

PARED CELULAR*

*Apunte realizado por la cátedra de Botánica, Facultad de Ciencias Agrarias. UNCuyo 2013.

La pared celular es la envoltura que rodea totalmente el protoplasto de las células vegetales. Su presencia distingue las células vegetales de las animales y es la base de muchas de las características de los vegetales como organismos.

La pared es rígida y mantiene la forma y tamaño de la célula. Previene la rotura de la membrana plasmática cuando aumenta el volumen provocado por la entrada de agua en la vacuola. Muchos tipos de células se identifican por la estructura de sus paredes, reflejando una estrecha relación con la función de la célula; por ejemplo, células cuya función es el sostén mecánico de la planta presentan paredes engrosadas o, en los tejidos externos, las paredes dan protección contra la abrasión del viento, la luz ultravioleta y la desecación. Estas características superficiales de la pared, determinan la textura del tejido.

La pared celular se consideraba como un mero producto inactivo y externo del protoplasto.

En la actualidad se reconoce que la pared celular cumple funciones específicas que son esenciales no sólo para la existencia de la célula y el tejido en que se encuentra sino también para toda la planta. La pared celular contiene una variedad de enzimas y juega un rol importante en la **absorción, transporte y secreción de sustancias**. Pueden servir, al igual que las vacuolas, como lugares para la actividad lisosómica o digestiva. La pared celular actúa activamente en la defensa contra bacterias y hongos patógenos: procesando la información desde la superficie del patógeno y, transmitiéndola a la membrana plasmática, puede provocar cambios en sus propiedades: la planta puede adquirir resistencia al ataque a través de la producción de fitoalexinas¹ o a través de la síntesis y depósito de sustancias, como la lignina, que actúan de barrera contra el invasor. Ciertos polisacáridos de la pared (oligosacarinas) pueden funcionar como moléculas de señal, regulando el crecimiento y el desarrollo de la planta.

Composición química

La pared celular está formada, principalmente, por polisacáridos clasificados como **celulosa** y componentes de la matriz. Las **hemicelulosas** y los componentes **pécticos** son los polisacáridos dominantes en la matriz. **Proteínas, lignina, cutina, suberina y ceras** son componentes estructurales menores. El esqueleto de celulosa está interpenetrado por la matriz no celulósica.

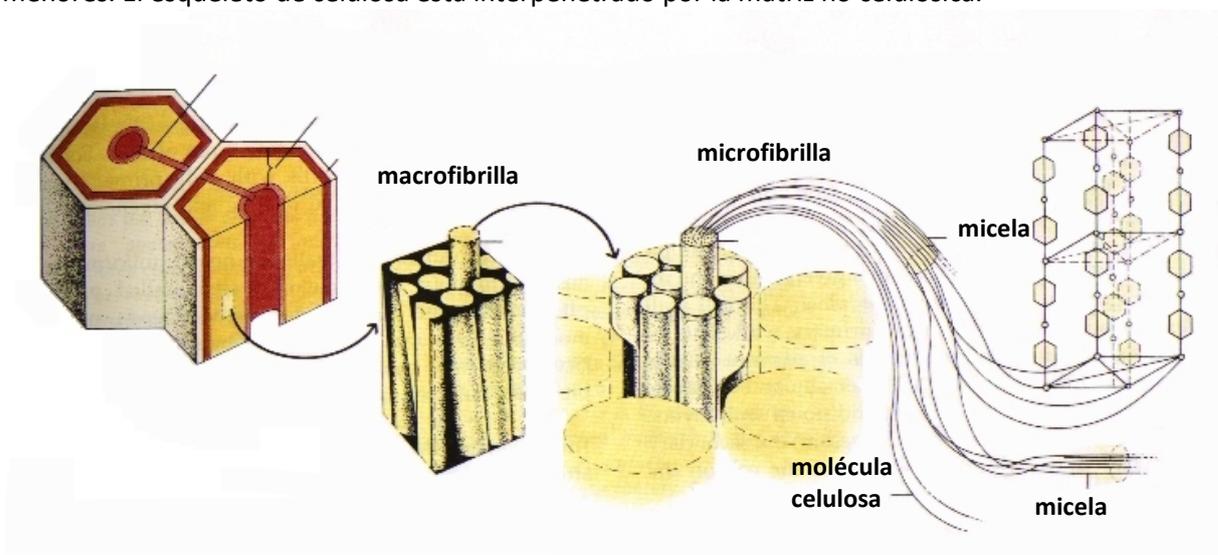


Fig. 1- Estructura detallada de la pared celular

¹ Fitoalexinas: antibióticos tóxicos para el patógeno.

El componente principal de la pared celular, que determina su arquitectura, es la **celulosa** (fig.1). Este polisacárido es un polímero no ramificado de moléculas de glucosa (1-4 β -D-glucano). Estas largas y finas cadenas de glucosa se unen entre sí, mediante enlaces de hidrógeno, constituyendo las microfibrillas de 10 a 25 nm de diámetro. Las microfibrillas se retuercen todas juntas para formar finas hebras que se enrollan unas alrededor de otras como los hilos conductores de un cable. Cada "cable" o macrofibrilla mide cerca de 0,5 μ de diámetro y puede alcanzar 4 μ de largo. Las moléculas de celulosa consiguen, de este modo, ser tan fuertes como un hilo de acero de igual diámetro. Las microfibrillas le confieren fuerza mecánica a la pared y son resistentes a la degradación química y biológica. Constituyen el 20-30% del peso seco de una pared primaria normal y el 40-60% del de la pared secundaria de las células de sostén.

La celulosa tiene propiedades semicristalinas debido al ordenamiento particular de las moléculas en ciertas porciones de la microfibrilla, por ejemplo se ven brillantes con luz polarizada. Estas regiones denominadas micelas debido al ordenamiento particular de las moléculas de celulosa, son las que le confieren la propiedad cristalina ya que poseen una asociación muy precisa, con una estructura muy deshidratada.

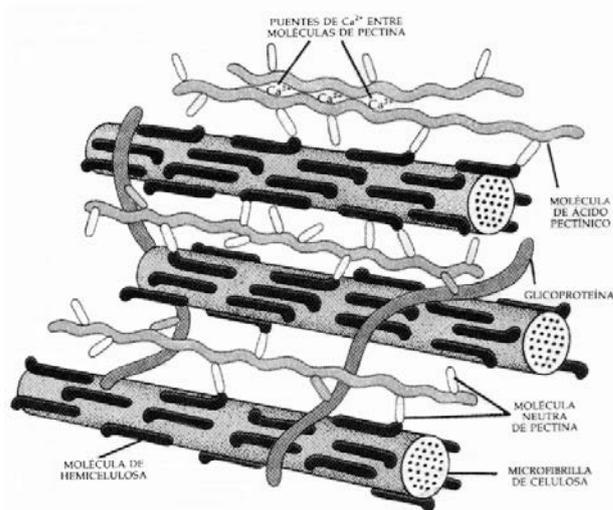


Fig. 2- Interconexión entre la celulosa y los componentes de la matriz

Las **hemicelulosas** son un componente importante de la matriz que integra la pared celular, derivados de **glucanos** no cristalinos con cadenas cortas laterales de xilosa, galactosa y fucosa. Están unidas a la superficie de las microfibrillas mediante puentes de hidrógeno y algunas de ellas están entrelazadas con moléculas de ácido pectínico mediante moléculas neutras de pectina (fig. 2). Aparentemente limitan la extensibilidad de la pared celular, trabando las microfibrillas y probablemente juegan un rol significativo en la regulación del alargamiento celular. Predominan los **xiloglucanos** en las dicotiledóneas (paredes primarias) y la mitad de las monocotiledóneas; **xilanos** en las paredes celulares secundarias de las Angiospermas y **glucomananos** en Gimnospermas.

Los compuestos pectícos o **pectinas** son polisacáridos no celulósicos muy variables químicamente, bien conocidos por su posibilidad de formar geles. Caracterizan los estratos de pared celular que se forman primero, especialmente la sustancia intercelular que cementa dos células contiguas. Las pectinas son sustancias muy hidrofílicas; el agua que introducen le confiere a la pared la plasticidad necesaria para su expansión. Las paredes celulares de las células meristemáticas tienen un bajo contenido de calcio que aumenta a medida que las células se alargan y diferencian, y cuando se acaba el alargamiento celular se producen extensos enlaces cruzados de Calcio en la pectinas, lo cual evita posteriores dilaciones. La porosidad de la pared está determinada por la organización de las pectinas, los poros oscilan entre 4-6,8 nanómetros y permiten el paso de azúcares, aminoácidos y hormonas, moléculas mayores no pueden traspasar la pared (límite para patógenos y virus). Las

pectinas son características en las paredes primarias de las dicotiledóneas (30-50% del peso seco) y en menor medida en las monocotiledóneas (2-3% del peso seco). Los principales constituyentes son el ácido **poligalacturónico** y **ramnogalacturomano**.

Los subproductos de la degradación de hemicelulosas y pectinas pueden intervenir como moléculas señalizadoras (Ejemplo los subproductos del xiloglucano ejercen en el crecimiento celular un efecto antiauxina similar al que produce la hormona).

Más del 10 % de la pared celular de las plantas superiores está constituida por **proteínas**. La pared contiene **glicoproteínas** (principalmente ricas en prolina e hidroxiprolina y en glicina) proteoglicanos. Aparentemente, las glicoproteínas están unidas a moléculas de pectina. Son consideradas proteínas estructurales. Sin embargo, su función todavía no está bien comprendida. Participan en la síntesis, transferencia e hidrólisis de macromoléculas y en la modificación de metabolitos extracelulares. Pueden ser útiles en la incorporación de nutrientes provenientes del suelo o en la prevención de infecciones. Además de las proteínas estructurales, la pared contiene enzimas. Las más conocidas son las extensinas (intervienen en el desarrollo celular). En las paredes celulares también hay numerosas enzimas (peroxidasas, catalasas, fosfatasas, invertasas, celulasas, pectinasas, quitinasas, etc) , algunas involucradas en los mecanismos defensivos de las plantas.

Las **oligosacarinas** son pequeñas moléculas de polisacáridos cuya actividad está regulada por fitohormonas. Son biológicamente activas, probablemente actúan a través de un receptor en el plasmalema. Cada oligosacarina libera un mensaje regulador de una función específica relacionada con aspectos del crecimiento, desarrollo y mecanismos de defensa de la planta.

Otro componente importante de la pared de muchos tipos de célula es la **lignina** que, luego de la celulosa, es el polímero más abundante entre los vegetales. Es un compuesto fenólico (polimerización de monolignoles p-cumaril-alcohol, coniferil-alcohol y sinapil-alcohol). Da rigidez y resistencia a la compresión a las paredes celulares y resistencia a la degradación química y es un material hidrófobo que sustituye el agua e impermeabiliza la pared. Por ejemplo en los tejidos conductores del xilema limita la difusión lateral del agua y facilita el transporte longitudinal. También se considera que tiene propiedades antimicrobianas. Constituye entre el 15 y 35 % del peso seco en los tejidos de soporte.

La **cutina**, la **suberina** y las **ceras** son sustancias grasas que se encuentran en las paredes de las células de los tejidos externos de protección de la planta. Por ejemplo, la cutina se encuentra en las paredes de la epidermis (tejido de protección primario) y la suberina en el suber (parte del tejido de protección secundario). Ambas sustancias se combinan con las ceras y permiten reducir la pérdida de agua de la planta.

La **calosa** es un polisacárido presente en algunas paredes primarias, por ejemplo en células del floema, en algunos estadios de la formación del grano de polen o del tubo polínico. También se asocia con daño, estrés físico o infección.

El **agua** es un componente universal de la pared, indispensable en numerosos procesos. Forma enlaces de hidrógeno entre componentes de la pared e influye en la formación de polímeros y agregados de polímeros. También actúa como solvente de muchos iones y pequeñas moléculas.

Capas de la pared celular

El grosor de las paredes celulares varía, en parte, según la función que cumple la célula y, en parte, según la edad de la célula individual. Estudios sobre el crecimiento de la pared, asociados con el uso del ME de luz polarizada y rayos X, indican que en todas las paredes celulares hay dos capas: la laminilla media y la pared primaria. Posteriormente, muchas células forman una capa más interna: la pared secundaria. Cada célula deposita su pared en forma centrípeta, de modo que la primer capa que se deposita, la más vieja, es la más externa y la pared interior, la más cercana al protoplasto, es la más joven.

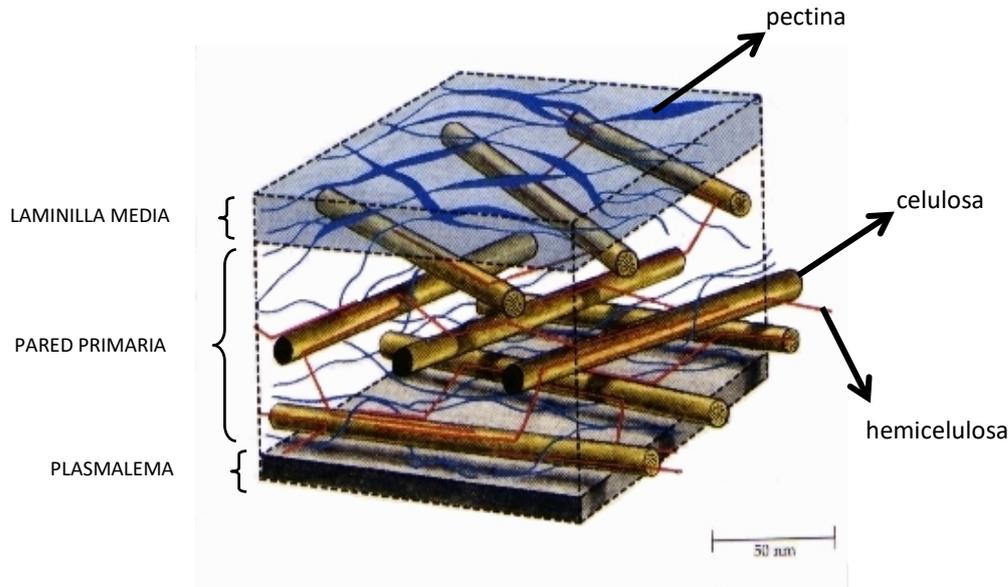


Fig. 3- Composición química de pared primaria y laminilla media

La **laminilla media** (lámina media, sustancia intermedia o sustancia intercelular) se encuentra entre las paredes primarias de células adyacentes (fig. 3). Es delgada, amorfa, coloidal, muy hidrofílica. Está compuesta principalmente por sustancias pécticas (pectatos de Ca y Mg). Es difícil distinguirla de la pared primaria, sobre todo en las células que han desarrollado pared secundaria.

Cuando la pared celular se cutiniza, o se lignifica, el proceso comienza en la laminilla media, se extiende luego a la pared primaria y, en el caso de la lignificación, finalmente a la pared secundaria.

Se denomina **pared primaria** (fig. 3) a la capa celulósica depositada mientras la célula crece y aumenta en superficie. Es delgada, plástica y extensible para permitir el crecimiento, muy hidratada (el 80 % del peso fresco es agua) y atravesada por numerosos plasmodesmos. Está formada por celulosa (20 - 30%), hemicelulosas (15 - 25%), pectinas (30%) y proteínas (5 - 10%). El componente péctico dota a la pared de propiedades plásticas lo que permite que las paredes primarias puedan ser sometidas a un estiramiento continuo durante la elongación de raíz, tallo u hojas.

Las células meristemáticas y la mayoría de las células adultas implicadas en procesos metabólicos, tales como la fotosíntesis, la respiración y la secreción, contienen sólo paredes primarias. Estas células adultas con paredes primarias y protoplastos vivos son capaces de perder su forma celular especializada (desdiferenciación), dividirse y diferenciarse en nuevos tipos celulares. Por esta razón son principalmente las células con sólo paredes primarias las que están implicadas en los procesos de cicatrización y regeneración de la planta.

Las paredes celulares primarias no poseen un grosor uniforme, presentan zonas más delgadas, llamadas campos primarios de puntuación = campos primarios de punteadura. Estos campos

primarios de puntuación se encuentran atravesados por cordones citoplasmáticos o plasmodesmos que conectan los protoplastos de células adyacentes.

Muchas células vegetales sólo tienen pared primaria, en otras el protoplasto deposita una **pared secundaria** en la cara interior de la primaria. Esto ocurre cuando la célula ha detenido su crecimiento y la pared primaria ha dejado de elongarse. Por ello, la pared secundaria es estructuralmente distinta a la pared primaria, es rígida y difícilmente deformable. Las paredes secundarias se observan en las células de tejidos especializados en el sostén (esclerenquima) o en la conducción del agua (xilema). Generalmente, el protoplasto muere después que la pared secundaria se ha depositado.

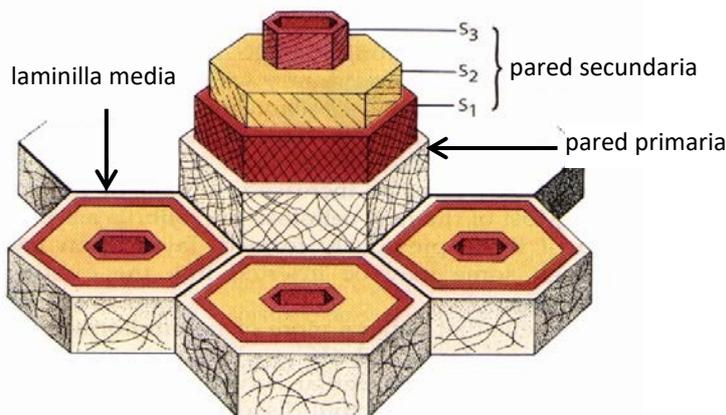


Fig. 4- Diagrama de las capas de la pared y la organización de las microfibrillas

La celulosa es más abundante en la pared secundaria (60–70%) que en la primaria. La matriz de esta pared está compuesta sólo por hemicelulosa, no hay sustancias pécticas y las glicoproteínas, abundantes en las paredes primarias, están ausentes. En muchas células con pared secundaria es común la presencia de lignina (15–35%).

Frecuentemente, en la pared secundaria se distinguen tres capas (fig. 4), denominadas S_1 , S_2 y S_3 para las capas externa, media e interna, respectivamente. Las distintas capas se diferencian por la orientación de las microfibrillas de celulosa. La estructura laminada de estas paredes secundarias aumenta enormemente la resistencia de la pared. Las microfibrillas están adosadas más densamente en la pared secundaria.

Puntuaciones

Cuando la pared secundaria se deposita, no lo hace sobre los campos primarios de puntuación. De esta manera, se forman unas interrupciones, características de la pared secundaria, denominadas puntuaciones o punteaduras (fig. 5). Estas puntuaciones se pueden formar también en lugares sin campos primarios de puntuación.

Generalmente, la puntuación de una célula se encuentra frente a otra de la célula vecina. La laminilla media y las paredes primarias de ese lugar se denominan membrana de la puntuación o membrana de cierre. Las puntuaciones de las dos células y la membrana de la puntuación constituyen un par de puntuaciones. Una puntuación es ciega cuando no se enfrenta a la de la célula vecina.

Las puntuaciones pueden ser de dos tipos: simples o areoladas (rebordeadas). En las primeras solo existe un canal de la puntuación. En las areoladas, se forma una bóveda sobre la cámara de la puntuación, reduciendo la abertura interna, próxima al lumen.

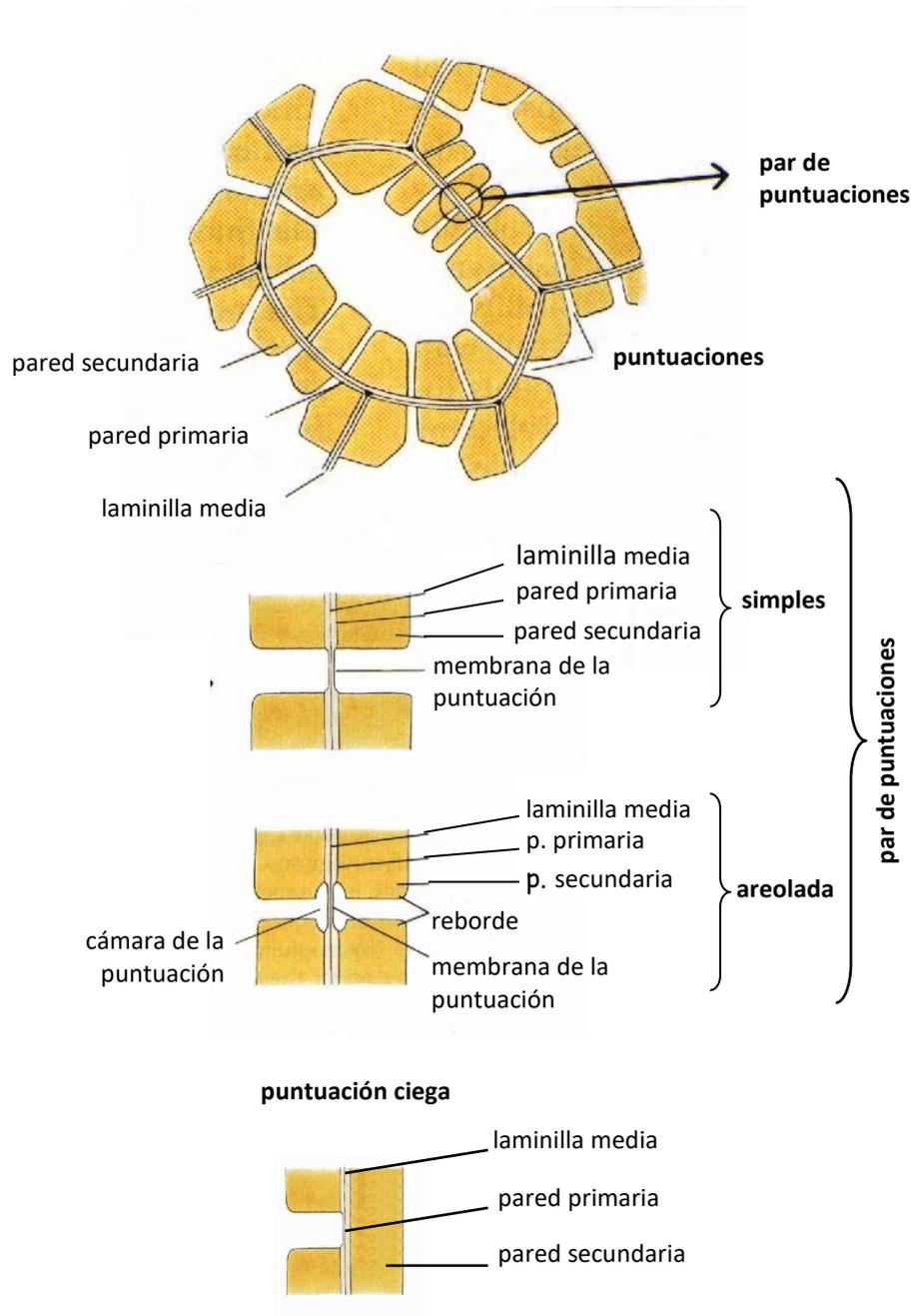


Fig. 5- Células con puntuaciones (arriba) y tipos de puntuación (abajo)

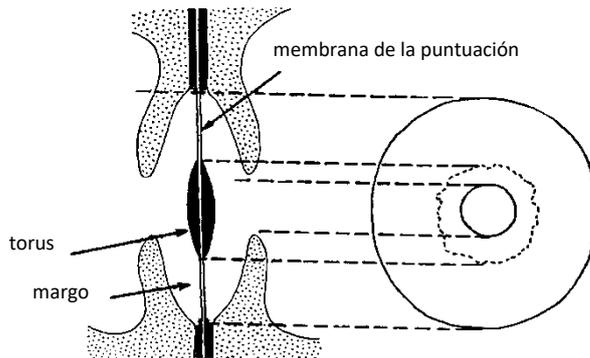


Fig. 6- Par de puntuaciones areoladas en corte y vista de frente

En las traqueidas (fig. 6), en el centro de la membrana del par de puntuaciones areoladas se observa un engrosamiento denominado toro o torus. La zona circundante llamada margo, está constituida sólo por la trama de microfibrillas de celulosa. Con microscopía electrónica se observa la remoción de materiales de la matriz de la pared primaria y de la laminilla media, por lo que el margo queda reducido sólo a las microfibrillas.

Plasmodesmos

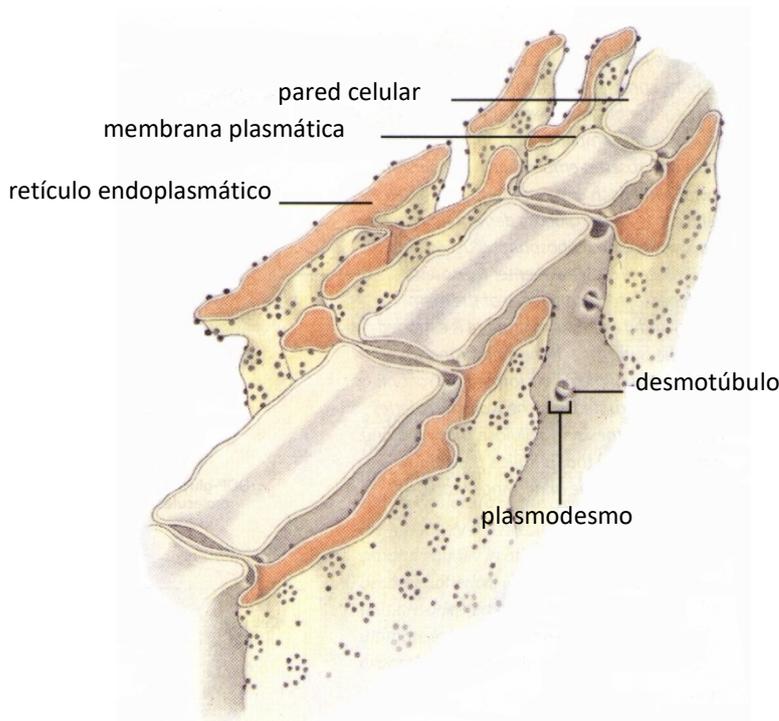


Fig. 7- Esquema de campo primario de puntuación con plasmodesmos.

Los protoplastos de las células adyacentes están conectados entre sí a través de finos cordones de citoplasma denominados plasmodesmos (fig. 7). Si bien tales estructuras fueron observadas hace tiempo con el MO, sólo la observación con el ME permitió su interpretación. Los podemos definir como complejos de transporte intercelular de macromoléculas, que conectan células vecinas. Aparentemente constituyen un camino efectivo para el transporte de algunas sustancias entre las células (vía simplasto).

Los plasmodesmos se encuentran agrupados en los campos de puntuación primarios o en las membranas de las puntuaciones. Aparecen como estrechos conductos (30 a 60 nm), revestidos de membrana citoplasmática y están atravesados por un túbulo de retículo endoplasmático denominado desmotúbulo.

Muchos plasmodesmos se forman durante la división celular, al final de la mitosis, son los filamentos de RE tubular que quedan atrapados dentro de la placa celular en desarrollo.

En la pared externa de la epidermis (fig. 8) existen unos espacios lineares en la estructura fibrilar es laxa y bastante abierta. Estos canales, llamados **teicodes** o **ectodesmos**, sirven como caminos polares para la absorción y excreción foliares.

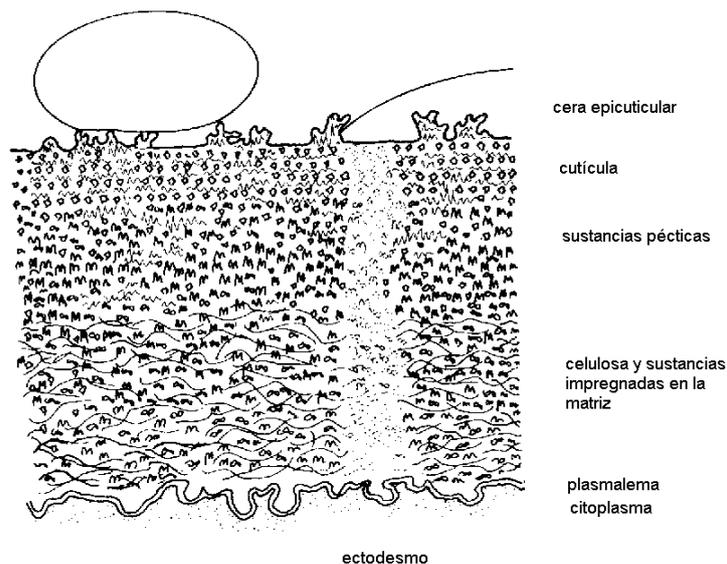


Fig. 8- Esquema de pared externa de epidermis mostrando un ectodesmo.

Espacios intercelulares

Los espacios intercelulares más comunes se desarrollan por separación de paredes primarias contiguas a través de la laminilla media. Este tipo de espacio intercelular se denomina esquizógeno y es probable que esté relacionado con la remoción enzimática de las pectinas. Algunos espacios intercelulares resultan de la desintegración de células enteras y se denominan lisígenos. Los espacios intercelulares rexígenos se originan por presión y tensión de los tejidos.

Formación de la pared celular

La pared celular se forma durante el proceso de división del citoplasma, llamado citocinesis o citodiéresis. Al inicio de la telofase se forma el fragmoplasto entre los dos núcleos hijos (fig. 9), constituido por elementos de membrana (vesículas generadas en las cisternas trans de los dictiosomas) y del citoesqueleto (microtúbulos).

A través del plano ecuatorial del fragmoplasto aparecen vesículas, derivadas del aparato de Golgi, que se fusionan gradualmente hasta formar la placa celular. Ésta crece hacia fuera hasta alcanzar las paredes de las células en división, completándose la separación de las dos células hijas. Tan pronto como la placa se hace continua, se deposita una capa de pared entre las membranas, separando las células hijas. La nueva pared celular, delgada y muy flexible, es gradualmente engrosada por la deposición de capas adicionales de pared.

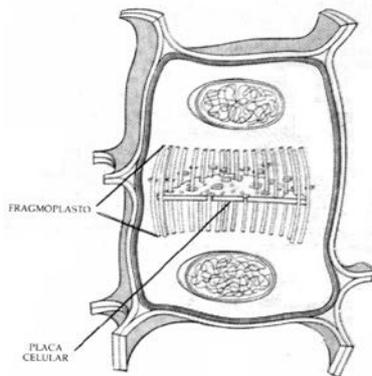


Fig. 9- Célula en telofase, formación de la placa celular

Las vesículas contienen presumiblemente sustancias pécticas que forman la laminilla media y con sus membranas contribuyen a la formación del plasmalema a cada lado de la placa. Los plasmodesmos se forman en ese momento, como segmentos del retículo endoplasmático tubular capturados entre los contenidos en fusión de las vesículas.

Siguiendo a la formación de la laminilla media, cada protoplasto deposita una capa de microfibrillas que constituirá la pared primaria, contigua a la laminilla media. Además, cada célula hija deposita una nueva capa de pared alrededor de todo el protoplasto que es continua con la pared de la placa celular. La pared original de la célula madre se estira y rompe a medida que las células hijas crecen.

Crecimiento de la pared celular

Las paredes celulares crecen en grosor y en superficie. El crecimiento es un proceso complejo que ocurre bajo el estrecho control bioquímico del protoplasto. Ello requiere una relajación de la estructura de las paredes, fenómeno regulado por las auxinas², un ordenamiento de los microtúbulos, asociado con las giberelinas², y un aumento de la síntesis proteica, de la respiración y de la toma de agua por parte de la célula. La mayoría de las microfibrillas se disponen encima de las previamente formadas, aunque algunas pueden insertarse entre la estructura existente de la pared.

En las células que crecen más o menos en todas las direcciones, como las de la médula de los tallos o en los tejidos de reserva, las microfibrillas se depositan aleatoriamente formando una malla irregular.

En las células que se alargan, las microfibrillas se depositan en un plano en ángulo recto, transversal con respecto al eje de elongación. A medida que la célula aumenta su área superficial, la orientación de las microfibrillas externas se realiza de manera casi longitudinal o paralela al eje largo de la célula.

Las hemicelulosas, las sustancias pécticas y las glicoproteínas son transportadas hacia la pared en las vesículas de los dictiosomas. El tipo de sustancia matricial que sintetiza y segrega la célula en un determinado momento depende de su estado de desarrollo. Por ejemplo, en las células que se ensanchan son más características las pectinas, mientras que en las que ya no lo hacen predominan las hemicelulosas.

² Auxina y giberelinas: hormonas de crecimiento

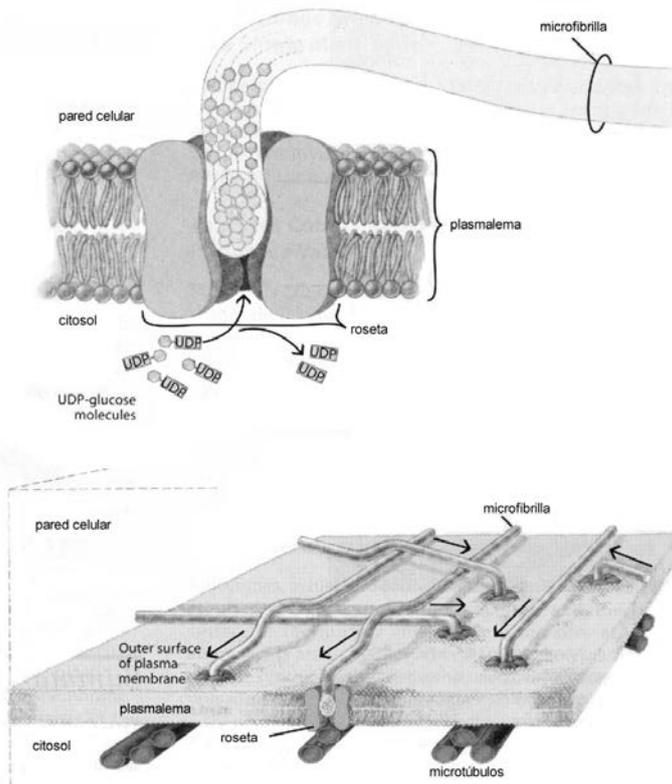


Fig. 10- Esquema teórico de la formación y ordenación de las microfibrillas

La síntesis de la celulosa es aún poco conocida. Se sabe que las microfibrillas celulósicas se sintetizan por un complejo enzimático incluido en el plasmalema. Son ensambladas por un macrocomplejo enzimático terminal, en forma de roseta, ubicado en el extremo de crecimiento de la microfibrilla (fig.10). La orientación de las microfibrillas es controlada por los microtúbulos situados justo en la cara interna del plasmalema.

Bibliografía

- Flores-Vindas, E. 1999. La planta. Estructura y función. Libro Universitario Regional. Costa Rica
- Raven,P., R Evert & S. Eichhorn. 1991. Biología de las plantas. Editorial Reverté. Barcelona.