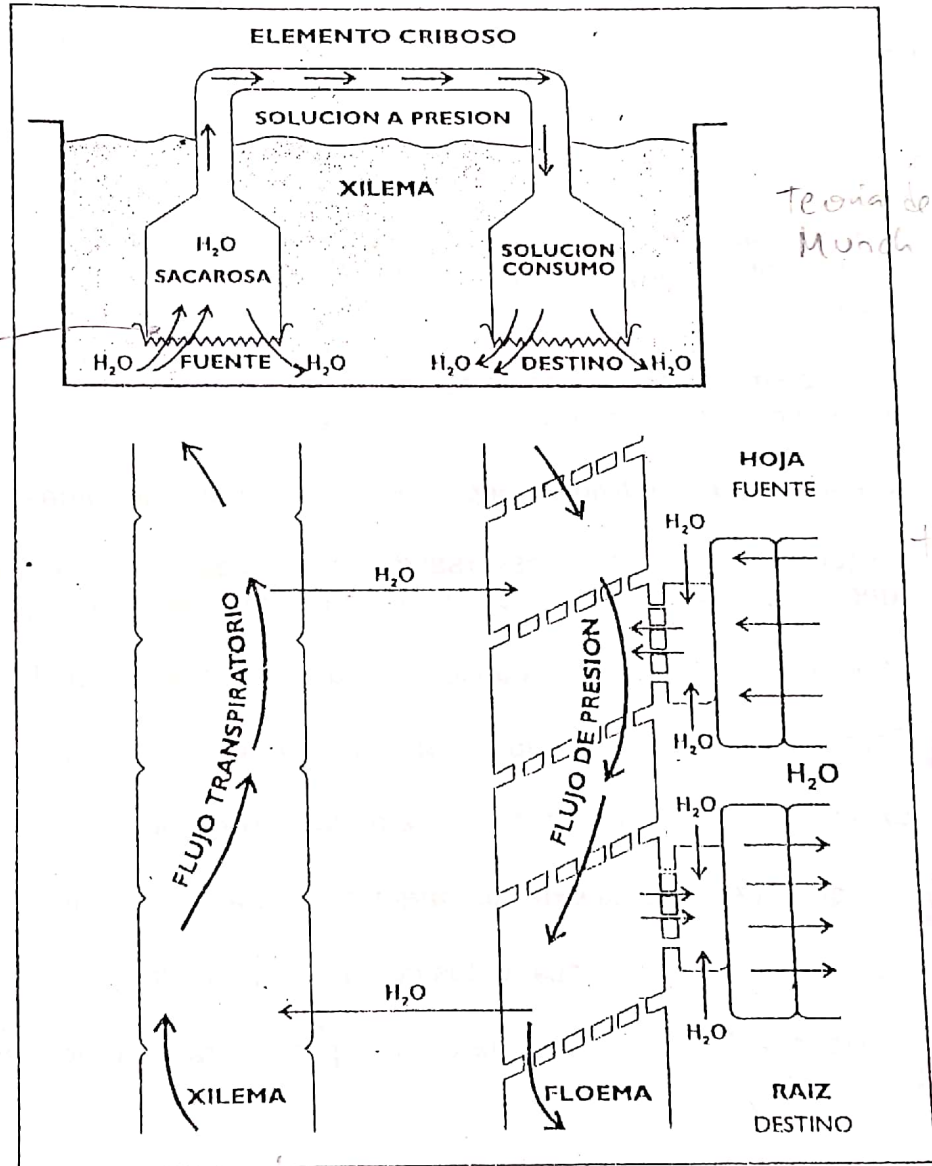


Limónero - gestación insecap.

FISIOLOGIA VEGETAL 2011

TRANSPORTE DE SUSTANCIAS ORGANICAS E INORGANICAS EN LAS PLANTAS

Ing. Agr. Daniel O. Giménez ⁽¹⁾ e Ing. Agr. José Beltrano ⁽²⁾



neutro =
seu anodo

Teoría de
Münch

Teoría de
flujo de
presión

teoría

(1) Profesor Adjunto, (2) Profesor Titular de la cátedra de Fisiología Vegetal

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

PREGUNTAS DE TRASLADO DE FOTOASIMILADOS

1. En algunos cultivares de vid utilizados para la producción de uva de mesa se practica la decorticación anular a fin de aumentar el tamaño de los racimos. Normalmente, quedan unas 12 hojas conectadas por vía floemática a los racimos. El análisis de los frutos indica un mayor contenido de azúcares y una reducción en el contenido de N, P y K con respecto a los racimos de plantas no tratadas. Qué explicación le encuentra usted a estos resultados?
2. Esquematice el corte transversal de un tallo primario, indicando sus partes. Esquematice el corte transversal de una raíz secundaria, indicando sus partes.
3. La remoción del 20% de las hojas de plantas de una variedad de soja no redujo el rendimiento en grano del cultivo. Qué explicación le encuentra usted a este hecho?
4. De 6 ejemplos de órganos o partes de las plantas que se comportan primero como destino y luego como fuente de fotoasimilados.
5. Cómo afecta la actividad respiratoria al transporte de fotoasimilados
6. Esquematice el corte transversal de un tallo secundario, indicando sus partes. Esquematice el corte transversal de una raíz primaria, indicando sus partes.
7. Indique las características de las células que constituyen el xilema.
8. Cómo afecta la fotosíntesis al transporte de fotoasimilados.
9. Explique los mecanismos de carga de los tubos cribosos
10. Explique que factores externos afectan el traslado de solutos orgánicos
11. Indique las características de las células que constituyen el floema
12. Explique la Teoría del flujo de presión para el traslado de solutos orgánicos.

TRANSPORTE DE SUSTANCIAS ORGANICAS E INORGANICAS EN LAS PLANTAS

Introducción

Una de las características más evidentes de las plantas superiores es la especialización de sus órganos en cuanto a estructura y función. Así, en las hojas se desarrolla la fotosíntesis, las raíces absorben agua y nutrientes y en granos, tallos, raíces, etc. se consumen y acumulan reservas.

Estos órganos especializados conforman una estructura espacial particular, y como los metabolitos comunes a ellos no son necesariamente producidos o absorbidos localmente, existen en las plantas sistemas eficientes para el transporte de los mismos.

En general se reconocen tres formas básicas de transferencia de sustancias dentro de las plantas: el movimiento de célula a célula con una velocidad relativamente baja (1 a 2 cm h^{-1}) que es común a todos los niveles filogenéticos, y en las plantas inferiores es el único tipo de movimiento conocido; El movimiento de sustancias por vía floemática, que se realiza a velocidades mayores, del orden de $0,5$ a 1 m h^{-1} y finalmente, el movimiento del agua en el xilema que alcanza velocidades mucho más altas, alrededor de 40 m h^{-1} .

Anatomía del xilema

El xilema en la raíz está constituido por vasos, fibras y tejido parenquimático, reunidos en *hacecillos*, que en el cilindro central se hallan alternando con el floema. En el tallo, los *hacecillos* xilemáticos y floemáticos están ubicados colateralmente, y forma los *haces vasculares*. En cada nudo estos haces se desvían hacia las yemas y hojas.

Los haces vasculares en el peciolo son similares a los del tallo, con menor número de *hacecillos* y con el xilema y floema dispuestos en forma colateral, biclateral y concéntricos. Dos o tres *hacecillos* entran a la lámina y pueden separarse, fusionarse y volver a ramificarse. Los haces vasculares en las hojas se denominan venas y se hallan rodeados de fibras y tejido parenquimático. El conjunto de venas es la venadura de la hoja. La venación, en las hojas de las dicotiledóneas es reticulada y paralela en las de las monocotiledóneas. En las primeras, una vena mayor recorre la parte medial de la hoja, de la cual salen ramificaciones menores, que forman una red densa, interconectadas y dan origen así, a las aréolas. Estas son áreas delimitadas por venas, de las cuales nacen terminaciones ciegas. Todas las venas, grandes a medianas, siempre constan de tubos cribosos y tráqueas, pero en las más pequeñas, el xilema posee traqueidas y el floema, en las terminaciones, sólo parénquima. En las aréolas, las venas y las terminaciones venosas ciegas se hallan separadas entre sí sólo por 2 o 3 células.

En las hojas de las monocotiledóneas las venas son paralelas, con una mayor que recorre, por la parte media, toda la lámina y otras medianas a ambos lados, interconectadas por otras más pequeñas.

El sistema venoso de las hojas de las gimnospermas está formado por uno o dos *hacecillos* ubicados en el centro, en los cuales el xilema y floema son colaterales. Los *hacecillos* se hallan rodeados de un tejido de transfusión, formado por traqueidas y células parenquimáticas.

Anatomía del floema

El tejido floemático se extiende desde la zona proximal del meristema radical hasta ramificaciones más pequeñas de las nervaduras en las hojas y las piezas florales. Está constituido por células alargadas en forma de tubos de $30 \mu\text{m}$ de diámetro, que poseen el protoplasma sin núcleo. Están unidas por sus extremos, pero separadas por placas con perforaciones (*placas cribosas*) de $0,1$ a $5,0 \mu\text{m}$ de diámetro, que las interconectan y forman largos conductos, denominados *elementos cribosos*. Estos se juntan en haces y forman, así, los tubos cribosos. Unidas

estrechamente a los tubos se hallan *células* acompañantes en las angiospermas y *albuminosas* en las gimnospermas. Ambos tipos de células poseen citoplasma y núcleo y se conectan con los elementos cribosos por medio de numerosos plasmodesmos. Envolviendo a los tubos cribosos se disponen un parénquima y gran cantidad de fibras muy agrupadas, que le otorgan resistencia al conjunto. Las paredes celulares de los elementos cribosos poseen abundante celulosa sin lignificación, y son de mayor espesor.

El protoplasma posee una especie de vacuola muy grande, llena de un fluido menos denso que el citoplasma, que se ubica en una fina capa sobre las paredes. La vacuola no posee tonoplasto y la separación con el citoplasma es difuso, aunque éste posee mayor densidad.

El citoplasma no posee núcleo, pero sí mitocondrias, plástidos y retículo endoplasmático. El Aparato de Golgi y los ribosomas desaparecen junto con el núcleo y el tonoplasto cuando la célula está completamente diferenciada. En el citosol se hallan *cuerpos proteicos* (proteína-P) ocupando una posición parietal, de forma amorfa (mucilaginosa), tubular, fibrosa o cristalina, dependiendo de la especie. Se ha sugerido que puede actuar taponando las placas cribosas en tubos dañados. Las perforaciones de la placa cribosa están forradas por la membrana plasmática, sobre la cual se deposita un glucano, llamado calosa, que se extiende a toda el área cribada. Los elementos cribosos permanecen funcionales solamente una estación vegetativa y luego las cribas se taponan con calosa y mueren. Existen excepciones, como la vid, y *Tilia* spp, que duran dos años o más. La calosa se forma en el otoño y obtura los poros y se disuelven en la primavera. Las palmeras representan un caso especial, pues duran toda la vida del individuo.

La traslocación se produce a lo largo de los tubos cribosos mientras que las células del parénquima floemático cumplen un papel importante en la regulación e intercambio de sustancias transportadas, y como lugar de almacenamiento transitorio.

Composición y Traslado de la Solución Xilemática

El análisis de la solución revela que contiene en disolución minerales, compuestos orgánicos nitrogenados sintetizados en la raíz, en forma de aminoácidos o ureidos, así como también giberelinas, citocininas y ácido abscísico.

El agua y las sustancias minerales absorbidas, que llegan a los vasos de la raíz, son llevados por el flujo masal, generado por la transpiración en las hojas, hacia toda la parte aérea de la planta.

Esta corriente xilemática es muy rápida durante el día, cuando la carga energética y la conductancia estomática es mayor. Durante la noche disminuye hasta hacerse casi nula. En este período las sustancias minerales se trasladan por difusión, pero muy lentamente, por presión radical. En las plantas herbáceas esta ascensión del agua y minerales produce la gutación.

La mayor parte de los iones se mueve en solución en la corriente transpiratoria. Los iones de Ca^{++} y Mg^{++} , en cambio, pueden moverse por las paredes del xilema en una serie de reacciones de intercambio iónico. Muchos iones se mueven en el xilema bajo la misma forma en que entran a la planta, pero otros son metabolizados rápidamente. Hay pruebas de que el hierro se mueve acomplejado (quelado) con ácidos orgánicos. El N se absorbe normalmente como NO_3^- o NH_4^+ , pero el primero debe ser reducido antes de ser incorporado a aminoácidos. La forma bajo la cual se mueve en la planta depende de la localización de la reductasa de los nitratos en la planta. En algunas especies, ésta se localiza en la raíz y en otras en las hojas. Hay plantas que también pueden incorporar el N_2 por símbiosis.

Dada la importancia que tiene el xilema como vía de ascenso de nutrientes, se podría suponer que la cantidad que llega a un órgano fuera una función casi exclusiva de la tasa de transpiración. El panorama real puede ser muy distinto para algunos nutrientes, sobre todo para aquellos que pueden moverse por el floema; su distribución no es sólo resultado del movimiento por vía xilemática, sino que representa el funcionamiento de xilema, floema y cambium como una unidad funcional que posee un ajuste muy preciso, y que es capaz de responder a los requerimientos de distintos órganos. Hay evidencias que apoyan esta interpretación en relación al movimiento de

iones del floema al xilema, proceso que puede ser muy importante en el caso de árboles de hojas caedizas al iniciarse un nuevo ciclo vegetativo.

La exportación de iones desde la raíz, se hace principalmente por vía xilemática, por donde se mueve la corriente transpiratoria a velocidades máximas del orden de los 40 m h⁻¹. La exportación del floema, donde pueden circular sustancias a velocidades del orden de 0,5 a 1 m h⁻¹, es de mucha menor importancia. La contribución relativa de esas dos vías de ascenso de nutrientes y la mediación del cambium se demostró por medio de un ensayo clásico llevado a cabo por Stout y Hoagland. Estos investigadores utilizaron plantas de sauce y en ellas separaron la corteza (incluyendo el floema) del cilindro central en un segmento del tallo. Aislaron estos tejidos por medio de papel parafinado. Cinco horas después de regar las macetas con una solución que contenía potasio radiactivo (⁴²K) cosecharon las plantas, separando los tallos en varias secciones y midiendo el contenido de ⁴²K en la corteza y el leño. Los resultados obtenidos (Fig. 1) muestran que muy poco del potasio circulaba por la vía floemática, pero por otro lado la transferencia lateral del xilema a floema era rápida e intensa.

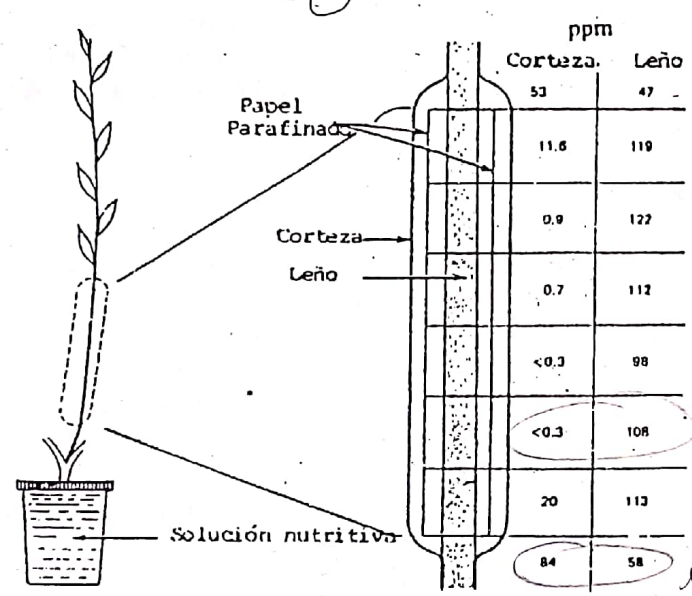


Fig.1 Distribución de ⁴²K en tallo de sauce después de un periodo de absorción de 5 horas.

No hay intercambio x papel paraf.
intercambio

Composición de la Solución Floemática

La sustancia más abundante es el agua, donde se hallan en disolución los otros componentes. La sacarosa se halla en una concentración elevada (100 mg ml⁻¹) acompañada por aminoácidos (15 mg ml⁻¹) y amidas. Otras sustancias son ácidos orgánicos (3 mg ml⁻¹), hormonas (auxinas, giberelinas, citocininas y ácido abscísico), fosfato de nucleótidos, nutrientes minerales (K⁺, Mg⁺⁺, PO₄³⁻, Cl⁻, etc.), pero otros son excluidos del floema (B, Ca⁺⁺, Fe³⁺). Las concentraciones mencionadas anteriormente son el promedio de los solutos encontrados en una gran cantidad de especies. La Fig.2 muestra ejemplos de los azúcares encontrados y la Fig.3 la composición de la solución floemática.

El estudio de la composición del tubo criboso se pudo hacer gracias al empleo de áfidos, estos insectos introducen su estilete hasta el tubo criboso. Si se corta el estilete evitando que el áfido se mueva (con anestesia), se logra el exudado de un único elemento criboso durante varios días.

Concepto de fuente y destino

Las sustancias sintetizadas en el cloroplasto pasan al citosol y junto a las elaboradas por éste, son trasladadas a las venas más próximas. La carga del floema en las venas, puede requerir energía metabólica o no, y se efectúa previo pasaje del simplasma del parénquima clorofiliano al apoplasma

de las células acompañantes y luego a su simplasma. De éste, la solución pasa a los tubos cribosos a través de los plasmodesmos. La descarga del floema es por las células acompañantes hacia las células parenquimáticas vía apoplasta o simplasma.

En la planta, los órganos de producción de fotoasimilados o de carga con azúcares al tubo criboso se denominan *Fuentes* y *Destinos* donde se consumen o almacenan. El transporte en el floema tiene lugar desde las fuentes a los destinos.

En los órganos **fuentes** se produce la síntesis de las formas de transporte de azúcares, comúnmente sacarosa, y hay disponibilidad de carbohidratos en cantidad superior a la necesaria para cubrir sus necesidades metabólicas. Estos pueden proceder directamente de la fotosíntesis (en las hojas adultas) o de la movilización de reservas acumuladas anteriormente (cotiledones y endospermas, tubérculos, bulbos, rizomas, tallos, coronas en forrajeras, etc.)

Los **destinos** son órganos "importadores" de azúcares para ser utilizados en el metabolismo y el crecimiento (destinos consumidores) o almacenarse como reserva (destinos de reserva). El hecho de que, en algunos casos, el transporte tenga lugar hacia órganos con mayor concentración de sacarosa (entrenudos de caña de azúcar, raíz de remolacha azucarera y muchos frutos) que las fuentes (hojas), demuestra que, es la capacidad de acumular azúcares (con consumo de ATP) el factor que determina que un órgano se comporte como fuente o como destino.

Distribución de fotoasimilados en las plantas. Cambios ontogénicos

Durante las etapas iniciales de su formación, todos los órganos actúan como destinos, y su desarrollo depende de los carbohidratos que reciben del resto de la planta. Posteriormente, algunos órganos presentan un cambio en su conducta y se comportan como fuentes, convirtiéndose en exportadores netos de carbohidratos. Otros órganos, por el contrario, no pasan nunca a fuente. Son los llamados destinos irreversibles. Los frutos son un ejemplo característico de este comportamiento. A pesar del elevado contenido en sacarosa de muchos de ellos, ésta no puede ser recuperada por la planta madre en ninguna circunstancia.

La transición de destino a fuente ha sido bien estudiada en las hojas. En las hojas simples de las dicotiledóneas, se inicia cuando la hoja no ha completado aún su expansión. Inicialmente, las regiones marginales de la hoja, de más edad, comienzan a exportar azúcares, mientras que las zonas basales, más jóvenes, actúan todavía como destinos. En estos momentos, estas regiones reciben azúcares tanto desde las zonas marginales como, por peciolo, del resto de la planta. Cuando la hoja alcanza una superficie de aproximadamente la mitad de la definitiva, se completa la transición y se convierte en exportadora neta.

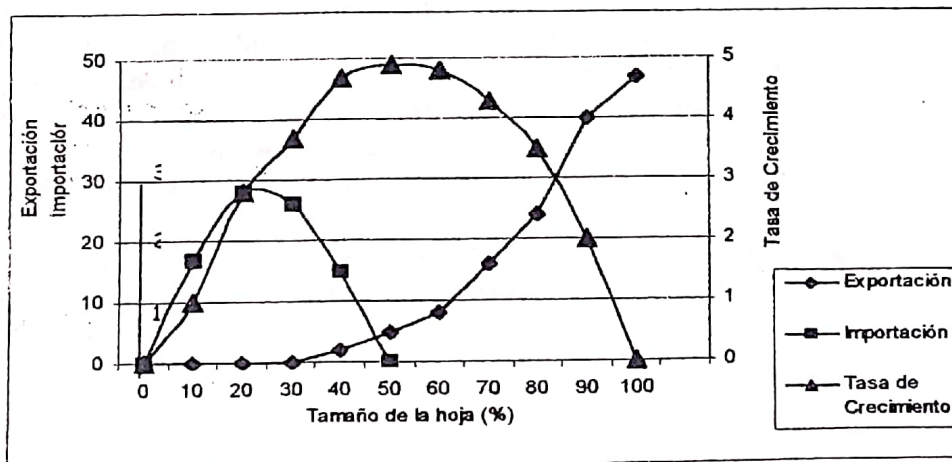


Fig 4 Patrones de importación, exportación y tasa de crecimiento de hojas de soja en función de su tamaño relativo (% del tamaño final). Datos de exportación e importación, expresados como % de actividad total en la planta; tasa de crecimiento, como aumento diario de área en % del área final.

En una planta no existen hojas parásitas, con algunas pocas excepciones (hojas variegadas o albinas como la hiedra). La incapacidad de las hojas maduras para importar azúcares aún en el caso

de estar sombreadas tiene implicancias muy importantes para la planta en condiciones de cultivo. Este mecanismo evita que las hojas maduras que han dejado de asimilar activamente por sombreado de las hojas superiores o por estar senescentes utilicen los fotoasimilados producidos por las otras hojas.

La transición de importadora a exportadora implica cambios bioquímicos y estructurales. Aumenta la actividad de las enzimas que sintetizan sacarosa y disminuye la de las enzimas degradadas. Por tanto, se produce un aumento de la concentración de ese azúcar. Al mismo tiempo, se produce un cambio en el comportamiento del floema, que acumula sacarosa en vez de liberarla, lo que coincide en muchos casos con el aislamiento simplástico de los tubos cribosos. Un proceso similar ocurre en la raíz napiforme de muchas plantas bienales. Durante el primer año de crecimiento vegetativo, estas plantas acumulan carbohidratos de reserva en la raíz. Durante el segundo año, en que tiene lugar la floración y fructificación, los carbohidratos de la raíz se movilizan hacia el tallo.

Estos cambios en el comportamiento se traducen en cambios en el sentido del transporte. En el tallo de las plantas bienales, es basípeto (del tallo hacia la raíz) durante el primer año y acrópeto (de la raíz hacia el tallo) durante el segundo. En el pecíolo de las hojas se observa un cambio similar en el sentido del transporte ligado al desarrollo, inicialmente hacia la lámina y posteriormente hacia el tallo. No existe, por lo tanto, una polaridad en el transporte del floema.

La distribución de los fotoasimilados se hace siguiendo las diferencias de concentración existentes entre la fuente y los distintos destinos. El floema traslada su solución hacia arriba o hacia abajo según la posición del destino en relación con la fuente.

Las hojas, por su activa fotosíntesis, son las fuentes más importantes. Los destinos más fuertes son la raíz, el meristema caulinar, las flores, frutos y semillas; además, los tubérculos, bulbos, rizomas, etc., en crecimiento. Un órgano puede ser destino en un momento de su ontogenia y convertirse luego en fuente de otros. Un bulbo, que se halla acumulando reservas, es un fuerte destino y luego pasa a ser fuente cuando debe usarlas para hacer crecer una nueva planta.

En el momento de la germinación de la semilla, para hacer emerger la plántula, el endosperma o los cotiledones son fuentes. Los destinos son el ápice radical y caulinar, y las hojas jóvenes, que aún no son autosuficientes y deben importar fotoasimilados.

A medida que aumenta el número de hojas, las superiores exportan hacia las hojas jóvenes, aún importadoras, y al meristema caulinar, las basales envían sus fotoasimilados hacia la raíz y las ubicadas en la parte media los particionan hacia los destinos de la base y del ápice Fig. 5. Cada una de las hojas exporta fotoasimilados hacia los diferentes destinos según su posición en el tallo. Esto determina que el movimiento neto sea acrópeto en las regiones apicales y basípeto en las basales.

Los flujos de transporte cambian durante la ontogenia de la planta al hacerlo la posición de las fuentes y los destinos, y pueden ser manipulados experimentalmente. En el trigo, por ejemplo, la fotosíntesis de la hoja bandera (última hoja) es la que provee de materia orgánica a los granos en un 75%, y el resto lo hacen la hoja anteriores a la hoja bandera y las glumelas y aristas verdes de la espiga. Las hojas basales, cuya tasa fotosintética se halla en franca disminución, por haber comenzado el proceso de senescencia, envía el saldo exportable a la raíz, que ha casi cesado su crecimiento y sólo requiere materia orgánica para la respiración de mantenimiento. Cuando se corta la hoja bandera aumenta el transporte hacia la espiga desde las hojas situadas en posición más basal, las que también aumentan su actividad fotosintética.

El movimiento de los fotoasimilados es facilitado por la existencia de conexiones vasculares directas entre los órganos. Como en el tallo los tubos cribosos están próximos a la superficie y orientados longitudinalmente respecto al eje del mismo, las relaciones nutricionales son más intensas entre los órganos situados en el mismo ortóstico que entre órganos más próximos pero situados en ortósticos distintos. Un ejemplo de la importancia de este factor en el transporte se presenta en la Fig. 6. Cuando se presenta una hoja adulta próxima al ápice del tallo con $^{14}\text{CO}_2$, los

azúcares marcados se acumulan en los primordios foliares del mismo ortóstico y de ortósticos vecinos, pero apenas en los primordios formados en la parte opuesta del tallo.

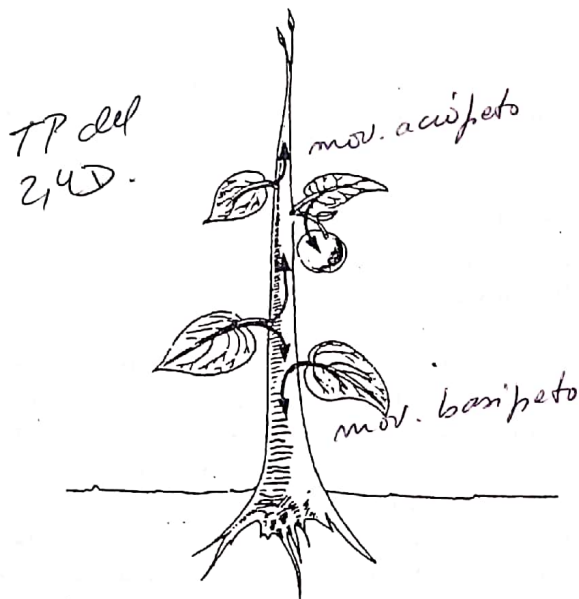


Figura 5. Direcciones predominantes del transporte de los fotoasimilados en la planta. Durante el desarrollo vegetativo, el transporte tiene lugar hacia los ápices del tallo y la raíz. Durante la fructificación, los frutos acumulan la mayor parte de los azúcares exportados desde las hojas próximas.

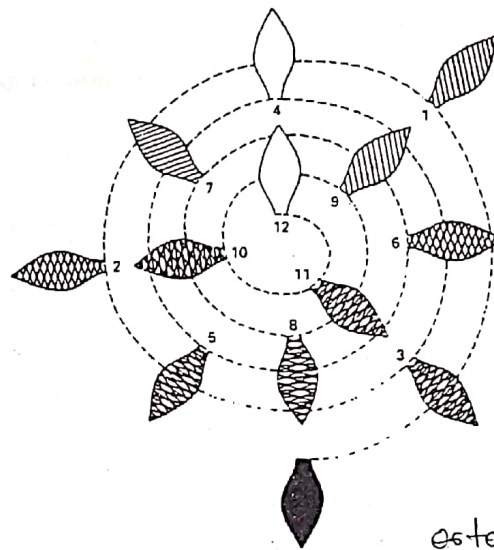


Figura 6. Distribución de la radiactividad en las hojas en desarrollo del ápice del tallo de tabaco después de la presentación de una hoja adulta (de color negro en la figura) con $^{14}\text{CO}_2$. el grado de sombreado indica la cantidad relativa de ^{14}C acumulado. Las hojas, numeradas según el orden en que se formaron, se han dibujado sobre la espiral genética; obsérvese la filotaxis 3/8.

En el girasol, los frutos de cada sector son llenados con las sustancias elaboradas por las hojas ubicadas en el mismo ortóstico. El corte de las hojas de ese ortóstico detiene el crecimiento del sector, pero no totalmente. Existe muy pequeño movimiento lateral, posiblemente por difusión, que no impide, sin embargo, que el capítulo madure, pero con el tamaño de los frutos asimétricos.

En las gramíneas, la existencia de nudos en cada fitómero, donde los haces vasculares se anastomosan de una manera compleja (complejo nodal) determina que el traslado de cada hoja no siga el ortóstico, donde está unida la vaina. Esta disposición vascular permite el movimiento lateral en toda la extensión del tallo.

La fotosíntesis impone un límite al crecimiento de la planta, y los destinos compiten por una disponibilidad limitada, aunque no fija, de fotoasimilados. Una reducción en el número de destinos aumenta el transporte de sustancias hacia los restantes, y es la base de prácticas hortícolas como el aclareo (la eliminación de parte de los frutos en desarrollo aumenta la velocidad de crecimiento y el tamaño final de los restantes) o el despuntado (al eliminar el ápice de los brotes, se reduce el consumo de metabolitos en el crecimiento vegetativo, lo que favorece los procesos reproductivos como el cuajado del fruto y la formación de semillas). Por el contrario, la eliminación de las flores y de frutos en desarrollo aumenta la cantidad de metabolitos disponible para otros frutos y la planta y, de este modo, aumenta el tamaño de los frutos y el porte de la planta.

Los destinos también influyen en las fuentes, y un aumento en la demanda de fotoasimilados aumenta la fotosíntesis en las hojas y la movilización de las reservas, mientras que la eliminación de los destinos tiene el efecto contrario. El control de las fuentes por los destinos implica distintas señales, como cambios en la turgencia, en los niveles de carbohidratos y de hormonas.

La distribución de la materia seca (fotoasimilados fundamentalmente) entre los distintos destinos se denomina **partición**, parámetro de considerable importancia en la determinación de la productividad de las especies cultivadas. La mayor productividad de los cultivares más modernos se debe a un aumento en la proporción de fotoasimilados acumulados en las partes aprovechables, normalmente los frutos y semillas, más que a un aumento en la fotosíntesis total de la planta, y este efecto es resultado de procesos de selección y mejora desarrollados mediante procedimientos empíricos. La comprensión de la regulación de la partición facilitaría, sin duda, el desarrollo de variedades más productivas.

Carga de los tubos cribosos

Las moléculas de azúcar producidas en el parénquima foliar pueden ser utilizadas "in situ", almacenadas o transportadas hasta un tubo criboso, e ingresar al sistema floemático. En él pueden ser transportadas hacia uno de los varios destinos, sufrir utilización durante su traslado o ser almacenada transitoria o permanentemente en el parénquima floemático, desde donde pueden pasar a otros tejidos o volver a los tubos cribosos. Si llegan a la raíz pueden ser acumuladas o reexportadas hacia otro destino.

El conocimiento de los mecanismos que intervienen en el movimiento de los azúcares dentro del mesófilo y de los mecanismos de carga a nivel del floema es todavía fragmentario. Los estudios estructurales han demostrado que en diferentes especies se ubican a lo largo de un continuum cuyos extremos están representados por: a) **carga por vía del apoplasto**, llamadas también de "venas cerradas" y b) **carga por vía del simplasto**, de "venas abiertas". Las estructuras de las venas del primer grupo, en su forma más típica, tienen pocas o ninguna conexión plasmodesmática entre las células anexas y el resto del mesófilo. En el segundo grupo, en contraste, las células anexas típicas se ven reemplazadas por células intermediarias con estructuras especiales "células de transferencia" (por ejemplo, invaginaciones muy frecuentes de la pared celular que tienen el efecto de aumentar la superficie del plasmalema) y hay una alta frecuencia de conexiones plasmodesmáticas entre estas células intermedias y el mesófilo.

Las especies del grupo de "venas cerradas" generalmente son herbáceas y la sacarosa es el soluto predominante en el jugo floemático; los de "venas abiertas" frecuentemente son árboles de bosques tropicales, y el exudado floemático normalmente contiene una alta proporción de oligosacáridos como estaquiosa y verbascosa. En los estudios efectuados con ejemplares de ambos grupos, hay coincidencia en que los elementos del tubo criboso (en ambos grupos) y las células anexas o intermediarias requieren muy bajos potenciales agua para ser plasmolizados, lo que sugiere el funcionamiento de algún mecanismo de concentración de solutos. En especies de venas cerradas, el uso de inhibidores específicos de **bombas de protones** inhibe la absorción de sacarosa (que ocurriría gracias a un contrantransportador protón-sacarosa) y los promotores del funcionamiento de esa bomba aumentan la tasa de carga de sacarosa. Entonces, en este grupo de especies, la carga de sacarosa podría ocurrir a nivel de la interfase apoplasto/plasmalema de las células anexas y, eventualmente, con un segundo paso de concentración a nivel de plasmalema del elemento de tubo criboso (Fig. 8). Esta interpretación deja abierta las preguntas de cómo ocurre la carga en sistemas con venas abiertas y cuál es la función de los plasmodesmos en estas especies y en aquellas de estructura intermedia. Se ha propuesto (Fig. 9) que en las especies de venas abiertas, podría estar funcionando una "trampa de polimerización". La sacarosa proveniente de las células fotosintéticas podría moverse por vía simplástica hasta la célula intermediaria, donde ocurriría un proceso de síntesis de oligosacáridos, por agregado de unidades de galactosa a la molécula de sacarosa. Si los plasmodesmos de la interfase, célula intermediaria/célula del mesófilo, fueran lo suficientemente pequeñas, el oligosacárido resultante solamente podría moverse hacia el tubo criboso por plasmodesmos de superficie mayores. Se ha sugerido que en las especies de estructura venal intermedia la carga podría ocurrir por alguna combinación de los dos mecanismos señalados.

Sitios de consumo y reserva de solutos orgánicos

En general se supone que la capacidad de un órgano o tejido de actuar como destino depende de su tamaño y de su actividad metabólica. Se cree que buena parte de los efectos de los factores ambientales sobre la distribución de fotoasimilados son el reflejo de sus efectos diferenciales sobre la actividad de los distintos destinos potenciales de la planta.

El investigador puede crear experimentalmente un sitio de elevada actividad metabólica, por ejemplo en un punto determinado de una hoja, mediante una hormona (citocinina). Este sitio se transforma en un destino y el resto de la lámina en fuente. Este mecanismo rige en toda la planta, en la cual el factor fundamental es la intensidad de la actividad metabólica del órgano.

Los órganos que funcionan como destinos principales de los fotoasimilados cambian durante la ontogenia de la planta. Por otra parte, también existen órganos que en una fase de su vida funcionan como destinos (hoja en expansión, tallos que actúan como reservorios intermedios de fotoasimilados) y en otros como fuente (hoja madura, tallo que exporta, a las yemas o a los granos, fotoasimilados previamente acumulados durante el crecimiento de éstos). Muchas de las cuestiones referentes a las vías de descarga y a los mecanismos del proceso de descarga, que resultan importantes a la hora de discutir la carga a nivel de hoja, vuelven a tener importancia al considerar la descarga a nivel de destino (Fig. 10).

La descarga a nivel del plasmalema del sistema elemento de tubo criboso/célula anexa incluye vías simplásticas y apoplásticas, según el tipo de destino considerado y, a veces, según el estado de desarrollo del mismo. El transporte del apoplasto al citoplasma y de allí a la vacuola, a través de la plasmalema y del tonoplasto, es generalmente por co-transporte contra un gradiente de concentración, con gasto de ATP.

La descarga en los órganos vegetativos es simplástica.

En los órganos vegetativos en crecimiento, el floema primario, en diferenciación continua, presenta numerosas conexiones plasmodésmicas con las células indiferenciadas del procambium y las del parénquima vecinas. La descarga de los fotoasimilados es predominantemente simplástica, moviéndose la sacarosa a favor de un gradiente de concentración mantenido merced a su utilización en la respiración y la síntesis de componentes estructurales de las células en crecimiento. Este tipo de descarga se da en el ápice del tallo, en la raíz y en la mayor parte de las hojas en desarrollo.

En algunos órganos de reserva la descarga es apoplástica.

En el parénquima de reserva del tallo de la caña de azúcar y la raíz de la remolacha azucarera, la sacarosa se libera al apoplasto desde el complejo tubo criboso-célula acompañante. En la raíz de la remolacha, la sacarosa se acumula en las células del parénquima, manteniéndose así el gradiente de concentración necesario para su descarga continuada. En el tallo de la caña de azúcar, la sacarosa liberada al apoplasto es hidrolizada por una invertasa de pared, lo que mantiene el gradiente necesario para su descarga. La glucosa y la fructosa se incorporan a las células del parénquima, donde se utilizan en la síntesis de sacarosa. Esta sacarosa, al igual que en la raíz de la remolacha, se almacena en las vacuolas de estas células consumiendo energía.

En las semillas en crecimiento, la descarga es simplástica, seguida por una etapa apoplástica.

La descarga de los tubos cribosos en los frutos y en las cubiertas seminales tiene lugar en el simplasto. En algunos frutos los azúcares liberados pueden transportarse por el simplasto varias filas de células a una distancia de hasta varios centímetros, hasta su acumulación en las vacuolas de los tejidos especializados.

La mayor parte de los azúcares descargados en las cubiertas seminales se utilizan en el crecimiento del embrión. Este no tiene conexiones plasmodésmicas con los tejidos maternos, por lo que los azúcares, después de un transporte simplástico en las cubiertas, son liberados al apoplasto en la cavidad seminal de donde son tomados por las células del embrión o del endosperma.

En soja y en haba, la sacarosa se libera al apoplasto mediante un transportador y con gasto de ATP. En el maíz, por el contrario, se liberan hexosas por un proceso pasivo. En ambos casos, la incorporación a las células del embrión es por un proceso activo.

En algunas especies, *el tallo puede constituir un destino transitorio de fotoasimilados*. Estas sustancias pueden ser retransportados a otros órganos de reserva o a los frutos cuando éstos se desarrollan. En la papa, por ejemplo, el tallo pierde peso rápidamente, cuando comienza la senectud foliar al término del ciclo de cultivo de la papa, y puede proveer un 20 a 25% del total de la materia seca que se deposita en el tubérculo durante ese período. También en el trigo un 10% del peso final del grano puede provenir de materiales almacenados en el tallo. Se ha sugerido que este almacenamiento transitorio de fotoasimilados podría ser aprovechado para la creación de nuevas variedades con mayor capacidad de almacenamiento. En especies como el trigo y la papa donde la mayor demanda de fotoasimilados para el llenado de granos o tubérculos se produce simultáneamente con la pérdida más o menos pronunciada de hojas por senectud, esas variedades permitirían asegurar mayor rendimiento a través de una mayor provisión de fotoasimilados a los órganos cosechables. Se atribuye a las reservas almacenadas en el tallo un papel importante en amortiguar los efectos de las fluctuaciones en las condiciones ambientales, sobre la provisión de fotoasimilados a los destinos. Otra fuente de reservas para el crecimiento de los órganos de cosecha está constituida por una parte de las proteínas de la hoja. La lisis de estas proteínas generan aminoácidos y amidas (es decir compuestos que contienen carbono y nitrógeno) que pueden moverse por floema hasta los órganos cosechables.

Los órganos reservantes de muchas especies perennes son los tallos, los que proveen a las yemas de azúcares cuando se reanuda el crecimiento en primavera.

Teorías sobre el movimiento de la solución Xilemática y Floemática.

El movimiento a largas distancias de la solución floemática se hace por una *diferencia de presión* entre la fuente y los destinos. El botánico alemán Munch en 1930 demostró, en forma experimental, que si creaba un gradiente osmótico entre dos sitios se producía un flujo de solución. Este era continuo siempre que en el destino las sustancias se consumieran y la fuente era alimentada permanentemente con solutos osmóticamente activos.

La carga activa del floema, ya sea via apoplasto o simplasto crea un gradiente de ψ soluto entre la solución de este conducto y la del xilema contiguo. El líquido de los vasos del xilema, de un alto ψ agua, fluye hacia el floema, donde es más bajo, penetra al elemento criboso y aumenta su presión. En el destino, el floema descarga la solución, el agua se mueve hacia las células acompañantes y a los vasos, a causa de que el ψ agua se hace más alto. Este gradiente tiende a trasladar el agua fuera del floema, reduciendo la presión en el destino.

A lo largo del tallo, en el interior del floema, la solución se moverá mientras exista un *gradiente de presión* entre la fuente y el destino. En este esquema el agua se traslada por el xilema movida por el flujo masal de la transpiración. En el floema, por la diferencia de presión de turgencia entre la fuente y el destino (Fig. 11).

Se debe recalcar que el agua y los solutos se trasladan por un *flujo masal* y no lo hace por un gradiente osmótico a largas distancias. En otras palabras, el flujo de solución se produce por un *gradiente de presión*, más que por uno de ψ soluto. Este flujo masal invalida la hipótesis de un traslado *bidireccional* en un mismo tubo criboso.

El flujo debido a la diferencia de presión es pasivo, pero se necesita energía para la carga del floema, mantener su estructura y la integridad de las membranas. Estas son fundamentales para el modelo. En el traslado de la solución, las membranas deben retener los solutos, a los efectos de crear los gradientes entre los elementos cribosos/vasos de la fuente y de los destinos.

Se postuló, en la década del 70, la existencia en cada placa cribosa de una "bomba" impulsora de la solución, que funcionaba con la energía de la respiración del elemento criboso y de la célula acompañante. Esta hipótesis se fundamentaba en el hecho que en el trayecto desde la fuente hasta el destino, a veces de muchos metros, la solución encontraba una resistencia en cada placa que hacía imposible que se moviera sólo por una diferencia de presión. La hipótesis no ha sido validada hasta el presente.

Factores que afectan la distribución de fotoasimilados

Factores externos

En la medida que afectan la actividad metabólica de la planta y principalmente los procesos de síntesis, como la fotosíntesis y la respiración, la irradiancia, temperatura y potencial hídrico, afectan al transporte de fotoasimilados, por su efecto sobre la síntesis, carga al tubo criboso, descarga y metabolización en los destinos (ver factores que afectan la transpiración, fotosíntesis y respiración).

↓ ✕ El déficit hídrico ^{fl} puede afectar indirectamente por (en) el cierre estomático, afectando la fotosíntesis (carga del tubo criboso con azúcares), o directamente sobre el transporte por flujo de presión, el cual se realiza solamente si ingresa agua al tubo criboso desde el xilema y sobre la viscosidad del fluido floemático.

La temperatura también afectaría indirectamente por su influencia en el metabolismo y en la obtención de la energía para carga y descarga del tubo criboso. Cuando plantas enteras se tratan a diferentes temperaturas, se observa un rango óptimo para el transporte de solutos entre 20 y 30 °C. Por debajo de 10 °C y por encima de 40 °C es inhibido considerablemente. Presenta un Q_{10} del orden de 2-3. En plantas sensibles al enfriamiento el umbral se sitúa por sobre los 12 °C, y en las plantas insensibles al enfriamiento estaría sobre 0 °C, las temperaturas inferiores a dichos umbrales provocan alteraciones estructurales y modifica la viscosidad.

La irradiancia tiene influencia por su acción sobre la fotosíntesis y por su efecto fotomorfogénico en el crecimiento y desarrollo de las plantas, lo que determina cambios en los destinos de los fotoasimilados (tema 12 del programa de Fisiología Vegetal).

La exportación de fotoasimilados por la hoja tiene un óptimo de temperatura; aumenta si se incrementa la demanda de fotoasimilados en el destino; tiende a decaer si la planta se halla sometida a bajos potenciales agua. En algunas especies se ha visto que la tasa de exportación aumenta durante el día hasta alcanzar un valor estable para luego decaer rápidamente al caer la noche. La mayor parte de la información disponible sugiere que los procesos asociados al transporte son menos sensibles a las variaciones en las condiciones ambientales o internas que la fotosíntesis o el crecimiento. En consecuencia, no parece probable que la translocación actúe de punto de control en las respuestas de las plantas enteras a esos factores.

Factores internos.

La distribución de asimilados se realiza de acuerdo a la partición, descrito en letra cursiva de la pag. 5), cuando se desarrolla un nuevo destino, como puede ser la inflorescencia en gramíneas, la partición de asimilados se modifica, en este caso la inflorescencia es tan fuerte como destino que se detiene el crecimiento del sistema radicular, en las gramíneas anuales el crecimiento de la raíz no se reanuda y este es el "momento crítico" de estos cultivos, ya que la planta no puede explorar más el perfil del suelo en busca de agua y de nutrientes minerales.

✕ Otros cambios similares, pero no tan pronunciado, se producen en otras plantas cuando se forman frutos, tubérculos, rizomas, estolones, bulbos etc. o se realiza la ruptura de la dominancia apical de las yemas. En el momento que se forman nuevos destinos o se reactiva el metabolismo de alguna parte de la planta, se afecta la distribución de fotoasimilados, también la manipulación de los destinos por el productor, como se describe en la página 6.

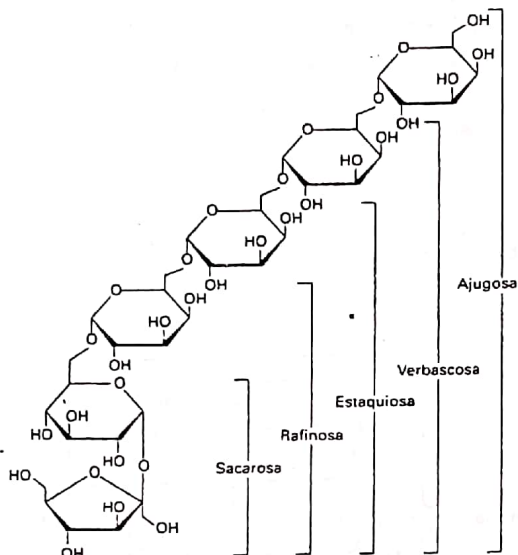
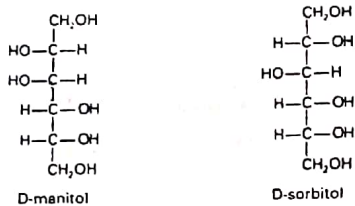


Fig. 2 Estructura química de los azúcares y algunos hexitales (manitol y sorbitol) transportados en el floema. Característica común de estas sustancias es su carácter no reductor.

	Ricinus Communis	Yucca flaccida
Materia seca total (%)	10-12,5	17,1-19,1
Sacarosa (%)	8,0-10,6	15,0-18,0
Azúcares reductores (glucosa + fructosa)	Ausentes	0,4-0,8%
Hexosas-fosfato	—	Trazas
Aminoácidos y amidas (molar) (M)	0,037	0,05-0,08
Ureidos	—	Trazas
Proteína total (%)	0,15-0,22	0,05-0,08
Ácidos orgánicos (mEq . L ⁻¹)	30-47	ca. 7,0
Fosfato (mEq . L ⁻¹)	7,4-11,4	
Sulfato (mEq . L ⁻¹)	0,5-1,0	
Cloruro (mEq . L ⁻¹)	10,0-19	
Nitrato (mEq . L ⁻¹)	Ausente	
Bicarbonato (mEq . L ⁻¹)	1,7	
Potasio (mEq . L ⁻¹)	60-122	
Sodio (mEq . L ⁻¹)	2,0-12	
Calcio (mEq . L ⁻¹)	1,0-4,6	
Magnesio (mEq . L ⁻¹)	9,0-10	
Amonio (mEq . L ⁻¹)	1,6	
Auxinas (mmolar)	0,6 x 10 ⁻⁴	
Giberelinas (mmolar)	0,67 x 10 ⁻⁵	
Citoquininas (mmolar)	0,62 x 10 ⁻⁴	
ATP (mmolar)	0,40-0,60	
PH	8,0-8,2	8,0-8,2
Conductividad <i>Unidad</i>	1,32 m s m ⁻¹ (a 18°C)	
Potencial osmótico <i>Unidad</i>	-1,42 a -1,52 MPa	
Viscosidad <i>Unidad</i>	1,31 x 10 ⁻³ N s. m ⁻² (a 20°C)	

Fig.3 Composición química y características del exudado de floema de Ricinus communis y de Yucca flaccida.

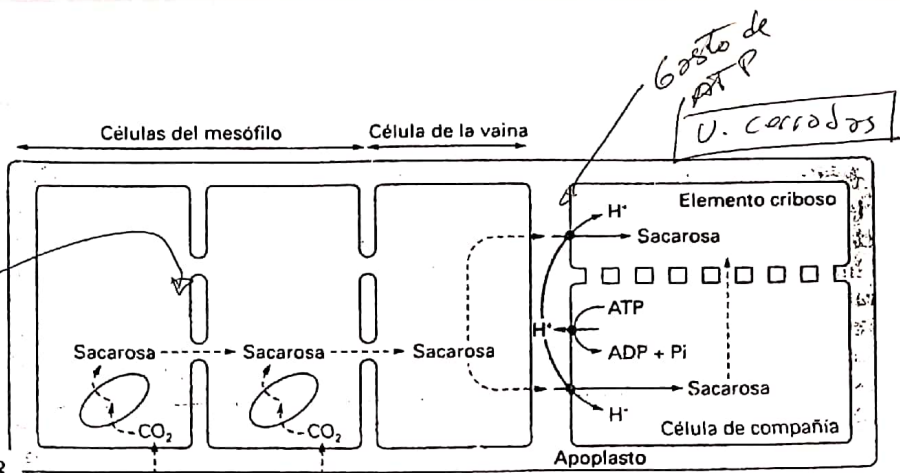


Fig. 8

Modelo del mecanismo de carga apoplástica del floema. La sacarosa se difunde (línea de trazos) por el simplasto en el mesófilo hasta las células de la vaina, donde se libera al apoplasto. De allí, es incorporada al elemento criboso en contra de su gradiente de concentración mediante un cotransporte con protones. El gradiente de protones necesario es producido por una bomba de protones (ATP-asa de membrana).

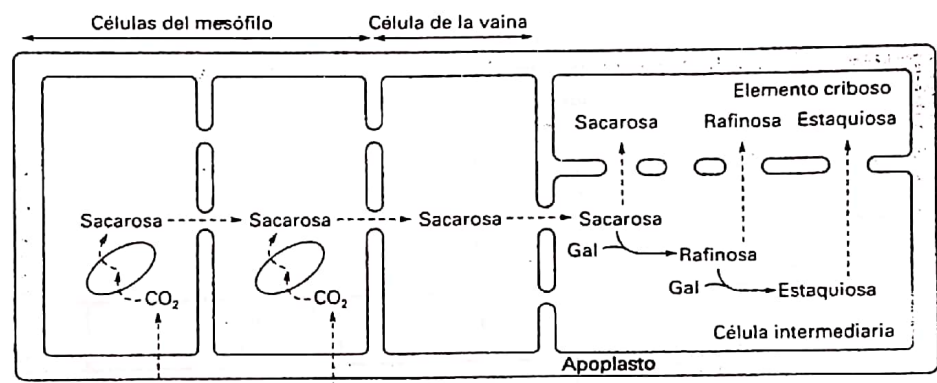


Fig. 9

Modelo del mecanismo de carga simplástica del floema. La sacarosa se mueve por difusión (línea de trazos) hasta la célula intermedia, donde se utiliza en la síntesis de rafinosa, estaquiosa, etc., manteniéndose de este modo el gradiente de concentración necesario para su movimiento. Los azúcares sintetizados (y también sacarosa) pasan al elemento criboso, pero no difunden hacia la vaina porque el canal de estos plasmodesmos es demasiado estrecho.

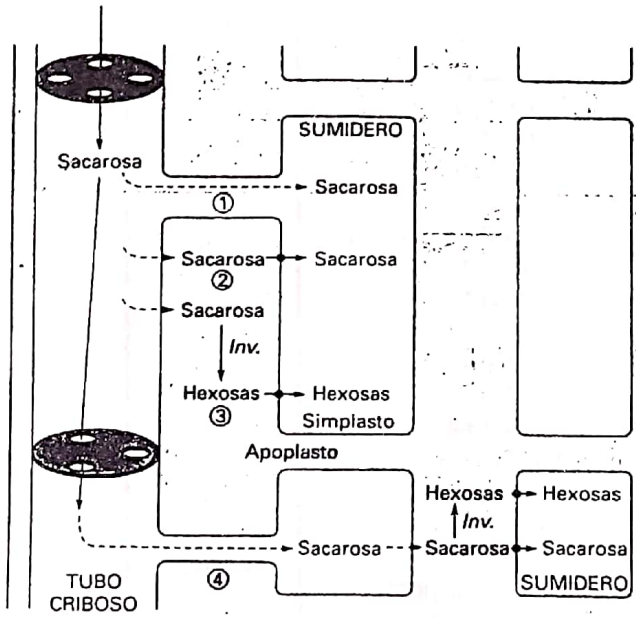


Fig. 10 Tipos de descarga en los sumideros: 1, descarga simplástica; 2, descarga apoplástica; 3, descarga apoplástica con hidrólisis por la invertasa de pared (Inv.); 4, descarga simplástica seguida por liberación al apoplasto.

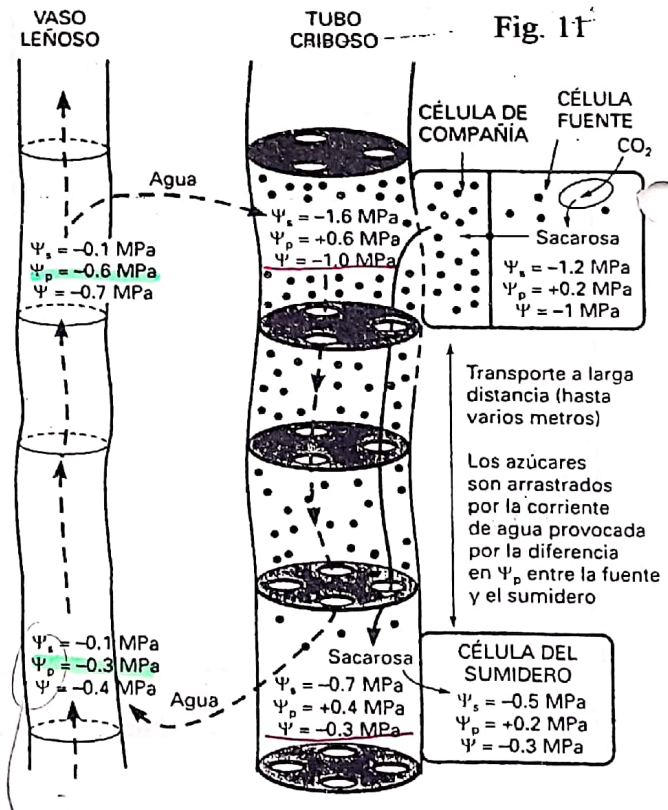


Fig. 11

Transporte a larga distancia (hasta varios metros)
Los azúcares son arrastrados por la corriente de agua provocada por la diferencia en ψ_p entre la fuente y el sumidero

hacia los juncos con gran crecimiento el traslado es sin gasto de E, 2x m hilito

psi y psi tension

TRABAJO PRACTICO N° 10

Traslado del 2, 4-D en Plantas de Girasol

Distribución de fotoasimilados

Algunas de las interacciones más comunes entre los factores de distribución pueden visualizarse en los resultados de experiencias llevadas a cabo utilizando plantas de soja con tres hojas trifolioladas además de las hojas primarias simples. En las distintas plantas se usaron como fuentes de fotoasimilados marcados las hojas 1, 2, 3 y 4 suministrando a las mismas dióxido de carbono radioactivo $^{14}\text{CO}_2$. Luego de varias horas se realizaron autoradiografías de todos los órganos de cada una de estas plantas. La intensidad del velado en las autoradiografías, índice semi-cuantitativo de la cantidad de fotoasimilados marcados presentes, puede verse en el cuadro siguiente. Evidentemente la posición de las fuentes con respecto a los destinos importantes (raíz, hoja N°4 y ápice) y la edad de la hoja que sirve de fuente (observar los resultados obtenidos con dos hojas N°4 de distinto grado de expansión) son los factores que más influenciaron la partición de los productos de la fotosíntesis.

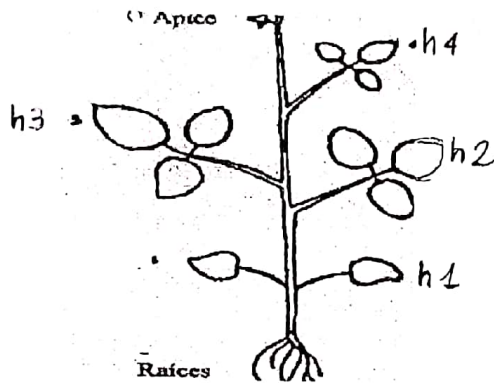


Fig. Esquema de una planta de soja del tipo utilizado para los ensayos de partición de fotoasimilados. Se indica el sistema de identificación de las hojas.

Cuadro 1. Distribución de fotoasimilados luego de la fijación de $^{14}\text{CO}_2$ (C*) por distintas hojas, en plantas enteras de soja. Escala arbitraria de velado en las autoradiografías: 5: muy fuerte; 4: fuerte; 3: mediano; 2: débil; 1: muy débil; 0: nulo. El grado de expansión de la hoja 4 se expresa como porcentaje de su tamaño final. La ubicación de las hojas se puede ver en el esquema anterior.

INTENSIDAD DE VELADO (escala arbitraria)

Hoja de aplicación	Raíz	Hoja 1	Hoja 2	Hoja 3	Hoja 4	Apice	Expansión hoja 4 %
1	5	fuelle C*	0	0	1	1	50
2	4	0	fuelle C*	0	4	4	50
3	4	0	0	fuelle C*	4	4	60
4	0	0	0	0	fuelle C*	0	40
4	3	0	0	0	fuelle C*	4	90

Las hojas basales constituyen la mayor fuente de fotoasimilados para la raíz. Lo mismo ocurre con las hojas apicales (con más del 50 % de expansión) con relación al ápice. La hoja 4 solo exporta cuando esta completando su expansión, si no también es destino como el ápice. Si bien tanto la raíz como el ápice son un fuerte destino, el peso seco de la raíz es mucho mayor que el del ápice, por lo que requiere mayor cantidad de fotoasimilados.

El objetivo del T. P. es demostrar que el traslado del 2,4-D en las plantas se realiza conjuntamente con los fotoasimilados.

En esta experiencia se usarán plantas de girasol con 4 a 6 hojas expandidas, a las cuales se les aplicará 2,4-D (2000 ppm) de acuerdo a los siguientes tratamientos:

- 1) Aplicación de 2,4-D a una hoja que estuvo tapada durante 48 a 72 horas, luego de la aplicación la hoja permanece tapada.
Esta hoja consumió y exportó fotoasimilados mientras estuvo tapada.
- 2) Aplicación de 2,4-D a una hoja que no estuvo tapada, luego de la aplicación la hoja permanece tapada. *un poco de daño apical (retorcido)*
- 3) Aplicación de 2,4-D a una hoja que no estuvo tapada, luego de la aplicación permanece destapada. *→ se ve ~~el~~ daño, apical retorcido*
- 4) Testigo, sin aplicación de 2,4-D

Al cabo de tres o cuatro días de realizada la aplicación, se observarán las plantas y se evaluarán los resultados, anotándose los efectos del herbicida en cada caso.