
8. LA SABA

L. Henar Alegre i Batlle*

Els orígens de les plantes els hem de buscar en el medi aquàtic, i sempre més la vida de les plantes ha estat completament lligada al seu contingut en aigua.

El fet de passar de la vida aquàtica a la terrestre va comportar una sèrie de problemes, i la necessitat d'adquirir i retenir aigua en va ser un dels més importants. Les plantes van haver de desenvolupar arrels llargues que les fixessin al terra i absorbissin aigua i nutrients, a més de fulles protegides a fi d'evitar les pèrdues excessives d'aigua, però que alhora permetessin l'absorció de la llum i el bescanvi de gasos.

Com més grans eren les dimensions de les plantes, més separades quedaven, en l'espai, les fulles de les arrels, la qual cosa implicà un transport a distàncies llargues que permetés a la tija i a l'arrel bescanviar d'una manera eficient els productes d'absorció i assimilació.

Les plantes terrestres són sers vius complexos que, per a subsistir en un medi heterogeni, sòl/atmosfera, els és imprescindible mantenir un fluid aquós. Aquest comprèn un transport d'aigua i nutrients absorbits per les arrels des del terra fins a les fulles: transport ascendent, en contra de la gravetat. D'altra banda, presenten una circulació de substàncies assimilades, des de les fulles fins a la resta d'òrgans de la planta; transport predominantment descendent.

* Departament de Biologia Vegetal, Universitat de Barcelona. E-08028 Barcelona.

La *saba* és el fluid aquós de les plantes. Podem considerar: a) La *saba del xilema* o saba ascendent, que consisteix en el fluid aquós que transporta els nutrients (minerals en dissolució) del sòl o substrat des de l'arrel fins a les fulles; en aquest cas, també es parla de transport d'aigua i nutrients al llarg del xilema. b) La *saba del floema*, saba elaborada o saba «descendent», que consisteix en el fluid aquós que transporta principalment fotoassimilats: sucres, des de les fulles (òrgans formadors) fins a la resta d'òrgans de la planta (òrgans consumidors); també es coneix per *transport de substàncies assimilades*.

La saba del xilema es forma a partir dels processos d'absorció d'aigua i nutrients del terra. La formació de la saba del floema necessita l'aigua i els ions transportats pel xilema a més del metabolisme de la planta i principalment del procés de la fotosíntesi.

Hem de considerar un transport del fluid aquós a llargues distàncies a través d'uns conductes específics (transport mitjançant xilema i floema), a més d'un transport a curtes distàncies que es dona a través de les cèl·lules i que correspon a les vies del simplast (mitjançant el citoplasma cel·lular) o de l'apoplast (mitjançant la paret cel·lular).

8.1. ABSORCIÓ I TRANSPORT D'AIGUA I NUTRIENTS. EL XILEMA

8.1.1. *L'aigua a les plantes*

L'aigua constitueix més del 70 % del pes fresc dels teixits vegetals; valors superiors al 90 % són freqüents en els òrgans en creixement, com són les fulles, els fruits i els brots. La major part de l'aigua es troba en el citoplasma cel·lular, on constitueix entre el 90 % i el 95 % del pes total, però també es troba a les parets cel·lulars i en el lumen dels vasos conductors.

En totes les plantes és característica l'existència d'una fase líquida contínua que va des del terra o substrat-arrel-part aèria de la planta fins a les superfícies d'evaporació de les fulles, on es continua amb el vapor d'aigua de l'atmosfera formant la denominada *continuitat sòl-planta-atmosfera* (SPAC).

A les plantes, i de manera permanent, hi ha un moviment ascendent d'aigua i nutrients que pot ser originat per dues forces de naturalesa diferent. Una d'elles, la més important, seria el transport

d'aigua i nutrients donat a la *transpiració* o pèrdua de vapor d'aigua a la superfície de les fulles; l'altra, menys important en la majoria dels casos, seria la *pressió radicular*, la qual origina una exsudació d'aigua líquida a les vores i a les puntes de les fulles, denominada *gutació*.

Encara que tots dos fenòmens, transpiració i gutació, comporten una pèrdua d'aigua per les fulles, són diferents, no solament en la manera de perdre l'aigua, en l'estat líquid en el cas de la gutació i en forma de vapor d'aigua en la transpiració, sinó, a més, en la seva relació amb l'ascens de l'aigua per la tija. La gutació és conseqüència d'aquest ascens, provocat per la pressió radicular, mentre que la transpiració és la causa del transport.

D'altra banda, els dos mecanismes d'ascens de l'aigua tenen característiques en comú, com són:

1) El transport d'aigua i nutrients és en sentit ascendent, de l'àpex de l'arrel a les fulles, té lloc en forma líquida i es localitza fonamentalment en el lumen dels vasos i traqueïdes, que són la via de menor resistència al transport.

2) Aquest moviment d'aigua té lloc d'una manera passiva des del punt de vista termodinàmic, això es, des de les zones de més energia lliure a les de menys.

8.1.2. *Forces que determinen el moviment d'aigua i nutrients.* *Potencial hídric*

El moviment passiu de qualsevol substància té lloc sempre a favor d'un gradient de potencial químic. En l'estudi del moviment de l'aigua s'utilitza, per convenció, el potencial hídric (ψ), definit com la diferència entre el potencial químic de l'aigua en el sistema i un potencial químic de referència, prenent com a tal el de l'aigua pura, lliure, a la pressió atmosfèrica i a la mateixa temperatura, dividit pel volum molar de l'aigua.

El moviment d'aigua en forma líquida a la planta és un flux en massa provocat per les diferències de potencial hídric.

TRANSPIRACIÓ

D'acord amb el llibre Guinness de rècords mundials, l'arbre més alt és actualment una sequoia (*Sequoia sempervirens*) amb una

Biofluids

alçària de 113,1 m, i es considera que han pogut existir arbres com els eucaliptus amb alçàries de més de 143 m. En qualsevol dels casos, en aquests arbres tan alts s'ha de transportar aigua des de les arrels fins a la punta de la capçada, cosa que significa un transport al llarg d'una distància vertical d'aproximadament 120 m. Quin és el mecanisme d'aquest moviment?

Per als volums d'aigua que desplaça, la transpiració és el factor dominant que mou l'aigua al llarg de la planta i, per tant, el factor decisiu en l'economia hídrica dels vegetals. En la major part de les plantes cultivades, es perd, d'aquesta manera, entre 100 i 500 kg d'aigua per cada kilogram de matèria seca produïda; això implica que les plantes de creixement ràpid poden evaporar al dia unes quantes vegades el seu propi pes en aigua. Així, una fulla de girasol pot perdre l'equivalent al seu contingut d'aigua cada 20 minuts.

És obvi que la supervivència de les plantes no seria possible si les pèrdues per transpiració no fossin equilibrades immediatament per l'absorció d'aigua per les arrels.

Aquest fenomen es produeix gràcies al fet que l'evaporació de l'aigua provoca un gradient de potencial hídric en la planta que determina l'absorció d'aigua i el seu ascens per la tija; d'aquesta manera, l'absorció i la pèrdua d'aigua estan relacionades i el seu contingut en la planta es manté dintre d'uns marges relativament estrets.

En les plantes mesòfiles ben proveïdes d'aigua, les pèrdues d'aigua en les fulles durant el dia estan entre 0,5 i 2,5 $\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ en un clima càlid. Durant la nit, el valor de transpiració és molt més baix, al voltant de 0,1 $\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, i encara més petit. Valors característics per a la transpiració durant tot el dia varien entre 5 i 15 $\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{dm}^{-2}$.

Naturalesa de la transpiració: com tot procés de difusió, la del vapor d'aigua compleix les lleis de Fick i depèn del gradient de concentració de vapor d'aigua, que és la força motriu del moviment i de les resistències difusives a aquest.

ASCENS DE L'AIGUA EN LA PLANTA. TEORIA DE LA COHESIÓ-TENSIÓ

En condicions de subministrament d'aigua suficient, a mesura que l'aigua es perd per transpiració, és reemplaçada per l'aigua absorbida per les arrels. Hi ha un flux permanent d'aigua a la planta que comprèn el seu transport des del terra fins a la superfície de

l'arrel, el transport radial en aquesta fins als vasos llenyosos, el transport longitudinal per l'arrel i la tija fins a les fulles pel lumen dels vasos i les traqueïdes i, finalment, el moviment en el mesofil·le de les fulles fins al punt d'evaporació. La idea que aquest moviment de l'aigua es deu a la generació de potencials hídrics negatius en les fulles a conseqüència de l'evaporació va ser postulada per H. H. Dixon fa més de setanta anys, i avui dia és universalment acceptada (teoria de la cohesió-tensió).

D'acord amb aquesta teoria (fig. 1), l'evaporació de l'aigua a les parets del mesofil·le genera un potencial hídric negatiu (1). Això provoca el moviment de l'aigua fins als punts d'evaporació. La reducció del potencial hídric de les cèl·lules immediates als vasos provoca la sortida de l'aigua des d'aquests, amb la generació d'una

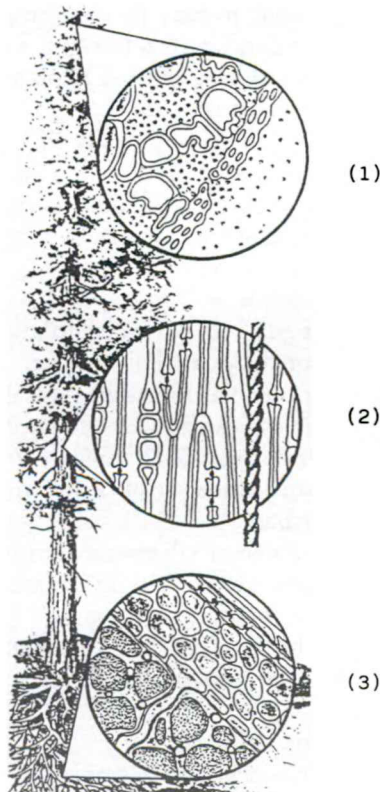


FIGURA 1. Resum de la teoria de la cohesió-tensió.

pressió negativa; l'aigua en els teixits conductors està, per tant, sotmesa a tensió. L'aigua en el xilema s'estén en una columna contínua, a causa de les forces de cohesió entre les seves molècules (2), des de les fulles fins a l'arrel. Es mou en un sentit ascendent al llarg del gradient de pressió, i genera a la vegada una pressió negativa en la base del xilema de l'arrel de magnitud suficient per a provocar el seu moviment des de l'arrel a través del còrtex (3).

L'ascens de l'aigua per la tija no és un fenomen de capil·laritat, que imposaria una resistència al moviment incompatible amb les velocitats i el flux existents a les plantes; l'acoblament d'un sistema capil·lar d'evaporació de gruix reduït (mesofil·le) a un sistema conductor de diàmetre més gran (vasos i traqueïdes) permet combinar els potencials hídrics baixos generats per aquell amb una via de transport de baixa resistència.

El moviment de l'aigua durant la transpiració no necessita l'energia metabòlica. La transpiració actua com a bomba de succió, i estira la columna d'aigua al llarg de tota la planta.

El funcionament del mecanisme de transport descrit depèn:

a) Del desenvolupament de potencials hídrics suficientment baixos a les fulles per a provocar l'ascens de l'aigua.

b) De l'estabilitat de la columna d'aigua sotmesa a una tensió.

Aspectes més importants de la teoria de la cohesió per a l'ascens de l'aigua durant la transpiració:

1) Força motriu, evaporació:

— Evaporació de l'aigua a les parets cel·lulars, atès el potencial hídric més petit del vapor d'aigua a l'atmosfera.

— Generació d'un potencial hídric negatiu en formar-se una interfase aire-aigua en els espais capil·lars de la paret.

— L'energia per a l'evaporació de l'aigua prové del Sol (intercepció de l'energia radiant i calor sensible de l'aire).

2) Cohesió en el xilema:

— La columna d'aigua en el xilema està sotmesa a una tensió, que es manté per les forces de cohesió de l'aigua i les dimensions capil·lars dels elements xilemàtics.

— Si es formen bombolles d'aire, no s'estenen a altres tràquees o traqueïdes, ateses les característiques de les puntuacions entre elles.

3) Absorció de l'aigua del terra:

— El potencial hídric negatiu és transferit, finalment, a les cèl·lules de l'arrel i al terra, i provoca el moviment de l'aigua cap a la planta.

— L'abundant ramificació del sistema radicular i els pèls radicals asseguren el contacte entre la planta i el terra.

ESTABILITAT DE L'AIGUA EN EL XILEMA

Les tensions a què es troba sotmesa l'aigua en el xilema arriben a ser considerables. La necessària per a mantenir la pressió hidrostàtica de la columna estàtica d'aigua en un arbre de 100 m d'alçada és, aproximadament, 1 MPa, a la qual cal sumar la necessària per a vèncer les resistències al moviment de l'aigua. Algunes vegades s'han mesurat tensions al xilema superior a 2 MPa.

Les forces de cohesió entre les molècules d'aigua són, però, suficientment elevades per a suportar aquestes tensions, sempre que es trobi confinada a l'interior dels tubs capil·lars.

Experimentalment s'ha demostrat que és necessària una tensió superior a 2 MPa per a poder trencar una columna d'aigua pura en un capil·lar de vidre de 500 μm de diàmetre, dimensions a les quals poques vegades s'arriba en els elements xilemàtics. Aquest valor és notablement més elevat, de fins a 25 MPa, quan l'aigua es troba en les capil·lars més fins.

Les columnes d'aigua sotmeses a tensió són inestables, ja que en aquestes condicions l'aigua presenta la tendència a passar a vapor. Aquesta situació metastable de l'aigua en forma líquida es manté a l'interior dels elements conductors, i també en els capil·lars, mentre hi ha una fase líquida homogènia, però la presència de petites bombolles de gas provoca la ràpida vaporització de l'aigua i la formació de cavitats (embòlia gasosa) que interrompen la columna líquida. Aquesta interrupció inactiva el transport de la columna d'aigua, a causa de la poca adhesió entre les molècules de vapor d'aigua.

L'embolisme és un fenomen comú quan les plantes transpiren molt intensament i, particularment, els dies que fa vent, possiblement perquè l'agitació facilita l'alliberament dels gasos dissolts en el fluid xilemàtic. Quan els elements conductors sotmesos a tensió estan deformats mecànicament, la relaxació repentina d'aquesta deformació quan es forma una fase gasosa en el seu interior produeix un so característic clarament audible amb l'ajuda d'un estetoscopi. D'aquesta manera s'han pogut establir els valors de tensió en el xilema per als quals té lloc l'embolisme; segons les espècies, oscil·len entre $-0,5$ i -3 MPa, valors del mateix ordre que les ten-

Biofluids

sions màximes mesurades en el xilema en condicions de transpiració intensa.

Durant els moments de màxima transpiració, un número gradualment creixent dels elements conductors queda, d'aquesta manera, inactiva. El transport d'aigua a la planta continua, de tota manera, per l'estructura del xilema, adaptada clarament a fi d'afrontar aquesta situació.

ANATOMIA DEL XILEMA I TRANSPORT D'AIGUA

Les dues necessitats bàsiques de les plantes, que són l'existència d'una via de transport de l'aigua, d'elevada capacitat i baixa resistència i la protecció contra la interrupció del transport provocada per l'embolisme, es troben perfectament conjugades en el xilema. Les dimensions dels elements conductors (vasos i traqueïdes) i la seva ordenació a la tija semblen respondre a un compromís entre aquestes dues necessitats, que es veuen influïdes de manera oposada per les dimensions i la disposició d'aquells.

Des del punt de vista hidràulic, com més gran és la longitud i el diàmetre dels elements conductors més petita és la seva resistència (i més gran, per tant, l'eficàcia) per al transport de l'aigua. Els vasos llenyosos de diversos metres de longitud (fins a 8 m) i fins a 500 μm de diàmetre, que es troben a les lianes i en alguns arbres, presenten des d'aquest punt de vista més avantatges; però, per contra, són molt més susceptibles de presentar embòlia gasosa, que, quan es produeix, inactiva l'element conductor afectat en tota la seva longitud. Per aquesta raó, també s'hi troben elements conductors de diàmetre més petit i molt més curts (de pocs centímetres) que, a més, constitueixen les úniques formacions diferenciades per al transport en la major part de plantes herbàcies. En el cas que els vasos conductors siguin curts i de diàmetre més petit, l'embolisme es presenta més difícilment, i la inactivació per la formació d'una bombolla d'aire queda restringida a l'element on es produeix, atès el tipus de puntuacions que presenten els vasos conductors.

MOVIMENT DE L'AIGUA I RESISTÈNCIA AL TRANSPORT

El moviment radial a l'arrel presenta una de les resistències més grans al moviment de l'aigua i és la més important a les plantes herbàcies.

El flux axial de l'aigua en la planta té lloc quasi exclusivament en el xilema. La conductivitat hidràulica del xilema és, comparativament a la dels altres teixits, molt elevada, i per tant la resistència del xilema és normalment el component més petit de la resistència total.

Les velocitats màximes que es troben per al moviment de l'aigua en el xilema estan relacionades amb el valor de la resistència. Les mesures més precises, que a més presenten l'avantatge que no són destructives, s'han realitzat amb el sistema de Huber. Consisteix a escalfar breument la saba circulant pel xilema i determinar, mitjançant un termoparell, el temps que tarda a arribar la pulsació de calor uns quants centímetres més enllà. Com calia esperar, les velocitats en els vasos conductors amplis, com és el cas del freixe, són molt més grans que en els arbres de vasos estrets, com és el cas del bedoll. Quan es mesuren les velocitats de transport al llarg del tronc, es pot observar que augmenten a primeres hores del matí en iniciar-se la transpiració, i això demostra que la transpiració estira la saba a llarg de la tija. S'han observat alguns màxims de velocitat al migdia, entre 1 i $6 \text{ m} \cdot \text{h}^{-1}$ per als vasos estrets i de 16 a $45 \text{ m} \cdot \text{h}^{-1}$ per a arbres de vasos amples. Les velocitats més petites s'observen en les coníferes.

El moviment de l'aigua des dels elements del xilema fins a la superfície d'evaporació de les fulles té lloc, fonamentalment, per les parets cel·lulars. Encara que la seva conductivitat és molt baixa, el camí recorregut és molt curt, aproximadament de $50 \mu\text{m}$, la resistència en el mesofil·le durant la transpiració és menys important que a l'arrel.

8.1.3. Regulació dels transport d'aigua a la planta

El moviment de l'aigua en la planta és el resultat d'una diferència de potencial hídric entre el terra i l'atmosfera. El flux d'aigua en la planta (J) es pot relacionar amb el valor d'aquesta diferència mitjançant l'expressió

$$J = \frac{\Psi_{\text{aire}} - \Psi_{\text{terra}}}{R}$$

on R es la resistència total al moviment de l'aigua en el sistema.

Encara que no és estrictament correcte aplicar aquesta equació al moviment de l'aigua, és si més no útil per a determinar la magnitud de les resistències que aquesta troba en el seu moviment. Al llarg del sistema de transport, hi ha un descens gradual en el valor del potencial hídric, que en una primera aproximació és proporcional a la resistència al moviment de l'aigua en cada una de les fases del sistema. Valors característics per als diversos punts del sistema són:

$$\begin{aligned}\psi_{\text{sòl}} &= -0,1 \text{ MPa} \\ \psi_{\text{arrel}} &= -1 \text{ MPa} \\ \psi_{\text{fulla}} &= -1,5 \text{ MPa} \\ \psi_{\text{atmosfera}} &= -100 \text{ MPa}\end{aligned}$$

La màxima resistència al transport es dona, per tant, en la interfase fulla-atmosfera. Els estomes localitzats a l'epidermis de les fulles tenen un paper importantíssim en la regulació de la transpiració i, per tant, en el transport mitjançant el xilema. Qualsevol modificació en el valor d'aquesta resistència, p. ex. de variacions en l'obertura dels estomes o en el gruix de la capa estacional d'aire, condueix immediatament a una variació en el transport de l'aigua. Com que les altres resistències són molt més petites, canvis relativament importants d'aquestes tenen un efecte poc acusat en el flux total de la planta, encara que alterin els valors de ψ en els diferents punts del recorregut de l'aigua. Així, si en una planta que està transpirant en règim estacionari s'augmenta de cop la resistència de l'arrel (p. ex., disminuint la seva temperatura o per anaerobiosi), es redueix immediatament el transport radial de l'aigua i, per tant, la quantitat d'aigua que porta cap a les fulles. Això provoca una reducció de ψ a les fulles, la qual cosa provoca un augment del calor del $\Delta\psi$ a través de l'arrel fins que queda restablert el flux radial d'aigua fins a un valor pròxim a l'original.

8.1.4. Pressió radicular

La corrent d'aigua provocat per la transpiració arrossega els elements minerals incorporats en el lumen dels vasos llenyosos i n'impideix l'acumulació.

Quan la transpiració és poc important o quan no n'hi ha, els ions s'acumulen en l'apoplast del cilindre central de les arrels i pro-

voquen un descens del potencial hídric. Conseqüentment, es produeix un transport d'aigua des de la solució externa, i la seva entrada deforma les parets i genera, d'aquesta manera, una pressió hidrostàtica denominada *pressió radicular*, que impulsa la solució cap a la tija pel lumen dels vasos.

En algunes plantes, la pressió radicular es manifesta pel fenomen de la gutació, amb l'alliberament de gotes en els extrems i els marges de les fulles, normalment localitzades prop de les terminacions del xilema o en els estomes modificats (hidatodes).

S'observa, principalment, a les plàntules durant la nit o a primera hora del matí, quan la transpiració és baixa.

Els valors de la pressió radicular en la majoria de les plantes varien entre 0,1 i 0,3 MPa.

8.2. TRANSPORT DE SUBSTÀNCIES ASSIMILADES. EL FLOEMA

El floema és el conducte que transporta principalment els productes resultants de la fotosíntesi (fotoassimilats) des de les fulles madures fins a les zones de creixement i emmagatzemament, incloent-hi les arrels. Així mateix, redistribueix part de la dissolució que ha arribat a les fulles mitjançant el xilema.

Sobre el transport de substàncies assimilades es poden fer tota una sèrie de preguntes, com ara: en quins teixits té lloc?, a quina velocitat?, com?, quin és el mecanisme de transport?, com es troben coordinats el sumministrament i la demanda?

El concepte de la circulació de la sang va quedar ja ben establert per W. Harvey al voltant de l'any 1660, però el mecanisme del transport de soluts en les plantes no ha quedat resolt fins fa poques dècades, si bé fa temps que s'hi està treballant. Per què és tan difícil l'estudi del transport de substàncies assimilades pel floema? En part, perquè el transport té lloc en conductes formats per files de cèl·lules microscòpiques que es col·lapsen amb facilitat quan es manipulen per ésser estudiades. En els animals, el sistema de circulació és molt més voluminós.

Més subtil, però fins i tot més important que les dimensions del sistema vascular, és el fet que els fluids en el floema es troben sota

Biofluids

una pressió molt elevada, molt més gran que en el sistema circulatori dels animals. Quan es tallen les cèl·lules del floema, s'elimina la pressió, i la secreció instantània del contingut del floema altera o destrueix l'estructura cel·lular que existia abans de tallar-ho.

8.2.1. *Transport de soluts orgànics*

L'any 1675 M. Malpighi i, posteriorment, S. Hales i altres autors realitzaven incisions anul·lars a la base d'una tija o d'una branca, suficientment profundes perquè afectessin la part més interna del floema, on es localitzen els elements cribrosos funcionals, però sense arribar a afectar el xilema, operació que rep el nom d'*anel·latge*. D'aquesta manera, van observar que la zona per sota de l'anellat quedava reduïda i van demostrar que el transport de substàncies orgàniques té lloc per l'escorça de l'arbre, mentre que el transport d'aigua i nutrients no es veu afectat en eliminar l'escorça. En els seus experiments, a més, van demostrar d'una manera clara que els assimilats (saba elaborada) són necessaris per al creixement d'aquelles parts de la planta que no poden realitzar la fotosíntesi. A partir d'estudis amb marcadors radioactius, s'ha pogut demostrar que els assimilats es mouen a distàncies relativament llargues pels elements cribrosos, els quals formen tubs cribrosos en el teixit floemàtic. La gravetat no regula el transport pel floema; el que ho controla és la posició de la font i del consumidor. Les fulles, amb la seva capacitat de realitzar el procés de la fotosíntesi, constitueixen la *font*, però un òrgan de reserva que exporta, com pot ser en alguns casos, per exemple, una arrel napiforme, també és una font. Els cotilèdons i les cèl·lules de l'endosperma de les llavors són fonts per a les plàntules que estan germinant. Qualsevol teixit que està creixent, emmagatzemant o metabolitzant pot ser un *consumidor*. Els fruits que s'estan desenvolupant, formació de tiges, arrels, tubercles, flors o fulles joves, en són exemples.

8.2.2. *Composició del fluid del floema*

La taula 1 ens presenta les característiques i la composició del contingut del fluid floemàtic tot comparant-lo amb el del xilema. A pesar de les diferències que hi poden haver entre les diferents

TAULA I

Comparació entre la composició de la saba del xilema i la del floema en el tramús (*Lupinus albus*)

	<i>Saba del xilema</i> (mg · L ⁻¹)	<i>Saba del floema</i> (mg · L ⁻¹)
sacarosa	NP	154.000
aminoàcids	700	13.000
potasi	90	1.540
sodi	60	120
magnesi	27	85
calci	17	21
ferro	1,8	9,8
manganès	0,6	1,4
zinc	0,4	5,8
coure	Tr	0,4
nitrat	10	NP
hormones vegetals	P	P

NP = No es troba present en quantitats detectables

Tr = Traces; P = Present

espècies, les xifres presentades es poden considerar representatives del fluid del floema.

De la taula es desprèn que, encara que el xilema i el floema siguin teixits especialitzats, un en el transport de la saba bruta i l'altre en el transport de la saba elaborada, hi ha suficients nutrients orgànics i inorgànics en ambdues sabses.

8.2.3. Mecanisme de transport dels assimilats. El flux en massa

El model de transport dels assimilats a través del floema va ser proposat per primera vegada per E. Münch l'any 1926 (fig. 2). És senzill, i es basa en un model real que es pot construir en el laboratori: dos osmòmetres connectats entre ells per un tub. Els osmòmetres es poden submergir en la mateixa solució, o bé en diferents que, a la vegada, poden estar connectades o no, però que tenen aproximadament el mateix potencial. El primer osmòmetre conté una solució que és més concentrada que la solució del seu voltant; el segon osmòmetre conté una solució menys concentrada

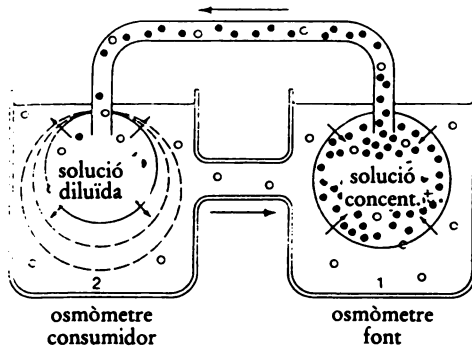


FIGURA 2. Model experimental en què es basa la teoria de transport en massa de Münch.

que la del primer osmòmetre. L'aigua entra per osmosi al primer osmòmetre i augmenta la pressió. De seguida la pressió que va augmentant en el segon osmòmetre condueix a un potencial hídric més positiu que l'existent en el medi del voltant; d'aquesta manera, l'aigua es difon cap enfora de la membrana. Això allibera la pressió en el sistema i es difon més aigua cap a l'interior del primer osmòmetre des de la solució del voltant. El resultat és un flux en massa de la solució (aigua amb soluts) a través del tub cap a l'interior del segon osmòmetre. Si les parets del segon osmòmetre són elàstiques, la pressió és alliberada fins i tot si no es treu aigua, i, si el segon osmòmetre es troba envoltat per una solució més concentrada que la de dintre, l'aigua es difondrà en el medi fins i tot sense augmentar la pressió.

En el model de Münch, el flux en massa d'aigua s'atura quan s'ha desplaçat el solut suficient des del primer fins al segon osmòmetre per a igualar els seus potencials de pressió. Münch suggereix que les plantes tenen un sistema similar, però amb avantatges. Els elements cribrosos pròxims a les cèl·lules que són font d'assimilats (generalment, les cèl·lules fotosintètiques del mesofil·le) són anàlogues al primer osmòmetre, i la concentració d'assimilats es manté alta en aquestes cèl·lules pels sucres produïts per la fotosíntesi en les cèl·lules del mesofil·le pròximes. La concentració d'assimilats al final de la font es manté baixa, ja que els assimilats són transferits a altres cèl·lules, on són metabolitzats, incorporats per al creixement o emmagatzemats, freqüentment, sota la forma de midó. El canal que connecta la font amb el consumidor

és el sistema del floema amb els tubs cribrosos; la solució del voltant és la de les parets cel·lulars i la del xilema.

El flux a través dels tubs cribrosos és passiu i té lloc com a resposta al gradient de pressió originat per la difusió d'osmosi de l'aigua cap a l'interior dels tubs cribrosos a la font del sistema i cap enfora dels tubs cribrosos al final del consumidor del sistema. Es requereix el metabolisme a fi de mantenir les cèl·lules en les condicions que permetin el flux, se n'eviti la sortida, i es recullin els assimilats que surten.

8.2.4. Anatomia del floema

Amb molta freqüència, una funció es pot arribar a comprendre si es té en compte l'estructura on té lloc.

Estructura del floema: En primer lloc, hem de considerar els *elements cribrosos*, cèl·lules vives allargades, generalment sense nucli, en els quals té lloc el transport. En les angiospermes, es troben connectats els uns amb els altres mitjançant porus (*placa cribrosa*) i formen agregats llargs de cèl·lules que reben el nom de *tubs cribrosos* (fig. 3). Una característica dels tubs cribrosos és la presència de proteïna floemàtica (P-proteïna), generalment filamentosa. En les gimnospermes i plantes vasculars inferiors, les plaques cribroses no s'observen d'una manera tan clara; en aquest cas, constitueixen àrees cribroses amb porus petits a les parets laterals i en les parets inclinades del final, que reben el nom de *cèl·lules cribroses*. Els elements cribrosos es formen a partir de cèl·lules procambials, cèl·lules que presenten les característiques citològiques típiques de cèl·lules meristemàtiques o parenquimàtiques joves; parets cel·lulars primàries pecto-cel·lulòsiques no engrossides, un nucli funcional, vacúol delimitat per tonoplast i un citoplasma ric en estructures membranoses i orgànuls amb una ciclosi cel·lular molt important. La conversió d'aquestes cèl·lules en una estructura altament especialitzada per al transport, que són els elements cribrosos, és un procés de diferenciació irreversible que implica una autofàgia selectiva del protoplasma i la formació d'estructures especialitzades en la paret.

En segon lloc, hem de considerar les *cèl·lules acompanyants* (en les angiospermes) o cèl·lules albuminoides (en les gimnospermes), molt relacionades amb els elements cribrosos. Presenten un citoplasma relativament dens i nucli. Generalment, presenten molts plasmodesmes en les parets entre els elements cribrosos i les seves

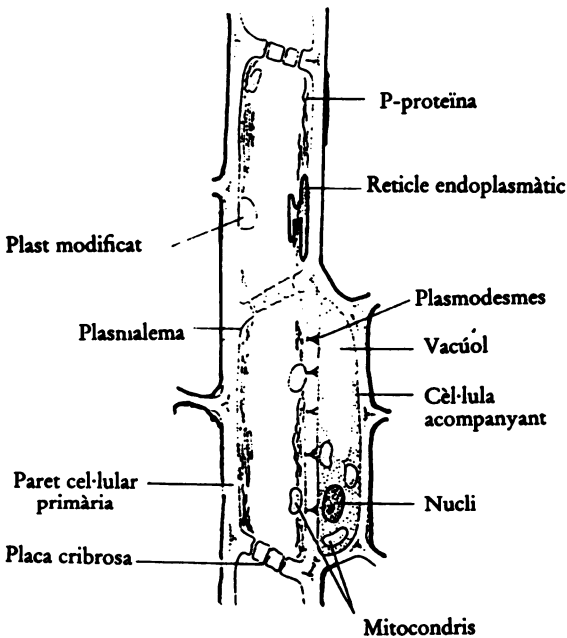


FIGURA 3. Representació esquemàtica dels tubs cribrosos.

cèl·lules acompanyants, amb els porus dels plasmodesmes generalment ramificats cap a la banda que mira a la cèl·lula acompanyant. Encara no es coneix amb precisió quin és la funció exacta de les cèl·lules acompanyants, però sempre es troben presents, viables en el floema que està funcionant i degradades en el floema senescent. Generalment, tenen el mateix potencial osmòtic (o sigui, la mateixa concentració de sucres que els elements cribrosos associats). En algunes espècies, les cèl·lules acompanyants tenen nombrosos plects a la paret, que expandeixen la superfície de la membrana i reben el nom de *cèl·lules de transferència*. Aquestes cèl·lules podrien contribuir significativament a transferir els assimilats des de les cèl·lules del mesofil·le als tubs cribrosos.

Les *cèl·lules del parènquima floemàtic* són cèl·lules de paret prima similars a les altres cèl·lules del parènquima de la resta de la planta. Les *fibres del floema* s'agrupen algunes vegades en una beina. Com en els altres teixits, tenen parets cel·lulars gruixudes que els donen resistència.

8.2.5. Velocitat del transport mitjançant el floema

Es pot expressar de dues maneres: com a *velocitat*, transport per una determinada distància lineal i per unitat de temps, o com a *taxa de transferència en massa*; fa referència a la quantitat de saba que passa a través d'una secció transversal del floema per unitat de temps. La tècnica més utilitzada per a la mesura d'ambdós paràmetres consisteix a subministrar a la fulla CO_2 marcat amb ^{11}C o ^{14}C i detectar-ne l'arribada a l'òrgan consumidor o a una determinada distància de l'aplicació. Les velocitats de transport que s'han detectat estan entre 30 i $150 \text{ cm} \cdot \text{h}^{-1}$ i es pot considerar, com a mitjana, la velocitat d' $1 \text{ m} \cdot \text{h}^{-1}$.

8.2.6. Càrrega i descàrrega del floema

S'han de considerar diferents etapes de transport implicades en el moviment de productes resultants de la fotosíntesi (fotoassimilats), des dels cloroplasts de les cèl·lules del mesofil·le, on es sintetitzen, fins als elements cribrosos del floema:

- 1) Els triosafofats que es formen durant el procés de la foto-

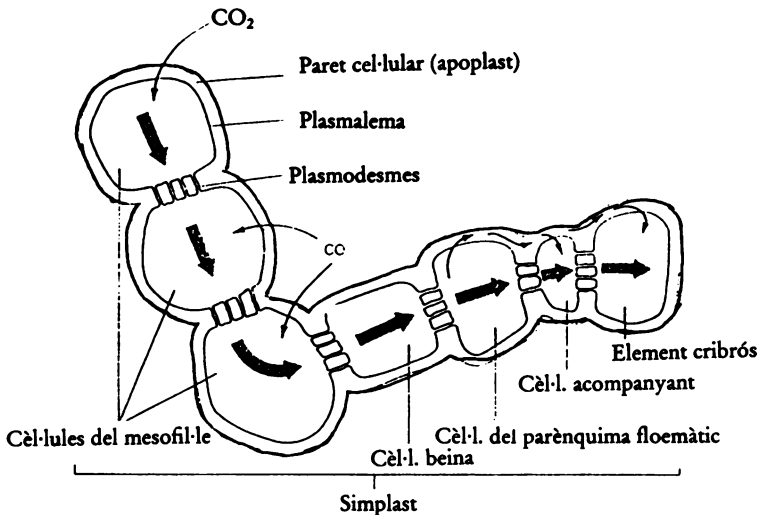


FIGURA 4. Diagrama de la via possible de la càrrega del floema: fletxes grans, transport simplàstic de sucres; fletxes més primes, transport mitjançant l'apoplast.

Biofluids

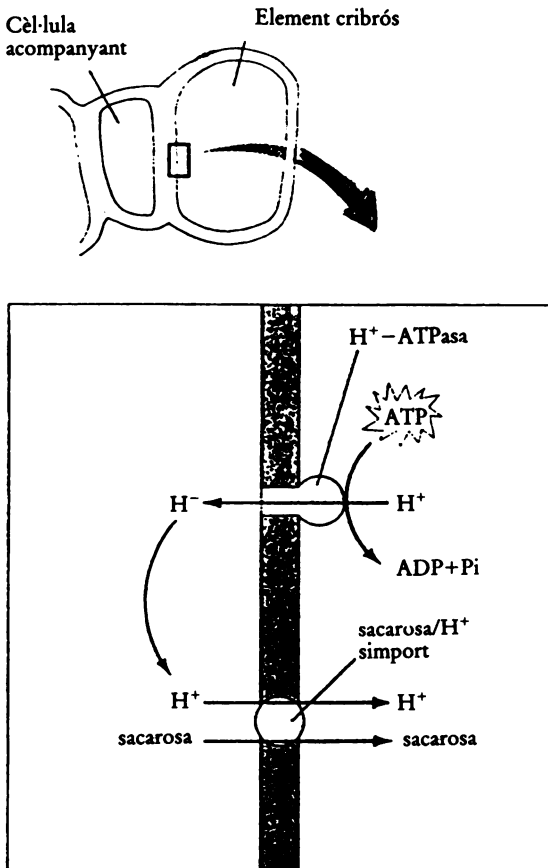


FIGURA 5. Model de cotransport per a la càrrega del floema al nivell de la cèl·lula acompanyant.

síntesi en els cloroplasts surten al citoplasma, on deriven cap a la formació de sacarosa.

2) La sacarosa, majorment per la via del simplast, és transportada d'una cèl·lula a una altra (transport a curtes distàncies).

3) En la tercera etapa, la *càrrega del floema*, la sacarosa és transportada activament a l'interior dels elements cribrosos.

Una vegada dins dels elements cribrosos, la sacarosa i els altres productes seran transportats fins a l'òrgan consumidor (transport a distàncies llargues). Els processos relacionats amb la càrrega del floema es representen en els figures 4 i 5.

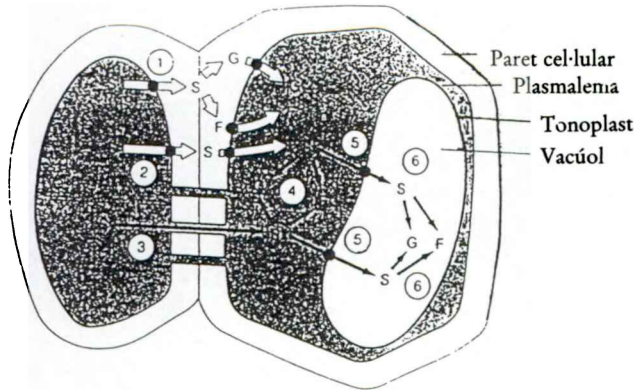


FIGURA 6. Diagrama de la via possible de descàrrega de sacarosa en el teixit consumidor: S, sacarosa; G, glucosa; F, fructosa.

La *descàrrega del floema* fa referència als mecanismes relacionats amb la sortida de la saba des dels elements cribrosos del floema als òrgans consumidors. Una vegada els assimilats han arribat a l'òrgan consumidor seran repartits per totes les cèl·lules, on seran metabolitzats i emmagatzemats. La figura 6 representa les possibles etapes de les vies de descàrrega del floema.

* * *

De tot els que hem vist fins ara es pot deduir que la saba, en el seu sentit general com a fluid aquós de les plantes —comprentent, per tant, el transport mitjançant el xilema i mitjançant el floema—, és imprescindible per a la vida de les plantes, ja que possibilita tant els processos d'aportació d'aigua i nutrients a la planta com la redistribució de substàncies assimilades i, alhora, regula tot el metabolisme de la planta en general.

BIBLIOGRAFIA

- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. 1992. *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Company. 4a edició.
- TAIZ, L; ZEIGER, E. 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc.