

**UNIDADE VI**

**TRANSLOCAÇÃO DE SOLUTOS PELO FLOEMA**

# TRANSLOCAÇÃO DE SOLUTOS PELO FLOEMA

## 1 – INTRODUÇÃO

A evolução das plantas terrestres, a partir de plantas aquáticas, criou inicialmente uma série de novos problemas, muitos deles relacionados com a aquisição e retenção de água. Em resposta a essas pressões ambientais, as raízes das plantas evoluíram e passaram a fixar a planta e absorver água e nutrientes do solo. Já, as folhas, permitiram a absorção de luz e a realização das trocas gasosas. Com o aumento no tamanho das plantas, as raízes e as folhas se tornaram cada vez mais separadas umas das outras. Assim, sistemas para transporte à longa distância evoluíram, permitindo a eficiente troca de produtos de absorção e de assimilação entre as raízes e a parte aérea.

O xilema, como já vimos nas unidades III e IV, é o tecido que transporta água e sais minerais das raízes para a parte aérea, enquanto o floema é o tecido que transloca os produtos da fotossíntese das folhas maduras para as áreas de crescimento e de estoque (como raízes, frutos, folhas jovens, etc.). O floema também redistribui água e vários compostos orgânicos na planta. Alguns destes compostos chegam na folha madura via xilema e podem ser redistribuídos para as demais regiões da planta sem sofrer qualquer modificação metabólica.

No xilema também são encontrados solutos orgânicos, como os produtos da assimilação do nitrogênio (os aminoácidos, glutamina e asparagina, e os ureídeos, ácido alantóico, alantoína e citrulina), dentre outros. Nesta unidade, no entanto, estudaremos apenas a estrutura do floema e suas funções na translocação e distribuição de fotoassimilados.

## 2 – VIAS DE TRANSLOCAÇÃO

O floema é encontrado geralmente no lado externo de tecidos vasculares primários e secundários. Nas plantas com crescimento secundário, o floema constitui a casca interna. A remoção desta casca em ramos de árvores (o conhecido anelamento) provoca o acúmulo de materiais translocados das folhas na região acima do corte (Figura 1).

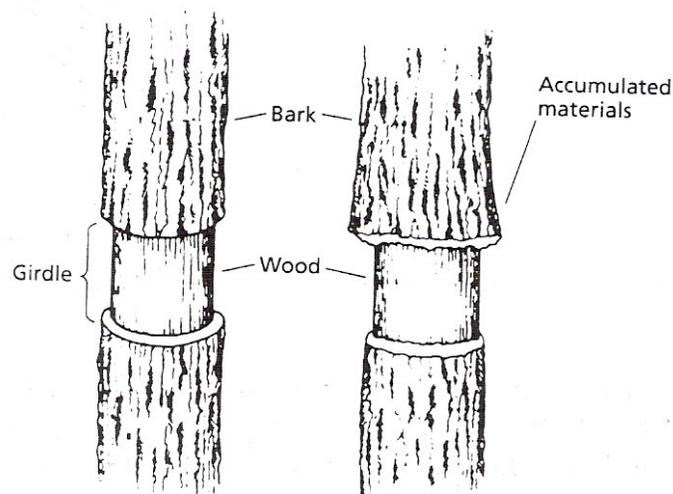


Figura 1 – O tronco de uma árvore antes e após o anelamento (Taiz & Zeiger, 1998)

As células do floema que translocam açúcares e outras substâncias orgânicas e inorgânicas são conhecidas como “**elementos crivados**”. Este termo é geral e inclui os altamente diferenciados **elementos de tubo crivado**, típicos das Angiospermas, e as **células crivadas**, características das Gimnospermas. Em adição, o tecido do floema contém células companheiras, outras células de parênquima, fibras, esclereídeos e laticíferos. No entanto, somente os elementos crivados atuam diretamente no processo de translocação.

Os elementos crivados são tipos raros de células vivas, dentre as encontradas nas plantas (Figura 2). Por exemplo, os elementos crivados perdem seu núcleo e tonoplasto durante o desenvolvimento. Além disso, microfilamentos, microtúbulos, complexo de Golgi e ribossomos também estão ausentes nestas células maduras. Estas células mantêm a membrana plasmática e algumas organelas em menor número (mitocôndrias, plastídios, retículo endoplasmático). A parede celular não é lignificada, embora possa apresentar um espessamento em alguns casos. Desta forma, os elementos crivados são diferentes dos elementos traqueais do xilema, os quais são mortos na maturidade, não possuem membrana plasmática e apresentam parede celular secundária, lignificada. Estas diferenças estão relacionadas com o mecanismo de transporte à longa distância utilizado. Lembre-se que o xilema está quase sempre submetido a uma forte tensão, o que requer que suas paredes sejam rígidas.

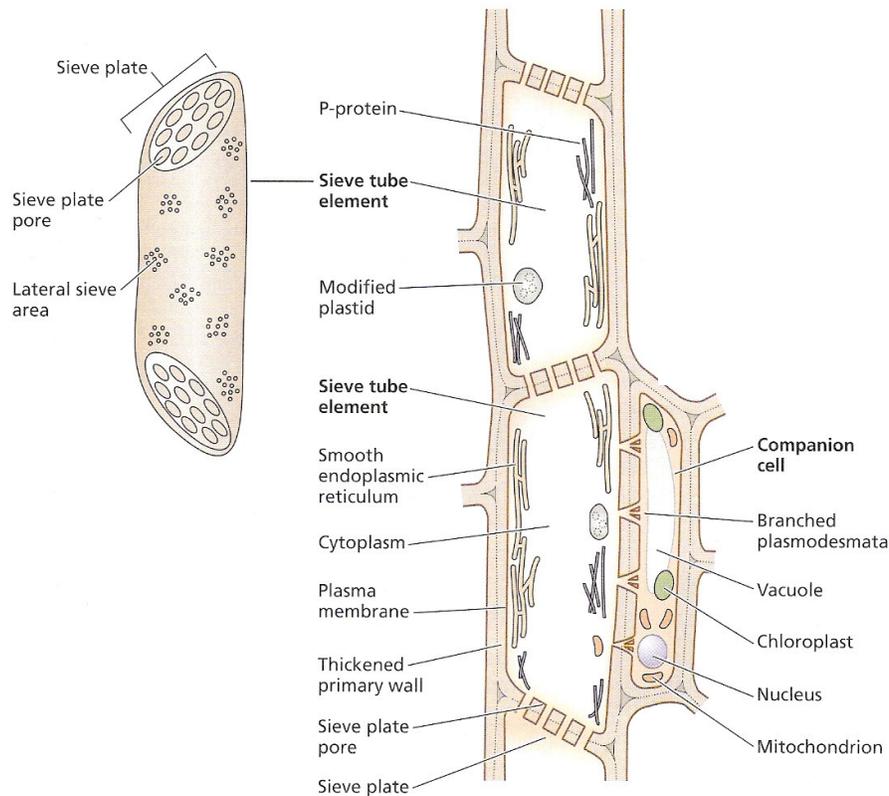


Figura 2 – Esquema mostrando um elemento crivado maduro (Taiz & Zeiger, 1998)

Os elementos crivados são caracterizados pelas áreas crivadas, porções da parede celular onde poros interconectam as células condutoras. Os poros variam de menos que 1,0 até cerca de 15,0 micrômetros ( $\mu\text{m}$ ) de diâmetro. As áreas crivadas dos elementos de tubo crivado (Angiospermas) são mais especializadas do que as observadas nas células crivadas (Gimnospermas). Algumas das áreas crivadas dos elementos de tubo crivado são diferenciadas em **placas crivadas**, as quais possuem poros de maior diâmetro, não possuem

membranas e são geralmente encontradas na parede final do elemento de tubo, onde as células individuais se juntam para formar uma séria longitudinal conhecida como tubo crivado.

Os elementos de tubo crivado possuem mecanismos que, sob determinadas condições, permitem a obstrução dos poros nas placas crivadas, evitando a perda da seiva pela planta. Isto ocorre, geralmente, em casos de estresse mecânico (injúria) e também quando a planta é submetida a algum tipo de estresse fisiológico. Um destes mecanismos consiste no acúmulo da proteína do floema, o qual ocorre em todas as dicotiledôneas e muitas monocotiledôneas, mas é ausente nas Gimnospermas. Estas proteínas do floema parecem ser sintetizadas nas células companheiras e transportadas para o citosol do elemento de tubo, onde elas se associam para formar os filamentos ou corpos das proteínas do floema (P-proteína). Quando a planta sofre um dano, o conteúdo é despejado no poro, obstruindo-o e evitando a perda da seiva.

Um outro mecanismo que parece ocorrer mais em longo prazo, e que também contribui para a obstrução dos poros das placas crivadas, é a produção e acúmulo do polissacarídeo **calose**. A calose é uma  $\beta$ -1,3-glucana que é sintetizada vetorialmente na membrana plasmática do elemento de tubo crivado, pela enzima sintase da calose, sendo o substrato suprido no lado citosólico e o produto sendo depositado na superfície da parede celular. Quando o elemento crivado recupera-se do dano, a calose desaparece dos poros.

Cada elemento de tubo crivado é associado com uma ou mais células companheiras, sendo que estes dois tipos de células se originam a partir da divisão de uma mesma célula mãe. As numerosas conexões intercelulares (Plasmodesma), entre os elementos de tubo crivado e as células companheiras, sugerem um estreito relacionamento funcional entre estas células. A célula companheira pode ajudar em funções metabólicas críticas que o elemento de tubo crivado perdeu, total ou parcialmente, durante o processo de diferenciação. Dentre estas, poderíamos destacar a síntese de proteínas e o suprimento de energia na forma de ATP (as células companheiras apresentam inúmeras mitocôndrias). As células companheiras podem contribuir, também, para o transporte de fotoassimilados das células maduras para os elementos de tubo crivado nas nervuras secundárias da folha.

Nas gimnospermas, células albuminosas, que não se originam da mesma célula mãe da célula crivada, parecem executar as funções das células companheiras.

Em algumas espécies de dicotiledôneas herbáceas, as células companheiras, apresentam numerosas invaginações da parede celular, as quais ampliam a área superficial da membrana. Estas células são conhecidas como **células de transferência**, e podem aumentar o potencial de transferência de fotoassimilados produzidos nas células do mesofilo para os elementos de tubo crivado.

Tabela 1 – Características dos dois tipos de elementos crivados de plantas.

Elemento de Tubo Crivado	Célula Crivada
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Encontrado nas Angiospermas</li> <li>• Algumas áreas crivadas são diferenciadas em forma de placa</li> <li>• Os poros da placas crivadas são canais abertos</li> <li>• A proteína do floema está presente em todas as dicotiledôneas e muitas monocotiledôneas</li> <li>• Células companheiras são fontes de energia e de compostos orgânicos. Em algumas espécies pode-se observar a presença de células de transferência</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Encontradas nas Gimnospermas</li> <li>• Não apresenta placas crivadas, ou seja, todas as áreas crivadas são similares</li> <li>• Poros nas áreas crivadas aparecem bloqueados com membranas</li> <li>• Não apresentam a proteína do floema</li> <li>• Células albuminosas parecem desempenhar funções semelhantes às das células companheiras</li> </ul>

### 3 – PADRÕES DE TRANSLOCAÇÃO: da Fonte para o Dreno

Os materiais no floema não são translocados exclusivamente em uma direção e o processo de translocação também não é definido pela gravidade. Na realidade, os materiais são translocados de áreas de suprimento, conhecidas como **fontes**, para áreas de consumo (metabolismo) ou estoque, conhecidas como **drenos**.

As fontes incluem alguns órgãos, tipicamente folhas maduras, que são capazes de produzir fotoassimilados além da suas próprias necessidades. Também podem ser consideradas fontes, órgãos de armazenamento durante a fase de exportação. Este é o caso das sementes durante o processo de germinação, em que as substâncias acumuladas no endosperma ou cotilédones são metabolizadas e translocadas para o eixo embrionário em crescimento. Alguns órgãos subterrâneos, como tubérculos, bulbos, rizomas e raízes tuberosas, apresentam comportamento semelhante aos das sementes, e podem ser consideradas fontes durante a fase de exportação.

Os drenos incluem órgãos não fotossintéticos da planta e aqueles que produzem uma quantidade de fotoassimilado insuficiente para o seu crescimento ou necessidade de estoque. Raízes, órgãos de armazenamento, frutos em desenvolvimento e folhas imaturas, os quais importam carboidratos para o seu desenvolvimento normal, são exemplos de tecidos drenos.

Em geral, folhas jovens se comportam como dreno. Em seguida ela passa por uma fase de transição e posteriormente ela passa a comportar-se como fonte. No caso de dicotiledôneas tem sido observado que a folha começa seu desenvolvimento como dreno. Quando ela atinge em torno de 25% da sua expansão ela entra numa fase de transição dreno/fonte. Finalmente, quando ela atinge de 40 a 50% da sua expansão, termina a fase de transição e a folha se torna uma fonte de fotoassimilados.

OBS: As folhas, independente de sua idade, sempre produzem fotoassimilados. A distribuição mostrada acima está associada à diferença entre a produção e o consumo. Ela é dreno quando consome mais que produz e fonte quando produz mais que consome.

Nem todos os drenos são igualmente supridos por todas as folhas fontes da planta. Na realidade, certas fontes suprem preferencialmente alguns drenos específicos. No caso de plantas herbáceas, como a soja, as seguintes generalizações podem ser feitas.

- Proximidade → É um fator importante. Por exemplo, folhas maduras da parte superior transportam fotoassimilados para a região de crescimento da parte aérea e folhas imaturas, enquanto as folhas maduras da parte inferior suprem predominantemente o sistema radicular. No entanto, isto pode ser flexível, ou seja, remoção das folhas maduras da parte inferior força a translocação de assimilados para as raízes a partir das folhas maduras da parte superior.
- Conexão vascular → No caso de translocação entre folhas, a existência de conexão vascular parece ser importante.
- Desenvolvimento da Planta → Durante a fase de crescimento vegetativo da planta as raízes e ápices da parte aérea são os principais drenos. Na fase reprodutiva os frutos tornam-se os drenos dominantes.

### 4 – MATERIAIS TRANSLOCADOS NO FLOEMA

A água é quantitativamente a substância transportada em maior abundância no floema. Dissolvidos na água encontram-se os solutos a serem translocados, os quais consistem principalmente de carboidratos (Tabela 2). Além dos carboidratos, são encontrados, também, ácidos orgânicos e aminoácidos, especialmente glutamato e aspartato e suas amidas,

glutamina e asparagina. Os níveis de aminoácidos e ácidos orgânicos são variáveis e, em geral, bem menores que os de carboidratos.

Tabela 2 – Composição da seiva do floema de *Ricinus communis*<sup>1</sup>

Componente	Concentração (mg mL <sup>-1</sup> )
Carboidratos (açúcares)	80,0 a 106,0
Aminoácidos	5,2
Ácidos orgânicos	2,0 a 3,2
Proteínas	1,4 a 2,2
Cloreto	0,4 a 0,7
Fosfato	0,4 a 0,6
Potássio	2,3 a 4,4
Magnésio	0,1 a 0,2

<sup>1</sup>Fonte: Taiz & Zeiger (1998)

Quase todos os hormônios de plantas (auxinas, citocininas, giberelinas e ácido abscísico) têm sido encontrados no floema. Também tem sido observada a presença de nucleotídeos fosfatos e de proteínas.

Entre os solutos inorgânicos, K<sup>+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, HPO<sub>4</sub><sup>2-</sup> e Cl<sup>-</sup> são móveis no floema. Em contraste, nitrogênio na forma de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Ca<sup>2+</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> e Fe<sup>2+</sup> são quase completamente excluídos do floema.

Na seiva do floema encontram-se, também, substâncias químicas “xenobióticas”, ou seja, moléculas ativas que são estranhas ao organismo (herbicidas, inseticidas, fungicidas, reguladores de crescimento, dentre outras). A taxa de absorção e de translocação dessas substâncias determina a sua efetividade. Um exemplo é o herbicida glifosato, que age inibindo a síntese de aminoácidos aromáticos e, conseqüentemente, a formação de proteínas e do precursor das auxinas (o aminoácido aromático triptofano). Este herbicida é altamente móvel no floema e, quando aplicado às folhas, transloca-se para as regiões meristemáticas e inibe o desenvolvimento da planta.

Todos os carboidratos translocados via floema encontram-se na forma não redutora (principalmente como sacarose), o que se deve ao fato que nesta forma eles são menos reativos do que os carboidratos redutores (glucose, frutose, dentre outros) (Figura 3). A sacarose é o principal carboidrato translocado na planta e, muitos outros açúcares móveis contêm sacarose ligada a uma ou mais moléculas de galactose:

Rafinose → 1 sacarose + 1 galactose

Estaquiose → 1 sacarose + 2 galactoses

Verbascose → 1 sacarose + 3 galactoses

O nitrogênio é um nutriente cujo transporte no floema depende da forma química. Ele pode ser transportado nas formas orgânica e inorgânica. No floema ele é transportado na forma orgânica, principalmente na forma de aminoácidos (glutamato, aspartato, glutamina e asparagina). Os níveis de compostos nitrogenados no floema são bastante elevados durante a senescência da folha. Esta exportação pode ser destinada a órgãos de armazenamento, como tubérculos de plantas que entram em dormência, ou para sementes, como ocorre em plantas de trigo (Figura 4).

(A) Reducing sugars, which are not generally translocated in the phloem

The reducing groups are aldehyde (glucose and mannose) and ketone (fructose) groups.

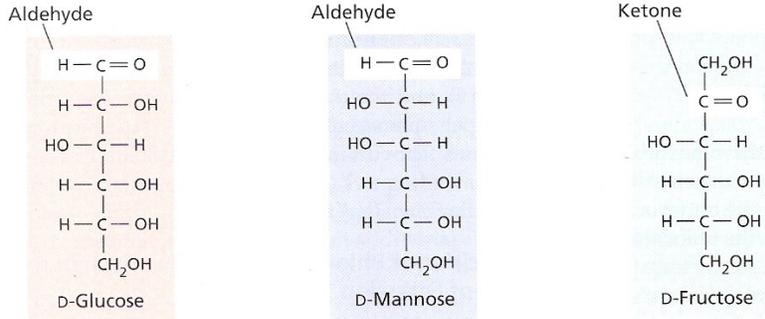
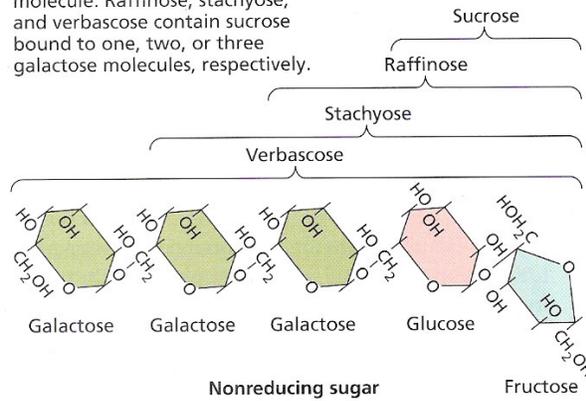


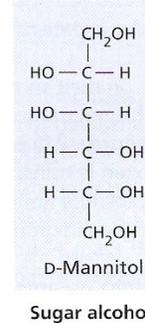
FIG  
PC  
ca  
co  
ca

(B) Compounds commonly translocated in the phloem

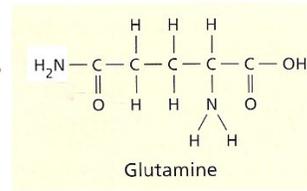
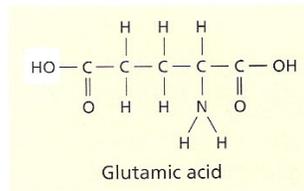
Sucrose is a disaccharide made up of one glucose and one fructose molecule. Raffinose, stachyose, and verbascose contain sucrose bound to one, two, or three galactose molecules, respectively.



Mannitol is a sugar alcohol formed by the reduction of the aldehyde group of mannose.



Glutamic acid, an amino acid, and glutamine, its amide, are important nitrogenous compounds in the phloem, in addition to aspartate and asparagine.



Species with nitrogen-fixing nodules also utilize ureides as transport forms of nitrogen.

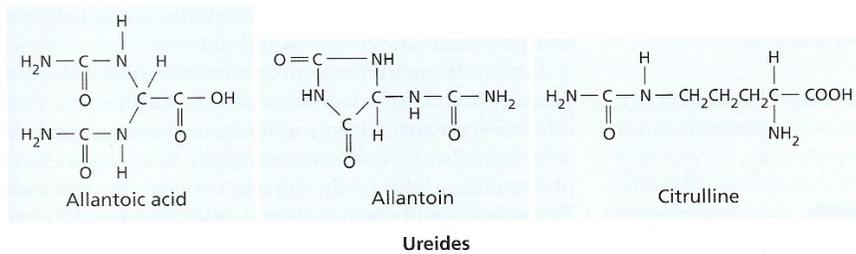


Figura 3 – Compostos que não são translocados no floema (A) e compostos que são translocados no floema (B) (Taiz & Zeiger, 1998)

Outros solutos tais como os íons minerais móveis no floema, são redistribuídos a partir de folhas senescentes, de maneira similar ao nitrogênio orgânico.

É importante lembrar que o nitrogênio na forma inorgânica ( $\text{NO}_3^-$ ) não é transportado via floema. Como vimos na unidade IV (Nutrição Mineral), o  $\text{NO}_3^-$  e algumas formas orgânicas de nitrogênio (amidas e ureídeos) são transportadas das raízes para as folhas, via xilema. Na parte aérea, o  $\text{NO}_3^-$  é assimilado e os compostos orgânicos formados podem ser translocados via floema.

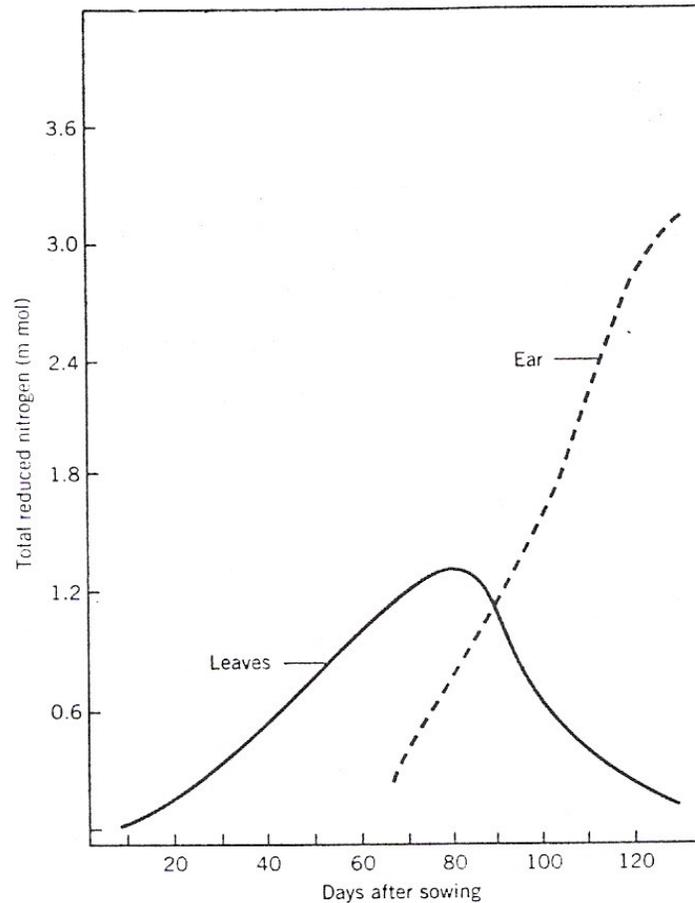


Figura 4 – Redistribuição de nitrogênio durante o ciclo de desenvolvimento de plantas de trigo (Hopkins, 2000).

## 5 – CARREGAMENTO DO FLOEMA: transporte de açúcares do cloroplasto para o elemento de tubo crivado

Na primeira etapa, as trioses-fosfato formadas na fotossíntese durante o dia devem, primeiramente, ser transportadas do cloroplasto para o citosol, onde são convertidos para sacarose (ver Fotossíntese, Figura 14). Durante a noite, o carbono do amido estocado nos cloroplastos, o qual é liberado como glicose, pode também ser convertido para sacarose.

Na segunda etapa, sacarose move-se das células do mesófilo para as células vizinhas do elemento crivado. Este transporte, referido como **transporte à curta distância**, pode ocorrer

totalmente pelo simplasto, via plasmodesmas, ou pode ocorrer parte via simplasto e parte via apoplasto (Figura 5). O modo de carregamento, via simplasto ou apoplasto, depende da espécie vegetal.

Na terceira etapa, os açúcares são transportados para dentro dos elementos de tubo crivado e células companheiras, onde eles se tornam mais concentrados do que no mesofilo. Esta absorção pode ocorrer via plasmodesma (simplasto) ou, no caso da via apoplástica, através de um simporte sacarose- $H^+$  na membrana plasmática.

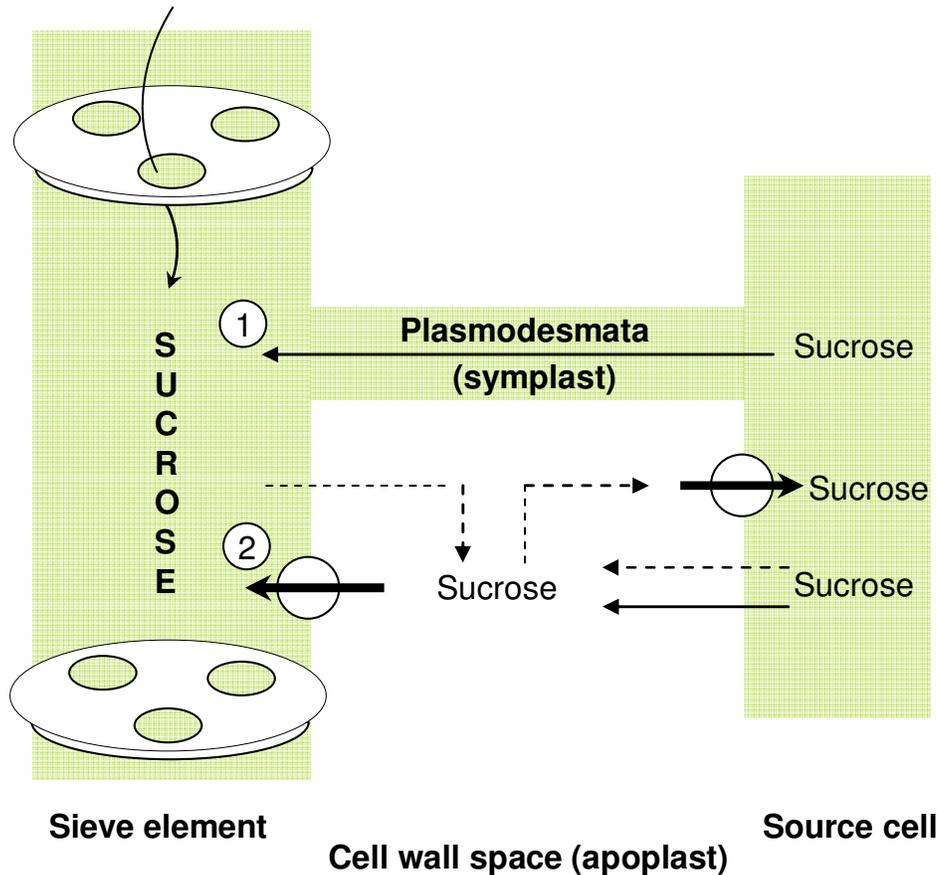


Figura 5 – Esquema ilustrando o carregamento do floema nas células do tecido fonte (Hopkins, 2000)

Uma vez no floema, sacarose e outros solutos são translocados da fonte, um processo conhecido como **exportação**. A translocação através do sistema vascular, da fonte para o dreno, é referida como **transporte à longa distância**.

Muitas outras substâncias, tais como, ácidos orgânicos e hormônios vegetais, são encontradas na seiva do floema em concentrações bem inferiores às dos carboidratos. Estas substâncias devem ser absorvidas diretamente pelos elementos crivados e células companheiras, via difusão pelo simplasto ou por transporte passivo através da membrana.

## 6 – DESCARREGAMENTO DO FLOEMA - transporte de substâncias do elemento de tubo crivado para o órgão dreno

Em muitas maneiras, os eventos que ocorrem no tecido dreno são simplesmente o inverso das etapas na fonte (Figura 6). O transporte de uma substância para dentro de órgãos drenos (como raízes, tubérculos e frutos), é conhecido como **importação**. As seguintes etapas ocorrem:

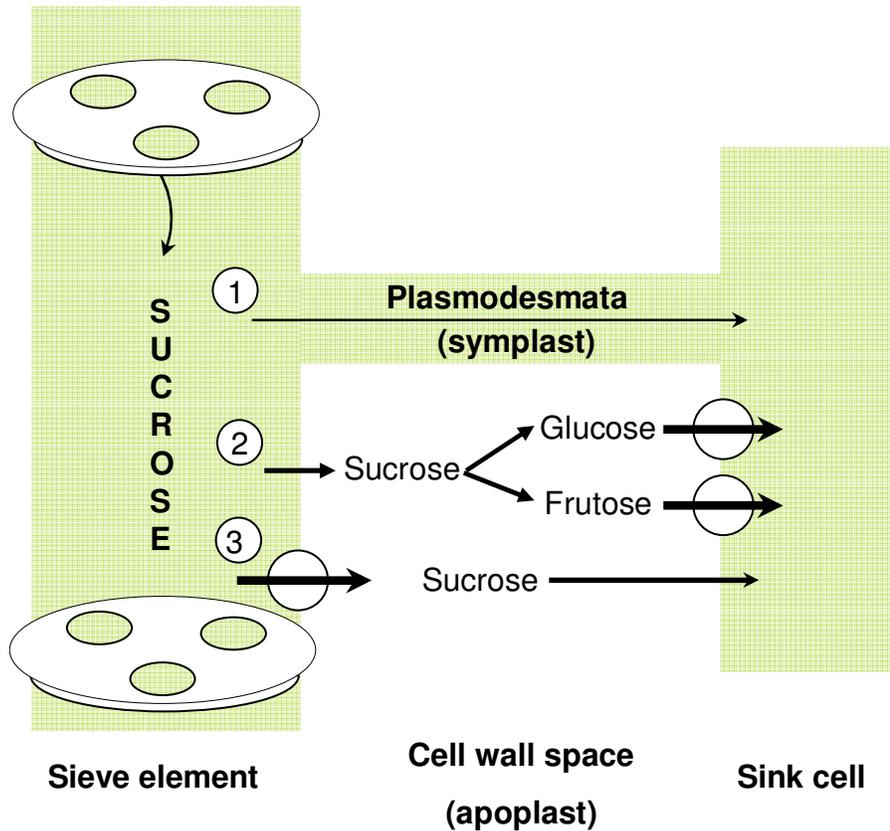


Figura 6 – Esquema ilustrando o descarregamento do floema nas células do tecido dreno (Hopkins, 2000).

### a) Descarregamento do elemento crivado

Este é o processo pelo qual os açúcares importados deixam os elementos crivados do órgão dreno. Este descarregamento pode ocorrer através do simplasto, via plasmodesmata, ou a substância pode entrar no apoplasto em algum ponto e seguir este caminho até o local de armazenamento e, ou utilização. A forma de descarregamento, via simplasto ou apoplasto, depende do órgão dreno e da espécie vegetal.

## b) Transporte à curta distância

Quando o descarregamento ocorre via simplasto, os carboidratos movem-se através dos plasmodesmas até as células receptoras. Uma vez nas células do dreno, a sacarose pode ser metabolizada no citosol ou armazenada no vacúolo. Quando o descarregamento é apoplástico, no entanto, existe uma oportunidade adicional para que ocorra mudança metabólica. A sacarose, por exemplo, pode ser convertida para glicose e frutose no apoplasto, em uma reação catalisada pela enzima invertase. Neste caso, os monossacarídeos poderiam entrar na célula dreno através de transportadores específicos.

## c) Metabolismo ou Armazenamento

Uma vez dentro da célula dreno, os solutos podem ser metabolizados ou armazenados. O metabolismo pode incluir produção de energia (respiração) ou fornecimento de esqueletos de carbono (também está associado à respiração) para vias metabólicas associadas com o crescimento do tecido.

O armazenamento ocorre principalmente em sementes, frutos e muitos órgãos subterrâneos. O soluto pode ser armazenado como tal ou pode ser convertido para outra forma de armazenamento. Por exemplo, em muitos tecidos (raízes tuberosas, tubérculos, etc.) a sacarose pode ser convertida para amido, o qual é armazenado nos amiloplastos.

## 7 – TRANSLOCAÇÃO NO FLOEMA

Os modelos nos quais a força determinante da translocação depende somente das atividades na fonte e no dreno, incluem as hipóteses da DIFUSÃO (gradiente de concentração) e do FLUXO EM MASSA (gradiente de pressão). A difusão, via gradiente de concentração, é muito lenta e não parece explicar a velocidade de translocação de solutos no floema. A velocidade de translocação é, em média, 1,0 m por hora. Algumas estimativas indicam que a taxa de difusão é 1,0 m por 32 anos, ou seja, é muito baixa.

O modelo baseado no gradiente de pressão (FLUXO EM MASSA OU FLUXO DE PRESSÃO) é amplamente aceito como o mecanismo mais provável para explicar a translocação de solutos no floema. Proposto primeiramente por Münch (1930), o modelo estabelece que o fluxo de solução nos elementos crivados é impulsionado por um gradiente de pressão, osmoticamente gerado, entre a fonte e o dreno. O gradiente de pressão é estabelecido como consequência do carregamento do floema na fonte e do descarregamento do floema no dreno (Figura 7).

O carregamento do floema (entrada de solutos no floema próximo ao tecido fonte), que ocorre com gasto de energia ou não, produz uma queda no potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) e, consequentemente, no potencial hídrico do elemento de tubo crivado. Isto gera um gradiente de potencial hídrico ( $\Psi_w$ ), entre as células do mesofilo e os elementos de tubo crivado, que favorece a entrada de água nos elementos crivados. A entrada de água provoca um aumento no potencial de pressão ( $\Psi_p$ ) no elemento de tubo crivado **no tecido fonte**.

Na região final do tubo crivado, ou seja, **no dreno**, o descarregamento do floema (saída de solutos) provoca um aumento no potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) e, consequentemente, no potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) dentro do floema. Como o  $\Psi_w$  do floema torna-se maior do que no

xilema, a água tende a deixar o floema em resposta a este gradiente de  $\Psi_w$ , causando um decréscimo no potencial de pressão  $\Psi_p$  no elemento crivado **do dreno**.

Como se vê, ocorre um aumento no  $\Psi_p$  nos elementos de tubo crivado do tecido fonte e uma redução no  $\Psi_p$  nos elementos de tubo crivado do tecido dreno. Assim, o movimento da solução na translocação à longa distância é impulsionado pelo gradiente de pressão e não pelo gradiente de potencial hídrico. Trata-se de um fluxo passivo (fluxo em massa) que, entretanto, depende dos transportes ativos à curta distância, envolvidos no carregamento e descarregamento do floema.

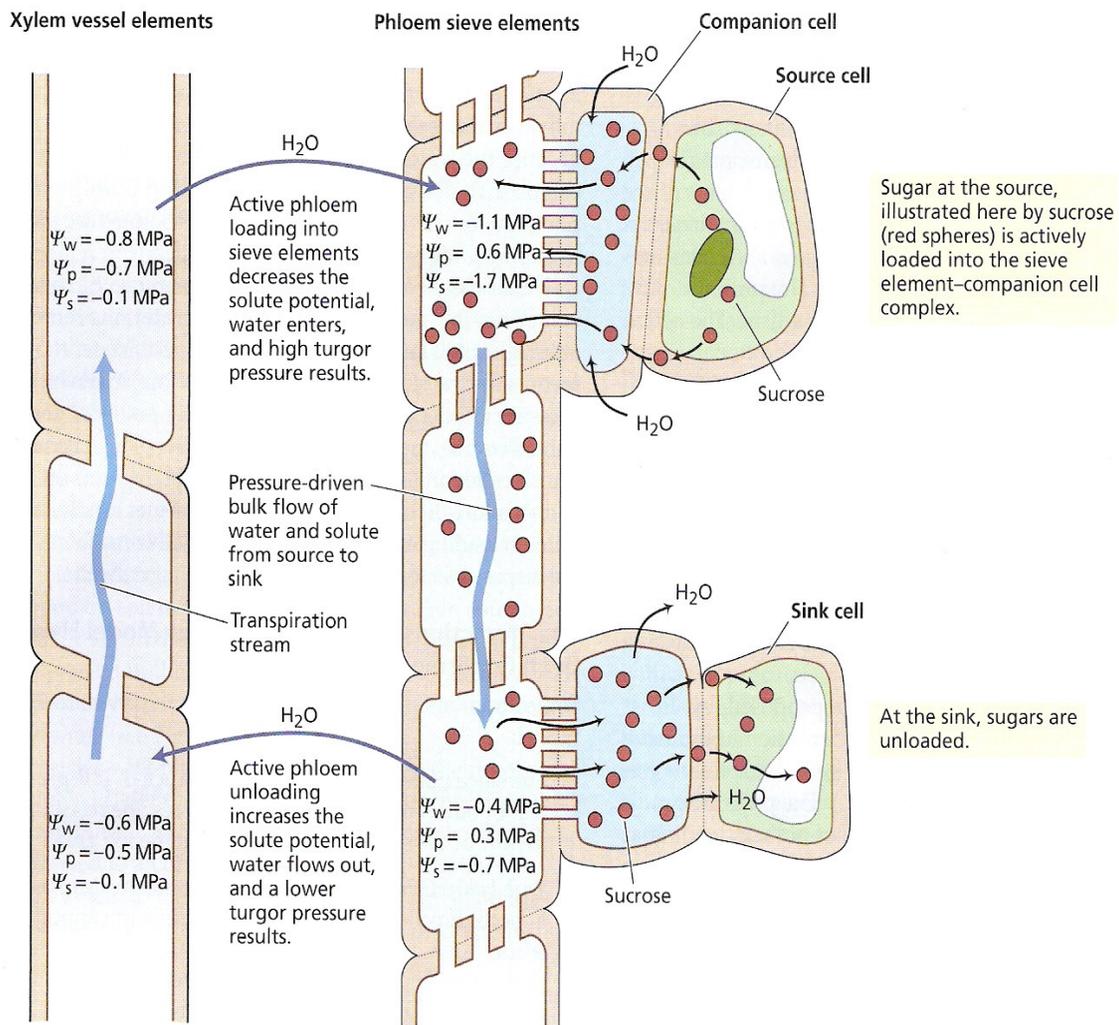


Figura 7 – Esquema do modelo de fluxo de pressão (fluxo em massa) para explicar a translocação no floema (Taiz & Zeiger, 1998).

## 8 – ALOCAÇÃO E PARTIÇÃO DE FOTOASSIMILADOS

### a) Alocação

A taxa fotossintética determina o montante total de carbono disponível para a folha. No entanto, o montante do carbono fixado disponível para translocação depende de subseqüentes eventos metabólicos. A regulação do destino do carbono fixado pela fotossíntese nas diferentes vias metabólicas é denominada **alocação**.

A alocação do carbono fixado **na fonte** pode envolver armazenamento, utilização e transporte.

O amido é sintetizado e armazenado dentro dos cloroplastos e, na maioria das espécies, é a forma primária de armazenamento que é degradada durante a noite, podendo os produtos dessa degradação ser translocados via floema. Em alguns grãos de gramíneas, os principais carboidratos de reserva são as frutanas. Já em cevada se observa acúmulo de sacarose que é translocada durante a noite.

Parte do carbono fixado pode ser utilizada para satisfazer as necessidades energéticas ou providenciar os esqueletos de carbono requeridos pela célula fonte. A outra parte do carbono fixado pode ser incorporada em solutos de transporte para serem exportados para os vários tecidos drenos.

A quantidade de sacarose disponível para exportação durante o dia depende da taxa de fotossíntese na folha fonte e é influenciada por várias reações bioquímicas e eventos mediados por carreadores. Pontos de controle incluem:

- Alocação da triose-fosfato para (1) regeneração de intermediários do ciclo de Calvin, (2) síntese de amido, (3) síntese de sacarose.
- Distribuição da sacarose para o transporte via floema ou para ser armazenada temporariamente, nos vacúolos.

Dentre os pontos de controle, um dos mais importantes na alocação é a coordenação das sínteses de amido e sacarose. Como a sacarose é sintetizada no citosol, a triose-fosfato formada pela fotossíntese deve deixar o cloroplasto. Ao mesmo tempo, síntese de ATP no cloroplasto requer o suprimento de fosfato inorgânico do citosol. Um carreador localizado na membrana interna do cloroplasto, conhecido como translocador de fosfato, realiza a troca da triose-fosfato do cloroplasto pelo fosfato do citosol. Assim, um aumento de fosfato no citosol pode aumentar a translocação de triose-fosfato e, conseqüentemente, aumentar a síntese de sacarose. Os eventos regulatórios ocorrem na seguinte seqüência:

- Síntese de sacarose no citosol provoca a liberação de fosfato no citosol;
- Fosfato entra no cloroplasto e, ao mesmo tempo, uma molécula de triose-fosfato deixa o cloroplasto e vai para o citosol. Como mencionamos anteriormente, uma proteína de membrana, ou seja, o translocador de fosfato, é que promove tal troca;
- Este processo de troca resulta no aumento da síntese de sacarose e redução na síntese de amido.

Assim, sínteses de amido e de sacarose competem pelas trioses-fosfato (gliceraldeído-3-fosfato) produzidas na fotossíntese. Quando a demanda por sacarose em outras partes da planta é alta, menos carbono é estocado como amido nas folhas fonte e mais sacarose é translocada via floema.

A alocação é também importante nos drenos. Após o descarregamento, os açúcares podem permanecer como tal ou podem ser transformados em outros compostos. Em drenos de

armazenamento, o carbono transportado pode ser acumulado como sacarose ou hexoses nos vacúolos ou como amido nos amiloplastos. A sacarose pode ser convertida, também, para outras formas de estoque, como proteínas e lipídios (nestes casos, os açúcares entram no processo de respiração e produzem esqueletos de carbono para a síntese de aminoácidos e ácidos graxos, os quais vão produzir proteínas e lipídios, respectivamente). Nos tecidos em crescimento, de maneira similar, os solutos podem ser utilizados para respiração e para a síntese de outras moléculas requeridas para o crescimento.

## b) Partição

Os feixes vasculares na planta formam um sistema que pode dirigir o fluxo de fotoassimilados para vários drenos: folhas jovens, caules, raízes, frutos, sementes, etc. Quanto maior a capacidade de um dreno para estocar ou metabolizar o açúcar importado, maior é a sua chance de competir por assimilados que estão sendo exportados pela fonte. Tal competição determina a distribuição de substâncias de transporte entre os vários tecidos drenos da planta. Esta distribuição diferencial de fotoassimilados dentro da planta é denominada **partição**.

Vários estudos sobre translocação de solutos indicam que a capacidade do dreno para mobilizar assimilado para ele próprio, ou seja, **a força do dreno**, depende de dois fatores: o tamanho do dreno e a atividade do dreno.

### **Força do dreno = tamanho x atividade**

A atividade do dreno é a taxa de absorção de assimilados por unidade de peso do tecido dreno; o tamanho é o peso total do dreno.

É claro que eventos na fonte e no dreno devem ser sincronizados. A partição determina o padrão de crescimento e deve haver um balanço entre o crescimento da parte aérea (responsável pela produtividade fotossintética) e o da raiz (responsável pela absorção de água e nutrientes minerais). Por exemplo, plantas que crescem sob deficiência hídrica ou mineral apresentam, em geral, menor relação parte aérea/raízes do que plantas crescendo sob condições normais para o crescimento. Neste caso, maior proporção de fotoassimilados é translocada para o sistema radicular, favorecendo o seu crescimento, o que é importante para a planta se adaptar à deficiência hídrica.

As alterações na distribuição de fotoassimilados sugerem a existência de um nível de controle adicional entre as áreas de suprimento (fontes) e de demanda (drenos). A pressão de turgescência nos elementos crivados, por exemplo, poderia ser um importante meio de comunicação entre fontes e drenos, agindo para coordenar taxas de carregamento e de descarregamento do floema. Além disso, mensageiros químicos são também importantes como sinais entre órgãos. Tais mensageiros químicos incluem os fitohormônios (ácido abscísico, citocininas, etc.) e nutrientes (tais como sacarose,  $K^+$  e  $PO_4^{2-}$ ).

Existe uma série de estudos sobre alocação e partição de fotoassimilados, com o objetivo de melhorar o rendimento das plantas cultivadas. Significativos ganhos de rendimento têm sido obtidos mediante o aumento no **índice de colheita**, a relação entre a produção de grãos (por exemplo) e a produção de biomassa total da parte aérea. O entendimento da partição de nutrientes pode favorecer a seleção e melhoramento de variedades com maiores taxas de exportação de fotoassimilados e outros solutos através do floema para porções úteis (frutos, sementes, tubérculos, raízes tuberosas, etc.) da planta.

## BIBLIOGRAFIA

- FERREIRA, L. G. R. **Fisiologia Vegetal: Relações Hídricas**. 1<sup>st</sup> ed. Fortaleza: Edições UFC, 1992, 138p.
- FERRI, M. G. (Coord.) **Fisiologia Vegetal, v. 1**. 2<sup>nd</sup> ed. São Paulo: EPU, 1985, 361p.
- HOPKINS, W. G. **Introduction to Plant Physiology**. 2<sup>nd</sup> ed. New York: John Wiley & Sons, Inc., 2000, 512p.
- MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. 2<sup>nd</sup> ed. London: Academic Press, 1995, 889p.
- SALISBURY, F. B., ROSS, C. W. **Plant Physiology**. 4<sup>th</sup> ed. California: Wadsworth Publishing Company, Inc., 1991, 682p.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3<sup>a</sup> edição. Editora Artmed, 2004, 719p.

## ESTUDO DIRIGIDO Nº 05

### ASSUNTO: **TRANSLOCAÇÃO DE SOLUTOS PELO FLOEMA**

- 1 – Em uma planta por onde é feito o transporte de açúcar e qual o principal açúcar transportado?
- 2 – Faça o esquema da estrutura do floema e explique as funções das células que o constituem?
- 3 – O que você entende por fonte e por dreno?
- 4 – Quais as principais substâncias transportadas no floema?
- 5 – Descreva as vias simplástica e apoplástica no carregamento e descarregamento do floema (Transporte a Curta Distância).
- 6 – Explique a hipótese do Fluxo em Massa (ou Fluxo de Pressão), relacionada a translocação de solutos no floema (transporte a longa distância).
- 7 – Quais as diferenças entre o transporte a curta distância e o transporte a longa distância?
- 8 – Defina Alocação e Partição.