

IV. PARED CELULAR

La pared celular es un componente típico de la célula vegetal. Debido a la presencia de paredes, la distensión del protoplasto por la vacuola osmóticamente activa está restringida, y el tamaño y la forma de la célula se estabilizan en la madurez. El tipo de paredes celulares determina la textura de un tejido. En los tejidos periféricos las paredes celulares contienen materiales que protegen a las células subyacentes de la desecación. Las paredes sirven como sostén mecánico a los órganos de las plantas, especialmente las paredes gruesas y rígidas. Las paredes celulares obran sobre actividades tan importantes de los tejidos vegetales como son la absorción, la transpiración, el traslado y la secreción.

LOS COMPONENTES MACROMOLECULARES Y SU ORGANIZACION EN LA PARED

El compuesto principal de las paredes de las células vegetales es la *celulosa*, un polisacárido de fórmula empírica $(C_6H_{10}O_5)_n$. Sus moléculas son cadenas lineales de glucosa, que pueden alcanzar cuatro micras de largo. En la pared celular, la celulosa está asociada con otros polisacáridos, las *hemicelulosas* y las *sustancias pécticas* (compuestos poliurónicos). La *lignina*, un polímero de unidades fenilpropanoide, incrusta las paredes de muchos tipos de células. La lignina es una sustancia heterogénea compleja que imparte rigidez a la pared celular.²⁰ Muchas otras sustancias, orgánicas e inorgánicas, así co-

mo el agua están presentes en las paredes celulares en cantidades que varían según la naturaleza de la célula. Entre las sustancias orgánicas, la *cutina*, la *suberina*, y las *ceras* son sustancias grasas que se encuentran más frecuentemente en la superficie de los tejidos protectores de la planta: la cutina en la epidermis, la suberina en el tejido protector secundario, el súber (telema). Las ceras aparecen en combinación con la cutina y suberina y también en la superficie de la *cutícula*, es decir, la capa de cutina que cubre la pared externa de la epidermis.

La arquitectura de la pared celular está en gran parte determinada por la celulosa. Este hidrato de carbono forma el marco interpenetrado por la *matriz* constituida por los hidratos de carbono no celulósicos. Algunas hemicelulosas parecen servir como importante nexo entre los polímeros no celulósicos y la celulosa.¹² Las sustancias incrustantes, tales como lignina o suberina, se depositan en la matriz. Según un estudio con microscopía electrónica, en el cual se identificó la lignina por su reacción selectiva frente al fijador permanganato de potasio, el compuesto parecía llenar los espacios dentro del marco fibrilar de celulosa.¹¹ Mientras se deposita, la lignina se une químicamente con los polisacáridos.⁷ El marco celulósico es un sistema de fibrillas formado por moléculas de celulosa (fig. 4.1). Las fibrillas son de diferente magnitud. Las más grandes son visibles con un microscopio óptico; se llaman *macrofibrillas*. Con un microscopio electrónico, estas fibrillas se resuel-

ven en *microfibrillas* de aproximadamente 100 \AA^{22} (fig. 4.2). Con el aumento en el poder de resolución de los microscopios electrónicos se ven fibrillas más y más pequeñas que se describen como subunidades de la microfibrilla.¹⁰ Las microfibrillas muestran una configuración similar a un tejido denso cuando se observan con microscopio electrónico. Este aspecto es causado en parte por la deshidratación de las

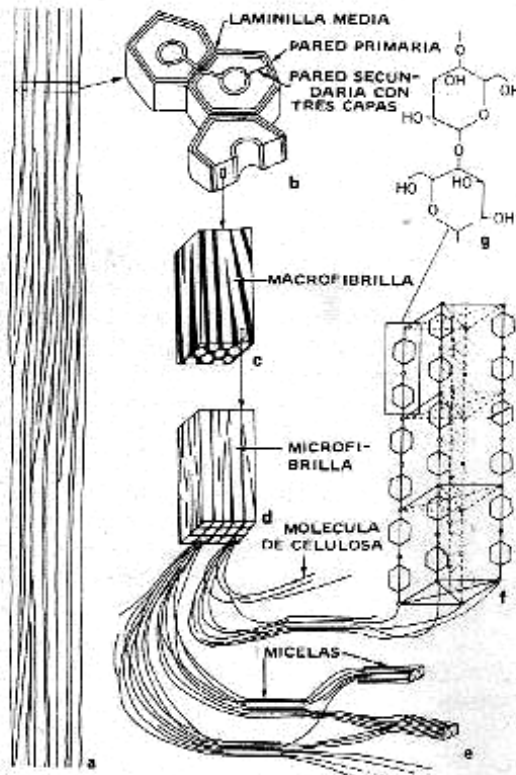


Figura 4.1. Estructura detallada de las paredes celulares. *a*, cordón de fibras. *b*, corte transversal de fibras mostrando la disposición en capas: una capa de pared primaria y tres capas de pared secundaria. *c*, fragmento de la capa media de la pared secundaria mostrando las macrofibrillas (en blanco) de celulosa y los espacios interfibrilares (en negro), que están llenos de materiales no celulósicos. *d*, fragmento de una macrofibrilla mostrando las microfibrillas (en blanco), que pueden verse en las micrografías electrónicas (fig. 4.2). Los espacios entre las microfibrillas se disponen ordenadamente. Estas partes son las micelas. *f*, fragmento de una micela mostrando partes de las cadenas de moléculas de celulosa dispuestas en un enrejado espacial. *g*, dos residuos de glucosa conectados por un átomo de oxígeno - un fragmento de una molécula de celulosa.

paredes durante la preparación para la microscopía (fig. 4.2). En las paredes de los tejidos frescos, las microfibrillas están muy separadas entre sí.

La celulosa tiene propiedades cristalinas a causa de la disposición ordenada de las moléculas de celulosa en las microfibrillas. Dicha disposición está restringida a las partes de las microfibrillas conocidas como *micelas* (fig. 4.1). Las cadenas de glucosa, menos regularmente dispuestas, aparecen entre las micelas y alrededor de ellas y constituyen las regiones paracristalinas de la microfibrilla. La estructura cristalina de la celulosa hace que la pared de la célula sea anisótropa y por consiguiente con doble refracción (birrefringente) cuando se mira con luz polarizada (fig. 4.3).

Aunque la pared de la célula puede considerarse como un producto ergástico del protoplasma, mantiene una estrecha relación con el citoplasma. Se sabe que entre los constituyentes de las paredes primarias figuran ciertas proteínas que contienen un raro aminoácido, la hidroxiprolina.¹³ Se ve que las proteínas y los polisacáridos de la pared forman una glucoproteína por uniones covalentes. Se ha encontrado que el aumento de la cantidad de este componente en la pared tiene una relación causal con el cese del crecimiento en extensión de las paredes.²⁷

Las paredes celulares contienen enzimas que podrían tener que ver con la síntesis, transferencia e hidrólisis de las macromoléculas de la pared celular, así como con una modificación de los metabolitos extracelulares que facilita el transporte de aquellos metabolitos hacia el interior de la célula. La localización citoquímica de las enzimas en las paredes celulares fue exitosa en técnicas para la fosfatasa ácida⁹ y la peroxidasa.⁸

CAPAS DE LA PARED CELULAR

El método de crecimiento de la pared celular, la cantidad de este crecimiento, y la disposición de las microfibrillas en los incrementos sucesivos de la pared producen una estratificación más o menos pronunciada. Cada protoplasto forma su pared de afuera hacia adentro de mo-

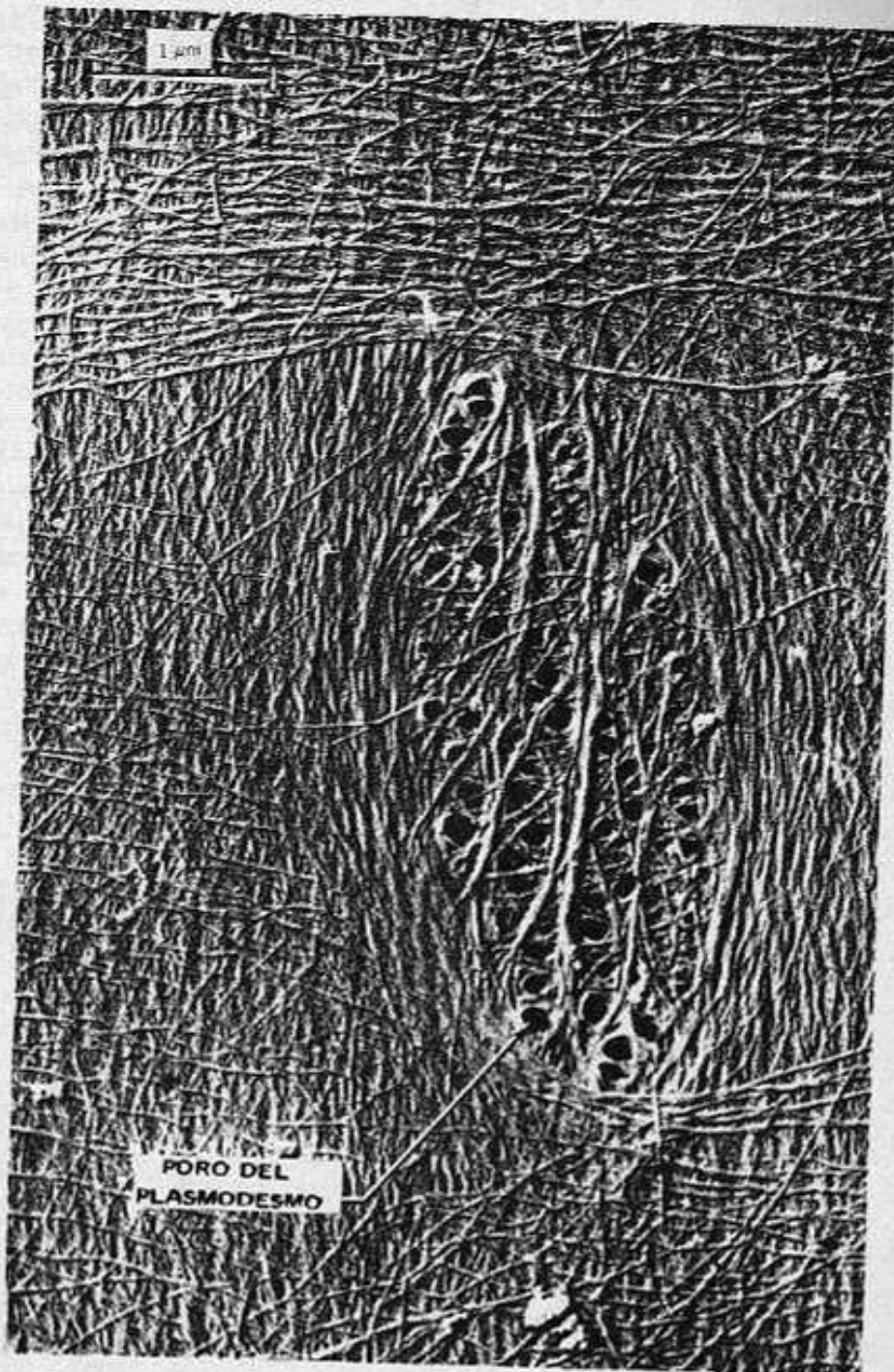


Figura 4.2. Micrografía electrónica de la pared primaria de una célula parenquimática del coleóptilo de *Avena*. El eje longitudinal de la célula estaba en la dirección de la escala de 1 μ m. Las microfibrillas con orientación paralela están en uno de los ángulos de la célula. En otras partes las microfibrillas están menos definidamente orientadas. Los poros de los plasmodesmos se agrupan en un área oval - una puntuación primordial. (De H. Böhmer. Untersuchungen über das Wachstum und den Feinbau der Zellwände in der *Avena-Koleoptile*, *Planta* 50: 461-497, 1958.)

do que la capa más vieja de una pared dada está en la posición más externa de la célula; la más reciente está en la posición más interna, junto al protoplasto. Las primeras capas que se forman constituyen la *pared primaria*. En muchos tipos celulares se depositan capas adicionales; éstas forman la *pared secundaria* (fig. 4.7).

La zona en que se unen las paredes primarias de dos células contiguas se llama *laminilla media* (también *laminilla intercelular* y *sustancia intercelular*). La microscopía electrónica rara vez pone de manifiesto la laminilla media como una capa bien delimitada excepto junto a los ángulos de las células donde el material intercelular es más abundante (fig. 4.4). El reconocimiento de la laminilla media se basa fundamentalmente en técnicas microquímicas y de maceración. La laminilla media es de naturaleza principalmente péctica, pero a menudo, en las células más viejas, se lignifica.

En las células de la madera con paredes gruesas, la pared secundaria frecuentemente consiste de tres capas principales (figs. 4.1 y 4.5) comenzando con la más externa, estas capas se denominan S_1 , S_2 y S_3 . La capa S_2 es la más gruesa. La capa S_3 puede ser muy delgada o faltar enteramente. Algunos anatomistas especializados en el estudio de maderas consideran la capa S_3 suficientemente diferente de las capas S_1 y S_2

como para llamarla *pared terciaria*.¹⁴ La distinción entre las diversas capas es a menudo poco nítida, especialmente entre la pared primaria y la laminilla media. En células con paredes secundarias, las dos paredes primarias adyacentes y la laminilla media pueden aparecer como una sola capa, la *laminilla media compuesta*.

La separación de la pared secundaria en tres capas S resulta principalmente de las diferentes orientaciones de las microfibrillas en las tres capas. Típicamente, las microfibrillas de la pared celular tienen orientación espiral en la pared celular (fig. 4.5). En S_1 , la espira forma un ángulo grande con el eje mayor de la célula de modo que la disposición de las microfibrillas es casi horizontal. En S_2 , el ángulo es menor y la espiral es muy escarpada. En S_3 , las microfibrillas se depositan como en S_1 , formando un ángulo grande con el eje mayor de la célula. La pared primaria difiere de la secundaria en la disposición más bien al azar de las microfibrillas. En las fibras y traqueidas de la mayoría de las especies leñosas, la superficie interna de la capa S_3 está cubierta por una película no celulósica que a menudo lleva protuberancias llamadas *verrugas*. Esta *capa verrugosa* se supone que está compuesta por los restos del protoplasto desorganizado.²

La pared primaria es generalmente delgada

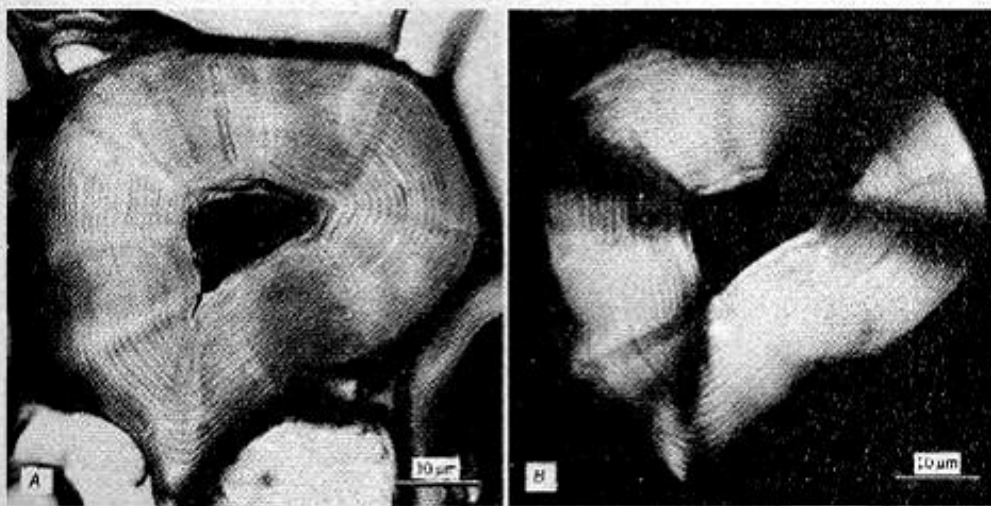


Figura 4.3. Esclerida de la corteza de la raíz del abeto (*Abies*), como se ve con luz no polarizada (A) y polarizada (B). Debido a la naturaleza cristalina de la celulosa, la pared celular muestra una doble refracción y aparece brillante con luz polarizada (B). La pared tiene una estructura de laminillas concéntricas.

en células con pared secundaria. Es también relativamente delgada en diversos tipos de células parenquimáticas metabólicamente activas, por ejemplo en células del mesófilo en la hoja y parénquima de almacenamiento en raíces y tubérculos. Pero puede alcanzar un espesor considerable como en el colénquima de los tallos y hojas y el endosperma de algunas semillas. Las paredes primarias gruesas pueden mostrar una estratificación causada por variaciones en las cantidades relativas de celulosa, componentes no celulósicos, y agua en los diferentes incrementos parietales.

ESPACIOS INTERCELULARES

Una gran parte del cuerpo de la planta está ocupada por un sistema de espacios intercelulares. Aunque los espacios intercelulares son muy característicos en los tejidos maduros (fig. 4.6), también existen en los tejidos meristemáticos, donde las células en división respiran intensamente. Las hojas normales (cap. XVIII) y

los órganos sumergidos de las plantas acuáticas son ejemplos de tejidos con espacios intercelulares grandes y bien interconectados.

Los espacios intercelulares más comunes se desarrollan por separación de paredes primarias contiguas a través de la laminilla media. El proceso comienza en el ángulo, donde más de dos células se unen, y se extiende a las otras partes de la pared. Este tipo de espacio intercelular se llama *esquizógeno*, es decir que surge por separación, aunque lo más probable es que esté relacionado con la remoción enzimática de las pectinas. La microscopía electrónica indica que la formación de espacios intercelulares es un fenómeno complejo, ya que una acumulación de estructuras membranosas puede preceder al desarrollo de las cavidades entre las células.⁴ Algunos espacios intercelulares resultan de la ruptura de células enteras y se llaman *lisígenos* (se originan por disolución). Algunas raíces desarrollan espacios intercelulares lisígenos extensos. Los espacios intercelulares de ambos tipos pueden también servir como recipiente para varios materiales segregados (cap. XIII). Se pueden formar espacios por la acción combinada esquizolisígena.

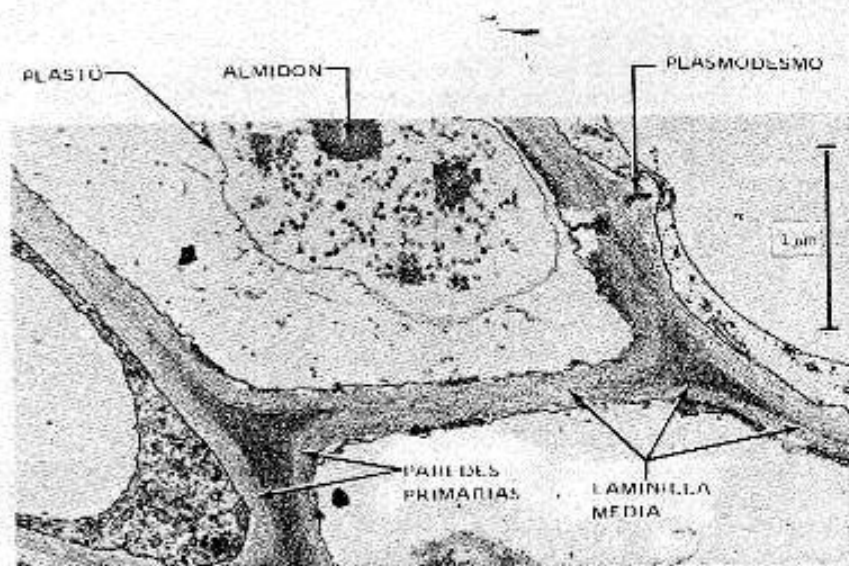


Figura 4.4. Partes de las células del floema de un pecíolo de *Nelumbo nucifera*. La laminilla media es más conspicua en los ángulos de la célula; apenas visible en otras partes. En una región de pared espesada se ven partes de un plasmodesmo. El plasto está en un alamento cribroso.

PUNTUACIONES, CAMPOS PRIMARIOS DE PUNTUACIONES Y PLASMODESMOS

Definiciones y estructura

Las paredes con capas secundarias muestran depresiones características llamadas *puntuaciones* (fig. 4.7, b). Las puntuaciones de dos células contiguas generalmente se oponen una a otra. Las dos puntuaciones opuestas conjuntamente se llaman *par de puntuaciones*. Cada puntuación del par tiene una *cavidad de la puntuación*, y las dos cavidades están separadas una de otra por una parte de pared delgada, la *membrana de la puntuación*. Las puntuaciones se originan durante la ontogenia de la pared de la célula y son el resultado del depósito diferencial de material parietal secundario; no se deposita nada sobre la membrana de la puntuación de modo que las puntuaciones son verdaderas discontinuidades en la pared secundaria. En un par de puntuaciones, la membrana de la puntuación consta de dos paredes primarias y de la laminilla media (fig. 4.7, b).

Las paredes primarias pueden tener también depresiones, los *campos de puntuaciones primarias o puntuaciones primordiales*.³ En este libro, estas estructuras son también llamadas simplemente *puntuaciones primarias*. La puntuación primordial es un lugar delgado de la pared atravesado por plasmodesmos (fig. 4.7, a). No hay interrupciones en la pared primaria en la región del campo de puntuación excepto donde hay canales de los plasmodesmos; es decir que la pared primaria es continua sobre la membrana del campo de la puntuación. Mientras se deposita la pared secundaria las puntuaciones en dicha pared se forman sobre los campos de puntuaciones primarias. El empleo de la palabra campo en el término campo de puntuación toma en cuenta el hecho de que en la pared secundaria pueden aparecer varias puntuaciones sobre una puntuación primordial.

Una característica significativa desde el punto de vista fisiológico de los pares de puntuaciones primarias son los plasmodesmos que atraviesan la membrana de la puntuación (figs. 4.7, a y 4.8). Como se vio en el capítulo III, se piensa que los plasmodesmos proveen una continuidad citoplásmica entre células adyacentes. El canal del plasmodesmo en la pared está revestido con plasmalema y su eje está ocupado por el desmotúbulo, que es continuo con las cisternas

del RE situadas contra las aperturas de los plasmodesmos. La matriz citoplásmica llena el resto del canal. La relación de las características estructurales con la función de los plasmodesmos como conexiones entre los protoplastos no se comprende bien aún.²⁴

Cuando se desarrolla una pared secundaria, los plasmodesmos permanecen en la membrana de la puntuación como conexiones entre las masas citoplásmicas, que ocupan las cavidades de las puntuaciones de la pared secundaria. A medida que esta última continúa engrosándose, las cavidades se transforman en canales. Una disminución de la circunferencia interna de la pared en crecimiento puede provocar la fusión de los canales de las puntuaciones adyacentes. Se desarrollan así las puntuaciones llamadas ramificadas o ramiformes (cap. VI). Si la célula queda desprovista de protoplasto vivo en la madurez, los plasmodesmos y el citoplasma en las cavidades de los pares de puntuaciones desaparecen.

Los plasmodesmos no están restringidos a las puntuaciones. A menudo se encuentra plasmodesmos dispersos a través de una pared de grosor uniforme. Además, la microscopía electrónica pone de manifiesto que en muchos casos la pared primaria está específicamente engrosada donde aparecen los plasmodesmos (fig. 4.4).

Los plasmodesmos pueden estar ramificados a uno o ambos lados de la laminilla media. Se

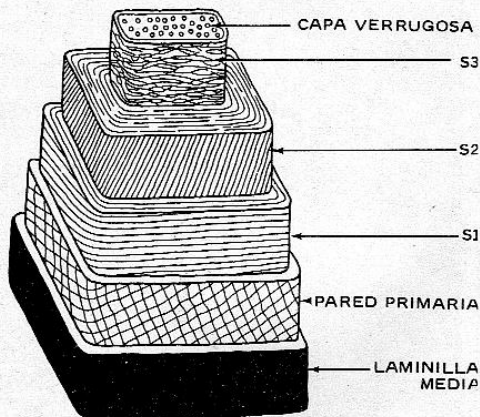


Figura 4.5. Diagrama de un trozo de la pared de una traqueida que ilustra las capas y su organización en microfibrillas. S se refiere a la pared secundaria. S3 se interpreta a veces como una capa de pared terciaria. (Adaptado de Liese.¹⁴)

forma frecuentemente una cavidad en la región de la laminilla media del canal del plasmodesmo (fig. 4.8, A, C). La *cavidad mediana* es particularmente grande cuando los plasmodesmos son ramificados porque las ramas están a menudo interconectadas a través de la cavidad. Durante un tiempo se creyó que había plasmodesmos en las paredes externas de la epidermis. Aparecían como líneas demostrables con ciertos colorantes y se llamaron *ectodesmos*. Investigaciones posteriores han probado que las bandas citoplásmicas no están en la pared externa de la epidermis sino que pueden extenderse canales llenos con un retículo tosco de fibrillas de celulosa desde el plasmalema hasta la cutícula y servir como caminos polares para la absorción y la excreción foliares.^{5, 16} Franke⁶ ha propuesto reemplazar el término *ectodesmo* por *teicode* (del griego *teichos*, pared y *odos*, camino) para evitar así sugerir una naturaleza citoplasmática del camino.

Tipos de puntuaciones

Las puntuaciones varían de tamaño y estructura detallada (caps. VI y VIII). La pared secundaria puede terminar abruptamente en la cavidad de la puntuación, que así conserva aproximadamente el mismo diámetro en toda la profundidad de la pared secundaria. Este tipo de puntuación se denomina *puntuación simple*, y la combinación de dos puntuaciones simples,

par de puntuaciones simples (fig. 4.7, b, c). La pared secundaria puede abovedar la cavidad de la puntuación, formando un reborde. Resulta entonces una *puntuación areolada* o un *par de puntuaciones areoladas* (fig. 4.9, a). La cavidad de la puntuación encerrada por el reborde se abre al lumen de la célula a través de una discontinuidad en el mismo, la *apertura de la puntuación* (figs. 4.9, a-d, y 4.10, A). En el xilema se encuentran combinaciones de puntuaciones areoladas y simples llamadas *pares de puntuaciones semiareoladas* (fig. 4.9, d, e).

En las traqueidas de las gimnospermas, especialmente en las de las *Pinaceae*, la membrana de un par de puntuaciones areoladas tiene una estructura muy especializada. Un espesamiento en la parte media de la membrana constituye el *toro* (fig. 4.9, a), mientras que la parte de la membrana que lo rodea, el *margo*, consta de haces de microfibrillas, la mayoría de las cuales adoptan una disposición radiada a partir del toro (fig. 4.10, B). La estructura abierta del margo resulta de la eliminación de la matriz no celulósica de la pared primaria y de la laminilla media.¹⁴ El margo es flexible y, bajo ciertas condiciones de tensión (cap. VIII) se mueve hacia uno u otro lado, cerrando la apertura con el toro (fig. 4.9, c). En estas condiciones la puntuación no está funcionando en la conducción y se califica de *aspirada*.

Si la pared secundaria es muy gruesa, la aréola de la puntuación es concomitantemente gruesa

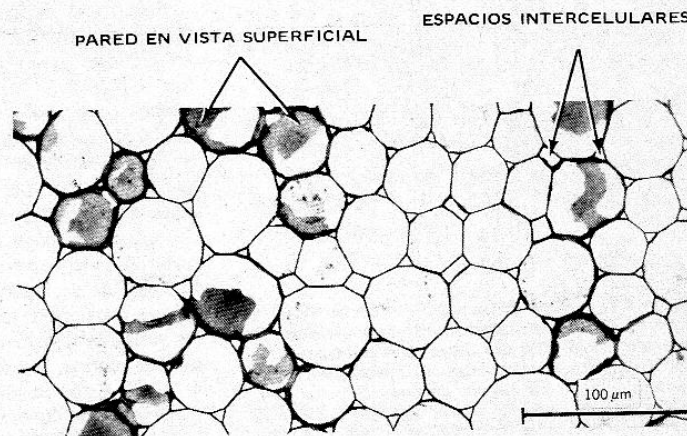


Figura 4.6. Un tipo de parénquima de paredes delgadas con células de forma regular y espacios intercelulares esquizógenos, de un pecíolo de apio (*Apium*).

sa (fig. 4.9, f, g). La cavidad de dicha puntuación es más bien pequeña y está conectada con el lumen celular a través de un pasaje angosto en el reborde, el *canal de la puntuación*. El canal tiene una *apertura externa* frente a la cavidad de la puntuación y la *apertura interna* frente al lumen celular.

En ciertas puntuaciones, el canal de la misma se parece a un embudo comprimido y sus dos aperturas difieren en tamaño y forma. La apertura externa es pequeña y circular, la interna es extensa y con forma de ranura. En un par de puntuaciones, las aperturas internas de las dos puntuaciones están cruzadas una respecto a la otra (cap. VIII). Esta disposición se relaciona con el depósito helicoidal de las microfibrillas en la pared secundaria.

ORIGEN DE LA PARED CELULAR DURANTE LA DIVISION CELULAR

Durante el crecimiento vegetativo, la división celular (*citocinesis*) generalmente sigue a la división nuclear (*cariocinesis*; fig. 4.11). La célula madre se divide dando dos células hijas. No se

conoce perfectamente la naturaleza del tabique inicial que separa las células hijas; se le llama *placa celular* (figs. 4.12-4.14). Dado que imperceptiblemente, la placa celular se transforma en pared celular, se la puede considerar como la primera capa de la pared celular. La hipótesis de que la placa celular está compuesta de sustancias pécticas y se transforma en laminilla media entre las paredes primarias de las dos células hijas no ha sido investigada por completo.

La placa celular surge por reunión de vesículas que se depositan en el plano ecuatorial del *fragmoplasto*, conjunto de microtúbulos que se extienden entre los dos núcleos hijos (figs. 4.11, a y 4.13). En las mitosis somáticas, las formaciones del huso mitótico y del fragmoplasto están estrechamente integradas de modo que parecen compartir los mismos microtúbulos, aunque se agreguen nuevos microtúbulos al fragmoplasto antes que se complete la formación de la placa celular. La placa celular se inicia como un disco suspendido en el fragmoplasto (figs. 4.11, a y 4.12). En esta etapa, el fragmoplasto no se extiende hasta las paredes de la célula madre y, por consiguiente, la placa celular se aísla de estas paredes. Los microtúbulos del fragmoplasto desaparecen donde se ha formado la placa celular pero se regeneran sucesivamente en los márgenes libres de la misma (figs. 4.11, b, c y 4.14, A). El fragmoplasto que se está ampliando permite a la placa extenderse lateralmente hasta unirse a las paredes de la célula madre (fig. 4.14, B).

Según una opinión muy difundida¹⁹, las vesículas que forman la placa celular derivan de los dictiosomas en la cercanía del fragmoplasto (fig. 4.14, A), pero las vesículas del RE también pueden participar en el crecimiento de la placa celular. Los microtúbulos del fragmoplasto parecen contribuir a dirigir las vesículas hacia la región ecuatorial. Las vesículas derivadas de los dictiosomas transportan polisacáridos, incluyendo sustancias pécticas, que se transforman en materiales de construcción de la placa celular. Cuando las vesículas se fusionan, sus membranas se convierten en plasmalema. La fusión de las vesículas dentro de la placa celular deja pequeños huecos, los canales plasmodémicos (fig. 4.14, B). Estos canales están tapizados con plasmalema desde su comienzo. Los túbulos de RE están a veces atrapados en estos huecos.

Antes de que la célula se divida, el núcleo toma la posición adecuada para ello. Si la célula

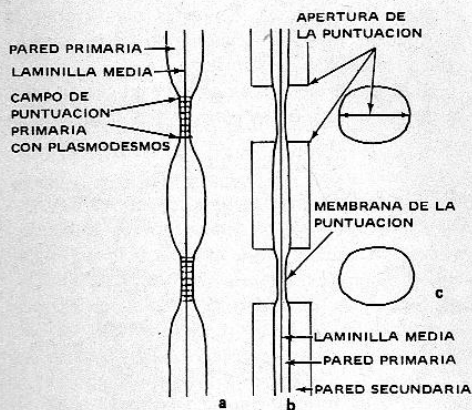


Figura 4.7. Campos de puntuaciones primarias (a) y puntuaciones (b). a, pared celular compuesta por la laminilla media y las dos capas de la pared primaria. Los plasmodesmos atraviesan las membranas de las puntuaciones en los campos de éstas. b, pared compuesta por la laminilla media, dos capas de pared primaria y dos capas de pared secundaria. c, contornos de las puntuaciones del tipo mostrado en b como aparecerían en una vista superficial de la pared.

está conspicuamente vacuolada, una capa de citoplasma, el *fragmosoma*, se extiende a través del plano de la futura división y el núcleo se sitúa en esta capa. Los microtúbulos pueden contribuir en la ubicación del núcleo, ya que ellos forman una banda con forma de anillo, la *banda preprofásica*²¹ (de varias capas de espesor), que esboza el contorno ecuatorial del futuro huso mitótico y del fragmoplasto.

CRECIMIENTO DE LA PARED CELULAR

La fusión de las vesículas dando la placa celular está seguida por el depósito de material adicional en la pared, a ambos lados de la placa original, como lo indica el aumento en espesor

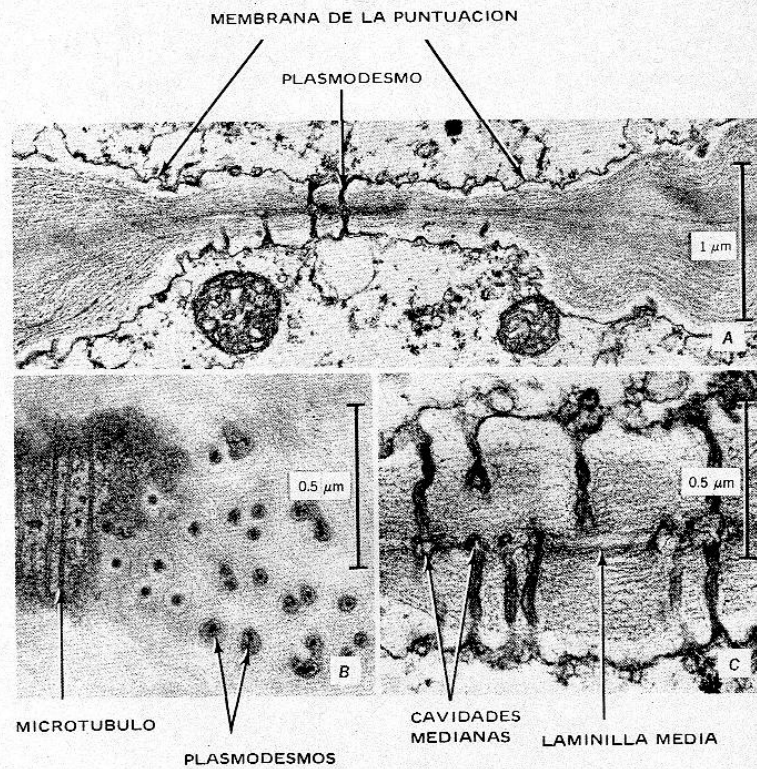


Figura 4.8. Campos de puntuaciones primarias en las paredes de una célula parenquimática de un pecíolo de *Mimosa pudica*. Los plasmodesmos aparecen en cortes longitudinales en A y C, y en corte transversal en B. A la izquierda de B, el corte apenas tocó la pared y pasó a través de un grupo de microtúbulos. En B y C se ven desmotúbulos.

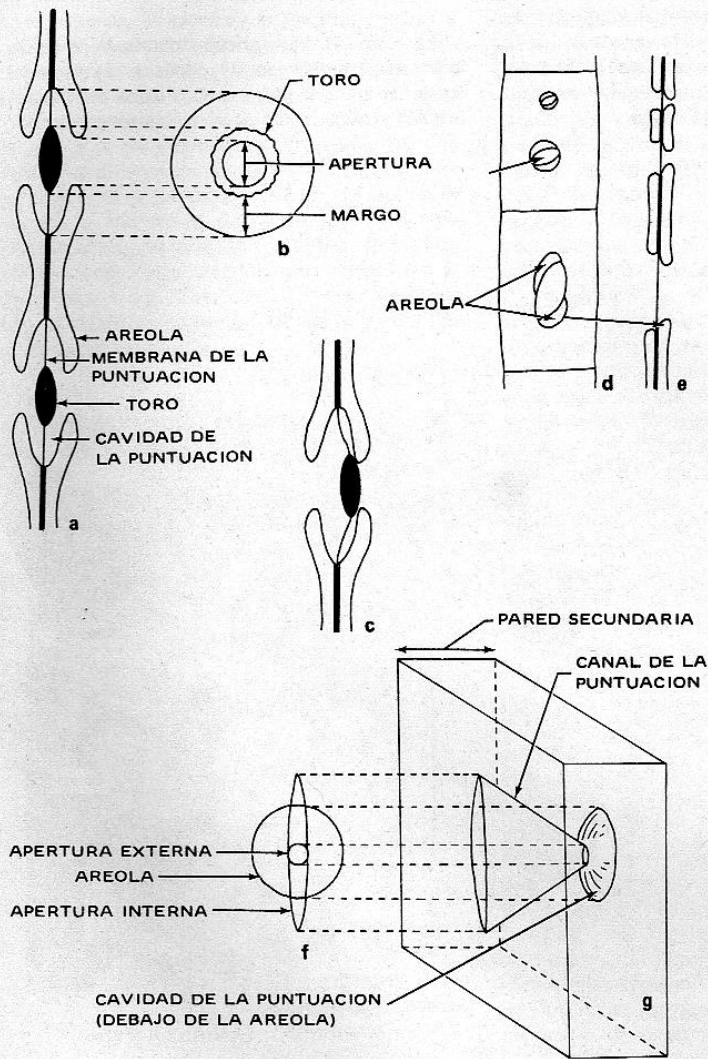


Figura 4.9. Diagrama de los pares de puntuaciones areoladas y semiareoladas. *a*, dos pares de puntuaciones areoladas con un toro en vista lateral. *b*, puntuación areolada en vista superficial. *c*, par de puntuaciones areoladas aspirado. *d*, *e*, par de puntuaciones semiareoladas en vista superficial (*d*) y lateral (*e*). *f*, *g*, puntuación areolada con la apertura interna extendida y aréola reducida. (*f*, *g*, según S. J. Record, *Timbers of North America*, John Wiley & Sons, 1934.)

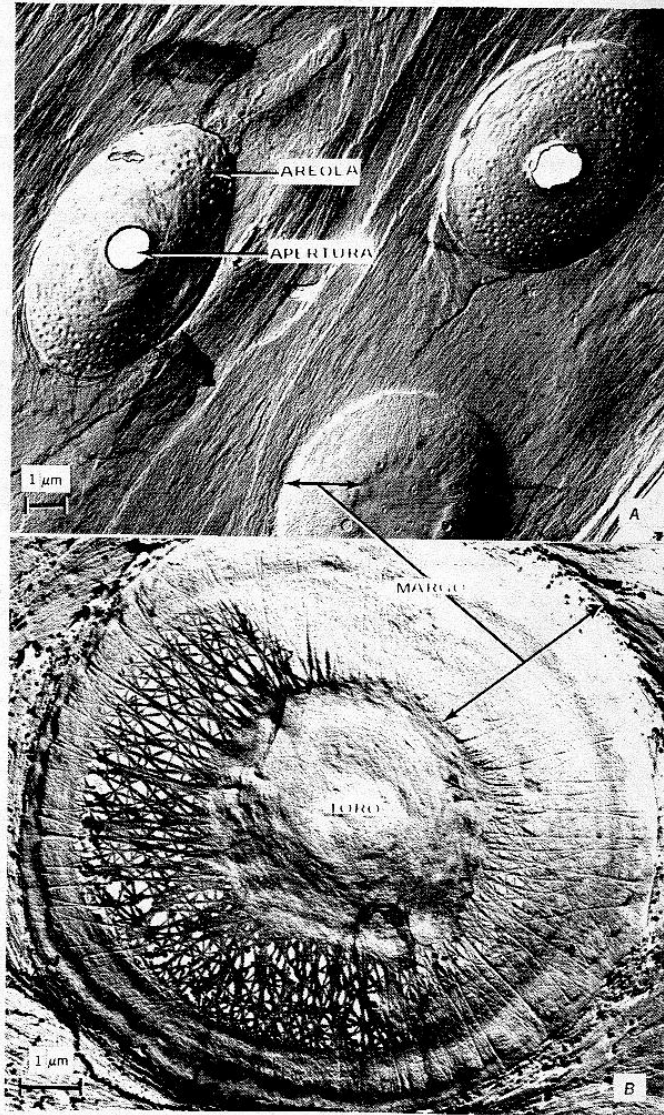


Figura 4.10. Puntuaciones areoladas en las traqueidas del leño temprano de *Pinus virginiana* (A) y *Pinus pungens* (B). La aréola con su apertura está en las dos puntuaciones superiores en A. En la puntuación inferior en A y en la puntuación en B, la aréola quedó cortada y la membrana de la puntuación expuesta. El toro sólido contrasta con la red fibrilar del margo. (Gentileza de W. A. Côté, h.)

del nuevo tabique. Se deposita también nuevo material de pared primaria sobre la vieja pared de la célula madre, de modo que cada célula hija forma una pared primaria completa (fig. 4.11, d, e). Las vesículas derivadas de los dictiosomas continúan formando parte en el crecimiento de la pared tanto en la etapa primaria como en la secundaria del desarrollo de la misma. Los estudios autorradiográficos han llevado al concepto de que los dictiosomas son el origen de los polisacáridos que constituyen la ma-

triz de la pared celular, mientras que la celulosa se sintetiza en estrecha asociación con el plasmalema.^{18, 26, 29} Los trabajos experimentales y de microscopía electrónica han dado indicios de la importancia de los microtúbulos en el crecimiento ordenado de la pared celular (cap. III), incluyendo la dirección de las vesículas derivadas de los dictiosomas hacia la pared¹⁵ y el control del alineamiento de las microfibrillas en la pared.¹⁷

De acuerdo con el concepto clásico, el creci-

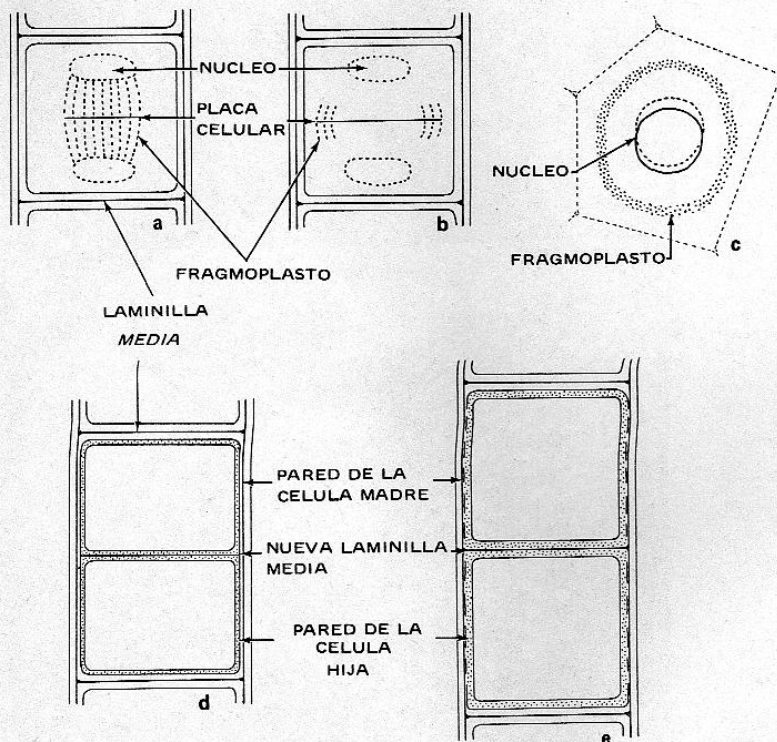


Figura 4.11. Formación de la pared durante la división celular; *a*, formación de la placa celular en el plano ecuatorial del fragmoplasto en la telofase; *b*, *c*, el fragmoplasto aparece a lo largo del margen de la placa celular circular (vista lateral en *b*; vista superficial en *c*); *d*, la división celular se completa y cada célula hija ha formado su propia pared primaria (punteado); *e*, las células hermanas se han agrandado, sus paredes primarias se han engrosado, y la pared de la célula madre se ha roto a lo largo de las caras verticales de las células.

miento en espesor de la pared se origina por dos métodos de depósito del material de la pared: *aposición* e *intususcepción*. En la aposición las unidades de construcción se colocan una sobre otra, en la intususcepción las unidades de material nuevo se insertan dentro de la estructura existente. Cuando la lignina o la cutina se incorporan a la pared es probablemente por el método común de la intususcepción. En relación con las microfibrillas de celulosa, la intususcepción resultaría en un entretrejado de las

fibrillas. En algunas paredes, las microfibrillas parecen estar entretrejidas, en otras su disposición sugiere un crecimiento por aposición.²

Las paredes celulares crecen no sólo en espesor sino también en superficie. La extensión del crecimiento de la pared es un proceso complejo que no ha sido completamente explicado.^{1,23} Requiere una pérdida de cohesión parietal, fenómeno que puede estar regulado por el suministro de auxina, la presión de turgencia, la síntesis proteica y la respiración. De este modo,

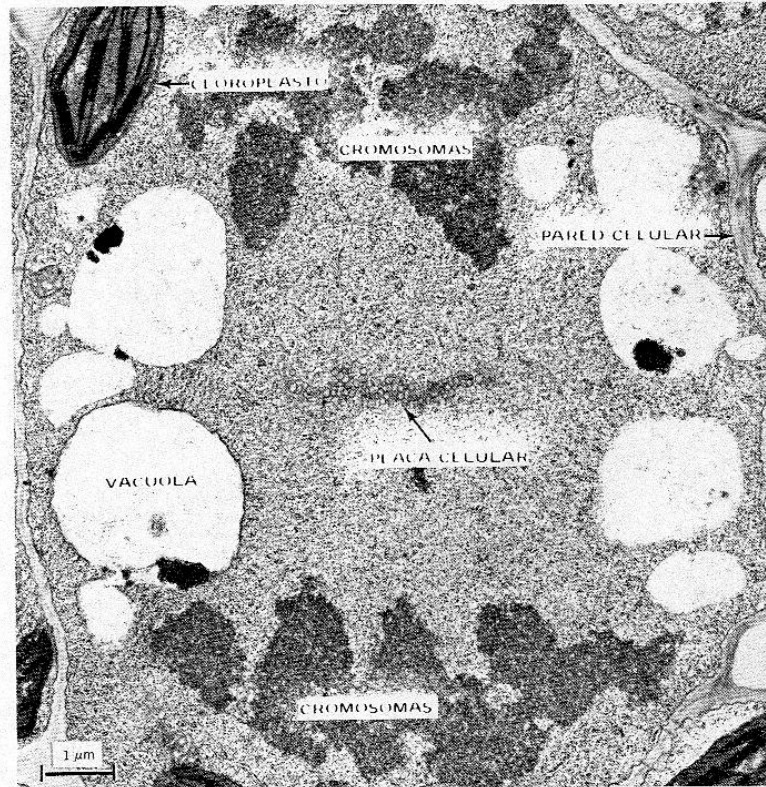


Figura 4.12. Etapa temprana de la formación de la pared (citocinesis) luego de la mitosis (telofase temprana) en una célula del mesófilo de *Nicotiana tabacum*. Una capa de vesículas en el plano medio entre los dos juegos de cromosomas hijos constituye una placa celular incompleta. En su crecimiento posterior, la placa celular atravesará el citoplasma entre las vacuolas y alcanzará la pared de la célula madre.

los estudios sobre el crecimiento de las paredes en extensión pone de relieve que el proceso depende de las actividades del protoplasto vivo. Concomitantemente, los investigadores que se ocupan del crecimiento de la pared celular señalan la importancia de los descubrimientos de proteínas y enzimas dentro de la misma.

El crecimiento en superficie o en extensión de las paredes se produce en células que están todavía aumentando de tamaño. Estas células

tienen paredes primarias no lignificadas, con una cantidad relativamente pequeña de celulosa. Durante la extensión de la pared las microfibrillas modifican su orientación. Desde una posición casi horizontal se reorientan a una posición más erecta (de acuerdo con Veen²⁸, desde una hélice achatada a una empinada). Las capas subsiguientes, depositadas sobre las capas más viejas, se estiran cada vez menos. La pared aparece así como redes apiladas con diferentes orienta-

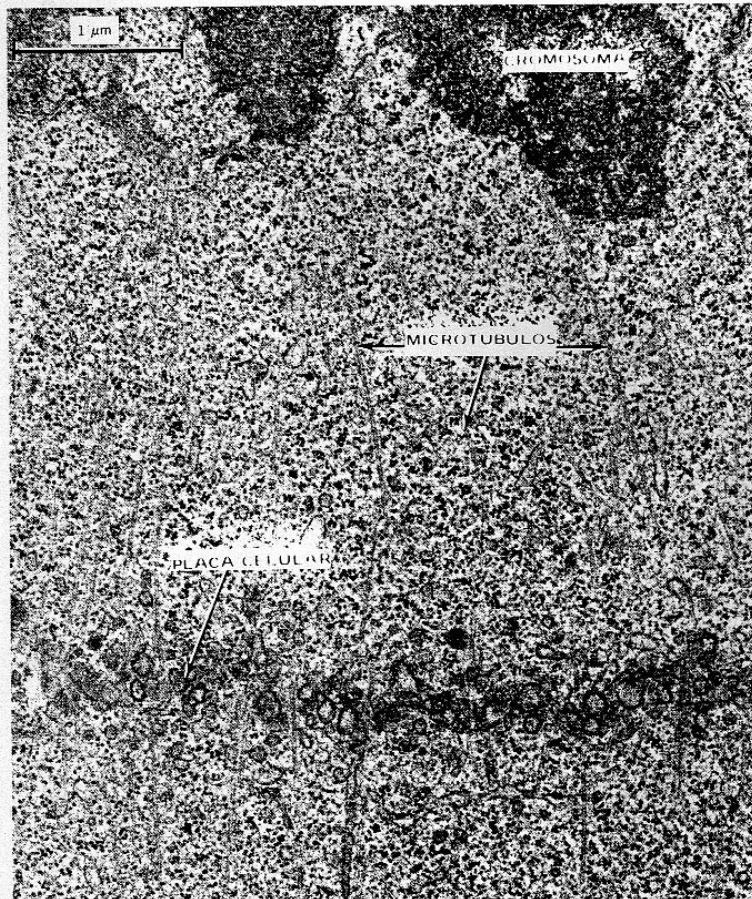


Figura 4.13. Detalles de la citocinesis temprana en una célula del mesófilo de *Nicotiana tabacum*. La placa celular está todavía compuesta por vesículas individuales. Los microtúbulos del fragmoplasto aparecen a ambos lados de la placa celular, algunos atravesando la placa. Se ve parte del material cromosómico de uno de los dos futuros núcleos hijos.

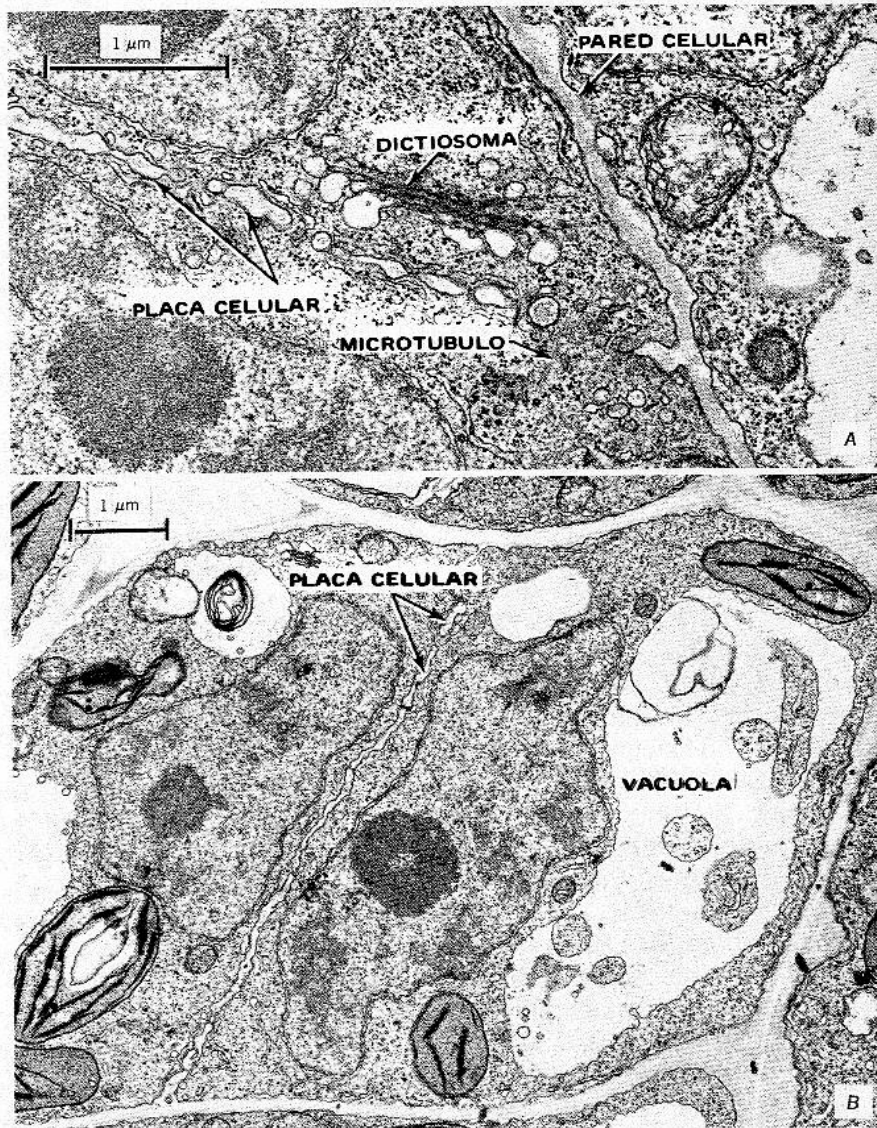


Figura 4.14. Finalización de la citocinesis en células del mesófilo de la remolacha azucarera (*Beta vulgaris*). En *A*, las vesículas de la placa celular se han fusionado en grupos, dejando grandes interrupciones en la placa. A la derecha, la placa celular no ha alcanzado aun la pared de la célula madre, que ha formado una protrusión hacia la placa celular que avanza. Algunos microtúbulos del fragmoplasto se ven en la región de la interrupción. Cerca de la placa se observa un dictiosoma que recién ha producido vesículas. En *B*, la placa celular está completa. Las discontinuidades que quedan son potencialmente canales de los plasmodesmos. Se ven vacuolas que contienen material citoplasmático, un índice de autofagia.

ciones y diferentes densidades de microfibrillas en las redes sucesivas de la pila. Esta interpretación del crecimiento de la pared se conoce como la teoría de la red múltiple del crecimiento de la pared.²⁵ Esta hipótesis ha encontrado amplia aceptación pero hay algunas paredes primarias que parecen requerir una interpretación diferente en relación a su crecimiento.²²