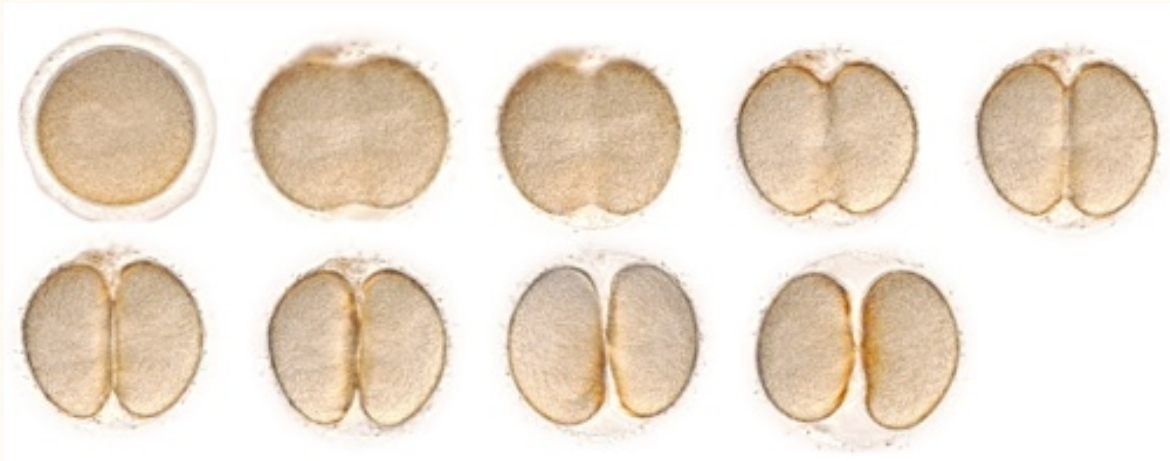


# ATLAS de HISTOLOGÍA VEGETAL y ANIMAL

## La célula



## 8. 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: Febrero 2015)*

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/canvas/Scribus>)

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).

# ÍNDICE

---

1. Introducción .....	4
2. Fase G1 .....	8
3. Fase S .....	10
4. Fase G2 .....	12
5. Mitosis .....	13

## 1. 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.

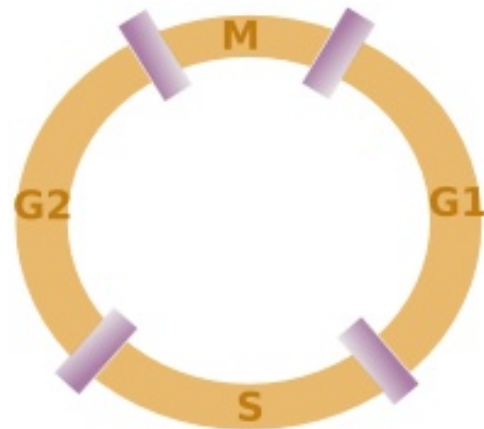
Hay dos grandes tipos de células en los organismos pluricelulares: las células somáticas y las células germinales. Las células somáticas son las que no producirán gametos, mientras que las células germinales sí. Esta distinción es importante porque las células germinales dan lugar a los gametos por un 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.

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.



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

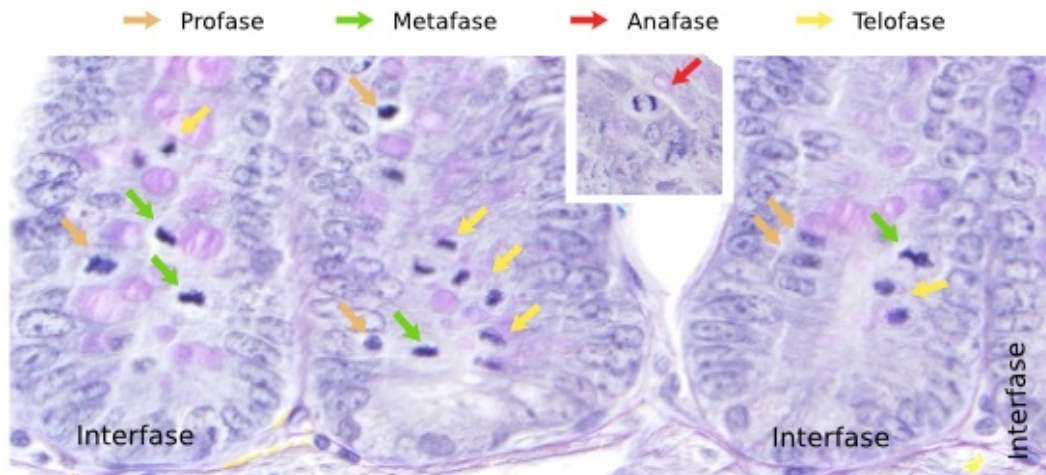


Imagen del epitelio del intestino de una rata donde se produce un alta proliferación celular.

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.

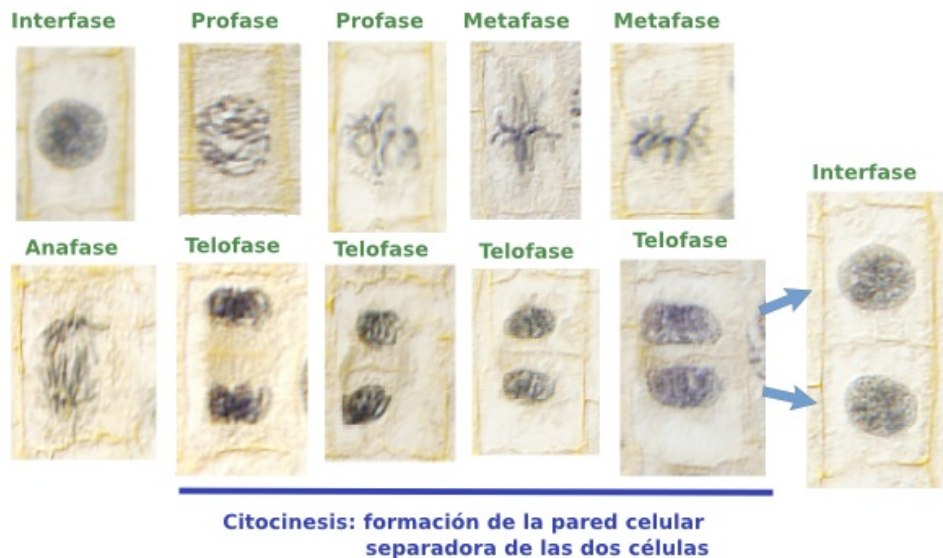
En la fase S o de síntesis se duplica el ADN. Ésta es una acción compleja debido a la gran longitud de las hebras de ADN que forman un núcleo eucariota. Además, la replicación del ADN debe cumplir dos condiciones: una sola replicación y cometer los menos fallos posibles. Cualquier error en la copia del ADN puede llevar a daños letales para las células hijas o incluso para la totalidad del organismo.

La fase G<sub>2</sub> es otra etapa de crecimiento, más breve que la G<sub>1</sub>, 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 como consecuencia de un estrangulamiento del citoplasma original que lleva a un acercamiento, fusión y posterior fisión de la membrana plasmática, resultando dos células hijas diploides e iguales a la célula madre. 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



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 metafase incluye a la profase, metafase, anafase y telofase. La citocinesis supone la creación de la pared celular que separará las dos células hijas.

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.

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 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 como consecuencia de un estrangulamiento del citoplasma original que lleva a un acercamiento, fusión y posterior fisión de la membrana plasmática, resultando dos células hijas diploides e iguales a la célula madre.

## 2. FASE G1

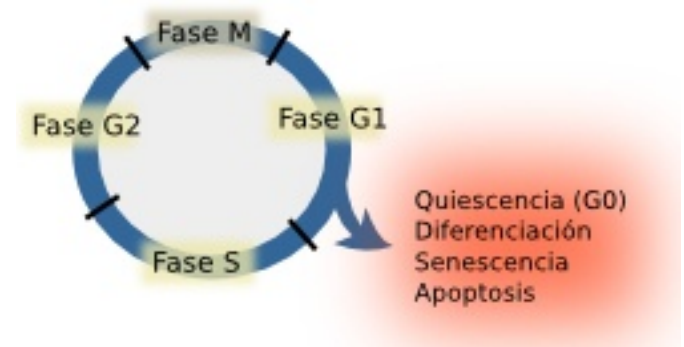
La fase G1 es el periodo del ciclo celular que abarca desde que termina la fase M hasta que comienza la fase S. Durante la fase G1 la célula comprueba las condiciones externas e internas y decide si continuar con el ciclo celular o no. En un organismo metazoo, el avance del ciclo celular está condicionado 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 CDK-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



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

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.

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.

## Bibliografía

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

### 3. 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  $\alpha$  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  $\delta$  y  $\epsilon$ , 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 Okazaki.

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.

#### 4. 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.

## 5. FASE M

La fase M o mitosis 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 varias etapas: profase, metafase, anafase, telofase y citocinesis. Algunos autores incluyen a la citocinesis en la telofase. Las tres primeras están relacionadas con las modificaciones que se producen en el ADN: 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 fusión y fisión 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 sus formas normales en las fase G1, S y G2, y su posterior reparto entre las células hijas.

### Profase

La profase comienza con la condensación del DNA, 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, 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.

### 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 cada cromátida irá hacia uno de los centrosomas. La velocidad del desplazamiento es normalmente de 1  $\mu\text{m}$  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

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

### Citocinesis

La citocinesis comienza durante la anafase y finaliza con la formación de las dos células hijas. El primer indicio 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 forma por la acción de los filamentos de actina y por la miosina. El desplazamiento de unos sobre otros, como ocurre durante la contracción muscular, produce un fenómeno de estrangulamiento. Este anillo es transitorio y se forma sólo durante la citocinesis para después desaparecer. Para completar la citocinesis han de eliminarse los restos del huso



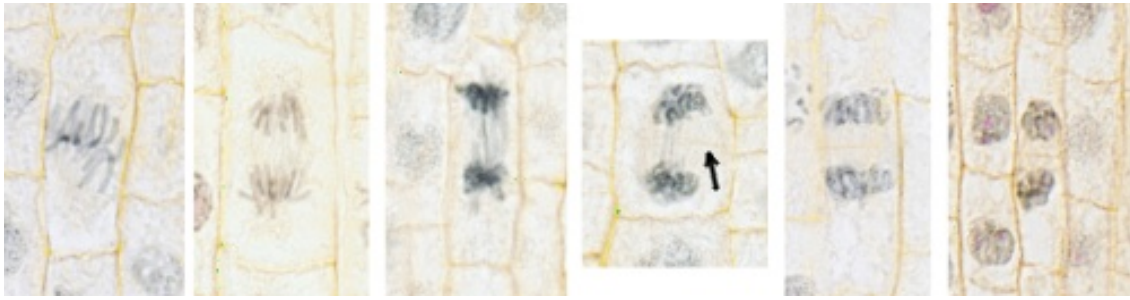
Proceso de citocinesis en un cigoto de erizo de mar. La zona más brillante es el huso mitótico. Como se puede observar el plano de división es perpendicular al eje del huso mitótico.

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.

### Telofase

Durante esta fase se organiza de nuevo la

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



Distintas fases de la mitosis desde mitosis (izquierda) hasta telofase (derecha). Se puede observar como se va creando progresivamente una 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

ocurre con las vesículas del tráfico vesicular.

En las células vegetales la citocinesis es diferente a causa de la presencia de la pared celular. 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. Esta pared nace rodeada de membrana y es perpendicular y central al huso mitótico. Su posición determina la localización de las dos células hijas y por tanto también la dirección de crecimiento de la planta.

La formación de esta nueva pared celular está mediada por lo que se denomina el fragmoplasto, que 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 esta zona por proteínas motoras y se fusionan entre sí y con la pared en crecimiento. En su interior llevan componentes de la pared celular que se irá formando como consecuencia del proceso de fusión vesicular.