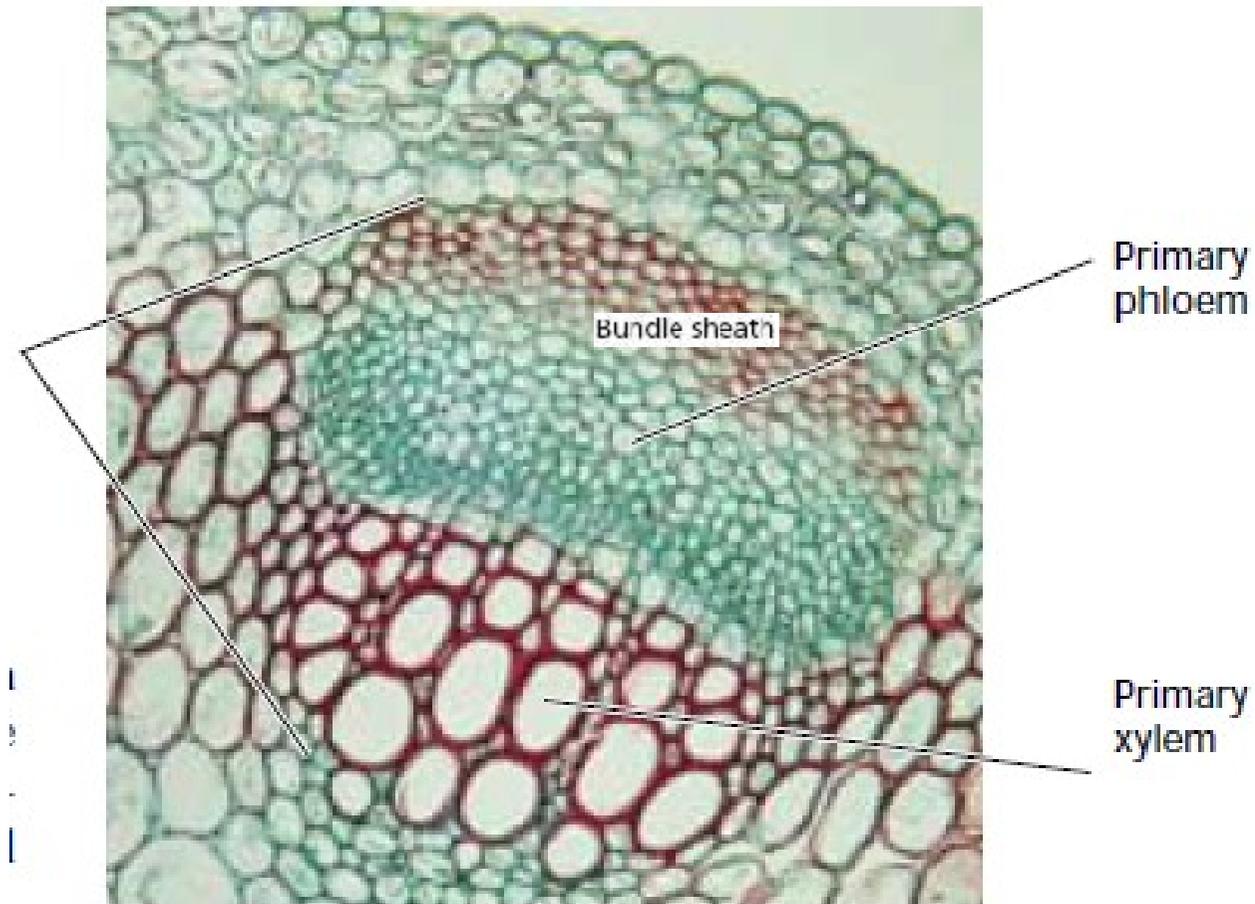
Características de las células acompañantes

- Están unidas al tubo criboso por plasmodesmos
- Presentan citoplasma denso con numerosas mitocondrias
- Poseen todos los orgánulos y estructuras subcelulares
- Sintetizan proteínas, ATP, y participan de la carga de fotoasimilados
- Se considera un complejo elemento criboso-célula acompañante

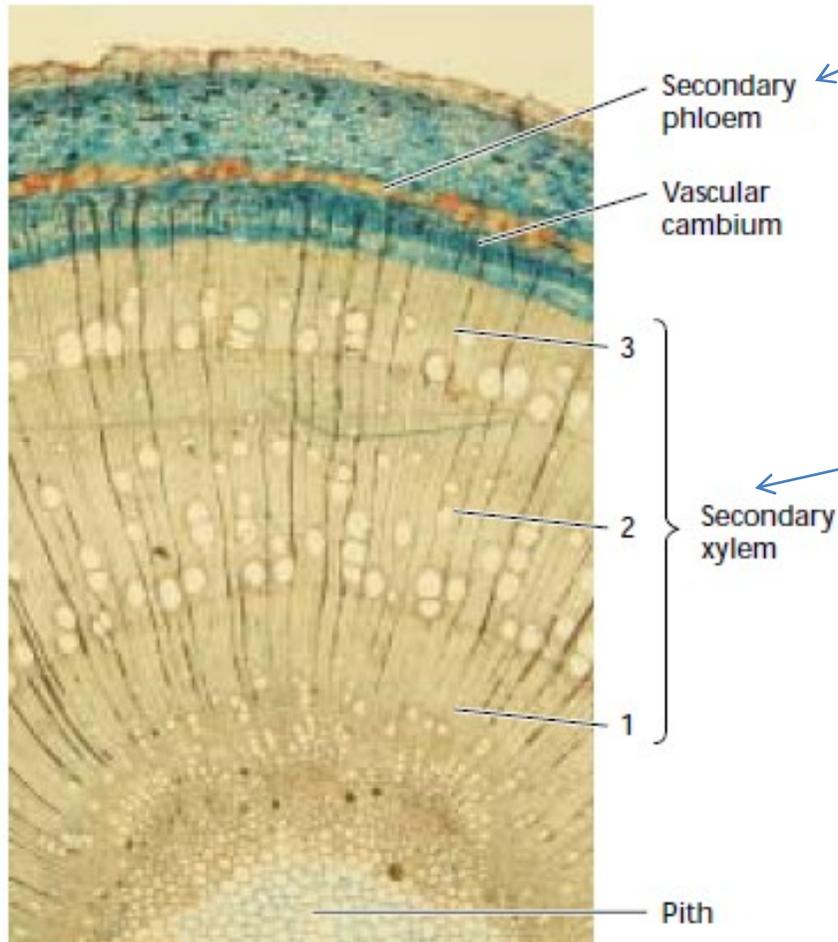
Distribución de floema en tallos de dicotiledóneas y monocotiledónes



- Xilema y floema primarios en hoja de trébol.
El floema tiene posición mas externa

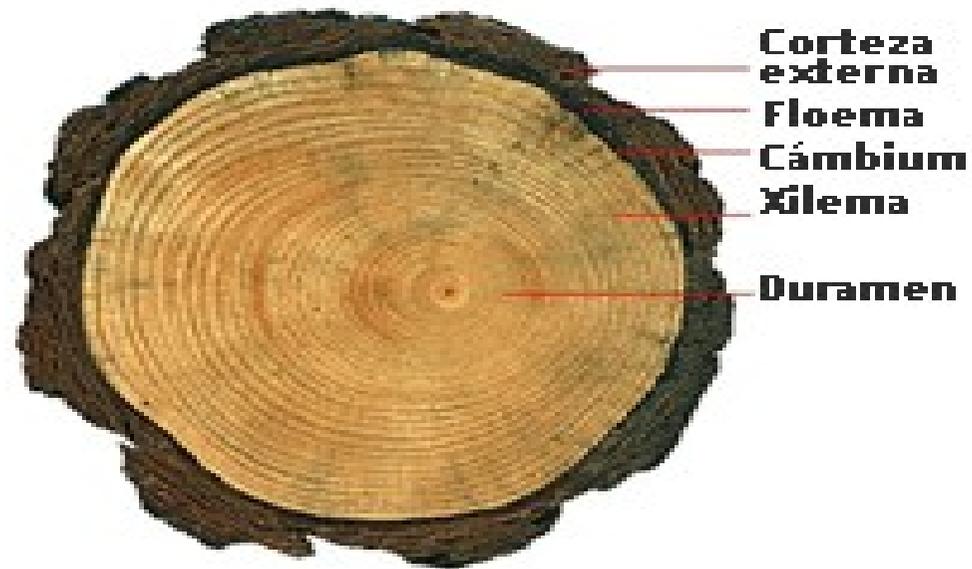


Sección transversal de tronco en un fresno de 3 años



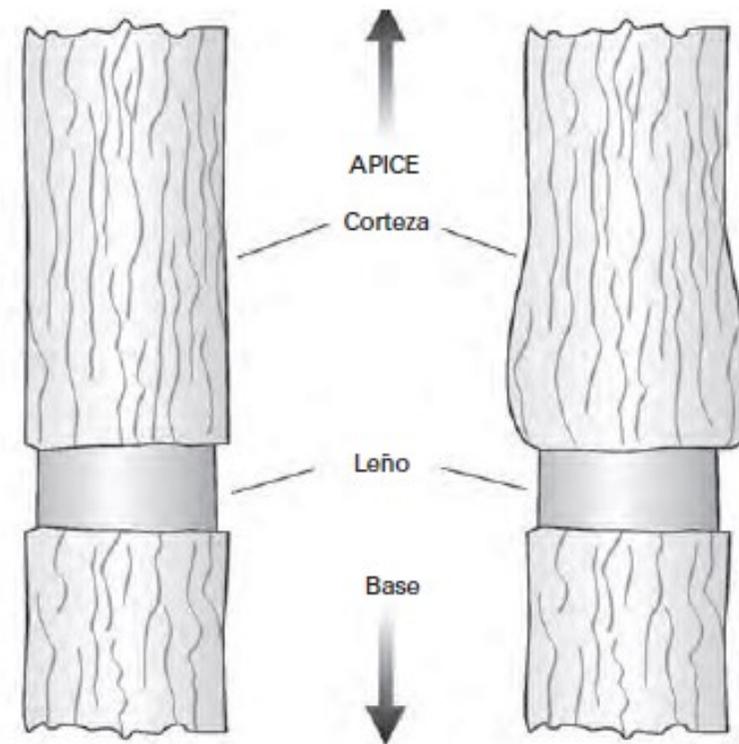
- Floema secundario, en la corteza

- 1,2 y 3 son anillos de crecimiento del xilema secundario



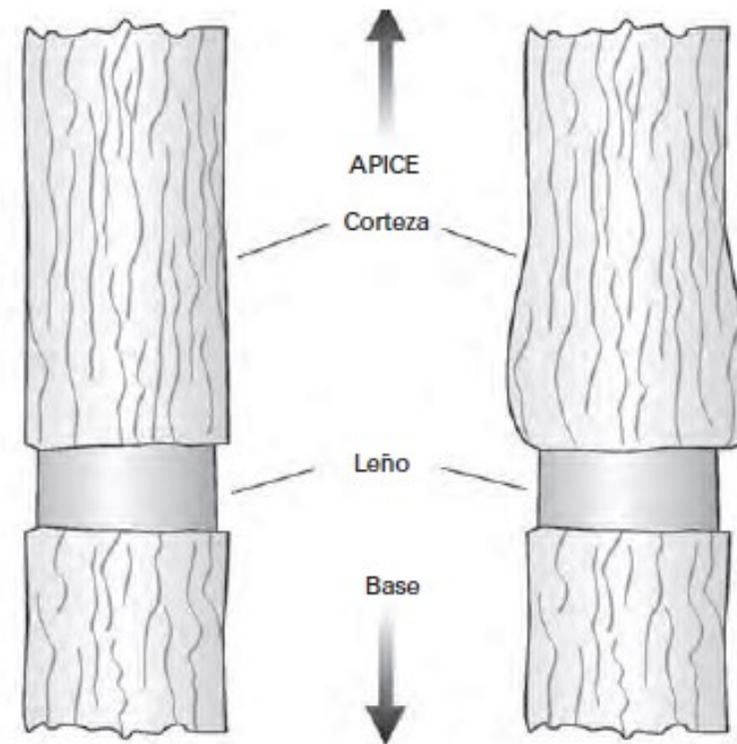
Experimento de Malpighi

- La separación de un anillo de corteza en el tallo de una planta leñosa (izquierda) interrumpe el transporte basípeto de nutrientes y hormonas, provocando la proliferación de los tejidos inmediatamente por encima del corte (derecha).
- El agua asciende por el xilema, el transporte por floema se interrumpe.



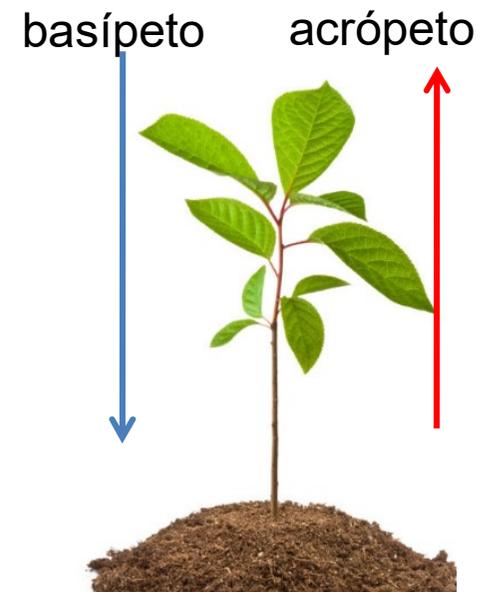
Anillado

- En la practica esta operación se denomina anillado, y se realiza en tronco o en ramas.
- Con un corte circular se elimina un anillo de corteza.
- La acumulación de carbohidratos en la porción distal de la rama aumenta el cuajado y el crecimiento del fruto.
- Si la anchura del anillo no es excesiva permite la regeneración de los tejidos eliminados, restableciendo las conexiones vasculares.
- Si es ancha y en el tronco la planta entera muere.



Transporte por floema

- Características
 - Existencia de un conducto de células vivas
 - Presión positiva en el sistema
 - El transporte puede ser en sentido basípeto opuesto a transpiración, o acrópeto. No existe una dirección definida en el transporte por floema. Depende de la ubicación fuente-destino.



Sustancias transportadas por floema

- La composición es variable según la especie, edad, estado fisiológico
- pH próximo a 8, superior al citosol y xilema.
- Elevado contenido de materia seca (10-25%)
- Bajo peso molecular de las sustancias disueltas
- Potencial osmótico muy negativo (-1 a -3 MPa)
- Viscosidad muy superior a la del agua
- Los patógenos (por ejemplo virus) se pueden mover por floema causando enfermedades

Sustancias transportadas por floema

- **Azúcares** son los componentes principales, representas entre 80-90% de la materia seca total.
- **Proteínas**
- **Aminoácidos** (es la forma en la que se transporta el nitrógeno, glutamato y aspartato)*
- **Aniones y cationes inorgánicos “móviles”** (K^+ , Cl^- , HPO_4^{2-} , Mg^{2+})
- **Herbicidas** sistémicos
- Sustancias que transmiten mensajes de una parte a otra de la planta (microARN, **hormonas**, compuestos del metabolismo secundario)

* También encontramos amidas, glutamina o asparagina

Sustancias transportadas por floema

– Azúcares

El azúcar más común es la sacarosa (es un dímero de fructosa + glucosa, muy soluble en agua)

Se transportan los azúcares no reductores (significa que no sufren oxidaciones, y son muy estables)

También se encuentran derivados que surgen de adicionar galactosa (rafinosa, estaquiosa, verbascosa ...)

En algunas familias, junto a la sacarosa se transportan alcoholes

Sustancias transportadas por floema

Aniones y cationes inorgánicos

El contenido de cationes siempre es mayor

El catión mas abundante es el K^+ (50-100 mM)

En cantidades menores: Mg^{2+} y Na^+

Los aniones mas importantes son fosfato y Cl^-

La concentración de Ca^{2+} y Fe siempre es muy baja

El NO_3^- no se incorpora al floema

Movimiento en el floema

El movimiento de sustancias en el floema se produce desde las fuentes hacia el destino

- **Fuentes**

Son los órganos que exportan fotoasimilados: hojas maduras, raíces que almacenaron reservas y las exportan durante la fase reproductiva (ej. remolacha).

Los tallos pueden actuar como destino y luego como fuente.

- **Destinos**

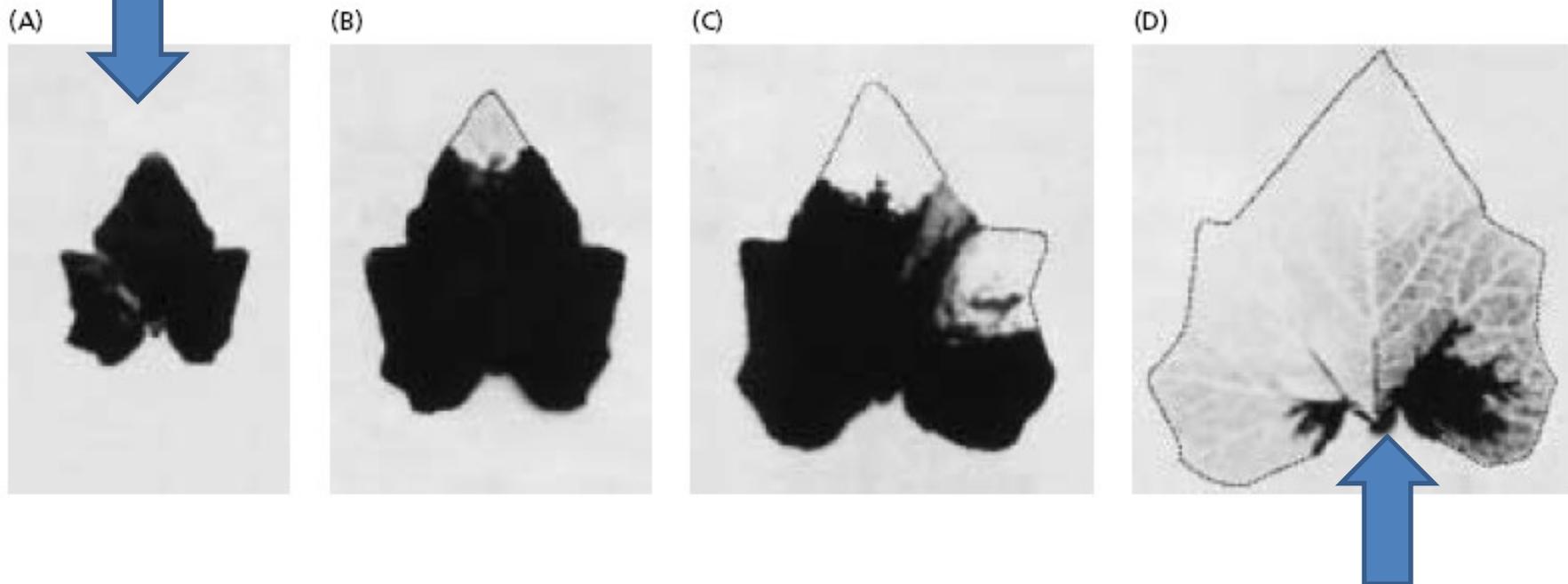
Son los lugares donde se acumulan o utilizan los fotoasimilados: entrenudos de caña de azúcar, raíz de remolacha durante el primer año de crecimiento vegetativo, frutos carnosos, tubérculos de papa, rizomas, semillas.

Destinos

- Las hojas inmaduras, cuando se están formando y hasta que alcanzan aproximadamente el 50% de su crecimiento máximo actúan como DESTINO.
- Luego comienzan a exportar fotoasimilados y actúan como FUENTE.
- Una hoja madura que ya alcanzo su máximo desarrollo no puede volver a ser destino, si no puede cubrir sus necesidades energéticas, senesce y muere.

El movimiento de fotoasimilados se estudió exponiendo hojas adultas a CO_2 marcado (radioactivo). Acá vemos cómo la hoja cuando es pequeña recibe los azúcares de otra hoja adulta. Luego es cada vez menor la proporción de hoja que recibe “ayuda” de otra hoja. Finalmente se convierte en exportadora neta.

Toda la hoja se comporta como destino



La mayor parte de la hoja no importa fotoasimilados

La hoja madura no recupera la capacidad de recibir nutrientes de otra parte de la planta

Destinos

- A diferencia de otros órganos que actúan como destino cuando se están formando y luego como fuente...
- Los frutos, pueden acumular muchos azúcares pero estos nunca vuelven a distribuirse. Los frutos constituyen un DESTINO IRREVERSIBLE.



Movimiento en el floema

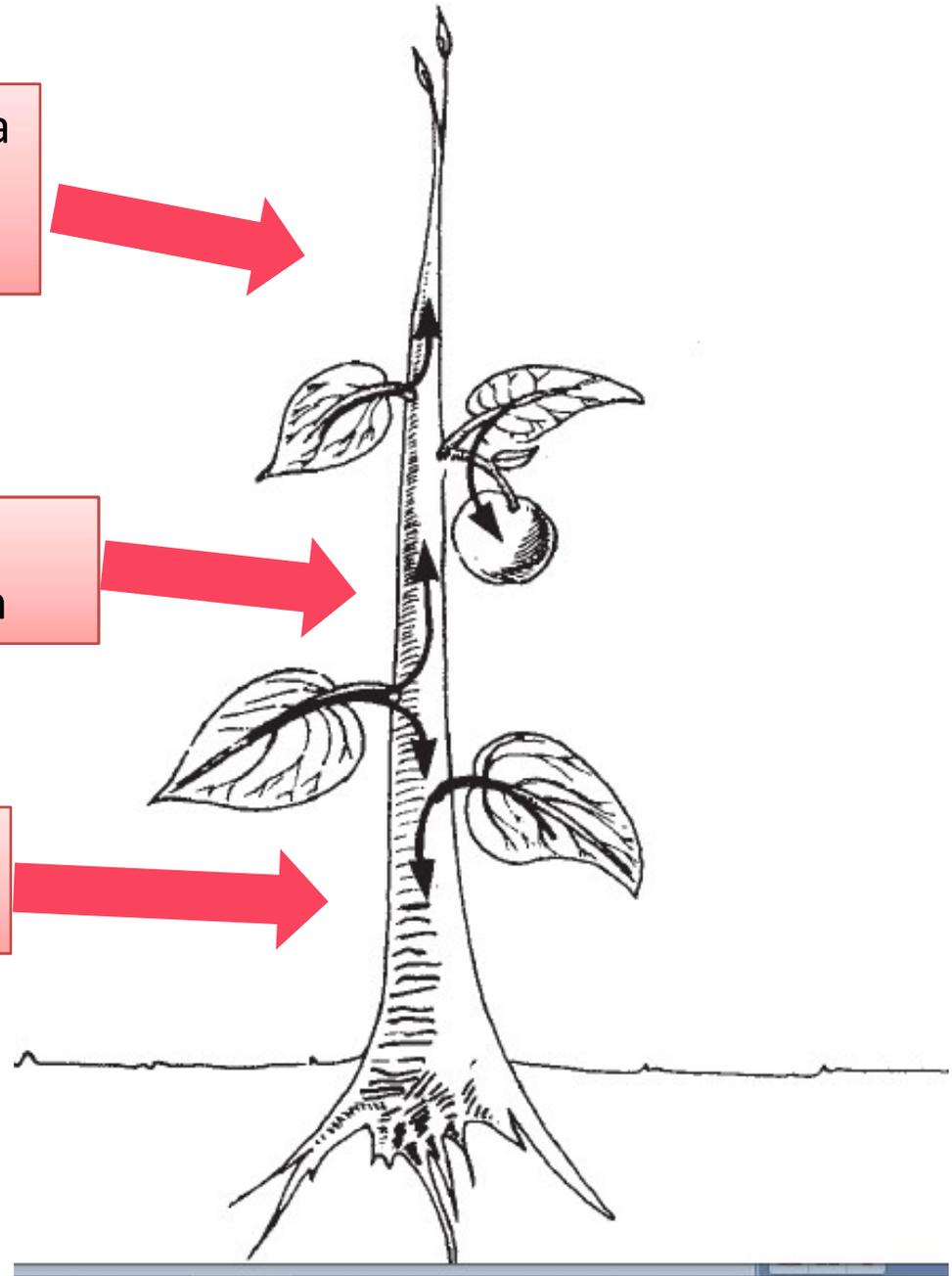


- No existe polaridad
- El traslado depende de la posición en la planta

El movimiento es acrópeto, hacia los ápices para llegar a las hojas en formación

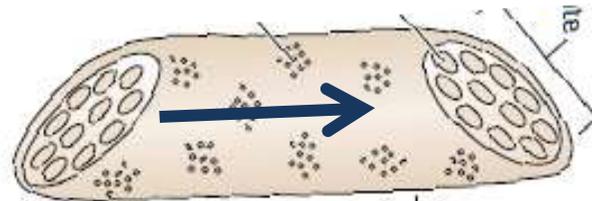
O puede darse en cualquier dirección

... o es basípeto, desde las hojas basales hacia las raíces

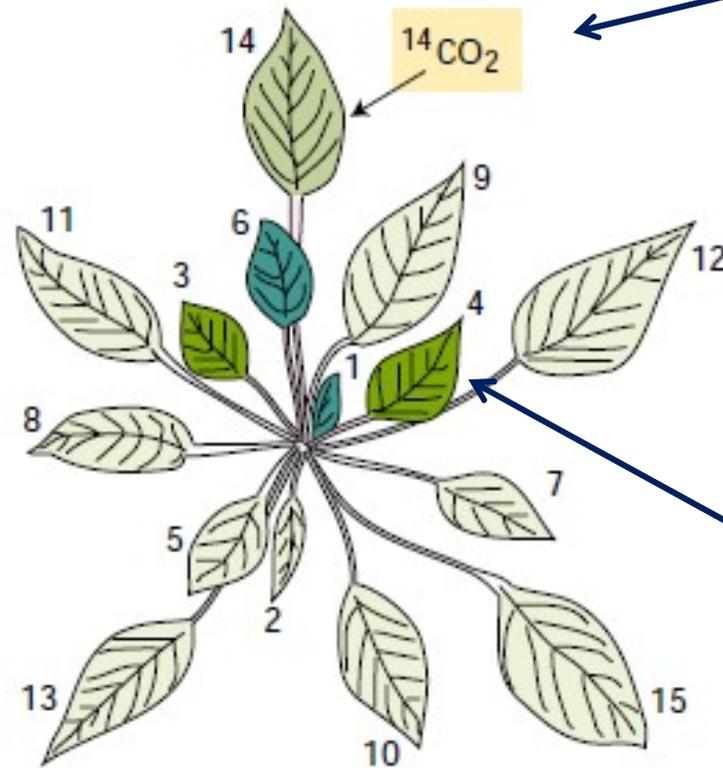


Movimiento en el floema

- El movimiento lateral de solutos en el tallo es posible por las interconexiones denominadas **anastomosis** que son abundante en los nudos.
- El movimiento puede ser **bidireccional** en el floema (por ejemplo en el pecíolo) 
- El movimiento es **unidireccional** en cada elemento



Distribución de fotoasimilados



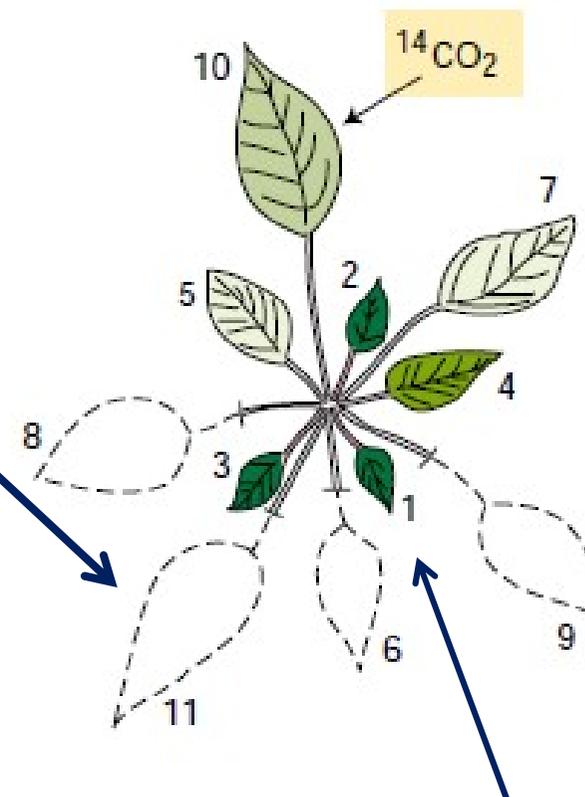
Distribución de radioactividad desde una hoja marcada con $^{14}\text{CO}_2$.

La evaluación se realizó 1 semana después.
Se observa translocación de los hidratos de carbono marcados hacia las hojas que se encuentran "del mismo lado" (ortostiquia)

Modificación de vías de translocación

¿Qué sucede si las hojas fuente del lado opuesto son removidas?

anastomosis



Ahora las hojas en formación (destinos) reciben los azúcares de la hoja marcada con C14, aunque no estén directamente arriba de ésta.

Factores que afectan la distribución de fotoasimilados

- Hay competencia entre destinos (por ejemplo frutos vs raíces), ya que la disponibilidad de recursos es limitada.
- Las prácticas de **aclareo** (menos frutos y de mayor tamaño) y **despuntado** (quitar los ápices que son muy demandantes), se basan en la modificación de la distribución de recursos o **partición**. Por ejemplo la eliminación de flores favorece el desarrollo vegetativo del resto de la planta. **Podas**.
- Las fuentes y destinos cambian de rol durante la ontogenia (ejemplo de la raíz de remolacha, y de las hojas –ver gráfico de la guía pág. 4-).

Factores que afectan la distribución de fotoasimilados

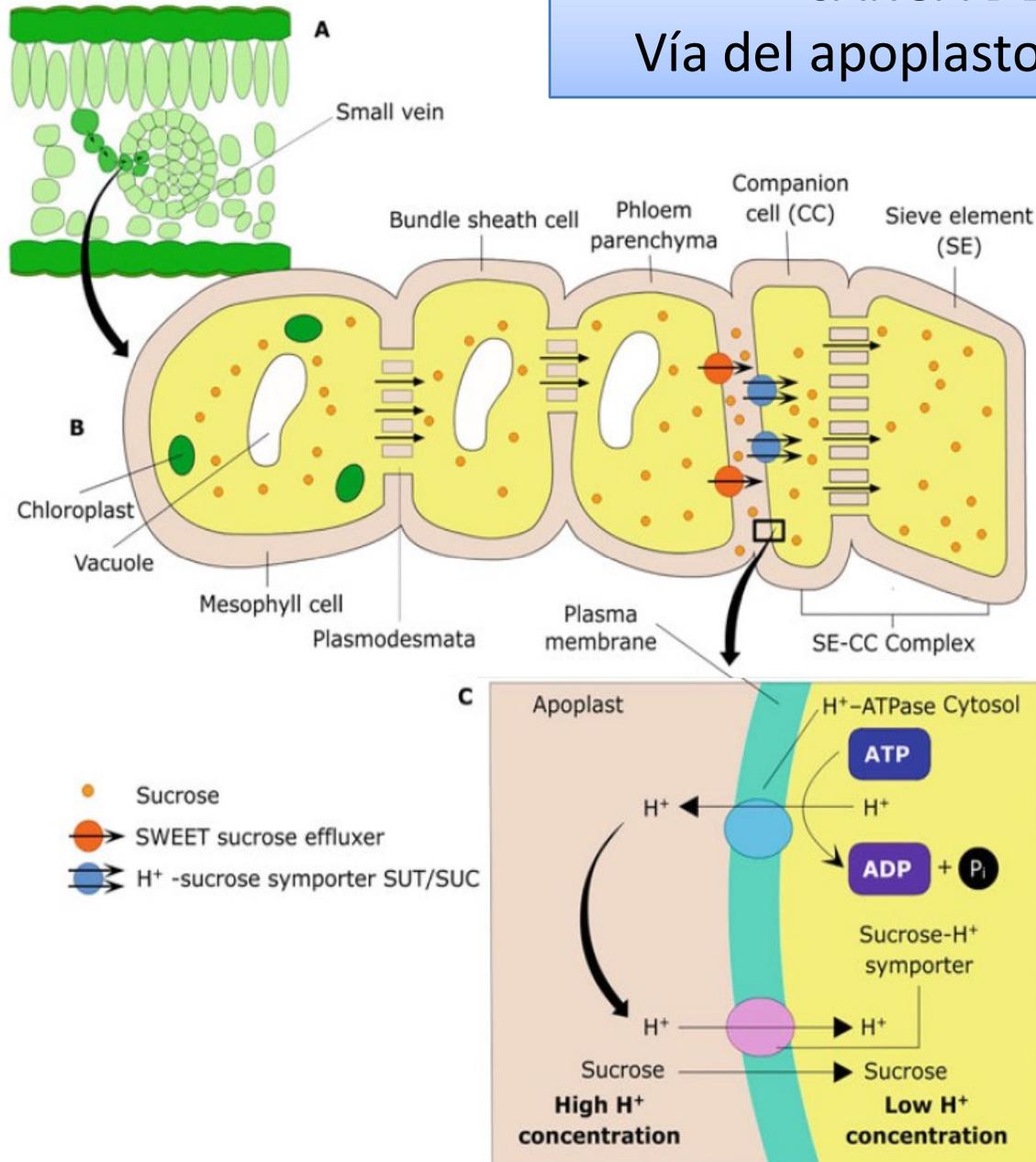
- El movimiento fuente-destino depende de la cercanía y las conexiones vasculares, órganos en el mismo ortóstico (ver diapo 25 y 27). Las hojas basales aportarán a las raíces y las superiores a los ápices. Las heridas afectan las conexiones vasculares.
- El transporte se afecta por todos los factores que modifican la fotosíntesis y la respiración (irradiancia, temperatura, estado hídrico). Se modifica la demanda y la producción de fotoasimilados. La temperatura tiene un efecto adicional sobre la viscosidad, y el estado hídrico es importante para el transporte de larga distancia (ver las últimas diapositivas).

¿Cómo llegan los fotoasimilados desde la fuente al floema?

- Por ejemplo la sacarosa sintetizada en las células del mesófilo se mueve atravesando unas pocas células hacia las finas venas de la hoja, ingresando a los elementos cribosos. Esto se denomina carga del floema.
- Según las especies la carga puede darse por **vía aploplástica o de venas cerradas**, o por **vía simplástica o de venas abiertas**.

CARGA DEL FLOEMA

Vía del apoplasto o venas cerradas



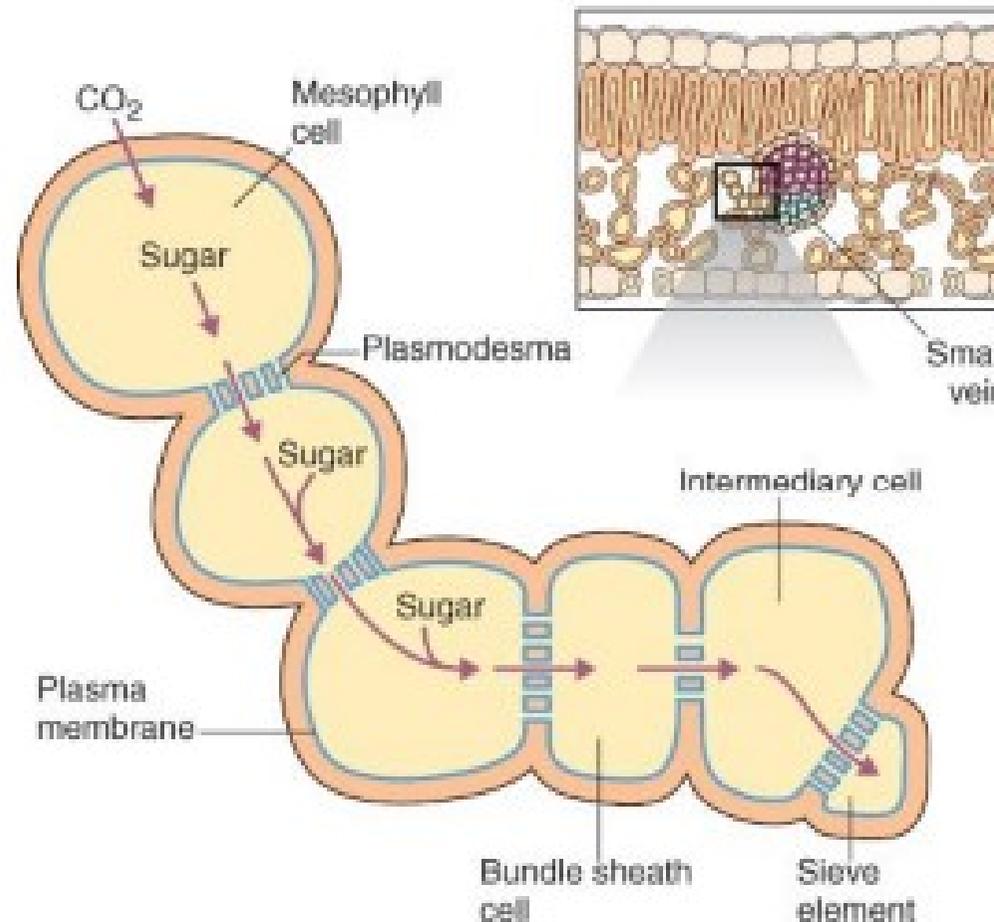
Principalmente se encuentra en herbáceas. La sacarosa se traslada primero entre células a través de plasmodesmos, y en la última etapa sale al espacio apoplástico.

Un co-transporte con protones (simporte activo) ingresa sacarosa en contra del gradiente al floema.

CARGA DEL FLOEMA

Vía simplástica o venas abiertas

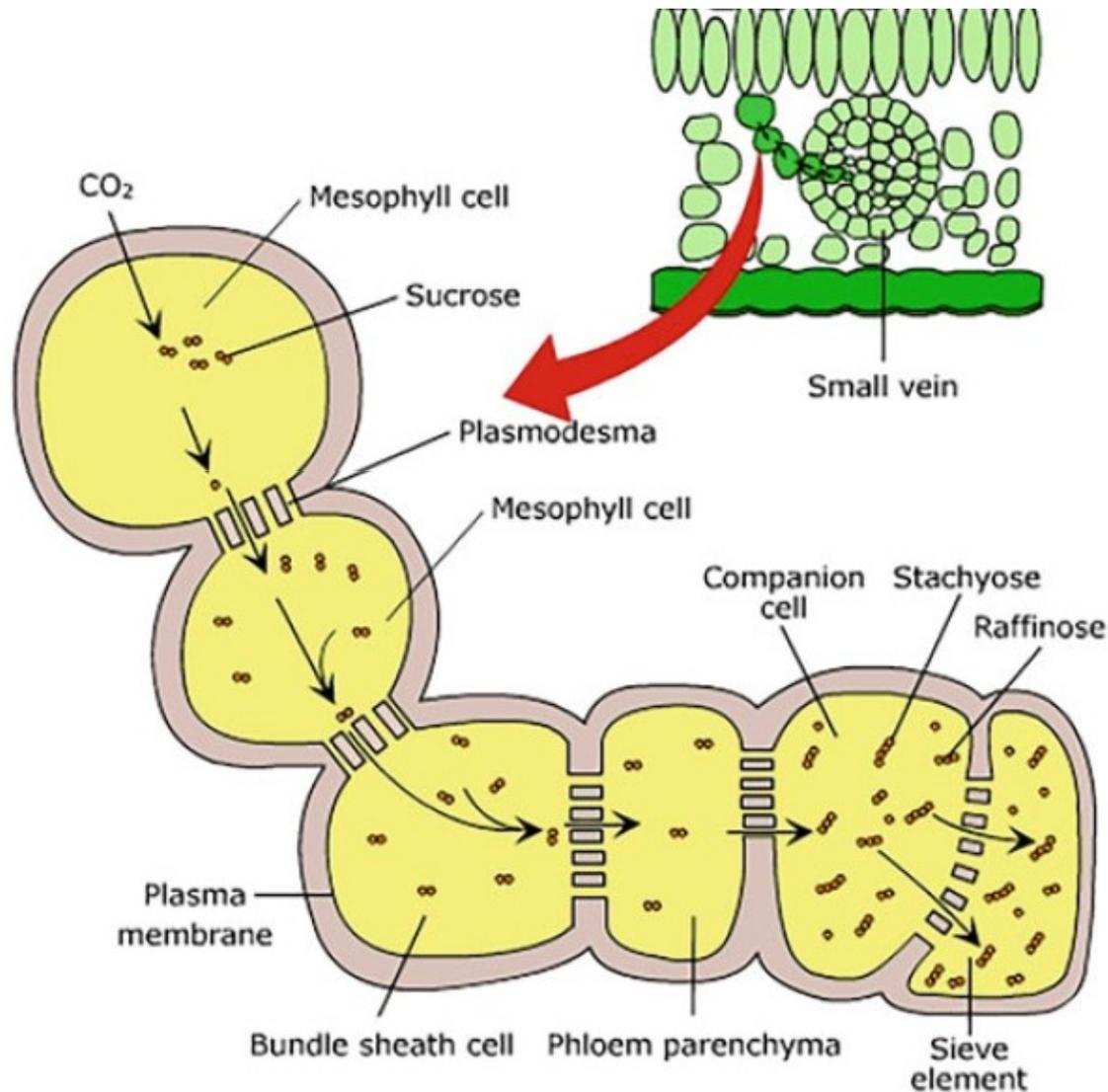
El azúcar transportado es sacarosa



Se encuentra en árboles y plantas tropicales. Los azúcares son transportados de una célula a otra a través de las conexiones entre el citoplasma (**plasmodesmos**). El transporte es pasivo, difusión.

CARGA DEL FLOEMA

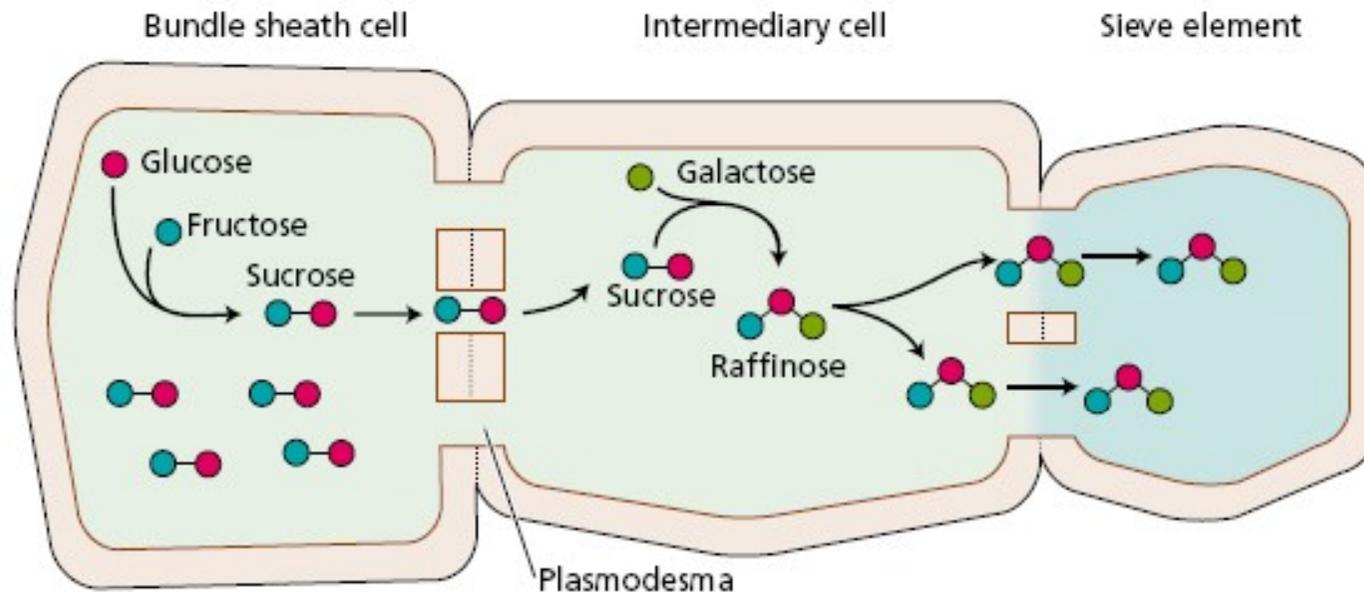
Vía simplástica o venas abiertas



Es común que la carga simplástica suceda con **trampa de polímeros**.

Donde además de sacarosa se transportan rafinosa y estaquiosa, estos polímeros tienen mayor tamaño y no pueden volver a difundir hacia el mesófilo, además ayudan a mantener un gradiente de sacarosa.

Modelo de trampa de polímero para la carga del floema



Sucrose, synthesized in the mesophyll, diffuses from the bundle sheath cells into the intermediary cells through the abundant plasmodesmata.

In the intermediary cells, raffinose (and stachyose) are synthesized from sucrose and galactose, thus maintaining the diffusion gradient for sucrose. Because of their larger sizes, they are not able to diffuse back into the mesophyll.

Raffinose and stachyose are able to diffuse into the sieve elements. As a result, the concentration of transport sugar rises in the intermediary cells and the sieve elements.

Descarga del floema

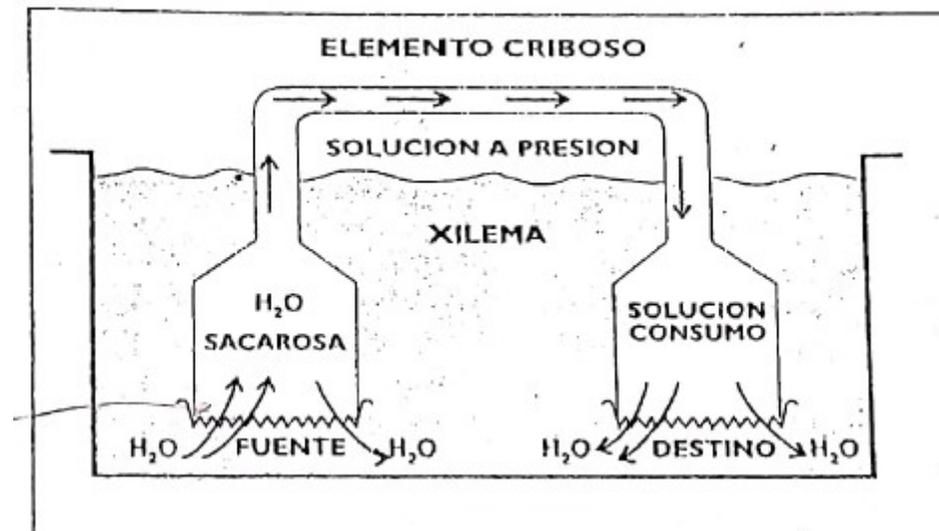
- Una vez alcanzado el destino, la descarga del floema se da de forma simplástica o apoplástica.
- En frutos, semillas y órganos de reserva que acumulan gran cantidad de azúcares la descarga sigue la ruta apoplástica.
- En semillas no hay conexiones entre tejidos maternos y el embrión (no es posible la vía simplástica)

Movimiento de larga distancia del floema

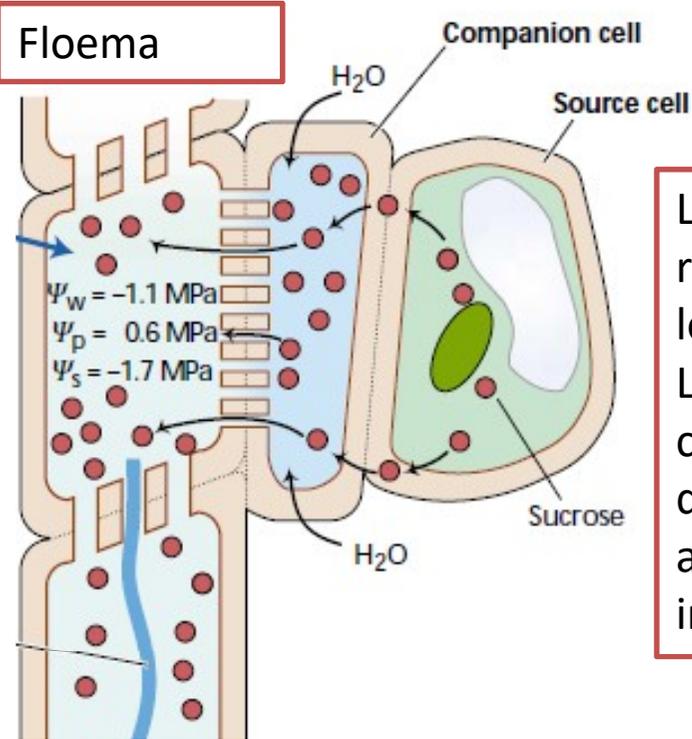
- Teoría de Munch
- La solución floemática se traslada por flujo masal
- La fuerza impulsora es la diferencia de presión
- En las siguientes diapositivas lo vemos paso a paso...

Teoría de Munch

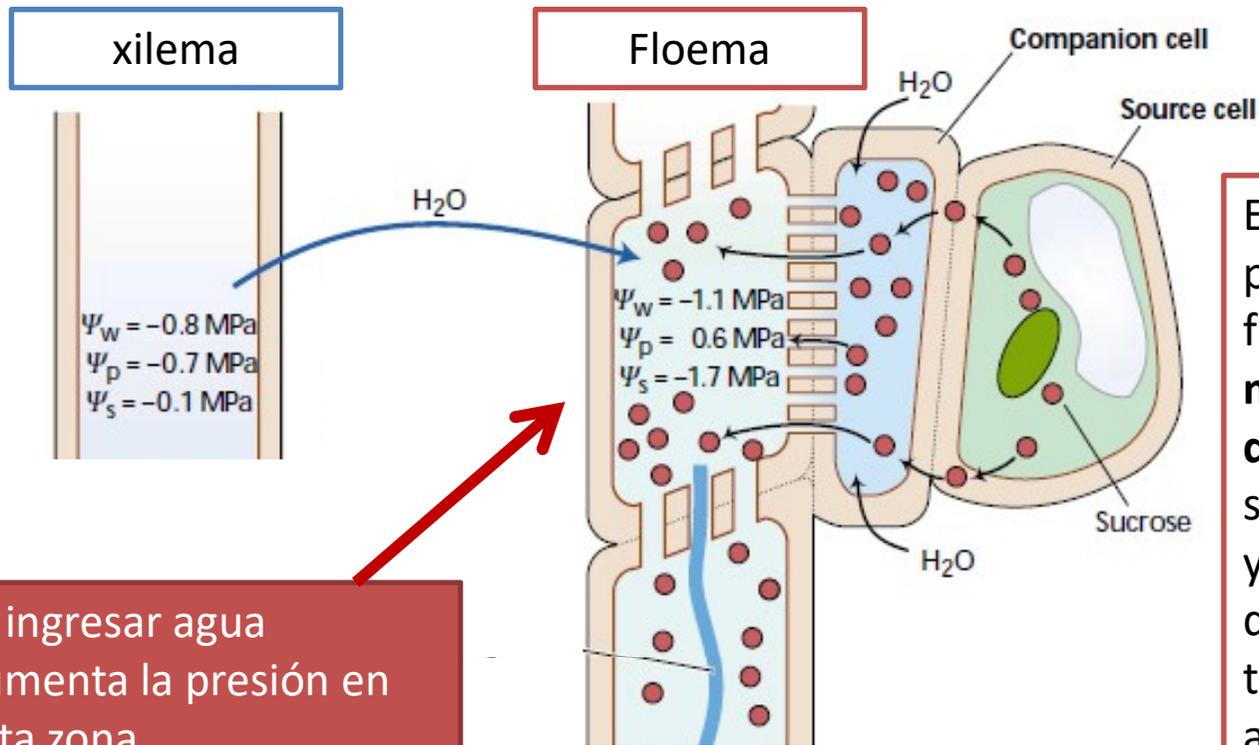
- En la portada de la guía vemos un esquema donde se representa el movimiento masal de agua
- El agua ingresa al compartimiento con alta concentración de sacarosa (en la planta es la fuente), aumentando la presión en esta zona
- En el compartimiento donde se produce el consumo (en la planta “destino”), la solución se vuelve mas diluída, el agua sale y baja la presión



Floema



Los elementos cribosos reciben azúcares desde los órganos fuente. La presencia de gran cantidad de soluto disminuye el potencial agua de forma importante.



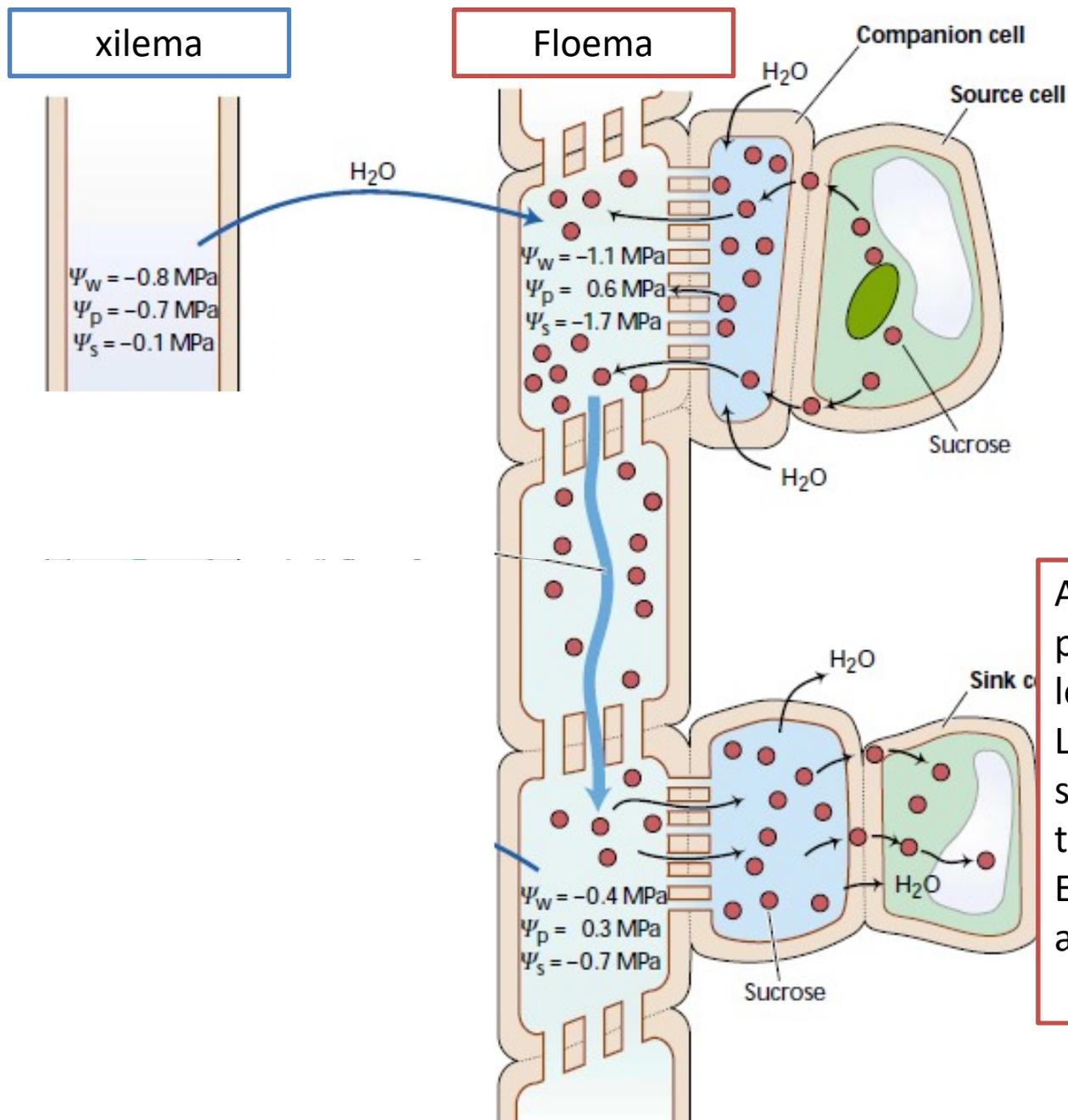
Al ingresar agua aumenta la presión en esta zona

El descenso en el potencial agua en el floema provoca el **movimiento de agua desde el xilema** (que se encuentra próximo y que es una solución diluída, por lo tanto tiene mayor potencial agua).

Ψ agua -0,8 MPa



Ψ agua -1,1 MPa



Al llegar al destino, se produce la descarga de los fotoasimilados. La solución floemática se vuelve más diluida, tiene menos soluto. El potencial agua aumenta.

xilema

Floema

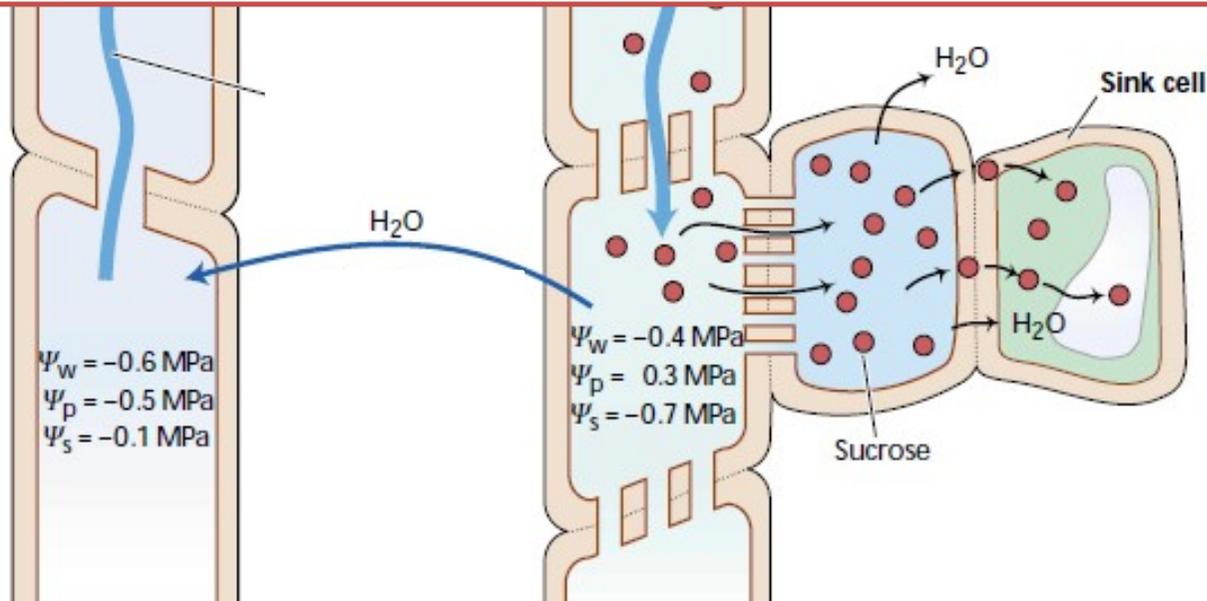
H₂O
Companion cell
Source cell

Ahora hay un movimiento neto de agua desde el floema (solución muy diluída, porque los solutos fueron incorporados al destino) hacia el xilema.

Ψ agua -0,6 MPa Ψ agua -0,4 MPa

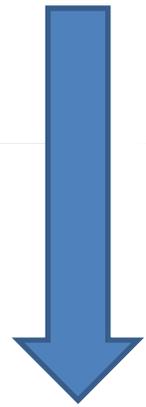


Como consecuencia del movimiento de agua la **presión disminuye en esa región del floema.**

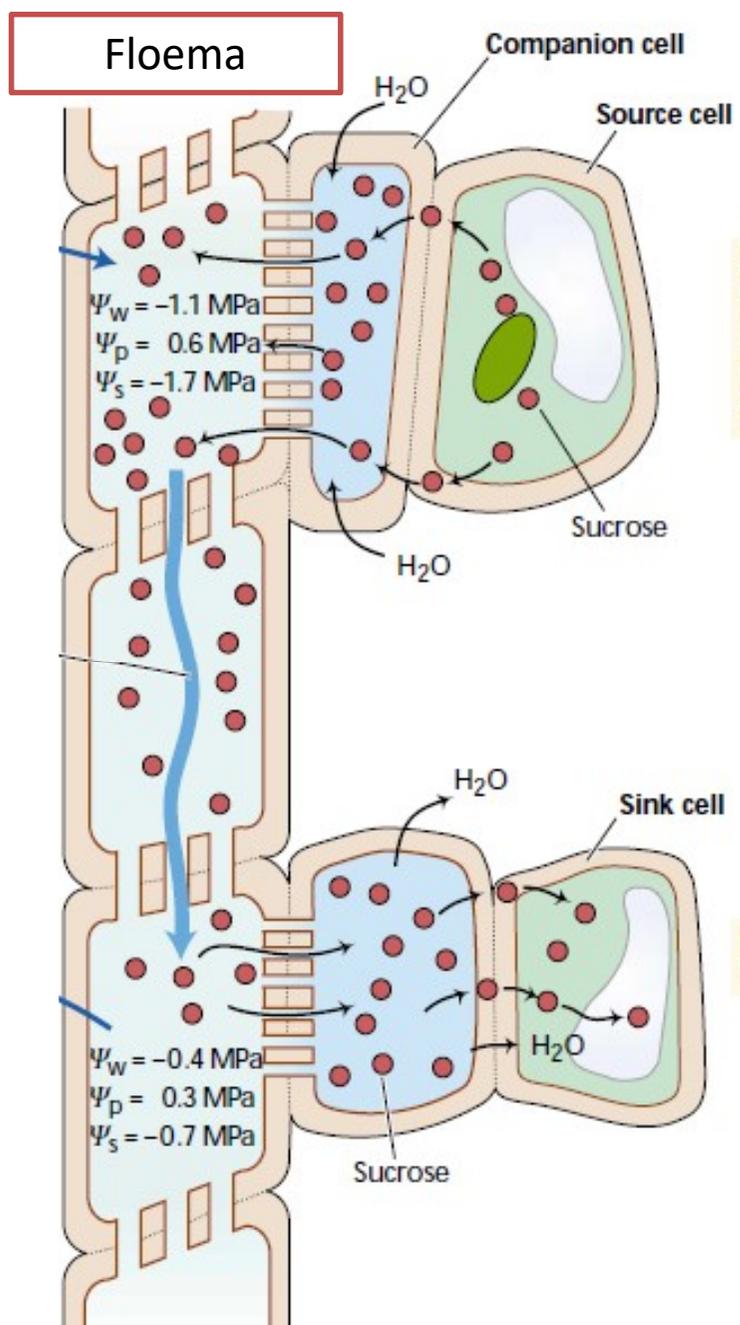


$$\Delta P$$

Presión alta
(debido al ingreso de agua)

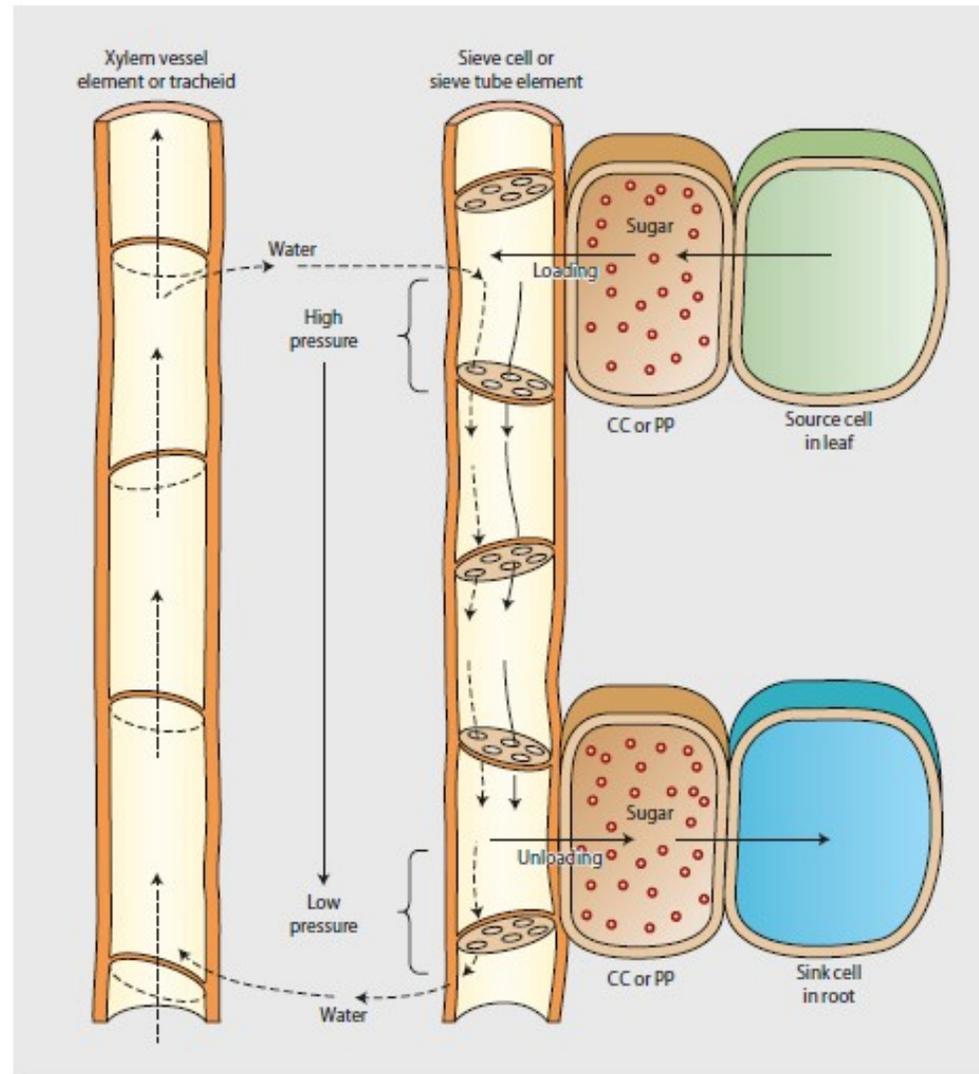


Presión baja
(debido a la pérdida de agua)



Sugar at the source, illustrated here by sucrose (red spheres) is actively loaded into the sieve element-companion cell complex.

At the sink, sugars are unloaded.



El movimiento se da por diferencia de presión, desde la fuente hacia el destino

marcelasimontacchi@gmail.com