

MAQUINARIA DE CITOCINESIS EN PLANTAS: ORIGEN Y CARACTERÍSTICAS*

Elizabeth Monroy-Morales, Raúl Dávila-Delgado y Rosana Sánchez-López**

Departamento de Biología Molecular de Plantas, Instituto de Biotecnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cuernavaca, Morelos, México. **Autor de correspondencia, correo E: rosana.sanchez@mail.ibt.unam.mx

RESUMEN

La citocinesis es el proceso que concluye la división celular, y consiste en la distribución del citoplasma y organelos de la célula madre en las dos células hijas. En plantas, la citocinesis ocurre por la formación de una placa celular en el centro del fragmoplasto; este último es una estructura formada por microtúbulos y microfilamentos de actina que se alinea perpendicularmente al plano de la división y sirve como un andamio para el ensamblaje de la placa celular. Vesículas citocinéticas derivadas del aparato de Golgi migran al centro del plano de la división a través del fragmoplasto, donde se fusionan para dar origen a la placa celular, la cual crece hacia la periferia de la célula en división y, eventualmente, se fusiona con la membrana plasmática lateral de la célula parental, completando así la división celular. La citocinesis mediada por el fragmoplasto es un mecanismo específico de las células vegetales, aunque también ha sido reportado en algas carofitas (Charales, Coleochaetales y Zygnematales), uno de los grupos de parientes más cercanos a las actuales plantas terrestres. Sabemos que algunas características celulares y moleculares de la maquinaria citocinética en plantas terrestres tienen su origen en algas carofitas. En esta revisión discutimos: 1) características de la citocinesis somática en plantas, 2) componentes de la maquinaria molecular involucrada en la formación de la placa celular, y 3) evidencia de la citocinesis mediada por fragmoplasto en algas carofitas.

ABSTRACT

Cytokinesis is the process that completes cell division and comprises the distribution of the cytoplasm and organelles from the parental cell into two daughter cells. In plants, cytokinesis occurs by the formation of a cell plate in the center of the phragmoplast; the latter is a structure composed of microtubules and actin microfilaments which are perpendicularly aligned to the division plane and serves as a scaffold for cell plate assembly. Golgi apparatus-derived cytokinetic vesicles migrate through the phragmoplast to the middle of the division plane, where they fuse giving rise to the cell plate, which grows toward the periphery of the dividing cell and eventually fuses with the lateral plasma membrane of the parental cell, thus completing cell division. Phragmoplast-mediated cytokinesis is a mechanism specific of plant cells, although it has also been observed in charophyte algae (Charales, Coleochaetales and Zygnematales), a group related to modern land plants. It is known that some cellular and molecular characteristics of the cytokinetic machinery in land plants have their origin in charophyte algae. In this review, we discussed: 1) characteristics of somatic cytokinesis in plants, 2) components of the molecular machinery involved in cell plate formation and 3) evidence of phragmoplast-mediated cytokinesis in charophyte algae.

PALABRAS

CLAVE:

Citocinesis, división celular, fragmoplasto, placa celular, plantas terrestres, algas carofitas.

KEY WORDS:

Cytokinesis, cell division, phragmoplast, cell plate, land plants, charophyte algae.

INTRODUCCIÓN

Los organismos crecen gracias a que las células se dividen para generar más células. La célula que se divide se llama célula parental o célula madre y las nuevas células se conocen como células hijas. Para dividirse, una célula madre debe crecer, copiar su material genético (DNA) y dividirse físicamente en dos células hijas. Durante la división de células eucariotas, cada célula pasa por una serie de etapas definidas que constituyen el ciclo celular, el cual en células somáticas se divide en dos etapas: interfase y mitosis (Fig. 1A). Durante la interfase

(etapa de no división) la célula crece, duplica sus cromosomas y se prepara para la división celular. La interfase es la etapa más larga del ciclo celular y se divide en tres fases: fase G1 (crecimiento celular y duplicación de organelos), fase S (síntesis de DNA, para duplicar su material genético) y fase G2 (preparación para la división). Una vez que concluye la interfase, la célula entra en la etapa de mitosis (M) o de división celular, en la que se distinguen dos procesos: la división nuclear, que implica la separación del material genético y generación de dos núcleos idénticos (cariocinesis), y la citocinesis o repartición física del citoplasma y

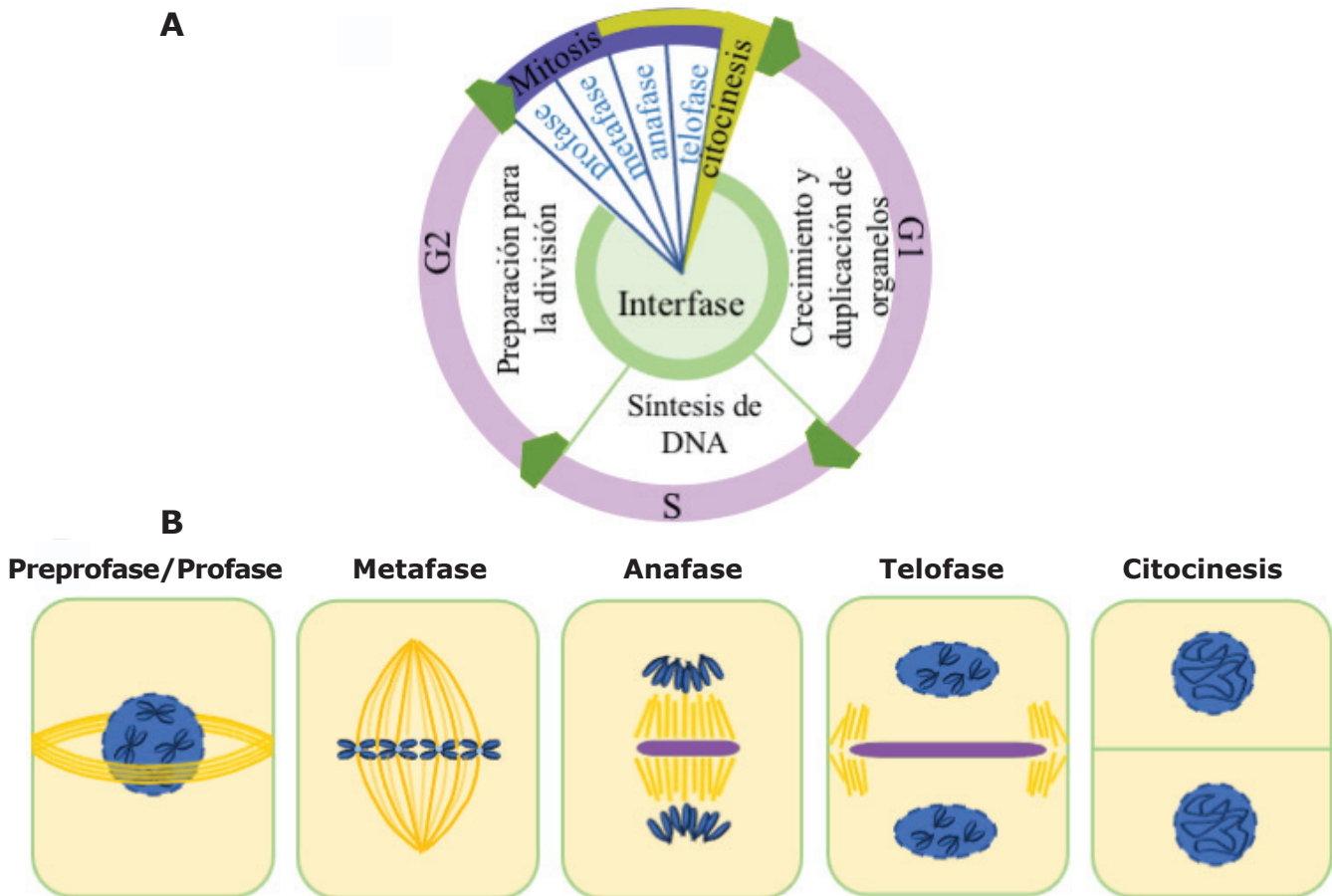


Figura 1. Ciclo celular y sus fases. A) El ciclo celular se divide en interfase y mitosis. Durante la interfase, la célula crece y replica sus cromosomas, esta etapa se divide en tres fases: G1, S y G2. La fase G1 comienza cuando se completa la mitosis y la citocinesis, es la fase en la que la célula crece. La fase S (síntesis de DNA) implica la replicación de los cromosomas, y es seguida por la fase G2, en la que la célula se prepara para dividirse. Una vez terminada la etapa de interfase, la célula entra en la etapa M (mitosis y citocinesis). La mitosis es el mecanismo por el cual se reparten los cromosomas para formar los dos núcleos de las células hijas y comprende cuatro etapas: profase, metafase, anafase y telofase. **B)** Esquema de la mitosis en una célula vegetal. En plantas, en la transición G2/M se forma la banda de preprofase antes de que las células concluyan la fase G2 y desaparece tan pronto como la envoltura nuclear se rompe y se forma el huso mitótico. En la profase, los cromosomas son claramente visibles y la membrana nuclear se desaparece, seguida de la metafase donde los cromosomas se mueven hacia el plano ecuatorial, se forma el huso mitótico y se reparten los componentes celulares. Durante la anafase, los cromosomas se mueven a los polos opuestos de la célula y en la telofase la envoltura nuclear se reorganiza alrededor de cada conjunto de cromosomas y se completa la mitosis. En las últimas fases (anafase/telofase) de la mitosis comienza la citocinesis. En células vegetales forma una nueva estructura membranosa conocida como placa celular (en morado), que dará lugar a la membrana plasmática y pared celular que divide el citoplasma en dos generando dos células hijas.

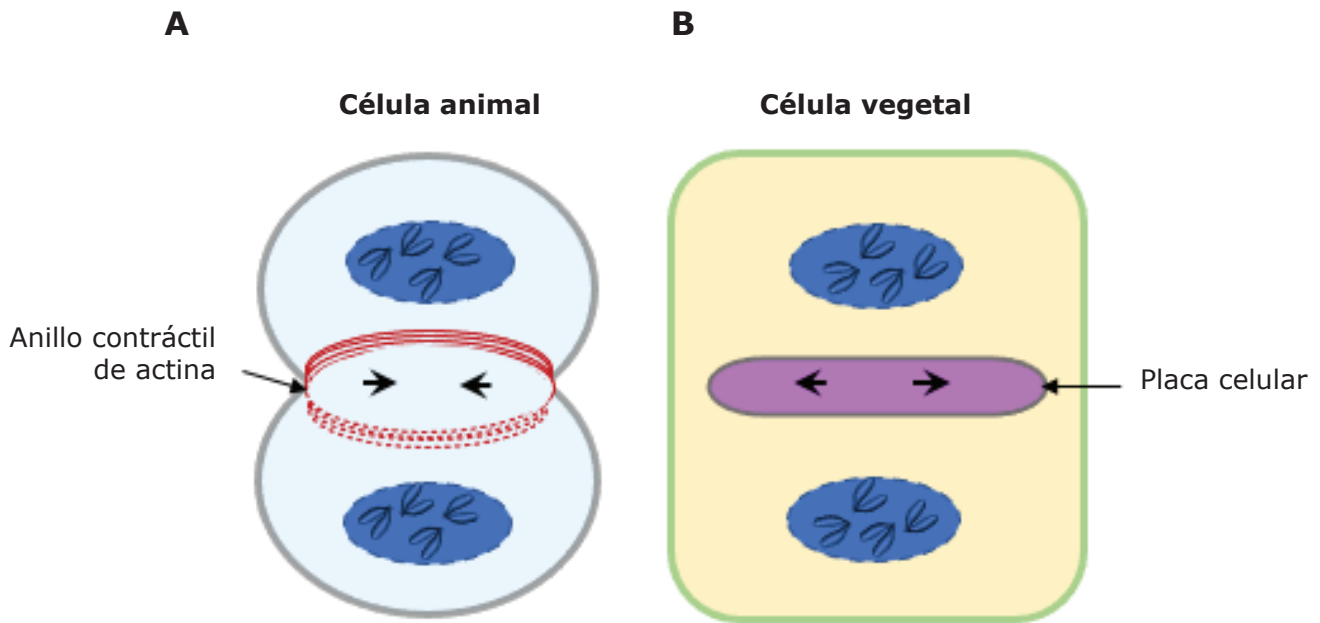


Figura 2. Citocinesis somática en células animales y vegetales. A) Una característica distintiva de la citocinesis en la célula animal es la formación de un surco de escisión o anillo contráctil de actina, cuyo diámetro se reduce conforme avanza la citocinesis, es decir, hay una contracción progresiva que se genera desde la periferia hacia el centro de la célula hasta producir la separación de las células hijas. Este mecanismo es conocido como citocinesis centrípeta. **B)** En células vegetales, la citocinesis implica la formación de un compartimento membranoso transitorio conocido como placa celular (PC), que se genera en el centro de la célula citocinética y se expande de forma radial hacia la periferia de la célula. Por lo que se dice que en células vegetales la citocinesis es centrífuga. Las cabezas flecha indican la dirección en la que progresa la citocinesis.

demás organelos de la célula madre para formar dos células hijas genéticamente idénticas. Si bien la mitosis es un proceso continuo, durante la división nuclear se distinguen cuatro fases sucesivas: profase, metafase, anafase y telofase (Fig. 1B). Es de mencionar que la anafase y telofase coinciden con el inicio o transición hacia la citocinesis (1).

La peculiaridad de la división de células somáticas vegetales es el ensamblaje *de novo* de tres estructuras transitorias únicas: la banda de preprofase o PPB (preprophase band, en inglés), el fragmoplasto (2,3) y la placa celular (PC).

1) Características de la citocinesis somática en plantas

Las células vegetales, tienen una pared celular rígida (compuesta por celulosa, hemicelulosa y pectina, iones y proteínas con diversas funciones) que rodea a la membrana plasmática. Esta estructura impide que la citocinesis ocurra como en células animales (Fig. 2A), en las que se forma un surco de escisión, llamado anillo contráctil de actina, que se contrae hacia adentro (citocinesis centrípeta) y separa la célula en dos (4). En las células vegetales, la citocinesis es centrífuga, es decir, inicia en

el punto central del plano de la división y progresa de forma radial hacia la membrana plasmática de la célula madre para dar lugar a dos células hijas (Fig. 2B). En la etapa previa a la división celular, durante la interfase, los MTs en la célula vegetal se caracterizan por presentar una distribución cortical, es decir, se localizan hacia la periferia de la célula (Fig. 3A). La etapa crucial que define el futuro plano de la división en células vegetales es el ensamblaje de la PPB en la zona de división cortical o CDZ (cortical division zone, en inglés) de la célula en preparación para la mitosis (pre-profase) (4, 5). La PPB es un anillo cortical, transitorio, que se forma en la etapa tardía de la fase G2 y desaparece al inicio de la mitosis (profase). Este anillo está constituido por microtúbulos (MTs) y filamentos de actina (microfilamentos o MFs) que se organizan en la zona contigua a la membrana plasmática en el plano ecuatorial, rodeando al núcleo (Fig. 3B).

En las etapas avanzadas de la mitosis tiene lugar la formación del fragmoplasto, una estructura subcelular dinámica temporal, tipo barril o cilindro sólido, que se forma en el centro de la célula en división, entre los dos núcleos hijos (6). El fragmoplasto consiste de dos conjuntos de MTs y MFs, ambos organizados de forma antiparalela;

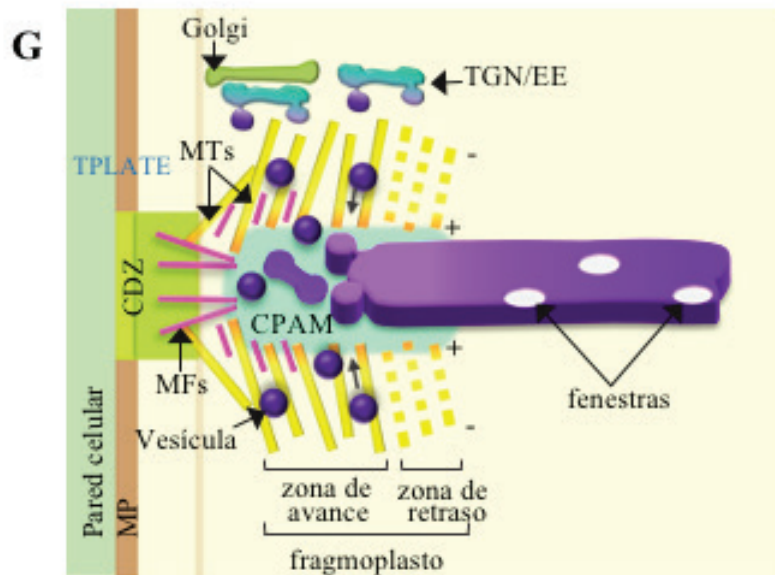
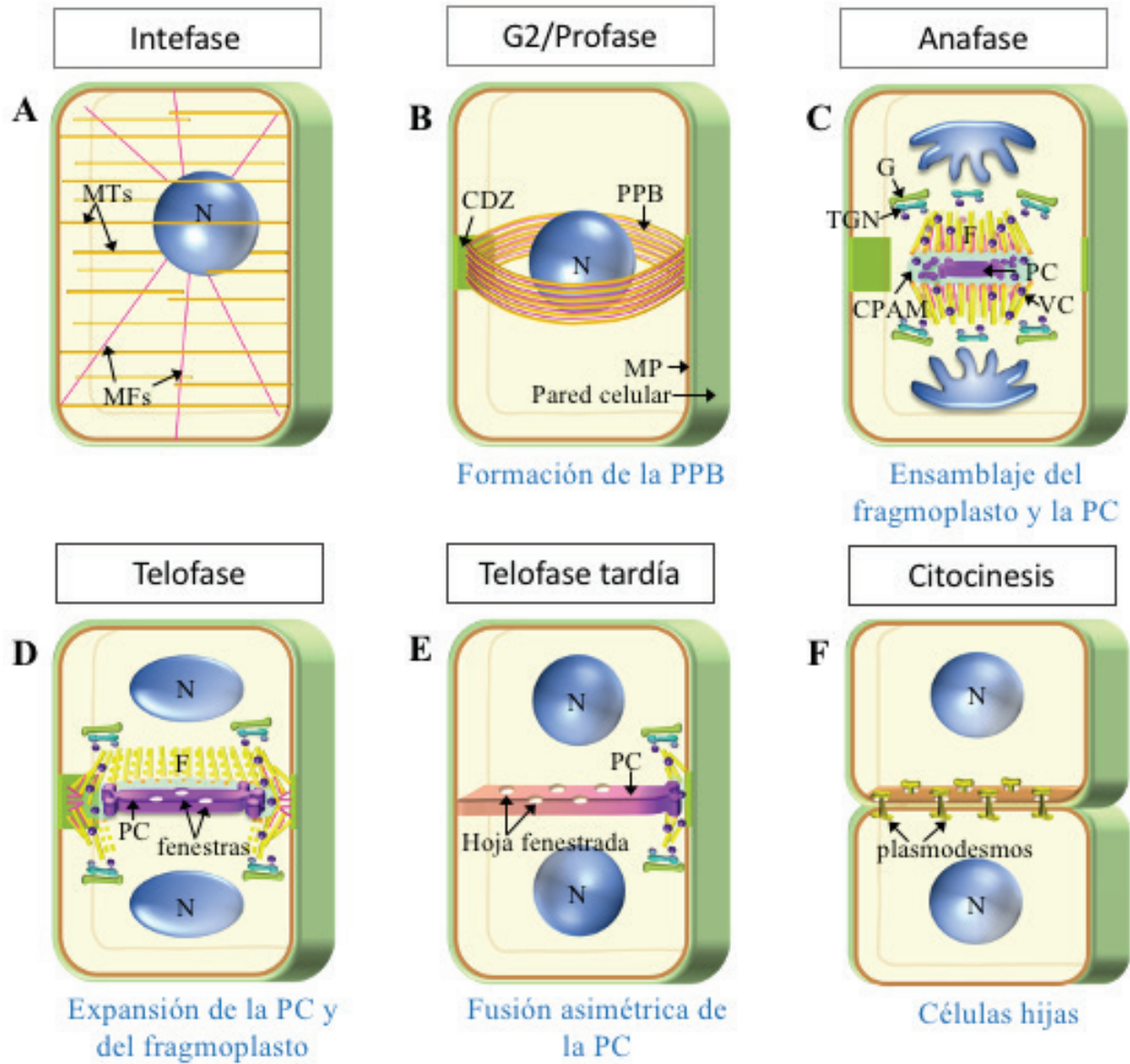


Figura 3. Citocinesis somática en plantas. A) Célula en interfase y su distribución de MTs y MFs. **B)** Formación de la PPB durante la fase G2, define la zona de división cortical (CDZ). La CDZ, área de la membrana plasmática, marca el sitio futuro de fusión de la PC. La PPB está constituida por MTs y MFs. **C-F)** Citocinesis; **C)** ensamblaje del fragmoplasto (F) y de la PC. La citocinesis somática comienza durante la anafase-telofase con la acumulación y fusión de vesículas en el centro (cpam) del plano de la división hasta generar una red túbulo-vesicular, la PC naciente. El fragmoplasto (tipo barril) es caracterizado por una distribución uniforme de los MTs en toda el área de la PC en formación. **D)** Expansión y maduración de la PC. La expansión centrífuga de la PC está coordinada con la despolimerización de MTs en la región central del fragmoplasto, generando un fragmoplasto en forma de anillo. **E)** La expansión de fragmoplasto es generalmente asimétrica y la PC se fusiona primero con un lado de la CDZ. La PC madura y se consolida en una hoja fenestrada, que eventualmente será una pared celular. **F)** Formación de dos células hijas. La PC se fusiona con la membrana plasmática parental y se transforma en la nueva pared celular vegetal, separando así las dos células hijas. Hebras de RE atraviesan la PC fenestrada dando origen a los plasmodesmos. **G)** Dinámica de los MTs durante la expansión de la PC. El fragmoplasto se expande centrífugamente por una continua polimerización y despolimerización de los MTs en las zonas de avance y de retraso, respectivamente. La región central de la PC entra en una etapa de maduración (con fenestras) que se evidencia por una disminución de vesículas asociadas a la PC. La PC se expande centrífugamente mediante la fusión de vesículas, derivadas de TGN, que llegan al borde de crecimiento de la PC hasta fusionarse con la MP. PPB, del inglés preprophase band; PC, placa celular; F, fragmoplasto; MTs, microtúbulos; MFs, microfilamentos de actina; cpam, del inglés "cell plate assembly matrix"; TGN/EE, del inglés "trans-Golgi network/early endosome"; MP, membrana plasmática.

durante la transición de anafase a telofase, los MTs y MFs, se ordenan perpendicularmente al plano de división (Fig. 3C), con sus extremos positivos en la zona central o media de esta estructura, sitio de ensamblaje y maduración de la PC. El arreglo de MTs sirve de guía para que las vesículas citocinéticas se dirijan a la zona media del fragmoplasto, donde sucesivamente se fusionan para formar la PC (Fig. 3D). La formación de esta red activa la despolimerización de los MTs y favorece que el fragmoplasto forme un anillo (7). La despolimerización y polimerización de los MTs en las zonas de retraso o proximal (lagging zone, en inglés) y de avance lateral o distal (leading zone, en inglés) respecto a la PC en crecimiento (Fig. 3G), y la constante fusión de vesículas citocinéticas con la membrana de la PC en crecimiento marcan la expansión centrífuga del anillo de fragmoplasto y la PC hacia la CDZ (Fig. 3D). Generalmente, la expansión del fragmoplasto es asimétrica y la PC se fusiona primero con un lado de la CDZ (Fig. 3E). El fragmoplasto se desensambla una vez que ambos lados de la PC se han fusionado con la membrana plasmática de la célula parental (Fig. 3F) (6).

Antes de describir las características de la PC, es de mencionar que en células vegetales, el aparato de Golgi es móvil y disperso y está conformado por grupos individuales de pequeñas pilas de cisternas que están disociadas del compartimento bifuncional TGN/EE (siglas en inglés de trans-Golgi network y early endosome) (8), en el cual convergen las vesículas de la ruta sintética o secretoria, provenientes de las cisternas de Golgi, y las vesículas de origen endocítico. Durante la mitosis y la citocinesis hay una redistribución de cisternas Golgi y TGN/EE en zonas específicas (Fig. 3C, D y G). En metafase, se acumulan en la zona ecuatorial

(futuro sitio de división) en forma de banda, definida como "cinturón de Golgi", mientras que, al inicio de la citocinesis, las cisternas Golgi y TGN/EE se distribuyen alrededor del fragmoplasto, y en la citocinesis tardía, cuando el fragmoplasto tiene forma de anillo, se acumulan cerca del borde de crecimiento de la PC, para el suministro continuo de vesículas citocinéticas (9).

La PC es una extensa estructura endomembranosa planar, transitoria, que se expande radialmente desde el centro de la zona de división hacia la periferia de la célula parental, de donde la membrana y el lumen de la PC derivarán en dos membranas plasmáticas paralelas, separadas por una pared celular planar que escinde a las células hijas. El sitio de ensamblaje de la PC, localizado en la zona media del fragmoplasto, es una región citoplasmática de aproximadamente 150 nm de grosor, denominada matriz de ensamblaje de la placa celular o CPAM (siglas en inglés de cell plate assembly matrix; ver Fig. 3C y G). CPAM es un andamiaje amorfo conformado por proteínas y vesículas, que provee el entorno en el que se generará y se expandirá la PC (6, 10). La biogénesis de este nuevo compartimento membranoso es un proceso dinámico que demanda una gran cantidad de material (proteínas y lípidos, principalmente) que es transportado por vesículas citocinéticas derivadas del TGN/EE (11), las cuales al fusionarse dan origen a una estructura túbulo-vesicular en forma de mancuerna, la PC naciente (Fig. 3C y G). Conforme se expande, la estructura túbulo-vesicular de la PC naciente deriva en una red tubular y, eventualmente, en una hoja fenestrada (Fig. 3D, E y G). La última etapa es la fusión de la PC con la membrana plasmática y pared celular en el sitio de la CDZ (Fig. 3E y G).

Se ha postulado que las fenestras (orificios u horadaciones; ver Figura 3D, E y G) de la PC se originan cuando algunos de los eventos de fusión de vesículas citocinéticas tienen lugar alrededor de las extensiones del retículo endoplásmico que atraviesan la zona CPAM durante la biogénesis de la PC y, probablemente, sean los precursores de los plasmodesmos (Fig. 3E y F) (12).

En el lumen de la PC en formación se depositan calosa, pectina, hemicelulosa y celulosa. La calosa es el polisacárido más abundante en la PC, pero su acumulación es transitoria y será reemplazada por celulosa cuando la PC madure. La pectina y hemicelulosa son sintetizadas en las cisternas del Golgi y transportadas en las vesículas citocinéticas (Fig. 4), mientras que la celulosa y calosa son sintetizadas en la cara luminal de la PC por acción de los complejos enzimáticos transmembranales celulosa sintasa y calosa sintasa, respectivamente (Fig. 5A), (10, 13). Progresivamente, estos polisacáridos van formando una densa capa fibrosa y planar que al concluir la citocinesis se modifica y constituye la pared celular que separa a las células hijas.

2) Componentes de la maquinaria molecular involucrada en la formación de la placa celular

La biogénesis y expansión de la PC es un proceso molecular complejo, cuyos participantes no han sido identificados en su totalidad. Sin embargo, nuestro conocimiento sobre los mecanismos generales del tráfico vesicular y de fusión de membranas ha sido de gran utilidad para entender la función de algunas proteínas identificadas al caracterizar mutantes afectadas en alguna etapa de la formación de la PC. Estas mutantes suelen presentar un fenotipo distintivo de célula binucleada y una citocinesis mal orientada o aberrante, lo que indica que no se concretó la separación física de las dos células hijas. La caracterización de estas mutantes, complementada con estudios de bioquímica y genética reversa, han permitido la identificación de una batería de proteínas de tráfico vesicular y fusión de membranas lo cual no es de sorprender, ya que la biogénesis de la PC depende de estas funciones celulares. En la Tabla 1 se ilustra la gama de proteínas asociadas a la biogénesis y expansión de la PC.

Hay eventos de tráfico vesicular post-Golgi que son requeridos para la formación de la PC y que proporcionan las vesículas citocinéticas que se generan en el TGN/EE y se desplazan hacia el sitio de formación de la PC. Las vesículas citocinéticas son de tipo vesículas recubiertas de clatrina o CCV (siglas en inglés de clathrin-coated vesicle), ver

figura 4. Esto ha sido evidenciado por estudios de microscopía electrónica, inmunolocalización y microscopía *in vivo* en los que se analizó la distribución subcelular de vesículas que incorporan subunidades de cadena ligera y pesada de clatrina (10, 14) y de la subunidad μ (μ) del complejo AP1 (AP1 μ), entre otras de las proteínas accesorias en la formación de CCV (Fig. 4). La inhibición de AP1 μ 2 provoca defectos en la citocinesis y genera células binucleadas (15). Entre las proteínas accesorias tipo Epsin que participan en la biogénesis de la PC se encuentra ECA1 (siglas en inglés de epsin-like clathrin adaptor1; ver Fig. 4) (16).

Unas de las primeras mutantes citocinéticas con defectos en la formación de la PC en ser caracterizadas fueron KNOLLE y KEULE (17, 18). KNOLLE/SYP111 codifica para una sintaxina (Qa-SNARE), específica de la citocinesis somática en plantas y esencial para la fusión de membranas durante la formación de la PC (Fig. 4). En la mecánica de fusión de vesículas mediada por SNAREs, se requiere la interacción entre 3 o 4 proteínas SNAREs, KNOLLE está presente en la membrana de la vesícula citocinética (membrana donadora) y las otras proteínas SNARE se encuentran en la membrana de la PC o membrana aceptora (Fig. 4). La evidencia experimental indica que KNOLLE puede formar dos complejos fusogénicos (complejos SNARE) diferentes, uno con Qbc SNARE SNAP33 y R-SNARE VAMP721/722 (siglas en inglés de vesicle associated membrane protein) (Fig. 4), y el otro con Qb-SNARE NPSN11, Qc-SNARE SYP71 y VAMP721/722, en ambos complejos KNOLLE contribuye a la fusión de membranas en la citocinesis (19). Por otro lado, uno de los mecanismos de regulación de la actividad de KNOLLE está mediado por su interacción con KEULE, una proteína de la familia SM (Sec1p/Munc18), cuya función es inhibir la asociación de KNOLLE con otras proteínas. La formación del complejo SNARE se favorece por el acercamiento de las membranas por fusionarse gracias a la acción de proteínas o complejos con una función tipo enlazante (tether, en inglés). En la formación de la PC participan dos complejos: TRAPP II (siglas en inglés de Transport Protein Particle II), constituido por las subunidades de TRAPI (Bet3, Bet5, Trs20, Trs23, Trs31, Trs33, and Gsg1/Trs85), Trs120 y Trs130 (20). Se ha encontrado que hay mutaciones en Trs120 y Trs130 que causan defectos en la citocinesis (20-22).

El segundo complejo con esta función es el exocisto (23) que se compone de las subunidades SEC3, SEC5, SEC6, SEC8, SEC10, SEC15, EXO70 y EXO84. Es de resaltar que en plantas hay 23 copias de genes EXO70, siendo EXO70A1 la que se localiza en la PC, al igual que SEC6. Por otro lado,

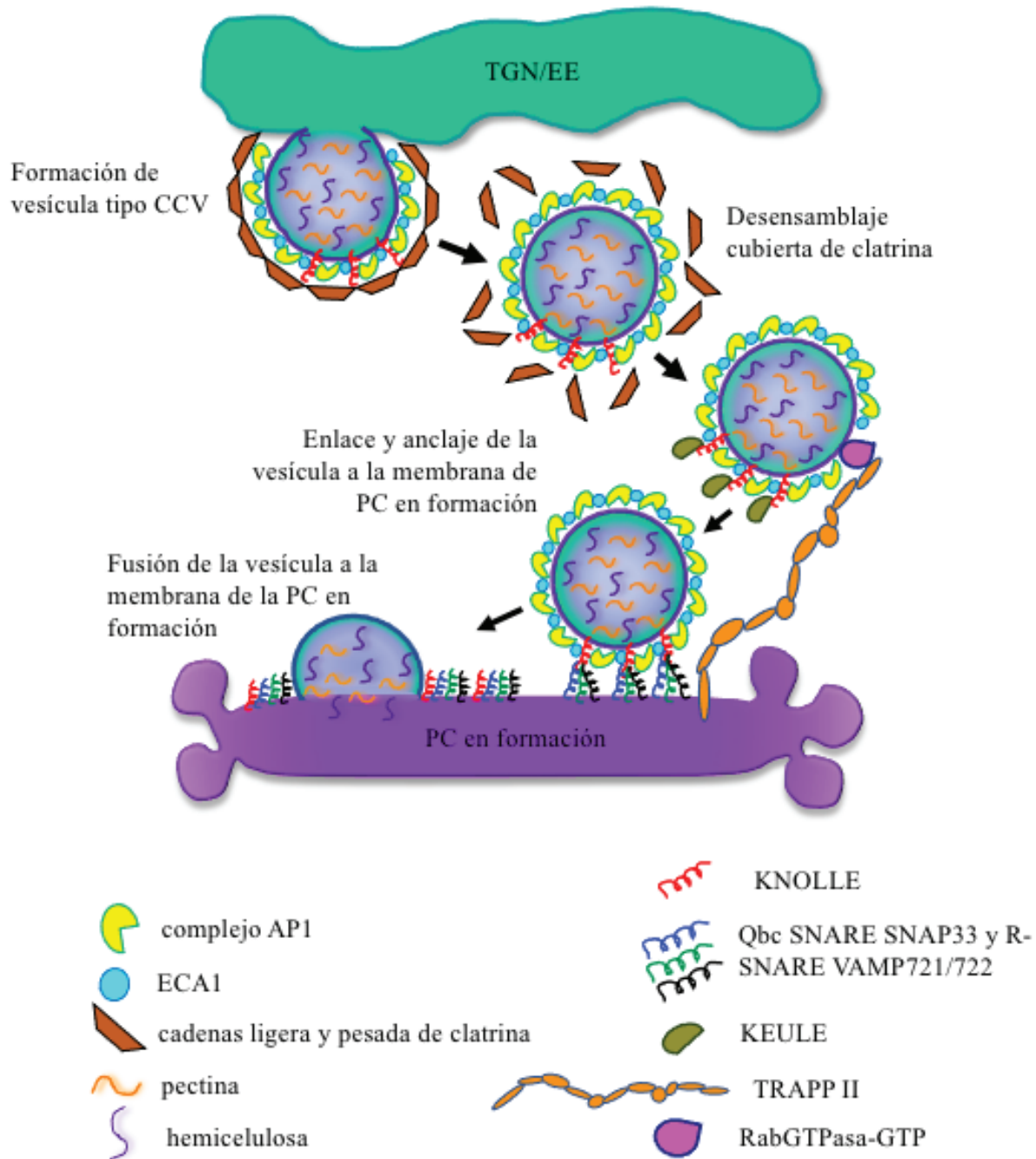


Figura 4. Esquema del tráfico vesicular desde el TGN hacia la placa celular (PC). La formación y expansión de la PC está mediada por vesículas de tipo vesículas recubiertas de clatrina o CCV (siglas en inglés de clathrin-coated vesicle) que se originan en TGN/EE y se desplazan hacia el sitio de ensamblaje de la PC. La fusión de estas vesículas citocinéticas aporta los componentes de la membrana de la PC y de la pared celular (polisacáridos pectina y hemicelulosa que se sintetizan en el aparato de Golgi). Las vesículas tipo CCV se componen de cadenas ligeras y pesadas de clatrina, proteínas adaptadoras (complejo AP1) y proteínas accesorias tipo Epsin, como ECA1. A la vesícula citocinética se incorpora KNOLLE, una proteína SNARE específica de la citocinesis vegetal y parte de la maquinaria de fusión de las membranas vesicular y PC. La fusión está mediada por el complejo SNARE conformado por KNOLLE y el trímero Qbc SNARE SNAP33 y R-SNARE VAMP721/722 presente en la membrana blanco o diana, en este caso de la PC. KEULE es una proteína citosólica que interactúa con KNOLLE para inhibir su interacción con otras proteínas SNARE, mientras que la interacción entre una RabGTPasa, asociada a la vesícula, y complejo enlazante TRAPP II, presente en la membrana de la PC, favorece el acercamiento de las membranas a fusionarse y la formación del complejo SNARE. El evento de fusión implica que la membrana vesicular pase a formar parte de la membrana de la PC y que las moléculas transportadas en la vesícula (p.e. hemicelulosa y pectina) sean depositadas en el lumen de la PC.

la ausencia de EXO70A1 o EXO84b causa defectos en el ensamblaje de la PC (20, 23). Ahora bien, la acción de los complejos TRAPPII y exocisto es secuencial, TRAPPII participa en la biogénesis de la PC (Fig. 4), mientras que el complejo exocisto está involucrado en la maduración de la PC (20).

Otros de los participantes esenciales para la formación y la fusión de vesículas son las GTPasas pequeñas, y los respectivos efectores, como las proteínas de activación llamadas GAP (siglas en inglés de GTPase-activating protein) y los factores de intercambio de GDP por GTP (GEF, por siglas en inglés de guanine nucleotide exchange factor), ver figura 5B (24). A la fecha, de las 57 RAB GTPasas expresadas en *Arabidopsis thaliana*, sólo RabA1,

A2 y A3 han sido reportadas con una función en el anclaje de vesículas a la membrana de la PC en formación (Fig. 4). Este anclaje es mediado por la interacción entre la Rab GTPasa, asociada a la membrana de la vesícula, y el complejo TRAPPII presente en la membrana aceptora (25, 26). Otra GTPasa asociada a la formación de la PC es ROP4 (27), perteneciente al grupo de GTPasas ROP (siglas en inglés de Rho of plants), específico de plantas. Respecto a las proteínas con actividad GEF, resalta el complejo TRAPII que, además de la función de enlazante de vesículas, contiene actividad de Rab GEF (28). En la Tabla 1 se citan algunas de las proteínas ARF-GEFs cuya función ha sido relacionada con la citocinesis en plantas se

TABLA 1
Maquinaria molecular involucrada en la formación de la PC en plantas

Proteínas	Mutantes	Función	Etapas en la que participan	Referencias
CLC2 AP1μ2 ECA1	<i>ap1m2-1</i>	Regular la formación de vesículas cubiertas por clatrina (CCV)	Biogénesis y maduración de la PC	36,15,16
KNOLLE VAMP721/722 SYP71	<i>knolle vamp721/vamp722 syp71</i>	Promover la fusión de vesículas en la PC	Biogénesis de la PC	18,19
KEULE	<i>keule</i>			17
TRAPPII (Trs120, Trs130)	<i>trs120-4 Trs130/club</i>	Regular el tráfico de salida del TGN	Biogénesis de la PC	20,21,23
EXO70A1, EXO84b	<i>exo70A1, exo84b</i>		Maduración de la PC	
RABA2/3, RABA1c, RABA1d, RABA1e ROP4	<i>Rab-A2a</i>	Regular la formación de vesículas	Biogénesis de la PC	25,26,27
GNOM	<i>emb30/gnom</i>	Promover la formación de vesículas	Posición de la PC	25,30,29
BIG1-4	<i>big1-4</i>	Reguladores del tráfico post-Golgi	Biogénesis de la PC	
Fragmoplastinas: DRP1A, DRP1E DRP2A, DRP2B	<i>drp1a, drp1e drp2a, drp2b</i>	Mediar la formación de CCV y remodelamiento de vesículas de la PC	Maduración de la PC	33,34
SH3P2	<i>sh3p2</i>	Reclutar a DRP1A a la PC y promover la tubulación de membranas de la PC	Maduración de la PC	35
TPLATE	<i>tplate</i>	Eventos de tráfico vesicular requeridos para el anclaje de la PC	Fusión de la PC con la membrana parental	36
Calosa sintasa: CaIS10/GSL8	<i>gsl8/massue/chor</i>	Participan en la deposición de calosa en la PC	Biogénesis de la PC	38
CESA1 KORRIGAN	<i>cesa1^{rsw1-20} kor1-2</i>	Participan en la deposición de celulosa en la PC	Biogénesis y maduración de la PC	39,40

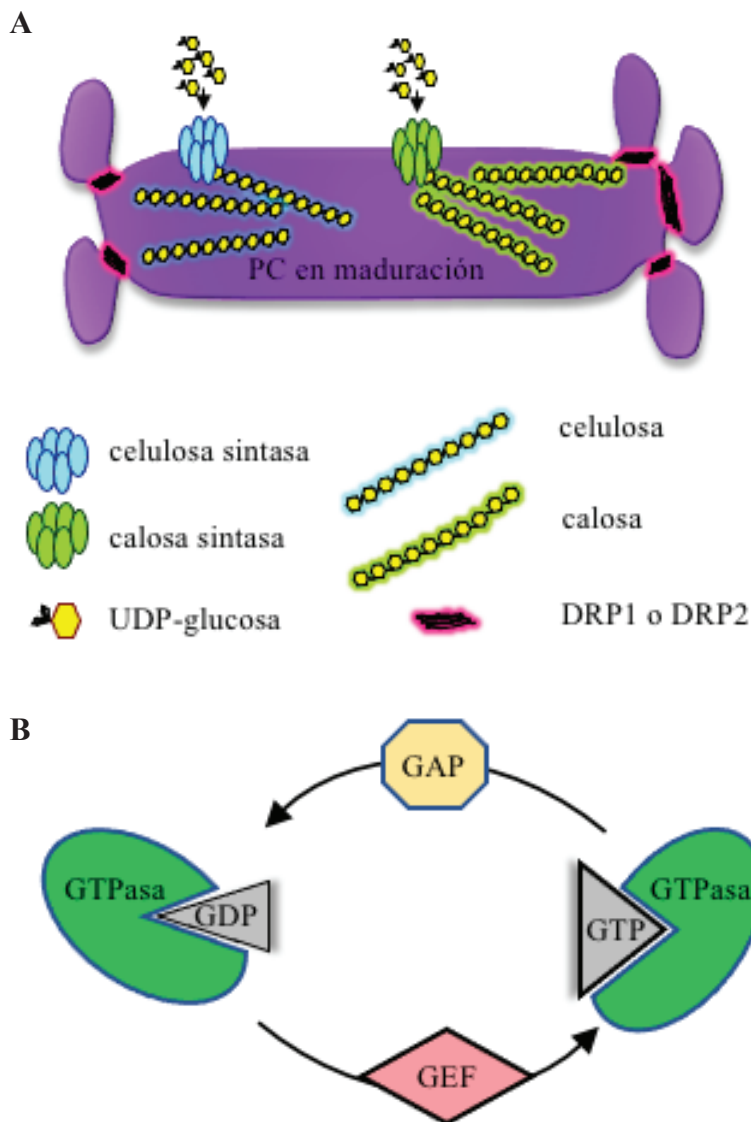


Figura 5. Maduración de la PC (A) y ciclo de activación/inactivación de las GTPasas (B). Un indicativo estructural de la maduración de la PC es la transición de una morfología de red tubular a una estructura planar. Esta remodelación morfológica involucra la escisión de fragmentos de membrana, y está mediada por la actividad constrictora de las proteínas DRP1 y DRP2, entre otras. Otra característica es la acumulación de los polisacáridos celulosa y calosa en el lumen de la PC. Durante la citocinesis, estos polisacáridos típicos de pared celular vegetal son sintetizados en la cara luminal de la PC por acción de los complejos enzimáticos transmembranales celulosa sintasa y calosa sintasa, respectivamente. Ambos complejos enzimáticos utilizan UDP-glucosa como sustrato, para sintetizar polímeros de glucosa unidos por enlaces β -1,3 (celulosa) o β -1,4 (calosa). **B**) La participación de GTPasas pequeñas (Rab, Rho, entre otras) y la regulación de su ciclo de activación/inactivación son factores esenciales en el tráfico vesicular y la formación de la placa celular, entre otras. La función reguladora de GTPasas pequeñas oscila entre un estado inactivo (con unión a GDP), en general corresponde a una distribución citosólica, y un estado activo (con unión a GTP) en el que la enzima está asociada a una membrana, en este caso a la membrana de la vesícula. Para pasar de estado inactivo a uno activo, la GTPasa requiere la participación de una proteína efectora conocida como factor de intercambio de nucleótidos de guanina (GEF, por sus siglas en inglés) que reemplaza el GDP por GTP. Por otro lado, para una eficiente hidrólisis de GTP, las GTPasas necesitan de su activación al asociarse a proteínas GAP que "aceleren" su actividad.

encuentran BIG1-4, involucradas en redireccionar el tráfico de vesículas de la ruta de reciclaje endocítico hacia la ruta que conecta el TGN/EE con la PC en formación (29). GNOM (ARF-GEF) involucrada en el reciclaje polar de algunas proteínas (como PIN1) desde el compartimento endosomal a la membrana plasmática (25,30) juega un papel importante durante la citocinesis, en particular durante la división asimétrica del cigoto durante la embriogénesis, la cual se ve afectada en mutantes *gnom* (31).

Los cambios morfológicos que presenta la PC durante su maduración son el efecto de la actividad GTPasa de proteínas relacionadas a dinaminas o DRPs (siglas en inglés de dynamin-related protein) y proteínas efectoras. Las DRPs son proteínas grandes, que funcionan como remodeladoras de las membranas, por ejemplo, la fragmoplastina DRP1 y DRP2 modulan la constricción de fragmentos de

membrana para dar la forma tubular a la PC nascente, o la escisión de fragmentos de membrana en la transición de la forma tubular a una estructura planar en la PC madura (Fig. 5A) (32, 33). La doble mutante *drp1A drp1e* presenta un fenotipo muy drástico y suele ser letal en embriones de Arabidopsis (34). Entre las proteínas efectoras de DRP1 se encuentra la proteína SH3P2 (acrónimo de SH3 domain-containing protein 2, ver Tabla 1), con dominios BAR y SH3 en el extremo N- y C-terminal, respectivamente. SH3P2 recluta a DRP1 para promover que dos vesículas fusionadas se conviertan en una estructura tubular en la etapa inicial de la biogénesis de la PC (35).

Otro de los componentes específicos de la maquinaria citocinética en células vegetales es TPLATE, una proteína tipo adaptina, la cual al final de la citocinesis, se recluta al borde de la PC en expansión y a la CDZ, específicamente en el sitio

o posición que ocupó la PPB (Fig. 3G). Una vez que la membrana de la PC hace contacto con la membrana plasmática parental, TPLATE se dispersa (36). De hecho, una baja expresión de TPLATE causa defectos en el anclaje de la PC a la membrana plasmática parental (36). Es de mencionar que en la célula en interfase TPLATE se localiza en la membrana plasmática y se ha demostrado que TPLATE es una de las ocho subunidades que conforman el complejo endocítico de proteínas adaptadoras TPC (siglas en inglés de TPLATE complex) (37).

Igualmente, los complejos enzimáticos transmembranales celulosa sintasa (CESA, por sus siglas en inglés) y calosa sintasa (CalS, por sus siglas en inglés) son parte de la maquinaria de biogénesis y maduración de la PC, (Fig. 5A). La actividad enzimática de CalS es de tipo β -1,3-glucano sintasa (GSL, por siglas en inglés Glucan Synthase-Like). En *A. thaliana* hay 12 genes que codifican para calosa sintasa (*CalS1-12* o *GSL1-12*), de los cuales CalS10/GSL8 (también referido como MASSUE o CHORUS, ver Tabla 1) es esencial para el ensamblaje de la membrana de la PC y la deposición de calosa al lumen de ésta. Mutaciones en *GLS8* presentan un fenotipo de PC plana, con retraso en la deposición de calosa y citocinesis incompleta (38). Asimismo, la síntesis de celulosa juega un papel importante durante la formación de la PC; CESA1 se sintetiza y organiza en la etapa temprana o túbulo-vesicular del ensamblaje de la PC (Fig. 5A). Mutaciones en *CESA1*, al igual que en *KORRIGAN* (endo-1,4-beta-D-glucanasa de la ruta de biosíntesis de celulosa) originan placas celulares incompletas (39, 40).

3) La citocinesis en algas carofitas: origen de estructuras tipo fragmoplasto y placa celular

Si bien la citocinesis centrífuga mediada por fragmoplasto es un mecanismo característico de las plantas terrestres (o embriofitas), algunas estructuras tipo fragmoplasto y PC también han sido observadas en algunos taxones de algas carofitas (Fig. 6), un grupo de algas verdes unicelulares o pluricelulares que se encuentran en hábitats de agua dulce. Estas peculiaridades se suman a las características celulares, morfológicas y filogenéticas que indican que las plantas terrestres iniciaron su historia evolutiva a partir de las algas carofitas, hace 470-450 millones de años durante el periodo Ordovícico (41, 42).

Las algas carofitas constituyen el grupo monofilético Estreptofita (Streptophyta) (41, 43), por lo que este grupo de algas también son llamadas algas verdes estreptofitas y están agrupadas en seis clases: Mesostigmatophyceae (Mesostigma-

tales), Chlorokybophyceae (Chlorokybales), Klebsormidiophyceae (Klebsormidiales), Charophyceae (Charales), Coleochaetophyceae (Coleochaetales) y Zygnematophyceae (Zygnematales).

El estudio de la división celular en Charales, Coleochaetales y Zygnematales resaltó que forman fragmoplasto durante la citocinesis (44). De manera que, las embriofitas y estos tres taxones forman el clado conocido como "Phragmoplastophyta", por la presencia del fragmoplasto durante la citocinesis (45, 46). No obstante, si bien presentan formación de una estructura tipo fragmoplasto, la citocinesis en estas clases de algas carofitas es peculiar (Fig. 6).

Las primeras observaciones de la citocinesis en algas Charales (*Chara fibrosa*) fueron reportadas por Pickett-Heaps (1967) (47). La ultraestructura de *C. fibrosa* y *C. zeylanica* en división mostró la existencia de una organización de MTs típica de fragmoplasto y una estructura tipo PC (Fig. 6A). El fragmoplasto es persistente en el sentido que no se desensambla conforme tienen lugar los eventos de fusión vesicular, los cuales se presentan de forma simultánea en todo el plano de división hasta cubrir la superficie que separará a las células hijas (Fig. 6A y D). En este sentido, la biogénesis de la PC no es centrífuga ya que no inicia en el centro de la célula, ni se expande de manera radial hacia la periferia de la célula. Otro aspecto interesante es que se observó la formación de plasmodesmos durante la citocinesis (47-49).

Las algas carofitas del orden Coleochaetales, representadas por los géneros *Coleochaete* y *Chaetosphaeridium*, crecen como una monocapa adherida al sustrato. Son células con abundantes vacuolas localizadas en la base de la célula, lo que confiere una cierta polaridad celular (basal/apical) (Fig. 6B). El estudio de la división celular en *Coleochaete obicularis* y *C. scutata*, principalmente (50, 51), mostró que la división puede ser circunferencial (periclinal), o bien, radial (anticlinal). En ambos casos, la citocinesis es dependiente de fragmoplasto y se genera una PC (Fig. 6B). Cuando la división radial ocurre en células con una vacuola grande, la citocinesis es polarizada, es decir, el fragmoplasto no se ensambla en el centro del plano de la división, sino que tiene lugar en la periferia apical de la célula (Fig. 6B y D) y la expansión de la PC procede de esta zona hacia la zona basal, vacuolada (50-52). La membrana de la PC se fusiona con la membrana plasmática apical, aún antes de concluir la expansión y, posteriormente, se fusiona con la membrana plasmática basal (51, 53). La actividad citocinética polarizada en estas algas cobra relevancia desde el punto de vista evolutivo, ya que se consideraba que éste era un

CITOCINESIS EN ALGAS CAROFITAS

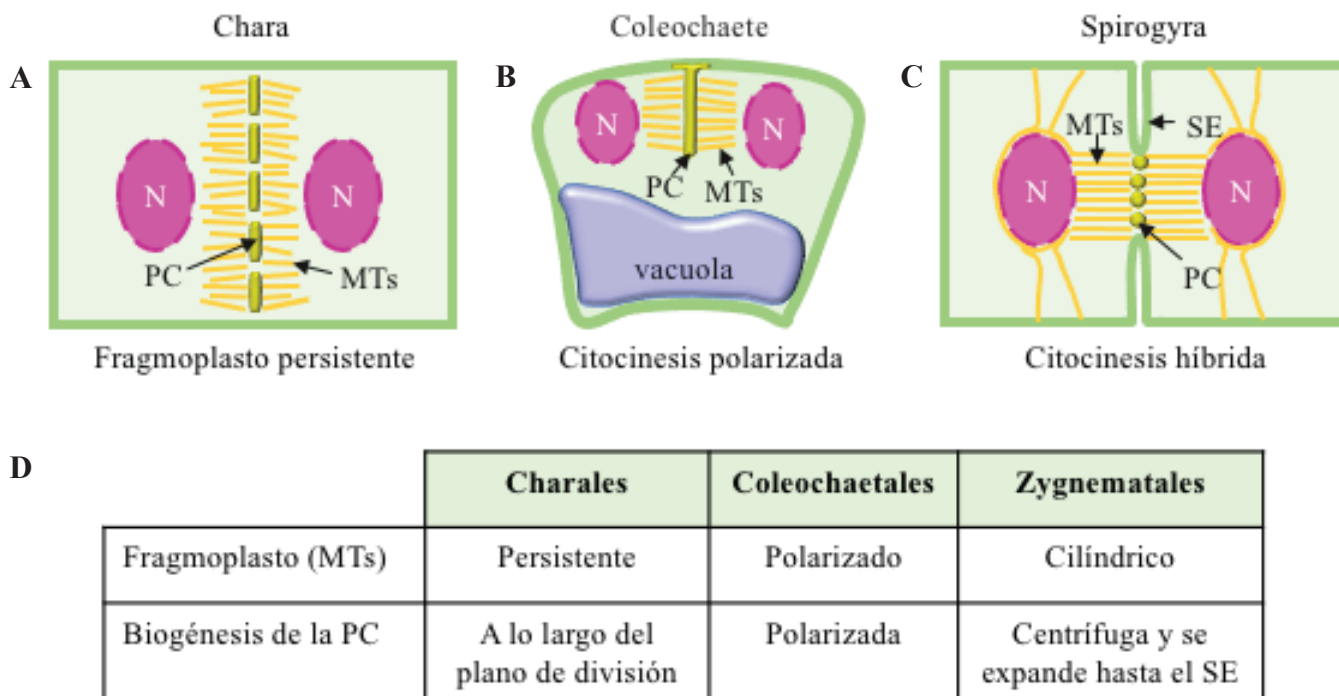


Figura 6. Citocinesis mediada por fragmoplasto en algas carofitas. A) Charales (género Chara), se caracterizan por tener una citocinesis que difiere a la de las plantas ya que el ensamblaje de la placa celular (PC) no ocurre de forma centrífuga, sino que tiene lugar de manera simultánea en diferentes zonas del plano de la división y el fragmoplasto persiste durante la formación de la PC; **B)** Coleochaetales (género Coleochaete), algas que pueden presentar una vacuola grande en la base de la célula. Cuando la división es radial o anticlinal, la vacuola provoca que el fragmoplasto se forme en una posición polar (apical periférica) del plano de la división, induciendo el ensamblaje y fusión de la PC a la membrana plasmática apical y después la PC se expande hasta llegar a la membrana plasmática basal. **C)** Citocinesis híbrida, se presenta en Zygnematales (género Spirogyra) e involucra dos mecanismos: un surco de escisión (SE) y una PC. El SE centrípeto da inicio a la citocinesis pero su crecimiento se detiene cuando hace contacto con los MTs del fragmoplasto cilíndrico, previamente ensamblado. Las vesículas alineadas en el centro del fragmoplasto cilíndrico se fusionan para formar la PC y culminar la citocinesis. **D)** Características de la citocinesis mediada por fragmoplasto en algas carofitas.

mecanismo exclusivo de la citocinesis en las células altamente vacuoladas, una característica estudiada en la planta modelo *A. thaliana* (54).

Finalmente, en el orden Zygnematales, Fowke y Pickett-Heaps (1969) (55) fueron los primeros en observar la citocinesis en el género Spirogyra, evidenciando la presencia de una estructura tipo-fragmoplasto cilíndrico, que algunos autores definen como un fragmoplasto rudimentario o en miniatura, que se forma durante la telofase (Fig. 6C) (55-57). Otra observación, muy interesante, fue que Spirogyra exhibe una citocinesis híbrida, en la que dos mecanismos citocinéticos están presentes: la formación de un surco de escisión (o septo) y la generación de una PC, ambas necesarias para la citocinesis (Fig. 6C y D). La formación del surco de escisión inicia durante la anafase y se extiende centrípetamente. En la


telofase, el crecimiento del surco de escisión se detiene cuando entra en contacto con el ensamblaje de MTs que conforman el fragmoplasto cilíndrico. Al concluir esta etapa, tiene lugar la biogénesis de la PC en el punto central del fragmoplasto y su expansión hasta concluir la citocinesis (55-57). El mecanismo de citocinesis híbrida también está presente en las algas carofitas de los géneros Mougeotia y Zygnema, ambos pertenecientes al orden Zygnematales (58, 59).

Algunos autores han sugerido que la estructura tipo-fragmoplasto rudimentario o en miniatura es el origen del fragmoplasto y representa un ejemplo de evolución *in statu nascendi* del fragmoplasto, una etapa intermedia en la evolución del fragmoplasto característico de las plantas (45, 55, 56).

Sin duda, las herramientas disponibles hoy en día serán la base para discernir los mecanismos mole-

culares de la mitosis y citocinesis en algas carofitas y reforzar la noción del origen del fragmoplasto y la PC. Un exhaustivo análisis molecular y celular comparativo de las maquinarias citocinéticas en algas carofitas *versus* las de las células vegetales será la próxima gran contribución al conocimiento de la historia evolutiva de las actuales plantas terrestres.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por proyecto DGAPA-UNAM IN206118 otorgado a RSL y el otorgamiento de becas CONACyT a RDD (288601) y EMM (595064). 

REFERENCIAS

- Guertin DA, Trautmann S, McCollum D (2002) Cytokinesis in Eukaryotes. *Microbiol Mol Biol Rev* 66:155-178.
- Verma DP (2001) Cytokinesis and building of the cell plate in plants. *Annu Rev Plant Biol* 52:751-784.
- de Keijzer J, Mulder BM, Janson ME (2014) Microtubule networks for plant cell division. *Syst Synth Biol* 8:187-194.
- Jürgens G (2005) Cytokinesis in higher plants. *Annu Rev Plant Biol* 56:281-299.
- Van Damme D, Vanstraelen M, Geelen D (2007) Cortical division zone establishment in plant cells. *Trends Plant Sci* 12:458-464.
- Smertenko A, Hewitt SL, Jacques CN, Kacprzyk R, Liu Y, Marcec MJ, Moyo L, Ogden A, Oung HM, Schmidt S, Serrano-Romero EA (2018) Phragmoplast microtubule dynamics—a game of zones. *J Cell Sci* 131:1-11.
- Smertenko A (2018) Phragmoplast expansion: the four-stroke engine that powers plant cytokinesis. *Curr Opin Plant Biol* 46:130-137.
- LaMontagne ED, Heese A (2017) Trans-Golgi network/early endosome: a central sorting station for cargo proteins in plant immunity. *Curr Opin Plant Biol* 40:114-121.
- Nebenführ A, Frohlich JA, Staehelin LA (2000) Redistribution of Golgi stacks and other organelles during mitosis and cytokinesis in plant cells. *Plant Physiol* 124:135-151.
- Seguí-Simarro JM, Austin JR, White EA, Staehelin LA (2004) Electron tomographic analysis of somatic cell plate formation in meristematic cells of *Arabidopsis* preserved by high-pressure freezing. *Plant Cell* 16:836-856.
- Rosquete MR, Davis DJ, Drakakaki G (2018) The plant trans-golgi network: not just a matter of distinction. *Plant Physiol* 176:187-198.
- Nicolas WJ, Grison MS, Trépout S, Gaston A, Fouché M, Cordelières FP, Oparka K, Tilsner J, Brocard L, Bayer EM (2017) Architecture and permeability of post cytokinesis plasmodesmata lacking cytoplasmic sleeves. *Nat Plants* 3:1-11.
- Park E, Díaz-Moreno SM, Davis DJ, Wilkop TE, Bulone V, Drakakaki G (2014) Endosidin 7 specifically arrests late cytokinesis and inhibits callose biosynthesis, revealing distinct trafficking events during cell plate maturation. *Plant Physiol* 165:1019-1034.
- Van Damme D, Gadeyne A, Vanstraelen M, Inzéa D, Van Montagua M, De Jaegera G, Russinova E, Geelen D (2011) Adaptin-like protein TPLATE and clathrin recruitment during plant somatic cytokinesis occurs via two distinct pathways. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 615-620.
- Teh OK, Shimono Y, Shirakawa M, Fukao Y, Tamura K, Shimada T, Hara Nishimura I (2013) The AP-1 μ adaptin is required for KNOLLE localization at the cell plate to mediate cytokinesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol* 54:838-47.
- Song K, Jang M, Kim SY, Lee G, Lee JG, Kim DH, Lee Y, Cho W, Hwang I (2012) An A/ENTH domain-containing protein functions as an adaptor for clathrin-coated vesicles on the growing cell plate in *Arabidopsis* root cells. *Plant Physiol* 159:1013-1025.
- Assaad FF, Mayer U, Wanner G, Jürgens G (1996) The KEULE gene is involved in cytokinesis in *Arabidopsis*. *Mol Gen Genet* 253:267-77.
- Lauber MH, Waizenegger I, Steinmann T, Schwarz H, Mayer U, Hwang I, Lukowitz W, Jurgens G (1997) The *Arabidopsis* KNOLLE protein is a cytokinesis-specific syntaxin. *J Cell Biol* 139:1485-1493.
- El Kasmi F, Krause C, Hiller U, Stierhof YD, Mayer U, Conner L, Kong L, Reichardt I, Sanderfoot AA, Jürgens G (2013) SNARE complexes of different composition jointly

- mediate membrane fusion in *Arabidopsis* cytokinesis. *Mol Biol Cell* 24:1593- 601.
20. Rybak K, Steiner A, Synek L, Klaeger S, Kulich I, Facher E, Wanner G, Kuster B, Zarsky V, Persson S, Assaad FF (2014) Plant cytokinesis is orchestrated by the sequential action of the TRAPPII and exocyst tethering complexes. *Dev Cell* 29:607- 20.
 21. Jaber E, Thiele K, Kindzierski V, Loderer C, Rybak K, Jürgens G, Mayer U, Söllner R, Wanner G, Assaad FF (2010) A putative TRAPPII tethering factor is required for cell plate assembly during cytokinesis in *Arabidopsis*. *New Phytol* 187:751-763.
 22. Thellmann M, Rybak K, Thiele K, Wanner G, Assaad FF (2010) Tethering factors required for cytokinesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 154:720-732.
 23. Fendrych M, Synek L, Pecenkova T, Toupalova H, Cole R, Drdova E, Nebesárová J, Sedinová M, Hála M, Fowler JE, Zársky V (2010) The *Arabidopsis* exocyst complex is involved in cytokinesis and cell plate maturation. *Plant Cell* 22:3053-65.
 24. Minamino N, Ueda T (2019) RAB GTPases and their effectors in plant endosomal transport. *Curr Opin Plant Biol* 52:61-68.
 25. Chow CM, Neto H, Foucart C, Moore I (2008) Rab-A2 and Rab-A3 GTPases define a trans-Golgi endosomal membrane domain in *Arabidopsis* that contributes substantially to the cell plate. *Plant Cell* 20:101-123.
 26. Davis DJ, McDowell SC, Park E, Hicks G, Wilkop TE, Drakakaki G (2015) The RAB GTPase RABA1e localizes to the cell plate and shows distinct subcellular behavior from RABA2a under Endosidin 7 treatment. *Plant Signal Behav* 11:1-4.
 27. Molendijk AJ, Bischoff F, Rajendrakumar CSV, Friml J, Braun M, Gilroy S, Palme K (2001) *Arabidopsis thaliana* Rop GTPases are localized to tips of root hairs and control polar growth. *EMBO J* 20:2779-2788.
 28. Jaber E, Thiele K, Kindzierski V, Loderer C, Rybak K, Jürgens G, Mayer U, Söllner R, Wanner G, Assaad FF (2010) A putative TRAPPII tethering factor is required for cell plate assembly during cytokinesis in *Arabidopsis*. *New Phytol* 187:751-763.
 29. Richter S, Kientz M, Brumm S, Nielsen ME, Park M, Gavidia R, Krause C, Voss U, Beckmann H, Mayer U, Stierhof YD, Jürgens G (2014) Delivery of endocytosed proteins to the cell-division plane requires change of pathway from recycling to secretion. *eLife* 3:1-4.
 30. Dhonukshe P, Baluška F, Schlicht M, Hlavacka A, Šamaj J, Friml J, Gadella TWJ (2006). Endocytosis of cell surface material mediates cell plate formation during plant cytokinesis. *Dev Cell* 10:137-150.
 31. Mayer U, Büttner G, Jürgens G (1993) Apical-basal pattern formation in the *Arabidopsis* embryo: studies on the role of the *gnom* gene. *Development* 117:149- 162.
 32. Gu X, Verma DPS (1997) Dynamics of phragmoplastin in living cells during cell plate formation and uncoupling of cell elongation from the plane of cell division. *Plant Cell* 9:157-169.
 33. Fujimoto M, Arimura SI, Nakazono M, Tsutsumi N (2008) *Arabidopsis* dynamin related protein DRP2B is co-localized with DRP1A on the leading edge of the forming cell plate. *Plant Cell Rep* 27:1581-1586.
 34. Kang BH, Busse JS, Bednarek SY (2003) Members of the *Arabidopsis* dynamin-like gene family, ADL1, are essential for plant cytokinesis and polarized cell growth. *Plant Cell* 15:899-913.
 35. Ahn G, Kim H, Kim DH, Hanh H, Yoon Y, Singaram I, et al (2017) SH3 domain containing protein 2 plays a crucial role at the step of membrane tubulation during cell plate formation. *Plant Cell* 29:1388-1405.
 36. Van Damme D, Gadeyne A, Vanstraelen M, Inzé D, Van Montagu MCE, De Jaeger G, Russinova E, Geelen D (2011) Adaptin-like protein TPLATE and clathrin recruitment during plant somatic cytokinesis occurs via two distinct pathways. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:615-620.
 37. Gadeyne A, Sánchez-Rodríguez C, Vanneste S, et al (2014) The TPLATE adaptor complex drives clathrin-mediated endocytosis in plants. *Cell* 156:691-704.
 38. Thiele K, Wanner G, Kindzierski V, Jürgens G, Mayer U, Pachel F, Assaad FF (2009) The timely deposition of callose is essential for cytokinesis in *Arabidopsis*. *Plant J* 58:13-26.
 39. Miart F, Desprez T, Biot E, Morin H, Belcram K, Höfte H, Gonneau M, Vernhettes S (2014) Miart F, Desprez T, Biot E, et al. Spatio-temporal analysis of cellulose synthesis during cell plate formation in *Arabidopsis*. *Plant J* 77:71-84.
 40. Zuo J, Niu QW, Nishizawa N, Wu Y, Kost B, Chua NH (2000) KORRIGAN, an *Arabidopsis* endo-1,4- β -glucanase, localizes to the cell plate by polarized targeting and is essential for cytokinesis. *Plant Cell* 12:1137-1152.
 - Becker B, Marin B (2009) Streptophyte algae and the

- origin of embryophytes. *Ann Bot* 103:999-1004.
42. Szövényi P, Waller M, Kirbis A (2019) Evolution of the plant body plan. *Curr Top Dev Biol* 131:1-34.
 43. Timme RE, Bachvaroff TR, Delwiche CF (2012) Broad phylogenomic sampling and the sister lineage of land plants. *PLoS One* 7:1-12.
 44. López-Bautista JM, Waters DA, Chapman RL (2003) Phragmoplastin, green algae and the evolution of cytokinesis. *Int J Syst Evol Microbiol* 53:1715-1718.
 45. Buschmann H, Zachgo S (2016) The Evolution of Cell Division: From Streptophyte Algae to Land Plants. *Trends Plant Sci* 21:872-883.
 46. Nishiyama T, Sakayama H, de Vries J, Van Der Straeten D, Gould SB, Rensing SA (2018) The Chara Genome: Secondary Complexity and Implications for Plant Terrestrialization. *Cell* 174:448-464.
 47. Pickett-Heaps J (1967) Ultrastructure and Differentiation in *Chara* sp. II. Mitosis. *Aust J Biol Sci* 20:883.
 48. Cook ME, Graham LE, Botha CEJ, Lavin CA (1997) Comparative ultrastructure of plasmodesmata of Chara and selected bryophytes: Toward an elucidation of the evolutionary origin of plant plasmodesmata. *Am J Bot* 84:1169-1178.
 49. Cook ME, Graham LE, Lavin CA (1998) Cytokinesis and nodal anatomy in the charophycean green alga *Chara zeylanica*. *Protoplasma* 203:65-74.
 50. Marchant HJ, Pickett-Heaps JD (1973) Mitosis and cytokinesis in *Coleochaete scutata*. *J Phycol* 9:461-471.
 51. Cook ME (2004) Cytokinesis in *Coleochaete orbicularis* (charophyceae): An ancestral mechanism inherited by plants. *Am J Bot* 91:313-320.
 52. Brown RC, Lemmon BE, Graham LE (1994) Morphogenetic plastid migration and microtubule arrays in mitosis and cytokinesis in the green alga *Coleochaete orbicularis*. *Am J Bot* 81:127-133.
 53. Doty KF, Betzelberger AM, Kocot KM, Cook ME (2014) Immunofluorescence localization of the tubulin cytoskeleton during cell division and cell growth in members of the Coleochaetales (Streptophyta). *J Phycol* 50:624-639.
 54. Cutler SR, Ehrhardt DW (2002) Polarized cytokinesis in vacuolate cells of Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:2812-2817.
 55. Fowke LC, Pickett-Heaps JD (1969) Cell division in Spirogyra. II. Cytokinesis. *J Phycol* 281:279-281.
 56. Mcintosh K, Pickett-heaps JD, Gunningt BES (1995) Cytokinesis in Spirogyra : Integration of Cleavage and Cell-Plate Formation. *Int J Plant Sci* 156:1-8.
 57. Sawitzky H, Grolig F (1995) Phragmoplast of the Green Alga Spirogyra Is Functionally Distinct from the Higher Plant Phragmoplast. *J Cell Biol* 130:1359- 1371.
 58. Pickett-Heaps JD, Wetherbee R (1987) Spindle function in the green alga Mougeotia: Absence of anaphase A correlates with postmitotic nuclear migration. *Cell Motil Cytoskeleton* 7:68-77.
 59. Bakker ME, Lokhorst GM (1987) Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in *Zygnema* sp. (Zygnematales, Chlorophyta). *Protoplasma* 138:105-118.