

PARED CELULAR

GENERALIDADES

Las células vegetales están rodeadas por una relativamente delgada pared pero mecánicamente fuerte, de la que carecen las células animales. Sin embargo, las paredes celulares no son exclusivas de las plantas. Las células procariontas de Eubacteria y Archaeobacteria y las células del Reino Fungi están también rodeadas por paredes celulares, si bien con una composición química diferente. En estos grupos puede faltar excepcionalmente, como en el caso de las células del talo de los Mixomicetos (“hongos gelatinosos”) y en las células germinales de las plantas superiores (células espermáticas), o bien puede ser muy delgada como en las células meristemáticas.

En las células vivas las paredes tienen un papel importante en actividades como absorción, transpiración, traslocación, secreción y reacciones de reconocimiento, como en los casos de germinación de tubos polínicos y defensa contra bacterias u otros patógenos (que producen enfermedad). Son persistentes y se preservan bien, por lo cual se pueden estudiar fácilmente en plantas secas y también en los fósiles. Inclusive en células muertas son funcionales las paredes celulares: en los árboles, la mayor parte de la madera y la corteza está formada sólo de paredes celulares, ya que el protoplasto muere. En la corteza las paredes celulares contienen materiales que protegen las células subyacentes de la desecación. En la madera las paredes celulares son gruesas y rígidas y sirven como soporte mecánico de los órganos vegetales.

La pared celular de las células vegetales consiste en una mezcla compleja de polisacáridos y otros polímeros secretados por la célula y ensamblados en una organización entramada y equilibrada por medio de un conjunto de enlaces covalentes y no covalentes. Contiene además proteínas estructurales, enzimas, polímeros fenólicos y otros materiales que modifican las características físicas y químicas de la pared. Pared Celular de procariontas, hongos, algas y plantas, sirve en su conjunto para **funciones primarias**: regular el volumen celular y determinar la forma. Sin embargo, se sabe que la pared celular vegetal también desempeña **funciones adicionales** que no son aparentes en las paredes celulares de otros organismos. En razón de esta diversidad de funciones, la estructura y composición de la pared celular vegetal es compleja y variable.

Además de las funciones biológicas, la pared celular vegetal es importante en la economía humana. Es utilizada como producto natural comercialmente en forma de papel, material textil, fibras (algodón, lino, cáñamo y otras), carbón, madera y otros productos. Otros

usos importantes de paredes celulares en forma de extractos polisacáridos han sido modificados para hacer plásticos, película fotográfica (celuloide), plastificados, adhesivos, geles y espesantes de una enorme variedad de productos.

Como el mayor reservorio de carbono orgánico en la naturaleza, la PC además forma parte del proceso de circulación del carbono a través de los ecosistemas. Las sustancias orgánicas que componen el humus en el suelo y que otorgan la estructura y fertilidad al suelo son derivadas de las paredes celulares. Finalmente, como una importante fuente de fibra en nuestra dieta, la pared celular es un factor significativo de salud y nutrición humano.

En la pared celular se pueden reconocer la pared primaria y la pared secundaria que difieren en la ordenación de sus fibrillas de celulosa y en la proporción de sus constituyentes. Durante la división celular las dos células hijas quedan inicialmente unidas por la laminilla media. A continuación se forma la pared primaria y posteriormente la célula puede o no desarrollar una pared secundaria.

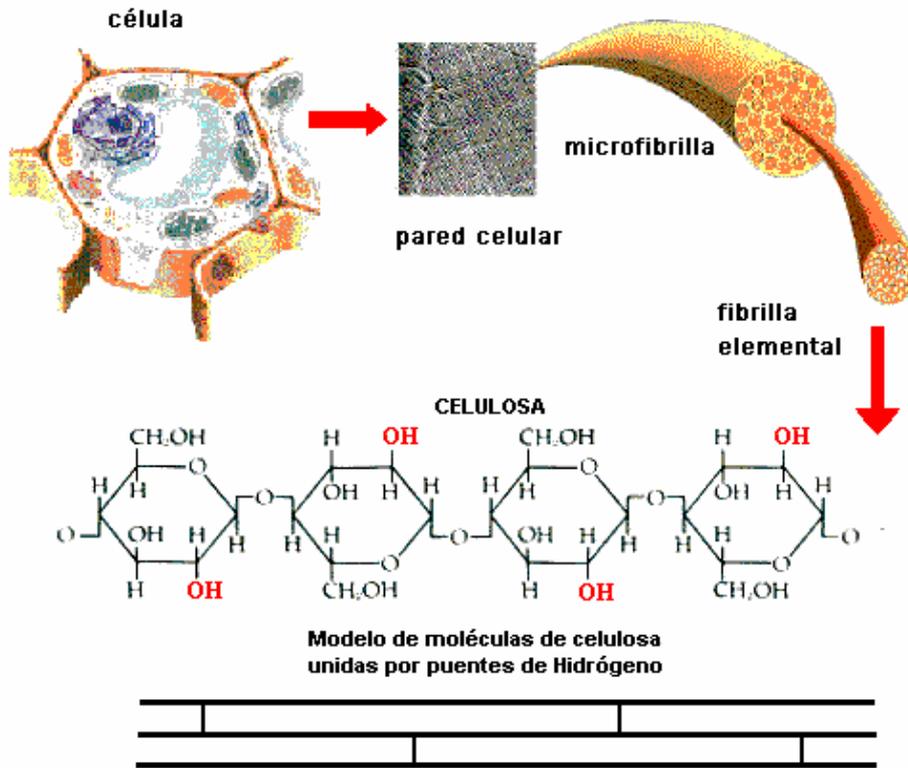
Estructura de la pared celular

Las paredes celulares vegetales están constituidas por a) un componente cristalino o porción fibrosa (esqueleto) y b) un componente amorfo o matriz no fibrosa, altamente hidratado, semejante a un gel. Esta estructura se parece a la de la fibra de vidrio y de otros materiales compuestos, en los cuales las fibras cristalinas rígidas se usan para reforzar la matriz epoxi más flexible.

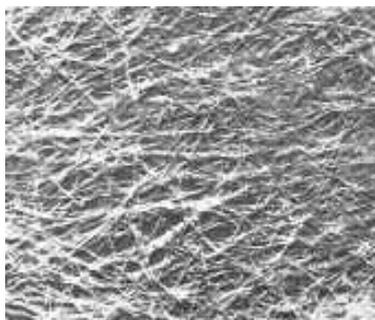
a) Componente cristalino. Está representada por las cadenas celulósicas que pueden alcanzar 4 μm de longitud (cadenas lineales de enlaces covalentes 1-4 β D glucosa, que debido a la alterna configuración espacial de las cadenas glucosídicas, la unidad repetitiva de la celulosa es la celobiosa, un enlace disacárido 1 \rightarrow 4 β -D glucosa), dispuestas de modo ordenado mediante enlaces puente hidrógeno, formando una estructura cristalina o paracristalina (que contiene algunas regiones no cristalinas). Esos enlaces le otorgan propiedades cristalinas, rigidez y fortaleza a la pared y suministran resistencia contra las fuerzas de tensión (tirón), además de hacer que la celulosa sea muy difícil de hidrolizar (inaccesible al ataque enzimático).

En orden creciente de tamaño esta organización comienza a partir de una **micela celulósica o fibrilla elemental** formada por la unión de 100 moléculas de celobiosa (unidad de la celulosa). Cuando se asocian 20 de estas fibrillas elementales se forma una **microfibrilla** (observable con el microscopio electrónico, 10-25 nanómetros). La agregación de 250 microfibrillas, constituye

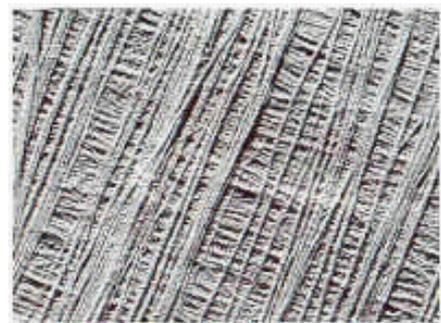
una **macrofibrilla** (observable con el microscopio óptico). La agregación de 1500 microfibrillas constituye una **fibra** de celulosa (observable con lupa), elemento básico del componente cristalino.



Los diseños formados por las microfibrillas son muy variables. En la pared primaria las fibrillas están entrelazadas, dispuestas aparentemente al azar; en la pared secundaria están dispuestas paralelamente.



Pared primaria (MEB)



Pared secundaria (MEB)

La separación de la pared secundaria en capas resulta principalmente de la orientación de las fibrillas: en una casi horizontal, en la siguiente casi vertical, y en la tercera nuevamente

casi horizontal. En las fibras de algodón la mayor parte de la pared secundaria consiste de microfibrillas dispuestas helicoidalmente en un ángulo de 45 grados con respecto al eje mayor de la célula. En las fibras de lino, la orientación de las microfibrillas en cada una de las numerosas capas superpuestas es opuesta a la de la capa siguiente.

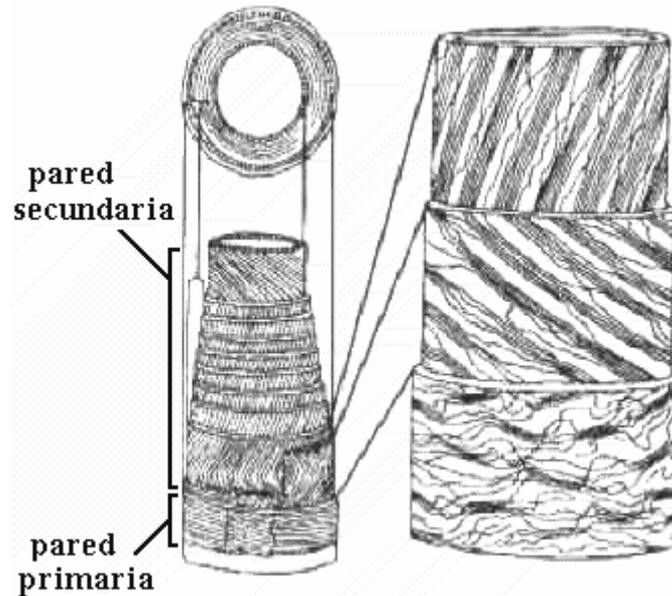


Diagrama de las capas de la pared celular de una fibra de algodón

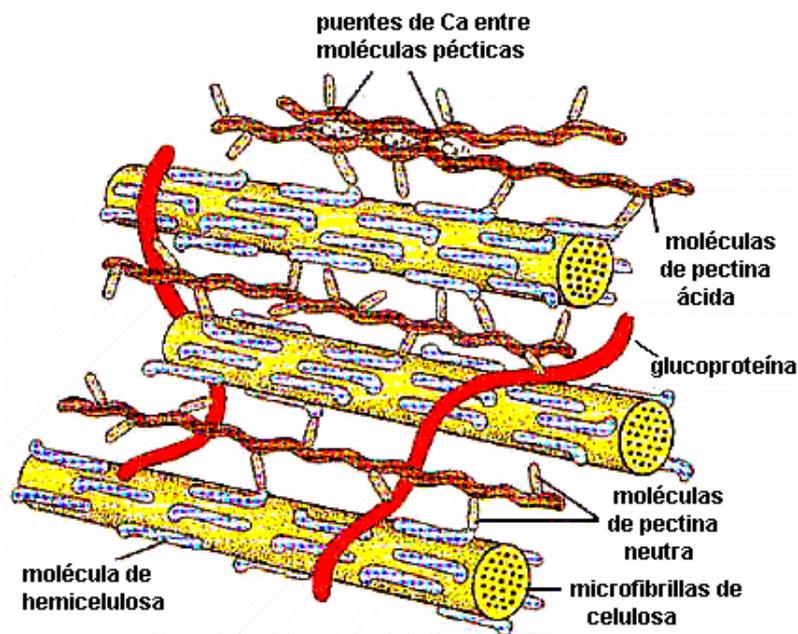
b) Matriz de la Pared Celular. Está compuesta por tres tipos de macromoléculas: hemicelulosas, pectinas y glucoproteínas estructurales. Puede lignificarse.

Las hemicelulosas son polisacáridos no celulósicos flexibles (xilanos, glucanos, galactanos, mananos, fructanos, xiloglucanos, glucomananos, arabinoxilanos, calosaglucanos) compuestos producidos por los dictiosomas. Revisten las fibrillas de celulosa y cristalizan con ella, uniéndolas. Las hemicelulosas, por lo tanto, forman cadenas (sogas) que atan a las microfibrillas de celulosa juntas formando una cadena cohesiva, o bien actúan como un revestimiento resbaladizo que impide el contacto directo entre microfibrillas. Las microfibrillas se combinan mediante las hemicelulosas, éstas se unen químicamente a la celulosa formando una estructura llamada macrofibrilla de hasta medio millón de moléculas de celulosa en corte transversal. Esta estructura es tan sólida como la del concreto reforzado. La hemicelulosa y las pectinas (homogalacturonanos, rhamnogalacturonanos, arabinanos, galactanos) contribuyen a unir las microfibrillas de celulosa, al ser altamente hidrófilas contribuyen a mantener la hidratación de las paredes jóvenes. Las pectinas forman una fase "gel" en la cual la cadena de celulosa-hemicelulosa está embebida. Esto determina la porosidad de la pared celular a las macromoléculas.

Entre las sustancias que se incrustan en la pared se encuentra la lignina, molécula compleja que le otorga rigidez. Otras sustancias incrustantes como la cutina y suberina toman impermeables las paredes celulares, especialmente aquellas expuestas al aire. Los mucílagos de la pared celular (por ejemplo del episperma de *Linum*) son especialmente ricos en polisacáridos no celulósicos.

Los compuestos pécticos están formados por moléculas de ácido péctico unidas entre sí mediante puentes de Ca^{++} .

Las proteínas de la pared son ricas en los aminoácidos serina e hidroxiprolina, y están ligadas con azúcares como arabinosa, glucosa y galactosa. El rol preciso de las proteínas estructurales de la pared es desconocido. Se cree que dichas glucoproteínas actúan como elementos estructurales, agregando fuerza mecánica a la pared, porque forman cadenas que pueden ligar entre sí otros componentes. Hay una gran semejanza en la secuencia de aminoácidos de la glucoproteínas ricas en hidroxiprolina y la del colágeno, la proteína estructural más importante de la sustancia intercelular en células animales.



En la pared primaria es dominante la matriz amorfa, formada por hemicelulosas y polisacáridos no celulósicos. Está compuesta, sobre la base del peso seco, por aproximadamente 25 % de hemicelulosa, 35 % de pectinas y 1-8 % de proteínas estructurales. La fase fibrilar está reducida al 8-25% de celulosa. También la pared primaria contiene mucho agua que se localiza mayoritariamente en la matriz (que está compuesta por un 75-80 % de

agua). El estado de hidratación de la matriz determina importantes propiedades físicas de la pared. La pérdida de agua de la matriz endurece la pared y juega así un rol importante en la inhibición del crecimiento por déficit de agua.

A partir de esta composición corriente de la pared primaria, se pueden encontrar amplias desviaciones en estos valores. Por ejemplo, las paredes de los coleoptiles de gramíneas consisten en 67-70 % de hemicelulosa, 20-25 % de celulosa y sólo 10 % de pectinas y las paredes del endosperma de cereales tienen amplia mayoría (85 %) de hemicelulosas. También la composición de la matriz de polisacáridos y de proteínas estructurales es altamente variable entre las especies y los tipos celulares.

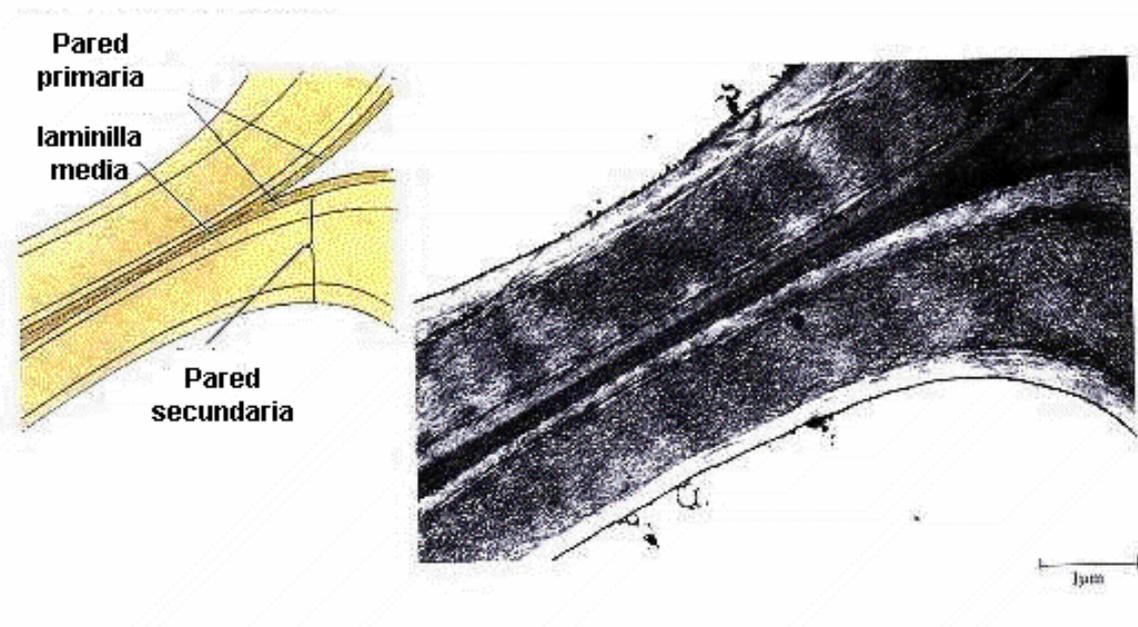
En la pared secundaria domina la fase fibrilar (celulosa, 60%) y la matriz amorfa está formada por hemicelulosas y lignina (30%), los compuestos pécticos y las proteínas prácticamente desaparecen.

La estructura en que se presenta la celulosa hace que sea muy estable y sólo se colapsa (rompe) en momentos específicos del desarrollo, como la senescencia o la abscisión.

Solamente algunas bacterias, hongos y protozoos pueden degradar la pared celular, ya que tienen el sistema de enzimas necesario. Los hervíboros, rumiantes (vaca), e insectos como termitas cucarachas y el pez de plata (*Lepisma sachharina*) la utilizan como fuente de energía solamente porque tienen en su tracto digestivo los microorganismos que sí pueden degradarla. Para nosotros (los seres humanos) los vegetales que comemos solo "pasan" por nuestro tracto digestivo como "fibra", sin modificaciones.

LA PARED PECTOCELULÓSICA

La pared celular tiene tres partes fundamentales: 1) la sustancia intercelular o **lámina media**, 2) la **pared primaria** y 3) la **pared secundaria**. La pared es secretada (elaborada y despedida por la célula hacia el exterior) por la célula viva, de manera que la capa más vieja está hacia afuera, y la capa más joven hacia adentro junto al protoplasma, demarcando el lumen celular (cavidad celular limitada por las paredes).



Laminilla media (sustancia intercelular)

Se inicia como “placa celular” en el momento de la división celular. Es amorfa y ópticamente inactiva (difícil de observar con microscopio óptico). Está formada por sustancias pécticas (ácido péctico: unión de moléculas de ácido galacturónico; pectatos: ácido péctico + iones metálicos, como Ca o Mg) y diferente complemento de proteínas que el resto de la pared. Es la capa que mantiene unidas las células. Sin embargo se descompone con facilidad (por ejemplo en el proceso de “maceración”, cuando las manzanas se vuelven “harinosas”). Algunos tejidos, como el parénquima de algunos frutos (manzana) son particularmente ricos en sustancias pécticas, por lo que son usadas como espesantes para preparar jaleas y mermeladas. En tejidos leñosos generalmente la laminilla media está lignificada. En los tejidos adultos la laminilla media es difícil de identificar porque se vuelve extremadamente tenue. En consecuencia, las paredes primarias de dos células contiguas y la laminilla media que se halla entre ambas con microscopio óptico se observan como una unidad que se denomina lámina media compuesta.

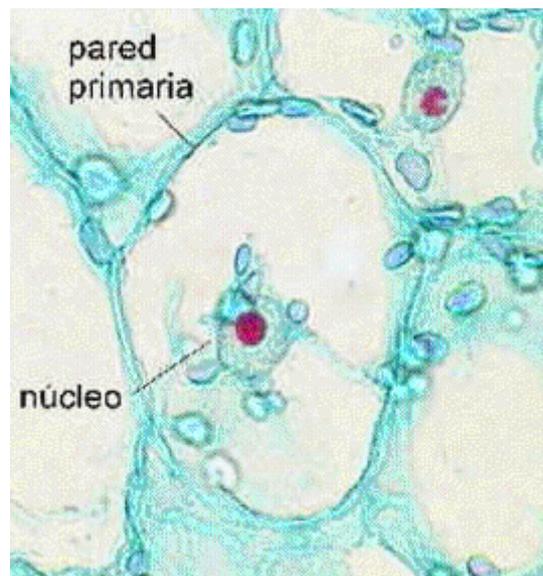
Pared primaria

Se forma inmediatamente después de la división celular, antes de que la célula complete su crecimiento. Se encuentra en células jóvenes, en general no especializadas y áreas en activo crecimiento (asociada a protoplastos vivos). Es usualmente fina y con similar arquitectura molecular en casi todos los tipos celulares. No obstante, pero puede alcanzar en ciertos casos extraordinario grosor como en las paredes primarias de células del colénquima o en la cara

exterior de la epidermis de la zona de crecimiento del hipocotilo de poroto (mostrando en este casos una clara laminación debida a las variaciones en la composición de las sucesivas capas).

Presenta gran flexibilidad, en parte por presencia de sustancias pécticas y por la disposición desordenada de las microfibrillas de celulosa.

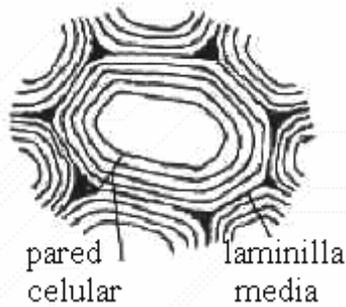
Las células que poseen este tipo de pared tienen la capacidad de volver a dividirse por mitosis y sus paredes pueden experimentar cambios reversibles (desdiferenciación). Ciertas zonas de la pared son más delgadas formando campos primarios de puntuaciones donde los plasmodesmos comunican dos células contiguas.



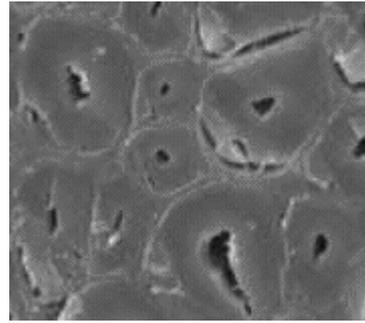
Célula vegetal con pared primaria y granos de almidón

Pared secundaria

Aparece sobre las paredes primarias, hacia el interior de la célula. Se forma cuando la célula ha detenido su crecimiento y elongación. Por lo tanto, estas paredes se vuelven altamente especializadas en estructura y composición, reflejando el estado diferenciado de la célula. Se la encuentra en células asociadas al sostén y conducción, el protoplasma de estas células generalmente muere a la madurez. Es fuertemente refringente al microscopio debido a la alta proporción de celulosa. En traqueidas y fibras generalmente consta de tres capas con características físicas y químicas diferentes, llamadas desde afuera hacia adentro S1 (capa externa), S2 (capa media o central) y S3 (capa interna). Algunos sostienen que esta última capa puede ser considerada como una pared terciaria, que presenta internamente una capa verrucosa, los restos de protoplasto. En las células del xilema (traqueidas y elementos de vaso), las paredes secundarias altamente engrosadas, están fortalecidas por lignina.



Fibras en transcorte
(MEB)



Fibras en transcorte de *Turnera* (foto)

Variación de la arquitectura de la Pared Celular

La diversidad de funciones de la pared celular vegetal deriva de la diversidad y complejidad de su estructura.

Cortes teñidos de tejidos vegetales revelan que la pared celular no es uniforme y varía ampliamente en apariencia y composición en diferentes células vegetales. Por ejemplo: la pared celular en un parénquima cortical es generalmente delgada y tiene pocos rasgos que la distinguen. En contraste, las paredes celulares de algunas células especiales como las células epidérmicas (con PP), colénquima (con PP), fibras del floema, elementos traqueales del xilema y otras formas de esclerénquima, tienen gruesas y multiestratificadas paredes. A menudo estas paredes celulares están esculpidas intrincadamente e impregnadas con sustancias específicas como lignina, cutina, sílice, proteínas estructurales.

La cara individual de la pared que rodea a la célula puede también variar en grosor, en las sustancias embebidas, en la escultura y en la frecuencia de punteaduras y plasmodesmos. Por ejemplo, una cara de la célula epidérmica es más gruesa que la otra, además, esta cara carece de plasmodesmos y está impregnada de cutina y cera. En las células guardianas de los estomas, la cara de la pared adyacente al poro estomático es de mayor espesor que las otras caras de la célula.

Estas variaciones en la arquitectura de la pared de una sola célula refleja la polaridad y la diferenciación de funciones de la célula.

En algunas células el depósito de pared no es uniforme, sino que los engrosamientos ocurren en zonas determinadas. En la pared primaria, por ejemplo en células del colénquima y en los pedúnculos de cistolitos. En la pared secundaria constituyen prominencias situadas por dentro o fuera de la célula: anillos de los elementos traqueales, apéndices y escultura de las esporas y granos de polen.

Relación Estructura – Función de la Pared Celular

La pared celular es esencial en varios procesos fisiológicos y en el desarrollo en vegetales. Como una resistente capa exterior que envuelve a la célula, actúa como un “exoesqueleto” que **controla la forma celular** y **permite desarrollar una alta presión de turgencia**. Debido a la incidencia de la presión de turgencia y a la relación entre la presión y el volumen celular, la pared celular **es imprescindible en las relaciones hídricas de vegetales**.

La **morfogénesis de las plantas** depende en gran parte del control de las propiedades de la pared celular, debido a que el crecimiento expansivo en células vegetales está limitado principalmente por la capacidad de expansión de la pared celular.

Las paredes celulares también pegan células juntas, impidiendo el deslizamiento de unas sobre otras. Esta **limitación del movimiento** contrasta marcadamente con las células animales y establece el modo en que las plantas se desarrollan.

Las paredes celulares también **determinan la resistencia mecánica de las estructuras vegetales** permitiéndoles crecer en gran altura. Además el flujo de la presión de vapor de agua en el xilema requiere una pared mecánicamente fuerte que resista el colapso debido a la presión negativa en el xilema.

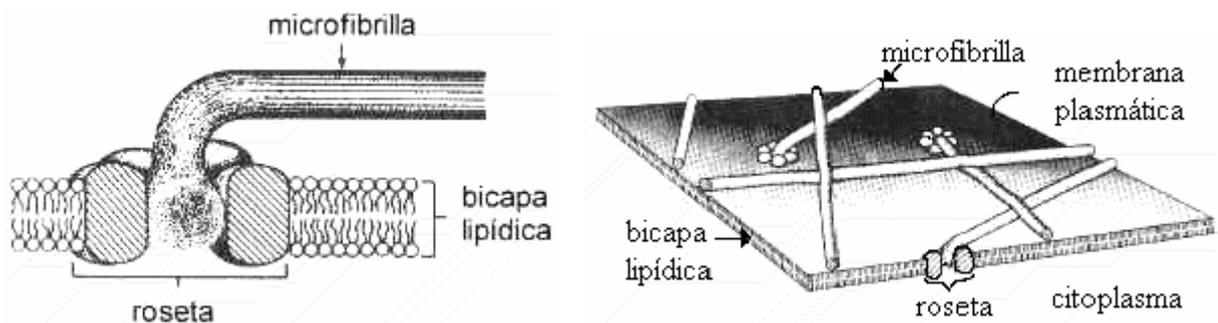
La mayoría del carbono asimilado en la fotosíntesis termina como polisacárido en la pared celular. Durante fases específicas del desarrollo, estos polímeros pueden ser hidrolizados en sus componentes glucídicos, los que pueden ser rescatados por la célula y usados para nuevos polímeros. Este fenómeno es más notable en algunas semillas los polisacáridos de **la pared celular del endosperma o cotiledones funcionan primariamente como reserva de energía**. Además los componentes **oligosacáridos de la pared celular actúan como importantes moléculas señal durante la diferenciación celular y durante el reconocimiento de patógenos y simbiosis**. A pesar de que es permeable a pequeñas moléculas, la pared celular actúa como una **barrera a la difusión de macromoléculas** para alcanzar la membrana plasmática desde el exterior y es la **barrera estructural más importante a la invasión de patógenos**.

Crecimiento de la Pared Celular

a) Crecimiento en espesor

Los materiales de la fase amorfa (sustancias pécticas, hemicelulosas y proteínas) son transportados por los dictiosomas.

La celulosa es producida por complejos de enzimas sintetizadoras (celulosa-sintasas) incluidas en la membrana plasmática en forma de rosetas. Las rosetas de enzimas se extienden de un lado al otro de la membrana plasmática, reciben las moléculas de glucosa sobre el lado citoplasmático de la membrana, y las unen formando las moléculas de celulosa que se depositan sobre el lado externo. A causa de que las celulosa-sintasas están reunidas en una roseta, las moléculas de celulosa formadas quedan automáticamente alineadas y cristalizan inmediatamente formando microfibrillas. A medida que las microfibrillas crecen, las rosetas se desplazan en la membrana plasmática, gracias a su estructura en mosaico fluido. Las microfibrillas se depositan al azar, y quedan entrelazadas. Cuando se deposita la pared secundaria, las rosetas se agregan en grupos más o menos hexagonales, que tienen hasta 16 filas de rosetas dispuestas geométricamente. El grupo se mueve en la membrana plasmática como una unidad, depositando filas paralelas de microfibrillas.



Diagramas de porciones de membrana plasmática en corte y en vista superficial

La orientación de las fibrillas de celulosa está controlada por los microtúbulos, y su desplazamiento podría ser guiado por ellos. Numerosos estudios han mostrado que los microtúbulos y las microfibrillas están alineados.

La fase fibrilar se deposita únicamente por aposición (=adcrustación), es decir por deposición de nuevo material sobre el anterior. La fase amorfa se deposita por intususcepción (=incrustación), es decir por intercalación de moléculas en la estructura existente; así se depositan la lignina, la cutina y los taninos.

b) Crecimiento en extensión

En células que crecen más o menos uniformemente en todas las direcciones (células isodiamétricas), las microfibrillas se depositan formando una red irregular. La pared aparece como una sucesión de redes de microfibrillas, interpretación llamada "teoría de la red múltiple o multinet".

En células alargadas las microfibrillas se depositan en las paredes laterales perpendicularmente al eje de crecimiento de la célula. A medida que la célula crece, las microfibrillas muestran cambios en su orientación: de una orientación casi horizontal pasan a otra casi vertical cuando terminó el alargamiento. Al mismo tiempo se van depositando por dentro otras capas de microfibrillas con diferente orientación).

Para que las células puedan aumentar de tamaño se requiere un aflojamiento de la estructura que es producido por una proteína enzimática llamada extensina. Esta descompone los polisacáridos de la matriz amorfa permitiendo los cambios de posición de las microfibrillas. La actividad de la extensina está regulada por hormonas llamadas auxinas.

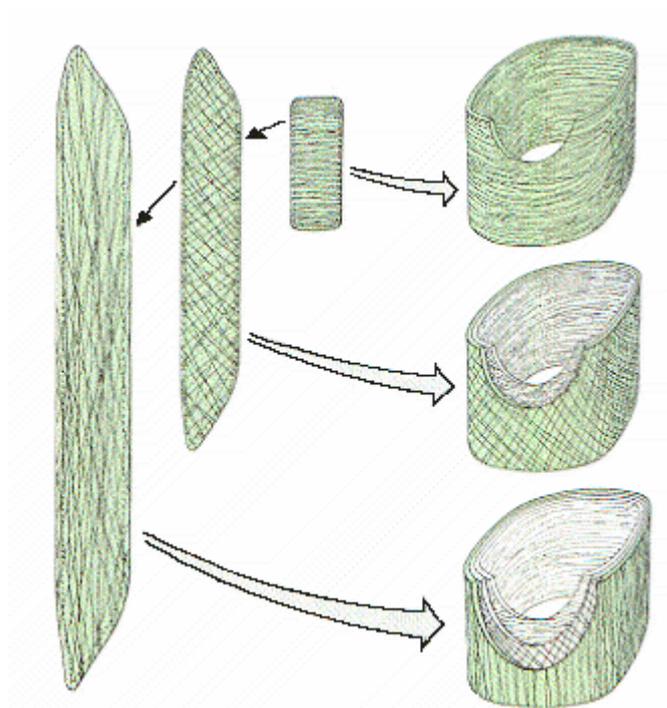


Diagrama de capas sucesivas de microfibrillas y su cambio de orientación con el alargamiento celular,

Comunicaciones intercelulares

A los fines de intercambiar materiales e información y, de poder funcionar armónicamente, las células vegetales presentan entre ellas comunicaciones intercelulares, como ser:

- Plasmodesmos, campos de puntuación primarios
- Puntuaciones (simples, ramificadas, areoladas con o sin toro, semiareoladas)
- Perforaciones

Plasmodesmos

La pared primaria no tiene grandes interrupciones sino sólo adelgazamientos, atravesados por plasmodesmos. Los plasmodesmos son conexiones de citoplasma de unos 40 nm de diámetro, que atraviesan paredes celulares de células contiguas, de tal manera que los protoplastos unidos de las células vecinas constituyen un **simplasto** único, permitiendo un transporte de sustancias a través de los plasmodesmos llamado **transporte simplástico**. Contrariamente las paredes celulares, los lúmenes de las células muertas y los espacios intercelulares que rodean al simplasto formando también un continuo, constituyen el **apoplasto** y, el movimiento de sustancias en él se conoce como **transporte apoplástico**. Comúnmente los plasmodesmos están agrupados en zonas adelgazadas, deprimidas de las paredes primarias, constituyendo un **campo primario de puntuación** o puntuación primordial, que comúnmente se corresponde con otro de la célula vecina. En el límite del campo primario de puntuación, las microfibrillas se disponen paralelamente, formando un círculo u óvalo. También suelen existir plasmodesmos en células vivas con puntuaciones (en la pared secundaria).

Si se observa un plasmodesmo en sección transversal con MET, se ve una doble membrana: la externa es la membrana plasmática, rodeada por una delgada capa de calosa, la interna corresponde al desmotúbulo, que es un túbulo del retículo endoplasmático, entre ambas hay una manga citoplasmática. Los componentes de la cara interna de la biomembrana que forma el desmotúbulo se fusionan entre sí, de manera que el desmotúbulo no tiene lumen. El transporte entre célula y célula está limitado a la "manga citoplasmática" que rodea al desmotúbulo, permitiendo el transporte pasivo de pequeñas moléculas y el transporte activo de proteínas y ácidos nucleicos entre el protoplasma de células adyacentes.

Ocurren en células parenquimáticas y en fibras asociadas al floema.

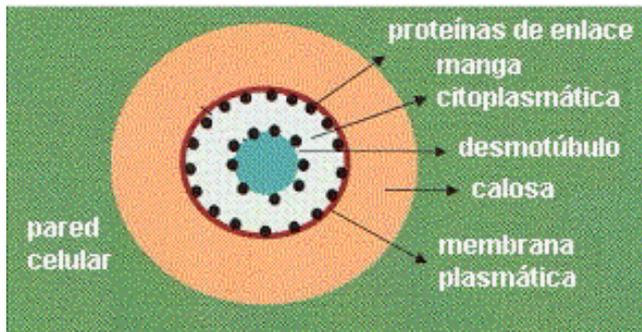


Diagrama de plasmodesmo en corte transversal células

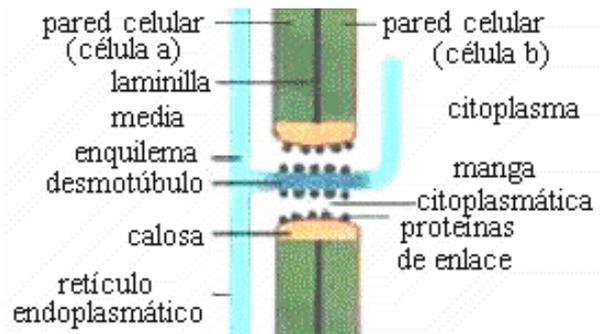


Diagrama de plasmodesmo entre 2

Puntuaciones primarias con plasmodesmos transversal

Diagrama de células en corte

Estudios con microscopía electrónica de alta resolución han demostrado que hay proteínas globulares de enlace ("linking proteins") incrustadas en la membrana plasmática que rodea al plasmodesmo, y en la cara externa del desmotúbulo. Estas proteínas dividen la manga citoplasmática en microcanales que determinan el tamaño máximo de las moléculas que pueden desplazarse por difusión al mismo tiempo que establecen el tráfico selectivo de macromoléculas, que parece ocurrir por un proceso análogo al transporte núcleo-citoplasmático.

Los **plasmodesmos** primarios se forman durante la citocinesis al mismo tiempo que la pared celular. En casos especiales como los injertos, tejidos cicatriciales, interfase parásito-huésped, se forman plasmodesmos secundarios en lugares donde antes no existían o por modificación de plasmodesmos primarios. No se forman en paredes que al otro lado no tienen células vivas. Cuando una célula muere engruesa rápidamente la cubierta de calosa en la célula vecina y se oblitera el plasmodesmo.

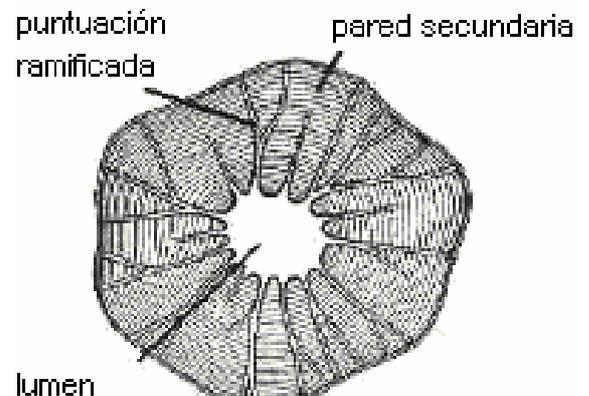
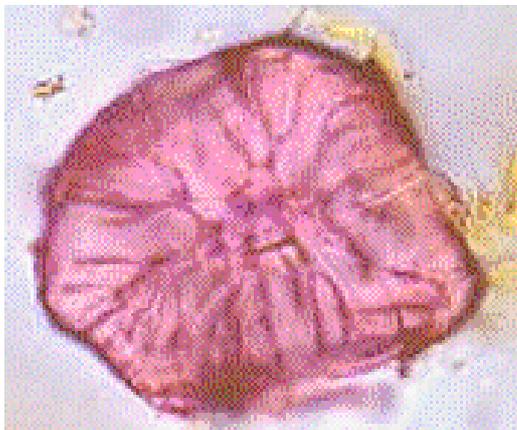
Ocasionalmente los plasmodesmos se ramifican a uno o ambos lados de la laminilla media; en ese caso se forma una cavidad. Raramente se presentan esparcidos en las paredes primarias, a veces en las que son bastante gruesas, como en las células del endosperma de ciertas semillas como las de *Diospyros*. En células fisiológicamente aisladas (estomas) el número de plasmodesmos es bajo.

Puntuaciones (punteaduras o alvéolos)

Las puntuaciones son discontinuidades o interrupciones en la deposición de la pared secundaria a nivel de un campo primario de puntuación, aunque también pueden diferenciarse en zonas donde no había campos primarios. Se distinguen dos tipos principales de puntuaciones:

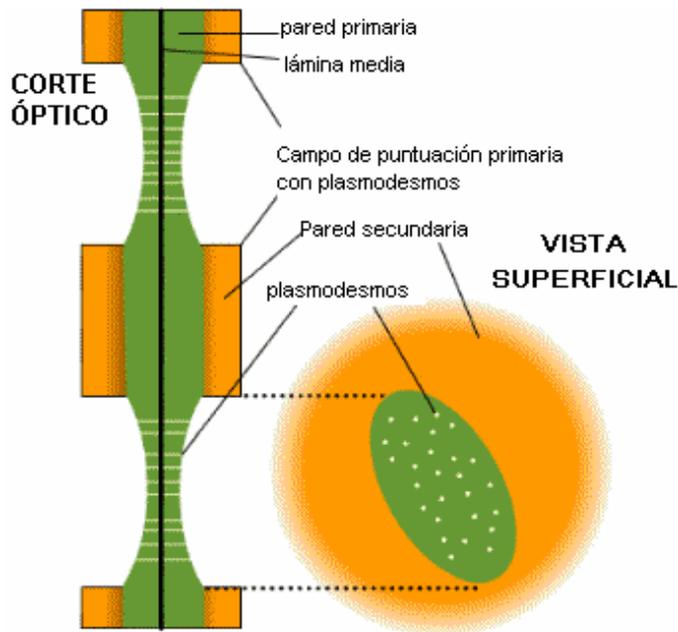
Puntuación simple: La pared secundaria se interrumpe abruptamente. Se presenta en células parenquimáticas de pared gruesa, fibras como las del floema y esclereidas. Si la puntuación de una célula se corresponde con la célula vecina se denomina par de puntuaciones simples y si no hay puntuación en la célula vecina la puntuación es ciega.

En una puntuación la laminilla media y la pared primaria adelgazada constituyen la **membrana de cierre** o membrana alveolar. La discontinuidad en la deposición de pared secundaria forma la **cavidad de la puntuación**, a veces tapizada por una capa verrucosa. Si la pared secundaria es muy gruesa, la cavidad forma **el canal de la puntuación**, que va desde el lumen hasta la membrana de cierre. Como el tamaño del lumen se va reduciendo con el incremento en grosor de la pared, pueden fusionarse los canales de dos o más puntuaciones vecinas constituyendo entonces las llamadas **puntuaciones ramificadas**.

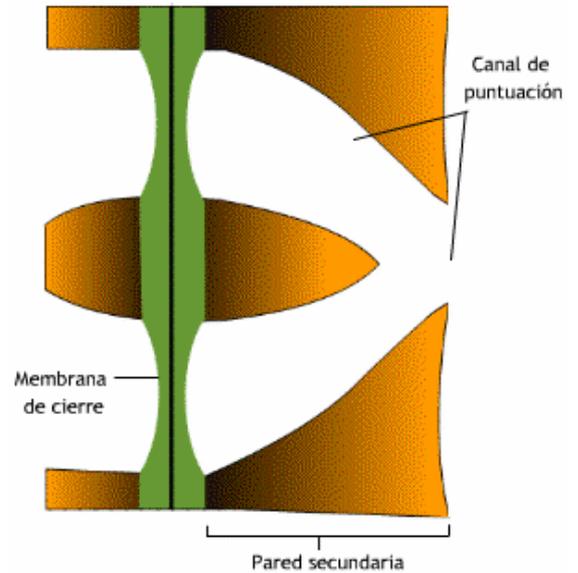


Braqueisclereidas en fruto de *Pyrus communis* (pera)

Esquema de una puntuación simple



Esquema de una puntuación ramificada



Puntuaciones areoladas o rebordeadas

Son aquellas en las que la pared secundaria, al depositarse, hace un reborde o **aréola** formando la **cámara de la puntuación** que se abre al lumen celular a través de la abertura de la puntuación. La forma de la última puede concordar o no con el contorno de la aréola. Son de estructura más compleja y más variada que las simples. Se presentan principalmente en fibrotraqueidas y elementos conductores del xilema. Cuando la pared secundaria es muy gruesa, se puede diferenciar además de la cámara, el **canal de la puntuación**, con la abertura interna hacia el lumen de la célula, y la **abertura externa** hacia la cámara de la puntuación. El canal puede tener forma de embudo aplanado, y entonces las aberturas interna y externa difieren: la interna es lenticular o lineal y la externa es pequeña y circular. En un par de puntuaciones, las aberturas internas están frecuentemente dispuestas en cruz, en relación con la disposición inclinada de las fibrillas de celulosa en la pared secundaria.

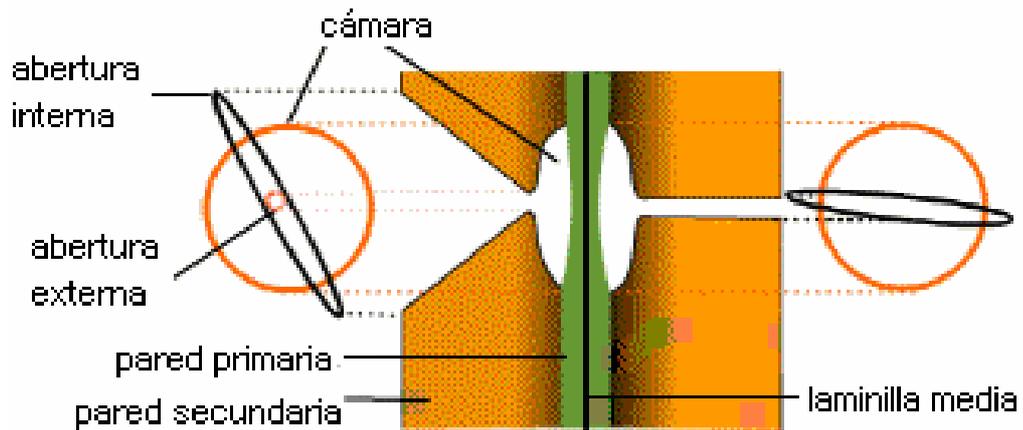
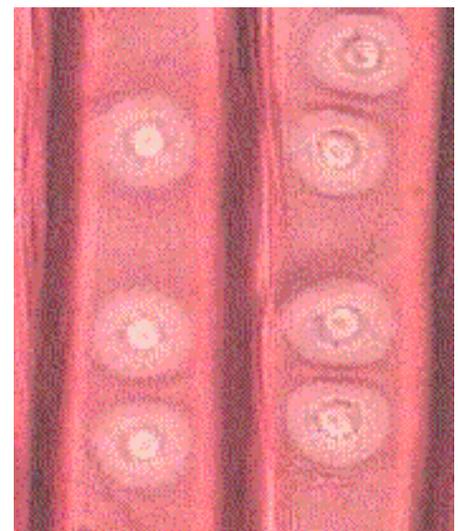
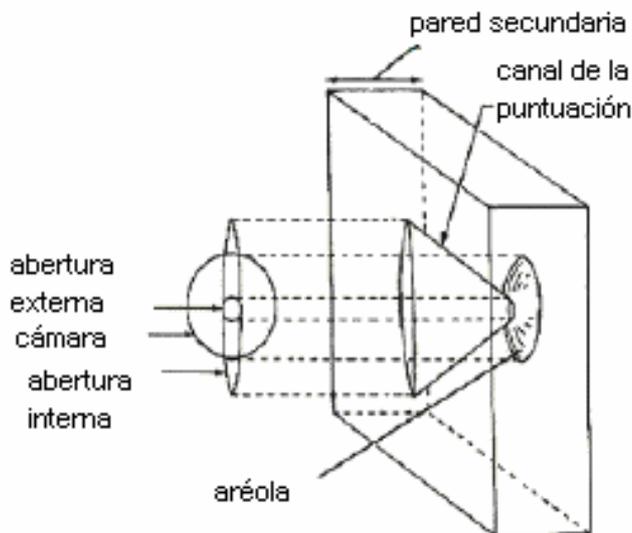


Diagrama de una puntuación areolada



Puntuación areolada con toro en vista superficial en leño de pino (con MO)

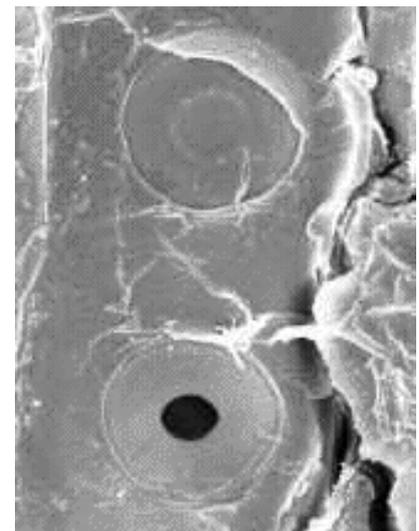
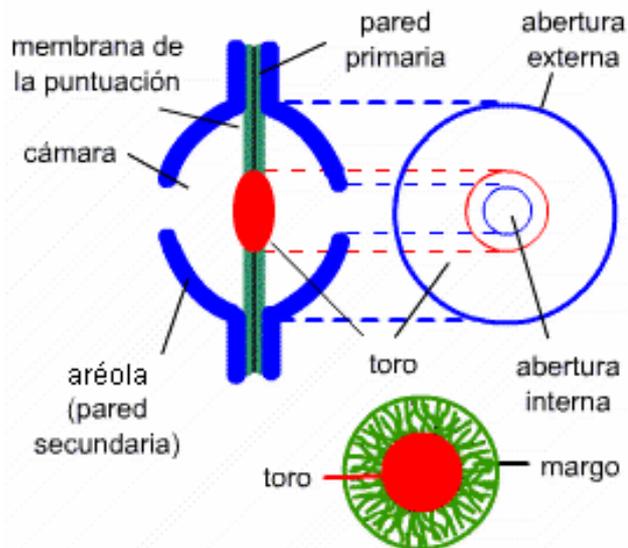
Puntuación areolada, esquema tridimensional

En las coníferas (gimnospermas) y algunas angiospermas (*Oleaceae*, *Ulmaceae*, *Thymeleaceae*) las puntuaciones areoladas presentan **toro**, un engrosamiento central secundario lignificado. La zona periférica llamada **margo** está formada sólo por las fibrillas dispuestas radialmente, ya que la matriz y la laminilla media han desaparecido por acción

enzimática. En las angiospermas la membrana de cierre no presenta aberturas visibles al microscopio, y ofrece así una resistencia mayor al transporte del agua.

Puntuación areolada con toro en corte y vista superficial

En los elementos conductores, el paso del agua de una célula a otra se realiza a través de la puntuación interviniendo el toro en la regulación de dicho mecanismo. Cuando el toro está en posición media, el agua pasa libremente a través del margo; cuando el toro se halla adosado a una de las aberturas de la puntuación, actúa como obturador impidiendo el paso del líquido



Puntuación areolada con toro (vista superficial MEB) en leño de pino. Funcional (arriba) y aspirada (abajo)

(aspirada).

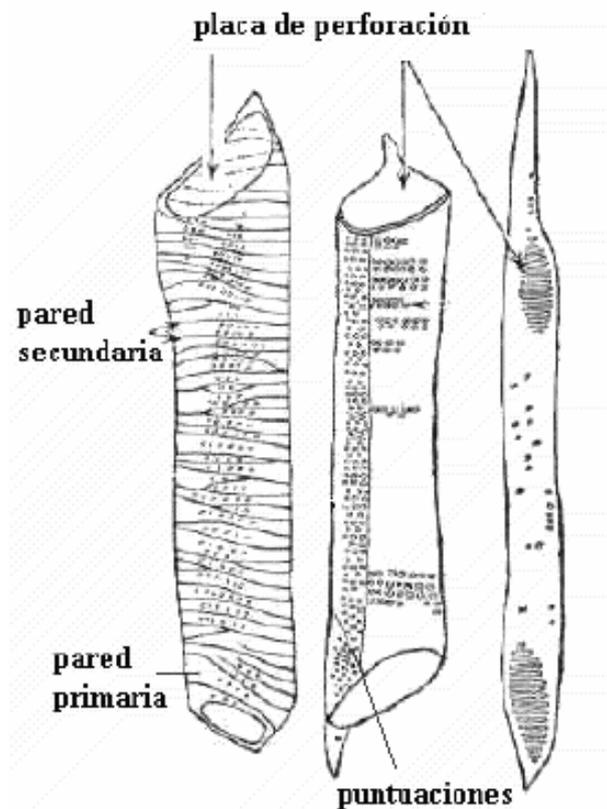
En algunas plantas hay excrecencias muy elaboradas sobre la cara interna de la aréola, y en este caso se habla de puntuación vestida u ornamentada. La superficie interna está cubierta de verrugas o protuberancias ramificadas. Son difíciles de distinguir con microscopio óptico, pero con MEB han sido encontradas en unas 30 familias, entre las que figuran Leguminosas, Mirtáceas, Crucíferas, Litráceas. El incremento de superficie causado por las ornamentaciones mejora la adhesión del agua a las paredes de los vasos, y previene la cavitación (formación de burbujas de aire o embolismos, catastróficos porque interrumpen el flujo de la columna de agua). Las puntuaciones vestidas son comunes en plantas que viven en áreas secas.

Generalmente las puntuaciones en las paredes de células adyacentes se corresponden en posición, es decir que se trata de dos puntuaciones enfrentadas que constituyen un par de puntuaciones. En este caso la membrana de cierre está constituida por la laminilla media compuesta. Si ambas puntuaciones son simples, tenemos un par de puntuaciones simples; si

son areoladas, tenemos un par de puntuaciones areoladas. Cuando una puntuación simple se enfrenta con una areolada, tenemos un **par de puntuaciones semiareolado**.

Perforaciones (en placas de perforación)

En estos tipos de comunicación intercelular, se interrumpe la pared primaria y laminilla media, además de la discontinuidad de pared secundaria. Se presenta en células de los tejidos de conducción, en los vasos del xilema, donde constituyen las placas de perforación.



MODIFICACIONES DE LA PARED CELULAR

Las modificaciones de la pared no afectan la apariencia de las células sino las propiedades físicas y químicas de las paredes. Las sustancias adicionales se depositan por incrustación o por adcrustación.

INCRUSTACIÓN (= intususcepción)

Es la intercalación de nuevas partículas entre las existentes en la pared. La celulosa es resistente a la tensión pero no aguanta la compresión. Esto se soluciona en las células de sostén mediante la incrustación de la matriz o fase amorfa con sustancias que la endurecen, por ejemplo: lignina y compuestos minerales.

Lignina. Es uno de los componentes más importantes de la pared secundaria, y después de la celulosa, el polímero vegetal más abundante. La pared secundaria tiene 2/3 de celulosa y 1/3 de lignina. Aumenta la resistencia mecánica. Pueden lignificarse paredes secundarias, primarias y laminilla media. Es un polímero de cuerpos fenólicos (monolignoles) que son exocitados por dictiosomas. Se entrelazan en una red tridimensional alrededor de las microfibrillas por la acción de las proteínas enzimáticas que se encuentran en la membrana plasmática. Se reconocen 3 tipos de lignina: en monocotiledóneas (alcohol p-cumarílico), en árboles planifolios - dicotiledóneas - (alcohol coniferílico y sinapílico) y en árboles aciculifolios - gimnospermas - y pteridófitas (alcohol coniferílico). Además la lignina tiene distinta composición en células de diferentes partes de la planta.

Compuestos minerales. Endurecen las paredes que pierden elasticidad y se vuelven frágiles. Los pelos de *Cucurbitaceae* y *Borraginaceae* tienen incrustaciones de Carbonato de Ca; la epidermis de gramíneas, ciperáceas y equisetáceas presenta silicatos.

ADCRUSTACIÓN (= aposición)

Las sustancias adicionales se depositan por aposición o acumulación de material, sobre la pared celular, capa a capa, por fuera o por dentro.

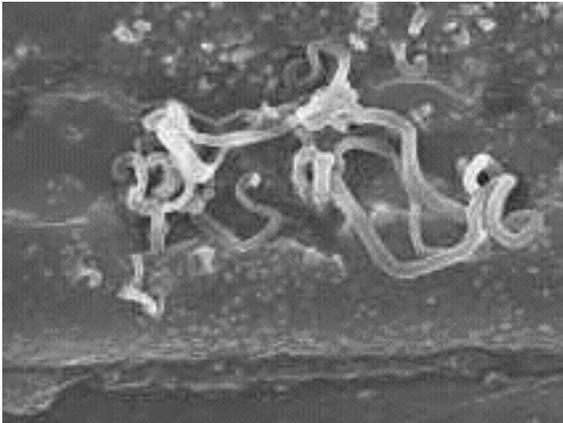
Calosa. Es un hidrato de carbono, beta glucano de molécula helicoidal, que se sintetiza en la membrana plasmática, se deposita o destruye con mucha rapidez siempre que sea necesario aislar temporariamente una o más células. Se encuentra en los plasmodesmos, en las placas cribosas del floema, rodeando las células madres del polen, en los tubos polínicos, en las células heridas. La calosa-sintasa es activada por el Calcio que penetra en la célula; posiblemente, el elevado nivel intracelular de iones Ca^{++} provoca una inversión del complejo de celulosa-sintasa en calosa-sintasa.

Cutina. Compuesto graso que se deposita sobre la pared externa de las células epidérmicas formando una capa llamada **cutícula**, delgada, continua e impermeable.

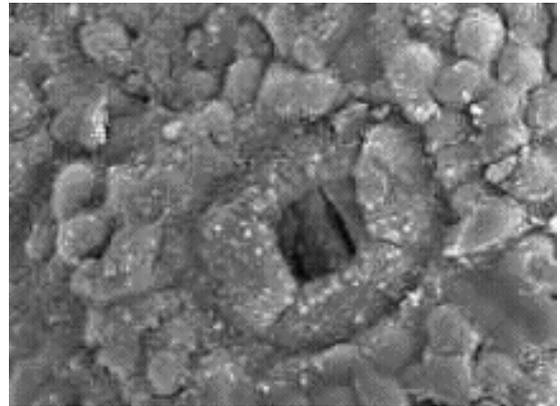
Suberina. Compuesto graso impermeable, un polímero insoluble, que se deposita por dentro de la pared primaria en finas laminillas que alternan con capas de cera. Se la encuentra en células de la peridermis que constituyen el súber o corcho. Los monómeros se forman en el retículo endoplasmático liso y son secretados por difusión (secreción écrina).

Ceras. Asociadas con suberina y cutina. En muchas frutas como uva y ciruela, y hojas como las de repollo se observan depósitos de cera que forman una película gris clara. Consta de cristales de cera bacilares o tubuliformes. En *Copernicia cerifera* la cantidad de cera de la epidermis de las hojas es tal que se comercializa: las hojas se raspan para obtener la cera de Carnaúba.

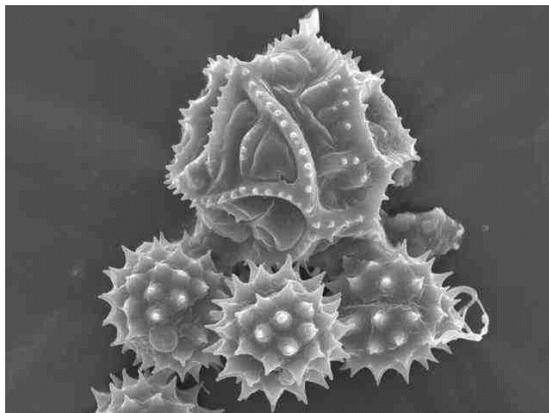
Esporopolenina. Químicamente muy resistente, sólo degradable por oxidación, protege el contenido de esporas y granos de polen. Está constituida por terpenos, aparentemente originados por polimerización de pigmentos carotenoides o sus ésteres.



Filamentos de cera sobre estoma de caña de azúcar



Epidermis de *Aloe* con ceras



Granos de polen corbicular (de las patas de las abejas melíferas)

BIBLIOGRAFÍA

- Berg, L. R.** 1997. Introductory Botany, Plants, People and the environment. Saunders College Publishing.
- Cassens D.L.** 1980. Vestured pits in the New World. *Pithecellobium* (sensu lato). IAWA BULL. 1(1-2): 59-64.
- De Robertis (h.) E.M.F; J.Hib & R. Ponzio.** 1996. Biología Celular y Molecular. Ed. El Ateneo.
- Dyson, R.D.** 1977. Principios de Biología Celular. Fondo Educativo Interamericano, S.A.
- Esau, K.** 1972. Anatomía vegetal. Ed. Omega, S.A.
- Esau, K.** 1982. Anatomía de las plantas con semilla. Editorial Hemisferio Sur.
- Fahn, A.** 1978. Anatomía Vegetal. H. Blume Ediciones.
- Mauseth, J.D.** 1988. Plant Anatomy. The Benjamin/Cummings Publishing Co., Inc.
- Mauseth, J.D.** 1991. Botany. An Introduction to Plant Biology. Saunders College Publishing.
- Moore, R.; W. Dennis Clark & K.R. Stern.** 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.
- Nultsch, W.** 1966. Botánica General. Editorial Norma.
- Raven P.H.; Evert R.F. & S.E.Eichhorn.** 1991. Biología de las Plantas, 2 vols. Ed. Reverté, S.A.
- Raven P.H.; Evert R.F. & S.E.Eichhorn.** 1992. Biology of Plants, 5th ed. Worth Publishers.
- Rost, T. L., M.G. Barbour, R.M. Thornton, T.E. Weier & C.R. Stocking.** 1979. Botany. A Brief Introduction To Plant Biology. John Wiley & Sons.
- Sheeler, P. & D.E. Bianchi.** 1980. Cell Biology: Structure, Biochemistry, and Function. John Wiley & Sons.
- Strasburger E. y col.** 1994. Tratado de Botánica, 8ª ed. castellana. Ediciones Omega S.A.