

Tema 29. El núcleo interfásico y el núcleo en división. El ciclo celular y la división celular. Mitosis y Meiosis.

- 1º E.S.O. Bloque 3, 3º ESO Bloque II y 4º Bloque II.
- 3º ESO. Bloque II. Tema 3: El Hombre como animal pluricelular.
- 4º ESO. Bloque II. Meiosis.
- 1º Bach. Bloque 6. Formas de organización de los seres vivos.
- 2º Bach. (Biología). Bloque 1. La célula y la base físico-química de la vida y Bloque 2: Fisiología celular

SUMARIO

29.1. Introducción

29.2. Núcleo

29.2.1. Morfología nuclear

29.2.2. Estructura

ENVOLTURA NUCLEAR

NUCLEOPLASMA

NUCLEOLO

CROMATINA [ver Tema 25, apartado 25.3.1. (III)]

29.2.3. Cromosomas

29.3. El ciclo celular y la división celular

29.3.1. El ciclo vital de una célula.

29.3.2. Causas de la división celular.

29.3.3. Control del ciclo celular

29.4. Mitosis. Su significado biológico

29.4.1. Tipos de división celular

29.5. Meiosis. Su significado biológico.

29.1. Introducción

Por definición, y a diferencia de las células procarióticas, las células eucarióticas tienen un núcleo poseedor de la mayor parte del ADN celular, y que está rodeado de una doble membrana. Esta envoltura es el rasgo más característico de las células eucarióticas. La envoltura nuclear aísla los procesos de replicación del ADN y de síntesis del ARN destinado, entre otros, a la síntesis de proteínas. Esta separación de la síntesis de ARN y de la síntesis de proteínas es una de sus funciones más importantes. De otro modo resultaría difícil explicar la evolución de las membranas celulares.

Otra diferencia estriba en que el genoma procariótico suele ser mucho menor, y el ADN eucariótico forma complejos con proteínas especializadas, **histonas** (ver tema 25), que lo empaquetan y regulan su actividad.

En el presente tema pretendemos destacar:

- La importancia del núcleo como lugar que contiene la información genética de la célula.
- El aspecto dinámico del núcleo, que viene determinado, a lo largo del ciclo celular, por el grado de empaquetamiento de la cromatina. El cambio morfológico responde al cambio funcional.
- Que la constancia numérica de los cromosomas dentro de cada especie y la mayor o menor dotación cromosómica no están relacionadas directamente con el contenido en información genética.
- Que la mitosis es un proceso encaminado a asegurar la fidelidad en la transferencia de la información genética a la células hijas.
- La importancia biológica de la meiosis como mecanismo básico en la reproducción sexual, y su importancia en la variabilidad genética dentro de las distintas especies.

29.2. Núcleo

El núcleo fue observado inicialmente por Leeuwenhoek (1691) en algunas células. En 1881, Robert Brown estableció que el núcleo era un componente fundamental y constante de la célula.

Experimentalmente se ha demostrado el dinamismo del núcleo y que los sus cambios morfológicos se corresponden con cambios funcionales. Cuando se elimina el núcleo de una ameba, ésta sigue viviendo, se mueve, pero no crece y muere a los pocos días. De lo que se desprende que el núcleo es imprescindible para la síntesis de ácidos nucleicos y proteínas, que permiten el crecimiento y la reproducción celular.

Hämmerling y Brachet realizaron numerosos experimentos con las algas unicelulares marinas *Acetabularia mediterránea* y *A. cremulata*. Suprimiéndoles los rizoides, donde se localiza el núcleo, se consiguen células activas que sobreviven muchas semanas. Trasplantándoseles núcleos, mutuamente, se estableció la relación del núcleo con las nuevas características que aparecían en el alga trasplantada. La deducción es que el control celular radica en el núcleo.

Existen dos estados morfológica y funcionalmente distintos en el núcleo: el núcleo en reposo o interfásico y el núcleo en división o mitótico. Nos referiremos, de momento, al primero.

El estado interfásico del núcleo se caracteriza porque las moléculas nucleoproteicas que constituyen el material hereditario se encuentran difusas y entremezcladas, formando una red que se dispersa por todo el núcleo, de tal modo que no se puede ver su individualización, aunque exista siempre.

La actividad metabólica esencial del núcleo se da en la interfase. Entonces es cuando tiene lugar la autoduplicación del ADN y la síntesis de los ARN, que una vez transportados al citoplasma dirigirán la síntesis de proteínas.

29.2.1. Morfología nuclear

Al microscopio óptico, el núcleo aparece como una esfera refringente incluida en el seno del citoplasma, del que se separa por la membrana nuclear. Su interior es homogéneo a excepción de unos cuerpos esféricos más oscuros (**nucleolos**).

La forma del núcleo está relacionada con el tipo de células y el momento biológico. Si la célula es cúbica o poliédrica, generalmente el núcleo es esférico (tejido epitelial cúbico, linfocitos, monocitos, etc.); en células cilíndrica, prismáticas y fusiformes es ovoide (células de los epitelios prismáticos y del músculo liso).

En células hiperactivas, su contorno es muy irregular; por ejemplo, en granulocitos (forma de herradura o multilobulado), en infusorios (moliniiforme), en *Stentor* (arrosariado), en las células glandulares de los insectos (ramificado) y en espermatozoides (elíptico, lanceolados, etc.).

Sus dimensiones varían entre 5 y 25 μ de \varnothing ; el volumen varía según el tipo celular. En la misma célula aumenta antes de su división como consecuencia de la duplicación de su material genético. Ya en 1905

Boveri había observado que en las larvas de erizo de mar el tamaño del núcleo es proporcional al número de cromosomas y que aumentaba en las células diploides. En los ovocitos, el núcleo alcanza un gran volumen.

A pesar de su variabilidad, el tamaño del núcleo está relacionado generalmente con el del citoplasma; esta relación nucleoplasmática (RNP) se expresa:

$$RNP = \frac{V_n}{V_c - V_n} \quad V_n = \text{Volumen del núcleo}; V_c = \text{Volumen de la célula}$$

Cuando se altera la RNP es que la célula va a dividirse. No obstante, en la embriogénesis, el núcleo de los blastómeros, es muy voluminoso, y se eleva la RNP. En el estado de blástula disminuye dicha relación, para permanecer fija.

La mayoría de las células sólo contienen un núcleo, aunque existen algunas binucleadas (paramecio, algunos hongos), y plurinucleadas, como los plasmodios y sincitios. Los **plasmodios** aparecen por multiplicación nuclear sin ir acompañadas de división del citoplasma. Los **sincitios** se originan por fusión de numerosas células en una masa común. Como ejemplos de células plurinucleadas podemos señalar a las células de la musculatura estriada, al protozoo *Opalina ranarum* (hasta 60 núcleos), etc.

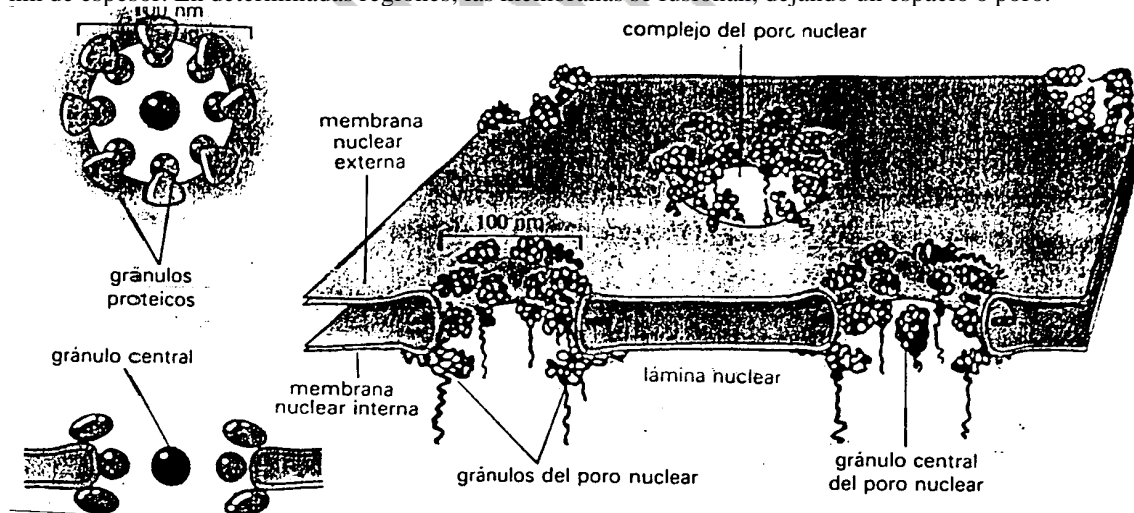
El núcleo se coloca en posición más o menos central en la célula, aunque varía con los distintos tipos de células. En las embrionarias se sitúa en el centro geométrico de la célula; en los adipocitos aparece desplazado; en las mucosas se sitúa en el tercio basal, etc.

29.2.2. Estructura

A la luz del M.E. se distinguen las siguientes estructuras: envoltura nuclear, nucleoplasma, nucléolos y cromatina.

ENVOLTURA NUCLEAR

Está formada por dos membranas unitarias concéntricas que delimitan un espacio intermembranoso de 40 nm de espesor. En determinadas regiones, las membranas se fusionan, dejando un espacio o poro.



La **membrana externa** es una parte del R.E.R., y contiene ribosomas adosados en su cara citosólica.

La **membrana interna** está separada de la anterior por el espacio intermembrana. En su cara nucleoplasmática lleva asociada una red de filamentos proteicos, que constituyen la **lámina fibrosa o corteza nuclear**. Estos filamentos proteicos desempeñan un papel fundamental en la organización de la cromatina y en la formación de la envoltura nuclear después de cada mitosis. De hecho, al comienzo de la mitosis, las proteínas de la lámina fibrosa se despolimerizan y se polimerizan en la telofase.

Los **poros** son estructuras de naturaleza proteica, originados por la fusión de las dos membranas de la envoltura nuclear. La presencia de poros es constante en todos los núcleos, tanto en las células animales

como en las vegetales; su diámetro es de 40-80 nm. El nº de poros por unidad de superficie varía en las distintas células; está relacionado con la biosíntesis de proteínas (mayor nº a mayor actividad).

Los poros no forman canales amplios, sino que están ocluidos por un material denso, rodeados por estructuras cilíndricas llamadas **anillos**. Los anillos tienen forma octogonal; cada anillo contiene ocho granos proteicos, tanto en la cara nucleoplasmática como en la citoplasmática. En el centro del poro hay un material anular amorfo, de naturaleza proteica y consistencia fibrilar, conectado mediante fibras radiales a los gránulos del anillo.

Las estructuras descritas intervienen en las siguientes funciones:

- La envoltura limita el citoplasma del carioplasma en las células eucarióticas.
- Supone un medio muy activo de interacción entre el núcleo y el citoplasma. De hecho, la membrana externa nuclear se continúa con el R.E.R.
- Es muy permeable a los iones inorgánicos y a las pequeñas moléculas orgánicas.
- Los poros son zonas de intercambio de materiales necesarios para transcripción, replicación, traducción y ARN. Las proteínas sintetizadas en el citoplasma han de llevar una señal de importación en cualquier parte de su estructura para poder entrar en el núcleo a través de los poros. Esta señal es un péptido corto (de 4 a 8 aa), con aa lisina y arginina.

La envoltura nuclear desempeña un importante papel en el ciclo celular. Al iniciarse la mitosis, desaparece en gran parte, y se reorganiza al final de la misma, para formar la envoltura nuclear de las células hijas en la telofase. Esto se consigue por una nueva síntesis a partir del R.E.R.

En algunas células, como los ovocitos, los espermatozoides, las células tumorales y las embrionarias aparecen, junto al núcleo, las **laminillas anulares**. Se trata de agrupaciones de estructuras semejantes a la membrana nuclear, incluidos los poros. Para algunos investigadores se forman a partir del núcleo, mientras que otros creen que proceden del RE. Se les atribuye la función de almacenar ARN.

NUCLEOPLASMA

Se le llama también carioplasma o jugo nuclear y ocupa el interior del núcleo; es semejante al citosol, y se continúa a través de los poros de la envoltura nuclear en el citoplasma. Está formado por una disolución coloidal con gran cantidad de biomoléculas (nucleótidos, enzimas de la replicación, transcripción, empaquetamiento y posterior transporte del los ARN al citoplasma, etc.). Inmersa en esta matriz se encuentra una red proteica tridimensional, similar al citoesqueleto, que sirve de lugar de anclaje al nucléolo y a la cromatina.

NUCLEOLO

Fue descrito por Fontana (1781) como una estructura celular evidente y constante en microscopía óptica. En la actualidad, es uno de los componentes nucleares más investigados, por su intensa implicación en el metabolismo general de la célula, y es el lugar donde se fabrican los ribosomas.

Se trata de un corpúsculo esférico localizado en el interior del núcleo. En núcleos diploides aparecen dos nucléolos. En algunas células (ovocitos de anfibios) hay más de un millar de nucléolos. Su tamaño también depende del grado de actividad (mayor en células con gran síntesis proteica).

Al ME aparecen dos componentes: uno estructuralmente nucleolar (gránulos y fibrillas), y otro no nucleolar (cromatina asociada al nucléolo). El **componente nucleolar** presenta un conjunto de gránulos de 15 nm, rodeados por paquetes de fibras de 5-10 nm de Ø. Ambos están inmerso en una matriz amorfa que los mantiene unidos.

El componente granular corresponde a subunidades ribosomales en proceso de maduración, y el fibrilar a moléculas de ARN ribosómico asociadas a proteínas.

Las fibrillas de cromatina no sólo rodean, sino que también penetran en el interior nucleolar (cromatina perinucleolar e intranucleolar, respectivamente).

Los nucléolos son muy prominentes en la interfase, y comienzan a desaparecer a medida que los cromosomas alcanzan su máxima condensación (metafase), para reaparcer durante la telofase. Desde el punto de vista funcional, en los nucléolos, es donde se realiza la síntesis de ARNr, y el procesado y empaquetamiento en subunidades ribosomales, que saldrán al citoplasma.

CROMATINA [ver Tema 25, apartado 25.3.1. (III)]

Es la sustancia fundamental del núcleo, formado por ADN asociado a histonas, fija muy bien los colorantes básicos. Al ME aparece como una estructura granular, aparentemente amorfa; sin embargo, se trata de una de las estructuras celulares de mayor complejidad. En el núcleo interfásico se distinguen dos tipos de cromatina: eucromatina y heterocromatina.

La **eucromatina** es la forma más abundante en la interfase celular; se corresponde con el estado de cromatina no condensada, a fin de permitir la replicación y la transcripción. La heterocromatina presenta un mayor grado de empaquetamiento, con el fin de que el ADN no se transcriba; es inactiva, y se replica al final del ciclo celular.

La **heterocromatina** presenta dos modalidades **constitutiva** y **facultativa**. La primera aparece condensada en todas las células del organismo, y su ADN no se transcribe nunca.

La heterocromatina facultativa comprende zonas distintas en las diferentes células. Representa el conjunto de genes que, de manera específica, se inactivan a lo largo de la diferenciación celular. Es escasa en tejidos embrionarios, y aumenta cuando se especializan las células.

Un ejemplo de heterocromatina facultativa se da en la inactivación genética de uno de los cromosomas X, que contiene las hembras de los mamíferos (XX). Este cromosoma X se condensa durante la metafase, y forma el corpúsculo de Barr, que se localiza en las proximidades de la membrana nuclear: de este modo se evita que los dos cromosomas X expresen sus genes a la vez, lo que podría resultar letal para el individuo.

29.2.3. Cromosomas

El núcleo mitótico o en división se caracteriza porque se hace patente la individualización del material hereditario, ya que las moléculas nucleoproteicas portadoras de la información genética se condensan formando los cromosomas.

En la ultraestructura del cromosoma, la fibra de 300 Å organizada según el modelo solenoide o de superbolos, se une a un entramado central de proteínas no histónicas formando la microconvólula. Así se consigue aumentar el grado de empaquetamiento.

MORFOLOGÍA DE LOS CROMOSOMAS

Los cromosomas son elementos permanentes de la célula (en la interfase se encuentran en forma de cromatina). Son estructuras cilíndricas que se encuentran en nº y morfología idéntica en todas las células de los individuos de una misma especie. El tamaño oscila entre 0'2 - 50 µ de longitud, y su anchura, entre 0'2 - 2 µm.

Según el momento de la división celular, el cromosoma está formado por dos filamentos llamados **cromátidas hermanas**, unidas por una constricción primaria, dentro de la cual se sitúa el auténtico lugar de anclaje entre las dos cromátidas: el **centrómero**. Cuando las cromátidas se separan para formar las células hijas, los cromosomas tienen una sola cromátida.

Cada cromátida presenta a nivel del centrómero una estructura discoidal llamada **cinetocoro**. En él se encuentra un centro organizador de microtúbulos, a partir del cual se forman filamentos tubulares, encargados de dirigir los movimientos de los cromosomas durante la mitosis.

El cinetocoro es una estructura de ARN-proteína que permite la conexión del cromosoma con los microtúbulos del huso. Se localiza en la constricción visible del cromosoma llamada centrómero.

El centrómero divide al cromosoma en dos porciones (**brazos**). En ellos aparecen otras constricciones secundarias entre el centrómero y la zona terminal (**telómero**). Existen en los brazos otras regiones de forma esferoide separadas del brazo mediante un fino pedúnculo, llamadas **satélites**, que son condensaciones de ADN nucleolar.

Según la **posición del centrómero los cromosomas se clasifican en:**

- **Metacéntricos**. El centrómero se localiza en medio, y sus brazos tienen la misma longitud.
- **Submetacéntricos o Subtelocéntricos**. El centrómero tiene posición submedial, y los brazos son desiguales.
- **Acrocéntricos**. El centrómero está cerca del extremo, y uno de los brazos es puntiforme.
- **Telocéntricos**. Sólo es visible uno de los brazos.

LEYES DE LOS CROMOSOMAS

Los cromosomas cumplen tres leyes fundamentales:

- I. **Individualidad de los cromosomas.** Los cromosomas son formaciones que persisten como tales sin soldarse, unirse o desaparecer durante la interfase, en la que únicamente, por estar descondensados, aparentemente no se muestran individualizados.
- II. **Constancia numérica.** La mayoría de los vegetales y animales pertenecientes a una misma especie poseen en sus células el mismo nº de cromosomas; únicamente, las células reproductoras (óvulos y espermatozoides) contienen la mitad de cromosomas. Generalmente, una alteración en el nº de cromosomas es responsable de enfermedades hereditarias o congénitas, por ejemplo como sucede en el caso del mongolismo humano.
- III. **Formación de parejas de cromosomas homólogos.** El nº de cromosomas (salvo excepciones) es siempre par. Se debe a que en los cromosomas de cada célula existen dos series numéricamente iguales, de modo que a cada cromosoma de una serie le corresponde otro igual. Así se forman parejas de cromosomas homólogos (homomórficos). Los cromosomas de las células de un mismo individuo forman dos juegos idénticos. El nº de cada serie se llama **haploide**, y se representa por **n**. El nº total de cromosomas de una célula se denomina **diploide**, y se representa por **2n**. Una serie es de origen paterno y la otra de origen materno.

En las células humanas $2n = 46$. De ellos 44 son autosomas (22 parejas), y dos, heterocromosomas sexuales. Los gametos, al ser haploides (23 cromosomas), sólo contienen un cromosoma de cada tipo. Existen algunas excepciones, por ejemplo, ciertas células tetraploides ($4n$) del hígado.

En las plantas es frecuente la **poliploidía**. Las 3/4 partes de las gramíneas, sobre todo los pastos, son poliploides. Se trata de plantas de mayor talla, y con más resistencia a las plagas y a los rigores climáticos, que las plantas diploides del mismo grupo. Actualmente se cultivan trigos hexaploides (*Triticum aestivum*), para fabricar pan, cebadas poliploides para la industria cervecera, etc.

Un caso particular de poliploidía es la **politenia**, cuando, tras sucesivas replicaciones del ADN, las cromátidas no se separan, sino que permanecen juntas y agrupadas en un único y gigantesco cromosoma denominado politénico. Se observan en las células gigantes de las glándulas salivales de las larvas de algunos dípteros, como la mosca *Drosophila* (consultar el tema 25).

IDIOGRAMA

Los cromosomas de cada especie presentan una serie de características invariables, tales como el tamaño, la forma, el nº de constricciones y su posición, etc. El conjunto de particularidades que permiten identificar los cromosomas de las distintas células, recibe el nombre de **cariotipo o idiotipo**.

Para profundizar en el estudio de la morfología de los cromosomas es necesario emplear técnicas especiales, tales como el cultivo de células, en las que, farmacológicamente, por un lado se estimula la mitosis, y, por otro, mediante sustancias como la colchicina, se paraliza la mitosis en metafase, momento en el que los cromosomas se visualizan mejor por estar colocados en la placa ecuatorial y las dos cromátidas de cada uno de ellos presentan su máximo empaquetamiento.

Cuando los cromosomas se tiñen con determinados colorantes (**técnica de bandeo**), como la fucsina en la técnica Feulgen, aparecen unas bandas características de cada cromosoma, formadas por la alternancia de zonas más oscuras correspondientes a la heterocromatina, y zonas más claras, que son de eucromatina. Es posible identificar y numerar todos los cromosomas de una célula, porque cada uno presenta un modelo único de bandas que, además, morfológicamente son distintas. En los cromosomas humanos la heterocromatina constitutiva se dispone en bandas y alrededor del centrómero.

Durante las primeras etapas de la mitosis, cuando los cromosomas están menos condensados, se observa un elevado nº de bandas que va reduciéndose a medida que avanza la mitosis hasta alcanzar un determinado nº y posición en el cromosoma metafásico. Cada cromosoma presenta un modelo único de bandas y, por ello, es posible reconocerlos y numerarlos.

La representación gráfica de las parejas de cromosomas homólogos, ordenados, según su tamaño, de mayor a menor, recibe el nombre de **idiograma o cariograma**.

ESTRUCTURA DEL CROMOSOMA

La estructura del cromosoma eucariótico se demuestra mediante las técnicas de bandeo G, C y R que revelan patrones de bandas consistentes en los cromosomas mitóticos. Por medio de estos patrones podemos distinguir todos los cromosomas humanos.

- Las bandas C (**heterocromatina constitutiva**) aparecen alrededor de los centrómeros. Estas bandas están constituidas principalmente por ADN satélite, el cual parece tener un papel estructural en el cromosoma. Se obtienen tiñendo con Giemsa tras tratamiento de los cromosomas con NaOH; consta de numerosas repeticiones de corta secuencia.
- Las bandas G (Giemsa) representan presumiblemente la **heterocromatina intercalar** y, tampoco parecen tener un papel activo en la transcripción. Están formadas por grupos de cromómeros resultado de la compactación de otros menores, los cuales, a su vez, resultan de la formación de lazos por parte de la fibra de 300 Å.
- Las bandas R (inversas) aparecen entre las G y representan **eucromatina intercalar**, que es la región de los genes estructurales que se transcriben. Su patrón claro-oscuro es opuesto al patrón de bandas G (inversa).

Por técnicas de hibridación se sabe que, el 10 % del cromosoma eucariótico es ADN satélite, el 15 % es medianamente repetitivo, y el 70 % es ADN de copia única en el cual no hay repetición.

El ADN medianamente repetitivo está formado por ADN disperso; son genes necesarios en muchas copias (histonas, para formar ARNr y ARNt, etc.), y por genes que se han duplicado y divergido (genes de la familia de las globinas).

	Heterocromatina constitutiva centromérica.	Heterocromatina intercalar	Eucromatina
Relación de bandas	Bandas C	Bandas G	Bandas R
Localización	Centromérica	Brazos cromosómicos	Brazos cromosómicos
Estado en interfase	Condensada	Condensada	Dispersa
Actividad genética	Inactiva	Probablemente inactiva	Activa
Relación con cromómeros	Cromómeros centromérica	Cromómeros intercalares	Entre cromómeros

El centrómero y los telómeros son regiones funcionalmente específicas de un cromosoma. Los **centrómeros** aislados a partir de cromosomas de levaduras tienen tres áreas consenso. Parecen estar libres de nucleosomas y están rodeados por proteínas que se unen a los microtúbulos (cinetocoros).

Los **telómeros** (los dos extremos de los cromosomas eucarióticos), tienen que evitar la tendencia a adherirse de los extremos rotos, también deben evitar su degradación por las exonucleasas y deben permitir, por último, que los extremos cromosómicos sean correctamente duplicados.

(OPCIONAL) La **estructura de un cromosoma metafásico** según modelo de Laemmli (1977) es la siguiente:

Cada una de las dos cromátidas consta de un núcleo-filamento formado por una sola molécula de ADN, subdividida en dominios de ADN (**microconvólvulas**). Al microscopio de barrido presentan el aspecto de mazorcas de maíz.

Las microconvólvulas densamente replegadas se suceden en orden lineal y disposición helicoidal, entorno a un entramado de proteínas no histónicas, de un extremo a otro de la cromátida.

Si se eliminan selectivamente las histonas, cada microconvólvula se desorganiza y se despliega el ADN que lo contiene, lo que demuestra que la molécula de ADN es única y continua en el cromosoma.

Existe un tipo de cromosomas especiales llamados **cromosomas accesorios o cromosomas B**. Su distribución en la naturaleza es muy amplia, tanto en vegetales como en animales. Su tamaño y morfología son variables, aunque, por lo general, son pequeños y submetacéntricos.

No son indispensables para la vida normal de sus portadores, no son homólogos de ninguno de los cromosomas de la célula y se transmiten mediante un sistema de herencia no mendeliano. Pueden aparecer en las células de un tejido, mientras que están ausentes en otros, pueden aparecer en poblaciones de una especie y en otras no, incluso puede ocurrir que dentro de una población haya individuos que contengan distinto nº de cromosomas, debido a la presencia de cromosomas B. Se desconoce su función genética.

29.3. El ciclo celular y la división celular

La propiedad fundamental de las células es su capacidad de reproducirse. Se tiene idea de la magnitud de este hecho si pensamos que un individuo humano adulto tiene 10^{14} células, producto todas ellas de la capacidad de reproducción de una sola célula huevo o cigoto. Incluso después de alcanzar el estado adulto, el hombre tiene un alto grado de reproducción celular, dado que una cuarta parte de sus células ($1/5 \cdot 10^{13}$) son eritrocitos con una vida media de 120 días; luego para mantener constante este número debe producir $2/5 \cdot 10^6$ millones células/segundo. En consecuencia, la regulación del proceso debe ser muy sofisticada. Nos vamos a referir el ciclo celular de las células eucariontes.

La duración del ciclo celular varía mucho de unas células a otras. En células de embriones animales unos 8 minutos, las células epiteliales intestinales humanas se dividen dos veces diarias, la del hígado, si no hay lesión, una o dos veces al año, y las neuronas y fibras musculares no se dividen.

29.3.1. El ciclo vital de una célula.

El ciclo celular comprende dos períodos fundamentales: la interfase y la división. Durante años se creyó que el más interesante era el de la división; posteriormente se ha comprobado que la interfase, a pesar de no manifestar modificaciones externas observables, resulta el más importante desde el punto de vista metabólico, especialmente por la síntesis de material genético. La interfase comprende los períodos G_1 , S y G_2 .

Los estudios realizados con timidina tritiada (H^3) permitieron, mediante autorradiografía, determinar el momento exacto de la duplicación del ADN, y demostraron que la síntesis tiene lugar durante un momento determinado de la interfase denominado período S, precedido y seguido por dos espacios (gaps, pausa) o períodos de interfase G_1 y G_2 , en los cuales no hay síntesis de ADN.

- ❑ G_1 es el período más variable del ciclo celular. Varía según la condición fisiológica. Puede durar días, meses o años. Las células que, en una fase determinada de desarrollo del individuo, no se dividen (células nerviosas o músculos esqueléticos) o que se dividen poco, por ejemplo, linfocitos están permanentemente en esta fase.
Cuando las células impiden su crecimiento por inhibición de contacto (ver apartado siguiente), también se detienen en esta fase.
La duración del ciclo viene determinada, precisamente, por su detención previa en un punto específico del G_1 que es el estado G_0 .
En algunas células, el ciclo celular se detiene en la fase G_0 , no en la G_1 . Este hecho se debe a que las células no están preparadas para la replicación del ADN, ya que carecen de las moléculas necesarias que permiten a la célula continuar su ciclo proliferativo. En estos casos se dice que la célula está en estado quiescente o G_0 . En realidad, en éste estado se encuentran la mayor parte de las células de un organismo en condiciones normales.
El período G_1 es una etapa de intensa actividad metabólica, donde los genes se transcriben y traducen para sintetizar las proteínas necesarias para el crecimiento.; generación de nuevos orgánulos; se replican los centriolos.

Un hecho curioso en la vida de las células es el de que no se multipliquen indefinidamente sino que, dependiendo del tipo celular, va a darse un nº limitado de divisiones (50 como media) tras las que la célula entra en un estado de **senescencia**, en fase G_0 permanente. La senescencia viene seguida con mayor o menor prontitud, de la muerte celular programada o **apoptosis**.

Conviene recordar que la muerte celular por necrosis ocurre cuando las células sufren daño de cierta gravedad; durante este proceso los orgánulos se hinchan, se cuartejan por pérdida del control en el balance de fluidos e iones y todo ello se acompaña por una respuesta inflamatoria.

En la apoptosis, sin embargo, las células no se hinchan, sino que se encogen y se separan de las células colindantes; a continuación burbujan como si hirvieran y el núcleo, que en la células necróticas no cambia, se condensa junto a la membrana nuclear y, de no ser ingerida la célula por otras vecinas, el núcleo llega a desintegrarse y la célula se fragmenta generando los cuerpos apoptóticos que terminarán siendo ingeridos.

La apoptosis o suicidio celular es ejecutada por una serie de enzimas proteolíticas (proteasas de tipo ICE), cuya actividad depende de diversos factores (niveles insuficientes de GF, exceso de radicales libres en el medio, niveles excesivos de neurotransmisores, etc.).

Conviene no olvidar la relación senescencia, apoptosis y telomerasa. Muchas enfermedades son consecuencia con la pérdida de control en el mecanismo de la senescencia y de la apoptosis.

- ❑ En general, los **períodos S y G₂** son relativamente constantes para las diversas células de un organismo. El período S es una fase de síntesis de ADN y replicación de los cromosomas, siendo ocho horas su duración aproximada. En definitiva, cada filamento cromosómico se duplica formando dos fibras idénticas (cromátidas), que se mantienen unidas por el centrómero.
- ❑ **G₂** es la fase donde tiene lugar la estimulación de la transcripción de los ARN involucrados en la biosíntesis de proteínas implicadas en la mitosis, como los microtúbulos de las distintas fibras del huso acromático. Su duración aproximada es de unas cuatro horas.

29.3.2. Causas de la división celular.

En términos generales, cuando la RNP alcanza un valor mínimo significa que el núcleo es incapaz de controlar el metabolismo de un citoplasma tan grande y, por tanto, llegado a este límite, se induce la división celular. De este modo la mitosis tiende a mantener el valor de RNP dentro de unos límites que permitan al núcleo controlar el metabolismo celular. Sin embargo, una célula se divide generalmente cuando ha doblado su volumen.

Después de la mitosis, la célula puede entrar en la fase G₁ de un nuevo ciclo y dividirse otra vez, o bien cesa de dividirse y entra en la fase G₀, durante la cual experimenta una serie de transformaciones que conducen a la diferenciación celular, de manera que la célula se especializa y expresa aquellos genes que le permiten desempeñar su actividad concreta en un tejido.

En algunas células muy especializadas (neuronas o glóbulos rojos), la diferenciación celular no permite que vuelvan a dividirse (pérdida de la capacidad mitótica); en otros tipos celulares, en cambio, las células pueden dividirse y pasar de la fase G₀ a la G₁ cuando son estimuladas por determinados factores mitógenos, que se unen a receptores específicos de sus membranas.

Los **receptores mitógenos** son un conjunto de receptores que, al ser estimulados por ligandos (**factores mitóticos o de crecimiento**) provocan la división mitótica de las células. En la mayoría de los casos, las señales extracelulares se transmiten al interior de la célula a través del sistema de transducción formado por el IP₃ (inositol trifosfato), el DG (diacil glicerol) y los iones Ca⁺⁺; este sistema favorece la autoduplicación del ADN, la formación del aparato mitótico (ensamblaje de las proteínas del huso acromático) y, en definitiva, el funcionamiento de todos los mecanismos implicados en la mitosis.

Entre los factores mitóticos mejor conocidos cabe citar los siguientes: el factor de crecimiento epidérmico (EGF), el factor de crecimiento derivado de las plaquetas (PDGF), la hormona del crecimiento (GH), el factor de crecimiento de las fibras nerviosas, el factor mitógeno de los linfocitos, etc.

Al parecer, cada célula está programada para dividirse un número limitado de veces, al cabo del cual envejece y muere; además, existe un sistema de control del crecimiento de los tejidos, ya que las células dejan de dividirse cuando detectan una densidad de células determinada en sus proximidades.

Esta propiedad se pone de manifiesto cuando se cultivan fibroblastos en placas de Petri, y se observa que se forma una monocapa e interrumpen su división cuando contactan con las paredes del recipiente; este mecanismo (**inhibición por contacto**) está regulado, al parecer, por los glucolípidos y glucoproteínas, de la membrana plasmática.

Las células cancerosas, sin embargo, presentan un conjunto de modificaciones génicas que les permiten dividirse ilimitadamente y formar varias capas cuando se cultivan en placas de Petri, ya que no responden a los mecanismos de inhibición por contacto.

Aunque están implicados diversos genes y los detalles varían entre los distintos organismos, parece haber un patrón regular en el control genético del ciclo celular en los eucariotas. Aparentemente, la división celular se halla bajo el control general de dos proteínas, una que permanece constante a lo largo del ciclo (cdc2 o proteína nº 2 del ciclo celular que es una quinasa) y otra, que oscila a lo largo del ciclo (ciclina). Esta oscilación está causada por el hecho de que es degradada durante parte del ciclo celular.

29.3.3. Control del ciclo celular

Un aspecto fundamental, que sólo recientemente se ha empezado a esclarecer, es el sistema de control que coordina el ciclo celular en su totalidad.

El sistema de control del ciclo celular funciona como el de una lavadora automática: paso a paso va superando etapas. Al igual que una lavadora pasa de la introducción de agua y detergente, al lavado, aclarado y centrifugado, en la célula existe un dispositivo bioquímico que actúa como un **controlador central**, desencadenando una secuencia de etapas específicas que duplican el contenido de la célula.

La base del sistema de control está formada por dos clases de proteínas: **quinasas dependientes de la ciclina (Cdk)** y unas proteínas activadoras llamadas **ciclinas**.

Ambas proteínas actúan en puntos de control, situados en determinados momentos del ciclo celular, activando o desactivando la progresión del ciclo, dependiendo de ciertas señales activadoras o inhibitoras. Los puntos de control más importantes son dos: uno se encuentra al final de G_1 , justo antes de entrar en S; y el otro en G_2 , al comenzar la mitosis, (un tercer punto de control de menor importancia tiene lugar en metafase).

Si la célula no recibe señales internas o externas inhibitoras, al final de G_1 la proteína Cdk se ensambla con la ciclina G formando una quinasa de inicio que desencadena la duplicación del ADN. Después, si continúa sin recibirse señales inhibidores, una ciclina mitótica se acopla con la Cdk formando un factor promotor de la fase M (MPF) que desencadena los procesos que impulsan la célula hacia la mitosis.

El sistema de control del ciclo celular es bien conocido en levaduras. En las células animales existen algunos detalles no suficientemente aclarados, pero básicamente funciona de forma similar al de las levaduras, aunque intervienen otros tipos de ciclinas (se conocen al menos seis) y de proteínas Cdk.

En cualquier caso, el sistema de control del ciclo celular actúa en respuesta a ciertas señales internas (replicación correcta del ADN, tamaño de la célula, posición correcta de los cromosomas, etc.); y externas (t^a , disponibilidad de alimento, etc.). En los organismos pluricelulares, las células también necesitan recibir señales positivas específicas procedentes de otras células. Básicamente estas señales son diversos factores de crecimiento de naturaleza proteica que se unen a receptores complementarios de la membrana plasmática de la célula diana estimulando su proliferación.

Además, como ya se ha visto se ha comprobado en una placa de cultivo, que las células normales dejan de dividirse cuando se alcanza una cierta densidad celular, y que la mayoría de las células tienen que estar ancladas al sustrato para poder dividirse.

Estudios en células cancerosas han revelado que el ciclo celular normal depende de un equilibrio entre los llamados genes de proliferación y los genes antiproliferación. Si un gen de proliferación sufre una mutación que lo convierte en hiperactivo (oncogén), desencadena una multiplicación celular excesiva y descontrolada. Inversamente, si un gen de la antiproliferación sufre una mutación que lo inactiva, la célula queda liberada de las restricciones normales y también se convierte en cancerosa.

29.4. Mitosis. Su significado biológico

La división celular consiste en dos desarrollos que transcurren de manera secuencial: primero se divide el núcleo mediante un proceso llamado **mitosis** e, inmediatamente después, se divide el citoplasma (**citocinesis**); aunque en ocasiones pueden ocurrir varias mitosis sucesivas sin citocinesis, dando origen a células plurinucleadas, o bien pueden darse varias citocinesis sin que tenga lugar la mitosis, como en el caso de los megacariocitos, a partir de los cuales se forman las plaquetas de la sangre.

Podemos definir la mitosis como el proceso mediante el cual se reparte equitativamente el material cromosómico entre las dos células hijas, con lo que se asegura que la información genética se transmita sin variaciones de una célula a otra. Previamente al reparto, como hemos dicho, ha tenido lugar la duplicación del ADN (fase S) y de todos los elementos que contiene (aparato de Golgi, mitocondrias, centríolo, etc.).

La mitosis es un proceso dinámico continuo, aunque para su estudio se divide arbitrariamente en cuatro fases sucesivas: profase, metafase, anafase y telofase.

PROFASE

Se caracteriza porque ocurre una serie de transformaciones en el núcleo de la célula: desaparece la envoltura nuclear y el nucléolo, los cromosomas comienzan a visualizarse y se forma el huso mitótico.

La doble membrana nuclear se fragmenta en vesículas, y la lámina fibrosa se separa, lo que permite la mezcla del citoplasma con el nucleoplasma.

Las fibras de cromatina se espiralizan y comienzan a hacerse visibles como cromosomas individuales, con sus dos cromátidas unidas por el centrómero. Al mismo tiempo el contenido del nucléolo empaqueta toda su "maquinaria" de transcripción colocándola repartida entre los cromosomas (en las células humanas repartida entre los cromosomas 13, 14, 15, 21 y 22), por lo que se desintegra y sólo volverá a aparecer tras la mitosis.

En las células animales se produce la duplicación de los centríolos, y se origina una pareja de diplosomas, agrupados en centrosomas con actividad organizadora de microtúbulos; entre ellos se forman los filamentos del huso mitótico, de manera que su continuo crecimiento, al parecer, desplaza a los diplosomas hacia polos opuestos de la célula. Las células vegetales carecen de centríolos, y los filamentos del huso parten de dos zonas más densas del citoplasma, donde se localiza el **centro organizador de microtúbulos (COM)**.

METAFASE

En esta fase se diferencian ya claramente los tres tipos de microtúbulos que se han formado en la profase: Los astrales, que parten en todas direcciones desde el centrosoma y parece que contribuyen a situarlos en relación con el resto de la célula y a generar fuerzas que separan los dos polos; los polares, que se solapan en plano ecuatorial de la célula empujando y separando los dos polos; y los cinetocóricos que se unen al cinetocoro de los cromosomas.

Esta fase el huso mitótico está perfectamente desarrollado entre los dos polos de la célula, y los cromosomas, que alcanzan su máximo grado de empaquetamiento, presentan sus dos cromátidas en forma de X (es la etapa en que mejor se visualizan). Además de los microtúbulos a partir de centros organizadores localizados a ambos lados de cada centrómero (cinetócoros).

Cada cromosoma posee dos cinetócoros (orientados en caras opuestas del centrómero), a los cuales llegan nuevos haces de microtúbulos cinetocóricos que crecen en dirección perpendicular al eje de las cromátidas, de manera que cada haz de fibrillas irradia en sentidos opuestos a cada lado del cromosoma, hasta que convergen con las fibras del huso en cada polo.

El crecimiento de los microtúbulos cinetocóricos empuja a los cromosomas y los sitúa en el plano ecuatorial del huso (**placa ecuatorial**), de manera que cada cromátida de cada cromosoma mira hacia un polo opuesto de la célula.

ANAFASE

Esta etapa comienza bruscamente, como si respondiera a una señal, y en ese momento se separan los cinetócoros de cada cromosoma, cada uno de los cuales arrastra a su cromátida hasta un polo del huso; se puede observar como las fibras cinetocóricas acortan a medida que las cromátidas se desplazan hacia los polos. Los cromosomas metacéntricos aparecen en forma de V, los submetacéntricos en forma de J, y los telocéntricos en forma de bastón.

La rotura de los centrómeros puede estar causada por tensiones mecánicas, aunque se sospecha de la participación de algunas enzimas. El sistema de "grúa", que permite la tracción de las cromátidas hacia polos opuestos, todavía no está bien dilucidado, aunque se sospecha que participan las fibras de actina y miosina y el sistema tubulina-dineína, como en el movimiento ciliar.

TELOFASE

Las fibras cinetocóricas se acortan al máximo y desaparecen cuando los dos grupos de cromátidas alcanzan los polos de la célula; al mismo tiempo los filamentos del huso se alargan, y se amplía la separación entre los dos nuevos núcleos en formación; en este momento las cromátidas constituyen los nuevos cromosomas que formarán parte del núcleo de cada célula hija.

Una vez finalizado el desplazamiento anafásico, comienza a formarse alrededor de cada grupo de cromosomas la lámina fibrosa y las dos membranas nucleares, al mismo tiempo que reaparece el nucléolo, y los cromosomas se vuelven a descondensar y retornan al estado de cromatina. Los microtúbulos del huso se sueldan y forman un eje en el centro de la célula, que acaba por romperse. Por regla general, esta fase coincide con el comienzo de la citocinesis.

CITOCINESIS

En las **células animales** consiste en la fragmentación del citoplasma debido a la formación de un anillo contrátil de fibras de actina y miosina en la cara citosólica de la membrana plasmática, en la zona situada entre los dos núcleos, que se estrecha progresivamente, como un lazo corredizo, y origina un surco de segmentación, cada vez más profundo hasta que se separan por completo las dos células hijas.

En las **células vegetales** la pared celulósica no permite el estrangulamiento, y la citocinesis ocurre por formación de un tabique de separación entre las dos células hijas; la nueva pared celulósica, denominada **fragmoplasto**, procede de la fusión de vesículas del aparato de Golgi cargadas de celulosa y otros polisacáridos componentes de la pared vegetal, que se alinean en el plano ecuatorial y luego se fusionan. El fragmoplasto se establece en el lugar ocupado antes por la placa metafásica. En su localización concreta desempeñan un papel importante las **bandas preprofásicas**, que son un conjunto de microtúbulos en las células de las plantas superiores cuya función es la de indicar dónde han de situarse las nuevas placas celulares para la citocinesis. Estas bandas se forman durante G_2 y se dispersan al romperse la envuelta nuclear, al comienzo de la mitosis, pero antes dejan algún tipo de información, de forma aún por precisar, en el punto de división, para guiar la inserción de la placa celular después de la mitosis.

La mitosis, en los organismos unicelulares, es un sistema de reproducción asexual; sin embargo, en los pluricelulares es un sistema que permite el crecimiento, desarrollo y regeneración de sus tejidos, procedentes del cigoto. Ésta es la causa de que todas las células de un organismo, excepto los gametos, contengan la misma información genética, aunque no se exprese por igual en todas ellas debido a los procesos de diferenciación celular.

Se ha podido comprobar que en las células anucleadas, se producen los mecanismos citológicos necesarios para que se produzca la citocinesis, es decir, que se originan dos nuevas células anucleadas. Lo que supone que, de alguna forma, el citoplasma posee capacidad para desencadenar en el momento preciso la división de la célula.

Cuando falta oxígeno en una célula mitótica, no se produce la migración de las cromátidas hermanas hacia los polos opuestos, por falta de energía. A este tipo de alteración se le denomina **a-mitosis**. Es un proceso reversible, debido a que si se le suministra oxígeno a la célula, las cromátidas continúan su división. Este tipo de alteración no hay que confundirlo con la amitosis o división celular directa, caracterizada por un reparto no equitativo del material nuclear.

La **amitosis** es la división del núcleo por estrangulamiento sin reparto equitativo de los cromosomas. No se considera un método de reproducción celular, sino un proceso patológico degenerativo. A veces, previamente a la amitosis se produce una endomitosis (duplicación del ADN, pero sin división del núcleo) y entonces cada núcleo hijo contiene varios cromosomas del mismo tipo, esto sucede, por ejemplo, en el macronúcleo de los ciliados y en la gemación de las levaduras.

29.4.1. Tipos de división celular

- a) **Bipartición o división binaria.** A partir de la célula madre se originan dos células hijas iguales. En primer lugar se produce una división del núcleo o cariocinesis y después el citoplasma se estrecha entre los núcleos formados, hasta que se produce su división o citocinesis (estrangulamiento). También puede realizarse mediante tabicación (células vegetales).
- b) **Pluripartición o división múltiple.** Se diferencia de la anterior en que a partir de una célula madre aparecen más de dos células hijas. En primer lugar, el núcleo se divide varias veces y posteriormente se produce la citocinesis, apareciendo tantas células hijas como núcleos haya formados.
- c) **Gemación.** Se origina un abultamiento o yema en el citoplasma hacia el cual se traslada el núcleo, que se divide como en el caso anterior, quedando uno de los núcleos englobado en el citoplasma de la yema. Posteriormente se produce una membrana que constituye un tabique entre los dos núcleos, diferenciándose una célula hija mucho más pequeña que la progenitora. Después, aquella crece sin separarse de ésta, hasta adquirir su mismo tamaño. La gemación puede ser múltiple y dar lugar a una serie de cuatro, cinco, seis... células unidas.

- d) **Esporulación.** La célula madre queda rodeada de una cubierta que la aísla del exterior. Posteriormente, el núcleo se divide varias veces. Cada núcleo hijo se rodea de una porción de citoplasma de la célula progenitora, de la membrana citoplasmática y de una cubierta, formándose así varias células hijas que se liberan al romperse la cubierta de la célula madre. Las células hijas o esporas, cuando encuentran un medio apto, desarrollan sus funciones, crecen y se reproducen.

29.5. Meiosis. Su significado biológico.

Consiste en dos divisiones sucesivas que dan lugar a cuatro células haploides (n), denominadas gametos (óvulos o espermatozoides), a partir de una única célula diploide, llamada gametogonia o célula madre de gametos (ovogonia o espermatogonia respectivamente). Cuando ambos gametos fusionan sus núcleos haploides, tras la fecundación, se recupera de nuevo la dotación diploide en el cigoto; de esta manera, mediante la reducción meiótica del n° de cromosomas en los gametos, se evita que la dotación cromosómica se duplique y aumente sin cesar en sucesivas generaciones, cosa que sucedería si los gametos fueran diploides, pues el cigoto resultaría tetraploide, y así sucesivamente.

Antes de que ocurran las divisiones meióticas, se duplica el ADN durante la interfase, y cada cromátida da lugar a su cromátida gemela, quedando unidas por el centrómero. A partir de este momento transcurren dos divisiones sucesivas, cada una de las cuales se subdivide en cuatro etapas, como en la mitosis.

PROFASE I

Es la etapa que tarda más tiempo en transcurrir y en la que se dan los acontecimientos más característicos de la meiosis. Durante todo el proceso la envoltura nuclear permanece intacta, pero desaparece al final, a la vez que se desintegra el nucléolo y se forman los microtúbulos del huso. Se divide a su vez en cuatro fases:

- ❑ **Leptoteno.** Marca el comienzo de la profase I, cuando los cromosomas se han acortado y ensanchado lo suficiente para hacerse visibles, aunque aún no se distinguen las dos cromátidas de cada cromosoma, que permanecerán estrechamente unidas hasta el final de la profase I (Diacinesis). Se observa que los extremos de cada cromosoma se encuentran unidos a la lámina fibrosa mediante una estructura llamada placa de unión.
- ❑ **Zigoteno.** Esta fase comienza cuando se inicia el apareamiento entre cromosomas homólogos (**sinapsis**), que tiene lugar mediante la formación de una estructura proteica entre ambos cromosomas homólogos (**complejo sinaptonémico**), que permite la yuxtaposición de cada gen con su homólogo, situado en el cromosoma opuesto. Esto ocurre en todos los cromosomas, excepto entre el X y el Y, que sólo se aparean parcialmente mediante un pequeño segmento homólogo.
El complejo sinaptonémico está formado por dos elementos laterales: uno, sobre cada parte del cromosoma que se aparea con su homólogo y una región central situada entre ambos.
Dentro del complejo sinaptonémico se encuentran situados, a intervalos, unas estructuras proteicas que son los nódulos de recombinación.
- ❑ **Paquiteno.** Una vez producida la sinapsis entre todos los cromosomas homólogos y las cromátidas de ambos cromosomas permanecen estrechamente unidas, tiene lugar el proceso de **sobrecruzamiento** entre cromátidas no hermanas, es decir, el intercambio de fragmentos cromatídicos pertenecientes a homólogos distintos. La consecuencia de este intercambio es la **recombinación génica**, ya que a partir de este momento los cromosomas no son completamente paterno o materno, puesto que una de sus cromátidas está formada por segmentos alternantes paterno y maternos.
Se cree que el entrecruzamiento se halla mediado por unos nódulos de recombinación que actúan como una maquinaria multienzimática, controlando el intercambio de cromátidas no hermanas.
- ❑ **Diploteno.** Desaparece el complejo sinaptonémico y los cromosomas homólogos se repelen, aunque permanecen unidos por unos puntos (**quiasmas**), que reflejan los lugares en los que tuvo lugar el sobrecruzamiento. Por esto se suele decir que el quiasma es la manifestación citológica, observable al microscopio, del sobrecruzamiento, y la consecuencia genética de tal fenómeno es la recombinación génica, es decir, el intercambio de genes entre cromosomas homólogos.

Esta fase puede durar meses o incluso años, como, por ejemplo, en la mujer, cuyos ovocitos se forman en el quinto mes de vida fetal y permanecen detenidos en la fase de diploteno hasta la pubertad. En los ovocitos de los anfibios, los cromosomas en diplotemo forman los característicos cromosomas plumosos, debido a que se descondensan determinados bucles de cromatina con el fin de permitir la transcripción de los genes implicados en la formación de sustancias de reserva del óvulo.

- ❑ **Diacinesis.** En esta fase se interrumpe la transcripción, y los cromosomas adoptan una configuración más compacta, visualizándose por primera vez las cromátidas de cada cromosoma. Hasta ahora los cromosomas homólogos, unidos por los quiasmas, formaban estructuras llamadas bivalentes; pero a partir del momento en que se distinguen las dos cromátidas de cada homólogo, las figuras se transforman en **tetradas**, donde las cromátidas hermanas están enlazadas por los centrómeros y las cromátidas no hermanas permanecen unidas por los quiasmas.

Al final de la diacinesis comienza la desaparición de la envoltura nuclear y del nucléolo, y se forma el huso entre los diplosomas, al mismo tiempo que se forman los microtúbulos cinetocóricos.

La falta de apareamiento entre cromosomas homólogos (**asinapsis**). Puede afectar a algunos o a todos los bivalentes y en este caso, no hay recombinación.

METAFASE I

Presenta algunas diferencias con la metafase mitótica, en el sentido de que las fibras cinetocóricas crecen en direcciones opuestas a partir de los cinetócoros situados en cada cromosoma homólogo, de manera que, en este caso, el plano ecuatorial no corta los centrómeros de cada cromosoma, sino los quiasmas de cada tetraada.

ANAFASE I

Se rompen los quiasmas y cada cromosoma homólogo se desplaza a un polo opuesto de la célula, pero conviene no olvidar que, como consecuencia del sobrecruzamiento de las dos cromátidas que posee cada cromosoma, una conserva su naturaleza paterna o materna inicial, pero la otra es mixta (recombinada).

TELOFASE I

Es la última fase de esta primera división meiótica, que comienza tan pronto como los dos grupos anafásicos llegan a sus respectivos polos. Durante este período, se regenera la envoltura nuclear alrededor de cada núcleo y desaparecen las fibras del huso; de modo simultáneo, sus cromosomas experimentan una ligera descondensación y entran en una breve interfase, en la que no tiene lugar síntesis de ADN. Al cabo de poco tiempo, cada núcleo se prepara para continuar con la segunda división de la meiosis.

SEGUNDA DIVISIÓN MEIÓTICA

En este caso se trata de un proceso similar a la mitosis. Después de una corta profase II, en la que desaparecen las membranas nucleares y se forman dos nuevos husos, orientados perpendicularmente al primero, se inicia la metafase II, donde los cromosomas se disponen en la placa ecuatorial. Durante la anafase II se rompen los centrómeros. Cada cromátida emigra a un polo opuesto atraída por las fibras del cinetócoro. Finaliza el proceso con la telofase II, simultánea a la citocinesis, que permite la formación de cuatro células haploides, y que, además, contienen segmentos alternantes paternos y maternos.

DURACIÓN.

La meiosis en el hombre, para producir espermatozoides, dura 24 días, mientras que en la mujer la meiosis se inicia ya en el embrión (entre los 3 y los 8 meses), se mantiene en profase I hasta la pubertad y, en cada periodo menstrual, madura un óvulo hasta la metafase II, no completándose la meiosis totalmente hasta que se produce la fecundación.

SIGNIFICADO BIOLÓGICO

Los gametos representan una especie de resumen del contenido genético de cada parental, y contienen una composición genética ligeramente distinta, puesto que la recombinación meiótica es un proceso que ocurre enteramente al azar. Ésta es la causa de que la reproducción sexual haya sido seleccionada evolutivamente como mecanismo reproductor en la mayoría de organismos ya que asegura que la descendencia posea una composición génica ligeramente diferente a la de los parentales.

Cada óvulo es portador de genes maternos, es decir contiene información del abuelo y de la abuela maternos, y cada espermatozoide contiene a su vez genes paternos, o sea, una mezcla de genes procedentes del abuelo y la abuela paternos.

Como se aborda en otros temas (tema 65), la reproducción sexual junto con las mutaciones constituyen los mecanismos básicos que mantienen la diversidad génica en las poblaciones. De esta manera, la totalidad de los genes de una población no se almacenan en un único individuo, sino que se encuentran repartidos entre los organismos que la componen, cada uno de los cuales posee una combinación génica distinta que le permite manifestar unas características particulares de adaptabilidad aun medio determinado: unos toleran mejor la sequía, otros resisten las heladas, bacterias que desarrollan resistencia a determinados antibióticos, etc.

Las múltiples combinaciones génicas que se pueden formar mediante la meiosis son una garantía para la supervivencia de la población, pues en el supuesto de que ocurra un cambio desfavorable en el medio ambiente, es posible que los individuos portadores de determinadas combinaciones logren adaptarse al nuevo ambiente, y de esta manera asegurar la continuidad de la especie.

