

11

La continuidad de la vida: Reproducción celular



Las quemaduras por el Sol no sólo son dolorosas, sino que en ocasiones provocan cáncer de la piel.

ESTUDIO DE CASO: ¿Qué tanto vale la pena un buen bronceado?

11.1 ¿Cuál es la función de la reproducción celular en la vida de células individuales y de organismos completos?

El ciclo celular procariótico consiste en crecimiento y fisión binaria

El ciclo celular eucariótico consiste en la interfase y la división celular

11.2 ¿Cómo se organiza el DNA en los cromosomas de las células eucarióticas?

El cromosoma eucariótico consiste en una molécula de DNA lineal unida a proteínas

Los cromosomas eucarióticos se presentan habitualmente en pares homólogos con información genética similar

11.3 ¿Cómo se reproducen las células por división celular mitótica?

Durante la profase los cromosomas se condensan y los microtúbulos del huso se forman y se unen a los cromosomas

Durante la metafase los cromosomas se alinean a lo largo del ecuador de la célula

Durante la anafase las cromátidas hermanas se separan y son atraídas hacia polos opuestos de la célula

Durante la telofase la envoltura nuclear se forma alrededor de ambos grupos de cromosomas

Durante la citocinesis el citoplasma se divide entre dos células hijas

11.4 ¿Cómo se controla el ciclo celular?

Investigación científica: Copias al carbón, la clonación en la naturaleza y en el laboratorio

Los puntos de control regulan el progreso durante el ciclo celular

La actividad de enzimas específicas impulsa el ciclo celular

Mecanismos de regulación sobre los puntos de control

11.5 ¿Por qué tantos organismos se reproducen sexualmente?

Las mutaciones de DNA son la fuente última de la variabilidad genética

La reproducción sexual puede combinar diferentes alelos progenitores en un solo descendiente

11.6 ¿Cómo la división celular meiótica produce células haploides?

La meiosis separa los cromosomas homólogos y produce núcleos hijos haploides

Guardián de la salud: Cáncer, división celular mitótica descontrolada

La división celular meiótica seguida por la fusión de gametos mantiene constante el número de cromosomas de una generación a otra

La meiosis I separa los cromosomas homólogos en dos núcleos haploides hijos

La meiosis II separa las cromátidas hermanas en cuatro núcleos hijos

11.7 ¿Cuándo ocurren la división celular meiótica y mitótica en el ciclo de vida de los eucariotas?

En los ciclos de vida haploides, la mayoría del ciclo consta de células haploides

En los ciclos de vida diploides la mayoría del ciclo consiste en células diploides

En la alternancia del ciclo de vida de las generaciones, hay tanto etapas multicelulares haploides como diploides

11.8 ¿De qué forma la meiosis y la reproducción sexual originan variabilidad genética?

La redistribución de homólogos crea combinaciones nuevas de cromosomas

El entrecruzamiento crea cromosomas con combinaciones nuevas de genes

La fusión de gametos aporta más variabilidad genética a la descendencia

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO ¿Qué tanto vale la pena un buen bronceado?



ESTUDIO DE CASO

¿QUÉ TANTO VALE LA PENA UN BUEN BRONCEADO?

A RAQUEL LE GUSTAN los paseos al aire libre y los rayos del Sol. Incluso cuando ella no participaba en competencias de natación con el equipo de su escuela, jugaba voleibol o simplemente tomaba el Sol. Sus amigos admiraban su estupendo bronceado. Esa primavera, cuando una compañera del equipo le avisó que tenía un visible lunar negro en la espalda, Raquel sólo se encogió de hombros diciendo: "Siempre he tenido un lunar en ese lugar". Ella habría olvidado por completo la situación, a no ser porque su entrenador de natación le pidió que se practicara una revisión médica. Entonces, ella concertó una cita con su doctor de cabecera, quien le quitaría el lunar en su consultorio.

Después de una cirugía menor, Raquel se olvidó del asunto y su herida cicatrizó a

tiempo para su siguiente competencia deportiva, en la cual ganó el primer lugar en los 100 metros estilo mariposa. Se sentía en la cima del mundo. No obstante, su doctor le llamó pocos días después. Siguiendo un procedimiento de rutina, éste mandó el tejido extirpado a un laboratorio para su análisis. El diagnóstico fue un tipo de cáncer llamado melanoma.

Se trataba de un cáncer de piel que generalmente empieza con una pigmentación en las células más profundas de la piel. Luego el cáncer puede expandirse a otras partes del cuerpo, incluyendo los órganos internos, originando así un padecimiento muy difícil de tratar que con frecuencia resulta mortal. En Estados Unidos la Asociación Dermatológica Nacional calcula que a

más de 54,000 personas en ese país se les diagnosticará melanoma este año y como consecuencia habrá 8000 muertes. En la actualidad se trata del tipo de cáncer más común en las personas de entre 25 y 29 años de edad. Con frecuencia el melanoma es provocado por la exposición a los rayos ultravioleta de la luz solar.

¿Por qué se forman los cánceres? ¿Cómo es que la luz solar es una causa del cáncer? Para contestar estas preguntas necesitamos comprender cómo se dividen las células, cómo controlan su rapidez de división celular y cómo las células cancerosas escapan a tales controles.

11.1 ¿CUÁL ES LA FUNCIÓN DE LA REPRODUCCIÓN CELULAR EN LA VIDA DE CÉLULAS INDIVIDUALES Y DE ORGANISMOS COMPLETOS?

El **ciclo celular** es la secuencia de actividades que ocurren de una división celular a la siguiente. Cuando una célula se divide tiene que transmitir a sus descendientes (a menudo llamados “células hijas”) la información genética (DNA) y los demás componentes celulares que necesitan, como mitocondrias, ribosomas y retículo endoplásmico. Buena parte de este texto se dedica a las actividades de las células cuando no se dividen. Sin embargo, en este capítulo nos enfocaremos en los mecanismos de la división celular y en el papel de ésta en las vidas de células individuales y de organismos multicelulares.

La reproducción en la cual se forman descendientes a partir de un solo progenitor, sin la intervención de los gametos

(espermatozoide y óvulo) de dos progenitores, se denomina **reproducción asexual**. Los organismos unicelulares, incluyendo los *Paramecium* de los estanques (**FIGURA 11.1a**) y la levadura que hace que el pan se expanda (**FIGURA 11.1b**), se reproducen asexualmente por división celular —cada ciclo celular produce dos nuevos organismos a partir de cada célula preexistente. No obstante, la reproducción asexual no se restringe a los organismos unicelulares. Durante tu vida también tú has vivido la reproducción asexual, o al menos tus células lo han hecho. Desde tu concepción un solo óvulo fertilizado, mediante división celular (reproducción asexual) ha producido todos los billones de células en tu cuerpo, y cotidianamente las células siguen dividiéndose en diferentes órganos, como tu piel y tus intestinos.

Los organismos multicelulares también se reproducen asexualmente. Al igual que su pariente la anémona marina, una *Hydra* se reproduce haciendo crecer una pequeña réplica de sí misma, una yema, en su cuerpo (**FIGURA 11-1c**). La yema se se-

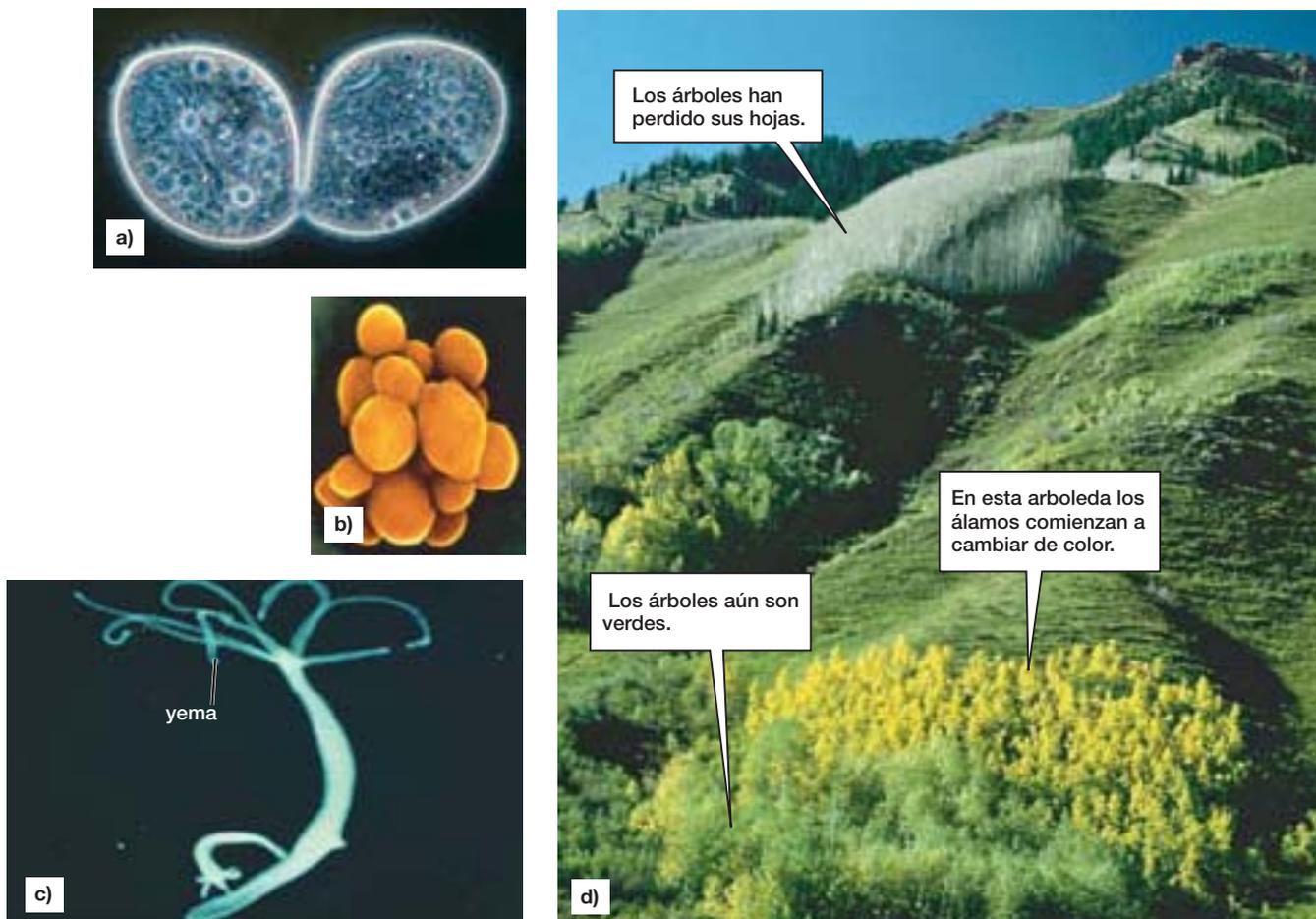


FIGURA 11-1 La división celular en los eucariotas permite la reproducción asexual

a) En los microorganismos unicelulares, como el protista *Paramecium*, la división celular produce dos organismos idénticos entre sí y al progenitor e independientes. **b)** La levadura, un hongo unicelular, se reproduce mediante división celular. **c)** La *Hydra*, un pariente de agua dulce de la anémona marina, se reproduce haciendo crecer en un costado una réplica en miniatura de sí misma (una yema). Cuando se desarrolla por completo, la yema se separa de su progenitora para vivir de forma independiente. **d)** En esta arboleda los álamos a menudo son idénticos genéticamente; cada uno crece a partir de las raíces de un solo árbol ancestral. Esta foto muestra tres arboledas separadas cerca de Aspen, Colorado. En otoño la apariencia de sus hojas muestra la identidad genética dentro de una arboleda y las diferencias genéticas entre éstas.

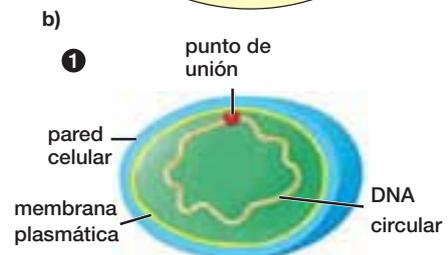
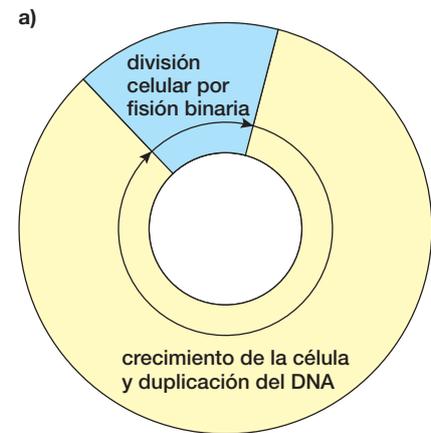
para finalmente de su progenitora para vivir de forma independiente. Muchas plantas y hongos se reproducen tanto asexual como sexualmente. Las hermosas alamedas de Colorado, Utah y Nuevo México (**FIGURA 11-1d**) se desarrollan asexualmente a partir de retoños que crecen del sistema de raíces de un solo árbol progenitor. Aunque la arboleda entera parece una población de árboles individuales, se puede considerar como un solo individuo, cuyos numerosos troncos están interconectados por un sistema común de raíces. Los álamos también se reproducen mediante semillas que se elaboran por la vía de la reproducción sexual.

Tanto las células eucarióticas como las procarióticas tienen ciclos celulares que incluyen crecimiento, duplicación de DNA y división celular. Como las diferencias estructurales y funcionales entre estos dos tipos de células, los ciclos celulares de los procariotas y los eucariotas difieren considerablemente.

El ciclo celular procariótico consiste en crecimiento y fisión binaria

Con los suficientes nutrientes y temperaturas favorables, por lo general, muchas células procarióticas se dividen o se preparan para dividirse. El ciclo celular consta de un periodo de crecimiento relativamente largo —durante el cual la célula también duplica su DNA—, seguido por una división celular rápida (**FIGURA 11-2a**).

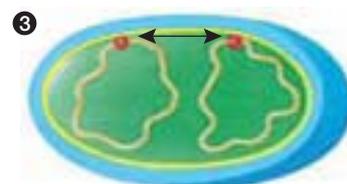
Las células procarióticas experimentan un proceso de división celular que se conoce como **fisión binaria**, que significa “partir en dos”. El cromosoma procariótico que contiene el DNA por lo general es circular y está unido a una parte de la membrana plasmática (**FIGURA 11-2b**, ①). Durante la extensa “fase de crecimiento” del ciclo celular procariótico, se duplica el DNA y se producen dos cromosomas idénticos que se unen a la membrana plasmática en puntos separados aunque cercanos (figura 11-2b, ②). La célula aumenta de tamaño tanto durante la duplicación del DNA como después de ella. Conforme la célula crece, se alarga la membrana plasmática entre los puntos de unión de los cromosomas, y éstos quedan más separados (figura 11-2b, ③). Cuando la célula aproximadamente ha duplicado su tamaño, la membrana plasmática que rodea la parte media de la célula crece rápidamente hacia adentro entre los dos sitios de fijación del DNA (figura 11-2b, ④). Con la fusión de la membrana plasmática a lo largo del ecuador de la célula, se completa la fisión binaria y se forman dos células hijas y cada una contiene uno de los cromosomas (figura 11-2b, ⑤). Como la duplicación del DNA produce dos moléculas idénticas de DNA (excepto en la mutación ocasional), las dos células hijas son genéticamente idénticas a la célula progenitora y entre sí.



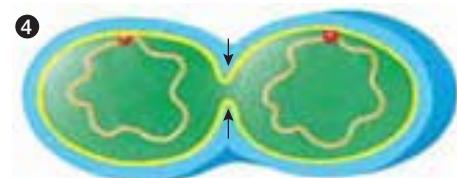
La molécula circular de DNA se une a la membrana plasmática en un punto.



Se duplica el DNA y las dos moléculas de DNA se unen a la membrana plasmática en puntos cercanos.



Se agrega membrana plasmática entre los puntos de unión, separándolos.



La membrana plasmática crece hacia adentro a la mitad de la célula.



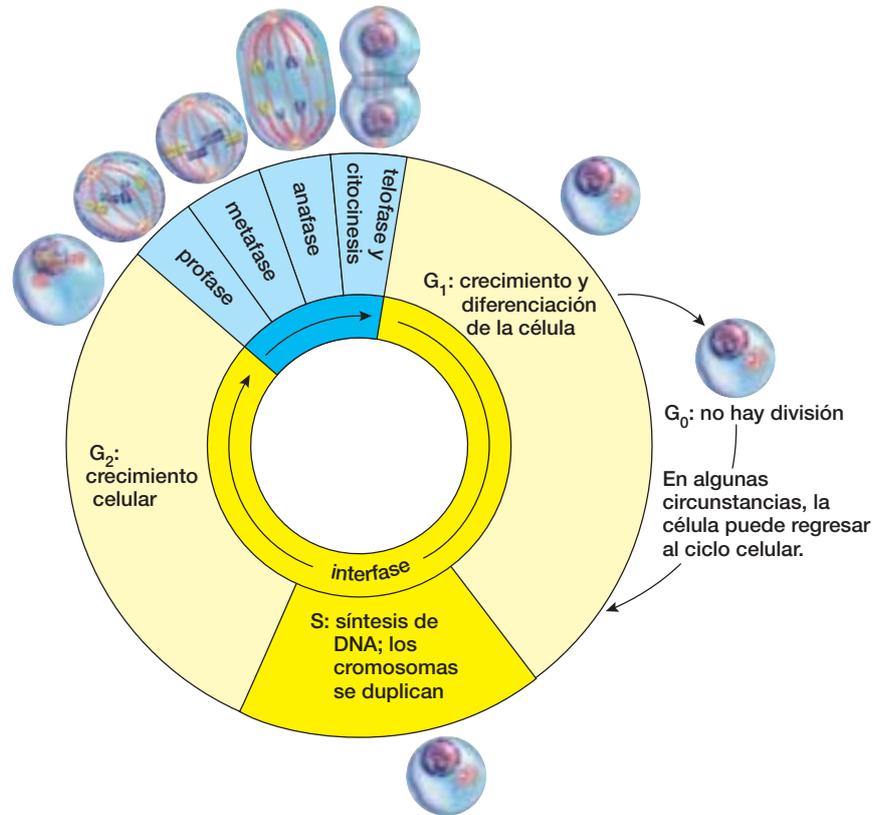
La célula progenitora se divide en dos células hijas.

FIGURA 11-2 El ciclo celular procariótico

a) El ciclo celular procariótico consta de crecimiento y duplicación de DNA, seguido por la fisión binaria. b) Fisión binaria en las células procarióticas.

FIGURA 11-3 Ciclo celular eucariótico

El ciclo celular eucariótico abarca la interfase y la división celular mitótica. Es posible que algunas células que entran en la fase G_0 no se vuelvan a dividir.



En condiciones ideales la fisión binaria de los procariontes se lleva a cabo con rapidez. Por ejemplo, la bacteria intestinal común *Escherichia coli* puede crecer, duplicar su DNA y dividirse en aproximadamente 20 minutos. Por fortuna, las condiciones en nuestros intestinos no son ideales para el crecimiento de las bacterias; de otra forma, ¡las bacterias pronto pesarían más que el resto de nuestro cuerpo!

El ciclo celular eucariótico consiste en la interfase y la división celular

El ciclo celular eucariótico (FIGURA 11-3

Durante la interfase, la célula eucariótica aumenta de tamaño y duplica su DNA

El ciclo celular eucariótico se divide en dos fases principales: interfase y división celular (véase la figura 11-3). Durante la **interfase** la célula toma nutrimentos de su ambiente, crece y duplica sus cromosomas. A excepción de la división celular meiótica (que se describe más adelante), la **división celular** distribuye una copia de cada cromosoma y, por lo regular, cerca de la mitad del citoplasma (junto con mitocondrias, ribosomas y otros organelos) a cada una de las dos células hijas.

La mayoría de las células eucarióticas pasan la mayoría de su tiempo en la interfase, preparándose para la división celular. Por ejemplo, las células de nuestra piel, que se dividen todos los días, pasan alrededor de 22 horas en la interfase. La interfase misma contiene tres etapas: G_1 (primera fase de intervalo o de crecimiento), S (síntesis de DNA) y G_2 (segunda fase de intervalo o de crecimiento).

Con la finalidad de explorar dichas etapas, consideremos el caso de una célula hija recién formada, que entra en la fase G_1 de la interfase, durante la cual adquiere o sintetiza los materiales necesarios para su crecimiento y la división celular. Durante la fase G_1 la célula es sensible a las señales internas y externas que ayudan a la célula a “decidirse” si se divide. Si la decisión es positiva, la célula entra en la fase S, que es cuando se realiza la síntesis de DNA. Después de duplicar su DNA, la célula completa su crecimiento en la fase G_2 antes de dividirse.

Como alternativa, si durante la fase G_1 la “decisión de división” es negativa, la célula también puede abandonar el ciclo celular durante G_1 y entrar en una fase conocida como G_0 . En ésta las células están vivas y metabólicamente activas, quizás incluso aumenten de tamaño, pero no duplican su DNA ni se dividen. En esta fase es cuando muchas células se especializan, es decir, se **diferencian**. Las células musculares se llenan con las proteínas contráctiles miosina y actina. Algunas células del sistema inmunitario se empaquetan con retículo endoplásmico para producir grandes cantidades de proteínas con función de anticuerpos; en tanto que las células nerviosas forman grandes fibras, llamadas axones, que les permiten conectarse con otras células. Muchas células diferenciadas, entre ellas las del músculo cardíaco, de los ojos y del cerebro, se quedan en G_0 durante toda la vida.

Como sugiere este análisis, el ciclo celular está regulado minuciosamente durante la vida de un organismo. Sin la suficiente división celular en el momento y en los órganos adecuados, se afectaría el desarrollo, o las partes corporales serían incapaces de reemplazar células dañadas o agotadas. Con una división celular excesiva se podrían formar cánceres. Investigaremos cómo se controla el ciclo celular en la sección 11.4.

En las células eucarióticas hay dos tipos de división celular: la división celular mitótica y la meiótica

Las células eucarióticas pueden experimentar uno de dos tipos de división celular que están evolutivamente relacionados, pero son muy diferentes: la división celular mitótica y la división celular meiótica. La **división celular mitótica** consiste en división nuclear (llamada **mitosis**) que va seguida por la división citoplásmica (**citocinesis**). El término *mitosis* proviene de la palabra griega mitos que significa “hilo”; durante la mitosis, los cromosomas se condensan y son visibles en forma de estructuras delgadas parecidas a hilos, cuando se observan con un microscopio óptico. La citocinesis (“movimiento celular” en griego) es el proceso mediante el cual el citoplasma se divide entre las dos células hijas. Como veremos más adelante en este capítulo, la mitosis da una copia del cromosoma duplicado de la célula progenitora a cada uno de los núcleos de las células hijas; en tanto que la citocinesis, por lo general, coloca uno de estos núcleos en cada célula hija. Por lo tanto, la división celular mitótica casi siempre produce dos células hijas que son genéticamente idénticas entre sí y respecto a la célula progenitora, y por lo general contienen aproximadamente cantidades iguales de citoplasma.

La división celular mitótica ocurre en todos los tipos de organismos eucarióticos. Es el mecanismo de reproducción asexual de las células eucarióticas, incluyendo organismos unicelulares como la levadura, la *Amoeba* y el *Paramecium*, así como en los organismos multicelulares como la *Hydra* y los álamos. Por último la división celular mitótica es sumamente importante en los organismos multicelulares, incluso cuando todo el organismo no se reproduzca asexualmente.

En la vida de los organismos multicelulares, la división celular mitótica seguida por la diferenciación de las células hijas permite que un huevo fertilizado se convierta en un adulto con quizá billones de células especializadas. La división celular mitótica también permite que un organismo conserve sus tejidos, muchos de los cuales requieren frecuente reemplazo. Por ejemplo, las células de tu mucosa estomacal, que constan-

temente se ven expuestas a la acidez y a enzimas digestivas, sólo sobreviven durante tres días. Sin la división celular mitótica que reemplace tales células de corta vida, tu cuerpo pronto sería incapaz de funcionar adecuadamente. Estas divisiones también permiten que el cuerpo se repare a sí mismo o incluso que en ocasiones regenere partes afectadas por una lesión.

La división celular mitótica también juega un papel en la biotecnología. La mitosis produce los núcleos que se utilizan en la clonación, cuyo caso se examina en la sección “Investigación científica: Copias al carbón, la clonación en la naturaleza y en el laboratorio”, más adelante en este capítulo. Como por lo general la mitosis produce células hijas que son genéticamente idénticas a la célula progenitora, los clones son genéticamente idénticos a sus respectivos “donadores nucleares” (el organismo que aporta los núcleos para cada clonación). Por último, la división celular mitótica puede generar *células madre*, las cuales, tanto en el caso de embriones como de adultos, pueden producir una amplia variedad de tipos de células diferenciadas, como las nerviosas, las del sistema inmunitario o las musculares.

En los organismos eucarióticos la **reproducción sexual** es posible gracias a un proceso conocido como **división celular meiótica**. En los mamíferos ésta sólo se lleva a cabo en los ovarios y los testículos. El proceso de división celular meiótica comprende una división nuclear especializada llamada **meiosis** y dos series de citocinesis para producir cuatro células hijas capaces de convertirse en **gametos** (óvulos o espermatozoides). Estos gametos contienen la mitad del material genético del progenitor. Por consiguiente, las células producidas mediante división celular meiótica no son genéticamente idénticas entre sí *ni* a la célula original. Durante la reproducción sexual la fusión de dos gametos, uno de cada progenitor, restablece un complemento total de material genético y forma un descendiente genéticamente único que es parecido a ambos progenitores, aunque no es idéntico a ninguno de ellos (véase la sección 11.6).

Examinaremos los eventos de la mitosis y la meiosis brevemente. No obstante, para entender los mecanismos de ambas y de su importancia genética y evolutiva, primero tendremos que explorar cómo se empaqueta el DNA en los cromosomas eucarióticos.

11.2 ¿CÓMO SE ORGANIZA EL DNA EN LOS CROMOSOMAS DE LAS CÉLULAS EUCARIÓTICAS?

El cromosoma eucariótico consiste en una molécula de DNA lineal unida a proteínas

Hacer que todo el DNA de una célula eucariótica quepa en el núcleo no es una tarea simple. Si estuviera colocado punta a punta, todo el DNA de una célula de tu cuerpo tendría una longitud aproximada de 1.83 metros; sin embargo, este DNA debe caber en un núcleo que es cuando menos ¡un millón de veces más pequeño! El grado de compactación, o condensación, del DNA varía según la etapa del ciclo celular. Durante la mayoría de la vida de una célula, mucho del DNA presenta su dispersión máxima y está fácilmente disponible para la transcripción. En esta condición de extensión, los **cromosomas**

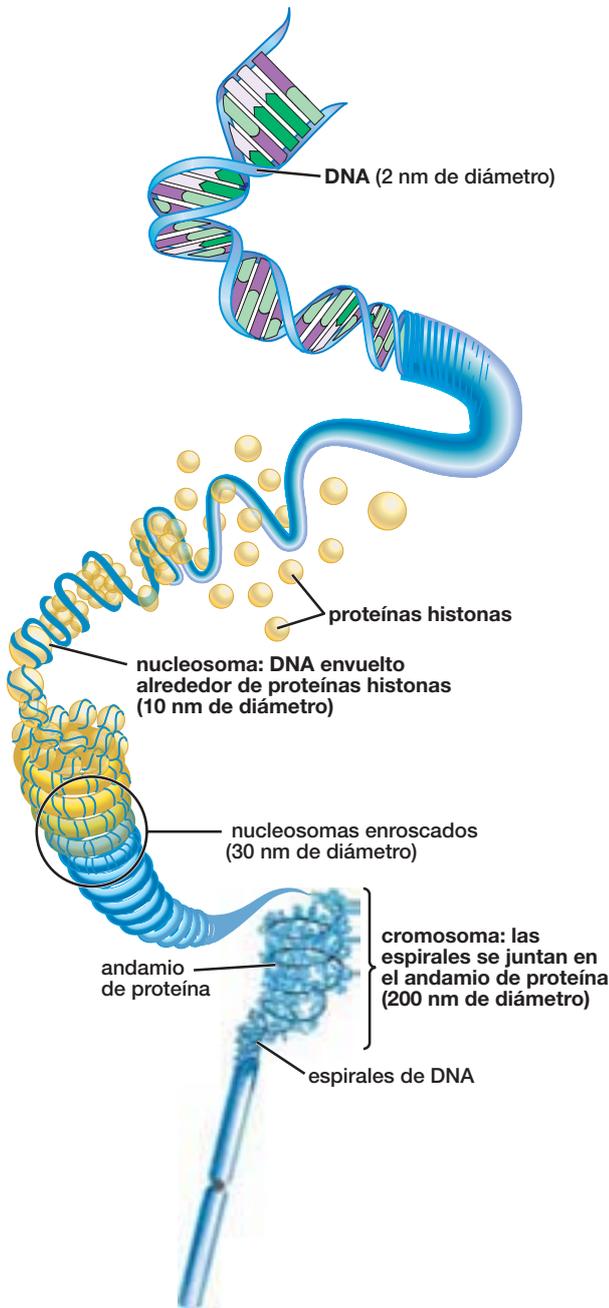


FIGURA 11-4 Estructura del cromosoma

Un cromosoma eucariótico contiene una sola molécula de DNA lineal (arriba), que en los seres humanos es de aproximadamente 14 a 73 milímetros (mm) de largo y 2 nanómetros (nm) de diámetro. El DNA se enrolla alrededor de proteínas llamadas histonas y forma nucleosomas que son las unidades de empaquetamiento del DNA (parte media); esto reduce la longitud a cerca de un sexto de la original. Otras proteínas enrollan los nucleosomas adyacentes, como el perro de juguete Slinky, reduciendo así la longitud en otro factor de 6 o 7. Las espirales de DNA y sus proteínas asociadas están unidas en bucles para mantener las espirales de proteínas más grandes “como andamio” para completar el cromosoma (abajo). Todo este envoltorio y enroscado hace que el cromosoma de la interfase extendido sea aproximadamente 1000 veces más corto que la molécula de DNA que contiene. Incluso otras proteínas producen otra condensación de cerca de 10 veces durante la división celular (véase la figura 11-6).

miles de genes, dispuestos en un orden lineal específico a lo largo de las cadenas de DNA. Cada gen ocupa un lugar específico, o **locus**, en un cromosoma específico.

Los cromosomas varían en longitud y, por lo tanto, en el número de genes que contienen. El cromosoma humano más grande, el cromosoma 1, contiene aproximadamente 3000 genes; mientras que uno de los cromosomas humanos más pequeños, el cromosoma 22, contiene sólo alrededor de 600 genes.

Además de los genes, cada cromosoma tiene regiones especializadas que son esenciales para su estructura y su función: dos telómeros y un centrómero (**FIGURA 11-5**). Los dos extremos de un cromosoma consisten en secuencias repetidas de nucleótidos llamadas **telómeros** (“parte final” en griego), los cuales son fundamentales para la estabilidad del cromosoma. Sin los telómeros, los extremos de los cromosomas podrían ser eliminados por enzimas reparadoras de DNA, o bien, los extremos de dos o más cromosomas podrían conectarse y formar estructuras largas poco manejables, que quizá no se distribuirían adecuadamente en el núcleo de las células hijas durante la división celular.

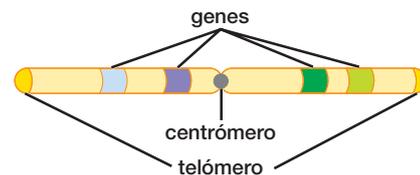


FIGURA 11-5 Principales características de un cromosoma eucariótico

individuales, que constan de una sola molécula de DNA y muchos de los cuales están asociados con proteínas (**FIGURA 11-4**), son demasiado pequeños para ser visibles bajo el microscopio óptico. No obstante, en la división celular los cromosomas deben ser ordenados y trasladados al interior de dos núcleos hijos. Al igual que es más fácil organizar una hebra cuando está enrollada y apretada en carretes, ordenar y transportar los cromosomas es más sencillo cuando están condensados y encojidos. Durante la división celular, ciertas proteínas pliegan el DNA de cada cromosoma para formar estructuras compactas que son visibles bajo el microscopio óptico.

¿Cuál es la relación entre los genes y los cromosomas? Recuerda que los genes son secuencias de DNA cuya longitud va desde algunos cientos hasta muchos miles de nucleótidos. Una sola molécula de DNA puede contener cientos o incluso

Al momento de condensarse, el DNA de cada cromosoma ya se ha duplicado para formar dos moléculas de DNA, que permanecen unidas entre sí en el **centrómero** (**FIGURA 11-6**). Aunque *centrómero* significa “cuerpo medio”, el centrómero de un cromosoma puede estar casi en cualquier punto a lo largo de la molécula de DNA. En tanto los dos cromosomas permanezcan unidos por el centrómero, nos referimos a cada

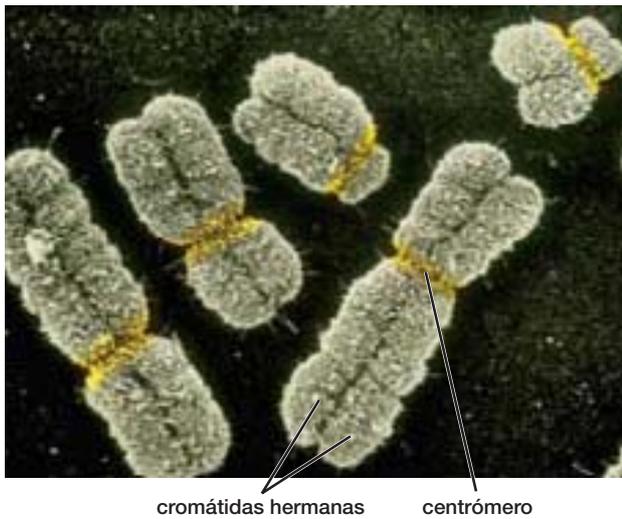


FIGURA 11-6 Cromosomas humanos durante la mitosis
El DNA y las proteínas asociadas de estos cromosomas humanos duplicados se han enroscado para formar las gruesas y cortas cromátidas hermanas unidas por el centrómero. Cada cadena visible de "textura" es un lazo de DNA. Durante la división celular, los cromosomas condensados tienen de 5 a 20 micrómetros de largo.

cromosoma como una **cromátida** hermana. Por ende, el producto de la duplicación del DNA es un **cromosoma duplicado** con dos cromátidas hermanas idénticas (**FIGURA 11-7**).

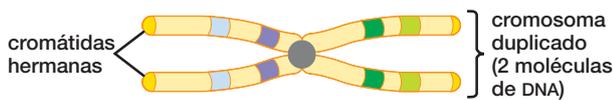


FIGURA 11-7 Un cromosoma duplicado consta de dos cromátidas hermanas

Durante la división celular mitótica, las dos cromátidas hermanas se separan y cada una se transforma en un cromosoma no duplicado independiente que es entregado a una de las dos células hijas (**FIGURA 11-8**).

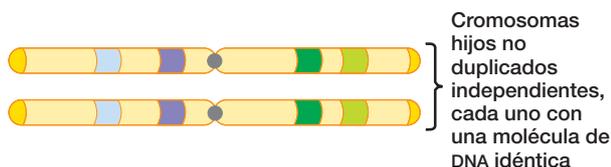


FIGURA 11-8 Cromátidas hermanas separadas se vuelven dos cromosomas independientes

Los cromosomas eucarióticos se presentan habitualmente en pares homólogos con información genética similar

Los cromosomas de cada especie eucariótica tienen formas, tamaños y modalidades de tinción característicos (**FIGURA 11-9**). Al observar el juego completo de cromosomas teñidos de una

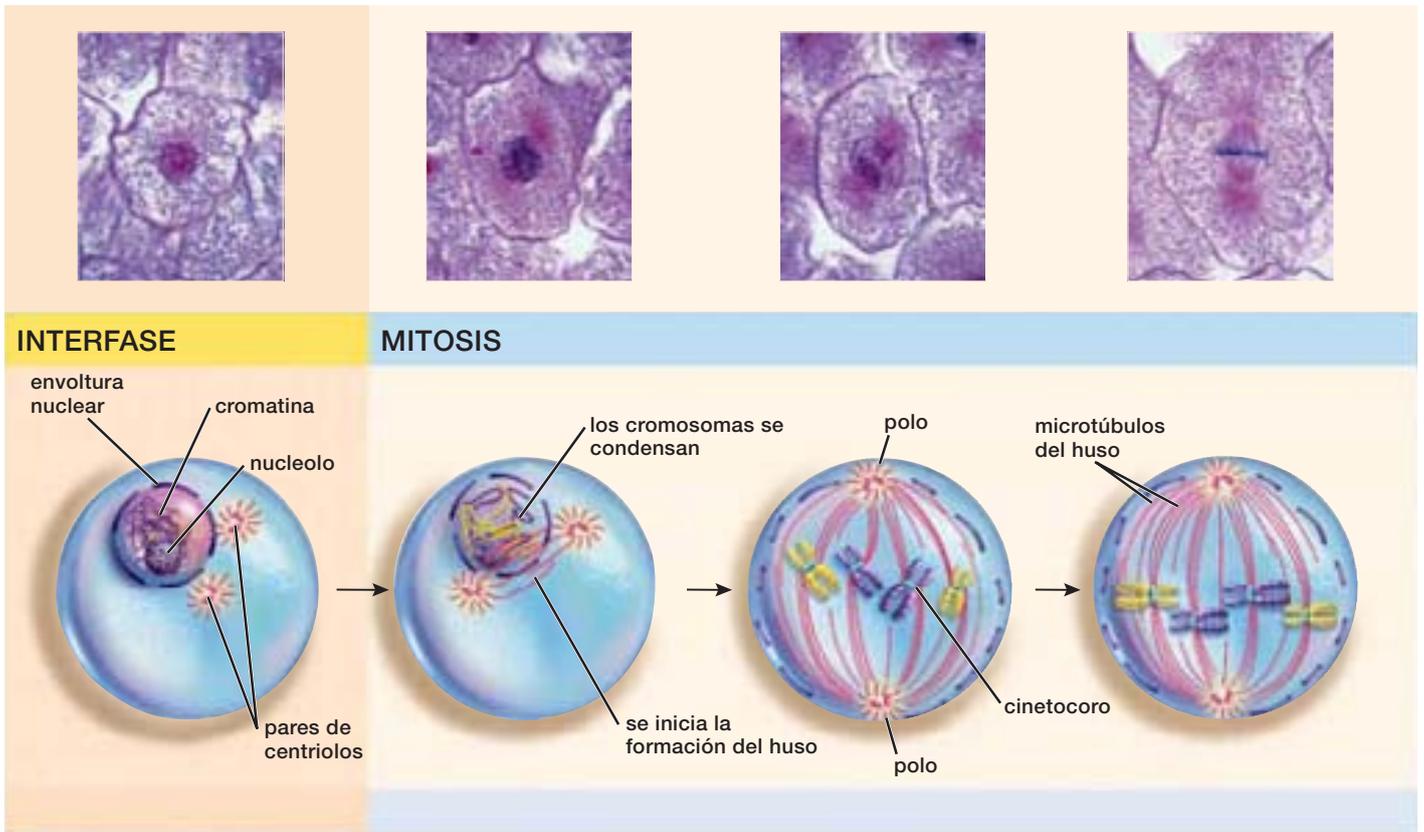


FIGURA 11-9 Cariotipo humano masculino

La tinción y fotografía del juego completo de cromosomas duplicados de una sola célula en proceso de división permite obtener su cariotipo. Las imágenes de los cromosomas individuales se recortan y se disponen en orden descendente de tamaño. Los cromosomas se presentan en pares (homólogos) que son semejantes en cuanto a tamaño y a modalidades de tinción, y que contienen un material genético similar. Los cromosomas 1 a 22 son autosomas; en tanto que los cromosomas X y Y son los cromosomas sexuales. Observa que el cromosoma Y es mucho más pequeño que el cromosoma X. Si éste fuera un cariotipo hembra, contendría dos cromosomas X.

célula (su **cariotipo**), resulta evidente que las células no reproductoras de muchos organismos, incluyendo a los seres humanos, contienen pares de cromosomas. Salvo una única excepción que analizaremos en breve, ambos miembros de cada par tienen la misma longitud y la misma modalidad de tinción. Esta semejanza en cuanto a tamaño, forma y modalidad de tinción se debe a que cada uno de los cromosomas de un par contiene los mismos genes, dispuestos en idéntico orden. Los cromosomas que contienen los mismos genes se denominan *cromosomas homólogos*, o simplemente **homólogos**, lo cual significa "decir la misma cosa". Las células con pares de cromosomas homólogos se describen como **diploides**, esto es, "de forma doble".

Consideremos una célula de la piel humana. Aunque tiene 46 cromosomas en total, la célula no tiene 46 cromosomas totalmente *diferentes*. La célula tiene dos copias del cromosoma 1, dos copias del cromosoma 2, y así sucesivamente, hasta llegar al cromosoma 22. Tales cromosomas, cuya apariencia y composición genética son similares, están apareados en células diploides de ambos sexos y se llaman **autosomas**. La célula tiene además dos **cromosomas sexuales**: dos cromosomas X, o un cromosoma X y uno Y. Los cromosomas X y Y son bastante diferentes en tamaño (véase la figura 11-9) y en composición genética.



a) Interfase tardía
Los cromosomas se han duplicado pero permanecen relajados. También los centriolos se han duplicado y agrupado.

b) Profase temprana
Los cromosomas se condensan y se acortan; los microtúbulos del huso comienzan a formarse entre pares separados de centriolos.

c) Profase tardía El nucleolo desaparece; la envoltura nuclear se desintegra; y los microtúbulos del huso se fijan al cinetocoro de cada cromátida hermana.

d) Metafase Los cinetocoros interactúan; los microtúbulos del huso alinean los cromosomas en el ecuador de la célula.

FIGURA 11-10 División celular mitótica en una célula animal

PREGUNTA: ¿Cuáles serían las consecuencias si un conjunto de cromátidas hermanas no se separara durante la anafase?

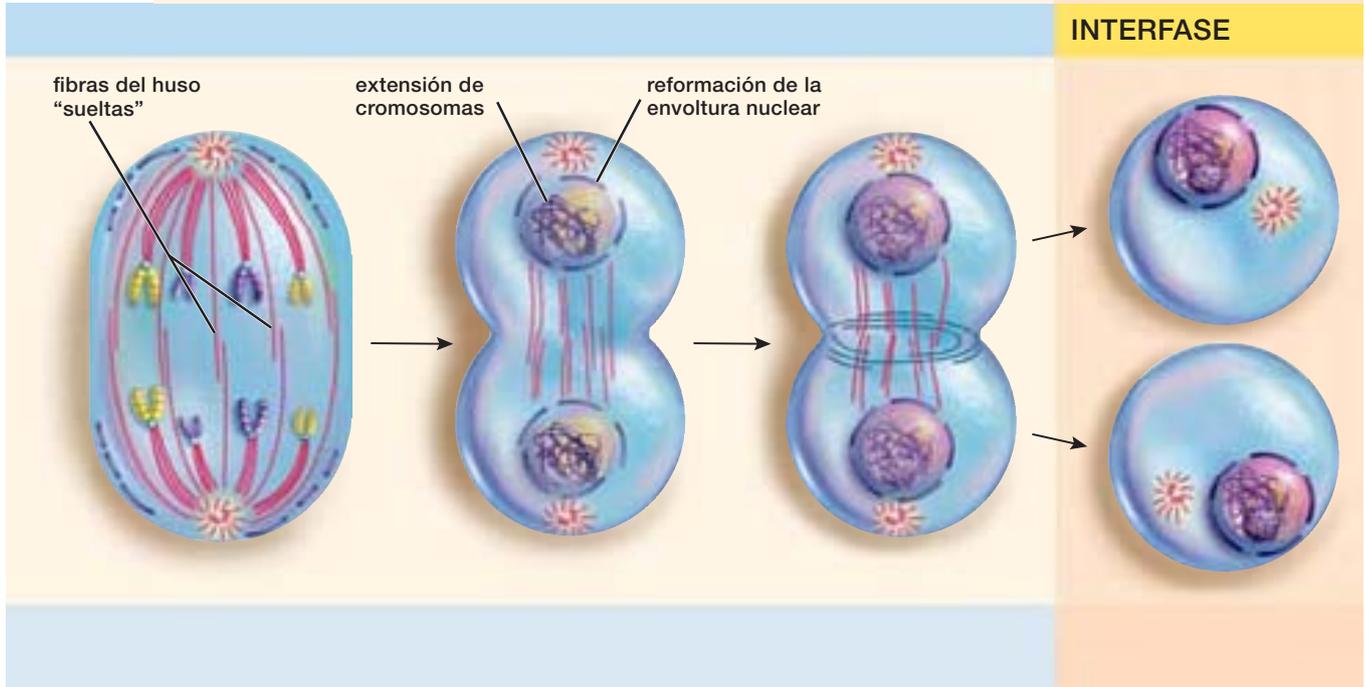
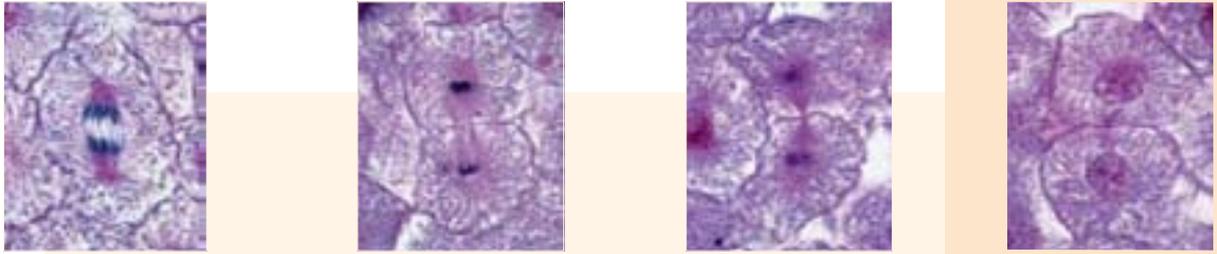
De manera que los cromosomas sexuales son una excepción a la regla de que los cromosomas homólogos contienen los mismos genes. No obstante, como veremos más adelante, los cromosomas X y Y se comportan como homólogos durante el proceso de división celular meiótica, por lo que se considera a los X y Y como un par en nuestro “sistema contable de cromosomas”.

La mayoría de las células del cuerpo humano son diploides. Sin embargo, durante la reproducción sexual las células de los ovarios o de los testículos sufren una división celular meiótica para producir gametos (espermatozoides u óvulos) que tienen sólo un miembro de cada par de autosomas y uno de los dos cromosomas sexuales. Las células que contienen sólo un ejemplar de cada tipo de cromosoma se denominan **haploides** (que significa “mitad”). En los seres humanos una célula haploide contiene uno de los 22 pares de autosomas más el cromosoma sexual X o Y, para sumar un total de 23

cromosomas. (Piensa en una célula haploide como la que contiene *la mitad* del número diploide de cromosomas, o uno de cada tipo de cromosomas. Una célula diploide contiene dos cromosomas de cada tipo). Cuando un espermatozoide fertiliza un óvulo, la fusión de dos células haploides produce una célula diploide con dos copias de cada tipo de cromosoma.

De acuerdo con la simbología en uso en biología, el número de tipos diferentes de cromosomas de una especie se denomina *número haploide* y se designa como *n*. En los seres humanos $n = 23$ porque tenemos 23 tipos diferentes de cromosomas (autosomas 1 al 22 más un cromosoma sexual). Las células diploides contienen $2n$ cromosomas. Así, cada célula humana no reproductora tiene 46 (2×23) cromosomas.

Cada especie tiene un número característico de cromosomas en sus células; pero el número difiere de manera significativa entre una especie y otra.



e) Anafase Las cromátidas hermanas se separan y se desplazan hacia polos opuestos de la célula; los microtúbulos del huso separan los polos.

f) Telofase Un conjunto de cromosomas llega a cada polo y se relaja en su estado desplegado; la envoltura nuclear empieza a formarse alrededor de cada conjunto; los microtúbulos del huso comienzan a desaparecer.

g) Citocinesis La célula se divide en dos; cada célula hija recibe un núcleo y aproximadamente la mitad del citoplasma.

h) Interfase de las células hijas Los microtúbulos del huso desaparecen, se forman envolturas nucleares intactas, los cromosomas terminan de desplegarse y el nucleolo aparece otra vez.

Organismo	<i>n</i> (número haploide)	<i>2n</i> (número diploide)
Ser humano	23	46
Gorila, chimpancé	24	48
Perro	39	78
Gato	19	38
Camarón	127	254
Mosca de la fruta	4	8
Chícharo	7	14
Papa	24	48
Batata	45	90

No todos los organismos son diploides. El moho del pan *Neurospora*, por ejemplo, tiene células haploides durante la mayor parte de su ciclo de vida. Por otro lado, algunas plantas poseen más de dos copias de cada tipo de cromosoma, con $4n$, $6n$

11.3 ¿CÓMO SE REPRODUCEN LAS CÉLULAS POR DIVISIÓN CELULAR MITÓTICA?

Como vimos anteriormente, la división celular mitótica (FIGURA 11-10) consiste en mitosis (división nuclear) y citocinesis (división citoplásmica). Después de la interfase (figura 11-10a), cuando se duplicaron los cromosomas de la célula y se realizaron todas las demás preparaciones necesarias para la división, puede ocurrir la división celular mitótica. Estudiaremos por separado la mitosis y la citocinesis, aun cuando es posible que se traslapen en algún momento.

Por conveniencia dividiremos la mitosis en cuatro fases, tomando en cuenta el aspecto y el comportamiento de los cromosomas: **1. profase**, **2. metafase**, **3. anafase** y **4. telofase**

Durante la profase los cromosomas se condensan y los microtúbulos del huso se forman y se unen a los cromosomas

La primera fase de la mitosis se llama **profase** (que significa “la etapa previa” en griego). Durante la profase suceden tres acontecimientos principales: **1.** se condensan los cromosomas duplicados, **2.** se forman los microtúbulos del huso y **3.** el huso capta los cromosomas (figura 11-10b y c).

Recuerda que la duplicación de los cromosomas se realiza durante la fase S de la interfase. Por lo tanto, al comenzar la mitosis cada cromosoma ya consta de dos cromátidas hermanas unidas entre sí por el centrómero. Durante la profase los cromosomas duplicados se enroscan y se condensan. Además, desaparece el nucleolo, que es una estructura del interior del núcleo donde se ensamblan los ribosomas.

Cuando se condensan los cromosomas duplicados, se comienzan a ensamblar los **microtúbulos del huso**. En toda célula eucariótica los movimientos correctos de los cromosomas durante la mitosis dependen de estos microtúbulos del huso. En las células animales los microtúbulos del huso se originan en una región donde hay un par de **centriolos** que contienen microtúbulos llamada centrosoma. Durante la interfase se forma un nuevo par de centriolos cerca del par ya existente. Durante la profase cada par de centriolos migra hacia lados opuestos del núcleo. Cada par de centriolos actúa como punto central desde el cual irradian los microtúbulos del huso, tanto hacia adentro en la dirección del núcleo, como hacia afuera en la dirección de la membrana plasmática. Estos puntos se conocen como los *polos del huso*. Aunque las células de plantas, hongos y muchas algas no contienen centriolos, en la división celular mitótica forman husos funcionales.

Conforme los microtúbulos del huso adoptan la forma de una canasta completa en torno al núcleo, la envoltura nuclear se desintegra y libera los cromosomas duplicados. En el centrómero cada cromátida hermana tiene una estructura formada de proteínas llamada **cinetocoro**, que sirve como punto de fijación de los microtúbulos del huso. En cada cromosoma duplicado el cinetocoro de cada cromátida hermana se une a los extremos de los microtúbulos del huso que se dirigen hacia un polo de la célula; en tanto que el cinetocoro de la otra cromátida hermana se une al microtúbulo del huso y se dirige hacia el polo opuesto de la célula (figura 11-10c). Cuando las cromátidas hermanas se separan en una etapa más tardía de la mitosis, los cromosomas recién independizados avanzan a lo largo de los microtúbulos del huso hacia polos opuestos. Algunos de los microtúbulos del huso no se fijan en los cromosomas; en cambio, tienen extremos libres que se traslapan a lo largo del ecuador de la célula. Como veremos, estos microtúbulos del huso sueltos se encargarán de separar los dos polos del huso en una etapa posterior de la mitosis.

Durante la metafase los cromosomas se alinean a lo largo del ecuador de la célula

Al término de la profase, los dos cinetocoros de cada cromosoma duplicado están conectados a microtúbulos del huso provenientes de polos opuestos de la célula. En consecuencia, cada cromosoma duplicado está conectado a ambos polos del huso. Durante la **metafase** (la “etapa media”), los dos cineto-

coros de un cromosoma duplicado participan en un “juego de tira y afloja”. Durante este proceso el cinetocoro regula la longitud de los microtúbulos del huso. Los microtúbulos se alargan y se acortan hasta que cada cromosoma duplicado se alinea correctamente a lo largo del ecuador de la célula, con un cinetocoro “mirando” hacia cada polo (figura 11-10d).

Durante la anafase las cromátidas hermanas se separan y son atraídas hacia polos opuestos de la célula

Al comenzar la **anafase** (figura 11-10e), los cromosomas duplicados con las cromátidas hermanas se separan y se vuelven cromosomas hijos no duplicados independientes. Tal separación permite que los “motores proteicos” de los cinetocoros tiren de los cromosomas hacia los polos, a lo largo de los microtúbulos del huso. Uno de los dos cromosomas hijos derivados de cada cromosoma progenitor original se mueve hacia cada uno de los polos de la célula. Mientras los cinetocoros remolcan sus cromosomas hacia los polos, los microtúbulos del huso sueltos interactúan y se alargan con la finalidad de separar los polos de la célula, obligando así a ésta a adoptar una forma ovalada (véase la figura 11-10e). Puesto que los cromosomas hijos son copias idénticas de los cromosomas progenitores, los dos grupos de cromosomas que se forman en polos opuestos de la célula contienen una copia de cada uno de los cromosomas presentes en la célula original.

Durante la telofase la envoltura nuclear se forma alrededor de ambos grupos de cromosomas

Cuando los cromosomas alcanzan los polos, empieza la **telofase** (la “etapa final”) (figura 11-10f). Los microtúbulos del huso se desintegran y se forma una envoltura nuclear en torno a cada grupo de cromosomas. Los cromosomas regresan a su estado desplegado y aparecen nuevamente los nucleolos. En la mayoría de las células, la citocinesis se lleva a cabo durante la telofase, donde cada núcleo hijo se separa en una célula individual (figura 11-10g).

Durante la citocinesis el citoplasma se divide entre dos células hijas

En las células animales unos microfilamentos fijos en la membrana plasmática forman un anillo en torno al ecuador de la célula. Durante la citocinesis este anillo se contrae y constríñe el ecuador de la célula, de forma análoga a lo que ocurre cuando uno tira del cordón de la cintura de unos pantalones deportivos. La “cintura” termina contrayéndose totalmente y el citoplasma se divide en dos células hijas nuevas (**FIGURA 11-11**).

En las células vegetales la citocinesis es muy diferente, quizá porque la rígida pared celular impide dividir una célula en dos comprimiendo la parte central. En cambio, del aparato de Golgi brotan vesículas llenas de carbohidratos que se alinean a lo largo del ecuador de la célula entre los dos núcleos (**FIGURA 11-12**). Estas vesículas se fusionan y producen una estructura llamada **placa celular**, con forma de saco aplastado, rodeada por una membrana plasmática y llena de carbohidratos

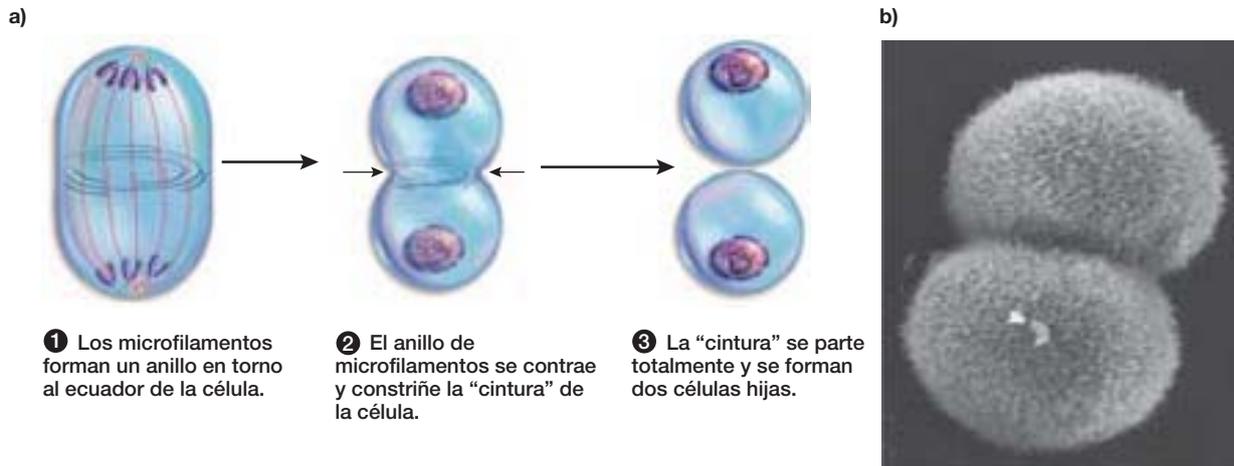


FIGURA 11-11 Citocinesis en una célula animal

a) Un anillo de microfilamentos situado inmediatamente debajo de la membrana plasmática se contrae en torno al ecuador de la célula y divide ésta en dos. b) Con microscopio electrónico de barrido se observa que la citocinesis casi ha completado la separación de las dos células hijas.

glutinosa. Cuando se fusiona el número suficiente de vesículas, los bordes de la placa celular se combinan con la membrana plasmática original que rodea la circunferencia de la célula. Los carbohidratos que estaban en las vesículas permanecen entre las membranas plasmáticas como parte de la pared celular.

Después de la citocinesis, la célula eucariótica entra en la fase G_1 de la interfase, con lo cual se completa el ciclo celular (figura 11-10h).

11.4 ¿CÓMO SE CONTROLA EL CICLO CELULAR?

Como sabes, algunas células —como las de la mucosa estomacal— con frecuencia se dividen durante la vida de un organismo. Otras se dividen con más o menos frecuencia, dependiendo de diversas condiciones. Por ejemplo, las células del hígado y de la piel se estimulan para dividirse después de cierto daño, es decir, se reparan y se regeneran. Incluso en un adulto

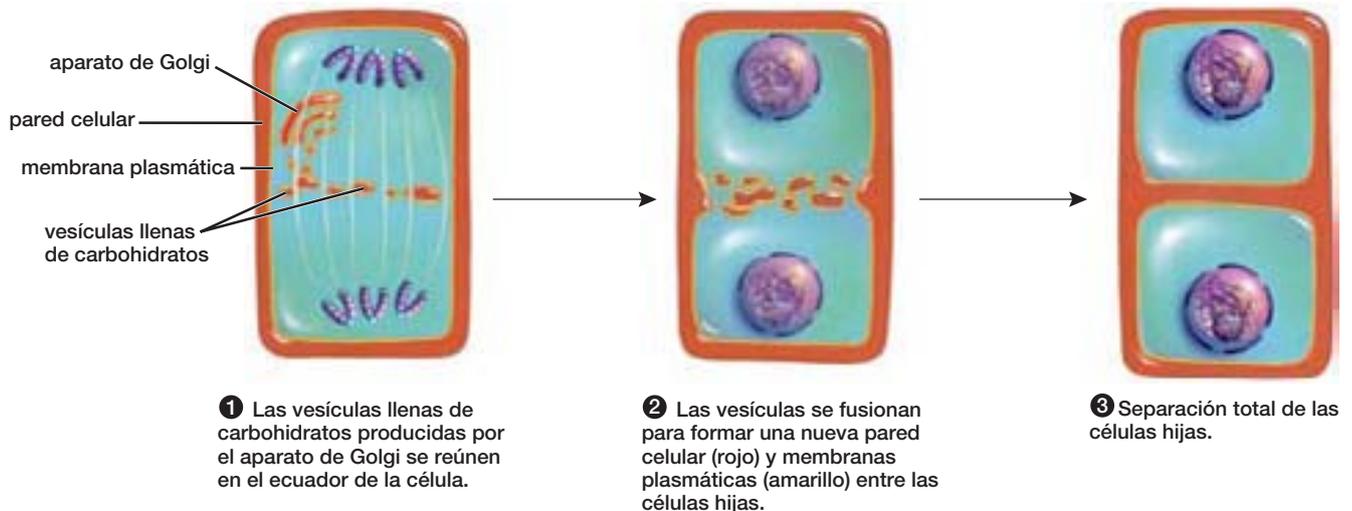


FIGURA 11-12 Citocinesis en una célula vegetal

En general la palabra “clonación” nos trae a la mente imágenes de la oveja Dolly o hasta de la película *Star Wars: Attack of the Clones*; sin embargo, calladamente la naturaleza ha estado clonando desde hace cientos de millones de años. Todos sabemos lo que es la **clonación**: la creación de uno o más organismos individuales (**clones**) que son genéticamente idénticos al individuo ya existente. Ya sea en la naturaleza o en laboratorio, ¿cómo se producen los clones? ¿Por qué la clonación es un tema tan polémico y candente en las noticias? ¿Y por qué incluimos la clonación en un capítulo sobre división celular?

LA CLONACIÓN EN LA NATURALEZA: EL PAPEL DE LA DIVISIÓN CELULAR MITÓTICA

Contestemos primero la última pregunta. Como sabes hay dos tipos de división celular: la mitótica y la meiótica. La reproducción sexual se basa en la división celular meiótica, la producción de gametos y la fertilización y, por lo general, produce descendientes genéticamente únicos; en cambio, la reproducción asexual (véase la figura 11-1) se basa en la división celular mitótica. Como esta última crea células hijas que son genéticamente idénticas a la célula progenitora, los descendientes producto de la reproducción asexual son genéticamente idénticos a sus progenitores (son clones).

CLONACIÓN DE PLANTAS: UNA APLICACIÓN COMÚN EN LA AGRICULTURA

Los seres humanos han participado en el asunto de la clonación mucho antes de lo que podrías imaginarte. Por ejemplo, considera las naranjas Navel que no producen semillas. Sin éstas,

¿cómo se reproducen? Los naranjos de este tipo se difunden cortando una pieza del tallo de un naranjo Navel adulto e injertándolo en la parte superior de la raíz de un naranjo que actúa como semillero, el cual por lo general es de un tipo diferente. (¿Y por qué no se toma uno igual?) Por lo tanto, las células de las partes que dan sus frutos arriba de la tierra de los árboles que resultan son clones del tallo del naranjo Navel original. Aparentemente éste se originó a partir de un solo capullo mutante de un naranjo que se descubrió en Brasil a principios del siglo XIX y se propagó asexualmente desde entonces. Luego, en la década de 1870, tres de esos árboles se llevaron desde Brasil hasta Riverside, California. (¡Uno de ellos aún continúa ahí!). Todos los naranjos estadounidenses de este tipo son clones de aquellos tres árboles.

LA CLONACIÓN DE MAMÍFEROS ADULTOS

La clonación de animales tampoco es un desarrollo reciente. En la década de 1950 John Gurdon y sus colegas insertaron el núcleo de un renacuajo en varios óvulos, y algunas de las células resultantes se convirtieron en renacuajos completos. En la década de 1990 varios laboratorios fueron capaces de clonar mamíferos usando núcleos de embriones; pero no fue sino hasta 1996 que el doctor Ian Wilmut del Instituto Roselin en Edimburgo, Escocia, clonó el primer mamífero adulto, la famosa Dolly (FIGURA E11-1).

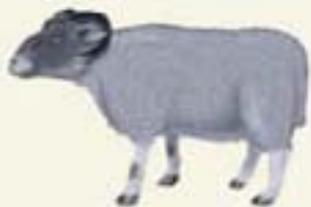
¿Por qué es importante clonar un animal adulto? En agricultura vale la pena clonar únicamente adultos porque sólo en éstos es posible distinguir las características que se desea propagar (como la alta producción de leche y de carne en las va-

oveja Finn Dorset



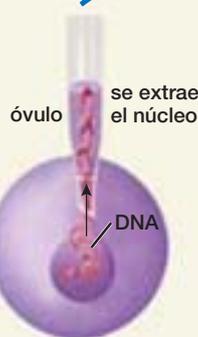
1 Células de la ubre de una oveja Finn Dorset se cultivan en un medio con bajos niveles de nutrientes. Las células sin nutrientes dejan de dividirse.

oveja carinegra

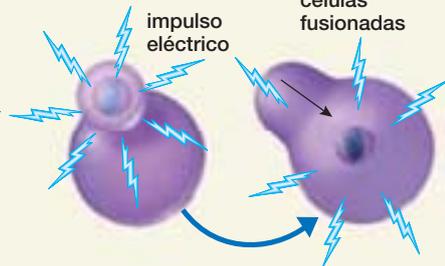


2 Mientras tanto se extrae por succión el núcleo de un óvulo no fecundado tomado de una oveja carinegra escocesa. Este óvulo suministrará citoplasma y organelos, aunque no cromosomas.

célula donadora de la ubre



impulso eléctrico



3 El óvulo sin núcleo y la célula de ubre inactiva se colocan uno al lado de la otra en una caja de cultivo. Un impulso eléctrico estimula la fusión de las células e inicia la división celular mitótica.

FIGURA E11-1 La creación de Dolly

cas, o la rapidez y resistencia en un caballo). La clonación de un adulto produciría “descendientes” genéticamente idénticos al adulto. Entonces, los rasgos valiosos del adulto que se determinen genéticamente también los tendrían todos sus clones. Por lo general, la clonación de embriones no sería útil, ya que las células embrionarias se habrían originado mediante reproducción sexual ante todo, y normalmente nadie podría afirmar que el embrión tendrá alguno de los rasgos deseables.

En ciertas aplicaciones médicas, además, la clonación de adultos es fundamental. Supón que mediante la ingeniería genética (véase el capítulo 13) una compañía farmacéutica produce una vaca que secreta una molécula valiosa, como un antibiótico, en su leche. Dichas técnicas son sumamente caras y pueden tener éxito o fracasar, de manera que la compañía podría crear exitosamente sólo una vaca redituable. Una vaca como ésta podría ser clonada y crear así un ganado vacuno completo que produzca el antibiótico. Las vacas clonadas que producen más leche o más carne, así como los cerdos diseñados para ser donadores de órganos para seres humanos, ya son una realidad.

La clonación también podría ayudar a rescatar especies seriamente amenazadas por la extinción, muchas de las cuales no se reproducen en los zoológicos. Como señaló Richard Adams de la Universidad de Texas A&M: “Usted podría volver a poblar el mundo [con las especies amenazadas] en cuestión de un par de años. La clonación no es una búsqueda trivial”.

LA CLONACIÓN: UNA TECNOLOGÍA IMPERFECTA

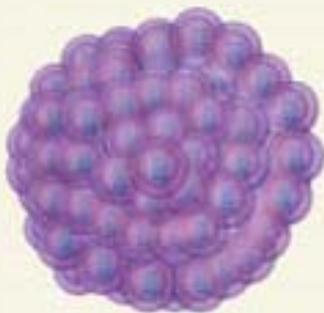
Por desgracia la clonación de mamíferos es poco eficaz y está llena de dificultades. Un óvulo experimenta un trauma severo cuando su núcleo se succiona o se destruye, y se le inserta un núcleo nuevo (véase la figura E11-1). Con frecuencia el óvulo simplemente muere. Las moléculas en el citoplasma que son necesarias para controlar el desarrollo pueden perderse o moverse a los lugares incorrectos, de manera que incluso si el óvulo sobrevive y se divide, quizá no se desarrolle adecuadamente. Si los óvulos se convierten en embriones viables, éstos luego

deben implantarse en el útero de una madre sustituta. Durante la gestación muchos clones mueren o son abortados, a menudo con consecuencias severas o aun mortales para la madre sustituta. Incluso si el clon sobrevive a la gestación y nace, podría tener defectos: muchas veces con el corazón, los pulmones o la cabeza deformes. Considerando la alta tasa de fracasos —crear a Dolly requirió 277 intentos—, la clonación de mamíferos es un proceso costoso.

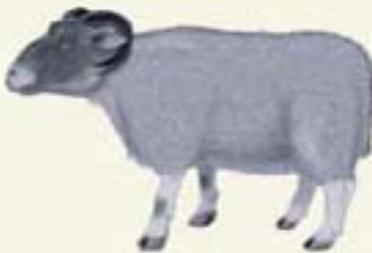
Para hacer las cosas todavía más difíciles, es posible que los clones “exitosos” tengan defectos ocultos. Por ejemplo, Dolly tenía cromosomas “de mediana edad”. ¿Recuerdas los telómeros en los extremos de los cromosomas? En cada división celular mitótica, los telómeros quedan un poco más cortos, y parece que las células pueden morir (o al menos no dividirse más) cuando sus telómeros son demasiado cortos. Dolly nació con telómeros cortos, como si tuviera ya más de tres años de edad. Por otro lado, no todos los mamíferos clonados poseen telómeros cortos; las técnicas de clonación adecuadas, junto con el tejido adulto óptimo (las células de la piel parecen ser mejores que las de las glándulas mamarias, de las cuales se clonó Dolly), podrían eliminar los problemas de los telómeros recortados. No obstante, Dolly parece tener además otras dificultades: desarrolló artritis cuando tenía cinco años y medio de edad, y se sacrificó por piedad tras padecer una severa enfermedad pulmonar un año después. Los problemas se le presentaron a una edad relativamente temprana (la vida promedio de un cordero es de 11 a 16 años), aunque nadie sabe si dichos trastornos de la salud ocurrieron porque fue clonada.

EL FUTURO DE LA CLONACIÓN

Una nueva tecnología denominada *transferencia de cromatina* parece reducir la probabilidad de crear clones defectuosos. Muchos investigadores creen que el DNA de las células “viejas” está en una etapa química diferente de la del DNA de un óvulo recién fertilizado. Aunque insertar un núcleo viejo en un óvulo al que se le quitó el núcleo ayuda a rejuvenecer el DNA, no siempre ocurre así. En la transferencia de cromatina, las membranas de las células donadoras quedan “agujereadas”. Luego



4 La célula se divide y forma un embrión que consiste en una esfera hueca de células.



5 Después la esfera se implanta en el útero de otra oveja carinegra.



6 La oveja carinegra da a luz a Dolly, una corderita Finn Dorset que es gemela genética de la oveja Finn Dorset.



a) CC cuando era un gatito en 2001



b) El Pequeño Nicky, el gatito de \$50,000 dólares en 2004

FIGURA E11-2 Gatos clonados

a) En 2001 se empleó tecnología “estándar” para crear a CC, el primer gato clonado. Fue el único nacimiento exitoso de 87 embriones clonados. b) El primer gato clonado por pedido de un cliente fue el Pequeño Nicky; se utilizó la técnica de transferencia de cromatina, la cual tiene una tasa de éxitos mucho más alta.

las células permeables se incuban con un “extracto mitótico” derivado de la rápida división y, por consiguiente, de células jóvenes. Esto remodela el DNA de las células más viejas y hace que se condense, al igual que ocurre con el DNA durante la profase de la división celular mitótica. Así, la célula rejuvenecida se fusiona con un óvulo sin núcleo, como sucede con procedimientos de clonación tradicionales. Una compañía ingeniosamente llamada Genetic Savings and Clone, la cual clonó al primer gato (CC; FIGURA E11-2a) usando métodos convencionales ahora utiliza transferencia de cromatina, con una tasa de éxitos mucho mayor, para clonar mascotas felinas (FIGURA E11-2b). (En 2005 ¡el precio de clonar tu gato se redujo a la bagatela de \$32,000 dólares!)

En la actualidad la tecnología de clonación moderna ha clonado con éxito vacas, gatos, corderos, caballos y muchos otros mamíferos. Conforme el proceso se vuelve más rutinario, sur-

gen también dilemas éticos. Mientras que sólo unos cuantos protestaron por la clonación de naranjas Navel, y otros más rechazaron los antibióticos y otros fármacos provenientes de ganado clonado, hay quienes creen que clonar mascotas es una frivolidad muy costosa, sobre todo si se toma en cuenta que en Estados Unidos cada nueve segundos se sacrifica un perro o un gato no deseado. ¿Y qué hay de la clonación humana? A principios de 2003 había alegatos de que nacieron dos niños clonados (aunque esto nunca se confirmó). Suponiendo que existe la tecnología para clonar seres humanos, ¿sería una buena idea? ¿Qué sucede con la clonación terapéutica, con la cual el DNA de una persona podría utilizarse para crear un embrión clonado, cuyas células jóvenes e indiferenciadas servirían para tratar una enfermedad del donador o para regenerar un órgano, sin temor de que haya rechazo del trasplante? ¿Qué piensas?

otras células nunca se dividen, como en el caso de las cerebrales, las de los músculos cardíaco y esquelético. La división celular está regulada por un arreglo desconcertante de moléculas, de los cuales no todos se han identificado o estudiado. No obstante, varios principios generales son comunes para la mayoría de las células eucarióticas.

Los puntos de control regulan el progreso durante el ciclo celular

En el ciclo celular eucariótico hay tres **puntos de control** principales (FIGURA 11-13). En cada uno, complejos proteicos en la célula determinan si ésta completó de manera exitosa una fase específica del ciclo y regulan la actividad de otras proteínas que llevan a la célula a la siguiente fase:

- G_1 a S: ¿El DNA de la célula es adecuado para la duplicación?

- G_2 a mitosis: ¿El DNA se duplicó completa y exactamente?
- Metafase a anafase: ¿Los cromosomas están alineados correctamente en la placa de la metafase?

La actividad de enzimas específicas impulsa el ciclo celular

El ciclo celular está controlado por una familia de proteínas llamada quinasas dependientes de ciclina o Cdk's por las siglas de *cyclin-dependent kinases*. Dichas proteínas toman su nombre de dos características: La primera es que una quinasa es una enzima que fosforila (agrega un grupo fosfato a) otras proteínas, estimulando o inhibiendo así la actividad de la proteína meta. Y la segunda es que éstas son “dependientes de ciclinas” porque están activas sólo cuando se enlazan con otras proteínas llamadas ciclinas, cuyo nombre indica mucho acerca de tales proteínas: sus múltiples cambios durante el ciclo celular que, de hecho, ayudan a regular el ciclo celular.

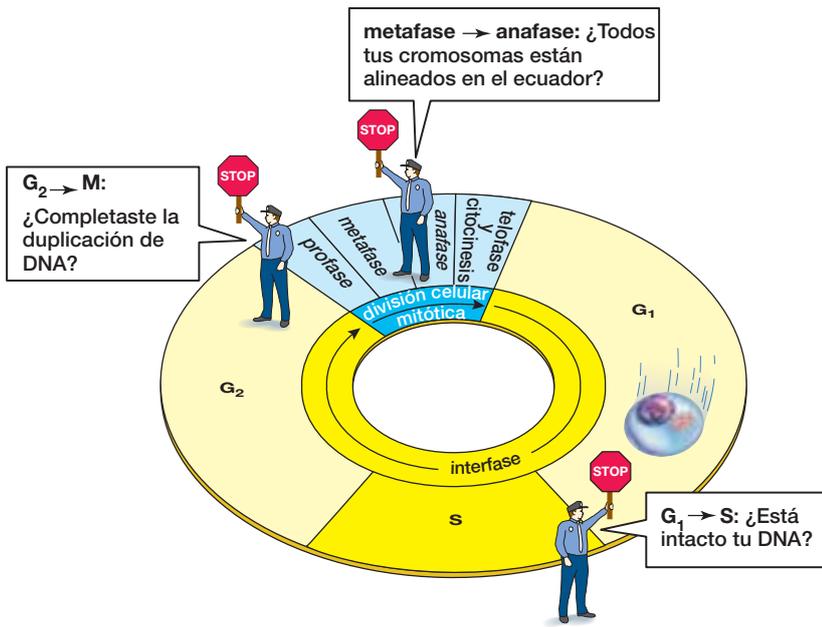


FIGURA 11-13 Control del ciclo celular

Los tres principales "puntos de control" regulan la transición de una célula de una fase a la siguiente durante el ciclo celular: 1. G_1 a S, 2. G_2 a mitosis (M) y 3. metafase a anafase.

El control del ciclo celular normal funciona como se indica en la **FIGURA 11-14**. En la mayoría de los casos, una célula se dividirá únicamente si recibe señales de moléculas del tipo de hormonas conocidas como *factores de crecimiento*. Por ejemplo, si te cortas en la piel, plaquetas (fragmentos de célula en la sangre que intervienen en la coagulación) se acumulan en el sitio de la herida y liberan los factores de crecimiento, incluyendo el correctamente llamado factor de crecimiento derivado de la plaqueta y el factor de crecimiento epidérmico. Estos factores de crecimiento se unen a receptores en la superficie de las células profundas de la piel, activando así una cascada de interacciones moleculares, en las cuales la actividad de una molécula estimula la actividad de la

siguiente, una y otra vez, y termina al final en una progresión durante el ciclo celular. Cuando una célula de la piel en la fase G_1 se estimula mediante tales factores de crecimiento, sintetiza proteínas ciclinas que se unen a Cdk's específicas y las activan. Después estas Cdk's estimulan la síntesis y la actividad de las proteínas que se requieren para que ocurra la síntesis de DNA. De esta manera la célula entra a la fase S y duplica su DNA. Luego de que se completa la duplicación de DNA se activan otras Cdk's y se producen condensación de cromosomas, desintegración de la envoltura nuclear, formación del huso y unión de los cromosomas a los microtúbulos del huso. Por último, incluso otras Cdk's estimulan el proceso que permite a las cromátidas hermanas separarse en cromosomas individuales y moverse hacia polos opuestos de la célula durante la anafase.

Mecanismos de regulación sobre los puntos de control

Muchas cuestiones pueden salir mal durante el ciclo celular. Por ejemplo, quizás el DNA sufra mutaciones o tal vez la célula no haya acumulado los nutrientes suficientes. Por lo tanto, hay una variedad de mecanismos que regulan el movimiento a través de los puntos de control.

Punto de control de G_1 a S

Debido a su importancia en la prevención del cáncer, examinaremos el punto de control de G_1 a S con detenimiento (**FIGURA 11-15**). Una de las proteínas que está regulada mediante fosforilación por Cdk's-ciclinas se denomina Rb (que significa retinoblastoma porque proteínas Rb defectuosas provocan cáncer de la retina) e inhibe la transcripción de varios genes cuyos productos proteicos son necesarios para la síntesis de DNA. La fosforilación de Rb por parte Cdk's-ciclinas reduce esta inhi-

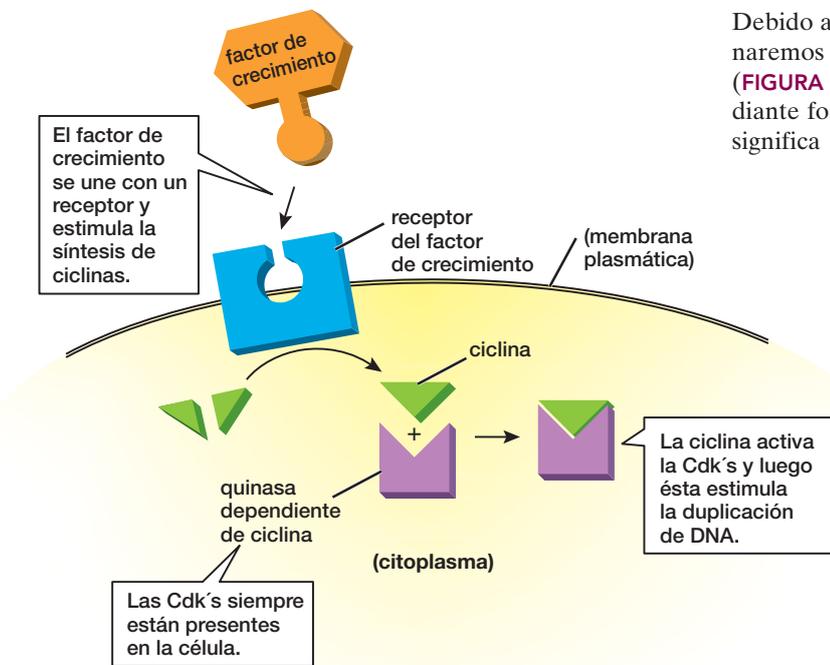


FIGURA 11-14 El punto de control de G_1 a S

El progreso en los puntos de control del ciclo celular está bajo control de ciclinas y quinasa dependiente de ciclina (Cdk's). En el punto de control de G_1 a S que se ilustra aquí, los factores de crecimiento estimulan la síntesis de las proteínas ciclinas, las cuales activan a las Cdk's originando una cascada de sucesos que llevan a la duplicación de DNA.

bición y permite que continúe la duplicación de DNA (figura 11-15a).

Otra proteína, llamada p53 (lo cual simplemente significa “una proteína con peso molecular de 53,000”), regula indirectamente la actividad de la Rb (figura 11-15b). En las células saludables hay pocas proteínas p53. No obstante, cuando se daña el DNA (por ejemplo, por la luz ultravioleta de los rayos solares), aumentan los niveles de la p53. Después la proteína p53 estimula la expresión de proteínas que inhiben las Cdk’s-ciclinas. Cuando éstas se inhiben, la Rb no se fosforila, de manera que se interrumpe la síntesis de DNA. La p53 también estimula la síntesis de enzimas reparadoras de DNA. Después de que se repara el DNA, disminuyen los niveles de p53, se activan las Cdk’s-ciclinas, se fosforila la Rb y la célula entra a la fase S. Si no es posible reparar el DNA, la p53 ocasiona una forma especial de muerte celular llamada *apoptosis*, en la cual la célula corta su DNA en fragmentos y efectivamente “se suicida”.

¿Recuerdas el toro de músculos enormes del capítulo 9? Al igual que la p53, la miostatina estimula una cadena de interacciones proteicas que bloquean la fosforilación de la Rb, impidiendo así la duplicación del DNA y la división celular. La miostatina defectuosa provoca una activación excesiva de Rb, por lo que las células premusculares se dividen más de lo que harían normalmente y producen ganado con músculos prominentes.

Punto de control de G₂ a mitosis

La proteína p53 también interviene en el control del avance de G₂ a la mitosis. Los crecientes niveles de p53 causados por DNA defectuoso (por ejemplo, pares base mal ajustados como

resultado de una duplicación incorrecta) reducen la síntesis y la actividad de una enzima que ayuda a provocar la condensación de cromosomas. De esta manera los cromosomas permanecen extendidos y están accesibles para las enzimas reparadoras de DNA; en tanto que la célula “espera” para entrar a la mitosis hasta que se haya fijado el DNA.

Punto de control de la metafase a la anafase

Aunque los mecanismos no sean totalmente comprensibles, una célula también vigila tanto la unión de los cromosomas al huso, como el hecho de que si durante la metafase los cromosomas están alineados en el ecuador. Incluso si un sólo cromosoma no se une al huso, o si los microtúbulos del huso que unen un cromosoma a los polos opuestos de la célula no jalan con la misma fuerza (lo cual quizá significa que el cromosoma no está en el ecuador), una variedad de proteínas impide la separación de las cromátidas hermanas y, por ende, interrumpen el avance hacia la anafase.

Entonces, la estimulación del factor de crecimiento asegura que una célula se divida sólo cuando debe hacerlo. Los diversos puntos de control garantizan que la célula complete con éxito la síntesis de DNA durante la interfase, y que ocurran los movimientos adecuados de cromosomas durante la división celular mitótica. Desde luego a veces el ciclo celular no transcurre de manera apropiada. Los defectos en la estimulación por parte de los factores de crecimiento o en el funcionamiento de los puntos de control harían que la célula se dividiera sin control y se formara un cáncer. Veremos los mecanismos que alteran el control del ciclo celular en la sección “Guardián de la salud: Cáncer, división celular mitótica descontrolada”.

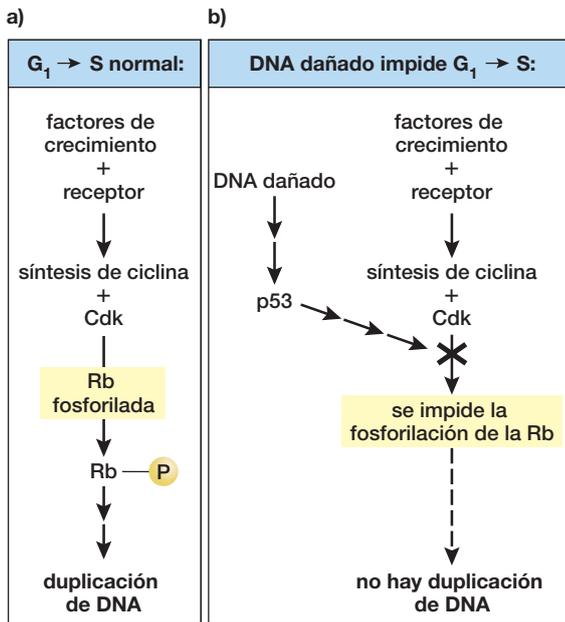


FIGURA 11-15 Control de la transición de G₁ a S

La proteína Rb inhibe la síntesis de DNA. Al final de la fase G₁ aumentan los niveles de ciclinas, los cuales activan la Cdk’s que, a la vez, agrega un grupo fosfato a la proteína Rb. Por lo que la Rb fosforilada no inhibe más la síntesis de DNA y la célula entra a la fase S. **b)**

11.5 ¿POR QUÉ TANTOS ORGANISMOS SE REPRODUCEN SEXUALMENTE?

El organismo más grande que se ha descubierto en el planeta es un hongo, cuyos filamentos subterráneos ramificados cubren 890 hectáreas en la parte oriental del estado de Oregon. Este organismo se formó casi en su totalidad por división celular mitótica. ¡Es evidente que la reproducción asexual por división celular mitótica funciona muy bien! ¿Por qué, entonces, casi todas las formas de vida conocidas, incluso los hongos, han llegado por evolución a formas de reproducción sexual? La mitosis produce únicamente clones, es decir, descendientes genéticamente idénticos. En cambio, la reproducción sexual permite redistribuir los genes entre los individuos para generar descendientes genéticamente únicos. La presencia casi universal de la reproducción sexual es prueba de la enorme ventaja evolutiva que el intercambio de DNA entre individuos confiere a las especies.

Las mutaciones de DNA son la fuente última de la variabilidad genética

DNA que surgieron originalmente como mutaciones. Las mutaciones se transmiten a la descendencia y se integran a la estructura genética de cada especie. Estas mutaciones forman **alelos**, que son formas distintas de un gen determinado que confieren variabilidad en la estructura o función de los individuos, como, por ejemplo, cabello negro, castaño o rubio en el caso de los seres humanos, o diferentes llamadas de apareamiento en las ranas. Como vimos, la mayoría de los organismos eucarióticos que actualmente existen son diploides, es decir, contienen pares de cromosomas homólogos. Los cromosomas homólogos tienen los mismos genes; pero cada homólogo puede tener los mismos alelos de algunos genes y diferentes alelos de otros genes (FIGURA 11-16).

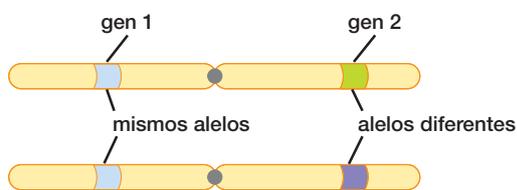


FIGURA 11-16 Cromosomas homólogos pueden tener los alelos iguales (izquierda) o diferentes (derecha) de genes individuales

Examinaremos las consecuencias de tener genes apareados —y más de un alelo por cada gen— en el siguiente capítulo.

La reproducción sexual puede combinar diferentes alelos progenitores en un solo descendiente

cuando observa que éste se acerca. Tanto los animales camuflados que constantemente saltan de un lado a otro, como los animales de colores brillantes que permanecen quietos cuando aparece un depredador probablemente terminen siendo el almuerzo de éste. Supongamos que una ave que anida en tierra tiene un color de camuflaje mejor que el promedio; en tanto que otra ave de la misma especie tiene un comportamiento de “congelamiento” más eficaz. Al combinar ambas mediante la reproducción sexual produciría descendencia que sería capaz de evitar a los depredadores mejor que sus progenitores. La combinación de características útiles genéticamente determinadas es una razón de que la reproducción sexual esté presente casi en toda la naturaleza.

¿De qué manera la reproducción sexual combina los rasgos de dos progenitores en un solo descendiente? Las primeras células eucarióticas que aparecieron hace mil o mil quinientos millones de años eran probablemente haploides, con una sola copia de cada cromosoma. Relativamente pronto se dieron dos acontecimientos evolutivos en los organismos eucarióticos unicelulares, que permitieron a éstos redistribuir y recombinar la información genética. En primer lugar, se fusionaron dos células haploides (progenitoras) en una célula diploide con dos copias de cada cromosoma. Esta célula pudo reproducirse por división celular mitótica para producir células hijas diploides. En segundo lugar, esta población de células diploides desarrolló una variante del proceso de división celular llamada división celular meiótica, la cual produce células haploides, cada una con una sola copia de cada cromosoma. En los animales tales células haploides, por lo general, se convierten en gametos. Un espermatozoide haploide de un animal A podría contener los alelos que contribuyen con la coloración de camuflaje; mientras que un óvulo haploide del animal B tendría alelos que favorecieran la inmovilidad cuando se aproxima un depredador. Una combinación de estos gametos produciría un animal con coloración de camuflaje que también se quedara inmóvil con facilidad ante la presencia de un depredador.

11.6 ¿CÓMO LA DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA PRODUCE CÉLULAS HAPLOIDES?

La meiosis separa los cromosomas homólogos y produce núcleos hijos haploides

La clave de la reproducción sexual de las células eucarióticas es la meiosis, que es la producción de núcleos haploides con cromosomas no apareados, a partir de núcleos progenitores diploides con cromosomas apareados. En la división celular meiótica (meiosis seguida de citocinesis), cada célula hija recibe un miembro de cada par de cromosomas homólogos. Por lo tanto, la meiosis (“disminuir” en griego) reduce a la mitad el número de cromosomas en una célula diploide. Por ejemplo, cada célula diploide de nuestro organismo contiene 23 *pares* de cromosomas; la división celular meiótica produce espermatozoides u óvulos con 23 cromosomas, uno de cada tipo.

Puesto que la meiosis evolucionó a partir de la mitosis, muchas de las estructuras y de los eventos de la meiosis son similares o idénticos a los de la mitosis. Sin embargo, la división celular meiótica difiere de la mitótica en un aspecto muy importante: durante la meiosis, la célula experimenta *un* ciclo de duplicación de DNA seguido de *dos* divisiones nucleares. Un

La división celular mitótica es esencial para el desarrollo de los organismos multicelulares a partir de óvulos fertilizados, así como para el mantenimiento de rutina de partes del cuerpo como la piel y la mucosa del tracto digestivo. Por desgracia, la división celular no controlada representa una amenaza para la vida: el cáncer. ¿Cómo es que los cánceres escapan del proceso complejo que por lo general regula el ciclo celular? Existen muchos mecanismos, pero casi todos tienen dos características comunes: **1.** mutaciones en el DNA que llevan a **2.** *oncogenes* hiperactivos o *genes supresores de tumores* inactivos (FIGURA E11-3).

ONCOGENES

El término *oncogén* literalmente significa “gen que provoca cáncer”. ¿Cómo puede un gen provocar cáncer? Cualquier gen cuya actividad tienda a promover la división celular mitótica, así como la producción de los receptores para los factores de crecimiento y algunas ciclinas y quinasas dependientes de ciclina, se denomina protooncogén. Por sí mismos, protooncogenes son inofensivos y, de hecho, son esenciales para tener una división celular adecuadamente controlada. No obstante, una mutación podría convertir un protooncogén en un oncogén. Los receptores mutantes para los factores de crecimiento, por ejemplo, podrían “encenderse” todo el tiempo, independientemente de la presencia o la ausencia de un factor de crecimiento (véase la figura E11-3a). Ciertas mutaciones en los genes de las ciclinas provocan que éstas se sinteticen a una rapidez elevada, sin importar la actividad del factor de crecimiento. En cualquier caso una célula puede saltarse algunos de los puntos de control que, por lo general, están regulados por las concentraciones de ciclinas fluctuantes.

GENES SUPRESORES DE TUMORES

Aunque no los llamamos por ese nombre, ya hemos estudiado dos genes supresores de tumores: el gen que produce la proteína *Rb* y el de la proteína *p53* (véase la sección 11.4). Recuerda que la *Rb* inhibe la síntesis de proteínas que se requiere para

la duplicación de DNA, a menos que la proteína *Rb* se fosforile mediante quinasa dependiente de ciclina (*Cdk*'s-ciclinas). Normalmente el DNA dañado incrementa los niveles de *p53*, los cuales de manera indirecta inhiben la actividad de la *Cdk*'s-ciclinas, por lo que la proteína *Rb* no puede fosforilarse. El resultado es que la célula no duplica el DNA defectuoso. Muchos cancerígenos mutan los genes *p53* y el gen para la proteína *Rb*, de manera que las proteínas no pueden realizar su función (figura E11-3b). El gen para la proteína *p53* mutado es inactivo y, por ende, las *Cdk*'s-ciclinas son hiperactivas, fosforilando así a la *Rb* y permitiendo la duplicación de DNA. El gen para la proteína *Rb* mutado imita el *Rb* fosforilado, lo cual permite además la síntesis de DNA no regulada. Con cualquier mutación la duplicación continúa, ya sea que se haya dañado o no el DNA. En cambio, incluso si el DNA permanece intacto, la célula se salta el punto de control de G_1 a S y puede dividirse, con mayor frecuencia, de lo que debería. No sorprende entonces que cerca de la mitad de los cánceres —incluyendo los tumores en seno, pulmón, cerebro, páncreas, vejiga, estómago y colon— tengan mutaciones en el gen para la proteína *p53*. Muchos otros, incluyendo tumores de ojo (retinoblastoma), pulmón, seno y vejiga, tienen el gen para la proteína *Rb* mutado.

DE LA CÉLULA MUTADA AL CÁNCER

En la mayoría de los casos, las enzimas reparadoras de DNA fijan rápidamente una mutación en la célula. Si se requiere un poco más de tiempo, la actividad del gen para la proteína *p53* bloquea la transición de G_1 a S o de G_2 a la mitosis, hasta que se fija el DNA. Si la mutación es extensa (como una translocación o una inversión) o no puede fijarse, entonces por lo general la actividad del gen para la proteína *p53* es alta y prolongada hace que la célula se mate a sí misma por apoptosis. Sin embargo, ¿qué sucede si el gen para la proteína *p53* también se muta? ¿Ello condena a un ser humano a padecer un cáncer maligno? No necesariamente. Muchas mutaciones provocan que la superficie de una célula “parezca diferente” de las

ciclo de duplicación de DNA produce dos cromátidas en cada cromosoma duplicado. Puesto que las células diploides tienen pares de cromosomas homólogos —con dos cromátidas por cada homólogo—, un solo ciclo de duplicación de DNA crea cuatro cromátidas para cada tipo de cromosoma (FIGURA 11-17).

La primera división de la meiosis (llamada *meiosis I*) separa los pares de cromosomas homólogos y envía uno de cada par a cada uno de los dos núcleos hijos, produciendo así dos núcleos haploides. No obstante, cada cromosoma homólogo aún tiene dos cromátidas (FIGURA 11-18).

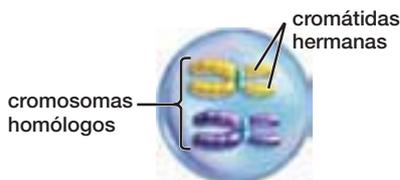


FIGURA 11-17 Ambos miembros de un par de cromosomas homólogos se duplican antes de la meiosis

Una segunda división (llamada *meiosis II*) separa las cromátidas de cada cromosoma homólogo y divide una cromátida en cada uno de los dos núcleos hijos. Por lo tanto, al final de la meiosis hay cuatro núcleos haploides hijos, cada uno con una copia de cada cromosoma homólogo. Como cada núcleo



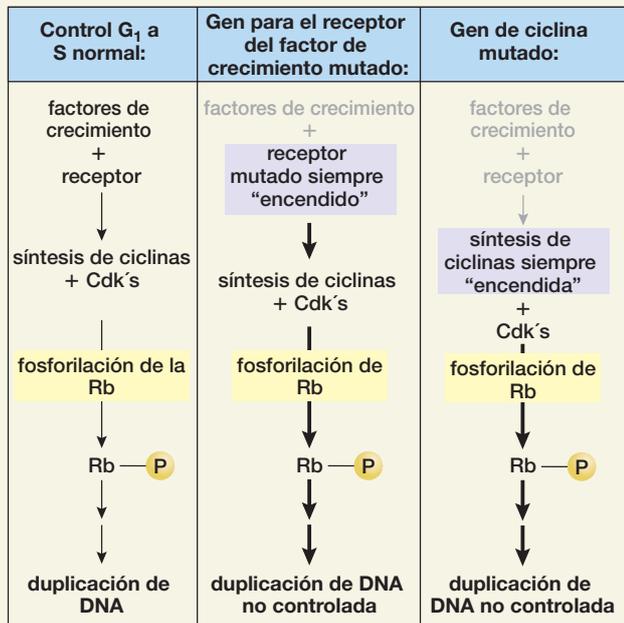
FIGURA 11-18 Durante la meiosis I cada célula hija recibe un miembro de cada par de cromosomas homólogos

células del sistema inmunitario, el cual después mata la célula mutada. No obstante, en ocasiones una célula renegada sobrevive y se reproduce. Como la división celular mitótica transmite fielmente la información genética de una célula a otra, todas las células hijas de la célula cancerosa original se volverán cancerosas.

¿Por qué la ciencia médica, que ha vencido la viruela, el sarampión y muchas enfermedades más, enfrenta tantas dificultades para curar el cáncer? Tanto las células cancerosas como las

normales utilizan el mismo mecanismo para la división celular, por lo que los tratamientos que retrasan la multiplicación de células cancerosas también inhiben el mantenimiento adecuado de partes esenciales del cuerpo, como el estómago, los intestinos y los glóbulos. Los tratamientos verdaderamente eficaces y selectivos para el cáncer deben enfocarse sólo en la división celular de las células cancerosas. Aunque se han logrado avances en la lucha contra el cáncer aún falta mucho por hacer.

a) Acciones de los oncogenes



(b) Acciones de genes supresores de tumor mutados

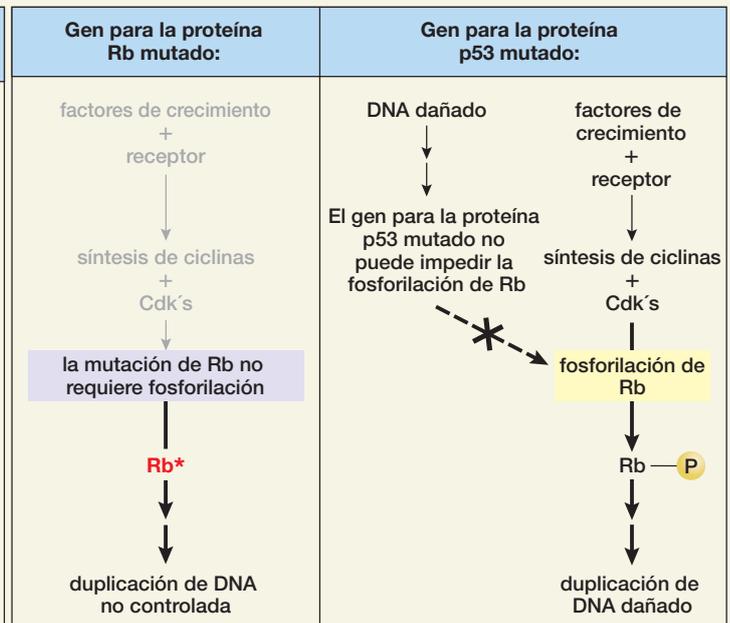


FIGURA E11-3 Acciones de los oncogenes y de los genes supresores de tumores

por lo general está dentro de una célula diferente, la división celular meiótica normalmente produce cuatro células haploides a partir de una sola célula progenitora diploide (FIGURA 11-19). Estudiaremos las etapas de la meiosis con mayor detalle en los siguientes apartados.

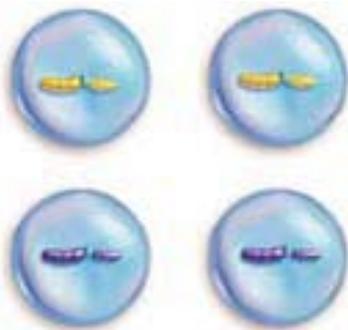


FIGURA 11-19 Durante la meiosis II cromátidas hermanas se separan en cromosomas independientes. Cada célula hija recibe uno de estos cromosomas no duplicados independientes.

La división celular meiótica seguida por la fusión de gametos mantiene constante el número de cromosomas de una generación a otra

¿Por qué la división celular meiótica es tan importante para la reproducción sexual? Considera lo que sucedería si los gametos fueran diploides, como el resto de las células del organismo progenitor, con dos copias de cada cromosoma homólogo. La fertilización produciría una célula con cuatro copias de cada homólogo, dándole al descendiente dos veces tantos cromosomas como sus progenitores. Después de unas cuantas generaciones, las células del descendiente tendrían un cantidad enorme de DNA. Por otro lado, cuando un espermatozoide haploide se fusiona con un óvulo haploide, el organismo resultante es diploide, al igual que sus progenitores (FIGURA 11-20).

La meiosis I separa los cromosomas homólogos en dos núcleos haploides hijos

Las fases de la meiosis reciben los mismos nombres que las fases aproximadamente equivalentes de la mitosis, seguidas de un I o un II para distinguir las dos divisiones nucleares que se

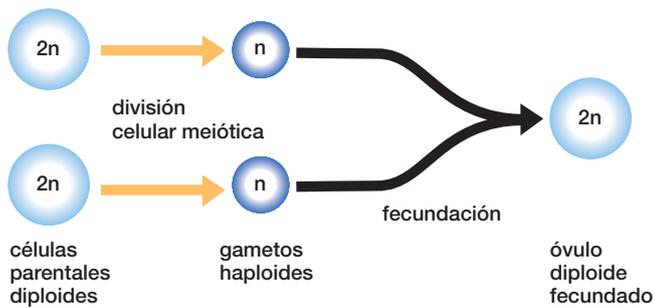


FIGURA 11-20 La división celular meiótica es esencial para la reproducción sexual

llevan a cabo en la meiosis (**FIGURA 11-21**). En las siguientes descripciones, supondremos que las divisiones nucleares van acompañadas de citocinesis. La meiosis inicia con la duplicación del cromosoma. Al igual que en la mitosis, las cromátidas hermanas de cada cromosoma permanecen unidas entre sí por el centrómero.

Durante la profase I, los cromosomas homólogos se aparean e intercambian DNA

Durante la mitosis, los cromosomas homólogos se mueven de manera totalmente independiente entre sí. En cambio, durante la *profase I* de la meiosis los cromosomas homólogos se alinean uno al lado del otro formando lo que se conoce como un cromosoma bivalente o tétrada e intercambian segmentos de DNA (figura 11-21a y **FIGURA 11-22a**). Llamaremos a uno de los homólogos “cromosoma materno”, y al otro “cromosoma paterno”, ya que uno fue heredado originalmente de la madre del organismo, y el otro del padre del mismo. Durante la *profase I* algunas proteínas enlazan los homólogos materno y paterno, de tal manera que coincidan exactamente a todo lo largo, de forma parecida a como se cierra una cremallera (**FIGURA 11-22b**). Además, se ensamblan unos complejos enzimáticos en varios puntos a lo largo de los cromosomas apareados (tétradas) (**FIGURA 11-22c**). Las enzimas se abren camino a través de los esqueletos de DNA de los cromosomas y unen de nuevo los extremos cortados del DNA. Por lo regular, se une el DNA materno con el DNA paterno, y viceversa.

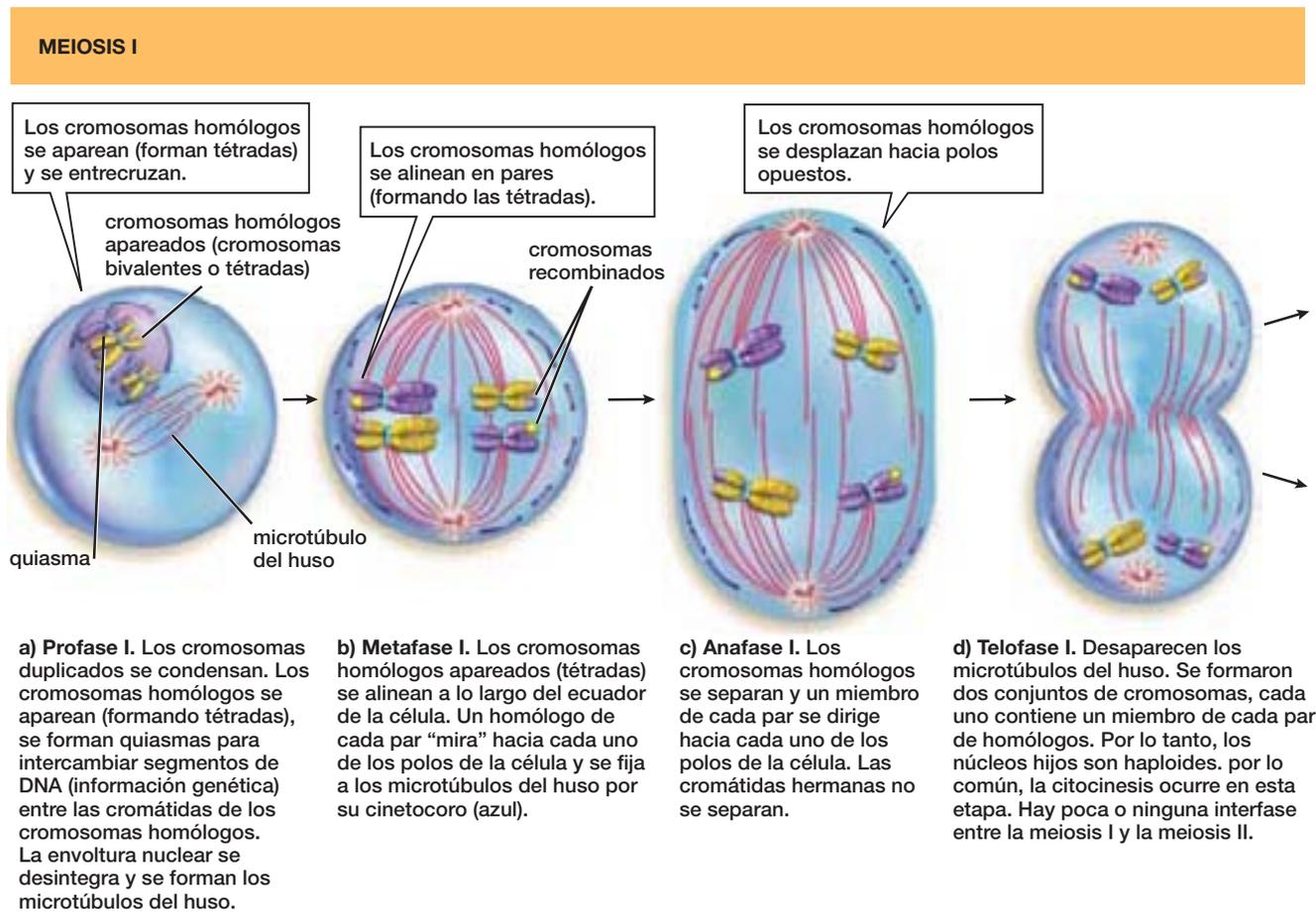


FIGURA 11-21 División celular meiótica en una célula animal

En la división celular meiótica (meiosis y citocinesis), los cromosomas homólogos de una célula diploide se separan y producen cuatro células haploides hijas. Cada célula hija contiene un miembro de cada par de cromosomas homólogos de la célula progenitora. En estos diagramas se muestran dos pares de cromosomas homólogos (dos tétradas), uno grande y uno pequeño. Los cromosomas amarillos provienen de un progenitor (por ejemplo, el padre) y los cromosomas morados son del otro progenitor (por ejemplo, la madre). **PREGUNTA: ¿Cuáles serían las consecuencias (para los gametos resultantes), si un par de homólogos no pudiera separarse en la anafase I?**

Dicha unión forma cruces, o **quiasmas**, donde los cromosomas materno y paterno se entrelazan (**FIGURA 11-22d**). Por lo general, en las células humanas cada par de homólogos forma de dos a tres quiasmas en la profase I. Finalmente, los complejos enzimáticos se desprenden de los cromosomas y desaparecen las cremalleras de proteína que mantenían los homólogos unidos de manera estrecha. Sin embargo, los homólogos permanecen unidos por medio de los quiasmas (**FIGURA 11-22e**).

Este intercambio de DNA entre los cromosomas materno y paterno en los quiasmas es un proceso que se conoce como **entrecruzamiento**. Si los cromosomas tienen diferentes alelos, entonces la formación de los quiasmas crea pequeñas diferencias genéticas en ambos cromosomas (véase el capítulo 12). Por lo tanto, el resultado del entrecruzamiento es la **recombinación** genética, es decir, la formación de nuevas combinaciones de alelos en un cromosoma.

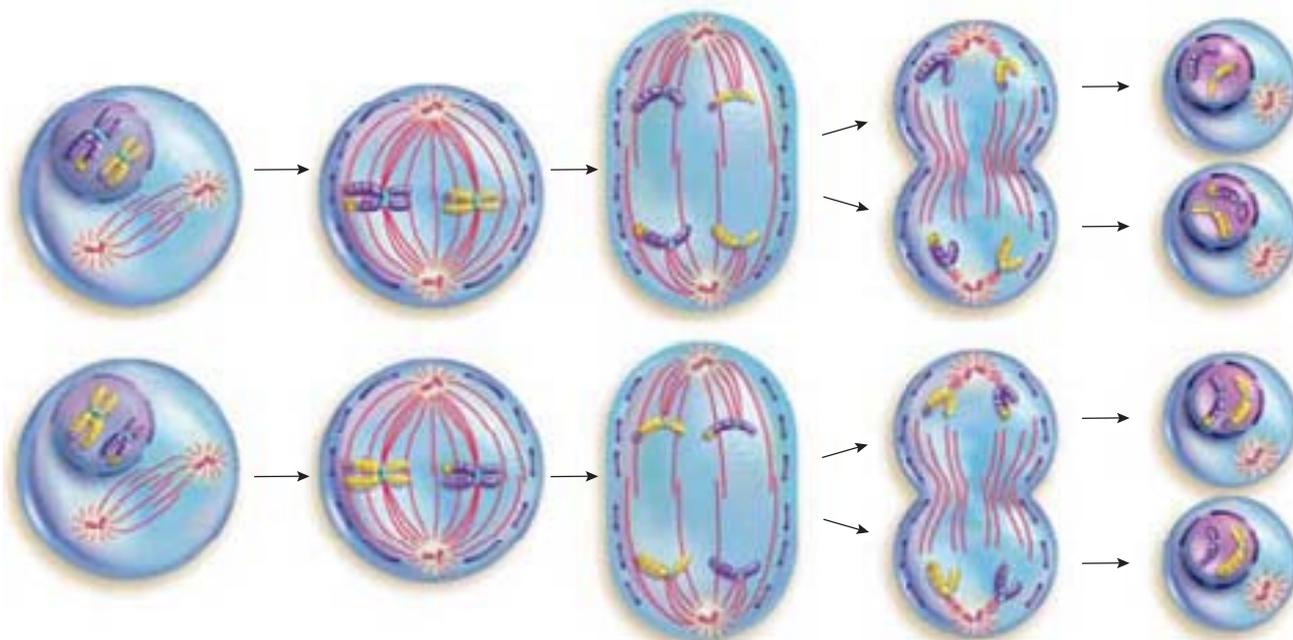
Al igual que ocurre en la mitosis, los microtúbulos del huso comienzan a ensamblarse fuera del núcleo durante la profase I. Cerca del final de ésta, se desintegra la envoltura nuclear y los microtúbulos del huso captan los cromosomas fijándose en sus cinetocoros.

Durante la metafase I los cromosomas homólogos apareados se alinean en el ecuador de la célula

Durante la *metafase I*, las interacciones entre los cinetocoros y los microtúbulos del huso desplazan los homólogos apareados al ecuador de la célula (**FIGURA 11-21b**). A diferencia de la mitosis, donde se alinean cromosomas duplicados *individuales* a lo largo del ecuador, durante la metafase I de la meiosis son *pares homólogos de cromosomas duplicados (tétradas)* los que se alinean a lo largo del ecuador.

La clave para entender la meiosis radica en saber cómo se alinean los cromosomas duplicados en la metafase I. Así que, antes de seguir adelante, examinemos con más detenimiento las diferencias entre la fijación de los cromosomas a los microtúbulos del huso en la mitosis, así como la fijación en la meiosis I. En primer lugar, en la mitosis los homólogos se fijan de forma independiente al huso. En la meiosis I los homólogos permanecen asociados entre sí mediante los quiasmas, y se fijan al huso como una unidad que contiene los homólogos materno y paterno. En segundo lugar, en la mitosis el cromosoma duplicado tiene dos cinetocoros en condiciones de fun-

MEIOSIS II



e) Profase II. Si los cromosomas se relajaron después de la telofase I, se condensan de nuevo. Los microtúbulos del huso se forman otra vez y se fijan a las cromátidas hermanas.

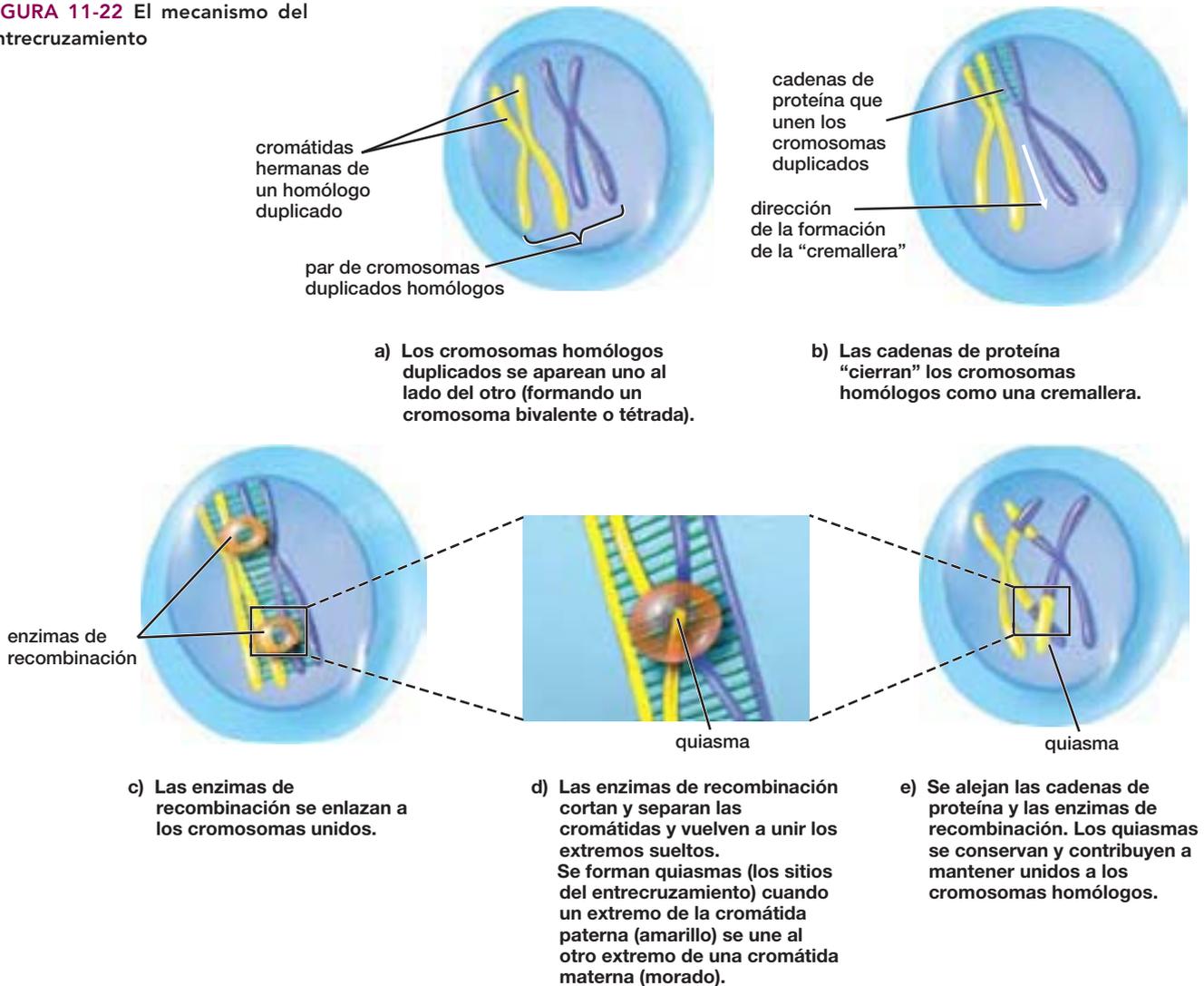
f) Metafase II. Los cromosomas duplicados se alinean a lo largo del ecuador, con las cromátidas hermanas de cada cromosoma unidas a microtúbulos del huso que llevan hacia polos opuestos.

g) Anafase II. Las cromátidas de los cromosomas duplicados se separan en cromosomas hijos no duplicados; una de las cromátidas hermanas se desplaza hacia cada uno de los polos.

h) Telofase II. Los cromosomas concluyen su desplazamiento hacia polos opuestos. Se forman de nuevo las envolturas nucleares y los cromosomas se despliegan una vez más (no se muestran aquí).

i) Cuatro células haploides. La citocinesis da origen a cuatro células haploides, cada una con un miembro de cada par de cromosomas homólogos (aquí se muestran en el estado condensado).

FIGURA 11-22 El mecanismo del entrecruzamiento



cionamiento, uno en cada cromátida hermana. Ambos cinetocoros se fijan a los microtúbulos del huso, de tal forma que cada cromátida hermana está unida a microtúbulos que tiran hacia polos opuestos (**FIGURA 11-23**).

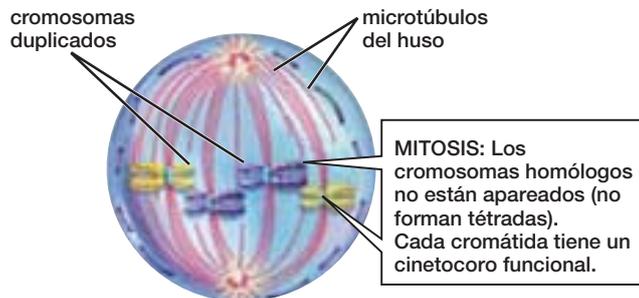


FIGURA 11-23 Cromosoma unido al huso en la mitosis

ran hacia el mismo polo. Sin embargo, los cromosomas de un par homólogo se unen a los microtúbulos del huso que tiran de ellos hacia polos opuestos (**FIGURA 11-24**).

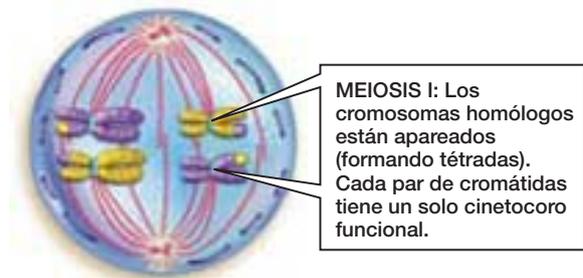


FIGURA 11-24 Cromosoma unido al huso en la meiosis I

En la meiosis I el cromosoma duplicado tiene un solo cinetocoro en condiciones de funcionamiento, por lo que ambas cromátidas hermanas se fijan a microtúbulos del huso que ti-

Estas diferencias de fijación explican lo que ocurre en la anafase. En la mitosis, las *cromátidas hermanas se separan* y se desplazan hacia polos opuestos; en cambio, en la meiosis I las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado perma-

necen unidas entre sí y se desplazan hacia el mismo polo; sin embargo, los *homólogos se separan* y se desplazan hacia polos opuestos.

En la *meiosis I* se determina aleatoriamente qué miembro del par de cromosomas homólogos “mira” hacia un polo determinado de la célula. El cromosoma materno puede “mirar” hacia el “norte” en el caso de ciertos pares, y hacia el “sur” en el de los demás. Dicha aleatoriedad (también conocida como *distribución independiente*), aunada a la recombinación genética debida al entrecruzamiento, explican la diversidad genética de las células haploides producidas por meiosis.

Durante la anafase I se separan los cromosomas homólogos

En la *anafase I* los cromosomas homólogos se separan unos de otros y son remolcados por su cinetocoro hacia polos opuestos de la célula (figura 11-21c). Uno de los cromosomas duplicados de un par homólogo (que aún se compone de dos cromátidas hermanas) se desplaza hacia un polo diferente de la célula que se divide. Al final de la anafase I, el grupo de cromosomas que está en cada uno de los polos contiene un miembro de cada par de cromosomas homólogos. Por lo tanto, cada uno de los grupos contiene el número haploide de cromosomas.

Durante la telofase I se forman dos grupos haploides de cromosomas duplicados

En la *telofase I* desaparecen los microtúbulos del huso. Por lo común, la citocinesis se lleva a cabo en esta fase (figura 11-21d) y la envoltura nuclear se reintegra. Casi siempre la telofase I es seguida inmediatamente por la meiosis II, con poca o ninguna intervención de la interfase. Es importante recordar que los cromosomas no se duplican entre la meiosis I y la meiosis II.

La meiosis II separa las cromátidas hermanas en cuatro núcleos hijos

Durante la meiosis II las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado se separan mediante un proceso que es prácticamente idéntico a la mitosis, aunque ocurre en células haploides. Durante la *profase II* se forman de nuevo los microtúbulos del huso (figura 11-21e). Los cromosomas duplicados se fijan individualmente a microtúbulos del huso, tal como lo hicieron en la mitosis. Cada cromátida contiene un cinetocoro en condiciones de funcionamiento, permitiendo así que cada cromátida hermana de un cromosoma duplicado se fije a microtúbulos del huso que se extienden hacia polos opuestos de la célula. Durante la *metafase II*, los cromosomas duplicados se alinean en el ecuador de la célula (figura 11-21f). Durante la *anafase II*, las cromátidas hermanas se separan y son remolcadas hacia polos opuestos (figura 11-21g). Con la *telofase II* y la citocinesis concluye la meiosis II: se forman de nuevo las envolturas nucleares, los cromosomas se relajan y adoptan su estado desplegado, y se divide el citoplasma (figura 11-21h). Por lo común, las dos células hijas producto de la meiosis I sufren la meiosis II, con lo cual se obtiene un total de cuatro células haploides a partir de la célula diploide progenitora original (figura 11-21i).

Ahora que ya hemos estudiado todos los procesos con detenimiento, examina la tabla 11-1 para repasar y comparar las divisiones celulares mitótica y meiótica.

11.7 ¿CUÁNDO OCURREN LA DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA Y MITÓTICA EN EL CICLO DE VIDA DE LOS EUKARIOTAS?

Los ciclos de vida de casi todos los organismos eucarióticos siguen un patrón general en común (FIGURA 11-25). Primero, durante el proceso de fertilización dos células haploides se fu-

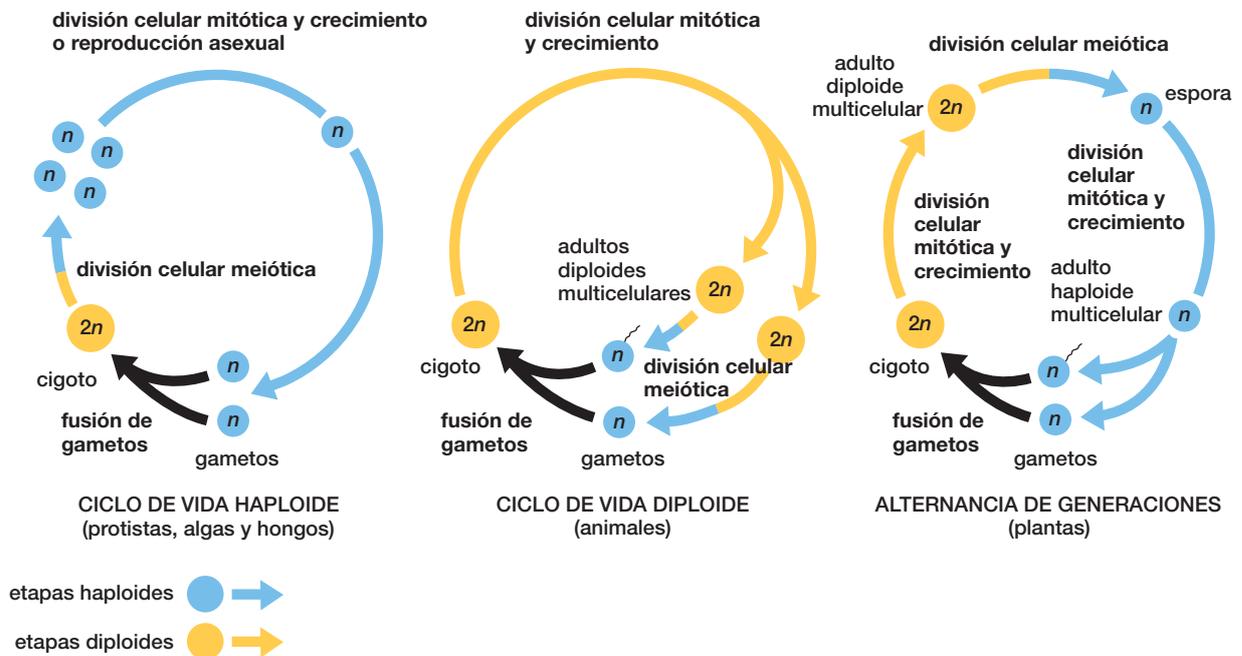
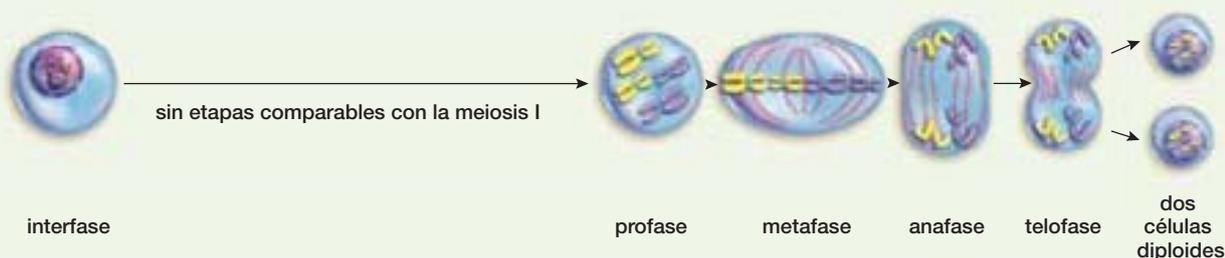
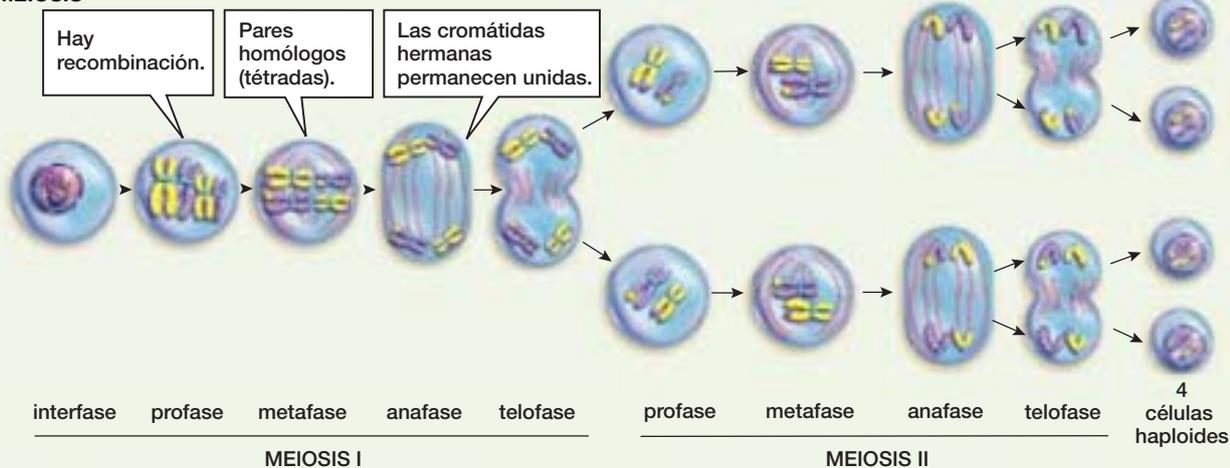


FIGURA 11-25 Los tres tipos principales de ciclos de vida eucarióticos

Tabla 11-1 Comparación entre las divisiones celulares mitótica y meiótica en células animales

Característica	División celular mitótica	División celular meiótica
Células en que ocurre	Células del cuerpo (somáticas)	Células que producen gametos
Número de cromosomas final	Diploide, $2n$; dos copias de cada tipo de cromosoma (pares homólogos)	Haploide, $1n$; un miembro de cada par homólogo
Número de células hijas	Dos, idénticas a las células progenitoras y entre sí	Cuatro, que contienen cromosomas que se vuelven a combinar debido a entrecruzamiento
Número de divisiones celulares por duplicación de DNA	Una	Dos
Función en animales	Desarrollo, crecimiento, reparación y mantenimiento de los tejidos; reproducción asexual	Producción de gametos para la reproducción sexual

MITOSIS**MEIOSIS**

En estos diagramas las fases comparables están alineadas. En ambas, meiosis y mitosis, los cromosomas se duplican durante la interfase. La meiosis I, con el apareamiento de cromosomas homólogos (formación de tetradas), la formación de quiasmas, intercambio de segmentos de cromosomas y separación de homólogos para formar núcleos haploides hijos, no tiene contraparte en la mitosis. Sin embargo, la meiosis II es similar a la mitosis.

sionan, con lo cual juntan los genes de dos organismos progenitores y dotan de nuevas combinaciones de genes a la célula diploide resultante. Segundo, en cierto punto del ciclo de vida ocurre la división celular meiótica y se originan las células haploides. Tercero, en otro punto, la división celular mitótica de células haploides o diploides, o de ambas, da como resultado el crecimiento de cuerpos multicelulares y la reproducción asexual.

Las diferencias aparentemente enormes entre los ciclos de vida de, por ejemplo, helechos y seres humanos, se deben a variaciones en tres aspectos: **1.** el intervalo entre la división celular meiótica y la fusión de las células haploides; **2.** en qué

momentos del ciclo de vida ocurren las divisiones celulares mitótica y meiótica; y **3.** las proporciones relativas del ciclo de vida que transcurren en los estados diploides y haploides. Estos aspectos de los ciclos de vida están interrelacionados y es conveniente que clasifiquemos los ciclos de vida según el predominio relativo de las etapas haploide o diploide.

En los ciclos de vida haploides, la mayoría del ciclo consta de células haploides

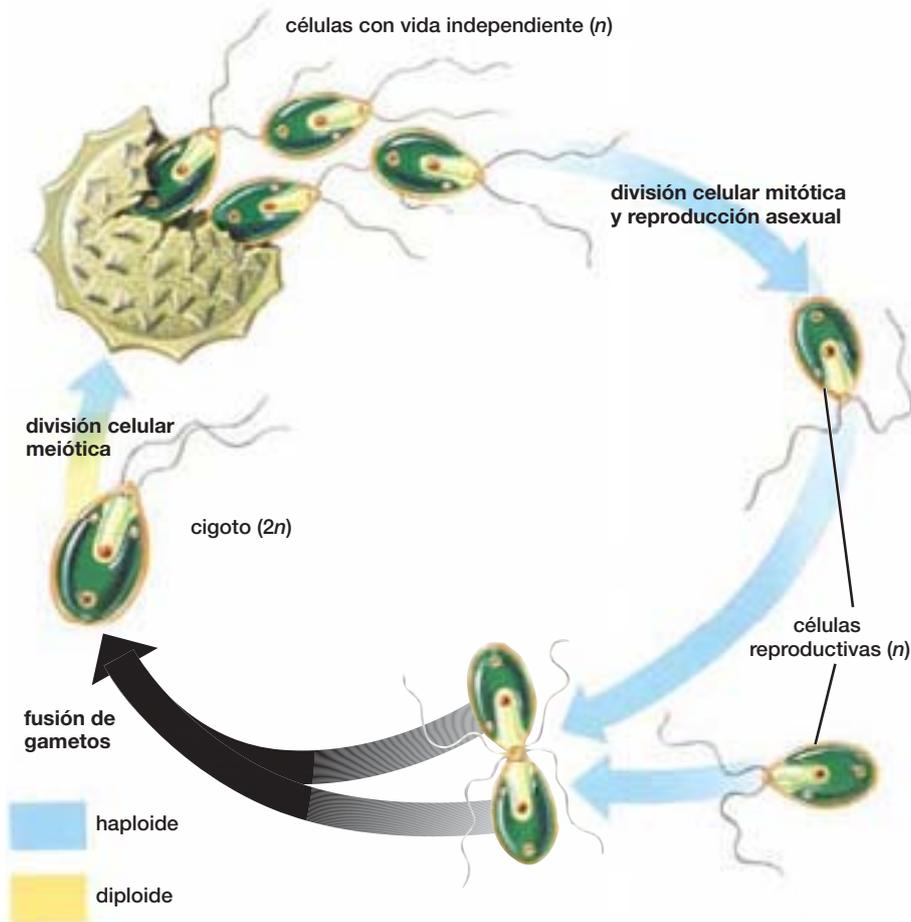


FIGURA 11-26). La reproducción asexual mediante división celular mitótica produce una población de células haploides idénticas. En ciertas condiciones ambientales, se producen células haploides “sexuales” especializadas. Se fusionan dos de tales células haploides sexuales y forman una célula diploide, la cual de inmediato sufre meiosis y vuelve a producir células haploides. En organismos con ciclos de vida haploides, nunca

FIGURA 11-26 El ciclo de vida del alga unicelular *Chlamydomonas*

La *Chlamydomonas* se reproduce asexualmente por división celular mitótica de células haploides. Cuando escasean los nutrientes, las células haploides especializadas (por lo general desde poblaciones genéticamente distintas) se fusionan para formar una célula diploide. Luego la división celular meiótica produce inmediatamente cuatro células haploides, comúnmente con diferentes composiciones genéticas que las demás cadenas progenitoras.

ocurre división celular mitótica en células diploides.

En los ciclos de vida diploides la mayoría del ciclo consiste en células diploides

La mayoría de los animales tienen ciclos de vida que son tan sólo lo contrario del ciclo haploide. Prácticamente el ciclo de vida animal completo transcurre en el estado diploide (figura 11-25 y **FIGURA 11-27**). Los gametos haploides (espermatozoides en machos y óvulos en las hembras) se forman por división celular meiótica y se fusionan para formar un óvulo fertilizado diploide: el cigoto, cuyo crecimiento y desarrollo hacia un organismo adulto es resultado de la división celular mitótica y de la diferenciación de células diploides.

En la alternancia del ciclo de vida de las generaciones, hay tanto etapas multicelulares haploides como diploides

En la alternancia del ciclo de vida de las generaciones, hay tanto etapas multicelulares haploides como diploides

El ciclo de vida de las plantas se denomina alternancia de generaciones, ya que incluye tanto formas corporales diploides multicelulares como haploides multicelulares. En el patrón común (figura 11-25c y **FIGURA 11-28**), un cuerpo diploide multicelular produce células haploides, llamadas esporas, por división celular meiótica. Tales esporas después sufren división celular mitótica y diferenciación de las células hijas, para producir una etapa haploide multicelular (la “generación haploide”).

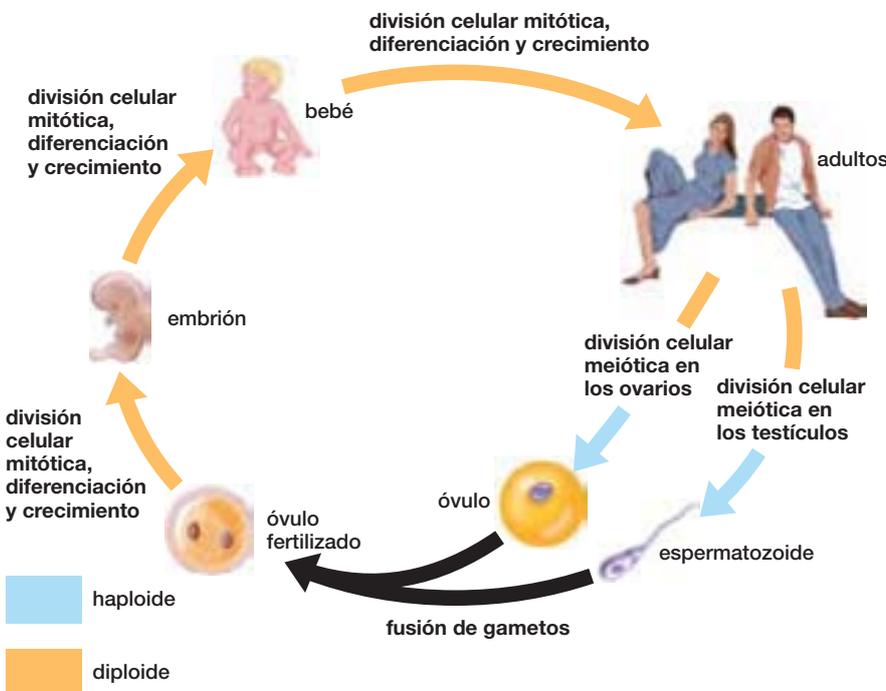
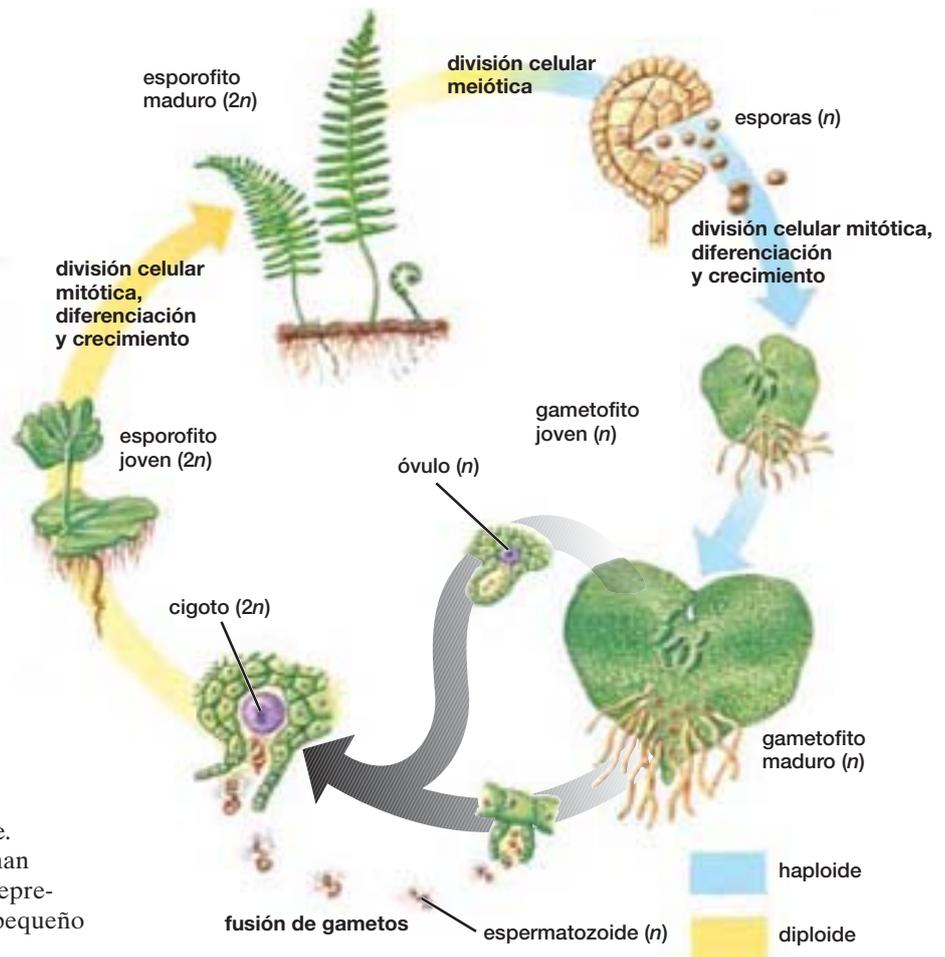


FIGURA 11-27 El ciclo de la vida humana. Mediante la división celular meiótica los dos sexos producen gametos (espermatozoides en los machos y óvulos en las hembras) que se fusionan para formar un cigoto diploide. La división celular mitótica y la diferenciación de las células hijas producen un embrión, un niño, y, a final de cuentas, un adulto maduro sexualmente. Las etapas haploides duran únicamente de unas cuantas horas a unos cuantos días; en tanto que las etapas diploides pueden subsistir durante un siglo.

FIGURA 11-28 Alternancia de generaciones en las plantas

En las plantas como este helecho, células especializadas en la etapa multicelular diploide sufren división celular meiótica para producir esporas haploides. Las esporas experimentan división celular mitótica y diferenciación de las células hijas para producir una etapa multicelular haploide. Tiempo después, quizá luego de varias semanas, algunas de estas células haploides se diferencian en espermatozoides y óvulos, los cuales a la vez se fusionan para formar un cigoto diploide. La división celular mitótica y la diferenciación una vez más producen una etapa multicelular diploide.



de”). En algún punto ciertas células se diferencian en gametos haploides. Después se fusionan dos gametos haploides para formar un cigoto diploide. Éste crece mediante división celular mitótica y se convierte en un cuerpo multicelular diploide (la “generación diploide”).

En las plantas “primitivas” como los helechos, tanto las etapas haploide y diploide son plantas con vida independiente. Sin embargo, las plantas fanerógamas han reducido las etapas haploides, y están representadas sólo por el grano de polen y un pequeño grupo de células en el ovario de la flor.

11.8 ¿DE QUÉ FORMA LA MEIOSIS Y LA REPRODUCCIÓN SEXUAL ORIGINAN VARIABILIDAD GENÉTICA?

La redistribución de homólogos crea combinaciones nuevas de cromosomas

La variabilidad genética entre los organismos es indispensable para la supervivencia y la reproducción en un ambiente que cambia y, por consiguiente, para la evolución. Las mutaciones que ocurren al azar a lo largo de millones de años son la fuente última de la variabilidad genética de las poblaciones de organismos que existen en la actualidad. Sin embargo, las mutaciones son acontecimientos que rara vez ocurren. Por ello la variabilidad genética de una generación a la siguiente depende casi siempre de la meiosis y de la reproducción sexual.

¿Cómo crea diversidad genética la meiosis? Uno de los mecanismos es la distribución aleatoria de homólogos maternos y paternos a las células hijas durante la meiosis I. Recuerda que en la metafase I los homólogos apareados (tétradas) se alinean en el ecuador de la célula. En cada par de homólogos, el cromosoma materno “mira” hacia uno de los polos, y el cromosoma paterno, hacia el polo opuesto; sin embargo, cuál de los homólogos “mira” hacia qué polo es un hecho que se determina aleatoriamente.

Consideremos ahora la meiosis en los mosquitos, que tienen tres pares de cromosomas homólogos ($n = 3$, $2n = 6$). Para mayor claridad, representaremos estos cromosomas como grande, mediano y pequeño. Para identificar los homólogos, mostraremos los cromosomas maternos en amarillo, y los cro-

mosomas paternos en morado. En la metafase I, los cromosomas pueden alinearse con arreglo a cuatro configuraciones (FIGURA 11-29).



FIGURA 11-29 Posible arreglo de cromosomas en la metafase de la meiosis

Por lo tanto, la anafase I produce ocho conjuntos posibles de cromosomas ($2^3 = 8$), como se muestra en la FIGURA 11-30.

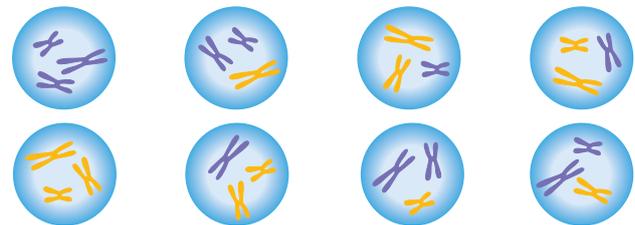


FIGURA 11-30 Posible conjunto de cromosomas luego de la meiosis I

Cuando cada uno de estos grupos de cromosomas sufren la meiosis II producen dos gametos. Por tanto, un solo mosquito, con tres pares de cromosomas homólogos, produce gametos con ocho juegos de cromosomas distintos. Un solo ser humano, con 23 pares de cromosomas homólogos, en teo-

ría puede producir gametos con más de 8 millones (2^{23}) de combinaciones distintas de cromosomas paternos y maternos.

El entrecruzamiento crea cromosomas con combinaciones nuevas de genes

Además de la variación genética producto de la distribución aleatoria de los cromosomas de los progenitores, el entrecruzamiento durante la meiosis produce cromosomas con combinaciones de alelos que difieren de las de cualquiera de los progenitores. De hecho, es posible que estas nuevas combinaciones no hayan existido antes, debido a que los cromosomas homólogos se entrecruzan en puntos nuevos y diferentes en cada división meiótica. En los seres humanos, entonces, aunque uno de 8 millones de gametos debería tener la misma combinación de cromosomas paternos y maternos, en realidad ninguno de tales cromosomas será puramente maternal o paternal. Aun cuando un hombre produce cerca de 100 millones de espermatozoides diariamente, tal vez nunca produzca dos que tengan exactamente las mismas combinaciones de alelos. En esencia, cada óvulo y cada espermatozoide son genéticamente únicos.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

¿QUÉ TANTO VALE LA PENA UN BUEN BRONCEADO?



Cuando los rayos ultravioleta (UV) de la luz solar penetran la piel, pueden alterar las bases del DNA, provocando mutaciones en los oncogenes o genes supresores de tumores. Tales mutaciones pueden ocasionar alguno de los tres tipos comunes de cáncer de piel, y cada uno implica un tipo de célula diferente: carcinoma basocelular, carcinoma de las células espinales y melanoma. Aproximadamente 80 por ciento de los cánceres de piel son carcinomas basocelulares, 16 por ciento son carcinomas de las células espinales y 4 por ciento son melanomas. Como sucede con los cánceres, se requieren diversas mutaciones para permitir la multiplicación no regulada. Tanto en los carcinomas basocelulares como en los de las células espinales, una de estas mutaciones ocurre en el gen para la proteína p53, la proteína supresora de tumores que interrumpe la división celular o que incluso mata las células si tienen daños en su DNA. La luz ultravioleta con frecuencia provoca mutaciones en el gen para la proteína p53, de manera que la proteína permite la división aun en las células con otras mutaciones diversas, permitiendo así la formación de un cáncer. Por fortuna los carcinomas basocelulares y los de las células espinales suelen crecer lentamente y no invadir partes distantes del cuerpo muy rápidamente.

No ocurre lo mismo con el melanoma. Aunque es mucho menos común que otros dos tipos de cánceres de la piel, el melanoma tiene mayores probabilidades de extenderse a otros tejidos y causar la muerte. Los melanomas son cánceres de las células de pigmento en la piel. Cerca de un tercio de los melanomas crecen a partir de lunares preexistentes; aunque aproximadamente dos tercios se inician de otra manera en piel de apariencia normal. Por lo general, los melanomas tienen diversas mutaciones que con frecuencia son originadas por la luz UV. Algunas de esas mutaciones estimulan la síntesis de las proteínas ciclinas, las cuales estimulan a las quinasas dependientes de ciclina que fosforilan la proteína Rb que, a la vez, permite que una célula pase por el punto de control de G_1 a S, que duplique su DNA y que se divida (FIGURA 11-31).

De pequeña Raquel tenía muchas quemaduras de sol, de manera que triplica el riesgo de desarrollar un melanoma. Las personas con piel oscura, la cual se quema con menor facilidad, tiene aproximadamente 15 veces menos probabilidades de desarrollar melanomas, aunque no están totalmente protegidas. Puesto que su melanoma fue detectado a tiempo, el pronóstico médico para la recuperación total de Raquel es optimista.

Tú puedes aprender a detectar melanomas potenciales antes de que se vuelvan

mortales, ya que prácticamente todos los melanomas se desarrollan a partir de lunares preexistentes o empiezan como una mancha oscura en la piel que parece como si se estuviera formando un nuevo lunar. Reconocer un posible melanoma es tan sencillo como seguir unas instrucciones "ABCD": Examina tus lunares buscando **A**simetrías, **B**ordes o **C**olores irregulares, y un **D**íámetro más grande que la goma para borrar de un lápiz. Visita el sitio Web de este libro para conocer algunos consejos que te permitan reconocer posibles melanomas y haz que cualquier mancha sospechosa sea examinada a la brevedad por un médico.

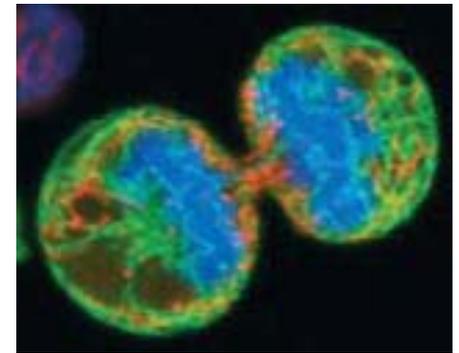


FIGURA 11-31 División de células del melanoma

REPASO DEL CAPÍTULO

RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

11.1 ¿Cuál es la función de la reproducción celular en la vida de células individuales y de organismos completos?

El ciclo celular procariótico consiste en crecimiento, duplicación de DNA y división por fisión binaria. El ciclo celular eucariótico

consta de la interfase y la división celular. Durante la interfase la célula crece y duplica sus cromosomas. La interfase se divide en G_1 (fase de crecimiento 1), S (síntesis de DNA) y G_2 (fase de crecimiento 2). Durante G_1 , algunas células pueden abandonar el ciclo celular para entrar en un estado donde no hay división,

llamado G_0 . Las células pueden permanecer en G_0 de forma permanente, o bien, ser inducidas a entrar de nuevo en el ciclo celular. Las células eucarióticas se pueden dividir mediante división celular mitótica o meiótica.

La división celular mitótica consiste en dos procesos: **1. mitosis** (división nuclear) y **2. citocinesis** (división citoplásmica). La mitosis distribuye una copia de cada cromosoma a dos núcleos individuales, y después la citocinesis encierra cada núcleo en una célula individual, produciendo así dos células hijas genéticamente idénticas. La división celular mitótica de un óvulo fertilizado produce células genéticamente idénticas que crecen y se diferencian como un embrión y, a final de cuentas, como un adulto. La división celular mitótica también mantiene los tejidos corporales y repara el daño en algunos órganos. La reproducción asexual se basa en la división celular mitótica, cuyo resultado es la formación de clones que son genéticamente idénticos a su progenitor.

La división celular meiótica produce células haploides, las cuales tienen sólo la mitad del DNA de su progenitor. La fusión de gametos haploides crea un óvulo fertilizado que tiene una composición genética diferente de ambos progenitores y que después crece y se desarrolla mediante división celular mitótica.

11.2 ¿Cómo se organiza el DNA en los cromosomas de las células eucarióticas?

Cada uno de los cromosomas de una célula eucariótica se compone de una molécula de DNA y proteínas que organizan el DNA. Durante el crecimiento celular, los cromosomas se hallan desplegados y son accesibles para usarse por las enzimas que leen sus instrucciones genéticas. Durante la división celular los cromosomas se condensan en estructuras cortas y delgadas. Comúnmente, las células eucarióticas contienen pares de cromosomas llamados homólogos, cuya apariencia es prácticamente idéntica porque contienen los mismos genes con secuencias de nucleótidos similares. Las células con pares de cromosomas homólogos son diploides. En tanto que las células con un solo miembro de cada par de cromosomas son haploides.

11.3 ¿Cómo se reproducen las células por división celular mitótica?

Los cromosomas se duplican durante la interfase, antes de la mitosis. Las dos copias idénticas, llamadas cromátidas, permanecen unidas entre sí por el centrómero durante las primeras etapas de la mitosis. Ésta comprende cuatro fases (véase la figura 11-10), generalmente seguidas por la citocinesis:

- 1. Profase:** La membrana nuclear se empieza a desintegrar, los cromosomas se condensan y sus cinetocoros se fijan en los microtúbulos del huso que se forman en esta etapa.
- 2. Metafase:** Los cromosomas se desplazan hacia el ecuador de la célula.
- 3. Anafase:** Las dos cromátidas de cada cromosoma duplicado se separan y se desplazan a lo largo de los microtúbulos del huso hacia polos opuestos de la célula.
- 4. Telofase:** Los cromosomas se relajan y adoptan su estado desplegado, y se forman de nuevo las envolturas nucleares en torno a cada núcleo hijo nuevo.
- 5. Citocinesis:** Normalmente la citocinesis se lleva a cabo al terminar la telofase y divide el citoplasma en mitades aproximadamente iguales, cada una con un núcleo en su interior. En las células animales un anillo de microfilamentos constriñe la membrana plasmática a lo largo del ecuador. En las células vegetales se forma una nueva membrana plasmática, a lo largo del ecuador, mediante la fusión de vesículas producidas por el aparato de Golgi.

[Web tutorial 11.1 Mitosis](#)

11.4 ¿Cómo se controla el ciclo celular?

Las interacciones complejas entre muchas proteínas, en especial las ciclinas y las quinasas dependientes de ciclina, impulsan el ciclo celular. Hay tres puntos de control importantes a través de los cuales se regula el avance por el ciclo celular: entre G_1 y S, entre G_2 y la mitosis, y entre la metafase y la anafase.

11.5 ¿Por qué tantos organismos se reproducen sexualmente?

Las diferencias genéticas entre los organismos dan origen a mutaciones. Las mutaciones que se conservan en una especie producen formas diferentes de genes llamadas alelos. Los alelos de los diferentes individuos de una especie se combinan en la progenie mediante la reproducción sexual, crean una variación entre los descendientes y mejoran potencialmente las probabilidades de supervivencia y reproducción.

11.6 ¿La división celular meiótica cómo produce células haploides?

La meiosis separa los cromosomas homólogos y produce células haploides con un solo cromosoma homólogo de cada par. Durante la interfase, antes de la meiosis, se duplican los cromosomas. La célula sufre luego dos divisiones celulares especializadas — la meiosis I y la meiosis II — para producir cuatro células hijas haploides.

Meiosis I: Durante la profase I los cromosomas duplicados homólogos (tétrada), cada uno compuesto de dos cromátidas, se aparean e intercambian partes entrecruzándose. Durante la metafase I los homólogos (las tétradas) se desplazan juntos, como par, hacia el ecuador de la célula, con cada miembro del par “mirando” hacia polos opuestos de la célula. Los cromosomas homólogos se separan durante la anafase I, y en el transcurso de la telofase I se forman dos núcleos. Cada núcleo hijo recibe un solo miembro de cada par de cromosomas homólogos y es por ello haploide. Las cromátidas hermanas permanecen unidas entre sí durante toda la meiosis I.

Meiosis II: Por lo general, la meiosis II se lleva a cabo en ambos núcleos hijos y es semejante a la mitosis de una célula haploide. Los cromosomas duplicados se desplazan hacia el ecuador de la célula durante la metafase II. Las dos cromátidas de cada cromosoma se separan y se desplazan hacia polos opuestos de la célula durante la anafase II. Esta segunda división produce cuatro núcleos haploides. La citocinesis se lleva a cabo normalmente durante la telofase II, o poco tiempo después, y produce cuatro células haploides.

[Web tutorial 11.2 Meiosis](#)

[Web tutorial 11.3 Comparación entre mitosis o meiosis](#)

11.7 ¿Cuándo ocurren la división celular meiótica y mitótica en el ciclo de vida de los eucariotas?

La mayoría de los ciclos de vida eucarióticos constan de tres partes: **1.** La reproducción sexual combina gametos haploides para formar una célula diploide. **2.** En algún punto del ciclo de vida las células diploides sufren división celular meiótica para producir células haploides. **3.** En algún punto en el ciclo de vida la mitosis de una célula haploide, de una diploide o de ambas, da como resultado el crecimiento de cuerpos multicelulares. El momento en que se presenta esta etapa, y la proporción del ciclo de vida que se ocupa en cada etapa, varían considerablemente entre las diferentes especies.

[Web tutorial 11.4 El ciclo de la vida humana](#)

11.8 ¿De qué forma la meiosis y la reproducción sexual originan variabilidad genética?

TÉRMINOS CLAVE

alelo pág. 207	cromosoma pág. 195	fiisión binaria pág. 193	placa celular pág. 200
anafase pág. 200	cromosoma duplicado pág. 197	gameto pág. 195	poliploide pág. 199
autosoma pág. 197	cromosoma sexual pág. 197	haploide pág. 198	profase pág. 200
cariotipo pág. 197	diferenciación pág. 195	homólogo pág. 197	punto de control pág. 204
centríolo pág. 200	diploide pág. 197	interfase pág. 194	quiasma pág. 211
centrómero pág. 196	división celular pág. 194	locus pág. 196	recombinación pág. 211
ciclo celular pág. 192	división celular meiótica pág. 195	meiosis pág. 195	reproducción asexual pág. 192
cinetocoro pág. 200	división celular mitótica pág. 195	metafase pág. 200	reproducción sexual pág. 195
citocinesis pág. 195	entrecruzamiento pág. 211	microtúbulo del huso pág. 200	telofase pág. 200
clon pág. 202		mitosis pág. 195	telómero pág. 196
clonación pág. 202		nucleosoma pág. 196	tétrada pág. 210
cromátida pág. 197			

RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Elabora un diagrama del ciclo celular eucariótico y descríbelo. Menciona las diversas fases y describe de forma breve los eventos que se producen en cada una.
2. Define *mitosis* y *citocinesis*. ¿Qué cambios de estructura celular se producen cuando no se lleva a cabo la citocinesis después de la mitosis?
3. Representa en un diagrama las etapas de la mitosis. ¿Cómo asegura la mitosis que cada núcleo hijo reciba un conjunto completo de cromosomas?
4. Define los siguientes términos: *cromosoma homólogo*, *centrómero*, *cinetocoro*, *cromátida*, *diploide*, *haploide*.
5. Describe y compara el proceso de citocinesis en las células animales y en las células vegetales.
6. ¿Cómo se controla el ciclo celular? ¿Por qué es fundamental que las células no avancen sin regulación por el ciclo celular?
7. Representa en un diagrama los eventos de la meiosis. ¿En qué etapa se separan los cromosomas homólogos?
8. Describe el apareamiento de homólogos y el entrecruzamiento. ¿En qué etapa de la meiosis se llevan a cabo? Menciona dos funciones de los quiasmas.
9. ¿En qué aspectos se asemejan la mitosis y la meiosis? ¿En qué difieren?
10. Describe los tres tipos principales del ciclo de vida eucariótico. ¿Cuándo ocurren las divisiones celulares mitótica y meiótica en cada uno?
11. Describe cómo contribuye la meiosis a la variabilidad genética. Si un animal tuviese un número haploide de 2 (ningún cromosoma sexual), ¿cuántos tipos genéticamente diferentes de gametos produciría? (Supón que no hay entrecruzamiento.) ¿Y si tuviera un número haploide de 5?

APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. La mayoría de las neuronas del sistema nervioso central del ser humano adulto, al igual que las células del músculo cardíaco, permanecen en la fase G₀ de la interfase. En cambio, las células que recubren el interior del intestino delgado se dividen frecuentemente. Analiza esta diferencia en términos de por qué son tan peligrosos los daños que sufren las células del sistema nervioso y del músculo cardíaco (como los causados por un accidente cerebrovascular o un ataque cardíaco). ¿Qué podría ocurrirle a tejidos como los de la pared intestinal, si algún trastorno bloqueara la división celular mitótica en todas las células del organismo?
2. Las células cancerosas se dividen sin control. Entre los efectos colaterales de la quimioterapia y de la radioterapia que se aplican

para combatir los cánceres están la pérdida del cabello y de la mucosa gastrointestinal, lo cual provoca fuertes náuseas. Observa que las células de los folículos pilosos y de la mucosa intestinal se dividen frecuentemente. ¿Qué deduces acerca de los mecanismos de estos tratamientos? ¿Qué buscarías en una terapia mejorada contra el cáncer?

3. Ciertas especies animales se reproducen ya sea asexual o sexualmente, según las condiciones ambientales. La reproducción asexual tiende a darse en ambientes favorables y estables; mientras que la reproducción sexual es más común en circunstancias inestables o desfavorables. Comenta acerca de las ventajas o las desventajas de la reproducción tanto sexual como asexual.

PARA MAYOR INFORMACIÓN

Axtman, K. "Quietly, Animal Cloning Speeds Onward". *Christian Science Monitor*, 23 de octubre de 2001. Un análisis de los éxitos y fracasos de la clonación de mamíferos.

Gibbe, W. W. "Untangling the Roots of Cancer". *Scientific American*, julio de 2003. Células cancerosas surgen por diversos mecanismos. Muchas implican mutaciones en las moléculas que controlan el ciclo de la célula.

Grant, M. C. "The Trembling Giant". *Discover*, octubre de 1993. Los álamos son verdaderos individuos, pues enormes, se originan lentamente a partir de las raíces del árbol parental y son potencialmente inmortales.

Lanza, R. P., Dresser, B. L. y Damián, P. "Cloning Noah's Ark". *Scientific American*

peligro de extinción podría representar una esperanza para evitar esta última.

Leutwyler, K. "Turning Back the Strands of Time". *Scientific American (Explorations)*, 2 de febrero de 1998. Una breve explicación de los telómeros, las regiones de DNA que se repiten en los extremos de los cromosomas.

Travis, J. "A fantastical Experiment". *Science News*, 5 de abril de 1997. Una clara descripción de la clonación de la oveja Dolly y algunas de sus implicaciones.

Wilmot, I. "Cloning for Medicine". *Scientific American*, diciembre de 1998. Una explicación de por qué los experimentos de clonación podrían tener aplicaciones médicas.