

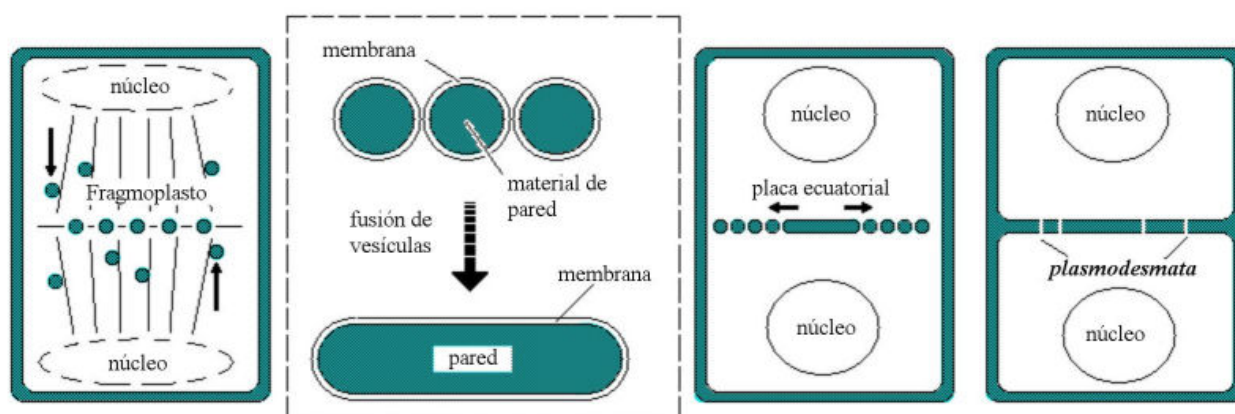
Las células vegetales, a diferencia de las células animales, están rodeadas de una pared celular que a pesar de ser, en la mayoría de las células, delgada es muy resistente mecánicamente.

Sin embargo, las paredes celulares no son exclusivas del Reino Planta. Las células procariotas de las eubacterias y arqueobacterias, así como las células eucariotas de algas protistas y hongos, están también rodeadas de paredes celulares.

La pared celular vegetal se consideró únicamente como una estructura que protege y soporta al material citoplasmático y nuclear que encierra. En la actualidad, sin embargo, parece evidente que la pared, y de forma particular la pared primaria, es un orgánulo metabólicamente activo. Como otros orgánulos celulares, la pared celular no es autónoma, por lo que se debe considerar su interrelación con el resto de la célula. La mayor parte de sus componentes son sintetizados intracelularmente. Su crecimiento y arquitectura están también dirigidos desde el protoplasma. Pero a su vez, ella limita y controla el crecimiento celular, interacciona de forma establecida con las células vecinas para estructurar los diferentes tejidos vegetales y constituye una barrera contra las lesiones o la infección. Por último, configura el soporte esquelético de todo el ser vegetal.

Origen de la Pared Celular

La formación de las nuevas paredes celulares empieza en la división celular: en las etapas finales de la anafase, cuando los dos conjuntos de cromosomas se desplazan a sus polos respectivos. Aparece entonces, una estructura especial en el plano ecuatorial denominada **FRAGMOPLASTO**. Esta zona tiene forma de barril, y está poblada de microtúbulos, más o menos paralelos y perpendiculares al plano de división celular.

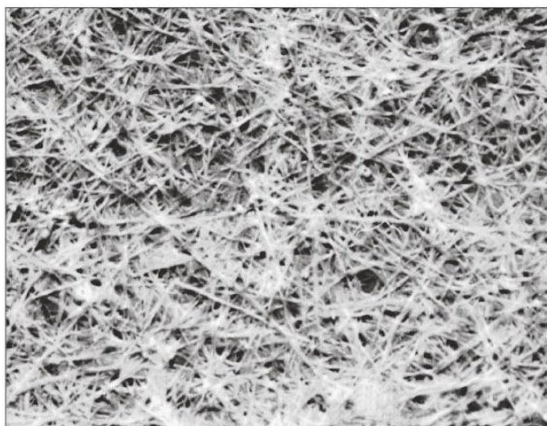
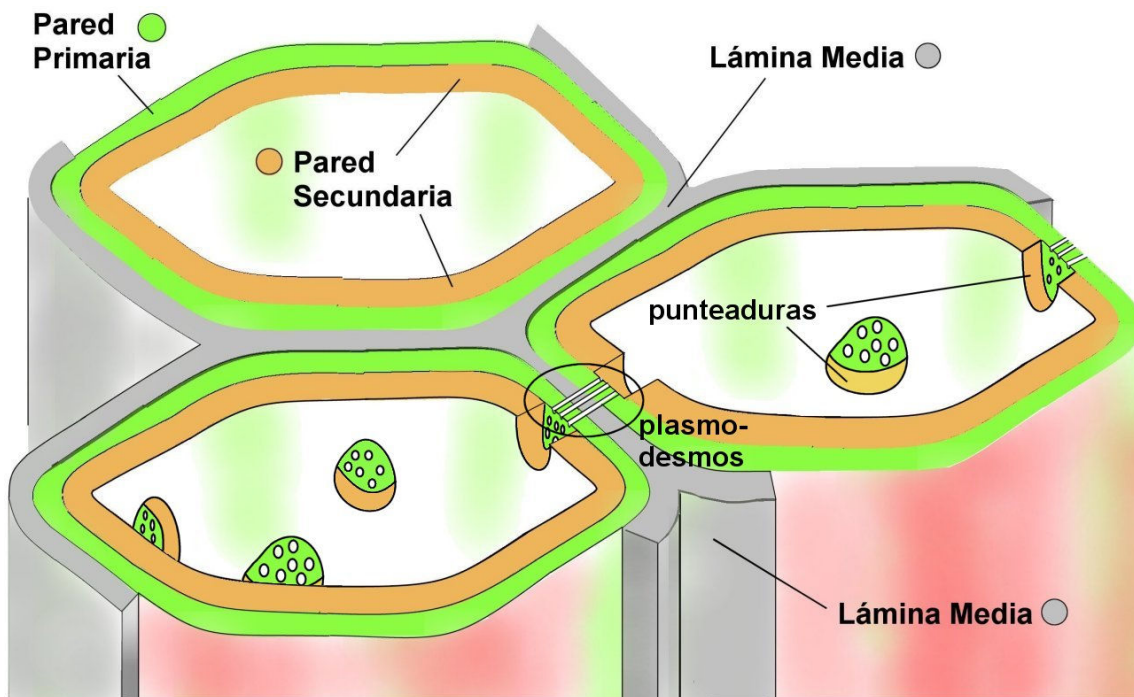


La **placa celular**, o **placa ecuatorial**, que constituye la forma originaria de la nueva pared celular se va ensamblando en el **fragmoplasto**. Esta placa celular va a formarse por fusión de pequeñas vesículas citoplásmicas de unos 100 nm de diámetro que contienen polisacáridos y proceden de los **dictiosomas** (cuerpos de Golgi) y del retículo endoplasmático. Las vesículas fusionadas van formando una lámina semisólida entre los dos protoplastos nuevos. Sus membranas originan el **plasmalemma** o membrana plasmática, mientras que su contenido forma la placa celular (el inicio de la **Lámina Media**) limitada en sus dos caras por las membranas de las células hijas. El proceso de

montaje se inicia en la zona media y se va extendiendo hacia los bordes; los microtúbulos son más numerosos en la zona marginal de la placa en extensión y se supone que dirigen el movimiento de las vesículas hacia la placa, ya sea formando canales o creando fuerzas contráctiles que llevan las vesículas a sus lugares de ensamblaje.

En algunos puntos de la pared celular consolidada persisten las conexiones protoplasmáticas entre las dos células hijas. Tienen un diámetro de unos 400 nm y se originan, probablemente, por la fusión incompleta de la lámina de vesículas. Estas conexiones intercelulares se denominan plasmodesmos (en latín, singular: *plasmodesma*, plur.: *plasmodesmata*).

El proceso de consolidación empieza incluso antes de que la placa celular haya alcanzado los márgenes de la pared. Se depositan nuevos materiales procedentes de vesículas de Golgi a ambos lados de la placa, que consisten esencialmente en polisacáridos no celulósicos y constituyen la **Lámina Media** (en latín, *lamella media*).



Pared Primaria



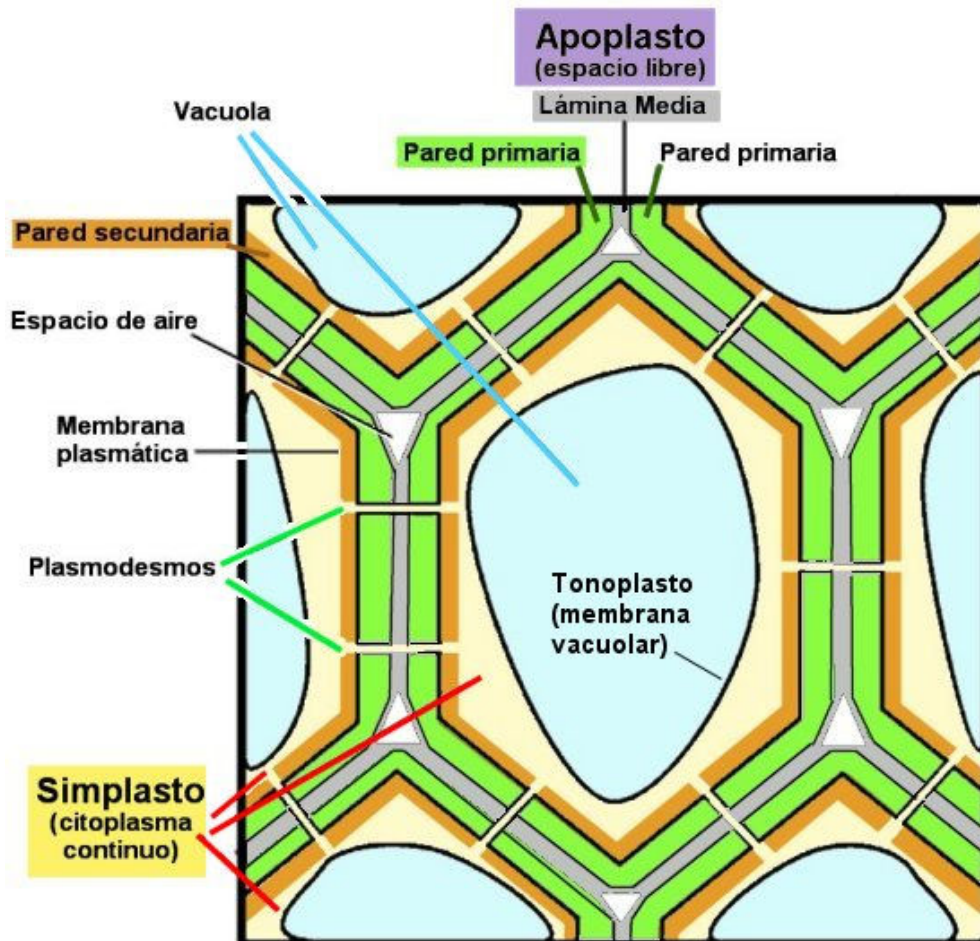
Pared Secundaria

Aún en estas etapas iniciales de la formación de la pared, se incorpora algo de celulosa, que aparece como una birrefringencia débil cuando se observa en el microscopio de luz polarizada.

En estos estados la pared celular posee ya, indudablemente, una cierta resistencia mecánica, pero no es una estructura rígida. Esto le permite acomodarse a un incremento de tamaño de la célula vegetal.

Se dice que una pared es **PRIMARIA** mientras la célula continúa creciendo y aumentando de volumen. Cuando el crecimiento se detiene, la pared celular comienza a engrosarse, mediante procesos de aposición por capas de nuevos materiales sobre la pared Primaria. De esta manera se originará la **PARED SECUNDARIA**, que difiere, en aspectos estructurales, mecánicos y químicos de la pared Primaria.

Hay que tener presente que, en su génesis, la pared celular crece (es "excretada", por decirlo de una manera gráfica) desde el citoplasma de la célula vegetal hacia afuera : La **lámina media** es la capa que primero se crea y, por ello, es la **más externa**; la **pared primaria** es **intermedia** y por último se genera la **pared secundaria**, que es la **capa más interna** y cercana al citoplasma vivo que promueve su síntesis. En algunos casos, una célula vegetal concreta tiene como única misión el formar paredes secundarias muy gruesas y rígidas: la célula muere al final de este proceso; por ejemplo, en el tejido conductor de xilema -el citoplasma se desintegra y deja tubos conductores huecos-. También ocurre algo similar durante la formación de las fibras de esclerénquima, caracterizadas por su gran flexibilidad y resistencia mecánica.



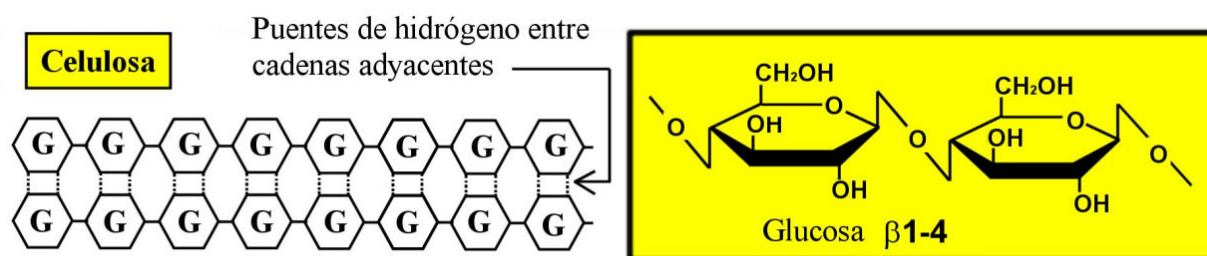
La **Pared Secundaria** está compuesta, normalmente, por capas bien diferenciadas, caracterizadas por la orientación paralela de sus microfibrillas de celulosa. Esta pared reforzada da a la célula vegetal su forma y tamaño definitivos, constituyendo además el soporte mecánico de un vegetal. Tiene también importancia comercial, ya que es el principal componente de la madera, fibras textiles e industriales naturales, papel, corcho, etc...

Composición de las paredes celulares

La pared primaria está compuesta, fundamentalmente, por polisacáridos, algo de proteína y pequeñas cantidades de lípidos y nucleótidos. Los lípidos y nucleótidos no parecen formar parte estructural de la pared primaria, pero se hallan presentes porque participan activamente en la biosíntesis de los compuestos anteriores.

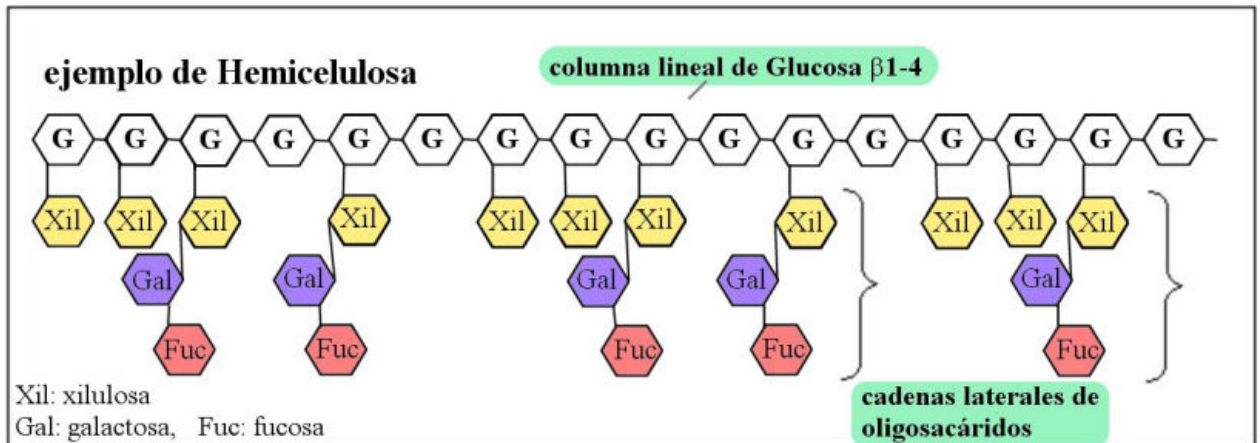
Los primeros estudios sobre la composición química de la pared primaria se realizaron por solubilización e hidrólisis de sus constituyentes, mediante bases y ácidos fuertes. Se identificaron varias fracciones caracterizadas por su distinta solubilidad, según fuese la naturaleza del proceso de extracción: **celulosa**, **hemicelulosas** y polisacárido péctico o **pectina**. También se detectaron algunas cantidades de **proteína**.

La composición de la **celulosa** es de sobra conocida: cadenas lineales de glucosa unidos por enlaces β -1-4.

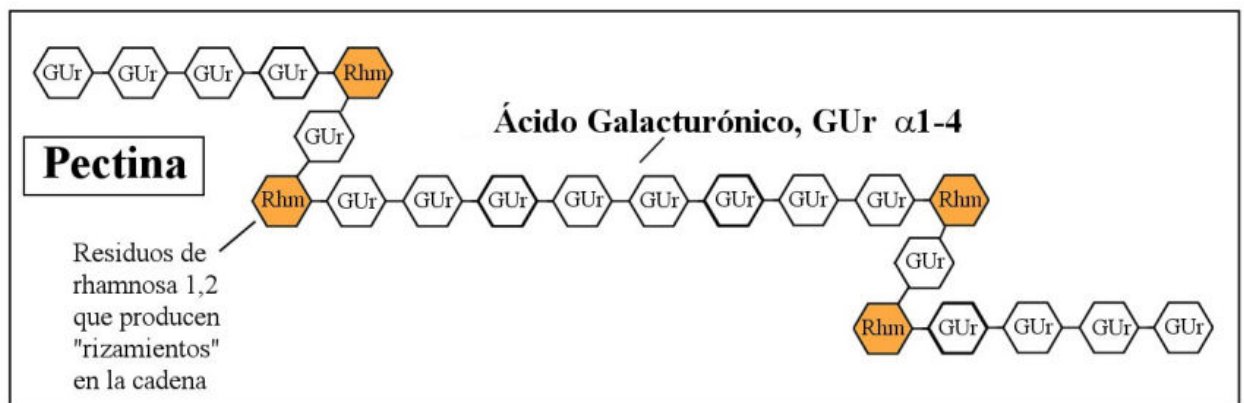
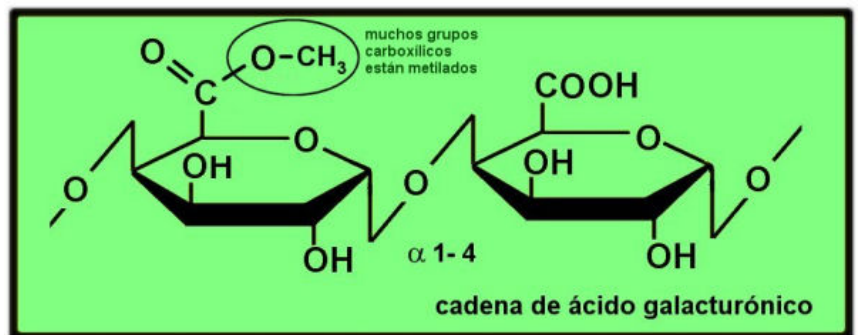


Las **hemicelulosas** están constituidas por D-glucosa, D-galactosa, D-manosa, D-xilosa, D-arabinosa, L-rhamnosa y L-fucosa.

- La glucosa, galactosa y manosa son hexosas.
- La xilosa y arabinosa son pentosas. La xilulosa es isómero de la xilosa.
- Y la rhamnosa y la fucosa son desoxihexosas correspondientes a la manosa y galactosa respectivamente.



Las **pectinas** están formadas, de forma mayoritaria, por **ácidos galacturónicos** en cadenas lineales, que efectúan enlaces entre ellas mediante iones calcio o magnesio. En los procedimientos de extracción de pectina se utilizan quelantes de estos metales, como oxalatos, EDTA... Las pectinas son los constituyentes de la **Lámina Media** y una forma de disgregar las células vegetales consiste en atacar esta Lámina Media, que es el adhesivo y cementante elástico entre las células, con agentes quelantes de calcio-magnesio y pectinasas (por ejemplo, las pectinasas de caracol).



La **PARED PRIMARIA** tiene una composición muy variable en distintos tejidos y especies vegetales, pero, como indicación, se puede decir que está compuesta de aproximadamente (en peso seco):

- 9-25% de celulosa,
- 25-50% de hemicelulosas,
- 10-35% de pectinas,
- Con alrededor de 1-10% de proteína estructural.

La pared primaria contiene también mucha agua, que está localizada esencialmente en la **matriz** (hemicelulosas, pectinas, y proteína estructural). La matriz sería agua en un 75 - 80%.

- Las **pectinas** forman una especie de gel en el que se hallan embebidas las mallas de hemicelulosas y celulosas.
- No se conoce el papel preciso de las **proteínas estructurales**. Se supone que funcionan aumentando la resistencia mecánica de la pared celular.
- Las **microfibrillas de celulosa** son estructuras relativamente rígidas, que constituyen la base estructural de la pared celular. Las cadenas individuales de celulosa actúan unidas entre ellas, a veces con una alineación muy próxima, formando estructuras de características cristalinas o paracristalinas.
- Las **hemicelulosas** son polisacáridos flexibles que se unen a las microfibrillas de celulosa de manera lateral y cruzada, formando una cohesión entre las microfibrillas; también pueden actuar con un efecto de envoltura, para evitar que haya un contacto y roce directo entre las microfibrillas.

Biosíntesis de las macromoléculas de la pared celular

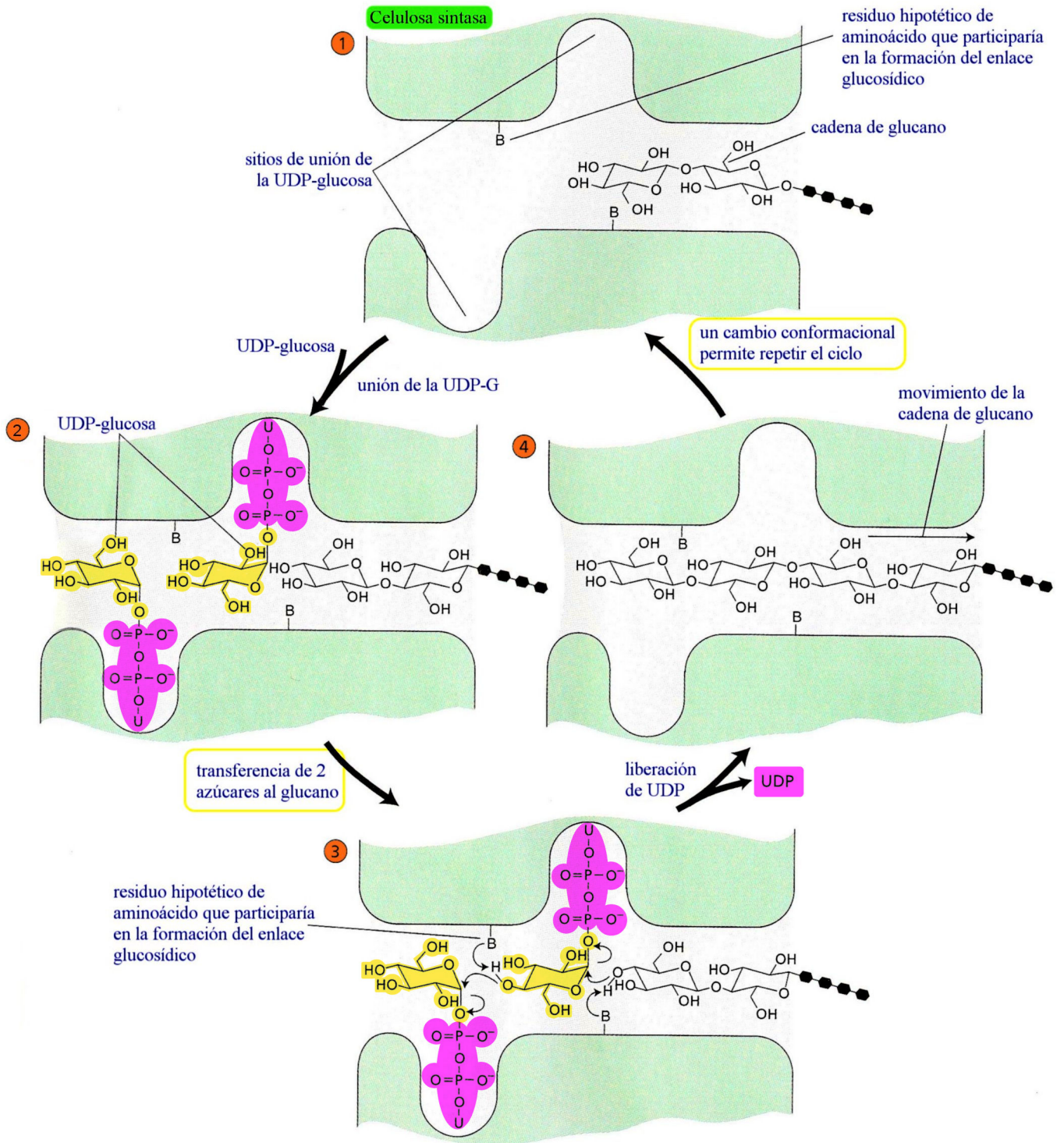
Las microfibrillas de celulosa están formadas por cadenas lineales de glucosa con enlace β 1-4 (su **disacárido** se denomina **celobiosa**). Las cadenas lineales de glucano β 1-4 se componen de 2.000 a 25.000 glucosas (de 1 a 5 μm de longitud).

Las microfibrillas de celulosa más finas estarían compuestas de 20-40 cadenas lineales de glucano β 1-4, dispuestas en regiones muy ordenadas (cristalinas) y otras menos ordenadas (amorfas). Las cadenas lineales discurren más o menos en paralelo y están estabilizadas por enlaces no covalentes, haciendo que la microfibrilla tenga unas propiedades mecánicas excelentes (una tenacidad semejante a la del acero). La celulosa es, además, insoluble, muy estable químicamente y bastante resistente al ataque enzimático.

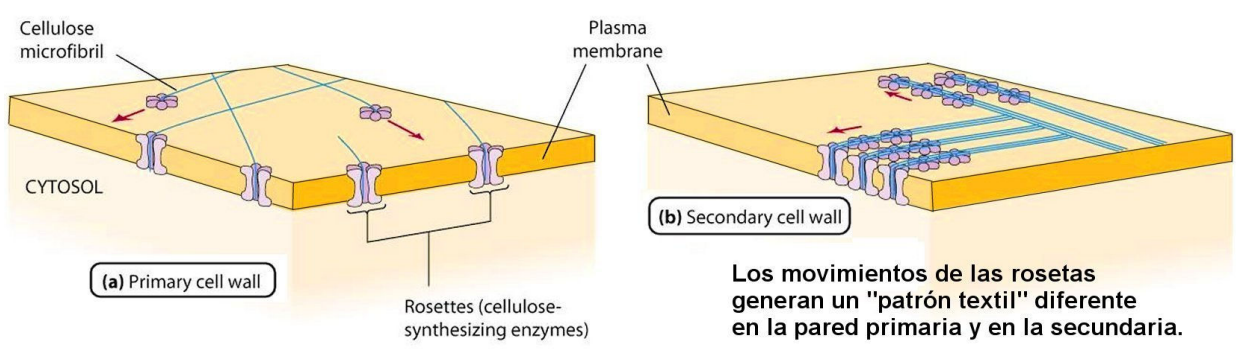
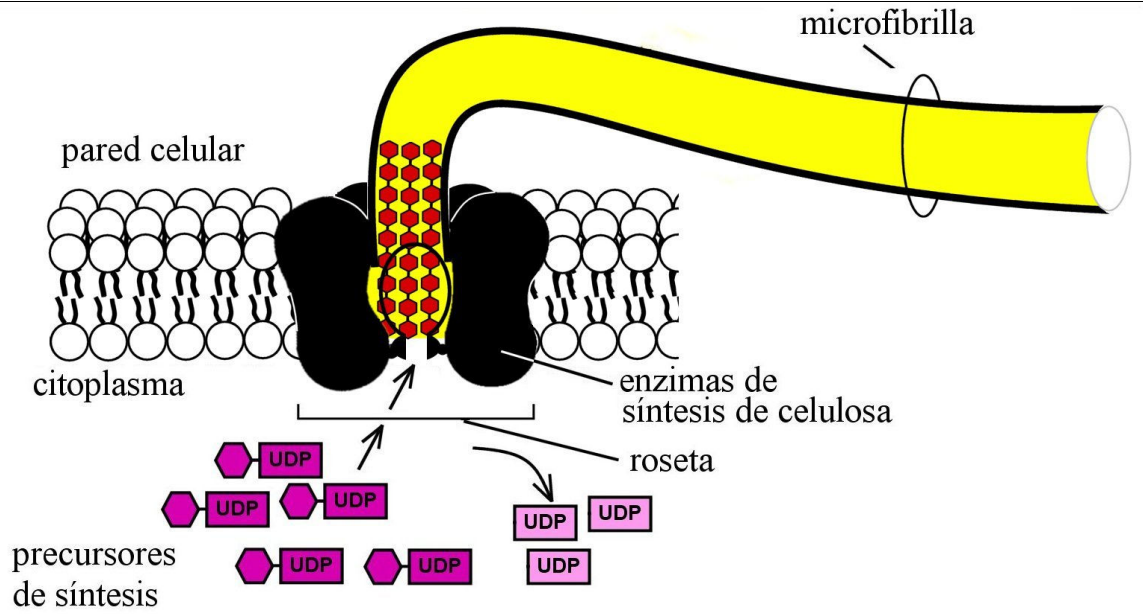
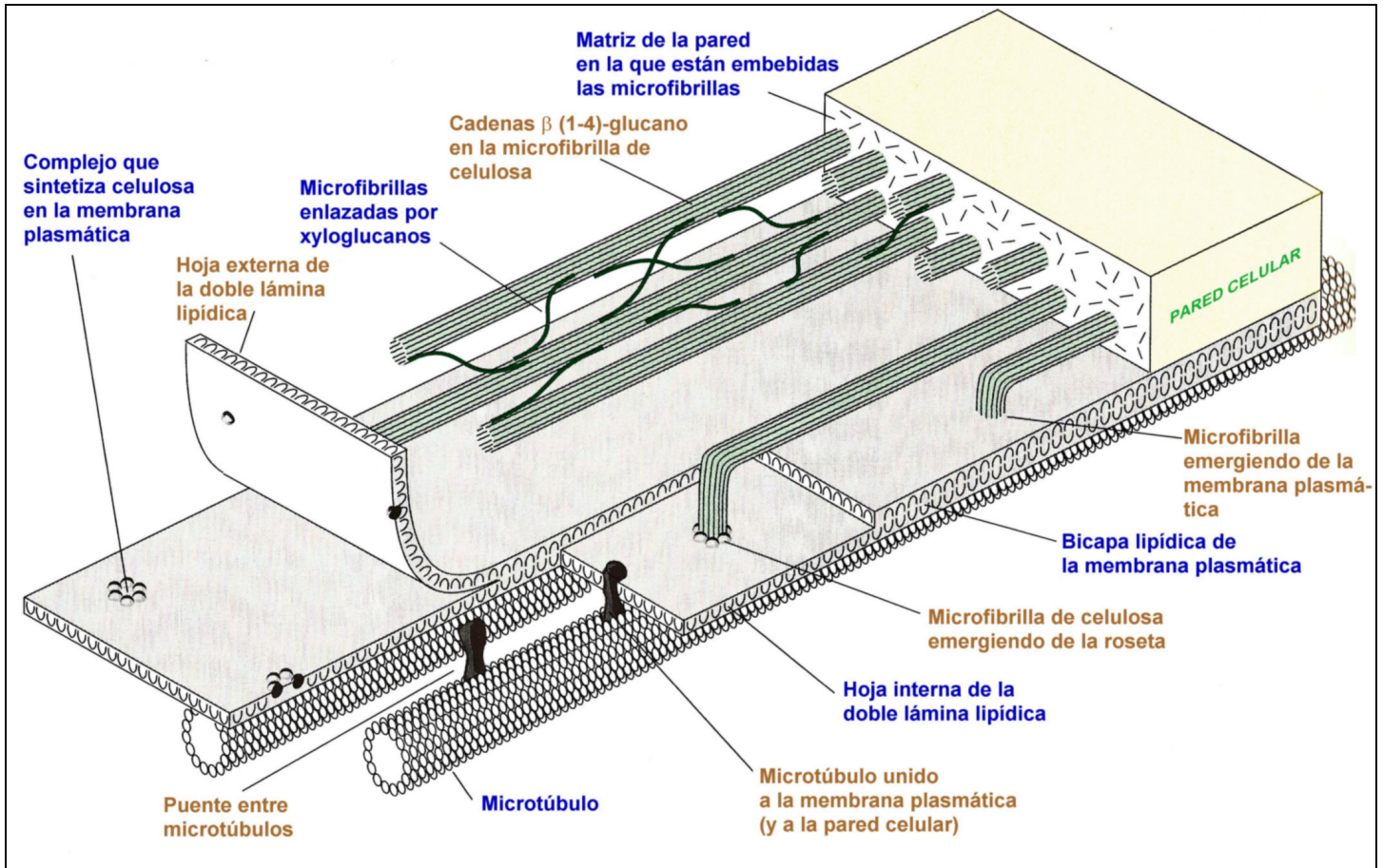
Las imágenes de microscopio electrónico sugieren que las microfibrillas de celulosa son sintetizadas por complejos proteicos grandes y ordenados (**rosetas en partícula**, *particle rosettes*) que se supone que constan de muchas unidades de **celulosa sintasa**, la enzima que sintetiza las cadenas lineales de glucano β 1-4.

La **celulosa sintasa** transfiere glucosa de un nucleótido dador con enlaces fosfato ricos en energía (UDP-glucosa, Uridin difosfato D-glucosa) a la cadena lineal que se está formando. Algunas evidencias sugieren que la fuente original de glucosa sería la sacarosa. A las rosetas se asociarían unidades de **sacarosa sintasa**, que actuarían degradando sacarosa, liberándose fructosa y pasando la glucosa a la **celulosa sintasa**.

La **celulosa sintasa** tendría dos centros de unión de UDP-G que actuarían formando cada vez dos enlaces β 1-4 y alargando la cadena en dos unidades de glucosa (celobiosa).



Además, se supone que las rosetas están dirigidas por microtúbulos próximos a la membrana plasmática y que son guiadas por éstos para depositar microfibrillas en el exterior de la membrana.



Los **polisacáridos de la matriz** son sintetizados en el aparato de Golgi y se incorporan a la pared celular por exocitosis de las vesículas diminutas. Las enzimas responsables de la síntesis son **glicosiltransferasas de polisacáridos azúcar-nucleótido** (*sugar-nucleotide polysaccharide glycosyltransferases*) que transfieren monosacáridos de azúcar-nucleótidos al extremo terminal en alargamiento de la cadena del polisacárido.

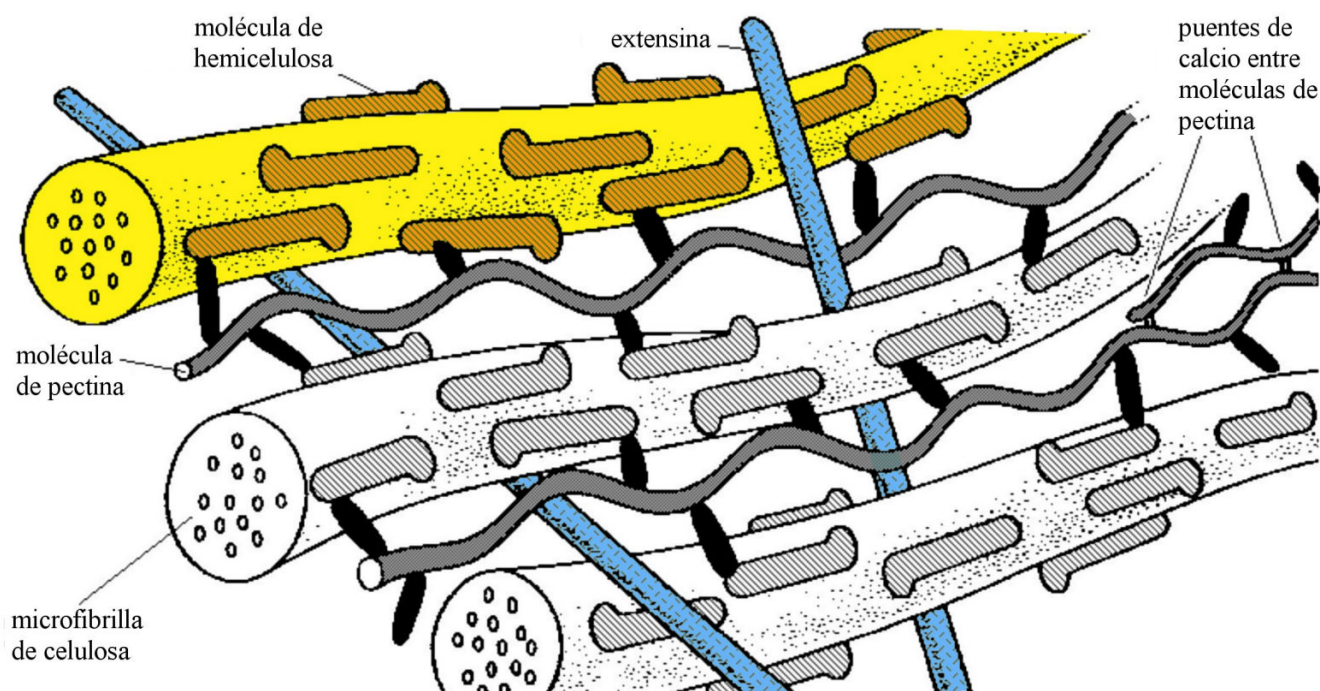
Al contrario de las microfibrillas de celulosa, que tienen una estructura muy ordenada (cuasi-cristalina), la matriz de polisacáridos se describe como amorfa. Los polisacáridos de la matriz están ramificados y muy poco ordenados.

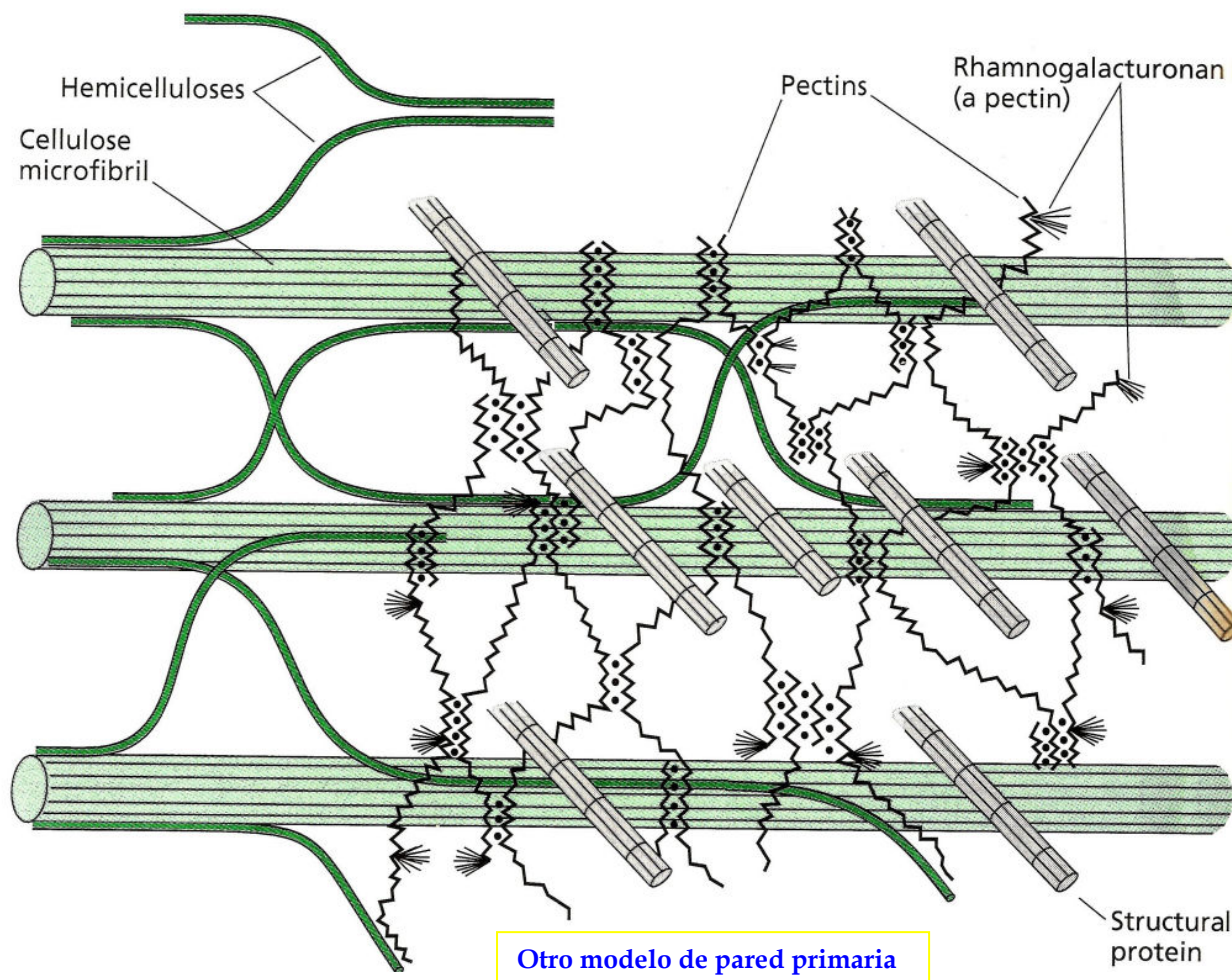
Entre las **hemicelulosas** aparecen con mucha frecuencia los **xiloglucanos** (un polisacárido ramificado, donde el **eje vertebral** es una cadena de glucano β 1-4 y donde hay ramificaciones con cadenas cortas de xilosa, xilulosa, galactosa y a veces una fucosa terminal). También suelen aparecer otros polisacáridos importantes como xilanos: arabinoxilano, glucuronoxilano y glucomananos.

Las **pectinas** aparecen como polisacáridos ramificados complejos, como el rhamnogalacturonano, el homogalacturonano, los arabinanos y los arabinogalactanos. Las pectinas tienen grupos carboxílicos con carga negativa (por los restos de ácidos galacturónico y glucurónico) que pueden unirse entre dos cadenas próximas a cationes calcio Ca^{2+} o Mg^{2+} por medio de enlaces iónicos. De esta forma, se originan agregados de pectato cálcico que estabilizan las cadenas ramificadas de las pectinas y tienen una consistencia gelatinosa.

Pared Primaria

La pared primaria no está laminada, sino que consiste en fibras poco empaquetadas y con orientación dispersa, en forma de malla laxa.





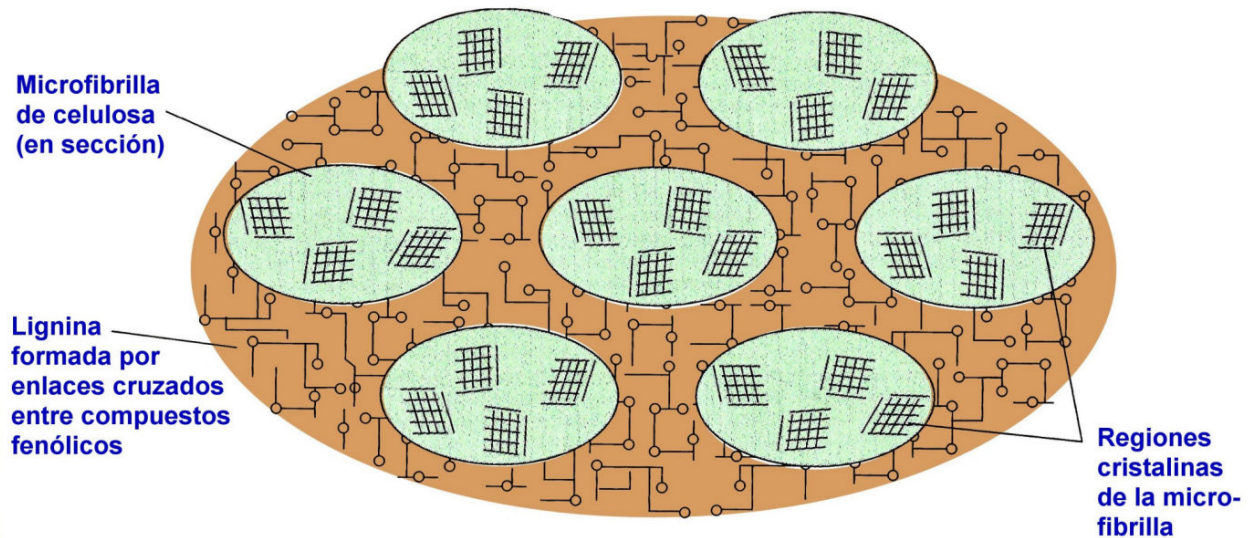
El contenido de lignina es generalmente muy bajo o ausente en pared primaria y la relajación de la malla de microfibrillas y matriz permite la elongación celular y el crecimiento de las células jóvenes. Por una parte, hay una relajación de los enlaces entre los componentes de la pared primaria (se conoce muy bien el efecto de las auxinas que liberan protones al exterior de la célula y relajan los enlaces: **crecimiento ácido**), pero además se necesita que la célula vegetal tenga una presión de turgencia que deforme la pared primaria.

Pared secundaria

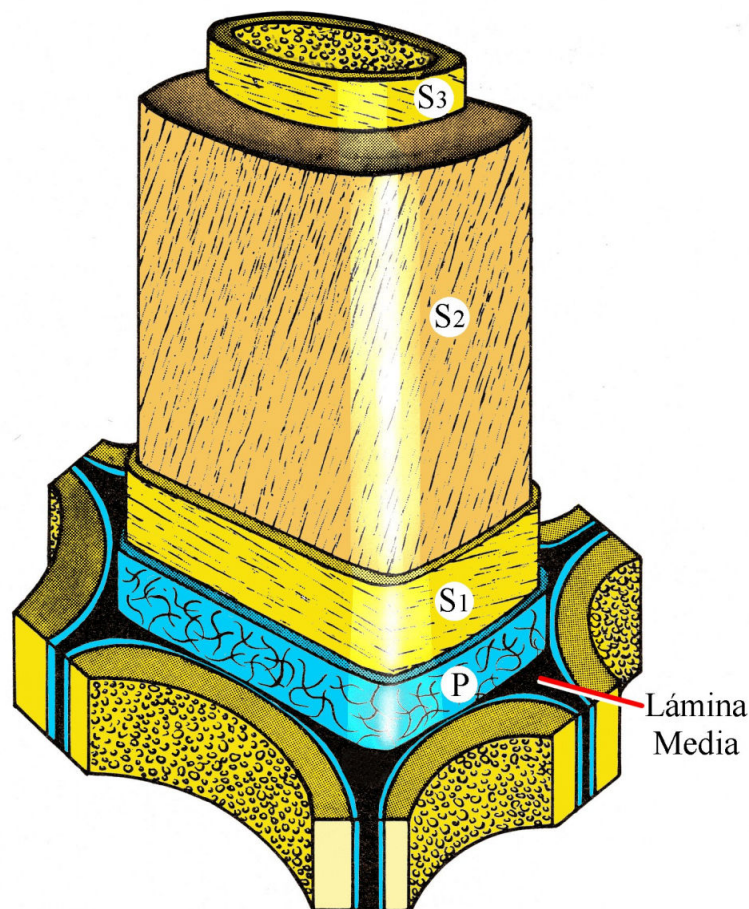
La pared secundaria se forma después de que la célula ha terminado su crecimiento. La pared secundaria tiene una composición más constante que la primaria y estará constituida por:

- 41-45 % de celulosa
- 30 % de hemicelulosas
- 22-28 % de ligninas.

Los valores más notables son los de **lignina** (un polímero fenólico que forma enlaces cruzados entre las microfibrillas de celulosa).

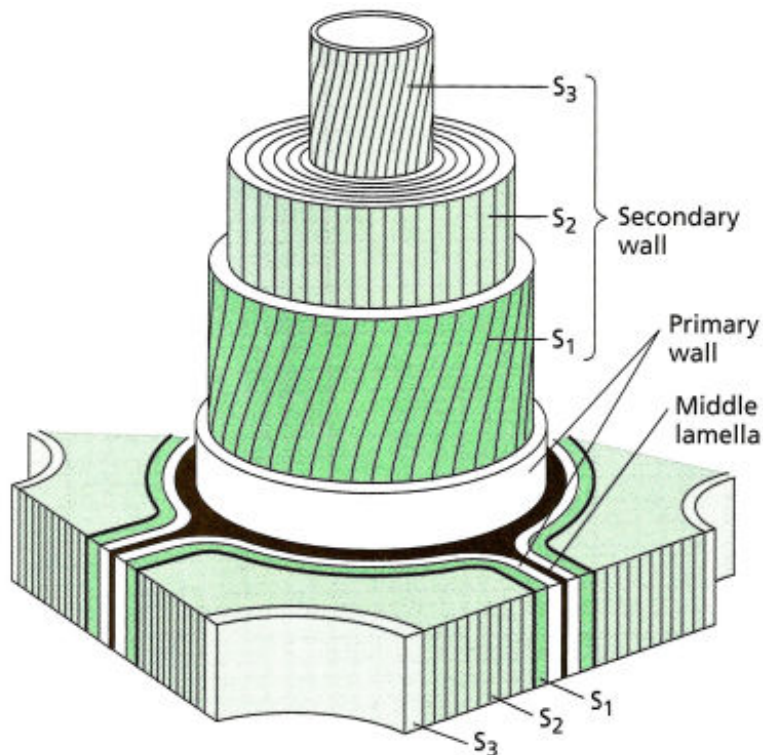


La pared secundaria se deposita en 3 capas (designadas S₁, S₂ y S₃) sobre la pared primaria hacia el interior (el lumen de la célula) y está formada de componentes fibrilares (la celulosa) y de sustancias incrustadas (fundamentalmente ligninas, pero también hemicelulosas, pectina y pequeñas cantidades de proteínas y lípidos).

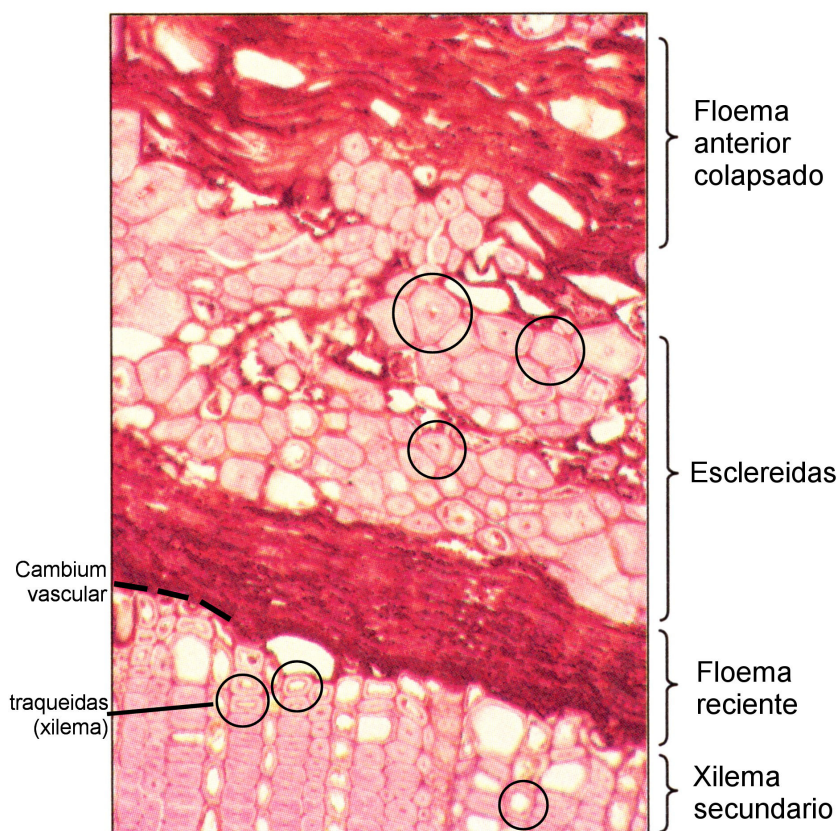


Las microfibrillas de celulosa se depositan por deposición sucesiva de capa sobre capa (**aposisión** o yuxtaposición), mientras que la lignina y otras sustancias incrustadas se depositan en la malla de microfibrillas de celulosa por **intususcepción** (interposición de sustancias nuevas entre las ya existentes).

La cantidad de lignificación varía entre grupos vegetales y especies. Las traqueidas maduras en Gimnospermas y los vasos de Angiospermas están muy lignificados, pero las fibrotraqueidas y fibras libriformes (fibra leñosa) de las angiospermas muestran poca deposición de lignina.



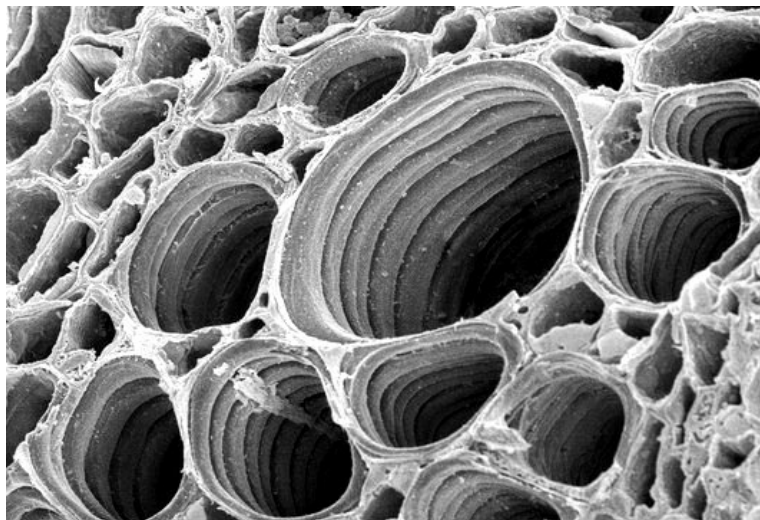
Al contrario que la mayoría de las células del xilema, que desarrollan paredes gruesas y bastante lignificadas, las células del floema desarrollan pared secundaria bastante gruesa, pero sin lignificar (la pared es deformable, blanda); y eventualmente colapsan o resultan muy distorsionadas con el crecimiento secundario de años sucesivos (por ello, a simple vista no se observan anillos de crecimiento en el floema de las plantas leñosas, mientras que los de xilema - anillos anuales del tronco- son muy evidentes, al menos en leñosas de clima templado).



En el tejido floemático siempre aparecen refuerzos de fibras de esclerénquima, cuya función es la de

protegerlo mecánicamente: las fibras de floema son muy flexibles y resistentes.

El desarrollo de paredes secundarias en los elementos conductores del **xilema** (traqueidas y tráqueas –o elementos de los vasos–), en las fibras y tejidos de **esclerénquima** y en las células vivas de **colénquima** es muy grande. En el xilema, en los elementos de los vasos o tráqueas de plantas herbáceas y sobre todo en leñosas, se observan paredes secundarias muy lignificadas y que presentan muchos rebordes, estructuras y anillos de refuerzo, junto a punteaduras (se denominan, por ello, tráqueas ornamentadas o esculpidas).



Xilema con tráqueas (elementos de los vasos).

En el caso de los elementos conductores de xilema las paredes secundarias deben ser muy resistentes mecánicamente para evitar que el lumen del elemento conductor se colapse **hacia adentro**, ya que la savia de xilema circula a **presión muy negativa**, es decir, en succión o tensión hacia el interior. Un ejemplo sencillo para entenderlo: si sorbemos con mucha fuerza una bebida con una pajita endeble, ésta tenderá a aplastarse o colapsarse, disminuyendo la sección del tubo y haciendo más difícil el proceso de succión.

En cambio, en el floema el problema mecánico es **opuesto**: hay una presión hidrostática **positiva muy alta** y las paredes deben ser flexibles y resistentes para contener esta presión **hacia fuera** (y evitar que revienten las “tuberías de floema” llenas de savia azucarada).