

IMPORTANCIA DE LAS PECTINAS EN LA DINÁMICA DE LA PARED CELULAR DURANTE EL DESARROLLO VEGETAL*

Alexis Salazar Iribe y Alicia Gamboa de Buen

Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal, México. Correo E: agamboa@ecologia.unam.mx

RESUMEN

La importancia de las pectinas en diversos procesos del desarrollo vegetal ha sido ampliamente estudiada recientemente. Las características de la pared celular, tal como rigidez o relajación, dependen en gran medida del grado de metil esterificación de las pectinas. En particular, los constantes cambios estructurales de uno de los componentes de la pectinas, los homogalacturonanos, a consecuencia de la actividad de pectin metil esterases y poligalacturonasas y de las proteínas que inhiben estas enzimas, generan cambios locales en las características mecánicas de la pared celular que son fundamentales para el desarrollo vegetal. Estos procesos han sido ampliamente descritos durante el crecimiento del polen y en la formación de primordios en el meristemo apical de *Arabidopsis thaliana*.

PALABRAS

CLAVE:

Arabidopsis thaliana, pared celular, pectinas.

ABSTRACT

Recently, the important role of pectins in plant development has been widely studied. Cell wall characteristics, such as stiffness or loosening, depend on dimethyl esterification grade of pectins. In particular, the constant structural changes of one of the components of pectin, the homogalacturonans, by the activity of of pectin methyl esterases and polygalacturonases and their respective inhibitors, promote local changes in mechanical properties of the cell wall that are fundamental for plant development. These processes have been widely described during pollen growth and primordial formation in the apical meristem of *Arabidopsis thaliana*.

KEY WORDS:

Arabidopsis thaliana, cell wall, pectins.

INTRODUCCIÓN

La pared celular es una estructura semirrígida y dinámica que rodea a la célula vegetal y define la morfología distintiva de la planta. Esta estructura está involucrada en el mantenimiento del tamaño, de la forma, el crecimiento y el desarrollo de la planta y confiere protección a los eventos adversos del ambiente incluyendo la invasión de patógenos y predadores, la deshidratación y los daños mecánicos (1). El material de la pared celular es también de gran importancia para la nutrición humana y representa el reservorio más importante de carbono en la naturaleza, además de formar parte de los procesos de flujo de carbono en todos los ecosistemas.

La pared celular en crecimiento está compuesta por un esqueleto de microfibrillas de celulosa

embebidas en una matriz gelatinosa formada por pectina, hemicelulosa, enzimas y proteínas estructurales (Fig. 1). La celulosa está formada por una serie de cadenas de glucosa de enlace β -1-4 que interactúan a través de puentes de hidrógeno formando una microfibrilla cristalina. En la pared celular primaria, los xiloglucanos son los elementos principales de la hemicelulosa. Los xiloglucanos no sólo se unen fuertemente a la superficie de la celulosa sino que también pueden ser retenidos dentro de la red de microfibrillas a través de un enlace covalente o por una reacción de transglicosilación. Por otro lado, las pectinas se caracterizan por ser un grupo heterogéneo de polisacáridos ricos en ácido galacturónico que conforman hasta un 35% de la pared celular primaria de las dicotiledóneas y de las monocotiledóneas, con excepción de la familia Poaceae, cuyas paredes solo presentan entre un 2

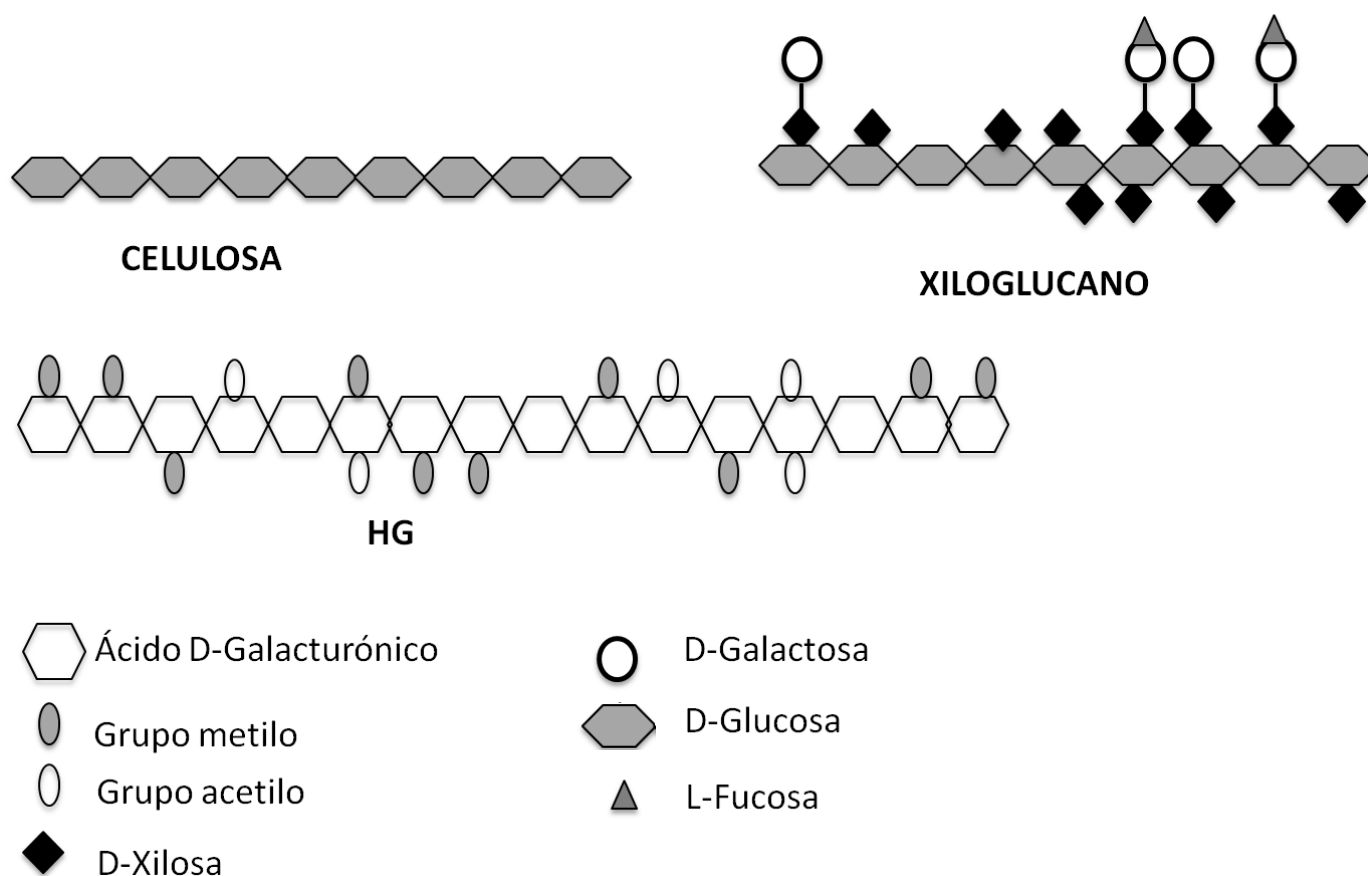


Figura 1. Estructura de los polisacáridos principales de la pared celular de plantas. La celulosa está constituida por una cadena de glucosas unidas a través de un enlace β -1-4. Las hemicelulosas constituyen un grupo de polisacáridos formados por una cadena principal de glucosas unidas con enlace β -1-4 con ramificaciones. La galactosa, fucosa y xilosa son los residuos que se presentan en el caso de los Xiloglucanos. Las pectinas son un grupo heterogéneo de polisacáridos ricos en ácido galacturónico que pueden estructuras muy complejas. Los más sencillos y abundantes son los homogalacturonanos, que son cadenas de ácido galacturónico y presenta modificaciones como metilaciones y acetilaciones.

y un 10% de pectinas. En particular, las pectinas pueden presentar modificaciones importantes que les permiten tener un papel crítico en las propiedades biomecánicas de la pared celular influyendo sobre su porosidad, permeabilidad y elasticidad, entre otras (1, 2).

Características de las Pectinas

Las pectinas son un extenso grupo de polisacáridos complejos que son sintetizados en el aparato de Golgi y son transportados a la pared celular por vesículas secretoras. Las pectinas se clasifican en: homogalacturonanos (HGs), ramnogalacturonanos I (RGIs) y ramnogalacturonanos II (RGIIs) y en algunas especies particulares también se pueden encontrar xilogalacturonanos y apiogalacturonanos. Las pectinas son sintetizadas en el cis-Golgi, posteriormente son metilesterificadas en su carboxilo C-6 en

el Golgi medio por las pectin metiltransferasas (PMT) y modificadas por la adición de cadenas laterales al esqueleto en el trans Golgi, dando lugar a RGI, RGII y xilogalacturonanos. Estas cadenas laterales pueden estar formadas por residuos de galactosa, arabinosa, ramnosa, fucosa, ácido glucurónico, apiosa y/o xilosa. Los residuos de apiosa presentes en RGII son fundamentales para la interacción con boro y consecuente formación de dímeros (2). La complejidad de la estructura de las cadenas laterales de RGI y RGII determina que sean necesarias al menos 53 diferentes actividades enzimáticas. Las enzimas biosintéticas requeridas incluyen glicosiltransferasas y otras enzimas como son las metiltransferasas, acetiltransferasas y feruloiltransferasas. Las glicosiltransferasas (GTs) constituyen la mayor parte de las enzimas biosintéticas de pectinas y están especializadas en la transferencia de un residuo glicosil desde un nucleótido azúcar donador hacia

el extremo no reductor de un aceptor oligo o polisacárido (4-3). Estos polisacáridos están presentes en las paredes de todos los tipos celulares pero su abundancia relativa y los detalles en su estructura difieren. Los estudios más detallados con respecto a las diferencias en la estructura de la pared celular se han realizado en los diferentes tipos celulares de la semilla, en las células meristemáticas y en el proceso de crecimiento del tubo polínico. Por otro lado, la lámina media entre las paredes celulares de las células adyacentes es rica en HGs que participan en su adhesión (1,2).

Los HGs son las pectinas más abundantes y los principales componentes con carga de la pared celular. La carga parcialmente negativa de las cadenas de ácido poligalacturónico interactúa con moléculas de carga positiva como poliaminas, cationes y proteínas. Estas interacciones participan activamente en los cambios de las propiedades de la pared celular durante su ensamblaje y remodelación en los diferentes tipos celulares a través del desarrollo vegetal (3-4).

Proteínas que Interaccionan y/o Modifican a los Homogalacturonanos

La estructura fina de la matriz de pectina es modificada extensamente *in muro* durante el desarrollo y en respuesta a requerimientos funcionales locales por la acción de enzimas modificadoras incluyendo pectin metil esterasas (PMEs), que remueven el grupo metilo del ácido galacturónico, y las poligalacturonasas (PGs) que degradan a las pectinas demetil esterificadas al hidrolizar el enlace α -1,4 del ácido galacturónico (3) (Fig. 2).

Cuando las pectinas son demetil esterificadas pueden ocurrir diversos procesos que incluyen la relajación o el aumento en la rigidez de la pared, la alteración en la adhesión celular y la generación de fragmentos de oligogalacturónidos (OGAs) (Fig. 3). Los residuos con carga negativa del ácido galacturónico pueden interactuar con diferentes moléculas. Por un lado, se favorece la hidratación de la pared y, en consecuencia, se incrementa su relajación y por otro lado la interacción de un mínimo de nueve re-

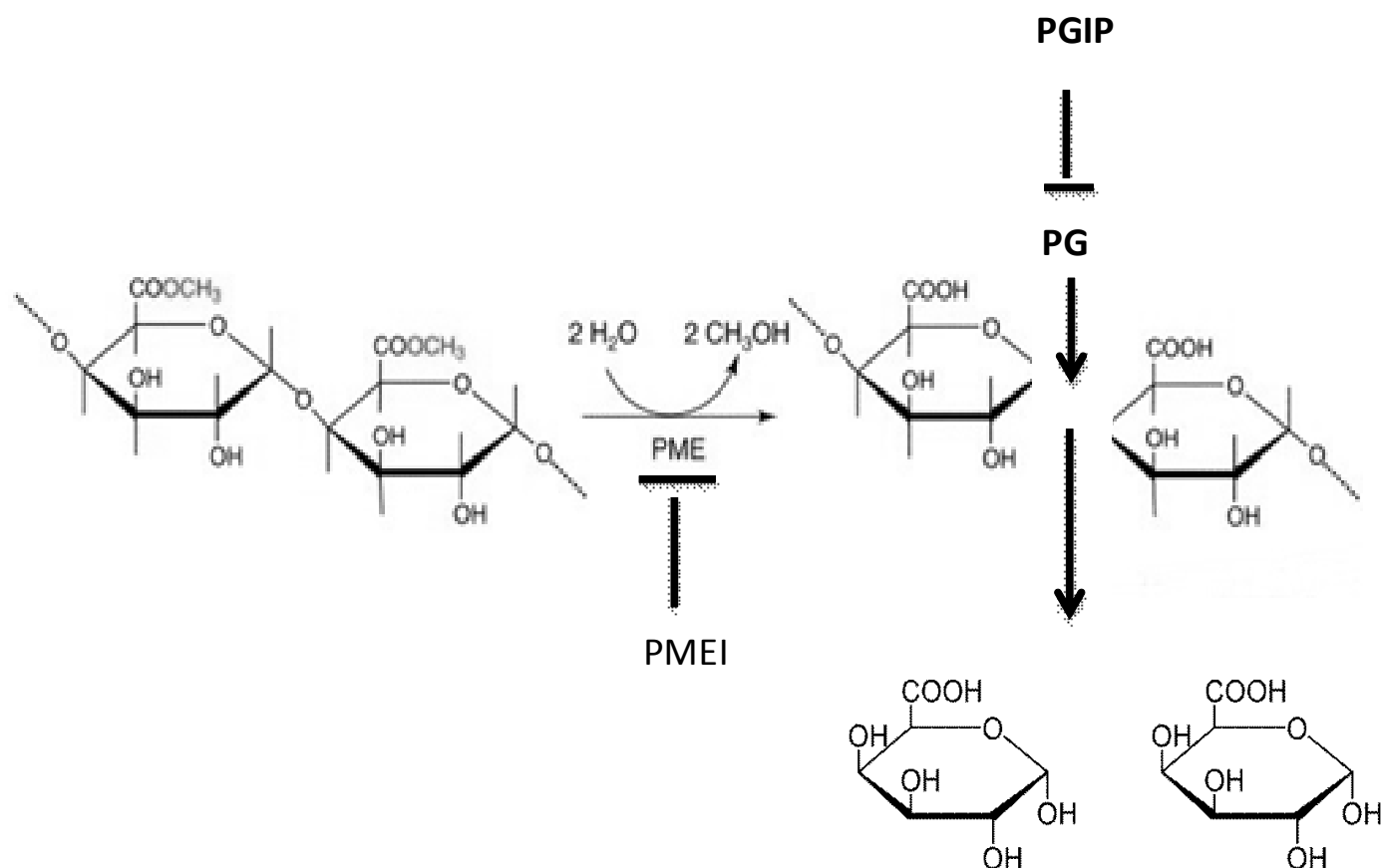


Figura 2. Modificación de los Homogalacturonanos. Las enzimas Pectin metil esterasas (PMEs) remueven el grupo metilo del ácido galacturónico. La actividad de estas enzimas es inhibida por las interacción con las proteínas específicas denominadas proteínas inhibidoras de PME (PMEI). La pectina desmetil esterificada es el sustrato de las Poligalacturonasas (PGs), que hidrolizan el enlace α -1,4 del ácido y promueven su degradación. La actividad de las PG es inhibida por la proteínas específicas denominadas inhibidores de PG (PGIP).

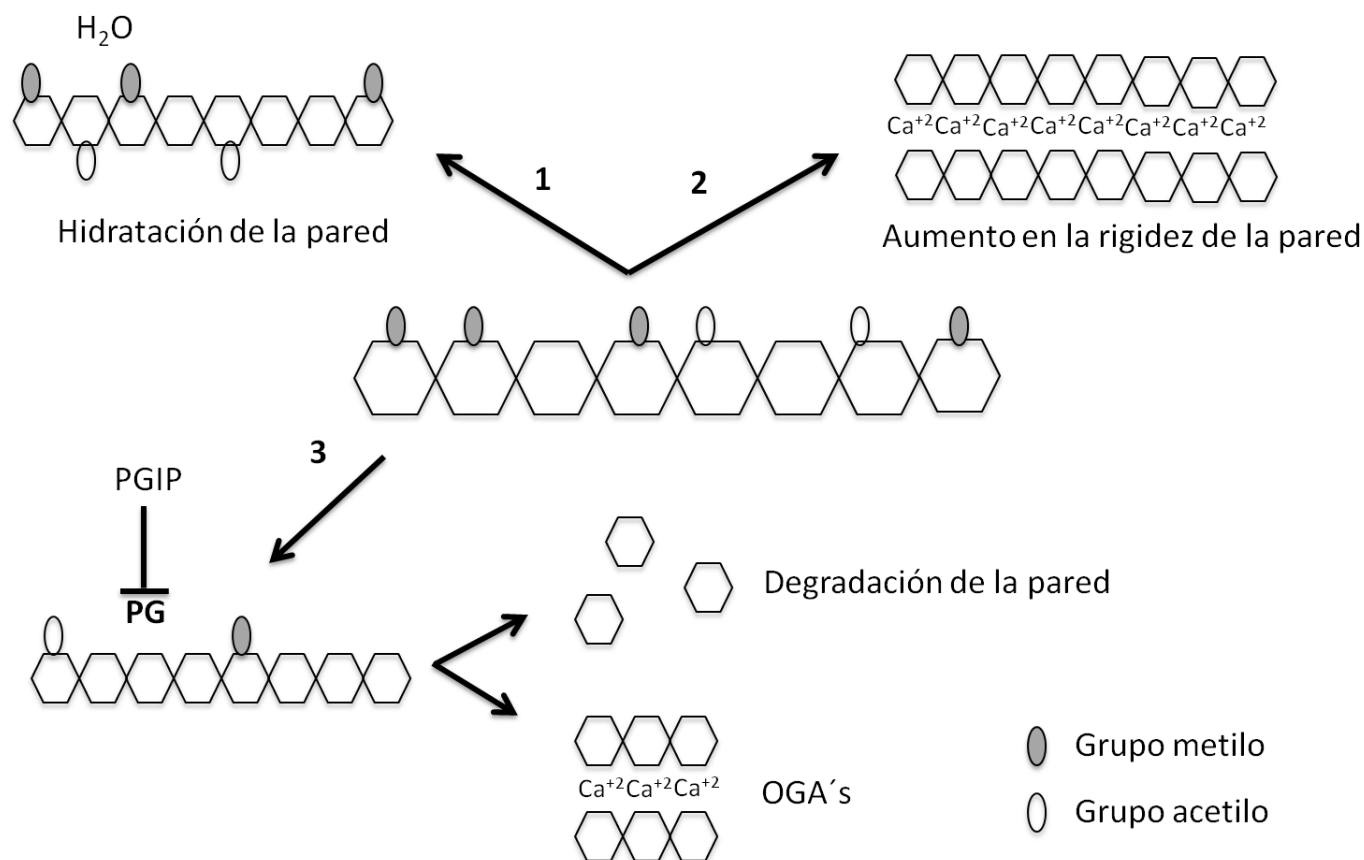


Figura 3. Función de los Homogalacturonanos con un Bajo Grado de Esterificación. La demetil esterificación de los Homogalacturonanos (HGs) promueve 1) la relajación de la pared celular como consecuencia de la hidratación, 2) un aumento en la rigidez de la pared celular como consecuencia de la interacción de dos moléculas de HGs a través de iones calcio, 3) la degradación de la pared celular por las poligalacturonasas (PGs) y/o la formación de oligogalacturonanos (OGAs) involucrados en señalización.

sídiuos de ácido galacturónico con calcio (Ca^{+2}) promueve la formación de las estructuras denominadas "egg-box" que causan un aumento en la rigidez de la pared al establecerse una interacción entre dos moléculas de HG adyacentes. La formación de OGAs activos, con posibles funciones en señalización, es dependiente de los distintos patrones de esterificación del HG y de la actividad de las PGs (4,5).

Función de las Pectin metil esterasas y sus inhibidores

En *Arabidopsis thaliana* han sido reportados 66 genes que podrían codificar para enzimas con actividad de pectin metil esterasas (PME's) algunos de los cuales se expresan específicamente en ciertos órganos y tejidos y otros de manera generalizada. Las PMEs de plantas presentan un dominio catalítico muy conservado y en *Arabidopsis*, el 70% de los miembros de la familia presentan un dominio inhibitorio. Se ha sugerido que la función inhibitoria de

este dominio se lleva a cabo durante el transporte hacia la pared celular (6).

La importancia de las PMEs en el desarrollo vegetal y su posible función como reguladoras del crecimiento y la reproducción han sido ampliamente documentadas en diferentes especies de plantas. Dado que, como consecuencia de su actividad, la pared celular puede incrementar su rigidez o relajarse (Fig. 3), el cambio en la actividad de las PMEs puede causar efectos diferentes durante el desarrollo vegetal que pueden ser difíciles de interpretar. En *Arabidopsis* se ha demostrado que la *PME35* está involucrada en el mantenimiento de la fortaleza mecánica para el soporte de la planta. En algunas especies de eucalipto se ha sugerido que el mantenimiento de las propiedades de la madera involucra la participación de los genes *PME6* y *PME7*. El proceso de deshidratación de la madera está fuertemente influido por el grado de hidratación de la pared celular resultado de la actividad de las PMEs sobre las pectinas. Por otro lado, la mutación de *PME*

QUARTET1 (*QRT1*) causa la esterilidad masculina de *Arabidopsis*. Para que se lleve a cabo la liberación del polen es necesaria la actividad coordinada de *QUARTET 1* y de *QUARTET 3*, la poligalacturonasa que lleva a cabo la degradación del material de la pared celular que conecta la microspora en una tétrada de polen. Asimismo, en Chile se ha descrito una PME que se expresa específicamente en las anteras, posiblemente esté involucrada en el desarrollo del polen. Sin embargo, mutantes de otras PMEs no presentan fenotipos claros. Por ejemplo, se ha descrito que la mutante nula de *AtPME3* puede presentar raíces cortas o una mayor cantidad de raíces adventicias según el grupo que la describa (3).

La interacción de la PME con proteínas que inhiben su actividad, conocidas como inhibidores de pectin metil esterasas (PMEI's), contribuye a la modulación del grado de metil esterificación de la pectina en la pared celular durante diferentes procesos del desarrollo (Fig. 2). Los genes que codifican para PMEIs también se expresan diferencialmente durante el desarrollo vegetal. El gen *AtPMEI2* que codifica para el inhibidor de la actividad de *AtPPME1*, se expresa específicamente en el polen de *Arabidopsis*. En tabaco, la acumulación del ortólogo de *AtPMEI2* en el ápice del tubo polínico regula la estabilidad de la pared celular, inhibiendo la actividad local de *AtPPME1* (7). Por otro lado, recientemente se ha reportado que el inhibidor *AtPMEI5* está involucrado en la germinación de la semilla de *Arabidopsis*. Las semillas que sobreexpresan esta proteína muestran un alto grado de metil esterificación de los HG's de la pared de sus células y presentan una mayor capacidad germinativa y menor sensibilidad al ácido abscísico (ABA) posiblemente en función de la alteración de las células del endospermo micropilar (8).

El estricto control del grado de metil esterificación del HG localmente a lo largo de la pared celular, mediado por las PME's y sus reguladores, es fundamental en diferentes aspectos del desarrollo vegetal. Durante la germinación del polen, el tubo polínico crece y se sintetiza nueva pared celular. Las pectinas con alto grado de metil esterificación se ubican en la región del ápice, donde la concentración de las PMEIs es más alta, y las pectinas poco metil esterificadas están presentes a lo largo del tubo, zonas en las que se lleva a cabo un mayor depósito de celulosa (9). Este depósito de las microfibrillas de celulosa debe ser en paralelo a los microtúbulos en regiones de la pared con un bajo grado de esterificación de las pectinas. Por otro lado, la relajación local de la pared celular del tracto de transmisión del estilo del carpelo, resultado de la baja metil esterificación de las pectinas, facilita el crecimiento de los tubos polínicos en la matriz celular del tejido femenino (9, 10).

Las zonas meristemáticas están compuestas por dos regiones; la región central donde hay poca proliferación celular, y la región periférica donde las células se dividen rápidamente y se forman los nuevos órganos (primordios). El incremento local de la actividad de PME en alguna región de la zona meristemática promueve la formación de primordios de nuevos órganos y la actividad local de inhibidores de PMEs impide su formación. Esta regulación estricta del grado de esterificación de HGs determina las propiedades mecánicas de la pared celular sugiriendo una señal mecánica en el proceso de diferenciación de las células meristemáticas (3). Recientemente se ha demostrado la relación entre las auxinas, el bajo grado de esterificación de las pectinas y la rigidez de la pared celular en la formación de nuevos órganos en el meristemo apical de *Arabidopsis*. La reducción de la rigidez de la pared de las células de la región periférica causada por las auxinas requiere de una disminución en la esterificación de las HGs. La presencia de dominios en la pared celular con un bajo grado de esterificación de pectinas es suficiente para inducir el primordio pero no para el desarrollo completo del órgano, proceso estrictamente dependiente de auxinas (11).

Función de las poligalacturonasas y sus inhibidores

Las poligalacturonasas (PGs) están directamente involucradas en los procesos de separación celular que incluyen desde la placa de abscisión de las hojas y frutos hasta la separación de las microsporas durante el desarrollo del polen y la emergencia de la raíz lateral a través de diferentes tipos celulares de la raíz. En *Arabidopsis*, se han reportado 69 genes que podrían codificar para PGs que presentan diferentes patrones de expresión espacio-temporal. En general, las diferentes PGs se expresan en zonas de los tejidos en los que es necesario que tenga lugar una correcta separación celular. Estos eventos de separación que dan lugar a la abscisión de los órganos o a la dehiscencia son fundamentales para el desarrollo vegetal, especialmente durante los procesos reproductivos. Algunos ejemplos son los procesos relacionados con polinización, maduración del fruto y dispersión de las semillas (12).

La regulación de la actividad de las PGs está mediada por unas proteínas de la familia de proteínas con regiones repetidas ricas en leucina (LRR, Leucine Rich Repeat) que inhiben *in vitro* su actividad (PGIPs, Fig. 2). Aunque no se conoce el mecanismo de inhibición, los estudios de interacción *in vitro* sugieren que las PGIP's pueden unirse a la pectina y competir con las PGs. El estudio de estos inhibidores se ha dirigido principalmente hacia su

participación en defensa ya que inhiben la actividad de las PGs producidas por diferentes organismos patógenos. Sin embargo, la participación de estas proteínas también ha sido demostrada en diferentes aspectos importantes del desarrollo vegetal incluyendo la floración. La PGIP FOR1 de *Oryza sativa* es un elemento importante en el mantenimiento del primordio floral y la PGIP FLOR1 de *Arabidopsis* está involucrada en la transición de meristemo vegetativo a floral (13).

Localización subcelular de las proteínas moduladoras de pectina

En general, los mecanismos que controlan la secreción y la posterior acumulación de las proteínas en la pared celular no han sido clarificados. Para proteínas relacionadas con la modulación de la pectina se han descrito diferentes mecanismos de secreción y acumulación en la pared. PMEs, PMEIs, PGs y PGIPs han sido descritas en diferentes proteomas de pared celular de células de diferentes tejidos en diferentes especies de plantas. Únicamente el dominio catalítico de las PMEs ha sido detectado en estos proteomas, pero se ha determinado que el dominio inhibitorio es indispensable para su secreción y posterior localización en la pared celular. En el caso de las PMEIs, se ha reportado que la PME11 es una proteína que se ancla a la cara externa de la membrana mediante un Glicosil fosfato inositol (GPI) que juega un papel fundamental en su localización y permanencia en la pared celular. La localización intracelular de diferentes PGIP's, posiblemente localizadas en vesículas, ha sido ampliamente reportada pero recientemente se ha demostrado que, en ausencia de PGs, PGIP2 se internaliza vía endosomas sugiriendo su localización transitoria en la pared celular (14).

Detección de los cambios en el patrón de metil esterificación de las pectinas durante el desarrollo vegetal

Durante el desarrollo de la planta, los diferentes tipos celulares pueden presentar cambios en los patrones de metil esterificación de las pectinas en dominios discretos de la pared celular. Estos patrones dependen de factores de regulación de la actividad de las PMEs tales como el pH, disponibilidad de iones, grado de metil esterificación del sustrato, concentración de celulosa y diferencias potencialmente intrínsecas en modo de acción de las isoformas respectivas (1,10). Estos dominios pueden ser determinados por anticuerpos específicos; JIM5 para las pectinas demetil esterificadas como se muestra en la Figura 4 y JIM7 con un alto

grado de metil esterificación. Con esta herramienta se ha podido determinar una localización heterogénea tanto a nivel celular como de tejido. Aunque el marcaje con estos anticuerpos muestra únicamente una instantánea de la dinámica del grado de esterificación de las pectinas durante un proceso, esta información generada dentro del contexto fisiológico permite un mayor conocimiento del proceso. Con estas herramientas, los cambios en la actividad de las diferentes enzimas y proteínas que regulan el grado de metil esterificación de la pectina obtenidos en las plantas transgénicas pueden ser estudiadas localmente para facilitar la interpretación de los diferentes fenotipos.

Participación de las pectinas durante la división celular

A lo largo del ciclo de vida, las plantas presentan zonas específicas de alta proliferación celular principalmente en las regiones apicales del tallo (Stem Apical Meristem, SAM) y de la raíz (Root Apical Meristem, RAM), involucradas en la formación de nuevas células y el inicio de la formación de órganos. El proceso de división celular en plantas implica la formación de nueva pared celular (placa celular), que en *Arabidopsis* se lleva a cabo en aproximadamente 50 minutos, en el sitio de división cortical. Este sitio de división se establece a partir de un rearrreglo drástico de los microtúbulos que forman la banda de la preprofase (PPB), el huso mitótico y el fragmoplasto. Al inicio de la mitosis, los microtúbulos se despolimerizan y se rearreglan formando la PPB alrededor del núcleo. La placa celular se forma mediante la fusión de vesículas dirigidas desde la red del trans golgi (Trans Golgi Network, TGN) hacia el fragmoplasto y se ensambla durante la telofase (15). El fragmoplasto está compuesto de dos discos opuestos de microtúbulos cortos y filamentos de actina y con la placa celular se expande centrífugamente hacia la periferia de la célula a medida que avanza la citocinesis. Finalmente, la placa celular se une a la pared celular de la célula madre para completar la citocinesis (16). Desde etapas tempranas de su formación, la placa celular presenta un alto contenido de pectinas y, a diferencia de las paredes celulares primarias, contiene calosa y carece de celulosa.

Dentro de los genes que se requieren para el proceso de citocinesis en células vegetales se encuentran los necesarios para la síntesis de los polisacáridos de la placa celular que constituirá la nueva pared celular. Aunque durante muchos años se asumió que las vesículas secretoras con polisacáridos recién sintetizados eran la única fuente, recientemente se ha sugerido la contribución de

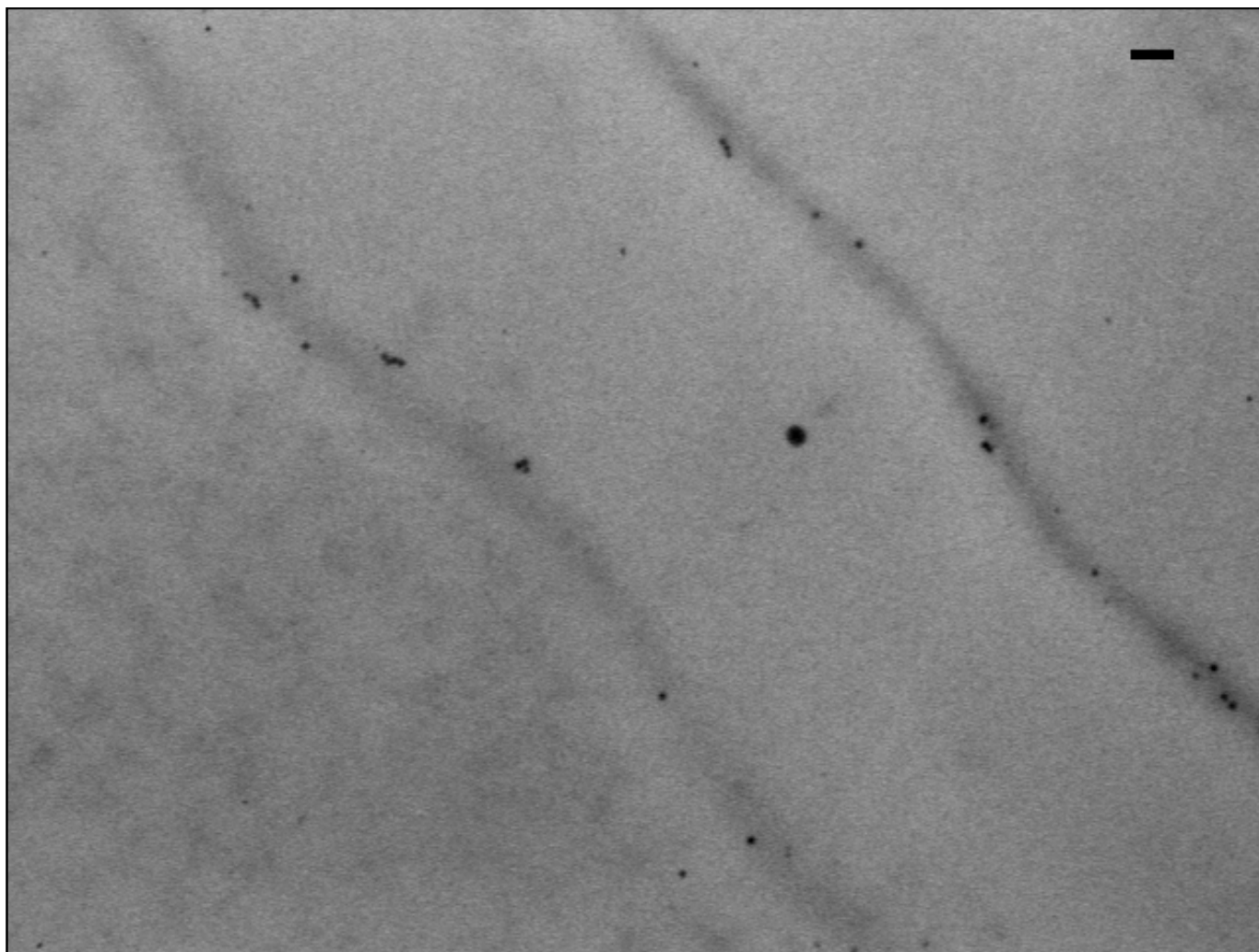


Figura 4. Inmunolocalización de pectinas desmetil esterificadas en células meristemáticas de raíces de *Arabidopsis thaliana*. La micrografía electrónica presenta la inmunolocalización de JIM5 en la pared celular de células meristemáticas. C, citoplasma; PC, pared celular; LM, lámina media; EI, espacio intracelular. Los puntos son artefactos de la cámara fotográfica. La barra corresponde a 100nm.

la vía endocítica a la formación de la placa celular. Material de la superficie celular incluyendo proteínas de membrana plasmática, componentes de la pared celular y marcadores de endocitosis aplicados de manera exógena, son rápidamente endocitados y liberados en la placa celular en formación (17). La utilización de anticuerpos contra pectinas con diferente grado de esterificación y de mutantes con defectos en el proceso de endocitosis ha permitido determinar que éstas pueden ser internalizadas activamente en células del ápice de la raíz. ARF-GEF-GNOM (ADP rybosilation factor-GTP exchange factor) es una GTPasa de la familia ARF involucrada en el proceso de endocitosis. Se ha descrito que esta proteína se localiza en endosomas que reciclan pectinas. Por otro lado, las células del mutante *gnom/emb30*, presentan paredes celulares abe-

rrantes debido a que las pectinas están localizadas de manera anormal (18).

En particular, las pectinas demetil esterificadas están en mayor cantidad durante la formación de la placa celular (17). Sin embargo, es necesario generar más información para entender la participación de este tipo de pectinas en los procesos que se llevan a cabo en formación de la placa celular y la reestructuración de la pared de la célula madre durante la división celular.

Un evento fundamental durante la deposición de la placa celular es la formación de plasmodesmos primarios (PD's). Los PD's son estructuras intercelulares que forman un continuo citoplásmico entre las células vecinas. Estas estructuras complejas regulan el paso de moléculas entre las células, dependiendo del tejido, estado de desarrollo y na-

turalidad de las moléculas. Estas moléculas, además de iones y carbohidratos, pueden ser proteínas como factores de transcripción y diferentes tipos de ARNs. Los PD's primarios se forman durante la división celular cuando nueva membrana plasmática y pared celular depositada es adherida a componentes del retículo endoplásmico que ha sido atrapado en el fragmoplasto. Los PD's están ubicados en regiones de la pared celular enriquecida con pectina y presenta de manera particular glucanos solubles (β -1,3-glucano ó calosa) depositados en la región del cuello del PD. Estas regiones de la pared celular, con las características particulares que le confieren una gran capacidad de respuesta, son fundamentales para la función de los PDs (19).

Señalización y Mantenimiento de la Integridad de la Pared celular

Las células vegetales necesitan mantener la integridad funcional de la pared celular durante el proceso de morfogénesis. Durante el desarrollo vegetal, la pared celular presenta cambios en su estructura que pueden debilitarla y generar señales que indiquen a la célula la posibilidad de un daño. Por otro lado, estos cambios en la estructura también podrían hacer más susceptibles a las células y presentar un mayor daño durante la interacción con los patógenos y en condiciones ambientales adversas. Estas señales pueden ser físicas, tal como se ha descrito para las levaduras, o químicas como los OGAs derivados de pectinas, y pueden inducir cambios en la expresión de diferentes genes involucrados en el mantenimiento de la integridad de la pared celular. Recientemente, se ha sugerido

que los receptores de los OGAs son las proteínas cinasas asociadas a pared (Wall-Associated Kinases, WAK) que están involucradas tanto en la regulación de la elongación de la pared como en respuestas de defensa a patógenos. Se considera que las WAKs son receptores potenciales involucrados en la señalización para el mantenimiento de la integridad de la pared celular. Por otro lado, la interacción del dominio extracelular de las WAKs con regiones de HG que interaccionan con calcio sugiere que este tipo de proteínas puede estar involucrado en sensor cambios en la estructura de la pectina antes de su degradación y generación de los OGAs (3).

Perspectivas

En los últimos años se han generado una gran cantidad de datos que demuestran la importancia de la regulación del grado de metil esterificación de las HG. En general, se ha establecido que la actividad de PME's y su regulación por las proteínas inhibidoras (PMEIs) son fundamentales para controlar el grado de esterificación en diferentes regiones de la pared celular, proceso que es determinante en diferentes etapas del desarrollo de la planta. Sin embargo, no se ha generado suficiente información para establecer la función de la gran cantidad de isoformas y la especificidad de su regulación por PMEIs. Asimismo, un aspecto fundamental para comprender la importancia de las modificaciones en la estructura de las pectinas durante el desarrollo vegetal está relacionado con la participación de otras familias de proteínas que podrían estar involucradas en este proceso.



REFERENCIAS

- Willats WGT, Knox JP, Mikkelsen JD (2006) Pectin: new insights into an old polymer are starting to gel. *Trends Food Sci Tech* 17:97-104.
- Carpita N, Gibeaut DM (1993) Structural models of primary cell walls in flowering plants -consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *Plant J* 3:1-30.
- Wolf S, Hématy K, Höfte H (2012) Growth control and cell wall signaling in plants. *Annu Rev Plant Biol* 63:7.1-7.27.
- Ridley B, O'Neil MA, Mohnen D (2001) Pectins: structure, biosynthesis, and oligosaccharide-related signalling. *Phytochem* 57:929-967
- Mohnen D (2008) Pectin structure and biosynthesis. *Curr Opin Plant Biol* 11:266-277.
- Pelloux J, Rustérucchi C, Mellerowicz EJ (2007) New insights into pectin methylesterase structure and function. *Trends Plant Sci* 12:267-277.
- Röckel N, Wolf S, Kost B, Rausch T, Greiner S (2008) Elaborate spatial patterning of cell-wall PME and PME1 at the pollen tube tip involves PME1 endocytosis, and reflects the distribution of esterified and de-esterified pectins. *Plant J* 53:133-143.
- Müller K, Levesque-Tremblay G, Bartels S, Weitbrecht K, Wormit A, Usadel B, Haughn G, Kermode A R. (2013). Demethylesterification of cell wall pectins in *Arabidopsis thaliana* plays a role in seed germination. *Plant Physiol* 161:305-316.
- Chebli Y, Kaneda M, Zerzour R, Geitmann A (2012) The cell wall of the *Arabidopsis* pollen tube -spatial distribution, recycling, and network formation of polysaccharides. *Plant Physiol* 160: 1940-1955.
- Yoneda A, Ito T, Higaki T, Kutsuna N, Saito T, Ishimizu T, Osada H, Hasezawa S, Matsui M, Demura T. (2010) Cobtorin target analysis reveals that pectin functions in the deposition of cellulose microfibrils in parallel with cortical microtubules. *Plant J* 64:657-667.
- Braybrook SA, Peaucelle A (2013) Mechano-chemical aspects of organ formation in *Arabidopsis thaliana*: The relationship between auxin and pectin. *PLOS One* 8(3): e57813.
- Ogawa M, Kay P, Wilson S, Swain SM (2009) *Arabidopsis* dehiscence zone polygalacturonase 1 (ADPG1), ADPG2, and QUARTET 2 are polygalacturonases required for cell separation during reproductive development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 21:213-233.
- Tortii S, Formara F, Vincent C, Andres F, Nordström K, Göbel U, Knoll D, Schoof H, Coupland G (2012) Analysis of the *Arabidopsis* shoot meristem transcriptome during floral transition identifies distinct regulatory patterns and a leucine-rich repeat protein that promotes flowering. *Plant Cell* 24:444-462.
- De Caroli M, Lenucci MS, Di Sansebastiano GP, Dalessandro G, De Lorenzo G, Piro G (2011) Protein trafficking to the cell wall occurs through mechanisms distinguishable from default sorting in tobacco. *Plant J* 65: 295-308.
- Jurgens G (2005) Cytokinesis in higher plants. *Annu Rev Plant Biol* 56:281-29.
- Rasmussen CG, Humphries JA, Smith LG (2011) Determination of symmetric and asymmetric division planes in plant cells. *Annu Rev Plant Biol* 62:387-409.
- Dhonukshe P, Baluska F, Schlicht M, Hlavacka A, Samaj J (2006) Endocytosis of cell surface material mediates cell plate formation during plant cytokinesis. *Dev Cell* 10:137-150.
- Geldner N, Anders N, Wolters H, Keicher J, Kornberger W, Muller P, Delbarre A, Ueda T, Nakano A, Jürgens G (2003) The *Arabidopsis* GNOM ARF-GEF mediates endosomal recycling, auxin transport, and auxin-dependent plant growth. *Cell* 112:219-230.
- Burch-Smith TM, Zambryski PC (2012) Plasmodesmata paradigm shift: regulation from without versus within. *Annu Rev Plant Biol* 63- 22.