

**Conceptos Generales del
Metabolismo del Carbono y del
Transporte de Sacarosa**



CAP I. CONCEPTOS GENERALES DEL METABOLISMO DEL CARBONO Y DEL TRANSPORTE DE SACAROSA.

Cristina Echevarría, Ana Belén Fera y Eduardo T. Segovia

Dpto. Biología Vegetal y Ecología (Área de Fisiología Vegetal), Facultad de Biología, Universidad de Sevilla. Avda de la Reina Mercedes nº 6. 41012. Sevilla.

LA FOTOSÍNTESIS

Los únicos organismos capaces de convertir los minerales y el CO_2 (moléculas inorgánicas de bajo contenido energético) en moléculas orgánicas de alto contenido energético son los organismos fotosintéticos. Para ello utilizan la energía de la luz en un proceso que se denomina fotosíntesis, donde la energía luminosa es transformada en energía electrónica y en energía química quedando acumulada en la biomasa sintetizada (Fig. 1). En la fotosíntesis se producen hidratos de carbono, como la sacarosa, y se desprende O_2 (Fig. 1).

Los organismos fotosintéticos engloban a las plantas, algas y bacterias fotosintéticas y son llamados autótrofos. El resto de organismos (hongos y animales) no pueden realizar

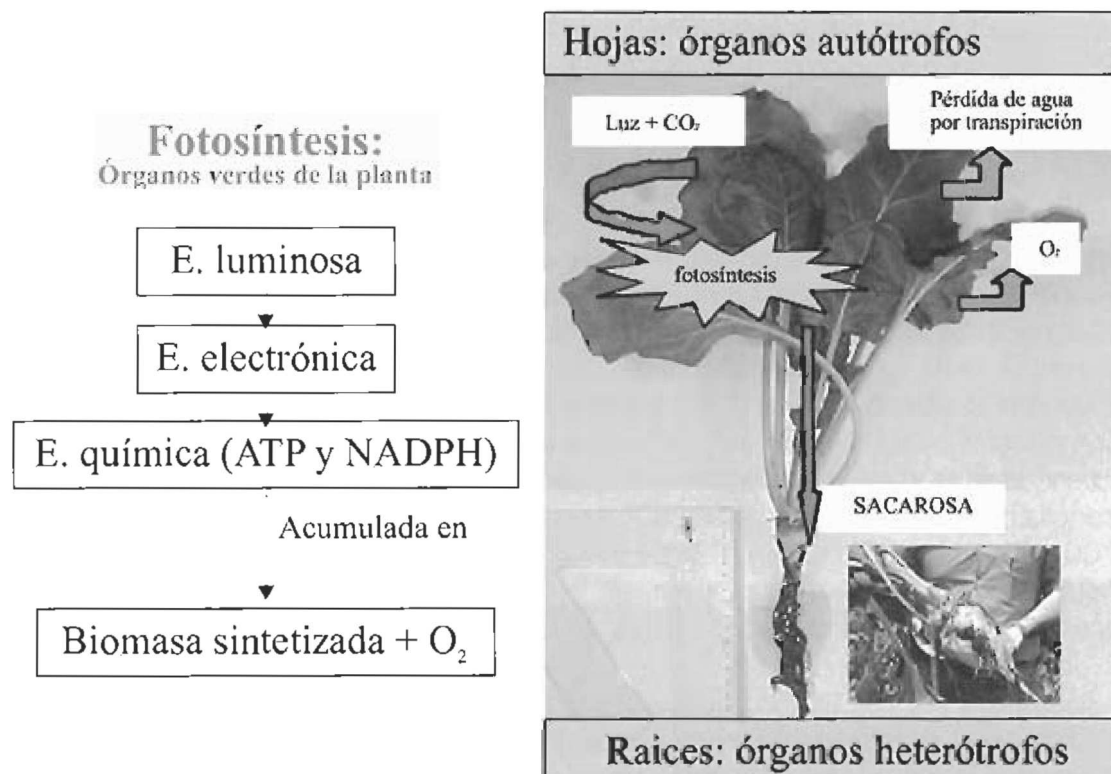


Figura 1: Representación esquemática del concepto de fotosíntesis e ilustración de dicho proceso en la planta.

Aspectos fisiológicos de la remolacha azucarera de siembra otoñal

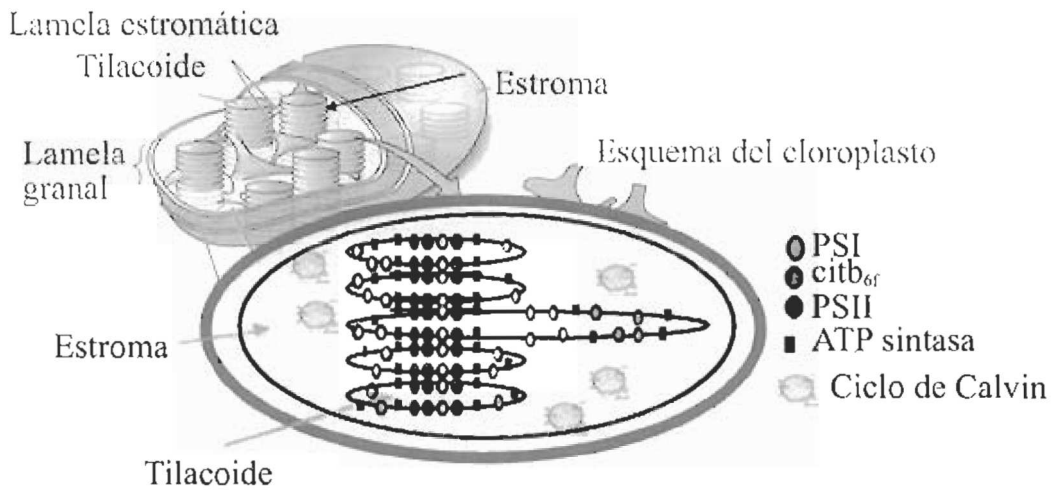


Figura 2: Estructura del cloroplasto.

la fotosíntesis, necesitan alimentarse de la materia orgánica ya sintetizada por lo que reciben el nombre de organismos heterótrofos.

Dentro de la planta podemos aplicar estos dos conceptos a los diferentes órganos y tejidos. Los órganos y tejidos autótrofos son aquellos capaces de realizar la fotosíntesis (hojas fundamentalmente) y los órganos heterótrofos (raíces, flores, frutos y semillas) son nutridos por las hojas y tejidos fotosintéticos (Fig. 1). Algunos de estos órganos heterótrofos, como algunas cubiertas de semillas o frutos, desarrollan tejido fotosintético durante estadios jóvenes, procurándose parte del alimento, aunque en general la mayor parte de la nutrición de estos órganos la soportan las hojas exportando sacarosa (Fig. 1).

La fotosíntesis se realiza en las células fotosintéticas que contienen cloroplastos (Fig. 2). Los cloroplastos están formados por dos membranas. La membrana interior está enormemente apilada recordando los acumuladores de las centrales eléctricas. Estos apilamientos de membranas se llaman grana y cada repliegue, **que constituye un compartimento estanco**, se llama tilacoide (Fig. 2). Haciendo una ampliación de un detalle de la membrana del tilacoide se aprecian una serie de complejos proteicos fijos en la membrana interconectados por moléculas móviles (no mostradas), en definitiva una serie de componentes colocados secuencialmente y que van a permitir el transporte de electrones. De todos estos componentes insertos en la membrana se destaca el fotosistema II (PSII ó P680), el fotosistema I (PSI ó P700), el citocromo b_6f , y la ATP sintasa (Fig. 2). En el estroma se encuentra la RubisCO (Ribulosa bifosfato Carboxilasa Oxigenasa), el enzima que fija el CO_2 , y toda la maquinaria necesaria para la realización del Ciclo de Calvin o ciclo asimilador de CO_2 (Fig. 2).

En el PSI y PSII se encuentran las clorofilas. Las clorofilas son moléculas capaces de captar luz. A este tipo de moléculas se les llama pigmentos. Las clorofilas absorben eficazmente luz roja (680 y 700 nm) y azul y reflejan el verde. Reciben su nombre del cloro, que es un gas de color amarillo verdoso. **Todos** los organismos fotosintéticos poseen clorofila.

La corriente electrónica útil se genera de forma sencilla. La Fig. 3 recoge este proceso. La luz incide en las clorofilas de los fotosistemas liberando un electrón. Este electrón circula de unos transportadores a otros (PQ, citocromo b_6f y PC) hasta el PSI, donde es nuevamente impulsado por la energía luminosa hasta el NADP^+ donde finalmente queda atrapado, dando lugar al **NADPH**. Las clorofilas del PSII que han perdido su electrón lo recuperan del agua en una reacción en la que se rompe la molécula de agua en sus componentes, electrones (e^-), protones (H^+) y el O_2 . Del agua se aprovechan todos sus elementos. Los **electrones** ($4e^-$ por cada dos moléculas de agua) proveen de electrones a la corriente electrónica impulsada por la luz y quedarán finalmente acumulados en la molécula de **NADPH**. El O_2 es desprendido a la atmósfera suministrando oxígeno para la respiración. Finalmente, **los protones** (H^+) se van acumulando en el tilacoide, **que es un compartimento estanco**, creándose un gradiente de protones entre el interior y el exterior. Los protones tienden a salir del tilacoide para disipar el gradiente, y lo hacen por otro complejo proteico inserto en la membrana del tilacoide llamado ATP sintasa donde se sintetiza el **ATP** (adenosin trifosfato) (Fig. 3). Si bien el **NADPH** libera la energía acumulada cediendo un electrón (energía redox) el **ATP** libera su energía hidrolizando el enlace fosfato (Energía de enlace fosfato, $\sim P$).

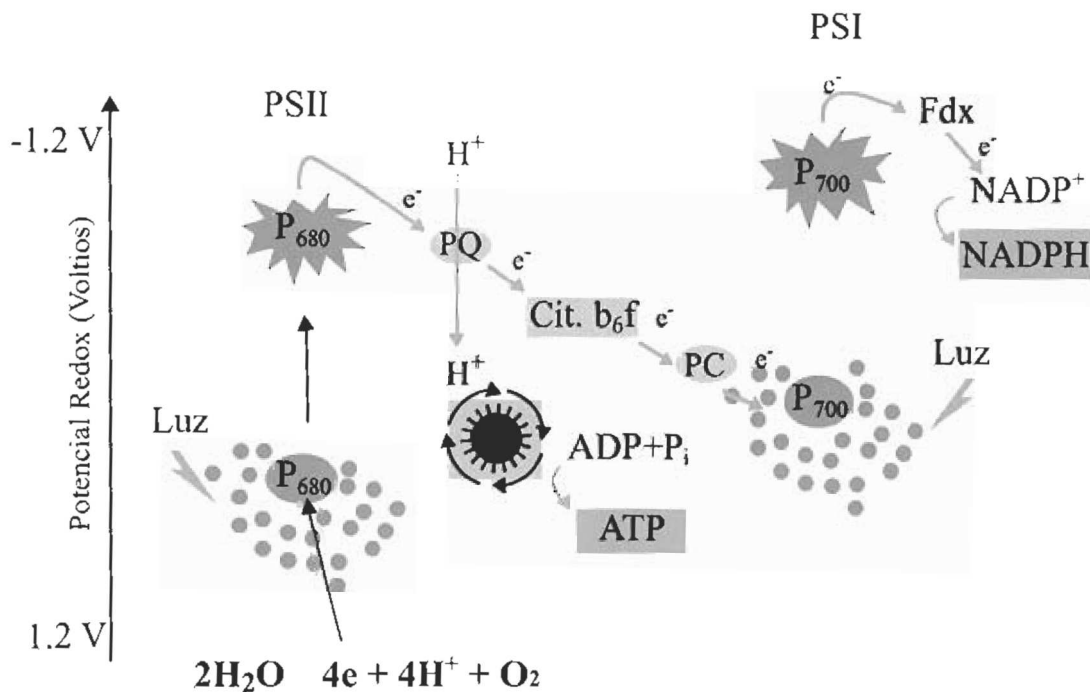


Figura 3: Esquema del transporte fotosintético de electrones. Se señala el cambio de potencial redox que experimentan las clorofilas tras la absorción de luz y los diferentes componentes de la cadena del transporte fotosintético de electrones.

Este proceso es la transformación de la energía luminosa en energía electrónica y finalmente en energía química acumulada en el **NADPH** y en el **ATP** y constituye la parte **fotoquímica** de la fotosíntesis.

Aspectos fisiológicos de la remolacha azucarera de siembra otoñal

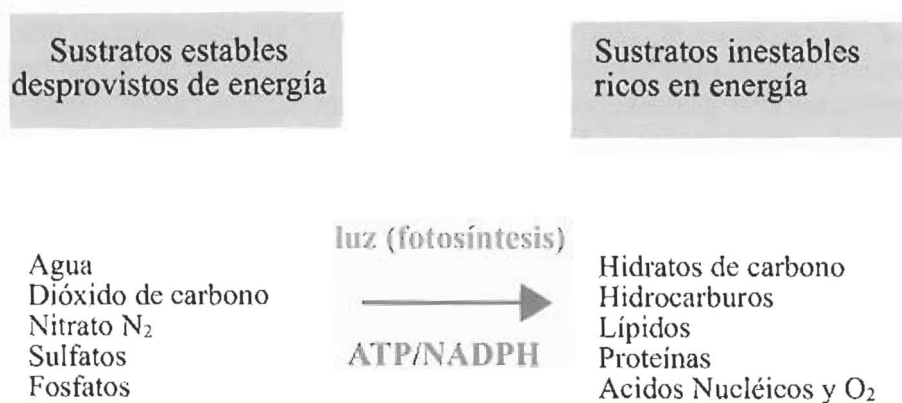


Figura 4: Principales transformaciones de moléculas inorgánicas en moléculas orgánicas utilizando la energía del NADPH y el ATP.

Los electrones acumulados en el **NADPH** reducido serán utilizados para reducir el carbono y también el nitrógeno y el azufre y para todos los procesos metabólicos de la planta. La reducción de estos sustratos inorgánicos estables pero sin energía, dará lugar a sus correspondientes moléculas orgánicas inestables y ricas en energía. El fósforo es el único elemento que no se reduce. Interviene en el metabolismo general de la planta como acumulador y transportador de la energía del ATP, pasando de fósforo inorgánico (Pi) a fósforo rico en energía (~P). La Fig. 4 recoge estas transformaciones.

Este esquema pone en evidencia que el NADPH y el ATP que hay en la célula es común y que debe haber un equilibrio en su utilización, en las diferentes rutas metabólicas para que el crecimiento de la planta sea el adecuado. Por ejemplo, un exceso de abonado nitrogenado puede alterar el balance C/N de la planta destinándose más esqueletos carbonados al crecimiento de los órganos vegetativos de la planta y menos a órganos de reserva y frutos, lo que en cultivos como el de la remolacha merma la producción.

LA REDUCCIÓN FOTOSINTÉTICA DEL CARBONO

La reducción/asimilación del carbono en la planta se da en una serie de reacciones que se recogen en la figura 5. Primero se fija el CO₂ en una reacción de carboxilación catalizada por la RubisCO produciéndose dos moléculas de 3-fosfoglicerato. Éste se reduce, utilizando el ATP y el NADPH, para producir gliceraldehido-fosfato (triosas fosfato). Parte de esas triosas fosfato se utilizan para abastecer el ciclo que es autocatalítico, y parte se destinan a la síntesis de sacarosa y almidón. Este ciclo se conoce con el nombre de ciclo de Calvin-Benson en honor a los dos investigadores que lo describieron. Ocurre en el estroma del cloroplasto (Fig. 2), y está altamente regulado y acoplado a las reacciones fotolumínicas descritas anteriormente, donde se produce el ATP y el NADPH. Con este ciclo se completa la fotosíntesis que comprende las reacciones fotolumínicas (Fig. 3) y el ciclo de Calvin-Benson (Fig. 5).

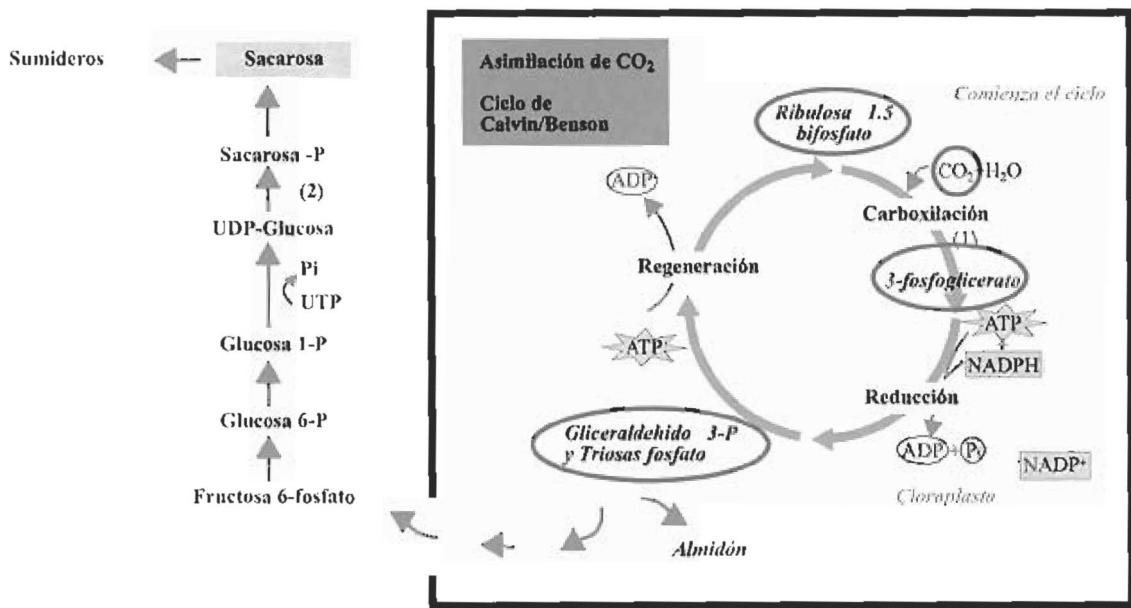


Figura 5: Etapas representativas del Ciclo de asimilación de CO₂ o ciclo de Calvin-Benson y algunos pasos de la síntesis de sacarosa. (1) Enzima Ribulosa bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCO), (2) Enzima Sacarosa fosfato sintetasa (SPS).

La síntesis de sacarosa se realiza a partir de UDP-glucosa y de Fructosa-6-P, en una reacción catalizada por la Sacarosa Fosfato Sintasa (Fig.5). Cuando las necesidades energéticas y nutricionales de la hoja están satisfechas, el exceso de sacarosa es exportado a los órganos heterótrofos procurándoles el alimento y la energía necesarios para su desarrollo. A diferencia de la glucosa y de la fructosa (azúcares reductores), la sacarosa es un azúcar no reductor, es decir, no reacciona espontáneamente con ningún compuesto, siendo la molécula ideal para ser transportada. Otros azúcares no reductores que se transportan en algunas plantas son la rafinosa, estaquiosa y verbascosa.

TRANSPORTE DE SACAROSA DE LAS FUENTES A LOS SUMIDEROS

El transporte de sacarosa desde las fuentes donde es producida (hojas y partes verdes) a los sumideros, donde se consume y/o se acumula (raíces, frutos, semillas), se realiza por el floema (Fig. 6). Por el contrario,



Figura 6: Representación esquemática de las vías de transporte en la planta.

Aspectos fisiológicos de la remolacha azucarera de siembra otoñal

el agua y las sales minerales se transportan por el xilema (Fig. 6).

El transporte de sacarosa en el floema se hace por un mecanismo que, por lo simple, los Fisiólogos Vegetales tardaron en aceptarlo. Es un transporte por **flujo en masa**. En los centros de producción de sacarosa (fuentes), la sacarosa sobrante es cargada en el floema (Fig. 7). Esto hace que baje el potencial osmótico en esa parte del floema (Fig. 7, $\Psi_s = -1,7$ MPa), y el potencial hídrico (Fig. 7, $\Psi_w = -1,1$ MPa), produciéndose una entrada de agua que hace que aumente el potencial de presión (Fig. 7, $\Psi_p = 0,6$ MPa). A nivel de los sumideros ocurre el proceso contrario, la sacarosa sale del floema para ser consumida o acumulada en la raíz, produciéndose un aumento del potencial osmótico (Fig. 7, $\Psi_s = -0,7$ MPa) que conlleva una salida de agua en esa parte del floema y una bajada del potencial de presión (Fig. 7, $\Psi_p = 0,3$ MPa). En consecuencia se establece una diferencia de presión hidrostática entre la fuente, con 0,6 MPa, y el sumidero con 0,3 MPa, que tiende a disiparse produciéndose un flujo de agua. Este flujo de agua arrastra a las sustancias en solución como la sacarosa, e incluso a partículas en suspensión transportándolas a lo largo del floema (Fig. 7).

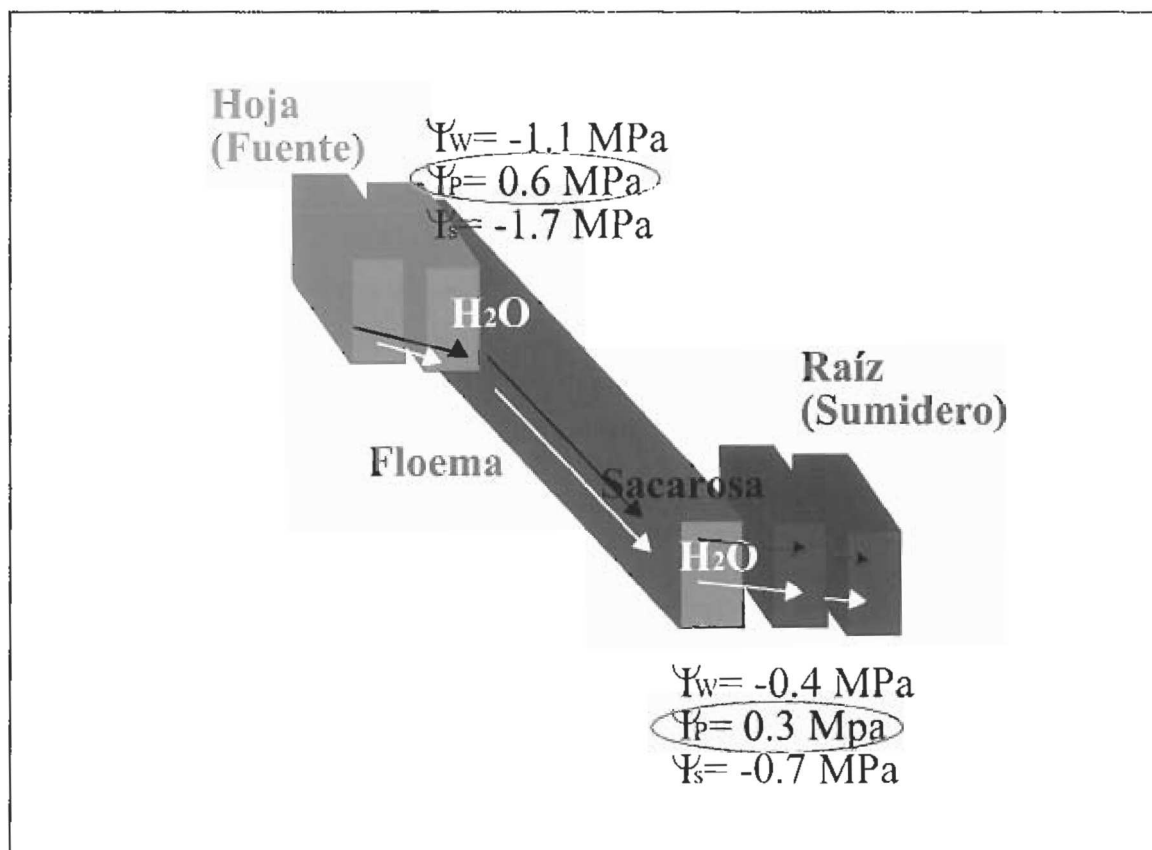


Figura 7: Mecanismo de transporte de sacarosa por flujo en masa.

PARTICIÓN DEL CARBONO

La pregunta que nos podríamos hacer sería ¿cómo se decide, en un momento dado, a qué sumidero va la sacarosa?, o ¿cuanta sacarosa se destina a cada uno de los sumideros: flores, frutos, raíces e incluso hojas nuevas?. Para responder a esta pregunta sabemos que el flujo de sacarosa será mayor cuanto mayor sea la diferencia de presión hidrostática entre dos puntos (fuente-sumidero). Esta diferencia viene determinada por la fuerza del sumidero, siendo ésta igual a la talla del sumidero por su actividad (Fig. 8). La distribución de la materia seca, fundamentalmente fotoasimilados, entre los diferentes sumideros se denomina **partición**, y es un parámetro de gran importancia en la determinación de la productividad de las especies cultivadas (Gifford, et al., 1984). De hecho, la mayor productividad de los cultivares más modernos se debe a un aumento en la proporción de fotoasimilados acumulados en las partes aprovechables, más que a un aumento en la fotosíntesis total de la planta, y esto se consigue mediante un proceso de selección y mejora.

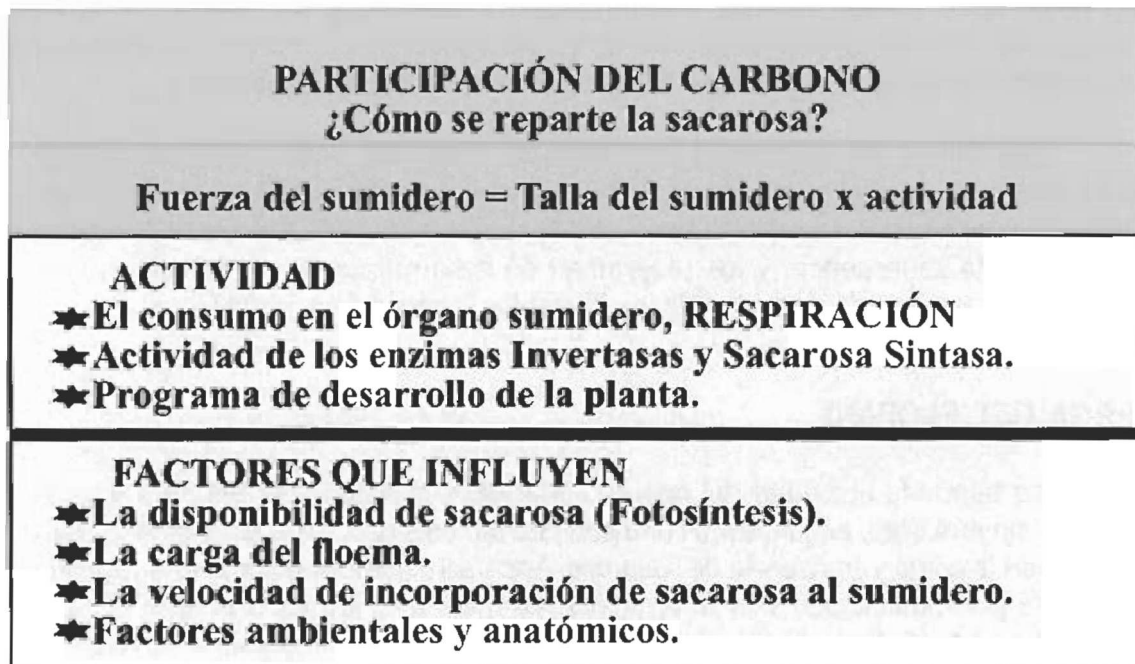


Figura 8: Esquema que destaca algunos conceptos implicados en la partición del carbono, como la fuerza del sumidero, la actividad, y los factores que influyen en la actividad.

La actividad del sumidero viene determinada por el consumo de sacarosa en el órgano sumidero, que a su vez viene determinado, en primera instancia, por la actividad de los enzimas que degradan la sacarosa: las invertasas y la sacarosa sintasa. Ambos parámetros de actividad vienen definidos por el programa de desarrollo del órgano y de la planta, tal como veremos en capítulos posteriores, y por las condiciones ambientales (Fig. 8). Por ejemplo, el comienzo del desarrollo del programa de floración supone un reajuste total de la partición del carbono (sacarosa), destinándose menos a la raíz y más al desarrollo del tallo floral.

Aspectos fisiológicos de la remolacha azucarera de siembra otoñal

En *Beta vulgaris* y guisante se ha visto que la reducción considerable de las fuentes (eliminación drástica del número de hojas) no reduce el aporte de sacarosa a corto plazo (8 h), sin embargo las raíces empiezan a recibir menos sacarosa que las hojas jóvenes (Fondy and Geiger, 1977); este experimento sugiere que las hojas jóvenes en estas plantas son potentes sumideros.

El estrés hídrico o las altas temperaturas promueven el cierre estomático (poros de la planta por los que penetra el CO₂ para la fotosíntesis y por los que se pierde el agua por transpiración) reduciéndose o incluso anulándose la fotosíntesis, lo que hace que la planta tenga que utilizar sus reservas de carbono esto, en cultivos como el de la remolacha azucarera, puede representar importantes pérdidas en la producción.

El efecto del estrés hídrico puede modificar también el gradiente de presión ya que la falta de agua puede bajar la presión en el floema. En estas condiciones se destinaría más sacarosa a la raíz (Schulz, 1994). Además, la turgencia de las células puede tener un efecto en el transporte a través de la membrana modificando la actividad de las ATPasas (Wyse et al., 1986). También influyen factores anatómicos, por ejemplo, el tamaño final del fruto del manzano está directamente relacionado con el número de células del fruto, factor que se determina durante las primeras fases de su ontogenia.

Por último, las hormonas vegetales, así como los niveles de carbohidratos (sacarosa) o sus metabolitos pueden modificar la relación entre fuente y sumidero (Koch, 1996), en concreto las hormonas tienen un papel relevante controlando el desarrollo de los órganos, la senescencia y los programas de desarrollo que, en definitiva, van a establecer el tamaño y la actividad de los diferentes órganos de la planta.

CARGA DEL FLOEMA

La talla y la actividad del órgano sumidero son determinantes para importar sacarosa, sin embargo, encontramos una serie de factores que también juegan un papel relevante en la carga y transporte de sacarosa, éstos son: i) la disponibilidad de sacarosa (producida por fotosíntesis) y ii) la velocidad de incorporación en el floema. En *Beta vulgaris*, en la hoja, la sacarosa se vierte al exterior de la célula (espacio apoplástico) (Taiz and Zeiger, 2000), y se incorpora al floema mediante un transporte activo que depende de la disponibilidad de ATP.

Durante los meses de diciembre-enero, la remolacha otoñal crece poco. Su fotosíntesis y crecimiento están ralentizados debido a los fotoperiodos cortos y a las bajas temperaturas. La llegada de la primavera, con aumento del fotoperiodo y aumento de temperaturas, posibilita el periodo de máximo crecimiento y también de máxima exportación de sacarosa a la raíz (Gordo, 2003).

DESCARGA DEL FLOEMA

La sacarosa transportada por el floema se descarga en los sumideros a través de los plasmodesmos por la vía simplástica (vía de conexión de las células que comunica los citoplasmas). Sin embargo en las raíces acumuladoras de *Beta vulgaris* y en las hojas nuevas de maíz parece ser que la sacarosa al llegar al sumidero saldría al exterior de las células del floema a los espacios intercelulares ocupados por la pared celular (apoplasto) y se incorporaría al sumidero desde el apoplasto, en un proceso en el que la sacarosa sería invertida por la invertasa ácida de pared, y atravesaría la membrana plasmática en forma de fructosa y glucosa (Taiz and Zeiger, 2000). Una vez en la célula, la glucosa y la fructosa pueden ser consumidas o convertidas en sacarosa y acumuladas en la vacuola.

DEGRADACIÓN DE SACAROSA

El primer paso para la degradación de la sacarosa lo catalizan los enzimas invertasas (ácidas y neutras) y la sacarosa sintasa. En la figura 9 se muestran las reacciones catalizadas por estas enzimas que rompen la sacarosa en fructosa y glucosa o UDP-glucosa, los precursores de todas las rutas metabólicas y energéticas que se desarrollen en el órgano sumidero (Fig. 9). Finalmente, la sacarosa acumulada en la raíz será igual a la sacarosa que llega de las hojas menos la sacarosa consumida.

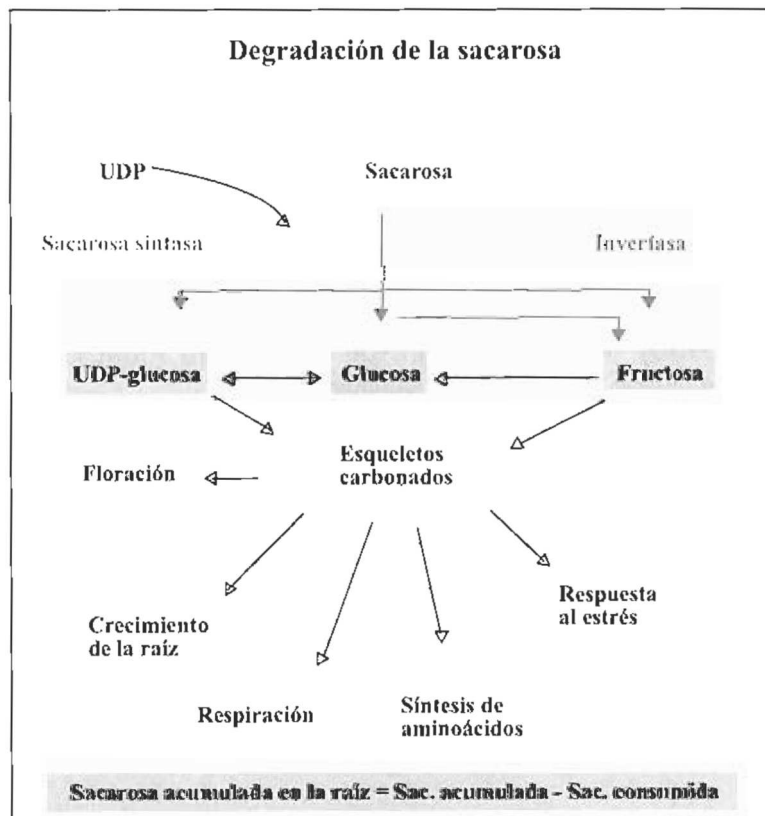


Figura 9: Degradación de la sacarosa por los enzimas Invertasa y Sacarosa sintasa y algunas de las vías de utilización de los esqueletos carbonados.

Aspectos fisiológicos de la remolacha azucarera de siembra otoñal

Esta breve descripción de algunos aspectos de la fotosíntesis, del metabolismo del carbono y del transporte de sacarosa nos pone en antecedente de la perfección y del equilibrio establecidos en una planta para lograr sobrevivir y perpetuarse y nos muestra el largo camino recorrido en lo que concierne a la domesticación de las especies vegetales para su mejor rendimiento en agricultura, a través de los programas de selección o, más recientemente, con la transformación genética de especies vegetales. En este sentido cabe destacar la progresión de la *Beta vulgaris* que pasa de ser una hierba de la que se utilizaban sus hojas para comida de animales con una raíz acumuladora capaz de acumular un 7-8 % de sacarosa, a doblar la capacidad de acumulación de sacarosa, con variedades, cosechas y condiciones en las que se alcanza hasta un 20 % de sacarosa en la raíz y cuyo cultivo representa un tercio de la producción mundial de azúcar.

BIBLIOGRAFÍA

Koch KE (1996). Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol* 47: 509-540.

Fondy BR, and Geiger DR (1977). Sugar selectivity and other characteristics of phloem loading in *Beta vulgaris* L. *Plant Physiol* 59: 953-960.

Gifford RM, Thorne JH, Hitz WD, Giaquinta RT. (1984). Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science* 225: 801, 808.

Gordo LF (2003). La calidad tecnológica de la remolacha azucarera. AIMCRA, Ed. Artes gráficas. Valladolid.

Schulz A (1994). Phloem transport and differential unloading in pea seedlings after source and sink manipulations. *Planta* 192: 239-248.

Taiz and Zeiger (2000). Translocation in the Phloem. In *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, Massachusetts.

Wyse RE, Zamski E, Tomos AD (1986). Turgor regulation of sucrose transport in sugar beet taproot tissue. *Plant Physiol* 81: 478-481.