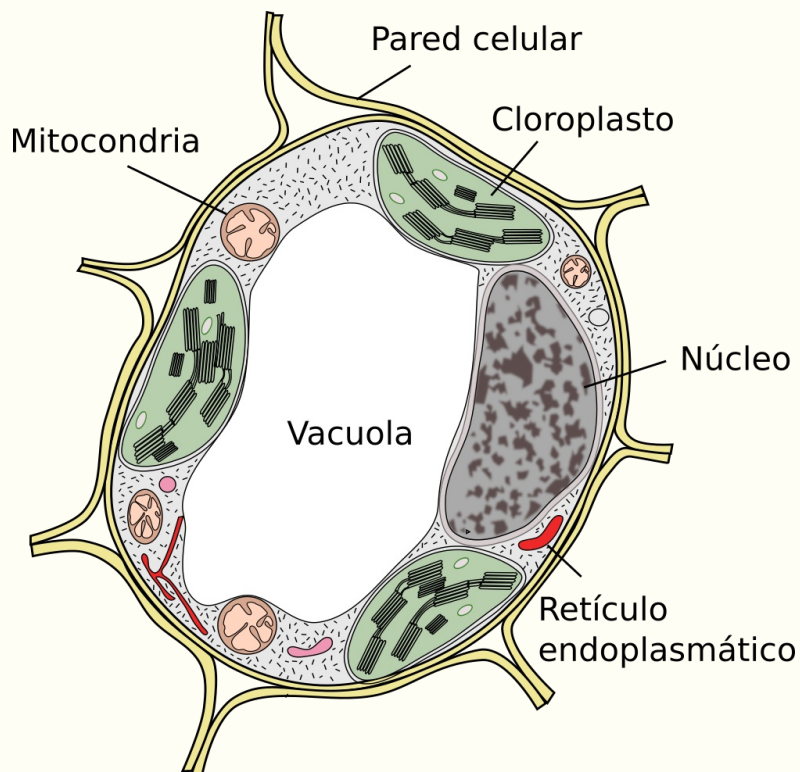


Atlas de Histología Animal y Vegetal

LA CÉLULA

CICLO CELULAR



Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA FUNCIONAL Y CIENCIAS DE LA SALUD.
FACULTAD DE BIOLOGÍA. UNIVERSIDAD DE VIGO.
(VERSIÓN: OCTUBRE 2017)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html>

y

ha sido creado con el programa Scribus

(<http://www.scribus.net/>)

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA (Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar sin restricción siempre que no se use para fines comerciales, que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre a los autores).

LA CÉLULA

CICLO CELULAR

ÍNDICE

Introducción	4
Fase G1	6
Fase S	8
Fase G2	9
Fase M	10
Bibliografía	14

INTRODUCCIÓN

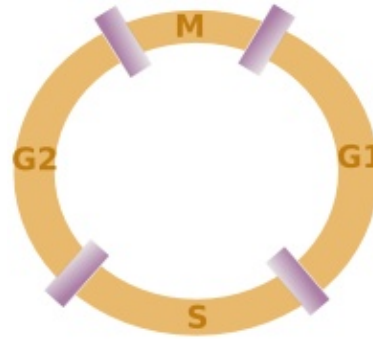
El ciclo celular se puede considerar como una sucesión de etapas por las que transcurre la vida de una célula. Una célula "nace" a partir de la división de una predecesora, pasa por una serie de etapas donde crece, duplica su tamaño y, por último, se divide para dar dos células hijas que comenzarán de nuevo el ciclo. Esto es lo que ocurre a las células que proliferan. Sin embargo, hay otras posibilidades. Así, muchas células no se dividirán nunca, como las neuronas, y otras nacerán no de la división sino de la fusión de dos células, como ocurre cuando se fusionan dos gametos para dar un cigoto y crear un organismo nuevo. Finalmente, algunas células morirán.

Hay dos grandes tipos de células en los organismos pluricelulares: las células somáticas y las células germinales. Las células somáticas son las que no producirán gametos, mientras que las células germinales sí. Esta distinción es importante porque las células germinales dan lugar a los gametos por un proceso denominado meiosis, mediante el cual se consiguen cuatro gametos haploides a partir de una célula diploide. Las células somáticas que proliferan terminarán su ciclo celular dividiéndose y convirtiéndose en dos células hijas con la misma dotación génica que su antecesora por un proceso denominado mitosis.

En los siguientes apartados se van a tratar las etapas del ciclo de las células somáticas que proliferan. También veremos ejemplos de células que no completan el ciclo celular y que son muy longevas, y otras que no lo completan porque mueren. La muerte de las células puede ser por daños no controlados por el organismo, por ejemplo la muerte del propio organismo, o por un suicidio celular inducido fisiológicamente denominado apoptosis.

El ciclo celular de los distintos tipos celulares dentro de un tejido o de un organismo debe estar fuertemente controlado y coordinado. Durante el desarrollo embrionario y juvenil de los animales se crece en tamaño y muchos tipos celulares contribuyen a ello. Sin embargo, alcanzado el tamaño adulto muchas poblaciones celulares detienen o disminuyen sus tasas de proliferación, ajustándolas a las necesidades de reparación, mantenimiento o supervivencia del

organismo. En algunas ocasiones ocurren errores en ciertas células que escapan a dichas regulaciones del ciclo celular y se dividen sin control. Éstas son las células cancerosas.



Fases del ciclo celular de cualquier célula eucariota. Las fases G1, S, y G2 se agrupan en una fase mayor denominada interfase.

El ciclo celular pasa por una serie de etapas denominadas: G1, S, G2 y M (las letra G significa intervalo o "gap", la S síntesis y la M mitosis). Esta secuencia se mantiene en prácticamente todas las células que proliferan y sólo ocasionalmente alguna de las fases es omitida. Las fases G1, S y G2 se suelen agrupar en la denominada interfase.

La fase G1 es la primera por la que pasa una célula. Es la etapa más larga y más variable, y en ella se produce crecimiento celular hasta alcanzar el tamaño óptimo. Existe un sistema molecular, denominado punto de control, que impide que la célula comience la siguiente etapa, fase S, si no se han alcanzado todos los requisitos necesarios para avanzar en el ciclo celular. Por ejemplo, un tamaño adecuado. No todas las células de un organismo adulto proliferan continuamente, sino que la mayoría detienen el ciclo celular para realizar una función. En esta parada del ciclo celular pueden estar un tiempo determinado y luego volver a reemprenderlo, o permanecer en esta fase para siempre.

En la fase S o de síntesis se duplica el ADN. Ésta es una acción compleja debido a la gran longitud de las hebras de ADN que forman un núcleo eucariota. Además, la replicación del ADN debe cumplir dos condiciones: una sola replicación y cometer los menos

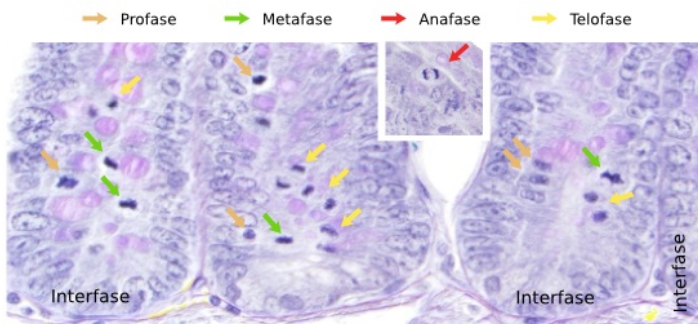


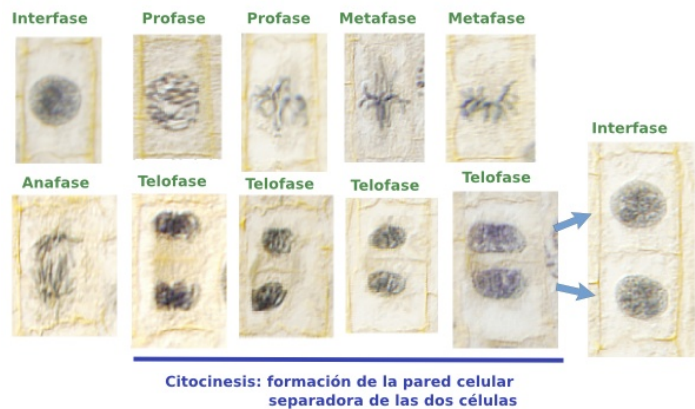
Imagen del epitelio del intestino de una rata donde se produce un alta proliferación celular.

fallos posibles. Cualquier error en la copia del ADN puede llevar a daños letales para las células hijas o incluso para la totalidad del organismo.

La fase G2 es otra etapa de crecimiento, más breve que la G1, en la cual se acumulan los productos necesarios para la siguiente etapa, la fase M, en la que se producirá la división celular.

La fase M o mitosis es quizás la más compleja y la que supone una mayor reordenación de los componentes celulares. Hay muchos procesos que se disparan y avanzan en paralelo. La mitosis se puede dividir a su vez en varias etapas relacionadas con los diferentes estados por los que va pasando el ADN. Se denominan profase, metafase, anafase y telofase, durante las que el ADN se compacta, forma cromosomas, se organizan y segregan, y finalmente se descondensan para formar los núcleos de las células hijas. Durante este proceso ocurren otros

procesos en paralelo: rotura de la envuelta nuclear, formación del huso mitótico, reparto de componentes citoplasmáticos, entre otros. La fase M termina con la citocinesis o separación del citoplasma en dos para la creación de dos nuevas células. En las células animales es consecuencia de un estrangulamiento del citoplasma de la célula progenitora por un anillo de actina. En las células vegetales se sintetiza una pared celular que terminará por separar el citoplasma inicial en los citoplasmas de las dos células hijas. Cuando termina la fase M tenemos dos células hijas iguales a la progenitora.



Diferentes etapas por las que pasa una célula vegetal de un meristemo de cebolla durante su ciclo celular. La interfase agrupa a las fases G1, S y G2. La mitosis (fase M) incluye a la profase, metafase, anafase y telofase. La citocinesis supone la creación de la pared celular que separará las dos células hijas.

FASE G1

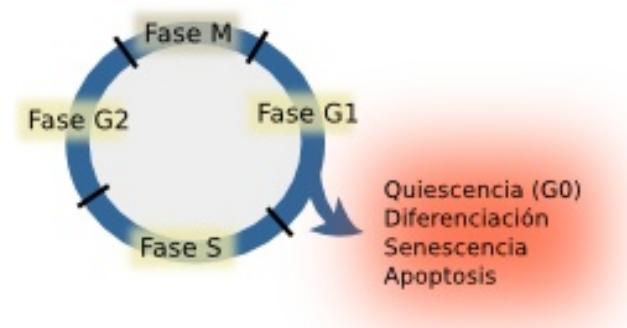
La fase G1 es el periodo del ciclo celular que abarca desde que termina la fase M hasta que comienza la fase S. Durante la fase G1 la célula comprueba las condiciones externas e internas y decide si continuar con el ciclo celular o no. En un organismo metazoo, el avance del ciclo celular está condicionado por señales externas, como adhesión, factores tróficos o mitógenos, entre otros, que emiten otras células del organismo. Las señales internas son aquellas que informan del estado de salud de la célula, como una correcta dotación de elementos celulares tras la división, una segregación correcta de los cromosomas, etcétera. Si todas estas señales son propicias la célula crecerá en tamaño y se preparará para entrar en la fase S.

Sin embargo, la mayoría de las células de un organismo pluricelular adulto no se dividen constantemente sino que detienen su ciclo celular en la fase G1, temporal o permanentemente. Detener el ciclo celular supone que la célula se va a diferenciar, a quedar quiescente, a sufrir un periodo de senescencia o a morir por apoptosis. Cuando la célula queda detenida en fase G1 en forma quiescente se dice que está en fase G0. Desde los estados de quiescencia y de célula diferenciada en algunos tipos celulares se puede volver a retomar el ciclo celular. Por tanto tenemos cuatro decisiones posibles que se toman en la fase G1 y todas ellas dependen de complejos moleculares o puntos de control que la célula debe ir sorteando para llegar a la fase S. Cuando uno de ellos no se pasa se dice que la célula ha tomado una decisión, pero si no se detiene en ninguno se dividirá, siendo éste el camino por defecto.

Las moléculas que están en la base de los puntos de control, y por tanto de la progresión del ciclo celular, son las quinasas dependientes de ciclinas o CdKs ("Cyclin-dependent kinases"). Estas enzimas, se han encontrado 9 diferentes en las células eucariotas, necesitan estar unidas a unas proteínas denominadas ciclinas y además ser activadas por fosforilación. Una vez activadas son las responsables de fosforilar numerosos sustratos, entre los que se encuentran los inhibidores del avance del ciclo celular, permitiendo así que el ciclo progrese. Las ciclinas son moléculas que se sintetizan de forma periódica durante el ciclo celular y se han encontrado hasta 16 ciclinas diferentes en las células eucariotas, siendo las más importantes

para el avance del ciclo celular las A, B, D y E. Las ciclinas D y E son importantes para el avance de la fase G1. Los complejos Cdk/ciclina D y Cdk/ciclina E actúan fosforilando al factor de transcripción Rb (retinoblastoma), que forma parte del último punto de control de la fase G1.

A este último punto de control en el que se fosforila a Rb se le denomina punto de restricción, porque si se pasa se entra irremediamente en la fase S. Es importante porque se decide si la célula se dividirá o no. Los elementos centrales de este punto de restricción son la Cdk-ciclina, la molécula Rb y el factor E2F. Rb defosforilado inhibe el avance del ciclo celular porque reprime la expresión de los genes necesarios para entrar en fase S, pero cuando es fosforilado por las CDKs-ciclina activa al factor E2F, el cual permitirá que se inicie la expresión de los genes implicados en la replicación del DNA, así como en la duplicación del centrosoma en las células animales. Todo este entramado molecular integra señales de las condiciones celulares (alimento, señales tróficas, etcétera), del posible daño del ADN durante la segregación de cromosomas o en la fase de crecimiento de celular posterior, puede que también del tamaño apropiado de la célula. Si todo es correcto, dicho punto se sobrepasará y se comenzará la fase S.



Esquema de las posibles salidas de una célula desde la fase G1. (Modificado de Blomen y Boonstra, 2007)

Pero, como dijimos, la mayoría de las células de un organismo adulto no están en permanente proliferación. Ello es debido a que existen inhibidores de las Cdk/ciclinas de la fase G1. Hay diversos tipos de inhibidores y uno de ellos es el p53, un factor de

transcripción que está dañado en numerosos tipos de cánceres. Cuando hay daño del DNA celular, estrés celular, cambios de pH u otras alteraciones celulares,

aumenta su concentración y provoca la activación del gen p21, el cual a su vez impide la fosforilación de Rb, y por tanto la célula no comienza la fase S.

FASE S

La fase S comienza cuando se ha pasado el punto de restricción de la fase G1. Se producen dos sucesos importantes: replicación del ADN y duplicación de los centrosomas en las células animales.

Replicación del ADN

El ADN está formado por dos cadenas de desoxirribonucleótidos o bases nucleotídicas. Ambas cadenas están unidas por puentes de hidrógeno que se establecen entre bases complementarias (adenina-timina, citosina-guanina), formando una doble hélice. Las dos cadenas se disponen de forma antiparalela entre sí. Esto quiere decir que el extremo 3' de una cadena está al lado del 5' de la otra cadena. Es decir, un extremo de la doble cadena posee un extremo 3' de una cadena y un extremo 5' de la otra. Para la duplicación del ADN hay que separar las dos cadenas rompiendo los puentes de hidrógeno y copiarlas simultáneamente.

El ADN de una célula eucariota no se copia empezando por un solo punto, esto llevaría demasiado tiempo, sino en múltiples sitios a la vez denominados orígenes de replicación. La célula dispone de los mecanismos necesarios para evitar que un origen de replicación se active más de una vez. Si no fuese así se producen más de una copia, lo que podría ser letal. Se consigue por un mecanismo en dos pasos. En el primero se organiza la maquinaria molecular necesaria para iniciar el proceso de copia y en segundo lugar se recibe una "licencia" para comenzar la replicación.

Para que se inicie la replicación se separan, no se rompen, las dos cadenas del ADN por una helicasa. A las cadenas libres se une una enzima denominada primasa (en eucariotas es un complejo formado por una ADN polimerasa α más una subunidad de una primasa) que sintetizarán un pequeño fragmento de ARN de unos 10 nucleótidos complementarios a una secuencia de la cadena de ADN, uno distinto en cada cadena. A estas pequeñas secuencias de ARN se les denomina cebadores o "primers". Entonces se reclutan las polimerasas δ y ϵ , las cuales añadirán al extremo 3' desoxirribonucleótidos complementarios en la

dirección del extremo 5' de la cadena copiada. Por tanto, formarán una cadena de nueva síntesis complementaria a cada una de las existentes previamente. Por eso se dice que la replicación es semiconservativa, una cadena nueva sobre una vieja. Un paso adicional es la eliminación del cebador de ribonucleótidos, llevado a cabo por las ARNasas, y su sustitución por desoxirribonucleótidos. El hueco se copiará por las DNA polimerasas que vienen copiando desde un origen de replicación situado más atrás en la cadena.

La apertura inicial de la doble cadena de ADN supone la creación de una horquilla de replicación. A partir de ella se copiarán las cadenas en las dos direcciones. Sin embargo, las ADN polimerasas añaden desoxirribonucleótidos exclusivamente en dirección 5' \rightarrow 3' (5' a 3' de la cadena copiada). Ello supone que la copia en la dirección 3' a 5' necesita de un proceso ligeramente más complicado. Así, en la zona de apertura de la doble hélice se irán añadiendo cebadores espaciados y serán los espacios entre estos cebadores los que llenarán las ADN polimerasas con nucleótidos complementarios pero siempre en dirección 3'. Esto supone que hay un proceso continuo de creación de cebadores, copia de ADN, eliminación de los cebadores más antiguos, copia del espacio dejado por ellos por las ADN polimerasas y sellado de los segmentos de ADN con las enzimas denominadas ligasas. A estos fragmentos de ADN que se sintetizan periódicamente y son ligados entre sí para formar una cadena continua se les denomina fragmentos de Okazaky.

Es importante tener en cuenta que no todo el ADN se está replicando a la vez. Se estima que en cualquier momento de la fase S se está copiando entre un 10 y un 15 % del ADN total. Si se detectan roturas del ADN, mediante los sistemas de control, la copia del resto del ADN se detiene. Otros eventos están ligados a la replicación del ADN como la síntesis de histonas, que debe también duplicar su número, y la duplicación de los centrosomas en las células animales, necesarios para organización del huso mitótico.

FASE G2

La fase S del ciclo celular da paso a la fase G2, la cual termina con la entrada en la fase M o mitosis. En la fase G2 se acumulan progresivamente aquellas moléculas cuyas actividades serán necesarias durante la fase M. Tradicionalmente se ha considerado como un estado de tránsito entre las fases S y M. Durante esta etapa, sin embargo, se comprueba si ha habido errores durante la replicación del ADN y si se ha producido su duplicación completa. Si éstos defectos son detectados la célula no entrará en fase M y el ciclo celular se detendrá hasta que los daños sean reparados o el ADN sea completamente copiado. Se puede entender que estos mecanismos son críticos para la célula puesto que los errores no detectados pasarán irremediablemente a

las células hijas. Durante la fase G2 la células también aumentarán en tamaño y los centrosomas, duplicados durante la fase S, se dirigirán a lugares opuestos de la célula para formar posteriormente el huso mitótico.

El límite entre las fases G2 y M no está totalmente claro y algunos autores consideran este cambio en la mitad de la profase mitótica. De cualquier manera, el fin de la fase G2 está mediado por la quinasa dependiente de ciclina (CdK) tipo 1 y por la ciclina B1. La ciclina B1 se sintetiza durante la fase S tardía. Es este complejo, más otras proteínas quinasas y fosfatasas, el que determina si la célula entrará en la fase M, es decir, es un punto de control.

FASE M

La fase M supone la división de una célula en dos células hijas. Conlleva una serie de procesos encaminados a repartir los componentes celulares sintetizados durante las fases anteriores del ciclo celular, destacando el ADN duplicado en la fase S, entre las dos células hijas resultantes de una forma generalmente equitativa. La fase M se divide en procesos que corren paralelos: mitosis con las etapas profase, metafase, anafase, telofase y la citocinesis. Algunos autores incluyen a la citocinesis como una etapa de la telofase. La mitosis va encaminada a repartir a los cromosomas entre las dos células hijas y sus fases se relacionan con lo que ocurre con los cromosomas: compactación, formación y movimiento de los cromosomas y descondensación. La citocinesis es el proceso de división del citoplasma en dos partes por estrangulamiento celular, lo que provoca la fisión y fusión de la membrana plasmática, dando como resultado dos células independientes. Aunque la mayoría de los procesos que vamos a describir se basan en cambios en la cromatina, hay que tener en cuenta que los orgánulos y demás componentes celulares también sufren procesos de desorganización, respecto a la organización que presentaban en las fases G1, S y G2 del ciclo celular, y su posterior reparto entre las células hijas.

MITOSIS

La mitosis supone un cambio drástico en las células y la formación del huso mitótico, una estructura formada por microtúbulos y cromosomas. En las células animales, en los polos del huso se localizan los centrosomas. Existen dos formas de mitosis denominadas abierta y cerrada, respectivamente. La mitosis abierta es aquella en la que la formación del huso mitótico implica la desorganización de la envuelta nuclear, mientras que la mitosis cerrada es aquella en la que el huso mitótico se forma en el interior del núcleo y la envuelta nuclear no se rompe pero sí se estrangula para formar dos núcleos nuevos. En la mitosis cerrada el citoplasma no entra en contacto con los cromosomas. Aunque pareciera que la mitosis abierta y cerrada son dos sistemas totalmente diferentes, existen formas intermedias donde la envuelta nuclear es parcialmente conservada y en otras el huso se forma en el citoplasma, pero la envuelta permanece intacta.

Profase

La profase comienza con la condensación del ADN, de manera que llegan a ser visibles las cromátidas de forma aislada, y con la desaparición del nucléolo. La condensación parece estar favorecida por la fosforilación de las histonas que componen la cromatina. En el citoplasma también se producen acontecimientos. Hay una desorganización parcial de los filamentos del citoesqueleto, y pérdida de adhesividad, lo que hace que las células adquieran una forma redondeada al entrar en mitosis. Hacia el final de la fase S la célula duplica su centrosoma, cuyos descendientes inicialmente permanecen juntos. Cuando se inicia la profase los centrosomas viajan a polos opuestos dentro de la célula, conducidos por proteínas motoras y microtúbulos. Entonces ambos centrosomas polimerizan y organizan un sistema de microtúbulos con una alta inestabilidad dinámica, alternancia entre crecimiento y decrecimiento, que posteriormente formarán el denominado huso mitótico. Los orgánulos, como el retículo endoplasmático y el aparato de Golgi, se fragmentan y disminuye enormemente el tráfico vesicular. La envuelta nuclear todavía no se ha roto.

Algunos autores distinguen una fase denominada prometafase en la que se empieza a desorganizar la envuelta nuclear, la cual se fragmenta en pequeñas vesículas, desencadenado por la fosforilación de las proteínas que constituyen la lámina nuclear. Entonces los microtúbulos pueden penetrar entre las cromátidas. Las cromátidas, que al principio presentan una cromatina poco empaquetada se convierten rápidamente en cromosomas típicos por compactación progresiva. Los extremos de los microtúbulos forman uniones con lugares concretos de los cromosomas llamados cinetocoros, localizados en los centrómeros. Cada cromosoma tiene dos cinetocoros. Los microtúbulos que contactan con los cinetocoros se denominan cinetocóricos. Como los cinetocoros están orientados en lugares opuestos, los dos centrosomas envían microtúbulos que contactan con un mismo cromosoma. El número de microtúbulos que contacta con un cinetocoro es variable y en humanos suele ser de 20 a 40, mientras que en las levaduras es uno solo. Otros microtúbulos, partiendo de centrosomas opuestos, no interaccionan con la cromatina sino que lo

hacen entre sí. Contactan con sus extremos más y llegan a estabilizarse, deteniéndose la inestabilidad dinámica. Estos microtúbulos se denominan polares.

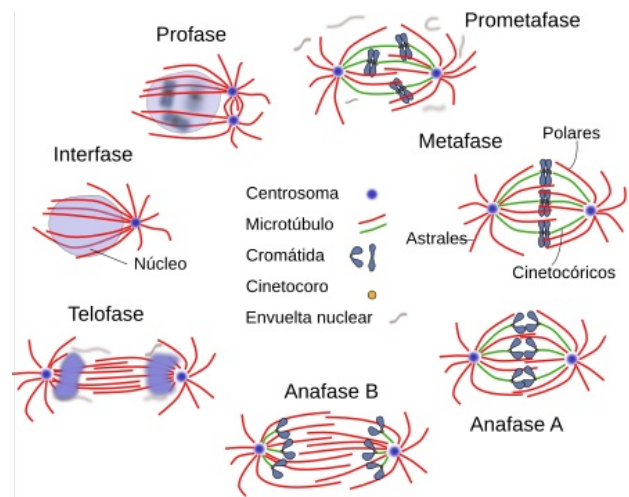
Metafase

Al final de la profase (o prometafase) las cromátidas hermanas están unidas entre sí y también a los microtúbulos cinetocóricos del huso mitótico. Las dos cromátidas hermanas unidas forman los cromosomas, que son desplazados hacia el centro del huso mitótico, equidistante a los dos centrosomas, formándose la denominada placa ecuatorial. Esto define a la metafase. Los desplazamientos son consecuencia del acortamiento y alargamiento de los microtúbulos, así como de la acción de las proteínas motoras. Durante este periodo los cromosomas se mueven para ocupar su posición en la placa ecuatorial y a veces se desplazan temporalmente fuera de ésta. Ello es indicio del tira y afloja que mantienen los microtúbulos de cada centrosoma.

El huso mitótico es un entramado de microtúbulos, proteínas asociadas a los microtúbulos (MAPs) y proteínas motoras (dineínas y quinesinas). Se forma durante la profase y adquiere su forma definitiva durante la metafase, donde los extremos menos de los microtúbulos se concentran en dos polos separados en la célula y los extremos más de los microtúbulos que parten de ambos polos contactan con los cinetocoros de los cromosomas, de modo que todos los cromosomas son contactados por microtúbulos que parten de ambos polos. A estos microtúbulos se les llama cinetocóricos y la zona donde se encuentran los cromosomas contactados por ellos se denomina placa ecuatorial. Desde los polos también parten otros microtúbulos, denominados astrales o áster, pero en dirección opuesta a la placa ecuatorial y cuyos extremos más contactan con la zona del citoplasma próxima a la membrana plasmática. Existen otros microtúbulos denominados interpolares que se encuentran entre los cinetocóricos pero que no contactan con los cromosomas. Estos microtúbulos interpolares tampoco parecen tener su extremo menos anclado en los polos del huso.

Anafase

La anafase comienza con la rotura de las conexiones entre cromátidas hermanas a nivel del centrómero gracias a la participación de proteasas, de manera que

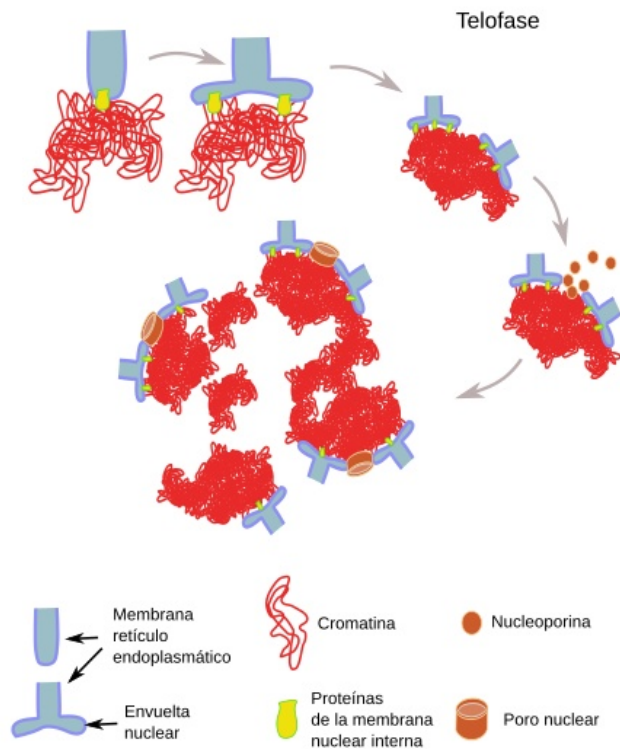


Fases de la mitosis considerando sólo segregación de los cromosomas.

cada cromátida irá hacia uno de los centrosomas. La velocidad del desplazamiento es normalmente de 1 μm por minuto. Existen dos etapas: la anafase A, en la cual los microtúbulos cinetocóricos se acortan por despolimerización, tanto en el extremo menos como en el más; mientras que en la anafase B los propios centrosomas se separan entre sí, empujados por los microtúbulos polares, favoreciendo aún más la separación de las cromátidas. Esta separación de los centrosomas va acompañada por una elongación de los microtúbulos polares, aportando la fuerza las proteínas motoras, que hace que se deslicen unos microtúbulos polares sobre los otros. También parece que otras proteínas motoras se asocian a los microtúbulos que salen desde los centrosomas en dirección opuesta a las cromátidas y contactan con el cortex celular, tirando de los centrosomas. Son los microtúbulos del áster. En los husos mitóticos grandes, donde el número de microtúbulo puede llegar a miles, como ocurre en las células de algunos anfibios y del endospermo de angiospermas, hay microtúbulos que no tienen sus extremos conectados a ningún polo del huso y la mayoría están asociados a los cromosomas.

Telofase

Durante esta fase se organiza de nuevo la envuelta nuclear alrededor de cada conjunto de cromátidas que han migrado hacia cada uno de los centrosomas formando los dos núcleos hijos. Esto se produce por defosforilación de las proteínas que constituyen la lámina nuclear. También se forman los poros nucleares



Fases de la mitosis considerando sólo segregación de los cromosomas.

y la cromátidas comienzan a descondensarse. Los microtúbulos se han liberado previamente de los cinetocoros.

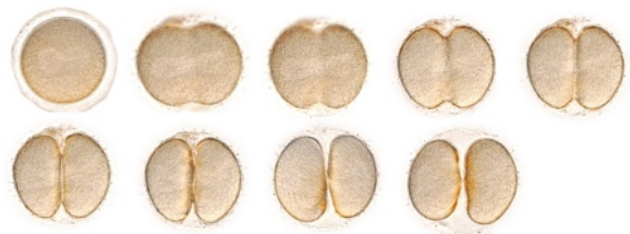
CITOCINESIS

La citocinesis es la etapa final del ciclo celular y supone la separación del citoplasma de la célula madre en dos partes que conformarán a las células hijas. Esta separación tiene lugar tras la segregación de los cromosomas, si no podría dar lugar a ploidías (desigual cantidad de cromosomas en las células hijas). La citocinesis es diferente en animales, plantas y hongos. Pero en todos se sigue una serie de etapas: elección del plano de división, ensamblaje de la maquinaria de división y separación celular.

En las células animales el plano en el que se producirá la división viene determinado por la orientación del huso mitótico y el primer indicio observable del arranque de la citocinesis es la formación de un surco en la superficie celular llamado surco de escisión, que es perpendicular al huso mitótico y se sitúa en una posición ecuatorial. Este

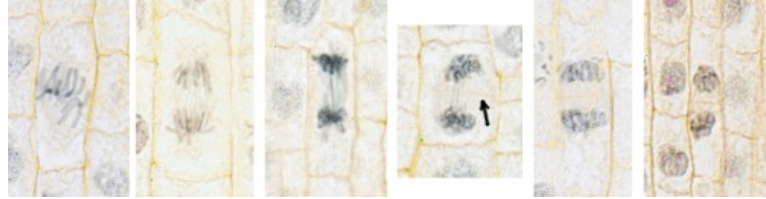
surco se produce por la acción de los filamentos de actina y por la miosina, que conjuntamente forman el denominado anillo de escisión. Este anillo se comienza a ensamblar la final de al anafase. El desplazamiento de unos filamentos de actina sobre otros, como ocurre durante la contracción muscular, produce un fenómeno de estrangulamiento. Este anillo de escisión es transitorio y se forma sólo durante la citocinesis para después desaparecer. Para completar la citocinesis han de eliminarse los restos del huso mitótico atrapados durante el estrangulamiento, desorganizarse el propio anillo y romperse y sellarse las membranas plasmáticas. Recientemente se ha visto que en las células animales, al igual que en las vegetales, el tráfico vesicular participa en la finalización de la citocinesis: se necesita más membrana y moléculas que lleven a cabo la rotura y sellado de la membrana plasmática, de forma parecida a lo que ocurre con las vesículas del tráfico vesicular.

En las células vegetales y los hongos la citocinesis es diferente a causa de la presencia de la pared celular. En las plantas las células hijas se separan, no por la formación de un anillo contráctil, sino por la formación de una nueva pared celular en el interior de la célula que se va a dividir y que será lo que finalmente separará a las dos células hijas. La formación de esta nueva pared celular está mediada por lo que se denomina el fragmoplasto, que inicialmente posee como componentes a los restos de los microtúbulos polares del huso mitótico y a vesículas procedentes del aparato de Golgi. Estas vesículas se transportan hasta la zona media gracias a proteínas motoras y se fusionan entre sí para formar membrana y su contenido constituirá la lámina media de la futura



Proceso de citocinesis en un cigoto de erizo de mar. La zona más brillante es el huso mitótico. Como se puede observar el plano de división es perpendicular al eje del huso mitótico.

pared celular. En las plantas la nueva pared crece de manera centrífuga, es decir, desde el interior hacia la periferia celular. Los hongos no forman fragmoplasto, sino que crecen sus paredes de forma centrípeta, desde la periferia hacia el interior. En las plantas no hay invaginación de la membrana celular, pero sí se observa en los hongos. En ambos casos, la posición y orientación del plano de división viene determinada por el núcleo de la célula. En las plantas, al final de la fase G₂, se generan unos haces de microtúbulos que forman una banda alrededor del núcleo denominada banda de preprofase (PPB:



Distintas fases de la mitosis desde profase (izquierda) hasta telofase (derecha). Se puede observar como se va creando progresivamente un pared celular nueva que separa ambos grupos de cromosomas, que formarán los núcleos de las células hijas. A esta estructura en construcción se le denomina fragmoplasto (flecha).

preprophase band; en inglés), con una orientación determinada que dejarán huella en la superficie celular. Estos microtúbulos desaparecen al avanzar la mitosis, pero sus marcas quedarán y condicionarán la orientación del fragmoplasto.

BIBLIOGRAFÍA

Fase G1

Blomen VA, Boonstra J. 2007. Cell fate determination during G1 phase progression. Cellular and molecular life sciences. 64:3084-3104.

Citocinesis

Pardo M. Citoquinesis en células eucariotas. 2005. Investigación y ciencia 346:40-49.

Wanke C, Kutay U. Enclosing chromatin: reassembly of the nucleus after open mitosis. 2013. Cell 152: 1222-1225.