

Los elementos esenciales de origen mineral son incorporados desde el suelo al interior de las células de las raíces a través de la actividad de transportadores específicos, y son transportados al vástago -tras ser volcados al xilema- junto con la corriente de transpiración. Cumplen una variedad de funciones en las plantas, algunas de las cuales no son específicas, como, por ejemplo, los efectos que ejercen sobre el potencial osmótico. Otras funciones son específicas, como la presencia de magnesio en la molécula de clorofila. Algunos minerales son componentes esenciales de los sistemas enzimáticos.

MOVIMIENTO DE AZUCARES: TRANSLOCACION

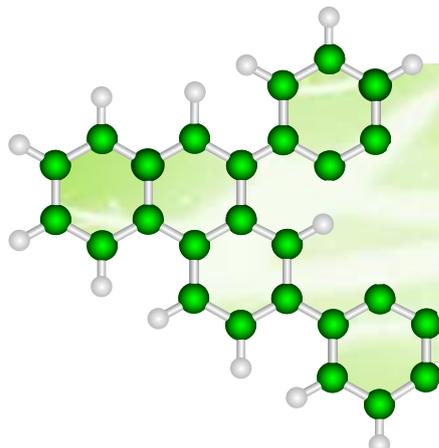
Ni los procesos de difusión ni el transporte célula a célula son eficaces para mover compuestos orgánicos a distancias

La especialización de los órganos en las plantas, para un mejor aprovechamiento de la energía lumínica, hace necesario un sistema de transporte de los fotosintatos (mayoritariamente sacarosa) a larga distancia, desde las hojas, su sitio de síntesis o fuentes, al resto de tejidos no fotosintéticos o sumideros. Ni los procesos de difusión ni el transporte célula a célula son eficaces para mover compuestos orgánicos a distancias que oscilan entre unos centímetro y decenas de metros, y sólo un sistema de flujo provee una cantidad necesaria para satisfacer los requerimientos de los distintos tejidos.

En el siglo XVII Malpighi demostró que la eliminación de un anillo de la corteza alrededor del tallo no tiene efecto sobre el transporte ascendente del xilema, pero produce un hinchamiento en la región superior a este anillo. En 1928, Mason y Maskell demostraron que el anillamiento interrumpe el transporte basípeto de azúcares. La demostración de que los elementos cribosos del floema secretan un fluido rico en azúcares al seccionarlos, llevó a la conclusión de que el floema es el sistema de transporte de fotosintatos. Los estudios más modernos utilizan el marcaje radiactivo de productos transportados.

ESTRUCTURA Y CARACTERÍSTICAS DEL FLOEMA

El transporte floemático se lleva a cabo en las células cribosas en gimnospermas y los elementos cribosos en angiospermas. Estos últimos están unidos mediante las placas cribosas formando los tubos cribosos. Las células de compañía ayudan metabólicamente a las células cribosas y también cooperan en el transporte de productos del apoplasto a las células cribosas.



Existen tres tipos de células de compañía:

- 1- Las células de compañía ordinarias, de paredes lisas, aportan ATP a las células cribosas durante todo el recorrido del tubo.
- 2- Las células de transferencia, con numerosas invaginaciones en la zona de contacto con el elemento criboso que aumentan la superficie de contacto y facilitan la acumulación de productos desde el apoplasto.
- 3- las células intermediarias, que presentan numerosas conexiones plasmodésmicas, que facilitan el transporte simplástico de los fotosintatos desde las células del mesófilo a las células cribosas.

COMPOSICIÓN DEL FLUIDO FLOEMÁTICO

Los primeros estudios sobre composición del fluido floemático se realizaron utilizando los estiletes de los áfidos, de forma que, al pinchar estos el floema, el fluido fluye por su tubo digestivo. Si se corta el estilete para quitar el insecto, su extremo sigue exudando durante varios días y se puede obtener fluido sin contaminar, para su análisis. El líquido floemático presenta las siguientes características:

- 1- PH elevado, alrededor de 8 (el del xilema oscila entre 5 y 6)
- 2- Alto contenido de materia seca (10 – 25%)
- 3- Potencial osmótico entre -1 y -3 MPa debido al bajo peso molecular de los compuestos disueltos
- 4- Viscosidad muy elevada

En cuanto a su composición, cerca del 90% de la materia seca corresponde a azúcares no reductores, y por tanto poco reactivos, como la sacarosa, que es el más abundante, y derivados de la sacarosa por adición de unidades de galactosa, como la rafinosa (trisacárido) estaquiosa (tetrasacárido), verbascosa (pentasacárido) y ajugosa (hexasacárido). También puede haber, en algunas familias, alditos como el manitol, o el sorbitol.

El nitrógeno se transporta en forma de aminoácidos (glutamato o aspartato) o en su forma amida (glutamina o asparagina).

El K⁺ es el ion más abundante, aunque otros cationes también están presentes.

El floema también es la vía por la que se transportan sustancias sistémicas, no propias de las plantas, como herbicidas, plaguicidas, y partículas virales.

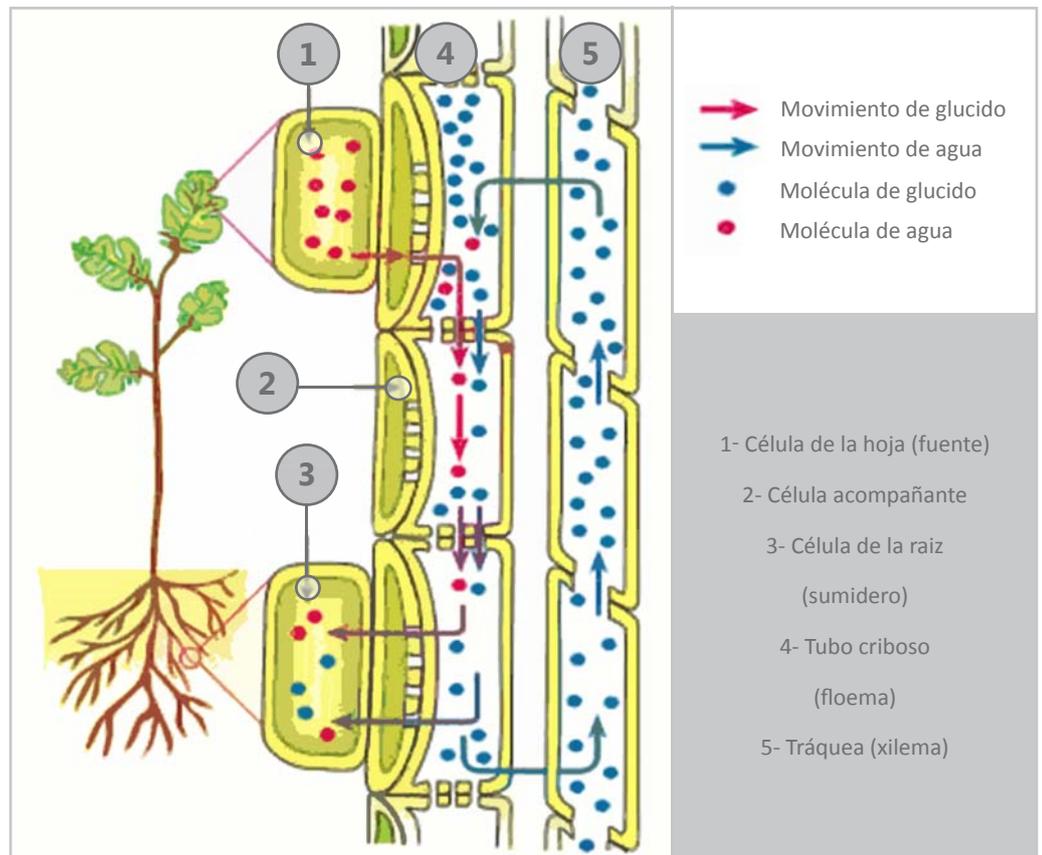
VÍAS Y DIRECCIÓN DEL TRANSPORTE FLOEMÁTICO

La velocidad del flujo floemático oscila entre 30 y 150 cm/h y la dirección de transporte de asimilados fotosintéticos va desde las "fuentes" a los "sumideros".

Las fuentes principales son generalmente las células fotosintéticas. Otros tejidos pueden tener el papel de fuentes si deben transportar productos guardados como reserva (tallos y raíces de reserva, tubérculos, semillas).

Los sumideros son tanto las células de la raíz como las de los frutos o las de cualquier tejido no fotosintético que necesita sacarosa para mantener su metabolismo. Los sumideros compiten por los fotoasimilados, de ahí que prácticas agrícolas comunes como el despuntado (eliminación de brotes) o el aclareo de frutos, destinadas a eliminar competencia, ayuden al cuajado y engorde de los frutos restantes.

El carácter de fuente y sumidero de un órgano puede variar durante la ontogenia. Así por ejemplo, las hojas aún no expandidas son sumideros de productos procedentes del resto de la planta. Cuando la hoja completa su expansión y es fotosintéticamente activa, se convierte en fuente. Lo contrario ocurre con las raíces napiformes, primero son sumideros y después, durante el periodo de floración y fructificación, fuentes que proveen a estos órganos.



CARGA Y DESCARGA DE LAS SUSTANCIAS TRANSPORTADAS EN EL FLOEMA

El movimiento de los fotosintatos desde las células del mesófilo hasta el floema se realiza por los plasmodesmos a favor de gradiente de concentración. La “carga” de los productos fotosintetizados desde las células del mesófilo fotosintético a las células cribosas implica acoplamiento energético (en forma de ATP o de gradiente protónico), ya que en el elemento criboso, la concentración de ellos es mayor, y se hace en contra de gradiente. La carga puede llevarse a cabo a través del simplasto (carga simplástica) o a través de una combinación simplasto-apoplasto (carga apoplástica).

La descarga de fotosintetizados desde el floema a las células del sumidero implica la salida de los compuestos fotosintetizados de las células cribosas, su transporte a corta distancia hacia las células receptoras y su acumulación como reservas o su consumo.

La descarga del floema también puede ser apoplástica o simplástica. La vía apoplástica está más establecida en tejidos de reserva y acumuladores, mientras que la vía simplástica es más predominante en células receptoras de tejidos consumidores. En semillas, donde no existe conexión celular entre los tejidos maternos y el embrión, hay primero una liberación simplástica en las cubiertas seminales, y un transporte simplástico a lo largo de ellas, seguido de una liberación apoplástica a la cavidad seminal, donde son tomadas por las células del endospermo o del embrión. Durante la descarga apoplástica, la sacarosa podría metabolizarse en el apoplasto antes de entrar en la célula receptora.

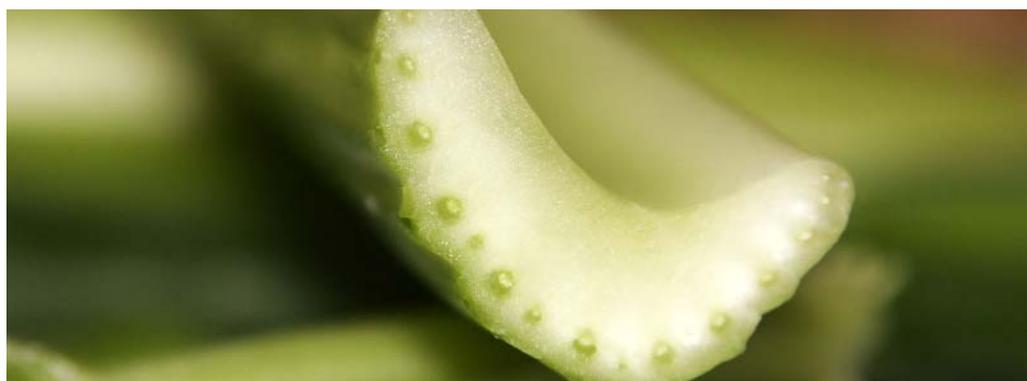
MECANISMO DE TRANSPORTE FLOEMÁTICO: MODELO DE FLUJO POR DIFERENCIAL DE PRESIÓN

La velocidad de transporte del floema (aprox. 1m/h de media) es demasiado alta para explicar el transporte por difusión.

La teoría de flujo por presión descrita por Münch parece ser la más aceptada en la actualidad. Según esta teoría el gradiente de presión, generado por ósmosis, existente entre la fuente y el sumidero es el causante del flujo transportador de asimilados fotosintéticos. La elevada concentración de azúcares provoca la entrada masiva de agua desde el xilema en las fuentes, provocando una presión sobre las paredes, que aumentan el potencial de presión, impulsando el agua, con los asimilados, hacia los sumideros, donde la presión es menor que en las fuentes pero mayor que en el xilema; el agua sale y vuelve al xilema.

La competencia entre los distintos sumideros implica que aquel que pueda provocar el mayor gradiente de presión recibirá mayor cantidad de flujo floemático y, con ello, mayor cantidad de fotoasimilados. La fuerza de un sumidero es directamente proporcional a su tamaño y su actividad, aunque de forma indirecta, las hormonas vegetales también parecen jugar un papel, en el control de la distribución de fotoasimilados hacia los sumideros.

Aunque frecuentemente se ha cuestionado esta teoría, hasta ahora, las observaciones experimentales parecen corroborarla en angiospermas. Los cálculos realizados a partir de medidas del gradiente de presión en el estilete de áfidos indican que es suficiente para explicar la velocidad del flujo. Para ello, los poros de las placas cribosas deberían estar totalmente abiertos y la microscopía así parece indicarlo. Según el modelo, el transporte no puede ser bidireccional, y hasta ahora no se ha encontrado que lo sea.



Sección del corte de un tallo de apio, mostrando el tejido vascular, que incluye floema y xilema.