

12

El ciclo celular y la división celular



1. EL CICLO CELULAR COMPRENDE 4 ETAPAS

- En la interfase se prepara la división celular
- La organización de la cromatina varía a lo largo del ciclo celular
- Las ciclinas controlan el ciclo celular
- La apoptosis es un proceso de muerte programada
- Las células cancerosas eluden los controles

2. LA MITOSIS ES UN PROCESO CONSERVADOR

- El huso mitótico tiene diferentes tipos de microtúbulos
- La mitosis consta de cuatro fases bien diferenciadas
- Hay algunas diferencias entre la mitosis de células animales y vegetales
- La citocinesis también es diferente en las células animales y vegetales

3. LA MEIOSIS ES UNA DIVISIÓN REDUCCIONAL

- En la meiosis hay dos divisiones consecutivas
- La profase I es la fase más larga y complicada
- La meiosis genera variabilidad genética
- Mitosis y meiosis son procesos similares

4. HAY DISTINTOS TIPOS DE CICLO VITALES

- Los protistas tienen ciclos haplontes
- Los animales suelen tener ciclos diplontes
- Las plantas tienen ciclos haplodiplontes

DÓNDE BUSCAR INFORMACIÓN **Bibliografía y páginas web**

- Aleman, M. 13-08-2015. Qué son los protooncogenes y genes supresores de tumores
<https://cefegen.es/blogs/que-son-protooncogenes-genes-supresores-tumores>
- Biología 2º Bach. 2001. Recursos cnice
http://recursos.cnice.mec.es/biologia/bachillerato/segundo/biologia/ud03/02_03_04_02_021.html
- Cells, the smallest units of life
<http://classroom.sdmesa.edu/eschmid/Chapter3-Zoo145.htm>
- Farabee M.J. 2007. Meiosis and mitosis
<https://www2.estrellamountain.edu/faculty/farabee/biobk/BioBookmeiosis.html>
- Schnek, A. y Massarini, A. 2008. *Curtis. Biología*. 7ª ed. México: Médica Panamericana.
<http://www.curtisbiologia.com/p1855>

 **Noticias curiosas**

OBJETIVOS

1. Conocer las fases del ciclo celular y explicar los cambios en el contenido de ADN en función del tiempo.
2. Relacionar los cambios de organización de la cromatina con las fases del ciclo celular
3. Entender la regulación del ciclo celular por parte del complejo ciclinas-Cdk
4. Distinguir y diferenciar los procesos de apoptosis y necrosis
5. Razonar cómo cambios en ciertos proto-oncogenes y genes supresores de tumores desencadenan procesos cancerígenos
6. Conocer la organización del huso mitótico y la función que desempeñan los distintos tipos de microtúbulos
7. Describir las distintas fases de la mitosis y su significado biológico
8. Diferenciar mitosis y citocinesis de células vegetales y animales
9. Explicar por qué la meiosis es un tipo de división reduccional
10. Describir el proceso de entrecruzamiento que tiene lugar en la profase meiótica y conocer su importancia biológica
11. Comprender cómo se genera variabilidad genética en la meiosis
12. Conocer las principales diferencias entre mitosis y meiosis
13. Comparar los distintos tipos de ciclos vitales
14. Explicar las ventajas de individuos diplontes frente a los haplontes

CONCEPTOS CLAVE

anafase, 11
anastral, 12
anillo contráctil, 13
apoptosis, 8
(microtúbulos) astrales, 11
Cdk, 8
ciclina, 8
ciclo diplonte, 20
ciclo haplodiplonte, 21
ciclo haplonte, 20
(microtúbulos) cinetocóricos, 11
citocinesis, 12
complejo sinaptonémico, 15

cromátida, 6
crossing over, 15
diacinesis, 16
diploteno, 16
división, 5
entrecruzamiento, 15
espiralizar, 6
fase G₁, 6
fase G₂, 6
fase G₀, 6
fase M, 6
fase S, 6
fragmoplasto, 13

germinal, 19
huso acromático, 10
interfase, 5
leptoteno, 15
meiosis I, 14
meiosis II, 14
metafase, 11
mitosis, 5
necrosis, 9
paquiteno, 16
(microtúbulos) polares, 11
profase, 11

prometafase, 11
proto-oncogen, 9
punto R, 6
quiasmas, 15
quinasas, 8
recombinación, 15
reduccional, 13
sinapsis, 15
somática, 19
(genes) supresores de tumores, 10
zigoteno, 15

12.1 EL CICLO CELULAR COMPRENDE 4 ETAPAS

Las células eucariotas, como cualquier organismo vivo, pasan por distintas etapas y al final de su ciclo vital, se dividen para originar nuevas células hijas, o bien se mueren. En cualquier caso, la célula inicial como tal deja de existir. El crecimiento de un ser pluricelular depende de la **división** celular, y ya como hemos visto (ver **Tema 8**) todos ellos, independientemente de su tamaño, empiezan siendo una sola célula. Un número relativamente pequeño de divisiones puede originar un ser vivo con millones de células; por ejemplo 1 célula y sus descendientes tras 50 divisiones dan lugar a más de 1 billón de células (10^{15}). Esta rapidez a la hora de dividirse, es un hecho que se debe tener en cuenta, por ejemplo para predecir el alcance de un tumor cancerígeno, o en proyectos de crecimiento de callos en biotecnología vegetal.

El ciclo celular es la secuencia de acontecimientos que abarca desde que se ha originado la célula por división de una preexistente, hasta que a su vez se divide para dar forma a nuevas células hijas. Durante el ciclo celular alternan una **interfase** con una fase división. Durante la interfase (fase I), que a su vez se divide en las fases G_1 , S y G_2 , la célula crece y se desarrolla, sintetiza diversas sustancias y se prepara para la división. Durante la fase de división (M de **mitosis o de meiosis**) tiene lugar la cariocinesis (división del núcleo) y la citocinesis (división del citoplasma).

En la interfase se prepara la división celular



Figura 12.1. Fases del ciclo celular. Fuente <http://www.blogdebiologia.com/ciclo-celular.html>

Aproximadamente el 90% de la vida de la célula corresponde a la interfase, que como su nombre indica es el periodo de transición hacia la división celular.

La primera parte de la interfase recibe el nombre de **fase G₁**, la letra G alude a la palabra inglesa *gap* que significa *intervalo o espacio*. G₁ es el periodo de crecimiento celular, aumenta su tamaño y forma más orgánulos; hay gran actividad resultado de la transcripción (síntesis de ARN) y traducción que origina diversas proteínas y enzimas. En las células que no entran nunca en mitosis esta fase es permanente y recibe el nombre de fase **G₀**, se dice que las células se encuentran en estado de reposo o quiescencia. En G₀ se encuentran células que han sufrido un acusado proceso de diferenciación, como las neuronas o las células musculares. A veces es posible hacerlas salir de este estado por estimulación citogenética, pero si lo hacen de forma descontrolada se puede desarrollar un cáncer. Al final de esta fase se localiza el **punto R** o punto de no retorno, en el que se toma la decisión de proseguir hacia la fase S.

La **fase S** se encuentra entre las fases G₁ y G₂. La letra S alude a síntesis de ADN porque en este periodo se sintetizan histonas y a continuación se duplica el ADN, proceso imprescindible para que posteriormente en la mitosis se reparta el ADN entre las dos células hijas. En las células animales además, se produce la duplicación de los centriolos, formándose dos centrosomas que permanecen juntos cerca del núcleo. Cuando termina esta fase, la célula ya posee doble cantidad de ADN, en cada fibra de cromatina hay dos **cromátidas** de ADN (ver Tema 11)

En la **fase G₂** la célula continúa con su actividad habitual mientras comienza a prepararse la división celular. Puede crecer ligeramente, pero su objetivo principal es sintetizar las proteínas necesarias para la división celular, por ejemplo la tubulina para que se puedan formar los microtúbulos del huso acromático o la histona H1 para la mayor compactación del ADN. Por lo tanto, sigue habiendo procesos de transcripción y traducción.

Durante la **fase M**, cuyo nombre alude a la división del núcleo o mitosis, se detiene la transcripción, no hay síntesis de ARN y desciende el nivel de traducción, apenas hay síntesis de proteínas. M comienza cuando los cromosomas empiezan a condensarse y si son células animales se visualizan los dos pares de centriolos. Comprende no sólo la división del núcleo sino también la separación del citoplasma y del núcleo en dos células hijas; este proceso se llama citocinesis, que literalmente hablando significa *movimiento celular*.

La organización de la cromatina varía a lo largo del ciclo celular

Todos los cambios que sufre el ADN a lo largo del ciclo celular se resumen en la **Fig. 12.2**. De acuerdo con los enunciados vistos en el Tema 11 durante la interfase las cadenas de ADN están distendidas, como fibras de cromatina, en estado activo. Hay procesos de transcripción que conducen a la síntesis de proteínas, etc. En la fase S se produce la duplicación y se forman dos cromátidas hermanas de cada fibra. Al final de la fase G₂ las fibras se empiezan a **espiralizar**, se aprietan y condensan, de modo que durante la mitosis el ADN va a estar totalmente empaquetado formando los cromosomas. Esta condensación es necesaria para que mover de forma eficaz y sin pérdidas las moléculas de ADN de una parte a otra de la célula. De modo similar empaquetamos la ropa cuando vamos de viaje y la guardamos apretada en una maleta.

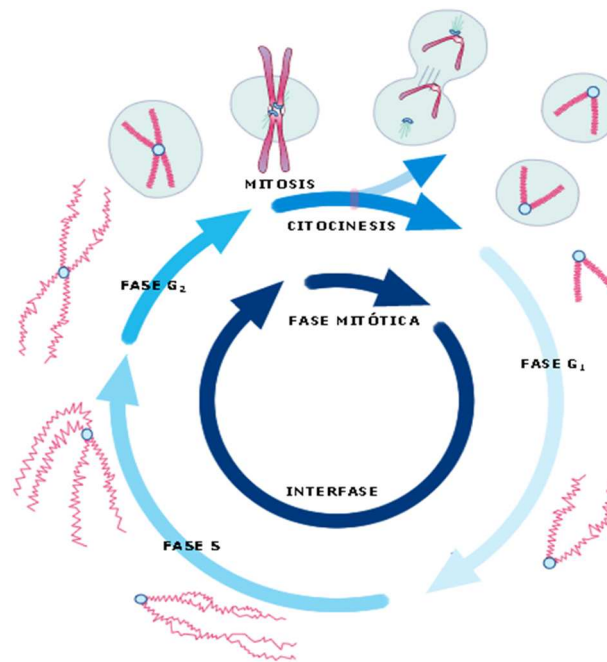


Figura 12.2. Transformación del cromosoma durante el ciclo celular. Fuente:

Una vez que se reparte el ADN entre las dos células hijas, cada célula recibe una de las cromátidas hermanas, el ADN se desespiraliza y la fibra de cromatina vuelve a ser funcional.

Las ciclinas controlan el ciclo celular

EL desarrollo del ciclo celular está controlado por diferentes factores moleculares que interactúan entre sí, de modo que las fases se sucedan en el orden adecuado pues, de no ser así, se producirían errores de consecuencias fatales.

Las enzimas juegan un papel destacado en el control del ciclo celular. Hay dos tipos de enzimas clave, las **ciclinas** y las **quinasas** dependientes de ciclinas (**Cdk**). Para tener actividad enzimática las ciclinas tienen que asociarse a las proteínas quinasas (Cdk) y según con que ciclina se asocien activan una etapa diferente del ciclo celular, formando un complejo Cdk-ciclina. Cuando la ciclina se degrada se inactiva el complejo, como indica la **Fig. 12.3**.

A su vez la unión de las ciclinas con las Cdk está condicionada por una serie de circunstancias, como contar con un entorno favorable, tener el tamaño celular adecuado, o encontrarse el ADN en buen estado (no roto ni dañado), que suponen puntos de control del ciclo. De acuerdo con estas señales, los complejos ciclina-Cdk actúan al final de la G₁, final de la G₂ y final de la metafase, activando o inhibiendo la progresión del ciclo.

La apoptosis es un proceso de muerte programada

Cada tipo de célula está programada para un número limitado de divisiones, que viene dado por la longitud de sus telómeros (**Tema 11**), por eso las células no se pueden multiplicar indefinidamente, pues se agota la capacidad de división celular.

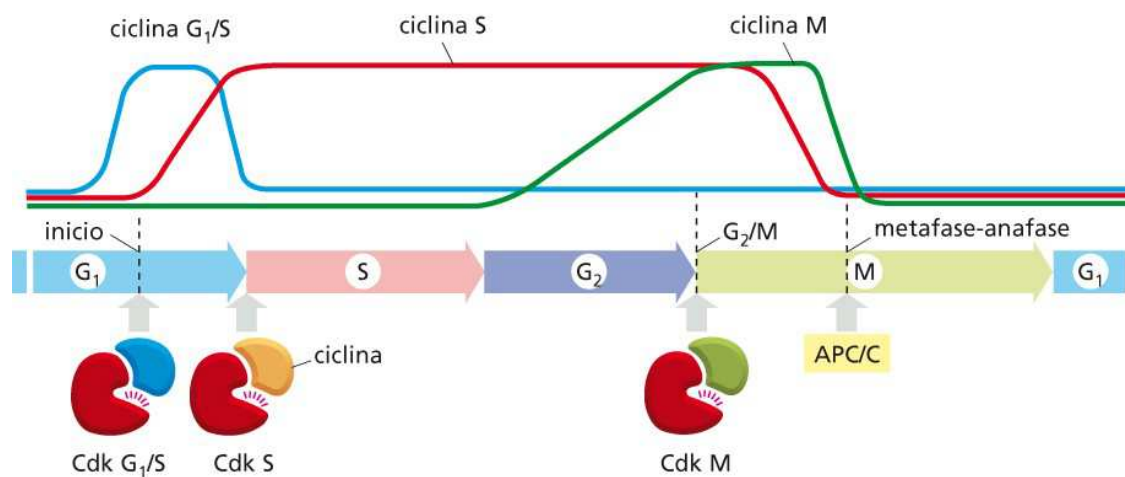


Figura 12.3. Cambios en el complejo ciclina-Cdk a lo largo del ciclo celular. Fuente *Biología molecular de la célula*. Ed Omega 2010

La muerte celular programada o **apoptosis** designa el proceso a través del cual una célula muere y es destruida. La célula se autodestruye cuando ha completado su vida fisiológica normal, o bien cuando ha experimentado algún daño irreversible, por ejemplo, si hay una situación de potencial peligro, lo cual es un eficiente mecanismo de control antitumoral. También forma parte de procesos de modelización en los embriones, por ejemplo, la reabsorción de la cola de los renacuajos, la formación de dedos, etc.

La palabra apoptosis procede del griego apó "a partir de" + ptōsis "caída". Es un proceso necesario, ya que permite la renovación celular, de forma que las células muertas son reemplazadas por nuevas células jóvenes. Dicho proceso ha de estar controlado, tanto por

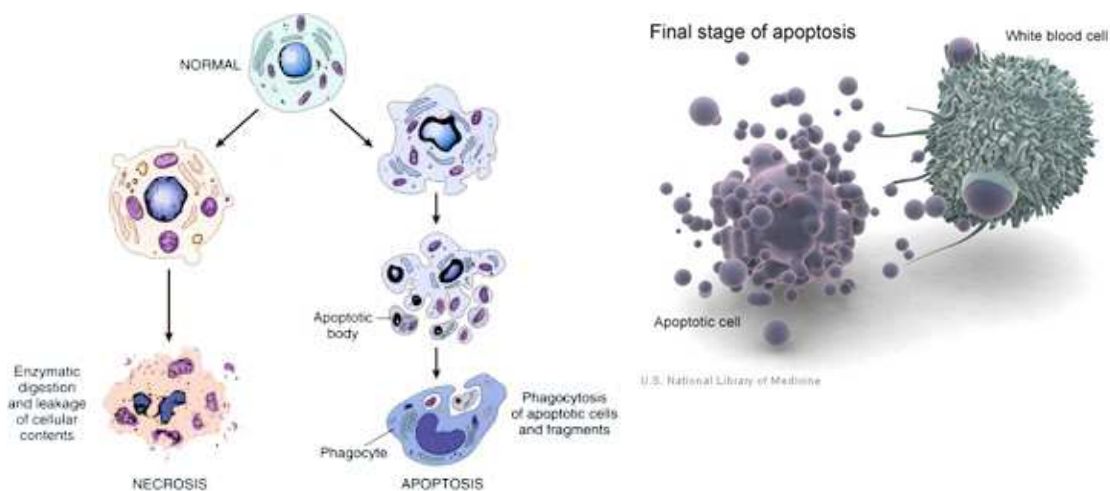


Figura 12.4. A la izq. diferencias entre procesos de necrosis y apoptosis, a la drcha. un glóbulo blanco sanguíneo sufre apoptosis. Fuente: <http://medicinembbs.blogspot.com.es/2011/03/programmed-cell-death-apoptosis.html>

factores externos del medio, como por factores internos de la propia célula. Si este control deja de producirse, puede originar patologías como el cáncer, que es en definitiva un descontrol en el ciclo celular. La apoptosis protege a un organismo sano de la degradación progresiva del material genético que tendría lugar por la acumulación de mutaciones a lo largo de la vida del individuo. La célula que sufre apoptosis se encoje, se separa de las células vecinas, su núcleo se condensa y el citoplasma se fragmenta en burbujas, cuerpos apoptóticos, que son ingeridos por las células vecinas o los macrófagos. La célula muere de manera rápida y limpia sin producir respuesta inflamatoria.

Es diferente cuando las células mueren por un daño irreparable, como puede ser una infección, falta de O₂, lesión grave, presencia de toxinas, etc., entonces se produce una **necrosis** celular. La célula que muere por necrosis se hincha, se rompe la membrana y se liberan enzimas hidrolíticas que provocan una inflamación del tejido necrotizado, originándose una cicatriz en ese punto.

Las células cancerosas eluden los controles

El **cáncer** comienza cuando los genes de una célula sufren una mutación y evade los controles, produciendo un tumor. Las células que se multiplican indefinidamente, eludiendo todo tipo de control son células cancerosas. En el proceso de aparición del cáncer tienen especial importancia dos tipos de genes, los **protooncogenes** y los **genes supresores de tumores**. Los protooncogenes son genes que promueven la división celular, ayudan a las células a multiplicarse. Pero si el proto-oncogén muta, provoca la proliferación incontrolada de la célula y se convierte en un oncogén. En realidad, pocos tipos de cáncer son causados por mutaciones hereditarias de los proto-oncogenes, la mayoría de las mutaciones causantes de cáncer que involucran oncogenes se adquieren generalmente por reordenamientos cromosómicos ligados a transposones (ver Tema 15).

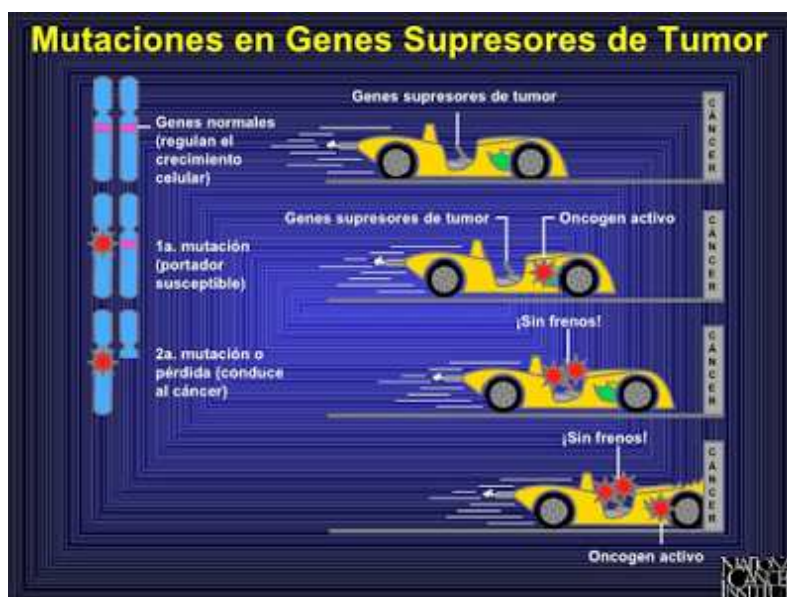


Figura 12.5. Esquema de los efectos de oncogenes y genes supresores de tumores. Fuente: <https://patologiausacc1.wordpress.com/category/los-mecanismos/>

Por su parte los genes **supresores de tumores** son genes que inhiben la división celular, reparan los errores de ADN o indican a las células cuándo morir por apoptosis. Reducen la probabilidad de que una célula normal mute o se transforme a una célula cancerígena, inhibiendo su proliferación excesiva por medio de una proteína llamada “proteína supresora de tumores”.

Cuando los genes supresores de tumores no funcionan correctamente, las células pueden crecer fuera de control, produciendo un cáncer. Estos genes funcionan como el pedal del freno de un coche, al ser accionados evitan que la célula se divida demasiado rápido (**Fig. 12.5**). Cuando ese freno se estropea, la célula se “embala” y se sigue reproduciendo aun cuando no debería.

12.2 LA MITOSIS ES UN PROCESO CONSERVADOR

La mitosis o división del núcleo tiene por objeto repartir el material hereditario, que se ha duplicado en la fase S de la interfase, de manera equitativa entre las dos células hijas que se van a formar, para que sean genéticamente idénticas. La mitosis es un proceso continuo, pero su estudio se divide en 4 etapas: profase, metafase, anafase y telofase.

El huso mitótico tiene diferentes tipos de microtúbulos

Al comienzo de la mitosis tiene lugar la reorganización de los microtúbulos del citoesqueleto y formación del **huso acromático** o **mitótico**. El huso mitótico es encargado de arrastrar a los cromosomas en la división.

Al comenzar la profase el centrosoma, incluidos los centriolos que se han duplicado en la fase S, se divide en dos partes y comienza a formar microtúbulos en todas direcciones. Ambos centrosomas se desplazan hacia los polos de la célula arrastrados por las proteínas motoras a lo largo de los microtúbulos del huso acromático. El huso acromático se va formando al mismo tiempo que se van separando los centrosomas debido al crecimiento de los microtúbulos.

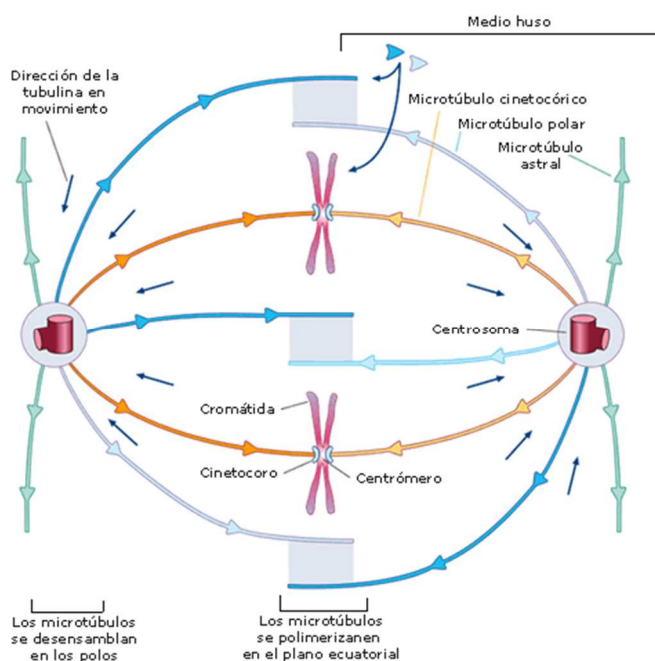


Figura 12.6. Elementos del huso mitótico en una célula animal. Fuente: http://recursos.cnice.mec.es/biologia/bachillerato/segundo/biologia/ud03/02_03_04_02_022.html

En el huso mitótico diferenciamos tres tipos de microtúbulos:

✚ **Polares:** que tienden a separar los dos polos de la célula

✚ **Cinetocóricos:** que se unen al cinetocoro de los cromosomas y dirigen sus movimientos durante la mitosis.

✚ **Astrales:** que sitúan a cada centrosoma en un polo de la célula

La mitosis consta de cuatro fases bien diferenciadas

Durante la **profase** se desorganiza el núcleo (ver Tema 11), desaparecen el nucléolo y la cromatina se condensa haciéndose visibles los cromosomas. Al microscopio óptico cada cromosoma aparece formado por 2 cromátidas hermanas, que equivalen a las dos hebras de ADN duplicadas en la fase S, unidas por el centrómero; las dos cromátidas son copias genéticamente idénticas la una de la otra. Mientras tanto se va organizando el huso mitótico, como se explicó más arriba. Los centrosomas se separan hacia los polos, empujados por los microtúbulos polares que son los que sitúan los dos vértices o polos del huso acromático. Al final de la profase, llamada a veces **prometafase** la membrana nuclear se separa en diversas piezas y desaparece y los microtúbulos cinetocóricos comienzan a arrastrar a los cromosomas.

En la **metafase** los cromosomas alcanzan el grado máximo de condensación. El huso acromático está completamente formado y se extiende entre ambos polos celulares. Los microtúbulos cinetocóricos empujan a los cromosomas hasta situarlos en el plano medio imaginario del huso acromático, o plano ecuatorial de la célula, donde forman la llamada placa metafásica. En ella los cromosomas se colocan perpendiculares al eje formado por los dos centríolos, de manera que cada cromátida queda orientada hacia un polo, con los brazos mirando hacia la membrana.

La tensión que ejercen las fibras cinetocóricas acaba por separar las dos cromátidas hermanas. Al comienzo de la **anafase** el centrómero se rompe y las dos cromátidas de cada cromosoma inician de forma simultánea un movimiento de separación hacia polos opuestos, arrastradas por sus respectivos microtúbulos cinetocóricos que se van acortando, mientras que los polares se alargan empujando y separando más los polos celulares. La anafase termina cuando cada cromosoma anafásico, formado ahora por una sola **cromátida**, llega al polo.

En la **telofase** desaparece el huso mitótico, mientras los microtúbulos cinetocóricos se acortan los polares se alargan un tiempo, con lo que aumenta la separación de los futuros núcleos de las células hijas. Alrededor de cada conjunto de cromosomas anafásicos se reorganiza la membrana nuclear, también se van desespiralizando los cromosomas y se forma el nucléolo, de modo que los brazos de los cromosomas dejan de ser visibles.

Hay algunas diferencias entre la mitosis de células animales y vegetales

Hay pequeñas diferencias en la división de células animales y vegetales. Las células animales contienen dos pares de centriolos, que se han duplicado con el centrosoma en la fase S. En las células vegetales, al carecer de centriolos, los microtúbulos parten de dos zonas densas del citoplasma que ejercen de centro organizador de los microtúbulos (COM), situadas también en los polos. Este huso acromático que carece de centriolos, y también de fibras astrales, se denomina **anastral**; es más achatado y está menos centrado en los polos que en las animales.

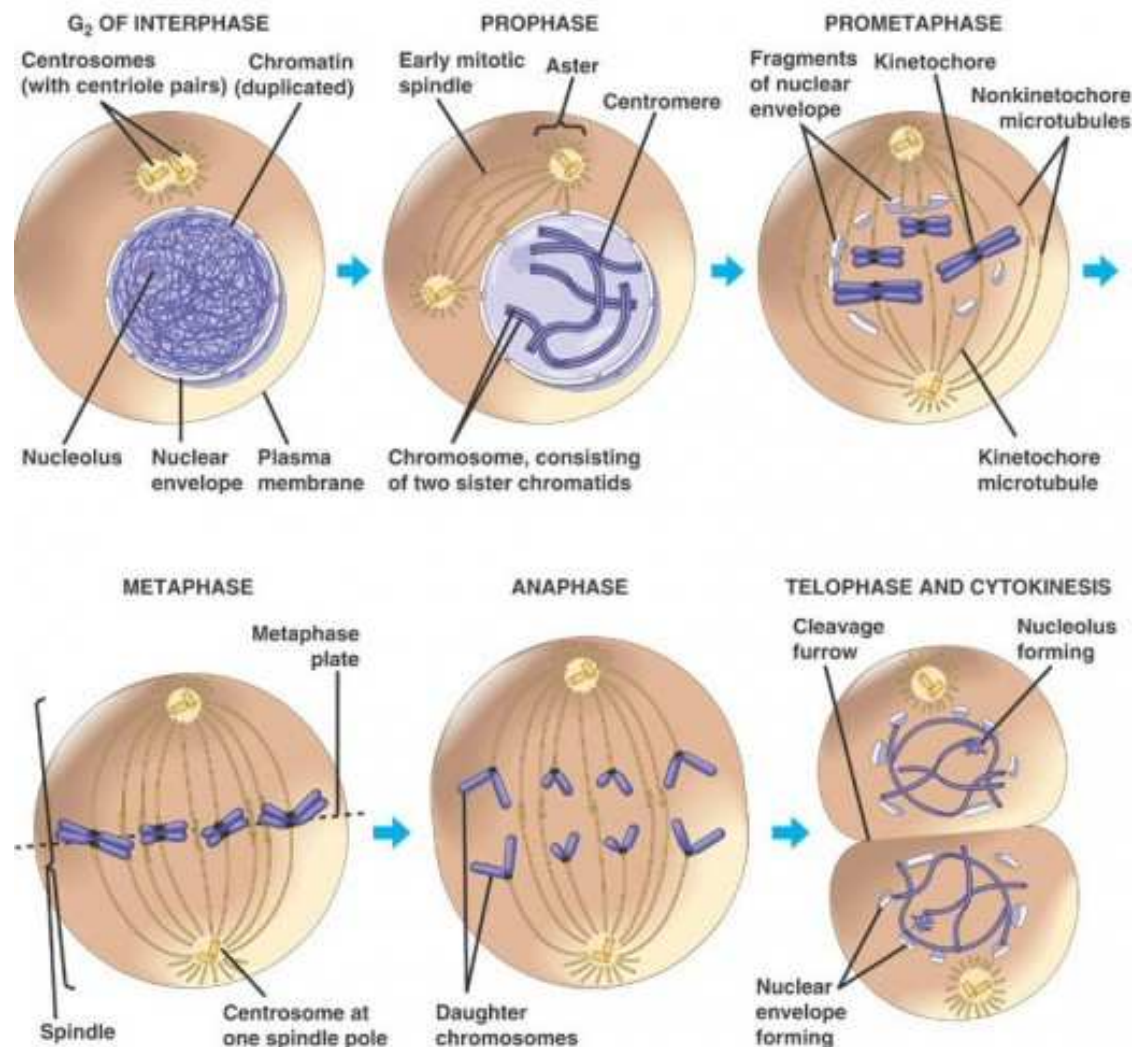


Figura 12.7. Fases de la mitosis y citocinesis en una célula animal. Fuente: <http://hubpages.com/education/Stages-of-the-Cell-Cycle-Mitosis-Part-2-of-2/>

La citocinesis también es diferente en las células animales y vegetales

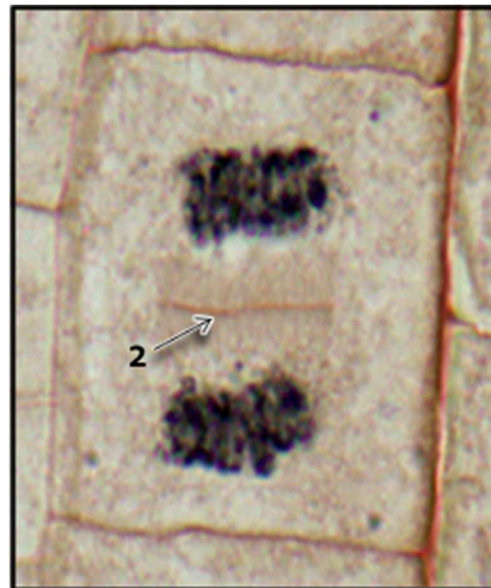
Mientras va acabando la cariocinesis (división del núcleo), al final de anafase o principios de la telofase se pone en marcha la **citocinesis**. Consiste en la división del citoplasma entre las dos células hijas, de forma que se reparten los orgánulos citoplasmáticos de manera equitativa. La citocinesis es diferente en células animales y vegetales.

En las células animales se produce un estrangulamiento que divide en dos a la célula madre. A la altura de la placa ecuatorial aparece por debajo de la membrana celular un **anillo contráctil** formado por filamentos de actina y miosina. Este anillo se va cerrando progresivamente y origina un surco de segmentación, que cada vez se hace más estrecho hasta que se produce el estrangulamiento total y se separan las dos células hijas.



Animal Cell

Figura 12.8. Surco de estrangulación en la citocinesis de células animales. Fuente



Plant Cell

Figura 12.9. Formación del fragmoplasto en la citocinesis de células vegetales. Fuente:

En los vegetales, a la altura de la placa ecuatorial, se forma un tabique de separación llamado **fragmoplasto**, originado por la fusión de las **vesículas** del aparato de Golgi. Los microtúbulos polares conducen las vesículas hacia la placa ecuatorial. A partir del fragmoplasto se formarán las membranas plasmáticas de dos células hijas y también la lámina media de la pared celular que las separará. Los espacios que quedan comunicando los citoplasmas de las dos células hijas son los **plasmodesmos** (ver Tema 9).

12.3 LA MEIOSIS ES UNA DIVISIÓN REDUCCIONAL

La meiosis es un tipo de división celular **reduccional**, cuya finalidad es producir células con la mitad del número de cromosomas que la célula madre. Sólo presentan meiosis las células germinales: gametos y esporas meióticas. La meiosis consta de dos divisiones seguidas obteniéndose cuatro células haploides a partir de una célula diploide. Todas las células haploides son genéticamente distintas, gracias al reparto al azar de las cromátidas y al proceso de recombinación genética.

En la meiosis hay dos divisiones consecutivas

La interfase previa a la meiosis es análoga a la interfase previa a la mitosis, en este periodo se produce la síntesis de las histonas, la duplicación del ADN y se duplican también los centriolos de los centrosomas. En el periodo G_2 los controles conducen la célula hacia la meiosis.

El proceso de la meiosis tiene una duración variable, pero es mucho más largo que la mitosis, suele durar varios días y a veces dura semanas o incluso años, como es en el caso de las hembras de mamíferos.

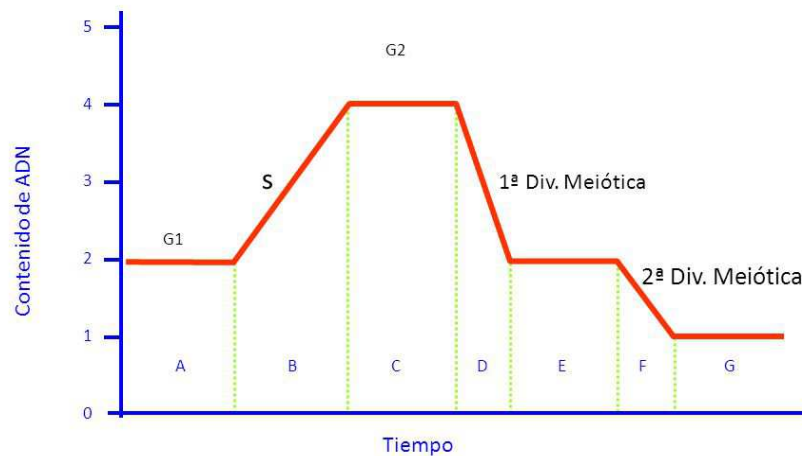


Figura 12.10. Variación del contenido de ADN a lo largo de un ciclo celular con meiosis. Fuente

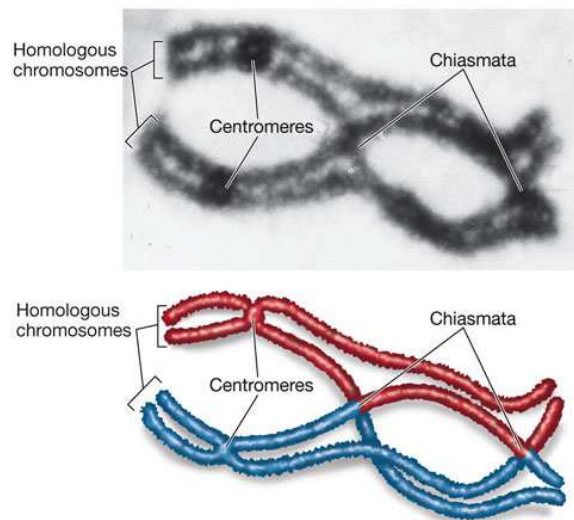
A lo largo del mismo tienen lugar dos divisiones sucesivas, meiosis I y meiosis II, cada una de ellas similar a una mitosis, por lo que se divide en las mismas fases, ya que los procesos que ocurren en cada una de ellas relativas a la organización del huso mitótico, movimiento y reparto del material genético son prácticamente iguales.

En la **meiosis I** se separan cromosomas homólogos y en la **meiosis II** las cromátidas hermanas. Dado que hay sólo una duplicación (fase S) y dos divisiones se consigue reducir el nº de cromosomas a la mitad.

La **Fig. 12.10** indica como varía la cantidad de ADN a lo largo de la meiosis, hay que tener en cuenta que en la meiosis I se ha pasado de $4n$ a un teórico $2n$, es decir el nivel de ADN es el mismo que antes de la duplicación del ADN. Pero el resultado de la meiosis I son dos células hijas con la mitad del número de cromosomas que la célula madre original; es decir, si la célula madre era diploide, tras la meiosis I las dos células hijas serán haploides. Esto es así porque de cada par de cromosomas homólogos, cada célula hija recibe un solo cromosoma, aunque dicho cromosoma tiene todavía dos cromátidas, por eso la cantidad de ADN es doble o $2n$, pero no es realmente una célula hija diploide. Al acabar la meiosis II el contenido en ADN pasa de $2n$ a n , ahora cada una de las cuatro células hijas contiene cromosomas con una sola cromátida. Cada célula hija llevará 1 de las 4 cromátidas posibles de una tétrada.

La profase I es la fase más larga y complicada

En la profase I los cromosomas se van condensando y al mismo tiempo, los cromosomas homólogos que forman pareja, se reconocen entre sí y se unen a todo lo largo (**sinapsis**). En este proceso, con ayuda de una estructura proteica superpuesta, llamada **complejo sinaptonémico** se van apareando gen a gen, como una cremallera que se cierra. El par de cromosomas homólogos forma una sola unidad que recibe el nombre de **bivalente** o **tétrada**, pues está formado por dos cromosomas o un total de cuatro cromátidas. El complejo sinaptonémico es un marco que permite la interacción entre las cromátidas no hermanas, pertenecientes a diferentes cromosomas, por ejemplo una cromátida de origen paterno y otra materna, intercambian fragmentos.



LIFE 9e, Figure 11.18

© 2011 Sinauer Associates, Inc.

Figura 12.11. Imagen al microscopio electrónico e interpretación de los elementos de una tétrada o bivalente al final de la profase I meiótica. Fuente:

Este proceso de intercambio se llama **entrecruzamiento** cromosómico, también sobrecruzamiento o **crossing over**, y la consecuencia o resultado es la **recombinación** genética de la información hereditaria procedente del padre y de la madre. El complejo proteico no participa en la recombinación, sólo dirige las cromátidas para que se apareen entre sí.

Al final del proceso cuando el complejo se deshace, las cromátidas no hermanas permanecen unidas por los puntos donde se ha producido el entrecruzamiento llamados **quiasmas**. Los quiasmas son la manifestación citológica visible del entrecruzamiento. Al final de la profase I, por fin, se hacen visibles las dos cromátidas de cada cromosoma. Cuando se separan los dos cromosomas homólogos, cada una de las cuatro cromátidas tendrá distinta información genética. Tradicionalmente la profase I se ha dividido en 5 etapas:

- ✚ **Leptoteno**, corresponde al momento en que los cromosomas se empiezan a condensar hasta hacerse visibles al microscopio óptico.

- ✚ **Zigoteno** empieza el periodo de sinapsis, en que los cromosomas homólogos se aparean hasta quedar completamente alineados gen a gen, formando el bivalente o la tétrada.

- ✚ Durante el **paquíteno**: en la tétrada se produce el entrecruzamiento cuyo resultado es el intercambio de genes o recombinación genética.

- ✚ En el **diploteno** los cromosomas homólogos inician su separación, pero quedan unidos por los quiasmas

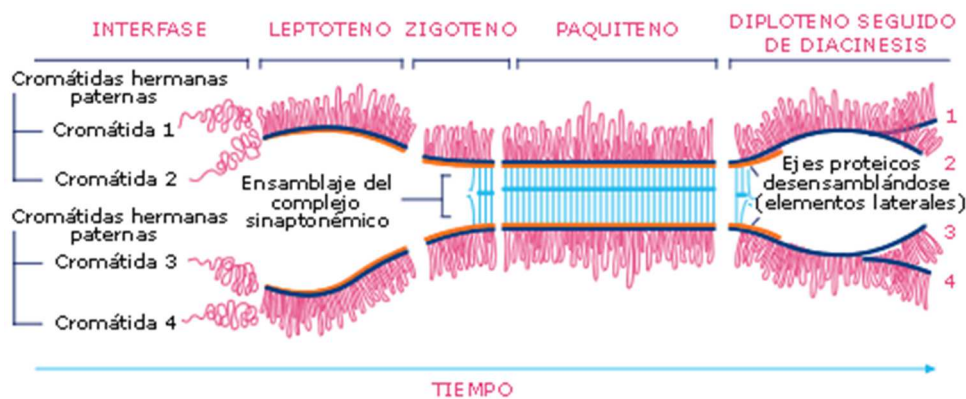


Figura 12.12. Esquema del proceso de sinapsis a lo largo de la profase I meiótica. Fuente:

<http://genome.wustl.edu/projects/detail/y-chromosome/>

Finalmente, en la **diacinesis** los cromosomas acaban de espiralizarse, sus dos cromátidas ya son visibles.

El resto de fases de la meiosis son similares a las vistas en la mitosis. En la **metafase I** en la placa ecuatorial se disponen los cromosomas homólogos unidos por los quiasmas. Los cinetocoros de las cromátidas hermanas que pertenecen al mismo cromosoma están fusionados y actúan como si se tratase de una sola, de modo que los microtúbulos de un polo celular se fijan a un cromosoma y los del polo opuesto al homólogo.

En la **anafase I** se rompen los quiasmas y los dos cromosomas homólogos se separan al azar hacia polos opuestos de la célula. Ahora se separan los cromosomas completos, con sus dos cromátidas; por lo que las células hijas tendrán la mitad de cromosomas. No se sabe que cromosomas homólogos (parental o maternal) se quedará cada célula hija, solo se sabe que uno de cada par irá a cada célula hija.

En la **telofase I** reaparece la membrana nuclear, los cromosomas sufren una pequeña descondensación. Al finalizar la meiosis I se obtienen dos células hijas haploides teniendo cada cromosoma dos cromátidas; presentando algunas de ellas zonas que han sufrido recombinación.

Antes de comenzar la **meiosis II** se produce una pausa, pero no es una interfase real porque no hay síntesis de ADN, pues los cromosomas ya poseen dos cromátidas. La meiosis II se divide también en profase II, metafase II, anafase II y telofase II.

En la **profase II**, que es muy breve, desaparecen las membranas nucleares, se condensa de nuevo los cromosomas y se comienza a formar un nuevo huso.

En la **metafase II** los cromosomas se sitúan en la placa ecuatorial, cada uno está formado por dos cromátidas y cada cromátida tiene un cinetocoro, de modo que durante la anafase II irá cada cromátida a un polo distinto. Al finalizar la meiosis II se obtiene 4 células hijas cada una de las cuales tiene la mitad de cromosomas de la célula madre, por tanto son haploides. Estas 4 células hijas son genéticamente distintas, ya que los cromosomas homólogos se repartieron al azar en la anafase I y algunos de los cromosomas están recombinados, por tanto las cromátidas *hermanas* tampoco son iguales.

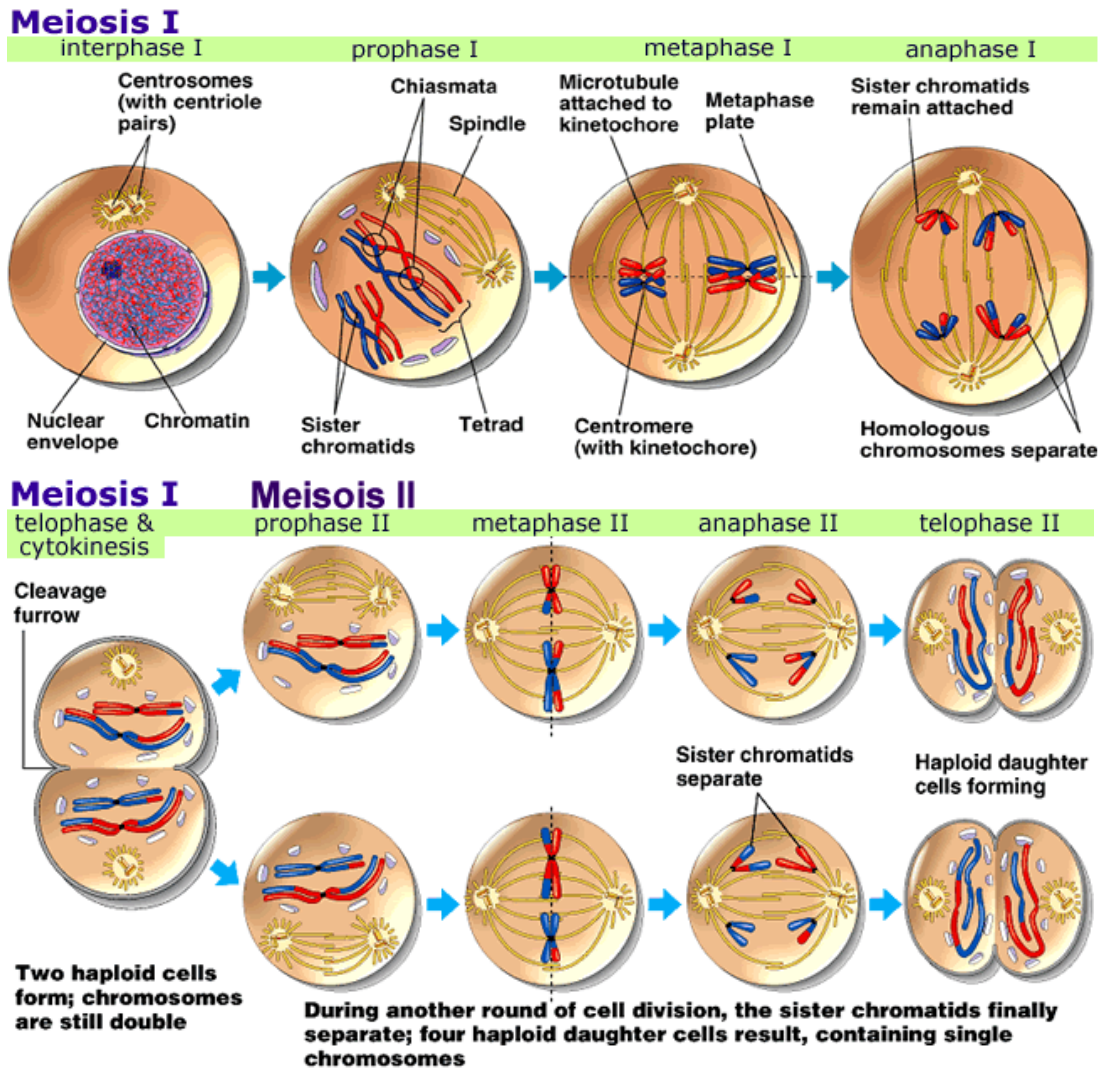


Figura 12.13. Desarrollo de las fases de la meiosis en una célula animal. Fuente

La meiosis genera variabilidad genética

La reproducción sexual va unida a la posibilidad de generar **variabilidad** genética. La variabilidad se debe a tres procesos que ocurren en la meiosis y posterior fecundación. En primer lugar y muy importante es la recombinación genética de la profase I, en segundo lugar, en la anafase I se produce la separación al azar de cromosomas homólogos, y finalmente en la unión de los gametos al azar en la fecundación sexual.

De los tres procesos el más destacado es la recombinación, dado que es una fuente fundamental de variabilidad genética. El intercambio de material genético que se produce entre ambas cromátidas puede dar lugar a nuevas combinaciones de información genética. De hecho, la recombinación genética ocurre de forma natural precisamente con ese objetivo. Sumada a los otros dos procesos, esta variabilidad permite la adaptación de las especies cuando cambian las condiciones ambientales y conduce a la evolución de los seres vivos.

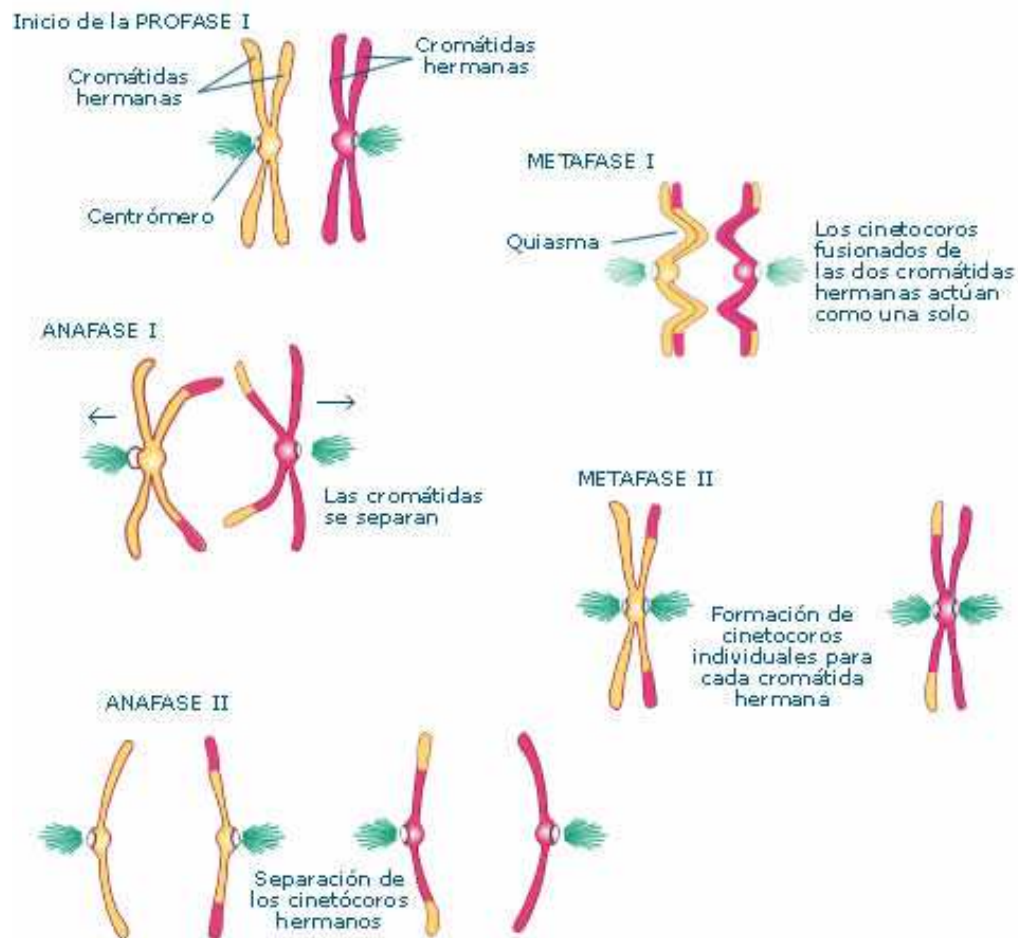


Figura 12.14. Procesos importantes en la meiosis, comparando metafase y anafase I y II.

Fuente: http://recursos.cnice.mec.es/biologia/bachilleratob_segundo/biologia_ud03/02_03_04_02_024.html

Meiosis y mitosis son procesos similares

Las diferencias más importantes entre mitosis y meiosis se exponen a continuación (**Fig. 12.15**), además en la Tabla 1 del anexo aparece un cuadro resumen

- En la mitosis el núcleo original se divide para originar **2 núcleos hijos** con el mismo nº de cromosomas que el original. De esta forma mitosis y citocinesis producen células con cromosomas idénticos entre si e idénticos al de la célula madre, siempre y cuando no haya tenido lugar ninguna mutación (ver **Tema 15**). En cambio la meiosis el núcleo se divide dos veces para producir **4 núcleos hijos**, cada uno con la mitad del número de cromosomas que la célula progenitora.

- La mitosis se produce en células **somáticas**, es decir células que forman los órganos del cuerpo, que no son reproductoras, mientras que la meiosis sólo se produce en células **germinales** (gametos y esporas sexuales).

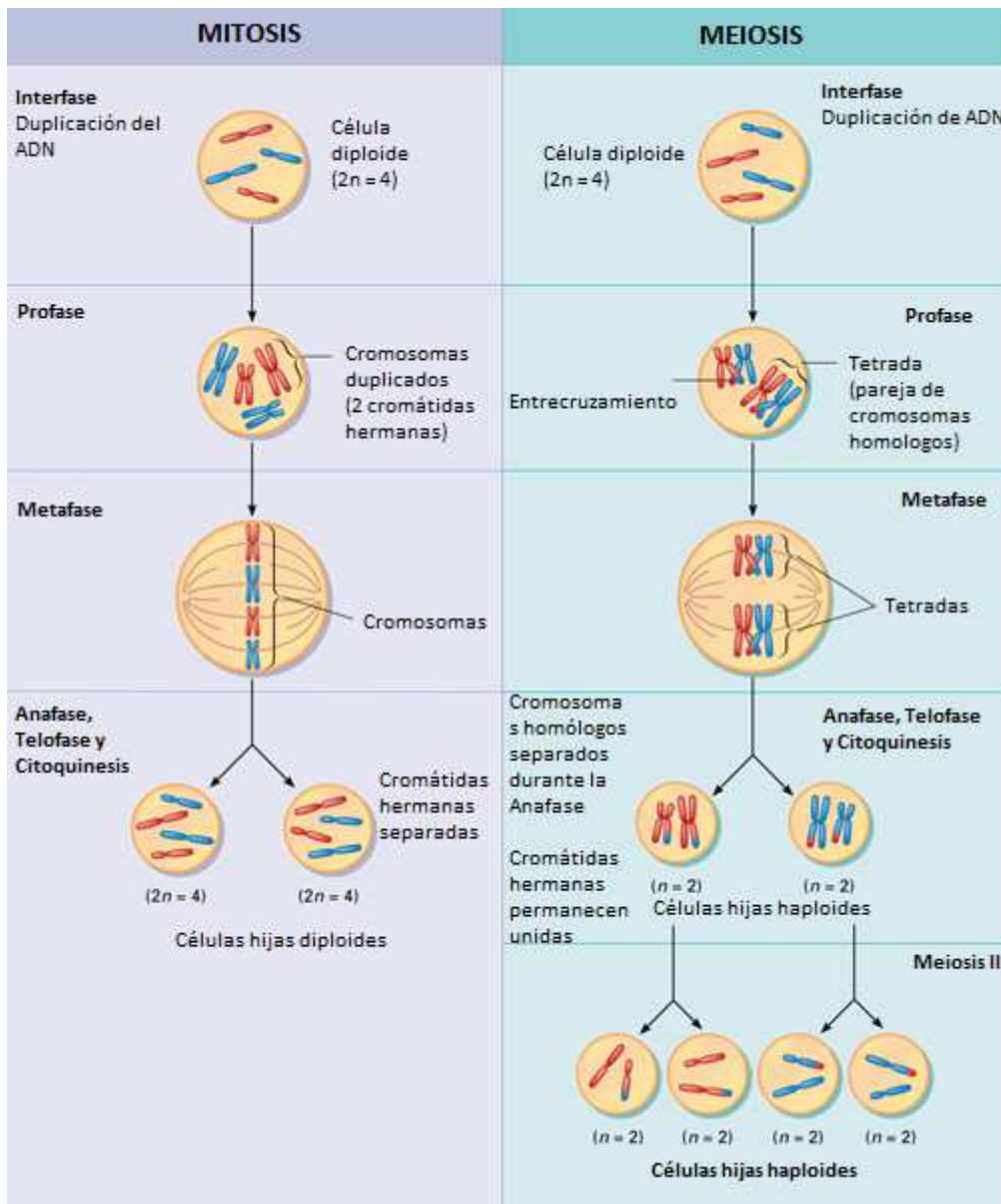


Figura 12.15. Comparando a la izq. el proceso de mitosis con la drcha. de meiosis. Fuente: <http://b.se-todo.com/biolog/1152/index.html>

● En la mitosis cada ciclo de duplicación del ADN es seguido por **uno de división**, la célula madre puede ser haploide o diploide, las células hijas tendrán el mismo número de cromosomas, son todas genéticamente iguales. Por el contrario, en la meiosis cada ciclo de duplicación del ADN es seguido por **2 divisiones** (meiosis I y meiosis II), y las 4 células hijas resultantes contienen la mitad de la cantidad de ADN;

las células hijas no son iguales entre sí ni iguales a la madre; por tanto la meiosis no puede tener lugar en células madres haploides, sólo en diploides.

- En la mitosis cada cromosoma se comporta en forma independiente, en la meiosis los cromosomas homólogos se **aparean** gen a gen en la profase I y se produce entrecruzamiento (crossing-over).

- En la anafase mitótica se rompe el centrómero y separan cromátidas hermanas. En cambio, en la meiosis los cromosomas homólogos se separan en la anafase I, mientras que las cromátidas en la anafase II.

- En la mitosis el material cromosómico permanece constante y todas las células son **iguales** (forman un clon), salvo que existen mutaciones o aberraciones cromosómicas, en cambio, en la meiosis las células hijas son **diferentes** pues se genera variabilidad genética.

En resumen, la meiosis es imprescindible en la reproducción sexual, ya que gracias a ella se originan las células reproductoras. Además, permite mantener el número de cromosomas generación tras generación y aporta variabilidad genética gracias a la recombinación genética entre cromosomas homólogos y a la distribución al azar de los cromosomas entre los gametos.

12.4 HAY DISTINTOS TIPOS DE CICLOS VITALES

El ciclo vital comprende todos los procesos desde que nace o se origina un ser vivo hasta que se reproduce de nuevo formando nuevos descendientes. Las células eucariotas, en principio, se multiplican siempre por mitosis. De este modo se pueden reproducir los organismos unicelulares y crecen o se reproducen de forma asexual los pluricelulares.

Cuando un organismo se reproduce sexualmente, ello implica la fecundación o fusión de dos células reproductoras o gametos, que al unirse suman su dotación genética. Para evitar que el número de cromosomas se duplique en cada generación, es necesario un proceso inverso que reduzca el número de cromosomas a la mitad. La meiosis que evita que el número de cromosomas se duplique en cada generación. Según el momento del ciclo en el que se produzca la meiosis, los organismos tendrán un ciclo de vida haplonte, diplonte o haplodiplonte (o diplohaplonte)

Los protistas tienen ciclos haplontes

En el ciclo **haplonte**, el adulto es haplonte, y la mayor parte de su vida funciona como haplonte, por tanto, formará gametos haploides. La fase diploide ($2n$) está reducida al cigoto e inmediatamente después de la fecundación se produce la meiosis, llamándose **meiosis zigótica**, formándose 4 individuos haploides, que crecen y dan lugar de nuevo a individuos haplontes. Ejemplos de seres vivos haplontes abundan en el Reino Protista, la mayoría de algas y protozoos son haplontes y también en el Reino Fungi hay algunos hongos haplontes.

Los animales suelen tener ciclos diplontes

En cambio en el ciclo **diplonte**, los individuos durante toda su vida son diplontes. La fase haploide queda reducida a la formación de los gametos, por tanto, la meiosis es una **meiosis gamética**.

En la fecundación se reconstituye el estado diplonte y el individuo que nace del cigoto es de nuevo diplonte. Encontramos ejemplos de seres vivos con ciclo diplonte en el Reino Animal, la mayoría de animales incluido el ser humano, son diplontes.

Las plantas tienen ciclos haplodiplontes

En ciclo **haplodiplonte** combina ambos procesos, en este caso la fecundación y la meiosis están separados, y tanto el individuo haploide como el diploide forman parte del ciclo. El organismo adulto diploide se llama **esporófito (eF)**, y origina por meiosis gran cantidad de esporas haploides, siendo la **meiosis esporífica**. Las esporas germinan y crecen por mitosis dando lugar a un nuevo individuo haploide, llamado **gametófito (gF)** que para reproducirse produce gametos haploides. En la fecundación al unirse los gametos haploides se origina de nuevo el esporófito diploide, cerrándose el ciclo.

El ciclo haplodiplonte es propio del Reino Plantae; por ejemplo, en los helechos el gametofito y el esporofito son dos organismos diferentes. En las plantas superiores, la fase haploide del ciclo se acorta y está constituido por muy pocas células que viven dentro del esporofito. El gametofito masculino de las angiospermas es el grano de polen y el gametofito femenino es el saco embrionario.

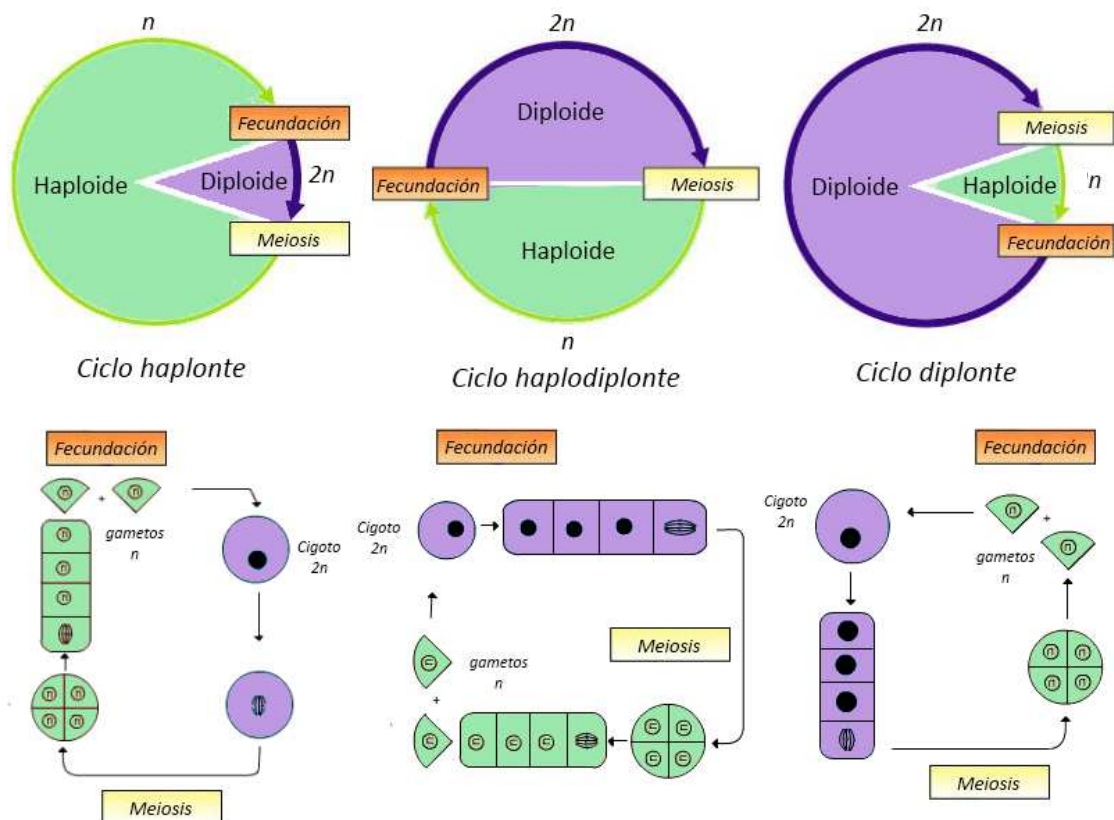


Figura 12.16. Tipos de ciclos vitales diplonte, haplonte y haplodiplonte. Fuente: <http://cienaturales8.blogspot.com.es/2012/04/tipos-de-ciclos-de-vida.html>

El hecho de que los animales se hayan diversificado tanto y tengan tanto éxito y de que asimismo las plantas superiores tiendan a tener ciclos diploides parece indicar que los ciclos diploides tienen más ventajas evolutivas.

¿Qué ventajas tienen las células u organismos diploides frente a los haploides? Como veremos en genética (Tema 13) los diploides cuentan con dos copias de cada gen llamadas alelos, de tal forma que si una falla la otra podrá compensarlo. Por ejemplo, si hay una mutación en un gen importante y éste no puede producir una proteína determinada, en una célula diploide queda otra copia disponible. De forma similar, la copia puede ser útil si se trata de alelo recesivo, que si las circunstancias cambian puede ser más útil que el dominante actual, o funcionar como una reserva para originar por mutación o recombinación combinaciones nuevas, que podrían ser ventajosas en el futuro.

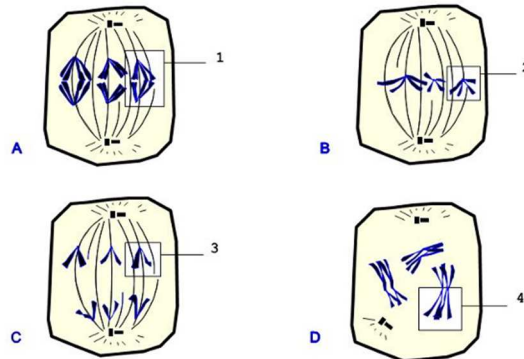
Anexo. Tabla 1. Diferencias entre mitosis y meiosis

FASES	MITOSIS	MEIOSIS I	MEIOSIS II
<i>PROFASE</i>	Aparecen los cromosomas al condensarse la cromatina, desaparece membrana nuclear y nucleolo. Los centríolos se colocan en los polos de la célula, mientras forman el huso acromático.	Los cromosomas homólogos se aparean constituyendo una tétrada o cromosoma bivalente, en la tétrada se produce el entrecruzamiento (recombinación genética), y permanecen unidos por los quiasmas.	Igual que en mitosis, pero no hubo interfase, hay la mitad de cromosomas y con las cromátidas recombinadas.
<i>METAFASE</i>	Los cromosomas se disponen en el plano ecuatorial (placa metafásica)	Los cromosomas se sitúan en la placa ecuatorial pero los cromosomas homólogos permanecen unidos por los quiasmas.	Igual que en mitosis, pero hay cromátidas recombinadas.
<i>ANAFASE</i>	Se separan las cromátidas y se dirigen a los polos celulares arrastradas por los microtúbulos cinetocóricos.	Se separan los cromosomas homólogos enteros (uno del padre y otro de la madre).	Igual que en mitosis, pero hay cromátidas recombinadas.
<i>TELOFASE</i>	Núcleos hijos diploides, cada cromosoma con 1 cromátida	Igual que en mitosis, pero son núcleos hijos haploides, con la mitad de cromosomas, cada cromosoma tendrá 2 cromátidas en vez de 1.	Igual que en mitosis, pero son núcleos haploides, cada cromosoma con 1 cromátida

CUESTIONES Y EJERCICIOS

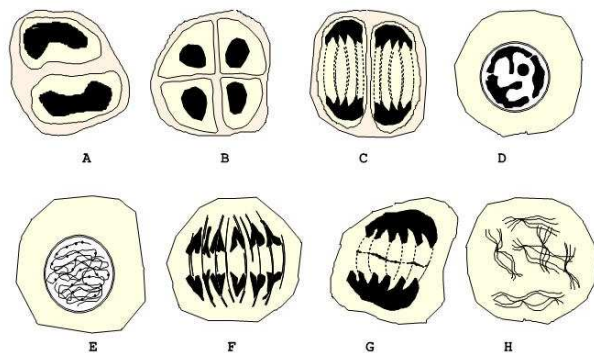
1. La colchicina es un fármaco que despolimeriza la tubulina, ¿qué efectos tendrá en una célula? ¿A qué funciones afecta?

2. Durante una observación de cortes de testículo de *Drosophila* al microscopio se han realizado los esquemas representados en las figuras A, B, C y D



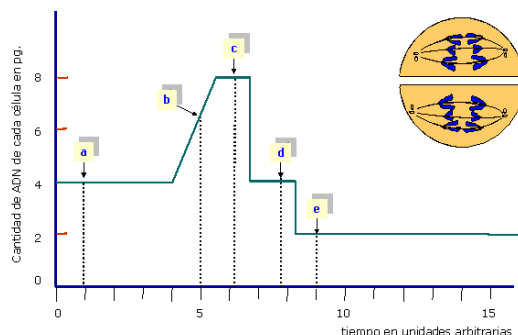
a. Identifica las fases y etapas, en caso, de la división celular se dan en ellas y clasifícalas por orden cronológico.

b. Explica lo que se observa en los recuadros (1 al 4) de cada figura.

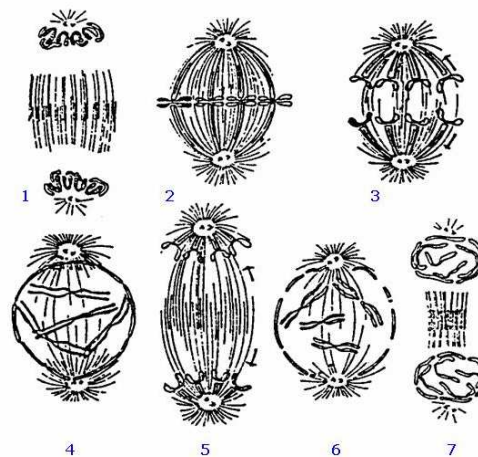


3. Al observarse cortes practicados en las anteras de "Lis" se han realizado dibujos de forma desordenada. Analiza y ordena las figuras, justificando la respuesta dada.

4. Si en esta especie una célula con 2n cromosomas, en una cromátida tiene 4 pg de ADN ¿en qué posición (a, b, c, d, e) de la gráfica es más probable que se encuentre una célula como la de la figura? Razona la respuesta.

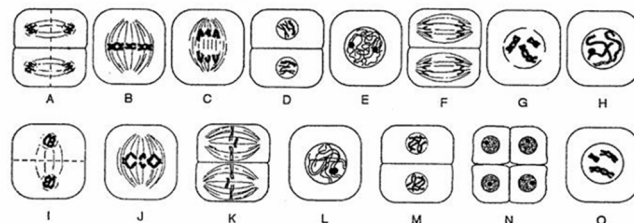


5. El esquema representa una ilustración del proceso de división de una célula. Ordena las fases e indica el nombre de cada una de ellas; puedes ayudarte de términos como: final de la ..., principio de la ..., etc.

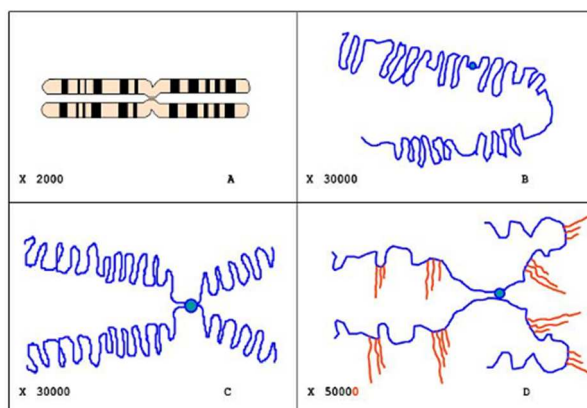


6. La figura representa, de una manera muy esquemática, una célula de una especie con $2n=6$ cromosomas. ¿Se trata de una célula en mitosis o en meiosis? ¿En qué fase está? Razona las respuestas

7. En la figura se representan desordenadamente diferentes procesos que se dan en la formación de los granos de polen en una planta con $2n=6$ cromosomas.

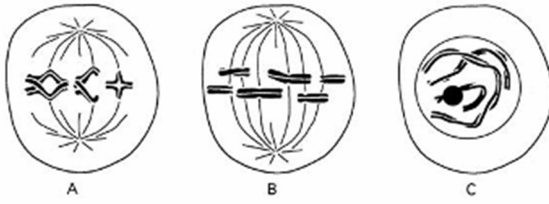


- a. Indica el orden correcto en el que se suceden.
- b. Indica su nombre



8. ¿Qué representan estos esquemas?

Indica a que fases del ciclo celular corresponden cada una de las figuras A, B, C y D



9. En las figuras aparecen tres células (A, B y C) de una especie animal con $2n=6$ cromosomas. ¿En qué fase de la mitosis o de la meiosis está cada una de ellas? Razona la respuesta