

## UNIDADE VII – Translocação no floema

1. **Introdução**
2. **Movimento de solutos**
  - 2.1. **Tecidos envolvidos**
  - 2.2. **Solutos translocados**
  - 2.3. **Velocidade de transporte**
3. **Anatomia do floema: Elementos crivados, célula companheira, células parenquimatosas e fibras; desenvolvimento dos tubos crivados**
4. **Carregamento do floema**
5. **Descarregamento do floema**
6. **Mecanismo de translocação**
7. **Alocação e partição de fotoassimilados**

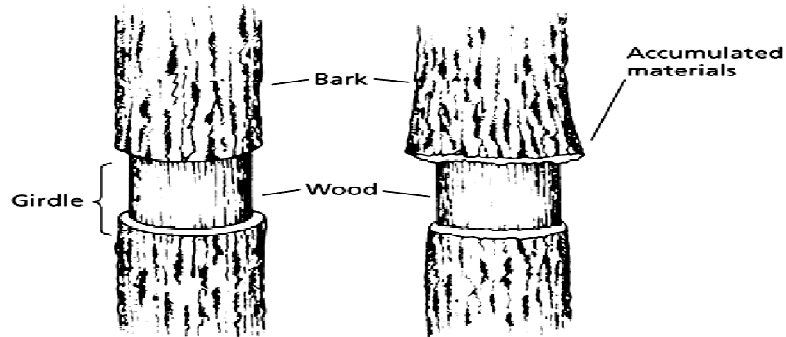
### INTRODUÇÃO

À medida que o  $\text{CO}_2$  é assimilado na fotossíntese, os produtos desta assimilação são exportados dos órgãos fotossintetizantes (fontes) para as outras partes da planta que são importadoras de fotoassimilados (drenos).

A este tipo de transporte de solutos dá-se o nome de **translocação**, e envolve transporte de materiais tanto de curta como de longa distância.

São várias as evidências experimentais demonstrando que o floema é o tecido através do qual são translocados os fotoassimilados e outros solutos.

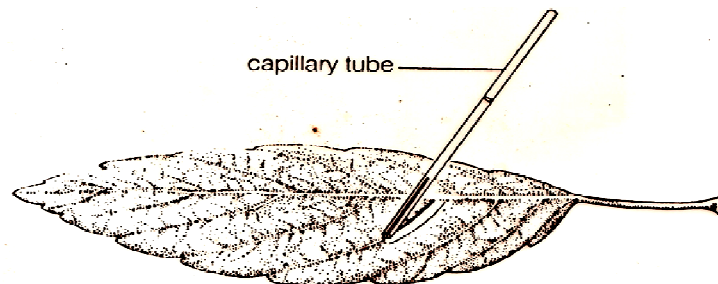
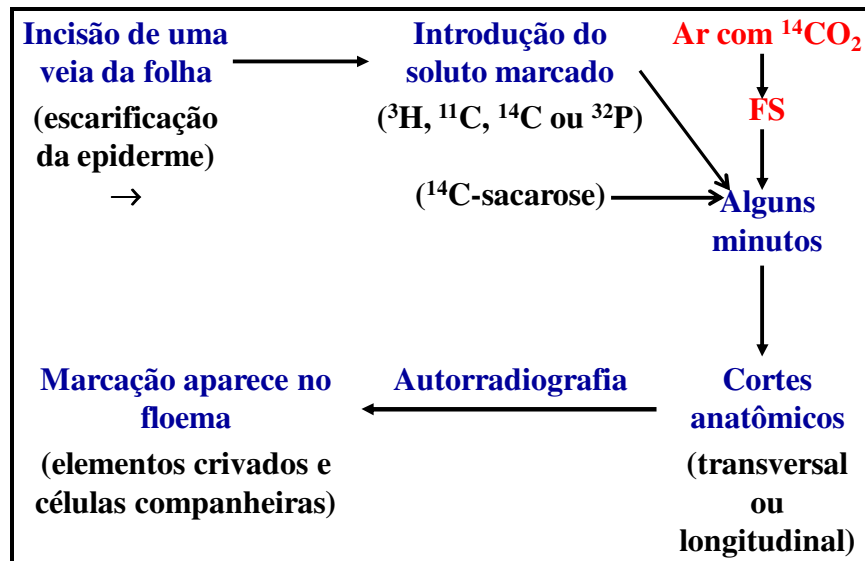
- Malpighi (1686) – Mostrou, **através do anelamento do caule**, que os solutos orgânicos eram transportados pela casca;



ANELAMENTO DO CAULE

- Hales (1727) – Confirmou o experimento do anelamento do caule de Malpighi;
- Mason & Maskell (1928) – Observaram que o anelamento do caule não tem efeito imediato sobre a transpiração; Posteriormente, concluíram que o transporte de solutos orgânicos ocorria pelos elementos crivados do floema;
- 1940 – Início da utilização de isótopos radiativos ( $^3\text{H}$ ,  $^{11}\text{C}$ ,  $^{14}\text{C}$ ,  $^{32}\text{P}$ ) e de compostos marcados ( $^{14}\text{C}$ -sacarose) nos experimentos com translocação de solutos orgânicos através do floema.

### Autorradiografia (Iniciado em 1940)



**Figure 7-1** The reverse-flap technique for applying material to leaves. Note how the reverse feature makes it unlikely that solution will be pulled from the leaf to relieve tension in the xylem, since there is no direct connection between the flap and xylem in the stem. (Courtesy John Hendrix.)

#### Experimentos deste tipo demonstraram que:

1. Os fotoassimilados movimentam-se através dos tubos crivados do floema;
2. O movimento se faz na direção da fonte para o dreno.

**O movimento de solutos se faz da FONTE para o DRENO.**

**FONTE:** Inclui qualquer órgão exportador, tipicamente folhas maduras que estão produzindo mais fotossintato que suas necessidades. Um outro tipo de fonte é um órgão de reserva (na fase de exportação);

**DRENO:** Órgãos que necessitam de mais substratos e de outros materiais para sua manutenção ou então, órgãos de reserva (em geral, folhas imaturas, frutos em desenvolvimento, raízes e tubérculos na fase de importação).

Determinado órgão pode funcionar como **DRENO** e depois pode passar a **FONTE**. **Por exemplo:**

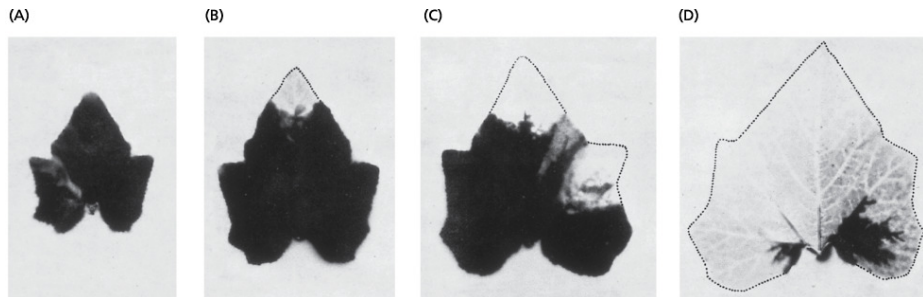
**FOLHA JOVEM** → funciona como **DRENO**



**FOLHA MADURA** → funciona como **FONTE**

**Obs:** Beterraba (**planta bianual**) selvagem (*Beta maritima*) **versus** beterraba açucareira (*Beta vulgaris*) espécie domesticada (seleção).

**Autorradiografias de uma folha de abobrinha (*Cucurbita pepo*), mostrando a transição de dreno para fonte, que se inicia do ápice para a base.**



**FIGURA 10.19** Autorradiografias de uma folha de abobrinha (*Cucurbita pepo*), ilustrando a transição da folha do estado de dreno para fonte. Em cada caso, a folha importou o  $^{14}\text{C}$  da folha-fonte na planta por 2 horas. O carbono marcado é visualizado como o acúmulo preto. (A) A folha inteira como um dreno, importando açú-

car da folha-fonte. (B-D) A base ainda é dreno. À medida que a extremidade da folha perde a capacidade de descarregar e deixa de importar açúcar (conforme mostrado pela perda dos acúmulos pretos), ela adquire a capacidade de carregar e exportar açúcar (de Turgeon e Webb, 1973).

**Obs:** Esta transição é complexa e parece ser controlada geneticamente.

**O movimento de solutos no floema da fonte para o dreno segue padrões anatômico e de desenvolvimento**

❖ **PROXIMIDADE DO DRENO;**

❖ **DESENVOLVIMENTO DO DRENO:**

- desenvolvimento vegetativo → caule e raízes são drenos fortes;
- desenvolvimento reprodutivo → frutos são drenos fortes;

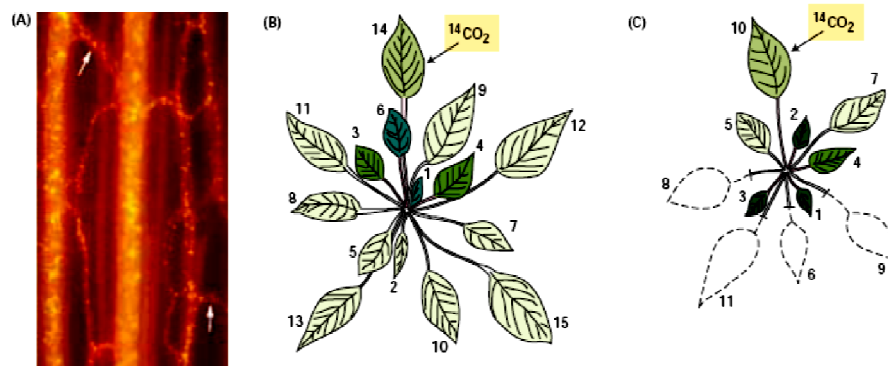
**FORÇA DO DRENO → TAMANHO e da ATIVIDADE**

Tamanho é a massa do dreno (**g**) e a atividade é dada pela taxa de transferência ( **$\text{g cm}^{-2} \text{h}^{-1}$** ).

Os valores das taxas de transferência de massa variam entre 1 a  **$15 \text{ g cm}^{-2} \text{h}^{-1}$** .

❖ CONEXÃO VASCULAR;

❖ MODIFICAÇÃO DA VIA DE TRANSLOCAÇÃO.

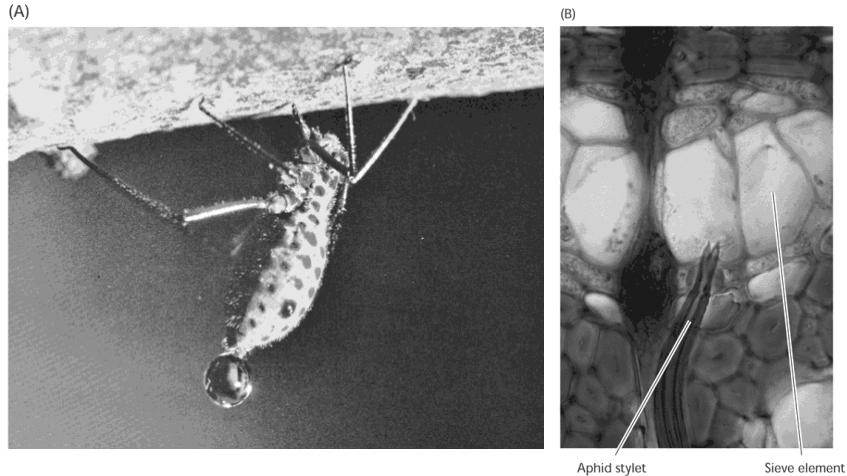


**FIGURE 10.8** (A) Longitudinal view of a typical three-dimensional structure of the phloem in a thick section (from an internode of dahlia [*Dahlia pinnata*]). View here after clearing, staining with aniline blue, and observing under an epifluorescent microscope; the sieve plates are seen as numerous small dots because of the yellow staining of callosa in the sieve areas. Two large longitudinal vascular bundles are prominent. This staining reveals the delicate sieve tubes forming the phloem network; two phloem anastomoses are marked by arrows. (B) Distribution of radioactivity from a single labeled source leaf in an intact plant. The distribution of radioactivity in leaves of a sugar beet plant (*Beta vulgaris*) was determined 1 week after  $^{14}\text{CO}_2$

was supplied for 4 hours to a single source leaf (arrow). The degree of radioactive labeling is indicated by the intensity of shading of the leaves. Leaves are numbered according to their age; the youngest, newly emerged leaf is designated 1. The  $^{14}\text{C}$  label was translocated mainly to the sink leaves directly above the source leaf (that is, sink leaves on the same orthostichy as the source; for example, leaves 1 and 6 are sink leaves directly above source leaf 14). (C) Same as B, except all source leaves on the side of the plant opposite the labeled leaf were removed 24 hours before labeling. Sink leaves on both sides of the plant now receive  $^{14}\text{C}$ -labeled assimilates from the source. (A courtesy of R. Aloni; B and C based on data from Joy 1964.)

Os dados da composição química dos tubos crivados são obtidos a partir da análise de :

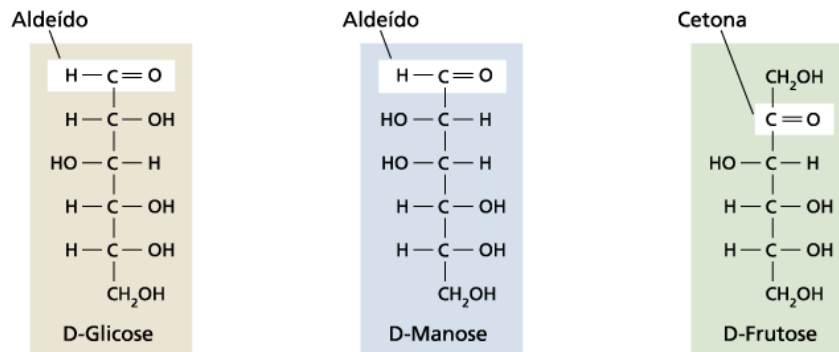
1. Exsudatos após incisões feitas na casca;
2. Suco celular que atravessam o estilete de afídeo (pulgão).



## Açúcares redutores, que não são normalmente translocados pelo floema

(A) Açúcares redutores, que não são normalmente translocados no floema.

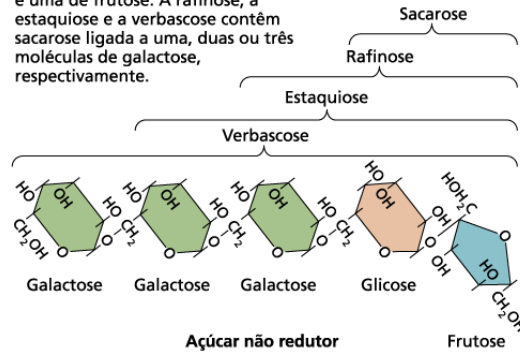
Os grupos redutores são os grupos aldeídos (glicose ou manose) e os grupos cetona (frutose).



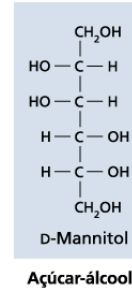
## Estrutura de compostos comumente translocados pelo floema

### (B) Compostos comumente translocados no floema

A sacarose é o dissacarídeo formado a partir de uma molécula de glicose e uma de frutose. A rafinose, a estaquiose e a verbascose contêm sacarose ligada a uma, duas ou três moléculas de galactose, respectivamente.



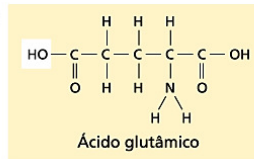
Manitol é um açúcar-álcool formado da redução de um grupo aldeído da manose.



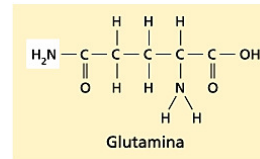
Na maioria das espécies estudadas, cerca de **90%** do material transportado é constituído de carboidratos, na forma não redutora (**principalmente, sacarose 0,3 a 0,9 M**).

### Ácidos glutâmico e aspártico (aminoácidos) e glutamina e asparagina (amidas) são compostos importantes encontrados no floema.

O ácido glutâmico, um aminoácido, e a glutamina, sua amida, são compostos nitrogenados importantes no floema, além do aspartato e da asparagina.

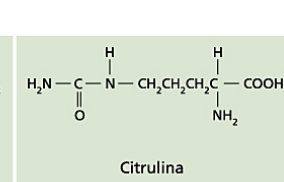
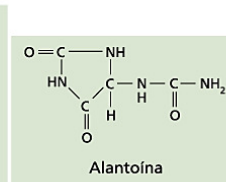
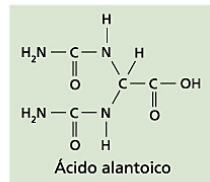


Aminoácido



Amida

Espécies com nódulos fixadores de nitrogênio também utilizam ureídas como formas de transporte de nitrogênio.



Ureídas

**Espécies com nódulos fixadores de nitrogênio também utilizam ureídas como formas de transporte de nitrogênio.**



- **Vários tipos de proteínas (P-proteínas envolvidas na obstrução dos elementos crivados danificados) e RNAs (mRNA, RNA de patógenos e pequenos RNAs reguladores) estão presentes na seiva do floema;**
- **Quase todos os hormônios endógenos das plantas foram encontrados no floema;**
- **Os nucleotídeos-fosfato também são encontrados no floema;**
- **Alguns solutos inorgânicos movem-se no floema, incluindo potássio, magnésio, fosfato e cloreto. Por outro lado, nitrato, cálcio, enxofre e ferro são relativamente imóveis no floema.**

**Comparação da composição das seivas do xilema e do floema do tremoço (*Lupinus albus*).**

	<b>Seiva do xilema (elemento do vaso) <math>\mu\text{g ml}^{-1}</math></b>	<b>Seiva do floema (exsudato de fruto) <math>\mu\text{g ml}^{-1}</math></b>
Sacarose	*	154.000
Aminoácidos	700	13.000
Potássio	90	1.540
Sódio	60	120
Magnésio	27	85
Cálcio	17	21
Ferro	1,8	9,8
Manganês	0,6	1,4
Zinco	0,4	5,8
Nitrato	10	*
<b>pH</b>	<b>6,3</b>	<b>7,9</b>

\* - Não detectado

(Pate, 1975)

Composição da seiva do floema de mamona (*Ricinus communis*) e abóbora (*Cucurbita maxima* Duchesne), coletados como exsudato após corte no floema.

Componentes	Concentração (mg ml <sup>-1</sup> )	
	Mamona <sup>1</sup>	Abóbora <sup>2</sup>
Açúcares	80 – 106	0,5 – 12,0
Aminoácidos	5,2	5,0 – 30,0
Ácidos orgânicos	2,0 – 3,2	3,0 – 5,0
Proteínas	1,45 – 2,20	76,2 – 112,12
Cloreto	0,355 – 0,675	0,041 – 0,176
Fosfato	0,350 – 0,350	0,028 – 0,083
Potássio	2,3 – 4,4	2,1 – 4,6
Magnésio	0,109 – 0,122	0,016 – 0,033

<sup>1</sup>Hall & Baker, 1972      <sup>2</sup>Richardson *et al.*, 1982

Cucurbitáceas mobilizam uma grande proporção do carbono transportado sob a forma de aminoácidos e ácidos orgânicos. Estaquiase é o principal açúcar transportado nas cucurbitáceas.

Funções de algumas proteínas solúveis encontradas nos complexos célula companheira-elemento do tubo crivado.

- Sintase da sacarose: metabolismo de açúcares;
- ATPases e transportadores de sacarose: transporte de açúcares através de membranas;
- Aquaporinas: permeabilidade de membranas à água;
- Ubiquitina: degradação de proteínas;
- Tiorredoxina h e glutarredoxina: redução dissulfídica;

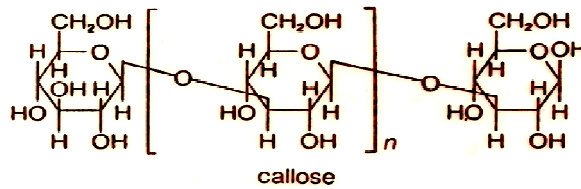
- **Proteínas quinases: fosforilação de proteínas;**
- **Chaperonas: dobramento de proteínas;**
- **Inibidores de proteases: proteção das proteínas do floema contra a degradação e defesa contra patógenos e insetos fitófagos (afídeos);**
- **Conjunto de enzimas e sequestradores de radicais livres: defesa antioxidante.**

### **Mecanismos que evitam perda de seiva pela planta:**

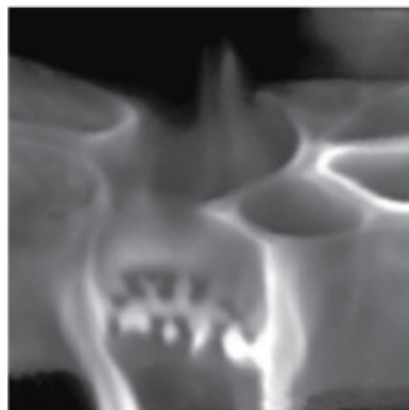
- **As proteínas do floema (P-proteínas) parecem ser sintetizadas nas células companheiras e transportadas para o citosol do elemento do tubo crivado. Elas ocorrem nas formas tubular, fibrilar, granular e cristalina ;**
- **Quando a planta sofre alguma injúria mecânica, a proteína do floema e outras inclusões celulares ficam presas nos poros da placa crivada, auxiliando na vedação do elemento do tubo crivado danificado e na prevenção da perda adicional da seiva.**

A calose é sintetizada em resposta a lesões ou outros tipos de estresses (como estímulo mecânico e altas temperaturas) ou em preparação para os eventos normais de desenvolvimento, como a entrada em dormência.

O depósito de calose isola os elementos do tubo crivado danificados do tecido intacto adjacente. À medida que os elementos do tubo crivado recuperam-se da lesão ou quebram a dormência, a calose desaparece desses poros.

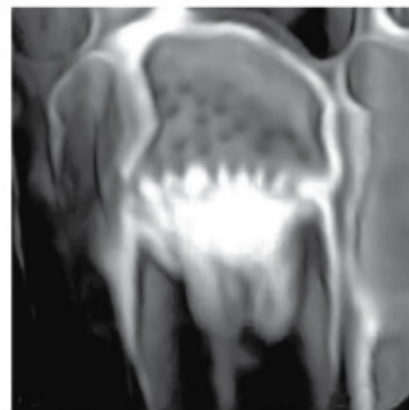


**Figure 7-19** The molecular structure of callose. Note the interesting 1,3-linkage between  $\beta$ -D-glucopyranose residues, which causes a tight coiling of the molecular callose chain.



5  $\mu$ m

Placa crivada aberta



5  $\mu$ m

Tampão de calose

### Taxas de movimento pelo floema

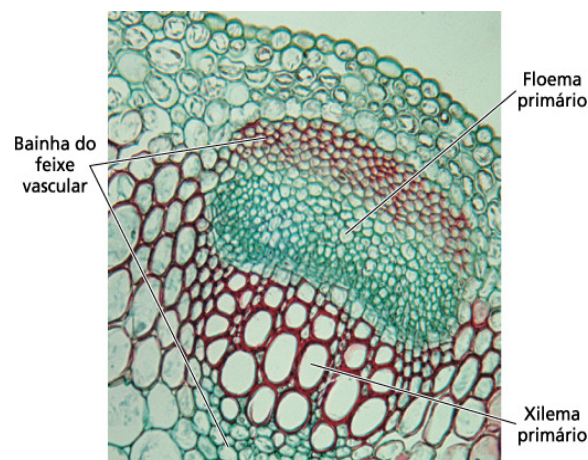
A taxa de movimento de materiais, medidas através de métodos utilizando marcadores radiativos, nos elementos crivados pode ser expressa de duas maneiras, como:

- **Velocidade:** a distância linear percorrida por unidade de tempo. Em geral, as velocidades medidas por várias técnicas são, em média, de  $100 \text{ cm h}^{-1}$  e variam de 30 a  $150 \text{ cm h}^{-1}$ ;

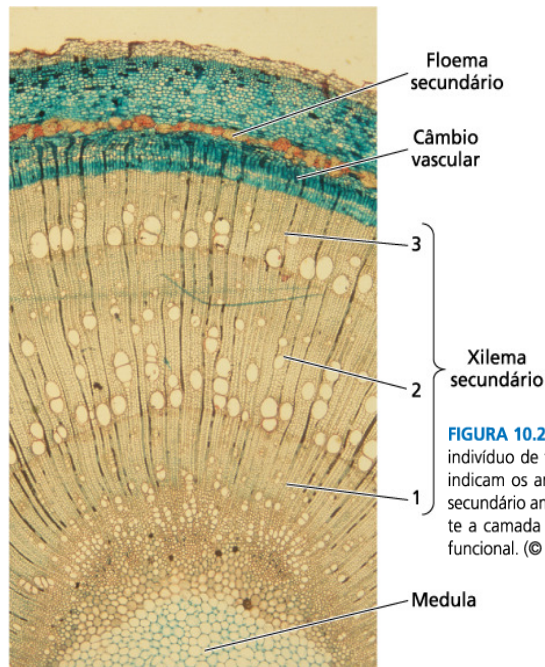
As velocidades de transporte no floema são elevadas, muito acima das taxas de difusão em grande distância, 1 metro em 32 anos.

- **Taxa de transferência de massa:** a quantidade de material que passa através de uma seção transversal dos elementos crivados por unidade de tempo. Estes valores variam entre 1 e  $15 \text{ g cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ .

### Anatomia do floema

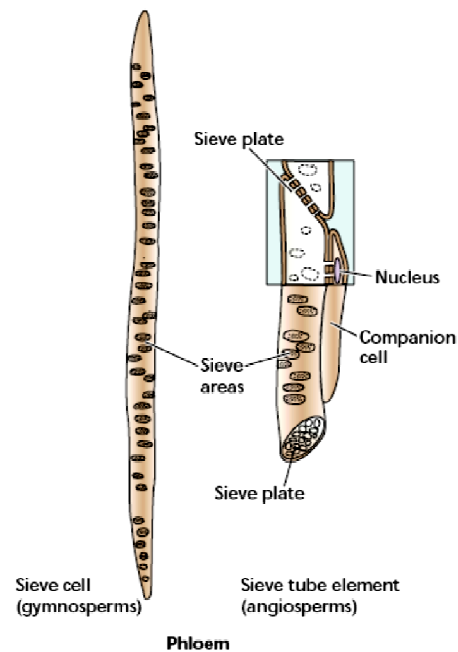


**FIGURA 10.1** Seção transversal do feixe vascular de trevo (*Trifolium*). (130x) O floema primário aparece em direção à superfície externa do caule. O floema e o xilema primários são circundados por uma bainha do feixe formada de células de esclerênquima com paredes celulares espessas, que isolam o sistema vascular do tecido fundamental. (© J.N.A. Lott/Biological Photo Service.)

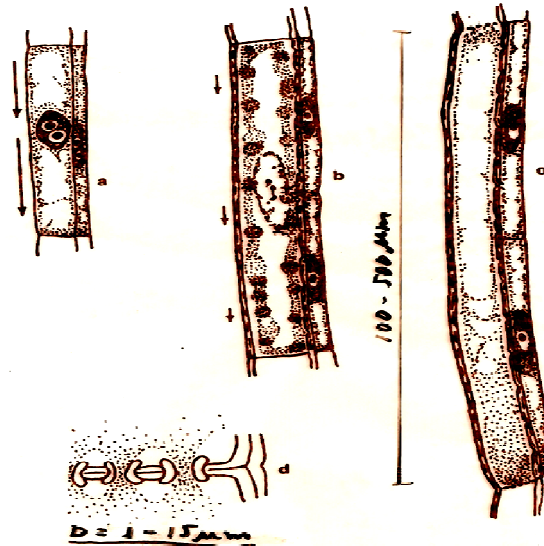


**FIGURA 10.2** Seção transversal de um caule de três anos de um indivíduo de freixo (*Fraxinus excelsior*). (27x) Os números 1, 2 e 3 indicam os anéis de crescimento no xilema secundário. O floema secundário antigo foi comprimido pela expansão do xilema. Somente a camada mais recente (mais interna) do floema secundário é funcional. (© P. Gates/Biological Photo Service.)

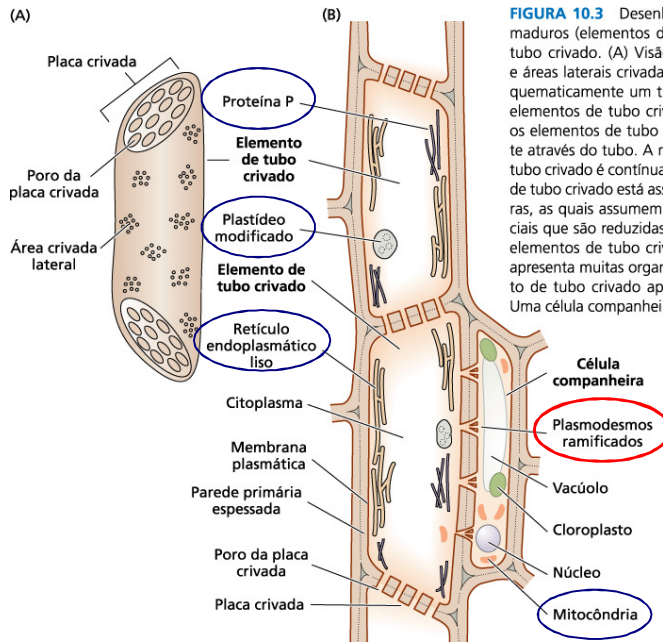
As células do floema que transportam carboidratos e outras substâncias orgânicas e inorgânicas são denominadas de **elementos crivados**. Este termo é geral e inclui os elementos do tubo crivado e as células crivadas.



## Desenvolvimento dos elementos crivados

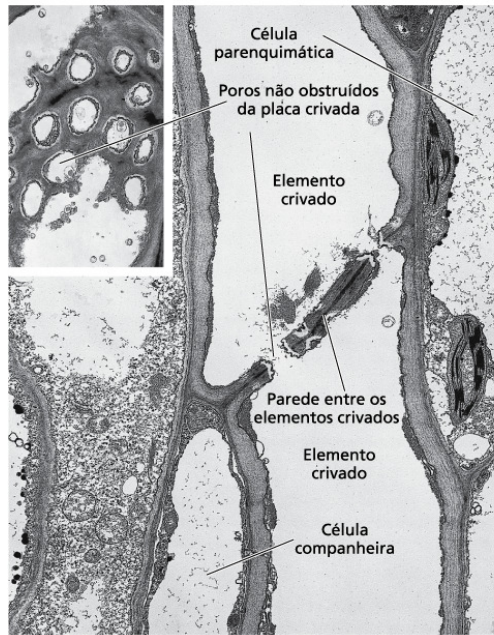


**Figure 7-9** Developing sieve elements. (a) Young element with companion cells. Long arrows suggest considerable cytoplasmic streaming. (b) Sieve element of intermediate maturity. Slime (P-protein) bodies are evident, the nucleus is beginning to disappear, and cytoplasmic streaming has virtually stopped. (c) Mature sieve element. The nucleus and tonoplast are no longer evident. (d) Longitudinal section of sieve tube through a sieve plate, showing cytoplasmic connections through the pores.



**FIGURA 10.3** Desenhos esquemáticos de elementos crivados maduros (elementos de tubo crivado), unidos para formar um tubo crivado. (A) Visão externa, mostrando as placas crivadas e áreas laterais crivadas. (B) Secção longitudinal, mostrando esquematicamente um tubo crivado, formado pela união de dois elementos de tubo crivado. Os poros nas placas crivadas entre os elementos de tubo crivado são canais abertos para transporte através do tubo. A membrana plasmática de um elemento de tubo crivado é contínua com a do tubo adjacente. Cada elemento de tubo crivado está associado a uma ou mais células companheiras, as quais assumem algumas das funções metabólicas essenciais que são reduzidas ou perdidas durante a diferenciação dos elementos de tubo crivado. Observe que a célula companheira apresenta muitas organelas citoplasmáticas, enquanto o elemento de tubo crivado apresenta relativamente poucas organelas. Uma célula companheira ordinária é representada aqui.



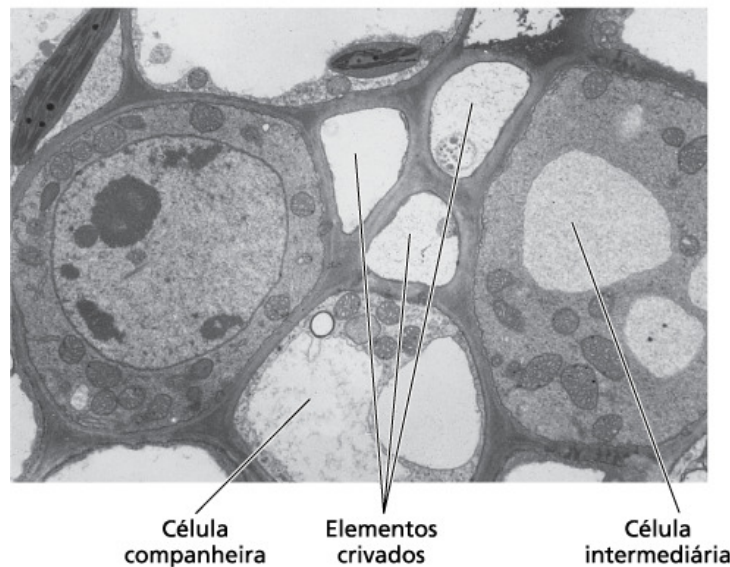


**Diâmetro dos poros das áreas crivadas: 1 a 15 µm;**

**Comprimento do elemento crivado: 100 a 500 µm.**

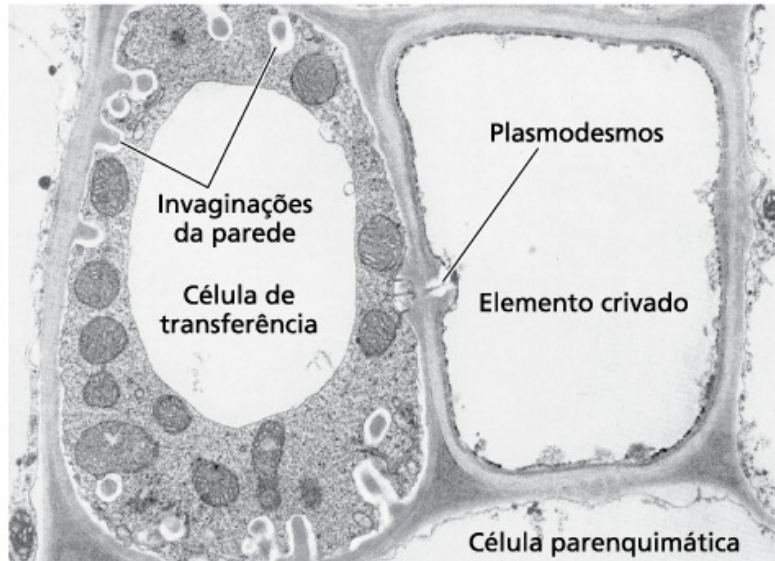
**Imagem ao microscópio eletrônico de uma secção longitudinal de dois elementos crivados maduros (elemento de tubo crivado), mostrando a parede entre os elementos crivados (denominada placa crivada) no hipocótilo de abóbora (*Curcubita maxima*).**

**Eletromicrografia de células companheiras na nervura de menor porte de folha madura de mímulo escarlate (*Mimulus cardinalis*).**

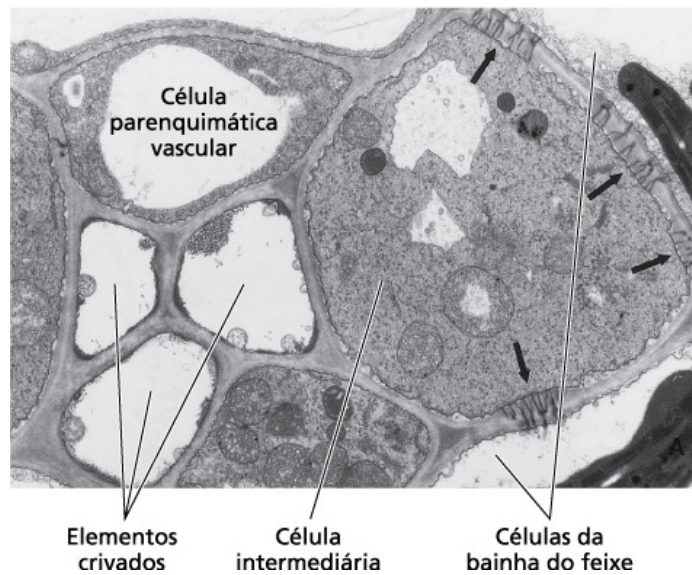




**Eletromicrografia de células companheiras na nervura de menor porte de folha madura de ervilha (*Pisum sativa*).**



**Eletromicrografia de células companheiras na nervura de menor porte de folha madura de *Alonsoa warscewiczii*.**



## Características dos elementos crivados de plantas.

Elemento de Tubo Crivado	Célula Crivada
<ul style="list-style-type: none"> <li>•Encontrado nas Angiospermas;</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>•Encontradas nas Gimnospermas;</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>•Algumas áreas crivadas são diferenciadas em forma de placa;</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>•Não há placas crivadas; todas as áreas crivadas são similares;</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>•Os poros das placas crivadas são canais abertos;</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>•Os poros nas áreas crivadas parecem bloqueados com membranas;</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>•A proteína do floema está presente em todas as dicotiledôneas e muitas monocotiledôneas;</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>•Não há proteína do floema;</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>•As células companheiras são fontes de ATP e talvez de outros compostos. Em algumas espécies, elas atuam como células de transferência ou intermediárias;</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>•As células albuminosas, algumas vezes, agem como células companheiras;</li> </ul>

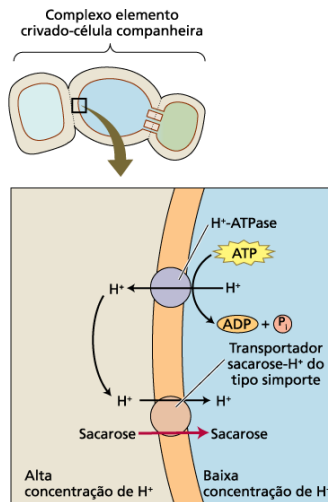
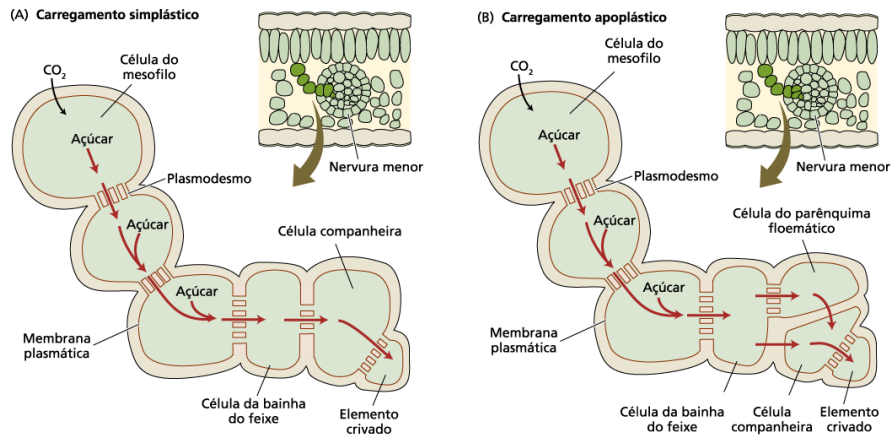
### Carregamento do floema pode ser dividido em três etapas:

1. Transporte da triose-fosfato dos cloroplastos das células do mesofilo para o citosol, onde é convertida em sacarose;
2. A sacarose movimenta-se para as vizinhanças dos elementos crivados das nervuras (**transporte de curta distância**);
3. A sacarose é transportada ativa ou passivamente para o interior dos elementos crivados.

**obs:**

- Uma vez no interior do tubo crivado, a sacarose é exportada (**região fonte**) para o dreno (**região importadora**);
- O movimento da sacarose no interior do tubo crivado é passivo, **denominado de transporte de longa distância**.

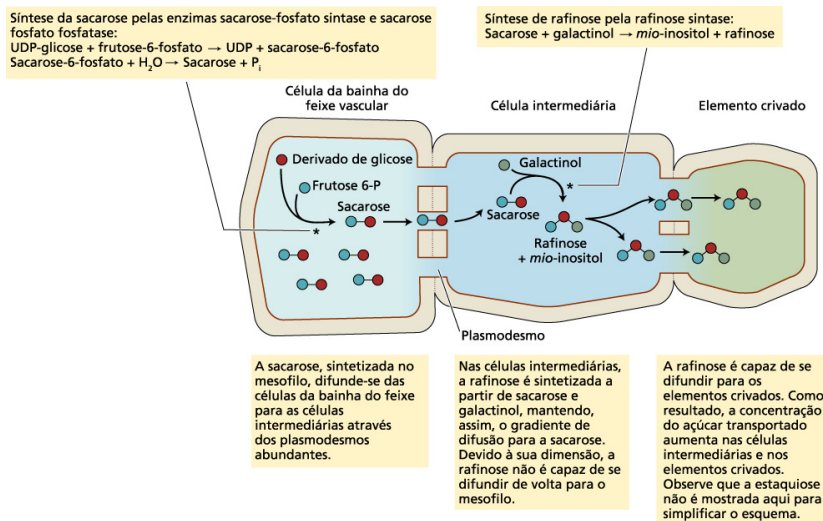
## Esquemas das rotas de carregamento do floema nas folhas-fonte.



**TABLE 10.3**  
Sucrose-H<sup>+</sup> symporters in the phloem

Carrier	Location	Species	Affinity	Source
SUT1	Sieve elements	Tobacco, tomato, potato	High	Kuhn et al. 1997
SUT2	Sieve elements	Tomato	Sensor	Barker et al. 2000
SUT4	Sieve elements	<i>Arabidopsis</i> , tomato, potato	Low	Weise et al. 2000
SUC2	Companion cells	<i>Arabidopsis</i> , plantain	—	Truernit and Sauer, 1995; Stadler et al. 1995

## Modelo de aprisionamento de polímeros para o carregamento do floema



**FIGURA 10.17** Modelo de aprisionamento de polímeros para o carregamento do floema. Para simplificar, o trissacarídeo estaquiometria foi omitido (segundo van Bel, 1992).

Feature	Apoplastic loading	Symplastic polymer trapping	Passive symplastic loading
Transport sugar	Sucrose	Raffinose and stachyose in addition to sucrose	Sucrose
Characteristic companion cells	Ordinary companion cells or transfer cells	Intermediary cells	Ordinary companion cells
Number and conductivity of plasmodesmata connecting the SE-CC complex to surrounding cells	Low	High	High
Dependence on active carriers in SE-CC complex	Transporter driven	Independent of transporters	Independent of transporters
Overall concentration of transport sugars in source leaves	Low	Low	High
Cell type in which driving force for long-distance transport is generated	Sieve element-companion cell complex	Intermediary cells	Mesophyll
Growth habit	Mainly herbaceous	Herbs and woody species	Mainly trees

Source: Gamalei 1989; van Bel et al. 1992; Rennie and Turgeon 2009.

Note: Plants using all three mechanisms of phloem loading may also transport sugar alcohols. In addition, some species may load both apoplastically and symplastically, since different types of companion cells can be found within the veins of a single species. SE-CC complex, sieve element-companion cell complex.

## Regulação do carregamento de sacarose

**O mecanismo regulador do carregamento do floema através do transportador de sacarose- $H^+$  do tipo simporte ainda não foi caracterizado.**

Os possíveis fatores de regulação incluem:

- **O  $\Psi_s$  ou, mais provavelmente, o  $\Psi_p$  dos elementos crivados.**

Um decréscimo de turgor do elemento crivado abaixo de certo limiar levaria a um aumento compensatório no carregamento;

- **A concentração de sacarose no apoplasto.**

Alta concentração de sacarose no apoplasto aumentaria o carregamento do floema;

- **O número disponível de proteínas carreadoras do tipo simporte.**

**Os níveis de mRNA e da proteína transportadora SUT1 foram mais baixos após 15 horas de escuro do que após tratamento de luz.** Estes dados sugerem que a concentração de SUT1 pode regular o carregamento.

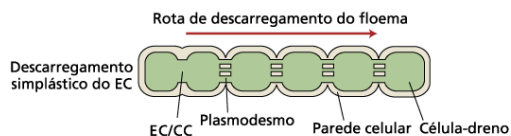
- **Outros resultados demonstraram que o efluxo de sacarose é aumentado pela disponibilidade de  $K^+$  no apoplasto, sugerindo que um melhor suprimento de nutrientes aumenta a translocação para os drenos, promovendo o seu crescimento.**

## DESCARREGAMENTO DO FLOEMA

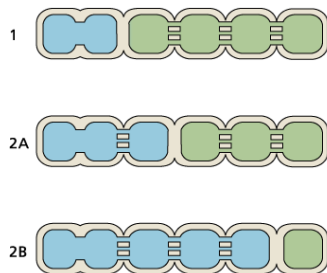
É o transporte de substâncias do elemento do tubo crivado para o órgão dreno e ocorre em três etapas:

1. A sacarose é transportada **ativa ou passivamente** para fora do complexo elemento do tubo crivado - célula companheira (**descarregamento do floema**);
2. A sacarose **movimenta-se das células receptoras para a região do dreno** (transporte de curta distância);
3. Uma vez na região do dreno, os solutos podem ser **metabolizados ou armazenados** (metabolismo ou armazenamento).

(A) Descarregamento simplástico do floema e transporte em curta distância



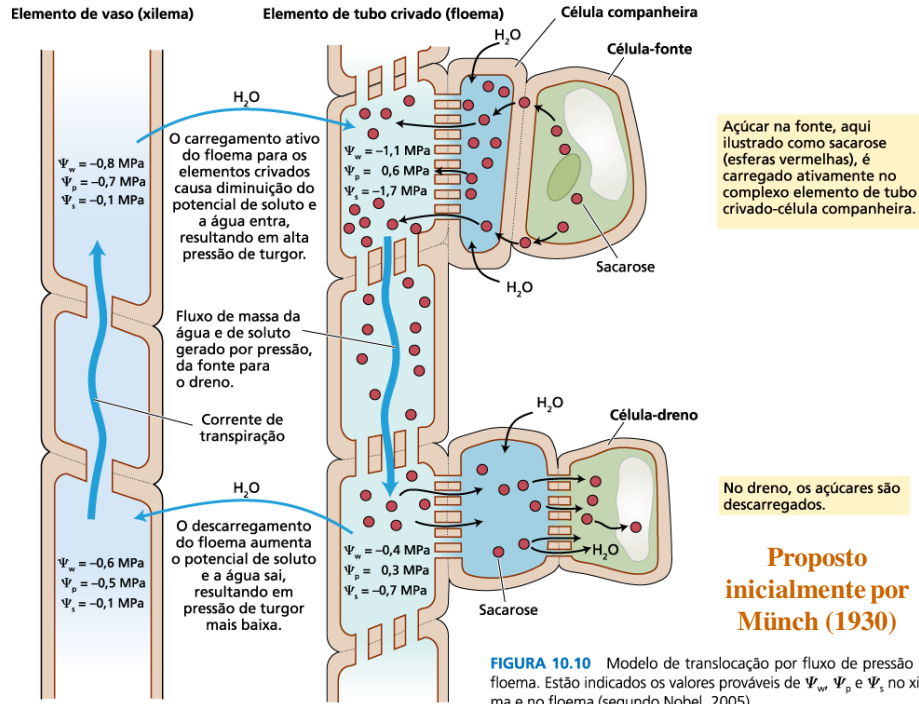
(B) Descarregamento apoplástico do floema e transporte em curta distância



**FIGURA 10.18** Rotas de descarregamento do floema e transporte em curta distância. O complexo elemento crivado-célula companheira (EC/CC) é considerado uma unidade funcional isolada. A presença de plasmodesmos estabelece uma continuidade simplástica funcional. A ausência de plasmodesmos entre as células indica a etapa de transporte apoplástico. (A) Descarregamento simplástico do floema e transporte em curta distância. Todas as etapas são simplásticas. (B) Descarregamento apoplástico do floema e transporte em curta distância.

**Tipo 1:** Esta rota de curta distância é designada apoplástica, pois uma etapa, o descarregamento do floema a partir do complexo elemento crivado-célula companheira, ocorre no apoplasto. Uma vez que os açúcares estejam de volta ao simplasto das células contíguas, o transporte é simplástico.

**Tipo 2:** Estas rotas também apresentam uma etapa apoplástica. No entanto, o descarregamento do floema a partir do complexo elemento crivado-célula companheira é simplástico. A etapa apoplástica ocorre mais adiante nas rotas. A figura superior (tipo 2A) ilustra uma etapa apoplástica próxima do complexo elemento crivado-célula companheira; a figura inferior (tipo 2B) ilustra uma etapa apoplástica que é posteriormente removida.



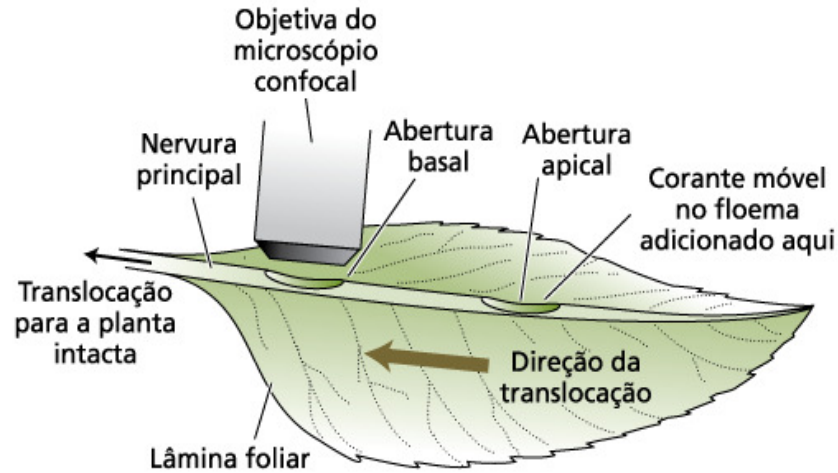
## Condições para validade do modelo do fluxo de pressão:

1. Os poros da placa crivada devem estar desobstruídos;

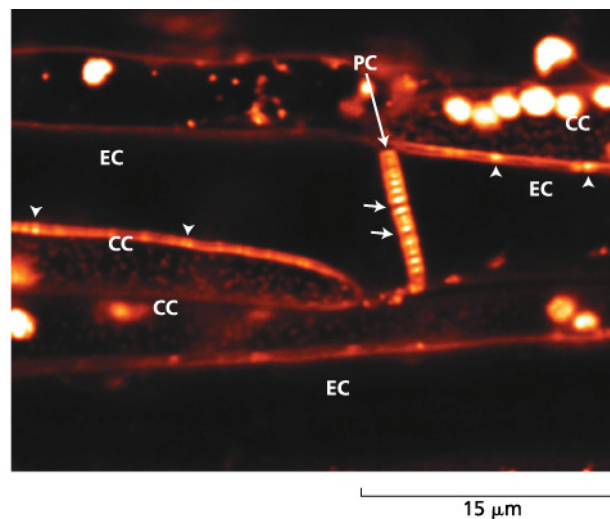
**Knoblauch & Bel (1998)** elaboraram um método de observação direta do transporte de material através de tubos crivados vivos, com a utilização de microscópio confocal, e demonstraram que os poros da placa crivada estão abertos;



## Os poros das placas crivadas são canais abertos



## Os poros das placas crivadas são canais abertos



Tecido floemático de feijoeiro corado somente com um corante fluorescente para membranas, aplicado localmente. As setas indicam os poros não obstruídos das placas crivadas.

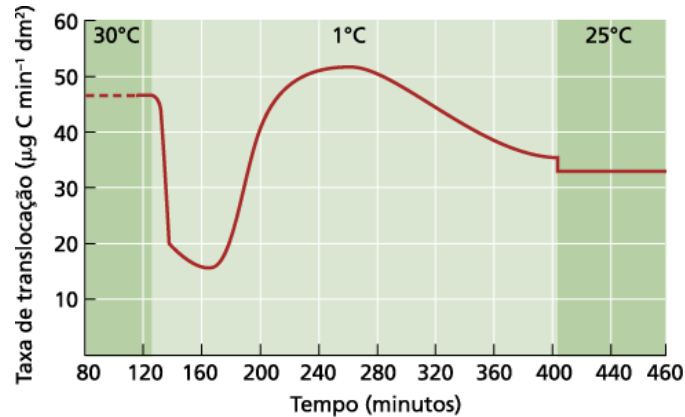


2. **O transporte bidirecional simultâneo por um único tubo crivado não pode ocorrer;**

**O transporte em duas direções tem sido frequentemente detectado em elementos crivados de tubos crivados diferentes, mas jamais de um mesmo tubo crivado;**

3. **Não deve haver grande gasto de energia metabólica para o transporte de solutos dentro do tubo crivado;**

**Dados experimentais mostram que não há necessidade de grande gasto de energia para que o transporte de solutos dentro do tubo crivado ocorra;**



**FIGURA 10.12** O requerimento de energia para a translocação na rota é pequeno. A perda de energia metabólica resultante do resfriamento do pecíolo da folha fonte reduz parcialmente a taxa de translocação na beterraba. Entretanto, a taxa de translocação é recuperada com o tempo, apesar de a produção e a utilização do ATP serem fortemente inibidas por resfriamento.  $^{14}\text{CO}_2$  marcado foi fornecido a uma folha-fonte, e um segmento de 2 cm do seu pecíolo foi resfriado a  $1^\circ\text{C}$ . A translocação foi monitorada pela chegada do  $^{14}\text{C}$  à folha-dreno. (dm [decímetro] = 0,1 m) (segundo Geiger e Sovonick, 1975).

- Esta hipótese necessita da existência de um gradiente de pressão entre a fonte e o dreno no interior do tubo crivado.

A diferença real de pressão entre a fonte e o dreno foi determinada, a partir dos potenciais hídrico e de solutos como sendo 0,41 MPa, e a diferença de pressão necessária para a translocação por fluxo de pressão foi de 0,12 a 0,46 MPa. Assim, a diferença de pressão observada parece ser suficiente para acionar o fluxo de massa pelo floema.

## Distribuição de fotoassimilados: Alocação e Partição

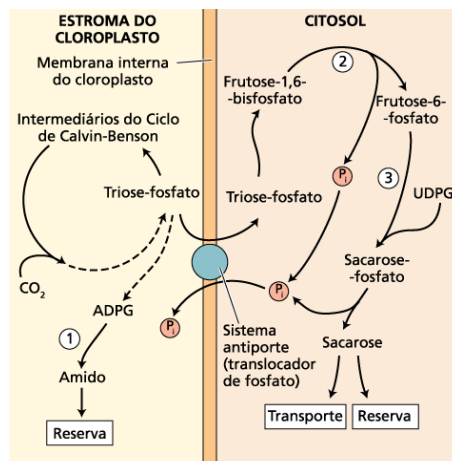
**ALOCAÇÃO:** Regulação do desvio do carbono fixado em várias rotas metabólicas;

A alocação inclui: armazenamento, utilização no metabolismo e transporte.

**PARTIÇÃO:** Distribuição diferencial dos fotoassimilados na planta entre os vários drenos.

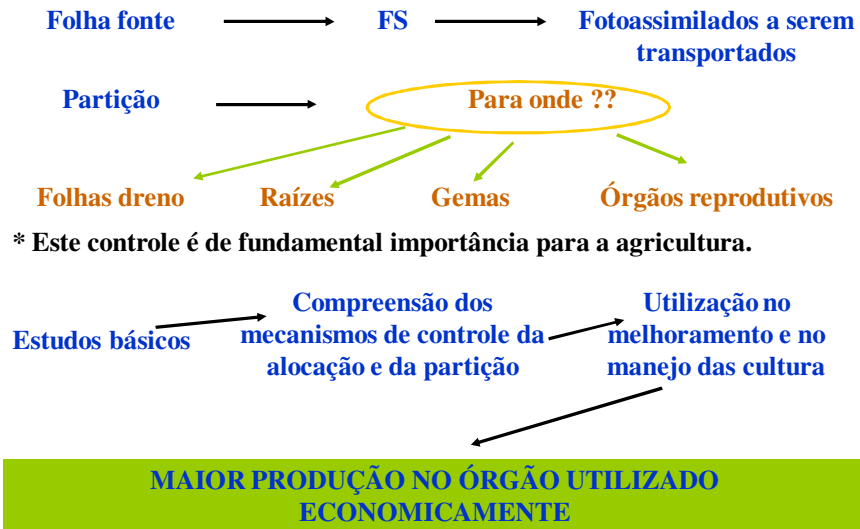
Depende da força do dreno que é função do tamanho e da atividade do referido dreno.

As folhas fonte regulam a alocação de fotossintatos.



**FIGURA 10.22** Um esquema simplificado para a síntese de amido e sacarose durante o dia. A triose-fosfato, formada no ciclo de Calvin-Benson, pode ser utilizada na formação de amido no cloroplasto ou transportada para o citosol em troca de fosfato inorgânico (Pi), via translocador de fosfato na membrana interna do cloroplasto. A membrana externa do cloroplasto (omitida aqui para simplificar o esquema) é permeável a moléculas pequenas. No citosol, a triose-fosfato pode ser convertida em sacarose para sua estocagem no vacúolo ou para transporte. As enzimas-chave envolvidas são a amido sintetase (1), frutose-1,6-bisfosfatase (2) e a sacarose-fosfato sintase (3). A segunda e a terceira enzimas, juntamente com a ADP-glicose pirofosforilase, a qual forma a glicose adenosina difosfato (ADPG), são enzimas reguladas na síntese de amido e sacarose (ver Capítulo 8). UDPG, glicose uridina difosfato (segundo Preiss, 1982).

## Partição de fotoassimilados



**O floema transporta moléculas sinalizadoras de uma parte para outra da planta.**

**Tais sinais de longa distância coordenam as atividades de fontes e drenos e regulam o crescimento e desenvolvimento da planta. Estes sinais podem ser:**

- **FÍSICOS:**

- **O  $\Delta\Psi_p$  dos elementos crivados pode ser um meio de comunicação entre a fonte e o dreno, atuando no controle das velocidades de carregamento e descarregamento. P. ex.: Modifica a atividade da ATPase e altera as taxas de transporte.**

- **QUÍMICOS:**

- Os mensageiros químicos são importantes para indicar a determinado órgão o estado do outro. Eles incluem fitohormônios (AIA, CIT, ABA, GA) e nutrientes (sacarose,  $K^+$ ,  $P_i$ ).

- Além de proteínas, mRNA e pequenos RNAs reguladores (**silenciamento gênico**) que podem funcionar como moléculas sinalizadoras de longa distância (encontrados na seiva do floema). **Plasmodesmas funcionam como sinalizadores.**