

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlrs@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).  
*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

## Introdução

*Após o estudo da Fotossíntese, onde você teve muitas informações sobre este tema não podemos deixar de mencionar a importância da **TRANSLOCAÇÃO NO FLOEMA**, tendo em destaque a partição de fotoassimilatos, a anatomia do floema, a composição de sua seiva, o modelo de fluxo de pressão, carregamento e descarregamento do floema e os fatores que interferem no fluxo do floema. Assim, o texto a seguir, refere-se às importantes informações sobre a a translocação orgânica ou no floema. Saliento que, não se deve esquecer de verificar o capítulo de bibliografia, o qual contém referências muito pertinentes a este tema tão interessante.*

Boa leitura e Estudo

## TRANSPORTE NO FLOEMA E PARTIÇÃO DE FOTOASSIMILATOS

**AS FIGURAS DO TEXTO ESTÃO NA PÁGINA DA INTRANET**

[http://www.fcav.unesp.br/Departamentos/biologia/caract/docentes/material\\_didatico\\_durvalina.htm](http://www.fcav.unesp.br/Departamentos/biologia/caract/docentes/material_didatico_durvalina.htm)

### Floema

O floema e xilema fazem parte dos tecidos vasculares das plantas. O floema é responsável pelo transporte de várias substâncias sintetizadas nas folhas á outros órgãos da planta, bem como água e alguns minerais. O floema tem função importante no transporte de elementos minerais e da água à regiões meristemáticas, aonde inexistem uma adequada corrente transpiratória para suprir via o xilema os minerais e a quantidade de água necessários, ou mesmo devido à ausência de conexões destes tecidos com o xilema.

Enquanto o transporte via xilema é unidirecional, ocorrendo sempre da raiz para a parte aérea da planta, seguindo a corrente transpiratória, o transporte via floema, pode ocorrer bidirecionalmente, ou seja, da parte aérea para a raiz, e da raiz para a parte aérea. Contudo, para um mesmo tubo de seiva só existe uma direção.

A direção do transporte no floema não é definida com respeito à força gravitacional, mas sim pela localização relativa das áreas de produção e utilização dos produtos da fotossíntese. A translocação ocorre das **regiões de suprimento (fontes)** para as regiões de **metabolismo** ou **armazenagem (drenos)**. As **Fontes** correspondem a qualquer órgão que exporta, tipicamente as folhas maduras que produzem fotoassimilados em excesso a seu próprio consumo. Outro exemplo de fonte é um órgão já desenvolvido e que passa a efetuar exportação (ex: açúcares são mobilizados durante a brotação de certos tubérculos e raízes e são redistribuídos para os ramos em crescimento; o mesmo ocorre durante a germinação de sementes). Exemplos de **drenos** são as raízes, tubérculos, frutos em desenvolvimento e folhas imaturas, que têm que importar carboidratos para um desenvolvimento normal.. Um exemplo bastante ilustrativo é o fato de que folhas novas, apesar de fotossintetizarem, não sintetizam carboidratos em quantidades suficientes para manter as suas atividades biossintéticas, dependendo, por exemplo, da importação de sacarose produzida pelas folhas maduras, as quais, por sua vez, produzem fotoassimilados em quantidades superiores às suas necessidades, podendo então exportar via floema o excedente de sua produção.

A transição entre a fase dreno para a fase fonte, durante o desenvolvimento de uma folha, varia de espécie para espécie, mas normalmente ocorre quando a folha se encontra com uma área foliar entre 25% a 40% da sua área foliar máxima (Fig. 1: Esquema da direção do transporte do xilema e do floema entre diferentes órgãos de uma planta).

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlrs@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).  
*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

---

### **Anatomia do Floema:**

O termo “floema” origina do grego **phloios**, que significa casca. Anatomicamente, no caule, o floema se localiza externamente ao xilema, estando então mais próximo da casca do caule, razão pela qual foi atribuído esse nome a este tecido.

O floema é constituído de células com placas crivadas (**elementos do tubo crivados**), que perderam o núcleo e o vacúolo durante seu desenvolvimento. As células maduras também perdem os microfilamentos, microtúbulos, aparelho de Golgi e ribossomas, e se mantêm com paredes não lignificadas. Permanecem na célula um número reduzido de mitocôndrias, plastídeos, e algum retículo endoplasmático. Esta ausência de muitas estruturas celulares, as quais estão presentes normalmente em uma célula, especializa o tubo seiva para o transporte a longa distância de compostos sintetizados. Os elementos crivados são caracterizados pela **área crivada**, que corresponde a porções da parede celular com poros, que interconectam células condutores vizinhas pelas suas extremidades, dando origem a uma sequência longitudinal denominada **tubo crivado**, cujos poros formam canais abertos que permitem o transporte direto entre as células.

As placas crivadas contêm plasmodesmas engrossadas, rodeados por depósitos de calose (**observe a Figura 2b**, mostrando a bordadura de calose em uma vista superior do poro da placa crivada-Fig. 2: a) Esquema da estrutura da célula companheira e do elemento seiva. b) Micrografia eletrônica da célula companheira e do elemento seiva).

Cada célula crivada está associada a uma ou mais **células companheiras**, interligadas às células crivadas pelos plasmodesmas. As células companheiras têm importantes funções metabólicas, tais como: síntese de proteínas, produção de ATP, e fluxo de fotoassimilados para os tubos crivados. As células companheiras podem se diferenciar em **células de transferência**, com importante papel na transferência de assimilados pelas células do mesofilo para as células crivadas.

### **Composição da seiva do floema:**

Com frequência, 90% das substâncias (solutos) transportadas pelo floema são carboidratos, e dentre estes, a concentração de sacarose pode chegar até 1,5 M. O elemento mineral **nitrogênio** é transportado na forma de aminoácidos e amidas. Ácidos orgânicos, proteínas, íons, hormônios e até vírus são encontrados em concentrações muito baixas. A análise da seiva do floema tem sido facilitada pela coleta de exsudato de estiletes de afídios. (**Veja Figura 3, item a) Composição geral de uma seiva do floema; b) Comparação entre a seiva do floema e do xilema entre duas espécies diferentes de plantas**).

A **via de translocação** (fonte para dreno) segue regras anatômicas e de desenvolvimento, ou seja: as fontes não suprem igualmente as todas as partes de uma planta, sendo que certas fontes suprem preferencialmente certos drenos.

A velocidade de translocação no floema varia entre 30 a 150 cm h<sup>-1</sup> com uma média em torno de 1 m h<sup>-1</sup>, muitíssimo acima do processo de difusão/osmose (taxa de difusão é de um metro em oito anos).

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlors@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).  
*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

---

As macromoléculas também podem ser transportadas no floema. Muitos dos estudos sobre o transporte no floema foram feitos com o uso de substâncias corantes, como a carboxifluoresceína e o corante Lúcifer Yellow, os quais eram aplicados ou no floema ou no apoplasto de diferentes tecidos e transportados para outros tecidos ou órgãos via o floema. Seja qual rota envolvida no transporte de substâncias no floema, sempre estarão os plasmodesmatas envolvidos, sendo esses elementos essenciais ao transporte pelo floema. Devido ao plasmodesmatas possuírem um diâmetro entre 4 e 6 µm (fig. 4), acreditou-se por longo período que somente proteínas com peso molecular baixo (menor que 12000 kDa), poderiam ser transportadas, visto a possuírem um raio menor ou igual ao diâmetro do plasmodesmata.

Contudo, atualmente sabe-se que proteínas de até 40 kDa podem ser transportadas pelos plasmodesmas. Mais de 200 proteínas já foram identificadas no floema, pertencendo estas a várias classes de polipeptídeos, entre as quais se destacam a glutaredoxina, tioredoxina, cinases de proteínas, chaperones, ubiquitina e cistatinas. Acredita-se que transporte dessas proteínas de maior peso molecular via os plasmodesmas possa ocorrer devido à ação de proteínas denominadas de **chaperonas**, as quais alterariam a estrutura da proteína, permitindo sua passagem pelo poro do plasmodesma (Fig. 5: **Mecanismo de alteração da conformação de proteínas para seu transporte via plasmodesma**).

As viroses causadoras de doenças das plantas também são transportadas via o floema e plasmodesmatas. Neste caso, a própria virose codifica para uma proteína, denominada de proteína do movimento viral, a qual interage com proteínas do plasmodesma, alterando a sua conformação e provavelmente o seu limite de exclusão de moléculas, permitindo que o vírus seja transportado através deste tecido. Dois modelos são propostos para explicar esse transporte, sendo que em um deles é postulada a presença de receptores codificados pela planta que interagiria com a proteína do movimento, permitindo o transporte da virose. (Fig. 6: **Modelos propostos para explicar o movimento das viroses através dos plasmodesmas. O segundo modelo difere do primeiro por envolver a participação de receptores**, as quais seriam proteínas codificadas pelo genoma das plantas).

Através do floema também são transportadas moléculas de RNA. Plantas transgênicas expressando um tipo de molécula de RNA que leva a supressão da expressão da enzima redutase do nitrato, tem como fenótipo folhas amareladas, devido a menor capacidade dessas plantas em sintetizar clorofila. Experimento de enxertia recíproca realizados entre essas plantas transgênicas e plantas normais, permitiram observar que o porta-enxerto de uma planta normal enxertada em um porta-enxerto de uma planta transgênica adquiriram o fenótipo do porta-enxerto, tornando-se também amareladas, possuindo também a supressão da expressão da redutase do nitrato, apesar de não expressarem esse RNA causador desse fenótipo em suas células. Este experimento é um entre vários outros experimentos que suportam a hipótese do transporte de moléculas de RNA pelo floema e plasmodesmatas. (Fig. 7: **Experimento de enxertia recíproca entre plantas transgênicas (S, de supressão) expressando RNA que causa a supressão da expressão da enzima redutase do nitrato (NR), e plantas normais (N) de tabaco. Células de plantas com a presença do RNA que causa a supressão da expressão do gene da enzima NR possuem menores teores de clorofila. Este fenótipo é representado na figura na coloração verde mais clara**).

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlers@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).  
*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

---

## MECANISMO DE TRANSLOCAÇÃO NO FLOEMA

### Modelo do Fluxo por Pressão

Em meados de 1930, Münch propôs um **Modelo de Fluxo por Pressão**. No modelo a água se move para o interior de dois osmômetros por osmose se as concentrações internas forem diferentes das externas. A pressão aumenta mais rapidamente no interior do osmômetro com menor potencial osmótico ou seja, maior concentração interna de solutos. *O resultado é um **fluxo de massa sob pressão** entre os osmômetros interligados.* (Fig. 8: Esquema do fluxo sob pressão no floema. Valores aproximados dos valores reais são apresentados para diferentes regiões do floema e xilema.), pressupondo que ocorra uma diferença de potencial osmótico. Porém, na figura (fig. 9), é apresentada uma evidência que suporta o modelo do fluxo sob pressão. Na verdade existe um gradiente de potencial osmótico ao longo de todo o floema de uma planta, o que significará um gradiente de pressão, possuindo sempre a região superior de um tubo seiva uma pressão maior que a região imediatamente inferior, e assim por diante (Fig. 9: Determinação do potencial osmótico em diferentes regiões (altura) de uma planta).

A hipótese de Münch estabelece que o fluxo da seiva nos elementos do floema é devido a um gradiente de pressão, gerado por osmose entre a fonte e o dreno. O gradiente de pressão estabelecido resulta do **carregamento** do floema na fonte e **descarregamento** do floema no dreno. Isto é, o carregamento **ativo** do floema (com gasto de energia metabólica) gera um baixo potencial osmótico ( $\psi_s$ ) nos tubos do floema nos tecidos da fonte, resultando em redução no potencial hídrico ( $\psi$ ). A conseqüente absorção de água pelo floema resulta num aumento do potencial de turgescência (potencial de parede). No dreno, final de via de translocação, o descarregamento leva a uma redução do potencial de parede ( $\psi_p$ ) nos tubos crivados. A presença das placas crivadas aumenta a resistência ao longo da via, resultando na manutenção de um gradiente de pressão considerável entre a fonte e o dreno. (Veja mais sobre o assunto na página web [www.plantphys.net](http://www.plantphys.net), Tópico 10.2)

### Carregamento no Floema

Podemos dividir o carregamento em 3 diferentes fases:

1. Triose-P produzida na fotossíntese (nos cloroplastos) é transportada para o citossol, onde a sacarose é sintetizada.
2. A sacarose do mesofilo se movimenta até as vizinhanças do floema, simplasticamente, de célula a célula. Esta fase é um transporte que envolve pequenas distâncias, isto é, algumas células.
3. O carregamento da sacarose no floema pode então ser feito via a rota simplástica (fig. 10; em espécies de plantas que possuem células intermediárias no seu floema) ou via a rota apoplástica (em espécies de plantas que possuem células companheiras em seu floema). A rota apoplástica necessariamente envolve a necessidade do gasto de energia. (Fig. 10: Esquema apresentando as duas formas possíveis de carregamento do floema em uma folha de uma planta).

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlers@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).  
*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

---

Observe que a rota apoplástica também pode envolver um transporte simplástico entre algumas células, enquanto a rota simplástica deve, obrigatoriamente, envolver sempre um transporte via os plasmodesmas entre todas as células envolvidas. A via apoplástica, pode ser definida como uma rota de transporte que envolve pelo menos um passo onde ocorre um transporte apoplástico. (Veja mais sobre o assunto na página web [www.plantphys.net](http://www.plantphys.net), Tópico 10.5)

### **Carregamento apoplástico do floema**

Este tipo de carregamento predomina entre as plantas herbáceas, as quais tem maior importância para a agricultura. O transporte apoplástico explica-se pela necessidade de uma separação entre as células que possuem uma alta concentração de osmólitos (normalmente em torno de 0,8 M, na célula companheira e no elemento seiva, os quais possuem uma continuidade citoplasmática devido à presença abundante de plasmodesmas entre essas células), daquelas células com menor concentração de substâncias (como as células do mesófilo, nas quais a sacarose pode chegar até um limite superior de 150 mM).

Inicialmente deverá haver um transporte da sacarose de dentro da célula do mesófilo para o apoplasto adjacente à célula companheira. Esse transporte envolve uma proteína carregadora da sacarose, a qual pode utilizar o mecanismo **antiporte**, aproveitando o menor pH do apoplasto. A sacarose agora presente no apoplasto envolta da célula companheira, pode ser transportada para dentro da célula companheira através de uma outra proteína carregadora da sacarose, a qual utiliza o mecanismo **simporte**. Esses dois carregadores necessitam então energia indiretamente, a qual é gasta pelas ATP hidrolases (ATPases) da membrana, as quais geram o gradiente de prótons necessários para o carregamento do apoplasto e o carregamento da célula companheira. (Fig. 11. Esquema mostrando o carregamento da célula companheira da sacarose presente no apoplasto envolvendo a ATP hidrolase e o carregador simporte da sacarose).

Dessa forma, na rota apoplástica há necessidade de gasto de energia, o qual é fundamental para gerar o gradiente eletroquímico necessário para que as proteínas carregadoras da sacarose façam o transporte da sacarose de uma região de menor concentração para uma região de maior concentração (Veja mais sobre o assunto na página web [www.plantphys.net](http://www.plantphys.net), Tópico 10.7)

### **Carregamento simplástico do floema**

O carregamento simplástico do floema é principalmente observado em espécies de plantas arbóreas, arbustivas ou trepadeiras. Quanto à distribuição climática, plantas que possuem o transporte simplástico são plantas normalmente presentes em climas tropicais e subtropicais. As plantas que apresentam transporte simplástico são aquelas que apresentam células intermediárias, ao invés de células companheiras. As células intermediárias são células que possuem uma grande riqueza de conexões plasmodesmáticas com as células do mesófilo, o que é muito raro para as células companheiras. Elas também são maiores do que as últimas. A figura 12 resume as principais diferenças entre esses dois tipos de células (Fig. 12: Esquema resumindo as principais diferenças entre as células envolvidas no carregamento apoplástico e simplástico).

Assim, como apresentado na figura 12, plantas que possuem o carregamento simplástico podem transportar um outro tipo de açúcares denominados de oligosacarídeos, os quais podem ser trisacarídeos, tetrasacarídeos, e pentasacarídeos entre outros (respectivamente rafinose, estaquiase e

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlrs@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).  
*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

verbascose; fig. 13). Estes oligosacarídeos podem ser sintetizados nessas plantas a partir da sacarose (Fig. 13: Estrutura de alguns oligosacarídeos que são carregados simplásticamente no floema).

O carregamento simplástico do floema envolve grandes controvérsias.

*Como pode ser uma célula com alta concentração de um metabólito (célula intermediária e elemento seiva) ser carregada via plasmodesmas por uma célula com menor concentração do metabólito (célula do mesófilo)?*

*O que impede a difusão espontânea de volta desse metabólito da célula intermediária para a célula do mesófilo?*

O modelo hipotético que tenta responder estas perguntas é denominado **MODELO DE CAPTURA PELO POLÍMERO**, o qual é apresentado na Fig. 14 (Esquema mostrando o modelo de captura pelo polímero que tenta explicar o carregamento simplástico do floema).

Para sustentar esta hipótese, 3 pressupostos são importantes:

- 1) A sacarose deve estar mais concentrada na célula do mesófilo do que na célula intermediária, de forma que um movimento passivo da sacarose ocorra entre essas células
- 2) As enzimas para a síntese da rafinose e estaquiose devem estar preferencialmente localizadas nas células intermediárias
- 3) Os plasmodesmas ligando as células da bainha vascular e as células intermediárias devem excluir moléculas maiores do que a sacarose.

### **Descarregamento do Floema**

Após a translocação para os drenos, ocorre o reverso do carregamento, quando os assimilados são transferidos para o interior dos tecidos, para armazenagem ou metabolização. A Fig. 15 apresenta uma visão mais integrada do carregamento com o descarregamento do floema (Esquema mostrando o carregamento e descarregamento do floema via rota simplástico ou apoplástico).

O descarregamento do floema e o transporte para as células dos tecidos dreno podem ser por via simplástica ou apoplástica, dependendo do tecido (do órgão) e da espécie. Três diferentes tipos de descarregamento são conhecidos (Fig. 16: Esquema apresentando os diferentes tipos de descarregamento do floema possíveis de serem observados nas plantas). No descarregamento simplástico o transporte das moléculas transportadas ocorre sempre via os plasmodesmas. Na via apoplástica de descarregamento (tanto o tipo 1 como o tipo 2), os assimilados têm que atravessar em pelo menos uma célula as membranas de uma das células. Entre as outras células, pode-se então as moléculas seguirem via os plasmodesmas.

O tipo 1 de descarregamento apoplástico ocorre uma descontinuidade entre a célula companheira e a célula da bainha vascular.

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlrs@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).

*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

---

No tipo 2a de descarregamento apoplástico, a descontinuidade entre os citoplasmas (ausência de transporte via plasmodesmas) ocorre entre as células da bainha vascular e as células do parênquima de reserva dos órgãos dreno. O tipo 2b difere do tipo 2<sup>a</sup> devido que a descontinuidade do transporte via plasmodesma ocorrer “mais distante” do feixe vascular. O tipo 2 de descarregamento apoplástico é normalmente observado em sementes. Na **Figura 17 (Micrografia eletrônica de feixes vasculares de plantas com diferentes tipos de descarregamento)** é apresentada duas micrografias das células dos feixes vasculares de plantas com descarregamento simplástico (figura à esquerda) e com carregamento apoplástico (figura à direita).

No descarregamento apoplástico ocorrerá via a ação de uma proteína carregadora de sacarose, a qual ainda não foi caracterizada. No apoplasto, a molécula de sacarose descarregada pode ser metabolizada por invertases, originando hexoses no apoplasto, sendo então as hexoses absorvidas por carregadores simporteres de hexoses.

A Tabela 1 (Tabela a direita apresenta algumas espécies com descarregamento simplástico, enquanto a tabela b apresenta algumas espécies com descarregamento apoplástico) apresenta alguns exemplos de algumas espécies de plantas com diferentes tipos de descarregamento.

Uma mesma planta pode apresentar diferentes tipos de descarregamento durante o seu desenvolvimento. Em tubérculos de batata, por exemplo, nos momentos iniciais do desenvolvimento do tubérculo, o descarregamento é apoplástico. Com o término do período de divisão celular, começa a expansão celular, momento no qual formam-se então as conexões plasmodesmáticas, predominando então o descarregamento simplástico a partir dessa fase. Já em sementes, permanece sempre o descarregamento apoplástico. Muito ainda é necessário ser estudado para que possamos melhor compreender os mecanismos envolvidos. (Veja mais sobre o assunto na página web [www.plantphys.net](http://www.plantphys.net), Tópico 10.7)

## Fatores que Afetam o Fluxo no Floema

Todos os fatores que afetam a respiração e a produção de ATP, como a temperatura e oxigênio podem também afetar também o fluxo no floema. Inibidores metabólicos, que bloqueiam a respiração, podem impedir a translocação no floema de plantas que utilizam a via apoplástica.

A mudança direção do fluxo no floema pode ocorrer durante o desenvolvimento. Assim, por exemplo, ao invés de uma folha enviar a sacarose para as raízes, ela pode enviá-la para outros tipos de dreno, como por exemplo, para novas estruturas reprodutivas que estejam sendo diferenciadas, como mostrado na **Figura 18 (Mudança do fluxo do floema com o surgimento de novos órgãos dreno)**.

Um fato comum às plantas é a competição entre drenos. Muitas práticas culturais procuram manipular a competição entre os drenos e alterar a direção do fluxo do floema. As podas de frutificação, por exemplo, realizadas em espécies frutíferas de clima temperado (pessegueiro, ameixeira, cerejeira, entre outras). objetivam eliminar a competição entre o crescimento de novos ramos vegetativos, com a floração, que nessas espécies coincidem com o início da primavera. Ela é normalmente feita no outono, após o período em que já houve a acumulação de reservas no caule, e consiste na remoção de ramos vegetativos, reduzindo o número de brotações que originarão folhas e ramos na próxima primavera. Dessa forma, será menor a competição entre drenos na primavera,

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlrs@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).  
*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

sobrando mais reservas durante a floração, o que resultará em melhor vingamento de frutos e maior fertilidade dos pomares.

Outra prática cultural importante na agricultura é o desbaste de frutos. Muitas flores são fertilizadas, mas muitos frutos não se desenvolvem, visto a grande competição entre eles em estágios de desenvolvimento quando a taxa de crescimento dos mesmos é maior. Desbastar os frutos ainda pequenos pode resultar em maior produtividade, impedindo a perda de energia no desenvolvimento de frutos que não iriam se desenvolver, energia essa que passa então a ser aproveitada pelos frutos não desbastados, os quais acumulam então maior massa seca.

## **ANELAMENTO**

Outro exemplo de mudança da direção do fluxo do floema é o anelamento (Fig. 19: **Anelamento de um ramo de uma espécie de planta lenhosa pode afetar a floração e o enraizamento**).

No anelamento, rompemos o floema, o qual se encontra sempre mais externamente nos ramos lenhosos, próximos a casca. Ao rompermos o floema, interrompemos o fluxo de soluto orgânico das partes superiores de uma árvore para a parte radicular, acumulando-se maior quantidade de sacarose na parte aérea. O aumento da sacarose é um estímulo a floração em muitas espécies. Com o anelamento podemos provocar a floração de um pomar de plantas frutíferas fora da estação normal de produção, obtendo melhores preços para as frutas produzidas. Contudo o anelamento não pode ser repetido todos os anos, visto que ocorre uma debilitação do sistema radicular, o que entre outras **consequências negativas do anelamento**, pode levar a uma progressiva redução da produtividade das plantas.

Outro aproveitamento prático do **anelamento é o enraizamento** de ramos. Pelo floema também são transportadas quantidades significativas de auxinas. Com esse bloqueio, acumular-se-á auxinas, as quais induzirão o enraizamento. Nessas regiões aneladas é comum cobrir-se com um saco cheio de pó de xaxim, ou terra, de forma a proteger as novas raízes do dessecação, auxiliando no enraizamento mais rápido dos ramos anelados.

## **Mobilização e Redistribuição de Assimilados**

A distribuição diferenciada dos fotoassimilados na planta entre diferentes órgãos é denominada de **PARTIÇÃO**. A distribuição dos fotoassimilados entre diferentes rotas metabólicas dentro de uma mesma célula é denominada de **ALOCACÃO**.

O destino do carbono fixado pode ser classificado em:

### **1. Síntese de Compostos de Armazenamento:**

O **amido primário** (nos cloroplastos) é re-mobilizado à noite, resultando na formação de sacarose, que, após translocada pelo floema, dará origem ao **amido secundário** (nos tecidos drenos). Alguns tecidos são acumuladores de Frutosanais (polímeros de frutose). Algumas espécies podem acumular sacarose no vacúolo ao invés de amido no cloroplasto. Outras

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlrs@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).  
*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

podem acumular ambas formas. Um pequeno grupo de plantas podem acumular lipídeos no cloroplasto.

## 2. *Utilização Metabólica*

### 3. *Síntese de Compostos de Transporte*: exemplo clássico é a sacarose

A partição dos assimilados ou a sua alocação são reguladas por enzimas chaves que participam da síntese e degradação do amido e sacarose. As Trioses-P (gliceraldeído 3-fosfato e dihidroxiacetona-fosfato), produzidas no ciclo de Calvin, podem ser usadas tanto para a síntese de amido como de sacarose. As trioses-P que se destinam à síntese de amido permanecem no cloroplasto, enquanto que aquelas destinadas à síntese de sacarose são transportadas para fora dos cloroplastos, em direção ao citosol.

A força do dreno é uma função do **tamanho do dreno** e da sua **atividade**, como mostrado na fórmula abaixo:

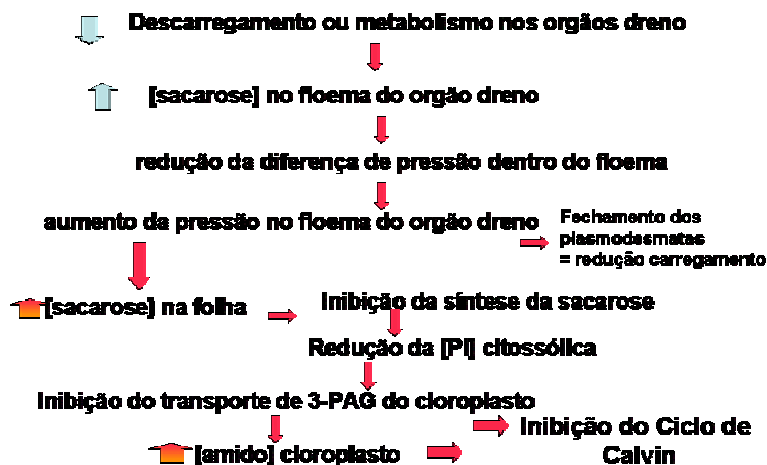
$$\text{Força do Dreno} = \text{Tamanho do Dreno} \times \text{Atividade do Dreno}$$

Normalmente, o tamanho de um órgão dreno é definido nos estágios iniciais do seu desenvolvimento. A divisão celular é concentrada nos primeiros dias de desenvolvimento de um fruto ou tubérculo, ou de uma semente. Após esse período ocorre a expansão celular, a qual é então seguida da fase de acumulação de massa seca. Se ocorrer uma restrição nutricional da planta nesse curto período de tempo, o que pode ser causada por um curto período de seca, por exemplo, a produtividade de uma planta agrícola poderá ser seriamente comprometida, visto ao dano irreversível na restrição do tamanho do dreno.

A importância da força dreno pode ser compreendida com analisando os resultados de experimentos feitos com enxertia recíproca entre plantas de batata tuberizadas e não tuberizadas (**Figura 20: Experimento de enxertia recíproca entre uma planta tuberizada e outra planta não tuberizada de batata. O aumento da força dreno (porta-enxerto da planta tuberizada) aumenta a fotossíntese do enxerto advindo da planta não tuberizada**). As plantas tuberizadas possuem maior força dreno, o que resulta na maior remoção de sacarose do floema, o que acaba impedindo a acumulação de sacarose na folha, a qual pode inibir a fotossíntese.

Na enxertia recíproca mostrada na Figura 20, pode ser observado que a presença do tubérculo (como parte do porta-enxerto), aumentou o nível de fotossíntese do enxerto advindo da planta não tuberizada. Esse mesmo efeito pode ser verificado quando removemos outras folhas fontes, ou a sombreamos, reduzindo sua fotossíntese. As folhas fontes restantes serão mais exigidas quanto a sua síntese de sacarose, e sua fotossíntese será aumentada após a remoção (ou sombreamento) daquelas folhas. A redução da fotossíntese apresentada na Figura 20, nas folhas de uma planta oriunda do tratamento de enxertia recíproca, aonde o porta-enxerto é advindo de uma planta não tuberizada e o enxerto oriundo de uma planta tuberizada, pode ser explicado por uma sequência de consequências metabólicas advindas da redução da força dreno (**Fig. 21: Esquema do mecanismo que explica a redução da fotossíntese pela redução da força dreno**) :

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlrs@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).  
*Veja ao final a bibliografia completa citada.*



A redução da força dreno resulta no acúmulo de sacarose na folha, inibindo a síntese de sacarose. A inibição da síntese de sacarose resultará na redução do fosfato dentro da célula, prejudicando a saída de trioses-fosfato do cloroplasto e a entrada de fosfato (Pi). Dentro do cloroplasto acumular-se-á trioses-P, resultando no acúmulo de 3-PGA (ácido 3-fosfoglicérico), o qual é o ativador da enzima AGPase. Por outro lado, ocorrerá a redução de fosfato dentro do cloroplasto, o qual é inibidor da AGPase. O efeito conjunto do aumento do ativador (3-PGA) e da redução do inibidor (Pi), levam a ativação da AGPase, resultando em grande acúmulo de amido no cloroplasto, o qual poderá reduzir as reações fotoquímicas e o Ciclo de Calvin.

Assim, plantas que possuem uma maior força dreno poderiam ter maior produtividade, reduzindo uma inibição potencial da fotossíntese pelo acúmulo de sacarose na folha. *Contudo muito ainda é necessário ser compreendido, e essas explicações tornam-se cada vez mais simplificações que escondem mecanismos mais complexos ainda a serem desvendados no controle dos processos de crescimento e desenvolvimento das plantas.*

## LITERATURA CITADA

LOUREIRO, M. E. **Transporte no floema e partição de fotoassimilatos**. In: Material didático de apoio à disciplina BVE 270. 2003. Disponível em <<http://www.ufv.br/DBV/PGFVG/Bve%20270/pdf/Floemac.doc>> Acesso em 13.04.2004.

KLUGE, R.A. **Transporte no floema**. Disponível em <[http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/09\\_\\_transporte\\_de\\_solutos\\_organicos/Floema.pdf](http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/09__transporte_de_solutos_organicos/Floema.pdf)> Acesso em 13.04.2004.

## BIBLIOGRAFIA BÁSICA PARA CONSULTA

ADAMS, P. **Mineral nutrition**. In: ATHERTON, J. G., RUDICH, J. (Eds.) **The tomato crop: a scientific basis for improvement**. London, Chapman and Hall, 1986. p.281-334.

AUKERMAN, M. J., AMASINO, R. M. Floral induction and florigen. *Cell*, v.93, p.491-494,

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlere@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).

*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

CHETELAT, R. T., DEVERNA, J. W., BENNET, A. B. Introgression into tomato (*Lycopersicon esculentum*) of the *L.chmielewskii* sucrose accumulator gene (*sucr*) controlling fruit sugar composition. **Theoretical and Applied Genetics**, v.91, p.327-333, 1995.

DICKINSON, C. D., ALTABELLA, T., CHRISPEELS, M. J. Slow-growth phenotype of transgenic tomato expressing apoplastic invertase. **Plant Physiology**, v.95, p.420-425, 1991.

FONDY, B.R., GEIGER, D.R. Regulation of export by integration of sink and source activity. **What's New in Plant Physiology**, v.12, n.9, p.33-36, 1981.

FROMMER, W. B., SONNEWALD, U. Molecular analysis of carbon partition in solanaceous species. **Journal of Experimental Botany**, v.6, p.587-607, 1995.

GAN, S., AMASINO, R. M. Inhibition of leaf senescence by autoregulated production of cytokinin. **Science**, v.270, p.1986-1987, 1995.

GEIGER, D.R., FONDY, B.R. Phloem loading and unloading: pathways and mechanisms. What's New in **Plant Physiology**, v.11, n.7, p.25-28, 1980.

GIFFORD, R. M., THORNE, J. H., HITZ, W. D., GIAQUINTA, R. T. Crop productivity and photoassimilate partitioning. **Science**, v.225, p.801-808, 1984.

GIFFORD, R.M., EVANS, L.T. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. **Annual Review of Plant Physiology**, v.32, p.485-509, 1981.

KIM, M., CANIO, W., KESSLER, S., SINHA, N. Developmental changes due to long-distance movement of a homeobox fusion transcript in tomato. **Science**, v.293, p.287-289, 2001.

MANN, C. Crop scientists seek a new revolution. **Science**, v.283, p.310-316, 1999.

OPARKA, K. J., SANTA CRUZ, S. The great escape: phloem transport and unloading of macromolecules. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.51, p.323-347, 2000.

PATRICK, J. W. Phloem unloading: sieve element unloading and post-sieve element transport. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.48, p.191-222, 1997.

PETERSON, A. H., LANDER, E. S., HEWITT, J. H., PETERSON, S., LINCOLN, S. E., TANKSLEY, S. D. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. **Nature**, v.335, p.721-726, 1988.

RIESMEIER, J. W., FLUGGE, U. I., SCHULZ, B., HEINEKE, D., HELDT, H. W., WILLMITZER, L., FROMMER, W. B. Antisense repression of the chloroplast triose phosphate translocator affects carbon partitioning in transgenic potato plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA**, v.90, p.6160-6164, 1993.

ROITSCH, T., EHNEB, R. Regulation of source/sink relations by cytokinins. **Plant Growth Regulation**, v.32, p.359-367, 2000.

SALISBURY, F.B., ROSS, C.W. *Plant Physiology*, 682 p., 1992.

SCHAFFER, A. A., LEVIN, I., OGUZ, I., PETREIKOV, M., CINCAREVSKY, F., YESELSON, Y., SHEN, S., GILBOA, N., BAR, M. ADP-glucose pyrophosphorylase activity and starch accumulation in immature tomato fruit: the effect of a *Lycopersicon hirsutum*-derived introgression encoding for the large subunit. **Plant Science**, v.152, p.135-144, 2000.

SCHULTZ, A. Phloem transport and differential unloading in pea seedlings after source and sink manipulations. **Planta**, v.192, p.239-248, 1994.

O texto a seguir foi extraído do original do Prof. Dr. **Marcelo Ehlers Loureiro**, Departamento de Biologia Vegetal – Universidade Federal de Viçosa (e-mail: mehlers@mail.ufv.br) e do Prof. Dr. **Lázaro E. P. Peres** – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (e-mail: lazaropp@esalq.usp.br).

*Veja ao final a bibliografia completa citada.*

SILVERSTONE, A. L., SUN, T. P. Gibberellins and the Green Revolution. **Trends in Plant Science**, v.5, p.1-2, 2000.

STURM, A., TANG, G. Q. The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning. **Trends in Plant Science**, v.4, p.401-407, 1999.

THORNE, J.H. Phloem unloading of C and assimilates in developing seeds. **Annual Review of Plant Physiology**, v.36, p.317-343, 1985.

TURGEON, R. Symplastic phloem loading and the sink-source transition in leaves: a model. In BONNEMAIN, J. L., DELROT, S., LUCAS, W. J., DAINITY, J. (Eds). **Recent advances in phloem transport and assimilate compartmentation**. Nantes, Ouest Editions. 1991. p.18-22.

Van BEL, A. J. E. Strategies of phloem loading. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.44, p.253-281, 1993.

Von SCHAEWEN, A., STITT, M., SCHMIDT, R., SONNEWALD, U., WILLMITZER, L. Expression of a yeast-derived invertase in the cell wall of tobacco and *Arabidopsis* plants leads to accumulation of carbohydrate and inhibition of photosynthesis and strongly influences growth and phenotype of tobacco plants. **EMBO Journal**, v.9, p.3033-3044, 1990.

WILLIAMS, L. E., LEMOINE, R., SAUER, N. Sugar transporters in higher plants – a diversity of roles and complex regulation. **Trends in Plant Science**, v.5, p.283-290, 2000.

ATENÇÃO: Para maiores informações verificar o texto **TRANSLOCAÇÃO ORGÂNICA**, no capítulo 10, p.221-246 encontrada na mais recente bibliografia de Fisiologia Vegetal:

TAIZ, L., ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 2004. 3ª ed.. Trad. Eliane Romanato Santarém et al. Porto Alegre: Artmed. 719p.

Também, muito pertinente a bibliografia abaixo para ampliar seus conhecimentos.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. Ed. Guanabara Koogan, S.A. 452 p. 2004.