

10 EL NÚCLEO Y LA DIVISIÓN CELULAR

La constancia del núcleo como una estructura celular fue establecida por Brown en 1830. En la actualidad hay que añadir que esto es así sólo en las células eucarióticas.

EL NÚCLEO INTERFÁSICO

Forma, número y tamaño

Su forma es variable dependiendo del tipo celular y del momento de su ciclo.

Puede tener entre 5 y 25 μm de diámetro. Su tamaño varía durante el ciclo celular, siendo mayor antes de la división.

Aunque el tamaño del núcleo varíe, la relación entre el volumen nuclear y el volumen citoplasmático permanece bastante constante. Cuando se altera esta relación, es que la célula va a comenzar una nueva división. No obstante, durante la embriogénesis se eleva la relación nucleoplasmática.

El número también es variable. Normalmente existe un núcleo por célula, aunque existen células binucleadas y plurinucleadas, como los plasmodios (originados por división del núcleo y no del citoplasma) y los sincitios (fusión de células).

Su posición es también variable aunque característica de cada tipo celular.

Envoltura nuclear

La envoltura nuclear es una doble membrana que aparece, durante la interfase, en todas las células eucarióticas separando el material genético del citoplasma. Deriva del retículo endoplasmático.

Estructura y composición.

La membrana externa se continua en ocasiones con el RE y puede presentar ribosomas adosados en su cara citosólica. Entre las dos membranas existe un espacio perinuclear (normalmente 10-15 nm)

La membrana interna, en su cara nucleoplásmica, está asociada a un material electrodenso de naturaleza proteica que recibe el nombre de lámina fibrosa o corteza nuclear.

Poros nucleares

En algunas zonas las membranas se fusionan formando poros nucleares (40-100 nm). Asociados a los poros aparecen una serie de subunidades proteicas constituyendo el complejo de poro. Los complejos de poro controlan el intercambio de sustancias entre el núcleo y el citoplasma

Carioplasma o nucleoplasma.

Líquido semejante al hialoplasma que rellena el interior del núcleo.

Contiene gran cantidad de nucleótidos y enzimas que intervienen en la replicación del ADN y en la transcripción de los ARNm.

Inmersa en esta matriz existe una red proteica tridimensional que sirve de lugar de anclaje a la cromatina y al nucléolo.

La cromatina

La cromatina es un complejo de nucleoproteínas que se encuentra disperso en el carioplasma y contiene toda la información genética de las células eucarióticas. Al microscopio óptico presenta una estructura granular, aparentemente amorfa. Recibe este nombre por su gran capacidad de fijar colorantes básicos.

Está constituida por ADN y proteínas. Las proteínas son de dos tipos: histonas (H1, H2A, H2B, H3 y H4) y proteínas no histónicas (actina, tubulinas y miosina) que tienen importancia en la condensación de la cromatina y en el movimiento de los cromosomas.

El nucleosoma está formado por un octámero de histonas (dos copias de cada una de las H2A, H2B, H3 y H4) y 200 pares de bases de ADN (140 rodeando el octámero y 60 forman el ADN ligador). La sucesión de nucleosomas constituye el denominado collar de perlas.

El collar de perlas sufre un mayor grado de enrollamiento formando la fibra de 30 nm en la que la histona H1 sirve de unión entre los nucleosomas próximos (solenoide).

En el núcleo interfásico se distinguen dos tipos de cromatina:

- La eucromatina es la forma más abundante en la interfase. Se trata de cromatina en estado laxo en la cual se produce la replicación del ADN y la transcripción de los genes (se forman ARN mensajeros).
- La heterocromatina presenta el mayor grado de empaquetamiento, con el fin de que su ADN no se transcriba; es inactiva. Presenta dos modalidades:

Heterocromatina constitutiva, que aparece condensada en todas las células del organismo por lo que no se transcribe nunca.

Heterocromatina facultativa, que comprende zonas distintas en las diferentes células. Representa el conjunto de genes que se inactivan específicamente durante la diferenciación celular.

El nucléolo.

Es el lugar donde se efectúa la síntesis de los ARNr y el empaquetamiento de las subunidades ribosomales.

Durante la mitosis desaparece, pero al finalizar se reorganizan junto a los organizadores nucleolares (regiones específicas de ciertos cromosomas).

Cuando la célula va a dividirse, el núcleo sufre una serie de transformaciones muy llamativas: la membrana nuclear desaparece, se desorganizan los nucléolos y la cromatina se condensa formando los cromosomas.

Número

El número de cromosomas es constante para cada especie. Todas las células de un organismo, excepto las reproductoras en algunos casos, tienen el mismo número de cromosomas.

Habitualmente, en los organismos que se reproducen sexualmente, cada individuo posee dos juegos de cromosomas semejantes, recibidos de cada uno de sus progenitores. Debido a esto, los cromosomas pueden asociarse por parejas que poseen la misma secuencia de genes –aunque no la misma información hereditaria– denominados cromosomas homólogos.

Las células u organismos que poseen dos juegos completos de cromosomas se denominan diploides. Si poseen un solo juego de cromosomas son haploides y poliploides si tienen más de dos juegos (triploides, tetraploides,...). Frecuentemente las células somáticas de un organismo son diploides y los gametos haploides.

El conjunto de las características morfológicas externas de los cromosomas de una especie se conoce como cariotipo. La representación gráfica de las parejas de cromosomas homólogos dispuestas ordenadamente recibe el nombre de idiograma.

Los cromosomas pueden ser somáticos (autosomas) o sexuales (heterocromosomas).

Estructura de un cromosoma metafásico

El cromosoma está formado por un esqueleto de proteínas no histónicas al cual se adhieren las fibras de cromatina de 30 nm formando bucles.

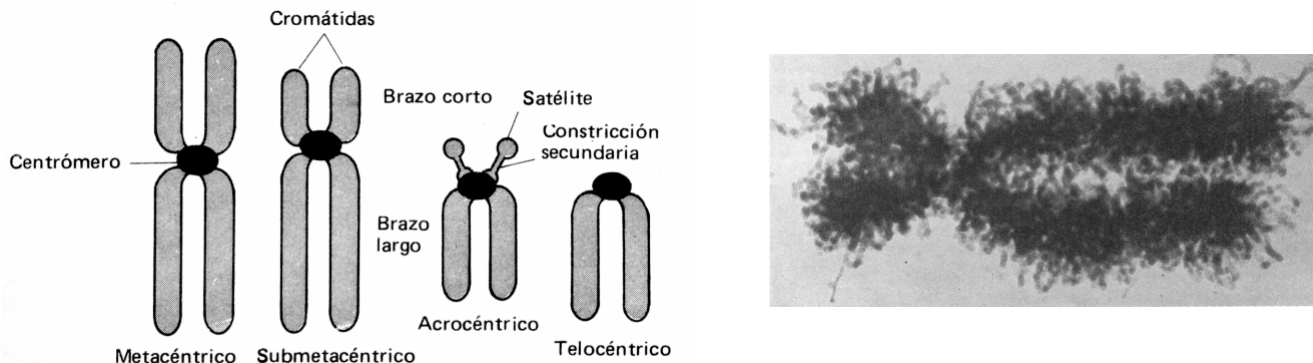
Cada cromosoma está constituido por dos estructuras simétricas, formada cada una de ellas por una sola molécula de ADN, denominadas cromátidas.

Las dos cromátidas de un cromosoma son idénticas entre sí y se unen en una zona adelgazada (constricción primaria) denominada centrómero.

En el centrómero existe una estructura denominada cinetocoro que sirve de anclaje a las fibras del huso mitótico.

Cada uno de los brazos en que quedan divididas las cromátidas puede presentar otras constricciones secundarias, a veces relacionadas con los organizadores nucleolares.

La zona terminal de cada cromátida se denomina telómero y posee una secuencia especializada de ADN necesaria para la replicación y estabilidad del cromosoma.



Morfología

Según la posición del centrómero los cromosomas se clasifican en: Metacéntricos, submetacéntricos, acrocéntricos y telocéntricos.

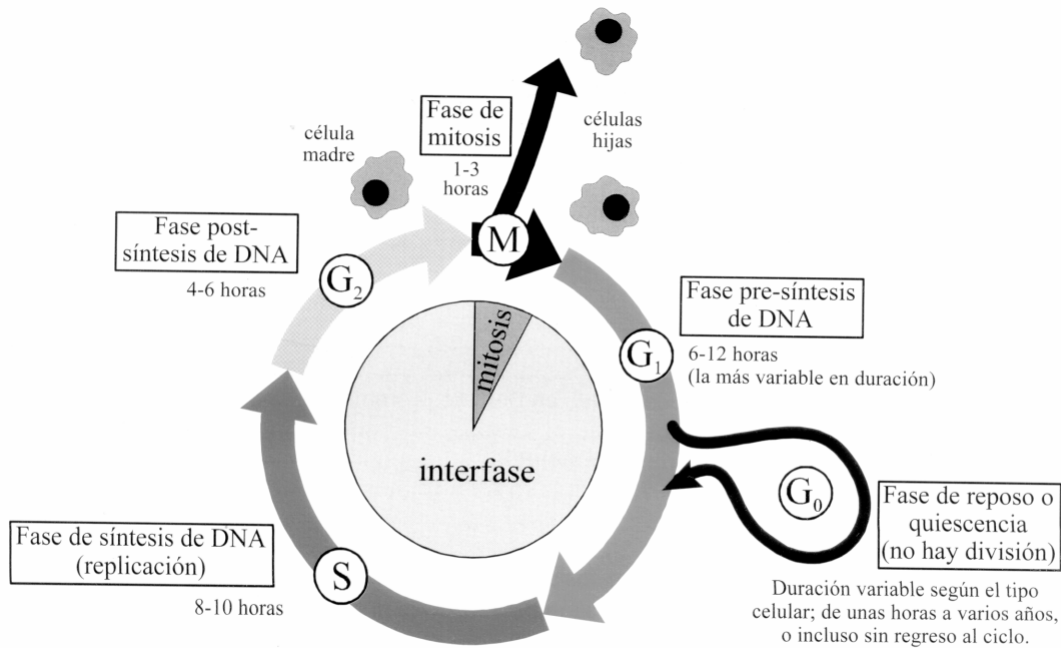
EL CICLO CELULAR

En el ciclo vital de una célula se pueden distinguir básicamente dos periodos: la interfase (periodo de no división) y la mitosis (división celular). La duración de este ciclo varía mucho de un tipo celular a otro. Los tiempos que figuran a continuación corresponden a células de mamífero en cultivo, con un periodo generacional de 16 horas.

Interfase (15 H)

Es un periodo de crecimiento celular y duplicación del ADN. Se subdivide en:

- **Periodo G₁** (5 h): periodo comprendido entre el final de la mitosis y el comienzo de la síntesis del ADN. Cuando una célula deja de dividirse, se detiene en un punto específico de G₁ y sale del ciclo en el periodo llamado G₀, superado este punto la célula se divide irremisiblemente. Algunas células quedarán permanentemente en el periodo G₀, otras, en cambio, pueden salir de este punto y volver a dividirse.
- **Periodo S** (7 h): periodo de duplicación del ADN. En este periodo no hay transcripción.
- **Periodo G₂** (3 h): periodo comprendido entre el final de la síntesis del ADN y el comienzo de la mitosis. Durante esta fase se sintetizan las proteínas y otros componentes necesarios para la mitosis, así como los factores que determinan la condensación de la cromatina.



Mitosis (1 h)

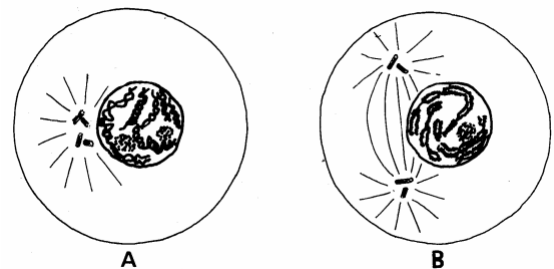
Es un proceso complejo que garantiza la separación del material genético y el resto de los componentes celulares en dos partes iguales. La mitosis incluye dos procesos: la cariocinesis (división del núcleo) y citocinesis (división del citoplasma), que ocurre cuando se ha completado la primera.

Aunque se trata de un proceso continuo, para facilitar su estudio se divide en las siguientes etapas:

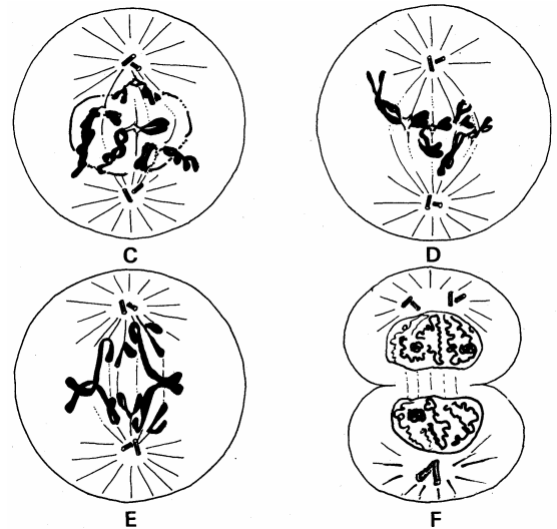
- **Profase:** Los filamentos (fibras de ADN) que forman la cromatina del núcleo van acortándose a la vez que engrosan por lo que los cromosomas se van haciendo cada vez más patentes pudiendo observarse cada uno formado por dos cromátidas. En el citoplasma los dos pares de centriolos empiezan a separarse y entre ellos se forman las fibras que constituirán el huso acromático. El desarrollo del huso coincide con la desaparición de los nucléolos y de la membrana nuclear. En las células vegetales, al no existir centriolos, el huso se forma independientemente de ellos y la mitosis se denomina anastral (por carecer de áster, estructura formada por los centriolos y las fibras que los rodean).
- **Metafase:** El huso acromático está totalmente formado y los cromosomas, ya perfectamente individualizados, se sitúan en la zona central de la célula constituyendo la placa ecuatorial. Algunas fibras del huso se encuentran unidas al centrómero de los cromosomas por una estructura denominada cinetocoro.
- **Anafase:** Las fibras del huso se acortan y tiran de los cromosomas hacia los extremos de la célula, de tal manera que cada uno se divide en sus dos cromátidas dirigiéndose cada una, precedida por el centrómero, hacia un polo de la célula.
- **Telofase:** Cuando los cromosomas alcanzan los polos de la célula se inicia un proceso semejante a la profase pero en sentido inverso. Los cromosomas empiezan a desenrollarse y cada masa de cromatina resultante se rodea de segmentos discontinuos de envoltura nuclear que posteriormente se fusionarán. Los nucléolos aparecen en las fases finales a nivel de los organizadores nucleolares. Simultáneamente se produce la citocinesis, es decir, la separación del citoplasma en dos partes iguales. En las células animales la citocinesis ocurre por una constricción en la zona ecuatorial. En las células vegetales, debido a la existencia de la pared celular, el proceso es más complejo y se produce a partir de una estructura denominada fragmoplasto que comprende microtúbulos del huso y algunas vesículas derivadas del aparato de Golgi.

Esquema general de la mitosis

- Profase**, que muestra a los cromosomas como delgados filamentos y a los nucléolos, mientras que en el citoplasma se encuentra el áster con los pares de centriolos.
- Una etapa más avanzada de la profase, en la que los cromosomas se han acortado y muestran la constricción primaria con el centrómero, y en el citoplasma la formación del huso entre los ásteres.



- C. Profase tardía o **prometafase** en la que se desintegra la envoltura nuclear y los cromosomas quedan adheridos a las fibras del huso.
- D. **Metafase**, con los cromosomas dispuestos en el plano ecuatorial.
- E. **Anafase**: los cromosomas hijos se mueven hacia los polos precedidos por los centrómeros.
- F. **Telofase**: los núcleos hijos se encuentran en el proceso de reconstitución y ha comenzado la citocinesis.



Meiosis y ciclos biológicos

La meiosis es un proceso de división celular que tiene por objeto formar células con la mitad de cromosomas que la célula madre. Tiene lugar en todos los ciclos biológicos de los organismos con reproducción sexual, de forma que se consigue mantener constante el número de cromosomas de generación en generación.

La meiosis consta de dos divisiones consecutivas. En la primera división meiótica una célula diploide forma dos células haploides, cada una de las cuales formará otras dos células haploides en la segunda división meiótica. En cada una de estas dos divisiones se suceden las mismas fases: profase, metafase, anafase y telofase.

La **primera división meiótica** es larga, y en ella suceden los dos procesos básicos de la meiosis: la **recombinación del material hereditario** y la **reducción cromosómica**. En la profase I suelen distinguirse cinco subfases: leptotene, Zigotene, paquitene, diplotene y diacinesis.

En el estadio de leptotene los cromosomas se hacen visibles. Los filamentos de ADN, previamente duplicados, comienzan a condensarse, lo que da lugar a cromosomas formados por dos cromátidas.

La fase de zigotene se inicia con el emparejamiento de los cromosomas homólogos. Cada cromosoma se apareja longitudinalmente, gen a gen, con su homólogo correspondiente. Este proceso se conoce como sinapsis, y los elementos resultantes, formados por cuatro cromátidas se denominan tétradas.

En la paquitene los filamentos cromosómicos se acortan, haciéndose mas gruesos. Las cromátidas homólogas se unen íntimamente en algunos puntos, formando quiasmas. A nivel de los quiasmas la cromátidas se rompen y se produce un intercambio de fragmentos de ADN entre los cromosomas homólogos. Este fenómeno recibe el nombre de **sobrecruzamiento**; como consecuencia del mismo, se produce una **recombinación genética** del material hereditario.

En el estadio de diplotene los cromosomas homólogos inician su separación, permaneciendo unidos por los quiasmas.

Durante la diacinesis se produce una contracción acentuada de los cromosomas y los puntos de unión entre las cromátidas se desplazan hacia los extremos de los cromosomas.

En la metafase I los pares de cromosomas homólogos emigran al plano ecuatorial del huso, lo que da lugar a la placa metafásica, formada por pares de cromosomas homólogos.

En la anafase I se separan los cromosomas homólogos, yendo cada uno a un polo de la célula. De este modo, en la telofase I se forman los núcleos de las dos células hijas, habiendo recibido cada una de ellas un juego completo de cromosomas homólogos con sus dos cromátidas.

La **segunda división meiótica**, que es similar a la mitosis, tiene como misión separar las cromátidas de cada cromosoma. Al final del proceso resultan cuatro células haploides cada una de las cuales tiene un juego completo de cromosomas con una sola cromátida.

En función del instante en que se produce la meiosis, se distinguen tres tipos de **ciclos biológicos**:

- En el ciclo haplonte, la meiosis se produce inmediatamente después de la fecundación (meiosis zigótica). Cada una de las cuatro células haploides resultantes dará lugar a un individuo adulto haploide. En el adulto se formarán gametos por mitosis que, al unirse con los de otro individuo, formarán un cigoto diploide, comenzando de nuevo el ciclo. Este ciclo se da en algunas algas y hongos.
- El ciclo diplonte se da en los animales y, excepcionalmente, en algunas plantas. La meiosis tiene lugar al formarse los gametos (meiosis gametogénica). Tras la fecundación, el cigoto diploide origina un adulto diploide. En este ciclo, sólo los gametos presentan una dotación cromosómica haploide.
- Por último el ciclo haplodiplonte se da en los vegetales superiores. La meiosis tiene lugar al formarse las esporas (meiosis esporogénica). Una forma adulta de planta diploide, denominada esporofito, desarrolla unos esporangios, donde células diploides producen por meiosis esporas haploides (meiosporas). Estas esporas, al germinar, dan lugar a una forma adulta haploide, denominada gametofito, en la que se forman los gametos haploides. Tras la fecundación, el cigoto diploide da lugar a una nueva fase esporofítica diploide.