**FYSIOLOGIE HOOFDSTUK 5: Floëemtransport**

1. Inleiding

* Fotosynthese
  + Zorgt voor de assimilatie van organische producten
  + Probleem: translocatie van deze producten
    - = het transport vanaf plaats productie (blad) naar plaats verbruik
    - => belangrijke rol floëem
* Xyleem: waterhuishouding/watertransport
* Floëem: transport van assimilaten => ondersteunt xyleem waterhuishouding

2. De Transportweg

* Ring-experimenten
  + => Experiment 1: bast rond boom ringvormig verwijderen
  + Waarneming:
    - 1) transpiratie bleef gewoon verder gaan
      * Water met opgeloste zouten beweegt in xyleem
    - 2) bast onder ring verschrompeld, bast boven ring blijft levend
      * Reden: In floëemsap zitten N houdende elementen & hormonen => tijdelijke weefselproliferatie induceren
      * Na een tijd sterft de boom wel af
  + => Experiment 2: ontwikkeling vruchten die fotosynth capaciteit verliezen bij rijping
* De transportweg (floëem)
  + Conclusies van de 2 experimenten:
    - 1) de groei van niet fotosynthetische delen vd plant (vb wortels) is afhankelijk van **assimilaten** geproduceerd op andere plaats (exp 1)
    - 2) **floëem** vormt de transportweg tussen plaats productie & plaats verbruik
    - 3) assimilaten w getransporteerd naar vruchten zelfs **tegen Fz in** (exp 2)
  + Transport via floëem via **source-sink** principe
* Recente experimenten
  + Gebruik van radioactieve tracers => verplaatsingen van gelabelde producten nagaan
  + => Methode 1: radioactieve CO2 toedienen aan planten in gesloten container
    - Radioactieve producten w getransporteerd => transport gevolgd door radioactiviteit op te sporen (Geiger teller)
    - Fig 1: toediening radioactieve 14CO2 in suikerbiet blad (aan blad nr 14)
      * Distributie na een tijd
        + Radioactiviteit => blad 1 = jongste blad
      * Kleurintensiteit geeft intensiteit radioactiviteit weer
      * Bladeren genummerd volgens ouderdom
  + => Methode 2: autoradiografie van K2 H32 PO4
    - Autoradiografie = Energie vh isotoop w gebruikt om het te fotograferen
    - Fig 2: autoradiografie van bonenplantjes gevoed met radioactief fosfaat
      * Fosfaat toegediend aan blad met pijl => na tijd in jongste blad terecht

3. Structuur floëem

* Structuur floëemweefsel
  + **1) Zeefvaten (cellen)** 
    - = typische lange cellen met **zeefplaten** aan elk einde
      * Functie zeefplaat: cytoplasmatisch contact tssn zeefvaten
    - Maturatie zeefvat
      * => zeefvat bevat actief cytoplasma => naarmate zeefvat ontwikkel => wijzigingen:
      * Verdwijnen kernmembraan, tonoplast, ribosomen, golgi complex,…
      * Blijven van plasmamembraan, ER en mitchondria
        + => maturatie zorgt ook voor lateraal cytoplasmatisch contact met naburige cellen vb: begeleidende cellen
  + 2) Parenchymatische cellen
    - **Begeleidende cel** 
      * = normale samenstelling van celorganellen
      * = heeft cytoplasmatische connecties met zeefvat
        + Ontstaat uit idem moedercel als zeefvat & gaat tegelijk dood
        + => functionele samenhorigheid begeleidende cel & zeefvat
      * Functie: geeft metabolische ondersteuning aan zeefvat & is betrokken bij onderhouden vh suikertransport
    - **Transfercel**
      * = cellen met zeer sterk geplooide CW
      * = komen voor in kleinere nerven van kruidachtige DC
      * Functie: onduidelijk
  + Begeleidende cel & floëemcel zijn geassocieerd door plasmodesmate met aanliggende floëemcellen

4. Samenstelling vh floëemsap

* Floëemsap samenstelling bepalen
  + Moeilijk => vocht bevat veel organische bestanddelen dat niet tot sap behoren
  + 1) Doorsnijden vh floeëm
    - Gevolg: sommige proteïnen vd floëemcellen komen in exudaat => verdund
    - ≠ goed
  + 2) Via **bladluizen** 
    - = goed: Voorkomt de moeilijkheden
    - Methode
      * 1) stylet ‘als buis’ dringt tot in de zeefvaten
      * 2) Hoge druk in de cellen => inhoud via stylet & via insectenlichaam naar buiten geduwd
      * 3) samenstelling sap kan wijzigen bij verblijf in lichaam bladluis => stylet wordt afgesneden
      * 4) floëemsap blijft lopen voor dagen => verzamelen
    - Conclusie: samenstelling floëem (zie hieronder)
* Floëmsap samenstelling
  + 1) Samenstelling verschilt tussen soorten, ouderdom en fysiologische condities
  + 2) Exudaat bevat suikers => niet reducerende suikers!
    - Voornamelijk **sucrose**
    - Klein hoeveelheid andere suikers (raffinose, suikeralcoholen)
    - Verklaring: Sucrose en andere beta fructosidische binding bevattende suikers
      * = Stabiele moleculen => hoge negatieve vrije energie nodig voor hydrolyse
      * => sucrose = klein mobiel pakje energie => zou kunnen dienen als transportmolecule voor assimilaten
  + 3) Exudaat bevat proteïnen, AZ, organische zuur malaat soms & reeks ionen
    - * Concentraties vd ionen liggen hoger in vgl met xyleem
      * Afwezigheid nitraat in floëem
        + Terwijl fosfaat, sulfaat en chloor wel voorkomen
      * Opm: alle componenten vb ionen, proteïnen moeten niet noodzakelijk getransloceerd w
    - 4) Exudaat bevat plantenhormonen vb: auxines, cytokinines,…
  + 4) waterpotentiaal en pH verschillend: xyleem zuurder dan floëem (zie tabel)

5. P proteïne en callose

* **P proteïne** 
  + = eiwit dat bij verandering in druk in floëemcellen op poriën terecht komt
  + = normaal wandstandig eiwit
    - Bevinden zich wandstandig in de zeefvaten
    - Oorzaak: constante overdruk in het zeefvat => wanneer overdruk wegvalt => P proteïnen op zeefplaat opstapelen => poriën verstoppen
  + Functie: mogelijk afsluiten vh zeefvat bij verwonding door poriën te verstoppen
    - Gevolg: verlies assimilaten w tegengegaan bij verwonding
* **Callose** 
  + = β 1-3 Glucaan
  + = glucosepolymeer
  + = w afgezet op zeefplaat bij verwonding of boort de poriën af, waardoor cytoplasmatische draad loopt die 2 aaneensluitende zeefvaten verbindt
    - Ook sterk afgezet bij niet functionele oude zeefvaten
  + Functie: bescherming (pathogeen respons) vd floëemcellen bij verwonding
* **Zowel bij callose als P proteine** 
  + Worden zeefvaten afgesloten bij verwonding => integriteit vh floëem translocatiesysteem behouden (geen verlies assimilaten)

6. Mechanisme van floëemtranslocatie

* Floëemtranslocatie
  + => transport over lange afstand van de assimilaten
  + **Drukstroomprincipe (hypothese!)**
    - = passief bidirectioneel transport
    - = materiaal in oplossing w verplaatst van de source naar de sink dmv een hydrostatische drukgradiënt **(bulk flow)**
    - = transport volgens **source-sink** principe
      * = van waar gemaakt (blad,…) naar waar nodig is (vb: bloem, vruchten, jonge bladeren)
      * = Niet noodzakelijk volgens Fz
    - Translocatie
      * Translocatie in floëem is geassocieerd met de waterstroom veroorzaakt door transpiratie & de continue recirculatie van water in planten
      * 0) aan source: suikers geproduceerd
      * 1) translocatie start met opnemen suiker in zeefvat in buurt van **source** cel (=mesofylcel van een kleine nerf)
        + => suikers in floëem opladen = **floëemlading**
      * 2) Verhoogde suikerconcentratie source => waterpotentieel w negatiever => water w osmotisch aangezogen vanuit nabijgelegen xyleemvat
        + Reden: xyleem hogere waterpotentiaal en water van hoge naar lage waterpotentiaal
        + => cel zwelt => ontstaat een hogere turgor/hydrostatische druk in zeefvat gelegen aan source einde vh floëem
        + => oplossingen w naar ergens geduwd = bulk flow = P gedreven (zie 3)
      * 3) Suiker w ontladen aan het **sink** einde
        + **= floëemontlading**
      * 4) door 3) waterpotentiaal w minder negatief want meer moleculen opgelost
        + Hogere waterpotentiaal dan naburig xyleemvat
        + => water stroomt terug naar xyleem
      * 5) Zolang assimilaten w geladen aan source & ontladen aan sink => hydrostatisch drukverschil w in stand gehouden => water zal aan source deel het floëem binnendringen & uittreden aan sink deel

assimilaten w passief meegestuurd

* + - Conclusie: geen energievereiste voor transport
      * MAAR inhibitoren vh metabolisme & lage T => invloed
      * Recente experimenten: energie is vereist voor laden van suikers

7. Floëemlading & floëemontlading

* Floëemlading
  + = opname van assimilaten geproduceerd in de source cel (mesofylcel), in zeefvat
  + Weg afgelegd vd cel waar fotosynthese gebeurt tot zeefvat is kort
    - Hooguit 4tal tussenliggende cellen aanwezig met het zeefvatbegeleidend cel complex
  + **Symplastische transportweg** 
    - 1) Algemeen: Sucrose verplaatst zich door diffusie van mesofylcellen naar floëemparenchymcellen via plasmodesmata
    - 2) Symplastisch: Sucrose gaat verder **via plasmodesmata** => begeleidende cel => zeefvat
  + **Apoplastische transportweg** 
    - 1) Algemeen: Sucrose verplaatst zich door diffusie van mesofylcellen naar floëemparenchymcellen via plasmodesmata
    - 2) Apoplastisch: suikers gaan **via plasmamembraan** **(controle!)** => komen terecht in celwandruimte => zeefvatbegeleidend complex
    - Waarneming figuur links p7
      * 1) 1° transporter: ATPase pompt H+ doorheen membraan uit cel
        + => ontstaat pH gradiënt tssn cytoplasma en CWomgeving
      * 2) Apoplastisch = actief transport
        + Sucrose kan tegen de concentratiegradiënt in opgenomen w

=> via co-transport met protonen

=> pH gradiënt gebruiken om sucrose => cytoplasma

* + - * => ATP afhankelijke opname van sucrose in zeefvat via cotransport
      * => laden zeefvat via apoplastisch transpot
  + Vaststelling omtrent lading:
    - Naargelang de plantensoort => de symplasmatische verbinding tussen het zeefvat-begeleidende cel complex & aanliggende cellen in aantal variëren
    - Bij symplasmatische geïsoleerde cellen
      * => geen symplasmatische connecties => apoplastische lading enige optie
    - Indien veel symplastische verbindingen => symplastisch laden
  + **Polymeer trap model** 
    - Model omtrent symplastisch laden
    - Gegevens steunen op onderzoek bij soorten die veelvuldige plasmodesmata connecties bezitten & die oligosacchariden vervoeren
    - Model:
      * Sucrose vanuit mesofylcel of bundelschedecel diffusie via plasmosdesmata => begeleidende cel
      * In begeleidende cel w sucrose omgezet tot oligosaccharide
      * Oligosaccharide is te groot (te complex) om terug te diffunderen door plasmodesmata => zit gevangen ‘trapped’
      * Vervoer dan via massaflux doorgeen de zeefvaten
    - Gemaakte veronderstelling:
      * Plasmodesmata limiteert de doorgang van grotere moleculen
        + = eigenlijk niet waar!
      * Bewijs: uit studie over sucrose transportergen => transporterproteïne en zijn mRNA zijn instaat om door plasmodesmata te bewegen => zijn groter dan oligosacch en kunnen dit wel!
    - Conclusie: er bestaan meerdere wijzen van floëemlading
      * Soorten die symplastisch laden => ouder
      * Apoplastisch laden ontstaat bij verspreiding vd planten van tropische streken naar meer gematigde
* Floëemontlading (niet in ppt?)
  + = het verlaten vd verplaatste assimilaten naar een sink cel (vb parenchymcel wortel)
  + Aangekomen in sink gebied => assimilaten in sink cellen overbrengen vanuit het zeefvat-begeleidende cellen complex
  + **Symplastische weg** 
    - = loopt plasmodesmata
    - Flux ontstaat doordat sucrose w omgezet tot glucose en fructose => worden verbruikt => ontstaat concentratiegradiënt
  + **2 apoplastische wegen** 
    - 1) sucrose in de apoplast door eenvoudige diffusie
      * Sucrose gesplitst door het zure invertase (=CW gebonden enzyme) => glucose en fructose
      * Glucose en fructose w opgenomen door sink cellen via gefaciliteerd transport
      * Eens in sinkcel => terug sucrose gevormd & als voorraad opgeslagen in vacuole
    - 2) andere idk ?

8. Allocatie en partitie

* Distributie van assimilaten op 2 niveaus: allocatie en partitie
  + Zeggen iets over de source-sink relatie
* **Allocatie** 
  + = het metabolisch lot vh assimilaat aan de bron (source) of aan de sink
  + Bij source 3 manieren waarop assimilaten gebruikt w:
    - Bladmetabolisme, korte termijnopslag en export
  + Energievoorziening
    - Celactiviteit in blad, groeicyclus, donkerperiode doorkomen vereist energie
      * via respiratie vd assimilaten => ENvoorziening
      * opstapeling van assimilaten => ENvoorziening
        + onder vorm van zetemeel & sucrose
        + vb: gerst, suikerbiet, suikerriet => sucrose
    - koolstofbron opstapeling in blad = buffer tegen fluctuaties in ENvoorziening
  + Allocatie tussen opslag en export
    - Vaststelling: fluctuatie gedurende dagnacht cyclus
      * Betreft zetmeelfluctuaties & sucroseexport
      * Gedurende actieve fotosynthese => koolstofallocatie grootst
        + Hangt samen met verhoogde sucrose fosfaatsynthase activiteit = sleutelactiviteit bij synthese van sucrose
      * Tijdens donkerperiode => afbraak van reserve zetmeel grootst
* **Partitie** 
  + = de distributie tussen de divers sinks
  + Bij vegetatieve plant
    - alle groeiende delen zijn sinks: meristemen, ontwikkelde bladeren, bloem vrucht en zaadontwikkeling
  + Alle sinks zijn met elkaar in **competitie**
    - Praktijk: jonge vruchten wegsnoeien om de overige beter te laten groeien
    - Partitie bepaald door verschillende factoren:
      * Afstand tssn source & sink, **de sinksterkte**, ….
        + Translocatie is beter naarmate er meer directe verbinding is tssn source en sink & afstand tssn beide kort
        + Sinksterkte is bepalend voor richting van translocatie

= de capaciteit om metabolieten te accumuleren

= combo van sinkgrootte en sinkactiviteit

* + - * + Sinkgrootte = totale massa
        + Sinkactiviteit = snelheid van opname
    - Wat bepalend is voor sinkgrootte & waargenomen veranderingen is onduidelijk, wel zijn zeker factoren:
      * Snelheid van floëemlading, opnamesnelheid vd assimilaten door de sink, allocatie naar metabolisme & opslag, temperatuur en hormonen
    - Vaststellingen
      * Bij gelijke sinksterkte => sink dichtste bij source is bevoordeeld
      * Richting van translocatie houdt verband met de grootte van de hydrostatische drukgradiënt in zeefvaten
      * Turgor beïnvloedt de sinksterkte
        + Verlaging turgor door incisie => verhoogde sucroselading bij source
        + Indien dus aan sink floëemlading snel verloopt => afname van turgor in floëem => verhoogde lading aan source einde
        + => turgorgradiënt veranderingen beheerst communicatie tssn source & sink
      * Plantenhormonen hebben invloed bij bepalen transportrichting & heroriënteren naar nieuwe sinks

9. Translocatie van xenobiotische stoffen

* Xenobiotische stoffen
  + = stoffen vreemd voor een organisme
  + = alle niet eigen toxische stoffen voor bepaald lichaam
    - Vb: herbiciden, groeiregulatoren, fungiciden, insecticiden
  + Transport doorgaans via floëem
    - Probleem hierbij: de floëemlading
      * Er zijn geen specifieke carriers voor deze stoffen
    - => Transport via passieve diffusie door membraan & transport door carriers bedoeld voor andere planteigen stoffen
  + Stoffen komen vaak in vacuole terecht
    - = opslag toxische stoffen
  + Opname afhankelijk vh lipofiele karakter vd stof