

UNIDADE VI – TRANSLOCAÇÃO DE SOLUTOS PELO FLOEMA

- 1 – introdução
- 2 – vias de translocação
- 3 – padrões de translocação (fonte para o dreno)
- 4 – material translocado pelo floema
- 5 – carregamento do floema
- 6 - descarregamento do floema
- 7 – mecanismo de translocação pelo floema
- 8 – alocação e partição de fotoassimilados

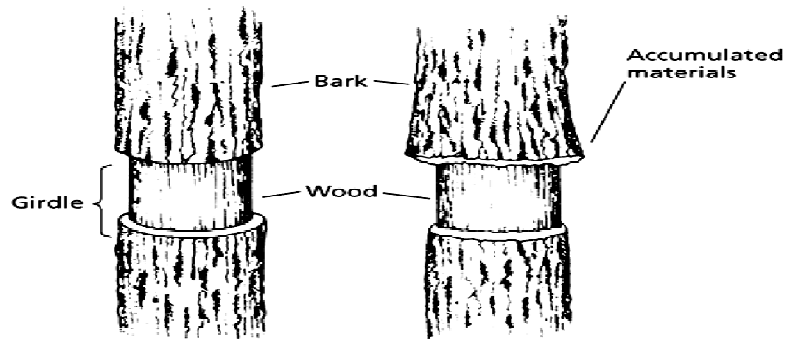
INTRODUÇÃO

À medida que o CO_2 é assimilado na fotossíntese, os produtos desta assimilação são **exportados** dos órgãos fotossintéticos (**FONTTE**) para as regiões da planta que são **importadoras** de fotoassimilados (**DRENO**).

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

As **evidências experimentais** que demonstram que o **floema** é o tecido através do qual **os fotoassimilados e outros solutos são translocados** são várias:

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

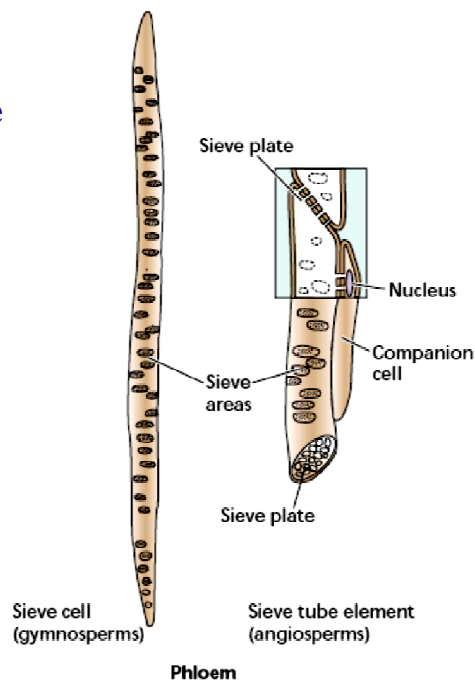


ANELAMENTO DO CAULE

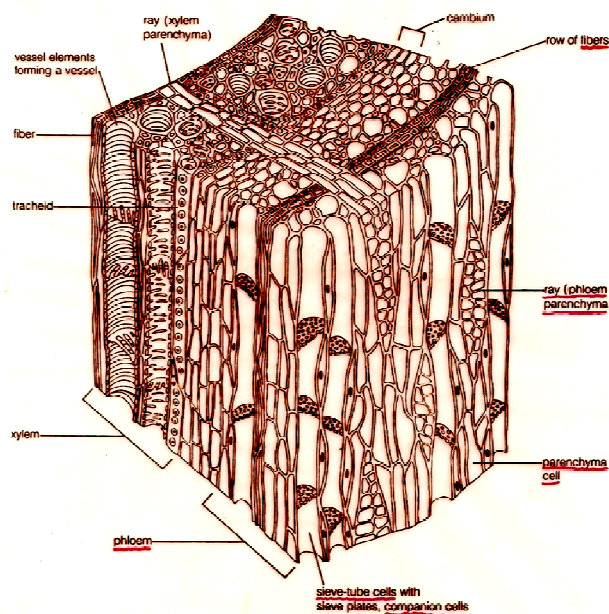
- Hales (1727) – Confirmou o experimento do anelamento do caule de Malpighi;
- Mason & Maskell (1928) – Observaram que o anelamento do caule não tem efeito imediato sobre a transpiração; Posteriormente, concluíram que o transporte de solutos orgânicos ocorria pelos elementos crivados do floema;
- 1940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

As células do floema que **translocam** carboidratos e outras substâncias orgânicas e inorgânicas são denominadas de elementos crivados.

Este termo é geral e inclui os elementos do tubo crivado (Angiospermas) e as células crivadas (Gimnospermas).



Anatomia do floema



Desenvolvimento do elemento do tubo crivado

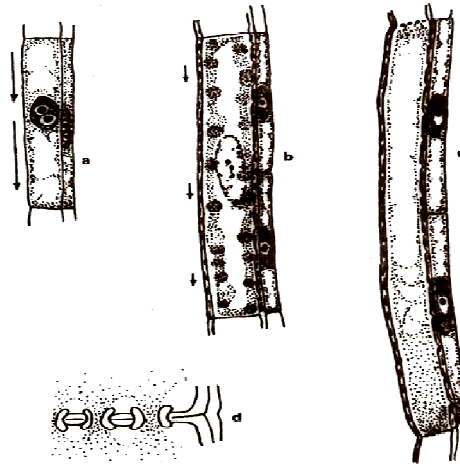
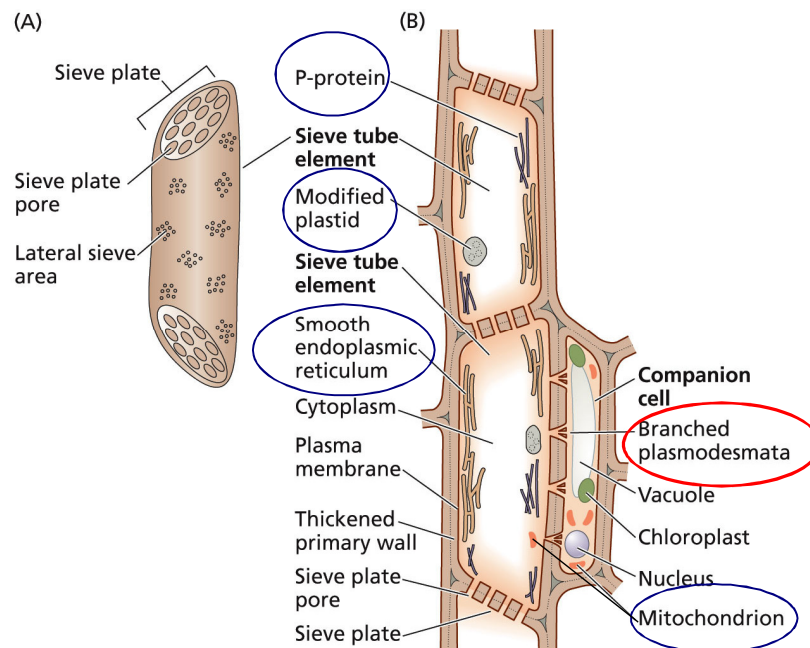


Figure 7-9 Developing sieve elements. (a) Young element with companion cells. Long arrows suggest considerable cytoplasmic streaming. (b) Sieve element of intermediate maturity. Slime (P-protein) bodies are evident, the nucleus is beginning to disappear, and cytoplasmic streaming has virtually stopped. (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.



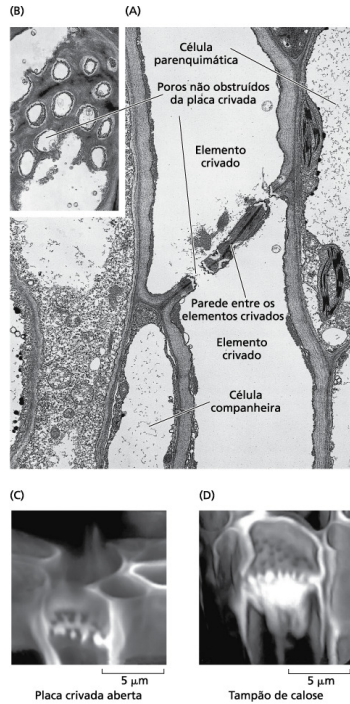


FIGURA 10.5 Elementos crivados e poros da placa crivada. Nas imagens A, B e C, os poros estão abertos – isto é, não obstruídos pela proteína P ou calose. Os poros abertos proporcionam uma rota de baixa resistência para o transporte entre os elementos crivados. (A) Imagem ao microscópio eletrônico de uma seção longitudinal de dois elementos crivados maduros (elementos de tubo crivado), mostrando a parede entre os elementos crivados (denominada placa crivada) no hipocótilo de abóbora (*Cucurbita maxima*) (3.685x). (B) O detalhe mostra os poros de uma placa crivada em vista frontal. (4.280x). (C e D) Reconstruções tridimensionais de placas crivadas de *Arabidopsis*, utilizando uma técnica de coloração que permite visualizar órgãos vegetais inteiros por microscopia laser confocal. Os poros abertos são visíveis em C, enquanto um tampão de calose, como aquele formado em resposta a danos no elemento crivado, é visualizado em D (A e B, de Evert, 1982; C e D, de Truernit et al., 2008).

Diâmetro do poro:

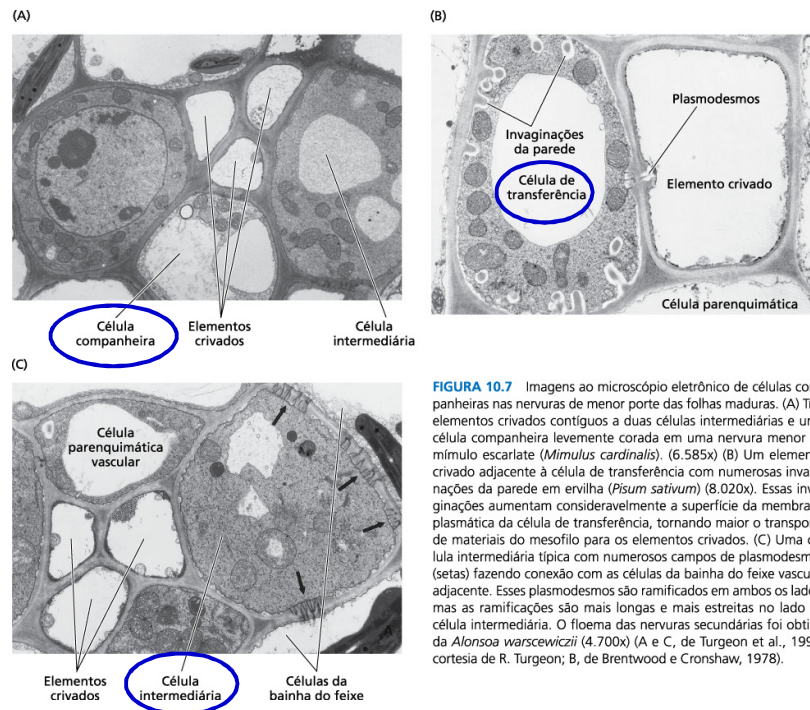
1 a 15 μm ;

Diâmetro do elemento crivado: 20 a 40 μm ;

Comprimento do elemento crivado: 100 a 500 μm .

Características dos elementos crivados de plantas.

Elemento de Tubo Crivado	Célula Crivada
•Encontrados nas Angiospermas; •Algumas áreas crivadas são diferenciadas em forma de placa; •Os poros das placas crivadas são canais abertos; •A proteína do floema está presente em todas as dicotiledôneas e muitas monocotiledôneas; •Células companheiras são fontes de energia e de compostos orgânicos.	•Encontradas nas Gimnospermas; •Não apresenta placas crivadas, ou seja, todas as áreas crivadas são similares; •Os poros nas áreas crivadas são bloqueados com membranas; •Não apresentam a proteína do floema; •Células albuminosas parecem desempenhar funções semelhantes às das células companheiras;



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;**
- **Quando a planta sofre alguma injúria mecânica, as proteínas do floema coagulam em contato com o ar e sofrem precipitação, obstruindo os poros da placa crivada.**

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

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

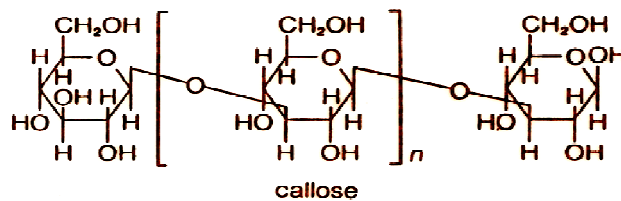
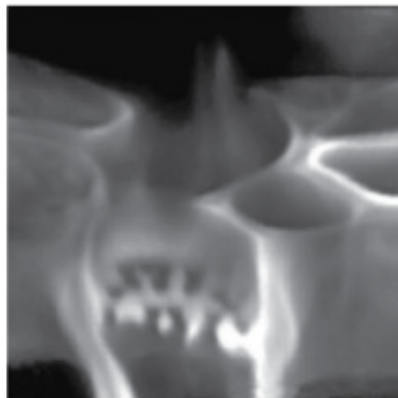


Figure 7-19 The molecular structure of callose. Note the interesting 1,3-linkage between β -D-glucopyranose residues, which causes a tight coiling of the molecular callose chain.

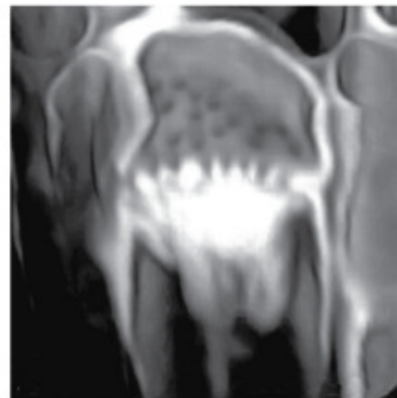
(C)



5 μ m

Placa crivada aberta

(D)



5 μ m

Tampão de calose

Padrões de translocação: **Fonte para um dreno (bidirecional)**

FONTE: Órgão que está produzindo mais fotoassimilado do que o necessário para a sua manutenção (**folhas maduras**) e órgão de reserva (**raízes e tubérculos na fase de exportação**). São regiões exportadoras;

DRENO: Órgão que necessita de substratos e de outros materiais para a sua manutenção e órgão de reserva (**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**

A transição de dreno para fonte nas folhas se inicia do ápice para a base

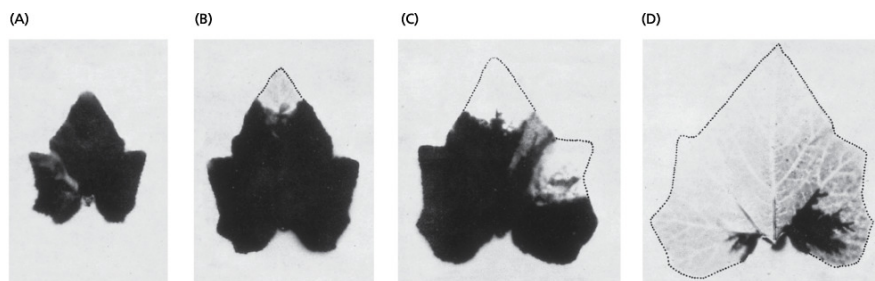


FIGURA 10.19 Autorradiografias de uma folha de abobrinha (*Cucurbita pepo*), ilustrando a transição da folha do estado de dreno para fonte. Em cada caso, a folha importou o ^{14}C da folha-fonte na planta por 2 horas. O carbono marcado é visualizado como o acúmulo preto. (A) A folha inteira como um dreno,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

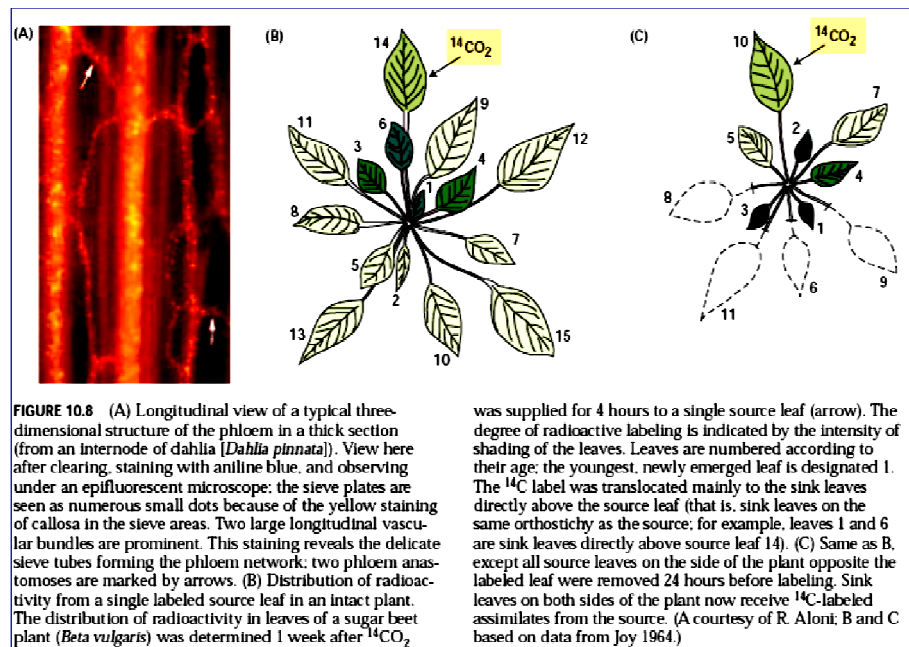
FORÇA DO DRENO = TAMANHO x ATIVIDADE

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.

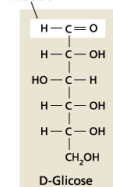


Na maioria das espécies estudadas, cerca de 90% do material transportado é constituído de carboidratos, na forma não redutora, principalmente sacarose (0,3-0,9 M).

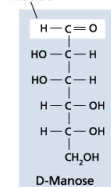
(A) Açúcares redutores, que não são normalmente translocados no floema

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

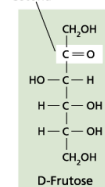
Aldeído



Aldeído

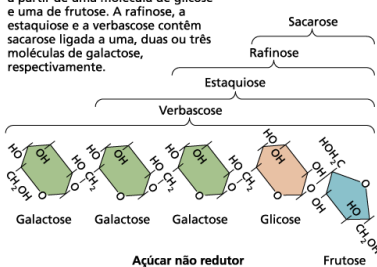


Cetona

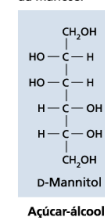


(B) Compostos comumente translocados no floema

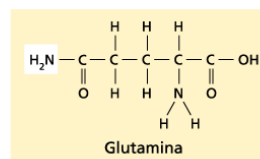
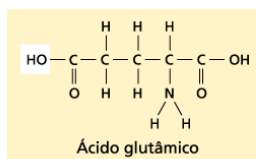
A sacarose é o dissacarídeo formado a partir de uma molécula de glicose e uma de frutose. A rafinose, a estaquiose e a verbascose contêm sacarose ligada a uma, duas ou três moléculas de galactose, respectivamente.



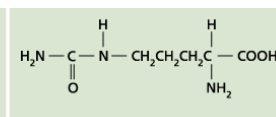
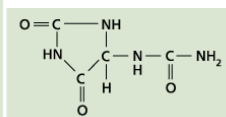
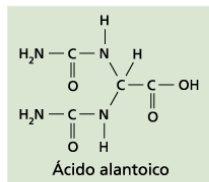
Manitol é um açúcar-álcool formado da redução de um grupo aldeído da manose.



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



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



Ureídas

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 ⁻¹)	
	Mamona ¹	Abóbora ²
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

¹Hall & Baker, 1972 ²Richardson *et al.*, 1982

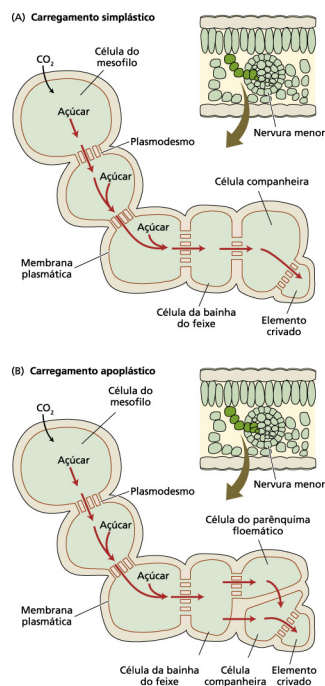
²Cucurbitáceas mobilizam uma grande proporção do carbono transportado sob a forma de aminoácidos e ácidos orgânicos. Estaquiase é o principal açúcar transportado nas cucurbitáceas.

CARREGAMENTO DO FLOEMA

Ocorre em três etapas:

1. Transporte de triose-fosfato dos cloroplastos para o citosol das células do mesofilo, onde será convertida em sacarose;
2. A sacarose movimenta-se, via simplasto, para as vizinhanças do complexo elemento do tubo crivado - célula companheira das nervuras menores (transporte de curta distância);
3. A sacarose é transportada ativa ou passivamente para o interior do complexo elemento do tubo crivado - célula companheira (carregamento do floema);

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



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

FIGURA 10.14 Esquema das rotas de carregamento do floema nas folhas-fonte. (A) Na rota totalmente simplástica, os açúcares se movem de uma célula para outra pelos plasmodesmos, durante todo o percurso entre as células do mesófilo até os elementos crivados. (B) Na rota parcialmente apoplástica, os açúcares movem-se inicialmente pelo simplasto, mas entram no apoplasto imediatamente antes do carregamento nas células companheiras e elementos crivados. Os açúcares carregados nas células companheiras parecem se mover para os elementos crivados através dos plasmodesmos.

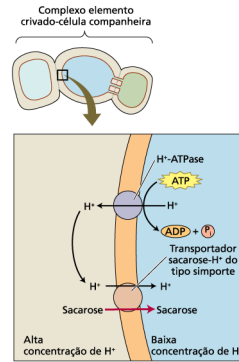


FIGURA 10.16 Transporte de sacarose dependente de ATP no carregamento apoplástico do elemento crivado. No modelo de cotransporte do carregamento da sacarose para o simplasto do complexo elemento crivado-célula companheira, a ATPase da membrana plasmática bombeia prótons para fora da célula no apoplasto, estabelecendo uma alta concentração de prótons extracelular. A energia nesse gradiente de prótons é, então, utilizada como força motriz para o transporte de sacarose para o simplasto do complexo elemento crivado-célula companheira via transportador de sacarose-H⁺ do tipo simporte.

TABLE 10.3
Sucrose-H⁺ 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	Waise 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

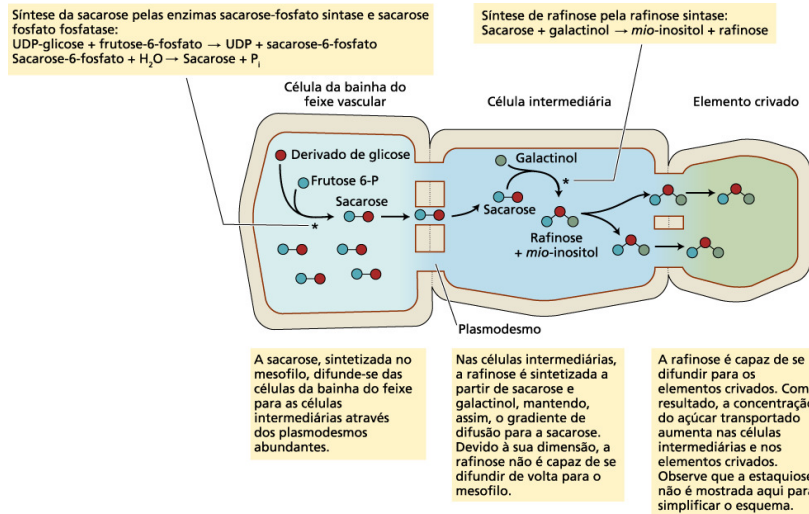
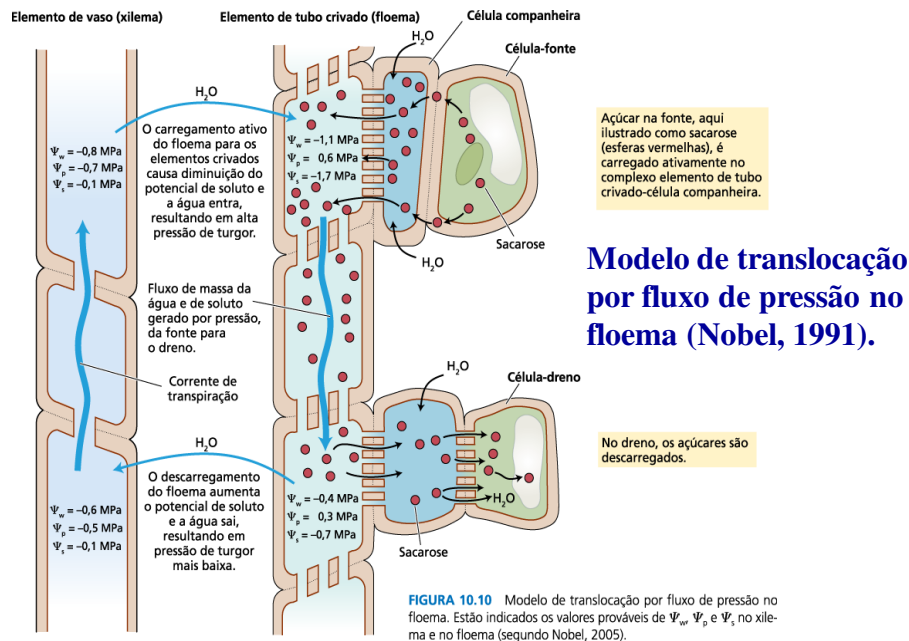


FIGURA 10.17 Modelo de aprisionamento de polímeros para o carregamento do floema. Para simplificar, o trissacarídeo estaquiose foi omitido (segundo van Bel, 1992).

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)**.



Proposto inicialmente por Münch (1930)

Condições para validade do modelo do fluxo de pressão:

1. Os poros da placa crivada devem estar desobstruídos;

Knoblauch & van 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;

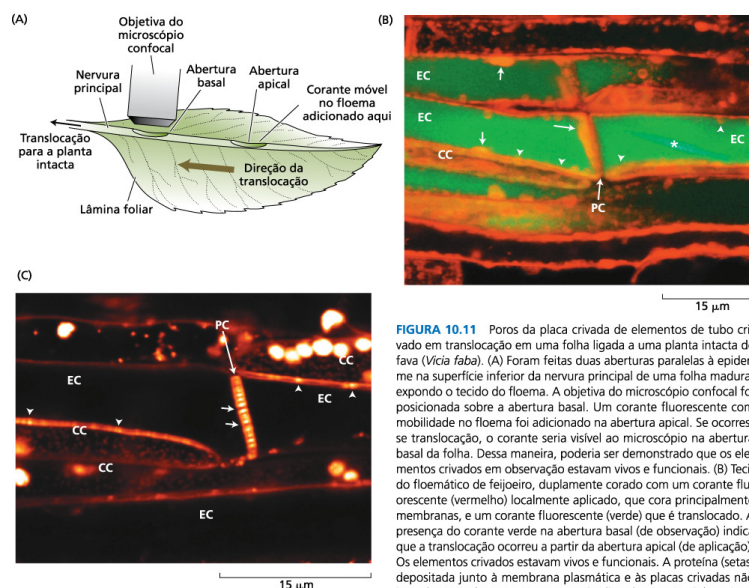


FIGURA 10.11 Poros da placa crivada de elementos de tubo crivado em translocação em uma folha ligada a uma planta intacta de fava (*Vicia faba*). (A) Foram feitas duas aberturas paralelas à epiderme na superfície inferior da nervura principal de uma folha madura, expondo o tecido do floema. A objetiva do microscópio confocal foi posicionada sobre a abertura basal. Um corante fluorescente com mobilidade no floema foi adicionado na abertura apical. Se ocorrer translocação, o corante seria visível ao microscópio na abertura basal da folha. Dessa maneira, poderia ser demonstrado que os elementos crivados em observação estavam vivos e funcionais. (B) Tecido floemático de feijoeiro, duplamente corado com um corante fluorescente (vermelho) localmente aplicado, que cora principalmente membranas, e um corante fluorescente (verde) que é translocado. A presença do corante verde na abertura basal (de observação) indica que a translocação ocorreu a partir da abertura apical (de aplicação). Os elementos crivados estavam vivos e funcionais. A protelina (setas) depositada junto à membrana plasmática e às placas crivadas não impede a translocação. Um corpo cristalino de proteína P (asterisco) é colorido com o corante verde. Os plastídeos (pontas de setas) estão uniformemente distribuídos na periferia do elemento crivado. (C) Tecido floemático de feijoeiro corado somente com um corante fluorescente que cora membranas, aplicado localmente. As setas indicam os poros não obstruídos das placas crivadas. CC= célula companheira, PC = placa crivada, EC = elemento crivado. (B e C, de Knoblauch e van Bel, 1998; A, cortesia de van Bel).

Condições para validade do modelo do fluxo de pressão:

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;

Condições para validade do modelo do fluxo de pressão:

3. Não deve haver grande gasto de energia metabólica para que 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;

Condições para validade do modelo do fluxo de pressão:

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

A diferença de pressão entre fonte e dreno obtida a partir do potencial hídrico e do potencial de solutos foi de 0,41 MPa, e o gradiente de pressão requerido para o transporte através da teoria do fluxo de pressão foi calculado ser entre 0,12 a 0,46 MPa. Portanto, a diferença de pressão obtida parece ser suficiente para a existência do fluxo de pressão no interior do tubo crivado.

ALOCAÇÃO DE FOTOASSIMILADOS

- ALOCAÇÃO – É a regulação do destino do carbono fotoassimilado nas diferentes vias metabólicas (1/6 da triose-fosfato formada no ciclo de Calvin).
- ✓ **Alocação na fonte:** **armazenamento** (amido no cloroplasto ou sacarose no citosol), **utilização** (respiração, síntese de hexoses-fosfato para a formação de parede celular e outros eventos metabólicos) e **transporte**.

- ✓ **Alocação no dreno: armazenamento** (amido nos amiloplastos ou sacarose e hexoses-fosfato no vacúolo) e **utilização** (respiração, síntese de hexoses-fosfato para a formação de parede celular e outros eventos).

PARTIÇÃO DE FOTOASSIMILADOS

- **PARTIÇÃO** – **controle da distribuição diferencial de fotoassimilados** que foram alocados para o transporte, entre os vários órgãos da planta. **Depende:**
 - **da força do dreno** (tamanho x atividade);
 - **Do controle feito por mensageiros químicos** (como os fitohormônios ABA e CIT, sacarose, K^+ e Pi) e $\Delta\Psi_p$.
- ❖ **Índice de colheita (I.C.):** é a razão entre a **produção do órgão explorado economicamente** (grãos, por exemplo) e a **produção da biomassa total da parte aérea**.