



NÚCLEO E CICLO CELULAR

1. O núcleo
 - 1.1. O núcleo interfásico
 - 1.2. O núcleo en división
2. O ciclo celular
 - 2.1. Interfase
 - 2.2. Mitose
 - 2.3. Citocinese
 - 2.4. Control do ciclo celular
 - 2.5. Meiose

Cuestionario de repaso

1. O NÚCLEO

Orgánulo máis voluminoso da célula eucariota, que contén a maioría do ADN celular e, por tanto, a información xenética para case todas as funcións celulares.

Dependendo da fase do ciclo celular o núcleo ten diferente estrutura:

- Núcleo interfásico: caracterízase porque as fibras de cromatina se atopan dispersas por todo o núcleo.
- Núcleo mitótico ou en división: nel diferéncianse os cromosomas.

1.1. O NÚCLEO INTERFÁSICO

No núcleo interfásico podemos distinguir as seguintes partes: envoltura nuclear, nucleoplasma, nucléolo e cromatina.

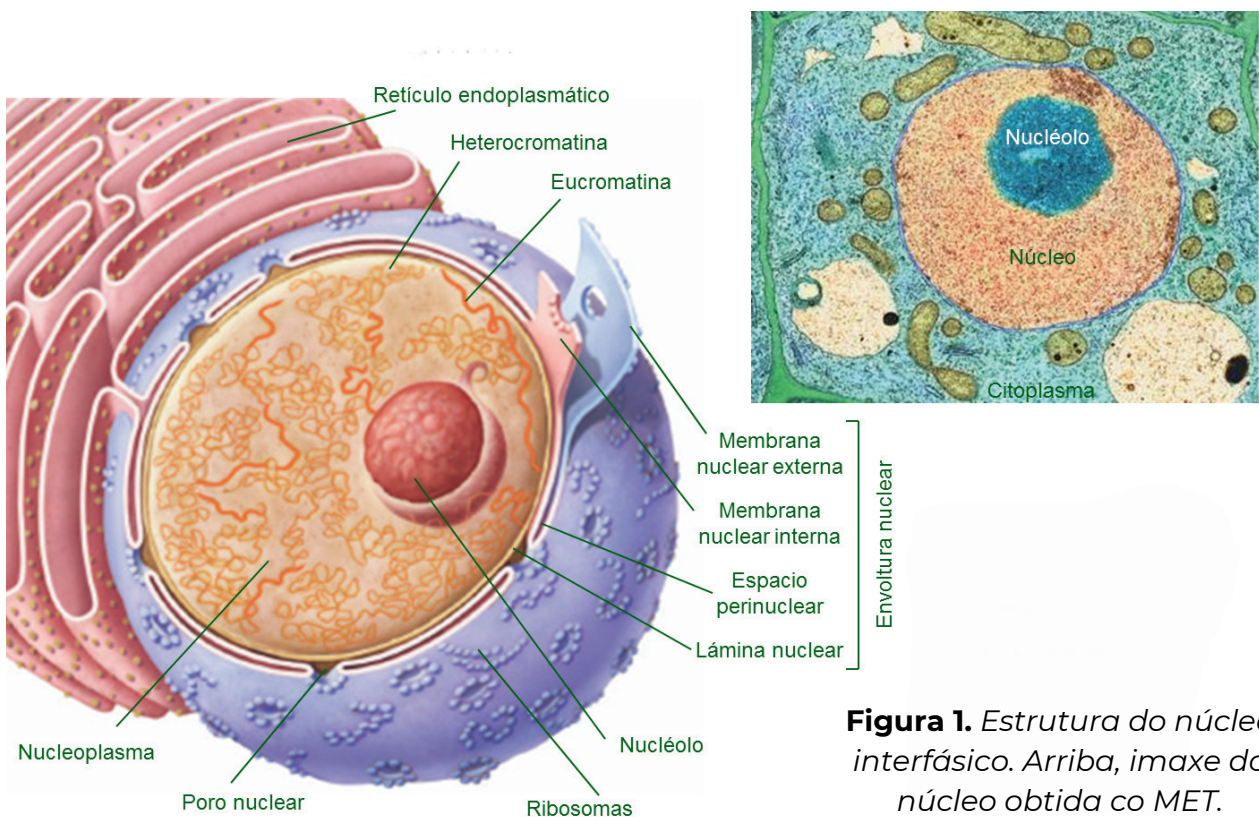


Figura 1. Estrutura do núcleo interfásico. Arriba, imaxe do núcleo obtida co MET.

ENVOLTURA NUCLEAR

Dobre membrana que separa o citosol do nucleoplasma. A membrana nuclear externa presenta ribosomas adheridos sobre a súa cara citoplasmática, está en comunicación co R.E.R., e pode realizar as mesmas funcións ca el. A membrana nuclear interna presenta sobre a súa cara interna proteínas de membrana que serven de ancoraxe para as proteínas da chamada lámina nuclear. O espazo comprendido entre as dúas membranas chámase espazo perinuclear.

Nalgúns lugares as dúas membranas fusiónanse orixinando unhas perforacións circulares chamadas poros. Os poros posúen unha serie de proteínas que o circundan, formando estruturas complexas chamadas complexo do poro.

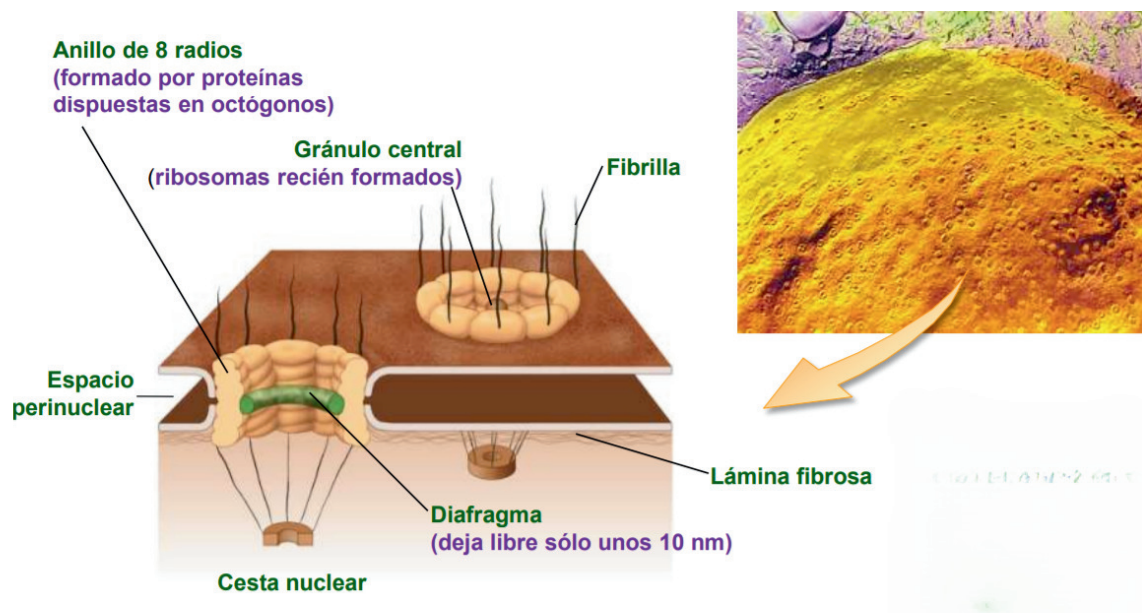


Figura 2. Os poros nucleares están formados por un complexo proteico de nucleoporinas que se organizan en 3 aneis contiguos que, en conxunto, forman a parede interna do poro. Destes aneis proxéctanse filamentos citoplasmáticos paralelos entre si cara o citoplasma, e filamentos nucleares cara o interior o nucleoplasma. Estes filamentos nucleares converxen nun anel distal que se atopa no interior no nucleoplasma, de tal xeito que forman unha cesta nuclear. Tanto os filamentos citoplasmáticos como os nucleares interveñen en funcións de recoñecemento das substancias que van atravesar o poro.

As funcións da membrana nuclear son:

- Separar o nucleoplasma do citosol, evitando así que moitas das encimas sintetizadas no citoplasma poidan intervir dentro do núcleo.
- Regular o intercambio de sustancias a través dos poros (ARNm, subunidades ribosómicas, etc.).
- A lámina nuclear serve de ancoraxe ao material cromatínico; resulta fundamental para a constitución dos cromosomas a partir das masas de cromatina ao comezo da división celular; e tamén participa na formación da envoltura nuclear tras a división celular.

NUCLEOPLASMA

Medio interno do núcleo. Tamén se coñece como matriz nuclear ou carioplasma. É unha dispersión coloidal composta por proteínas relacionadas coa síntese e empaquetamento dos ácidos nucleicos (encimas polimerases, ribonucleoproteínas e histonas), por nucleótidos de ADN e ARN, e por auga e ións.

Obsérvase nel a existencia dunha rede de proteínas fibrilares cunha estrutura e funcionalidade similares á do citoesqueleto presente no citosol.

O nucleoplasma é o medio onde se realiza a síntese dos ácidos ribonucleicos (ARNm, ARNt, ARNr) e a replicación do ADN nuclear. Por outra banda, a rede proteica fibrilar constitúe unha estrutura que mantén fixos o nucléolo e os distintos sectores das fibras de cromatina, evitando deste xeito a formación de nós.

NUCLÉOLO

Corpúsculo esférico, carente de membrana, que se atopa no interior do núcleo interfásico. Hai un ou dous por célula. Esta estrutura é unha fábrica de ARNr, imprescindible para a formación dos ribosomas.

Está formado basicamente por ARN e proteínas. Nel distínguense:

- Un compoñente nuclear (parte amorfa), na zona máis interna, formado por ADN correspondente aos xenes que constitúen o nucléolo. Estes xenes sitúanse nunhas zonas chamadas rexións organizadoras nucleolares ou NOR.
- Un compoñente estritamente nucleolar (parte densa), que rodea ao anterior, no que se diferencian dúas zonas:
 - Zona fibrilar interna, constituída por ARN nucleolar ou pre-ARNr.
 - Zona granular, periférica, constituída por ARNr asociados a proteínas, formando as dúas subunidades ribosómicas que sairán polos poros nucleares ao citosol.

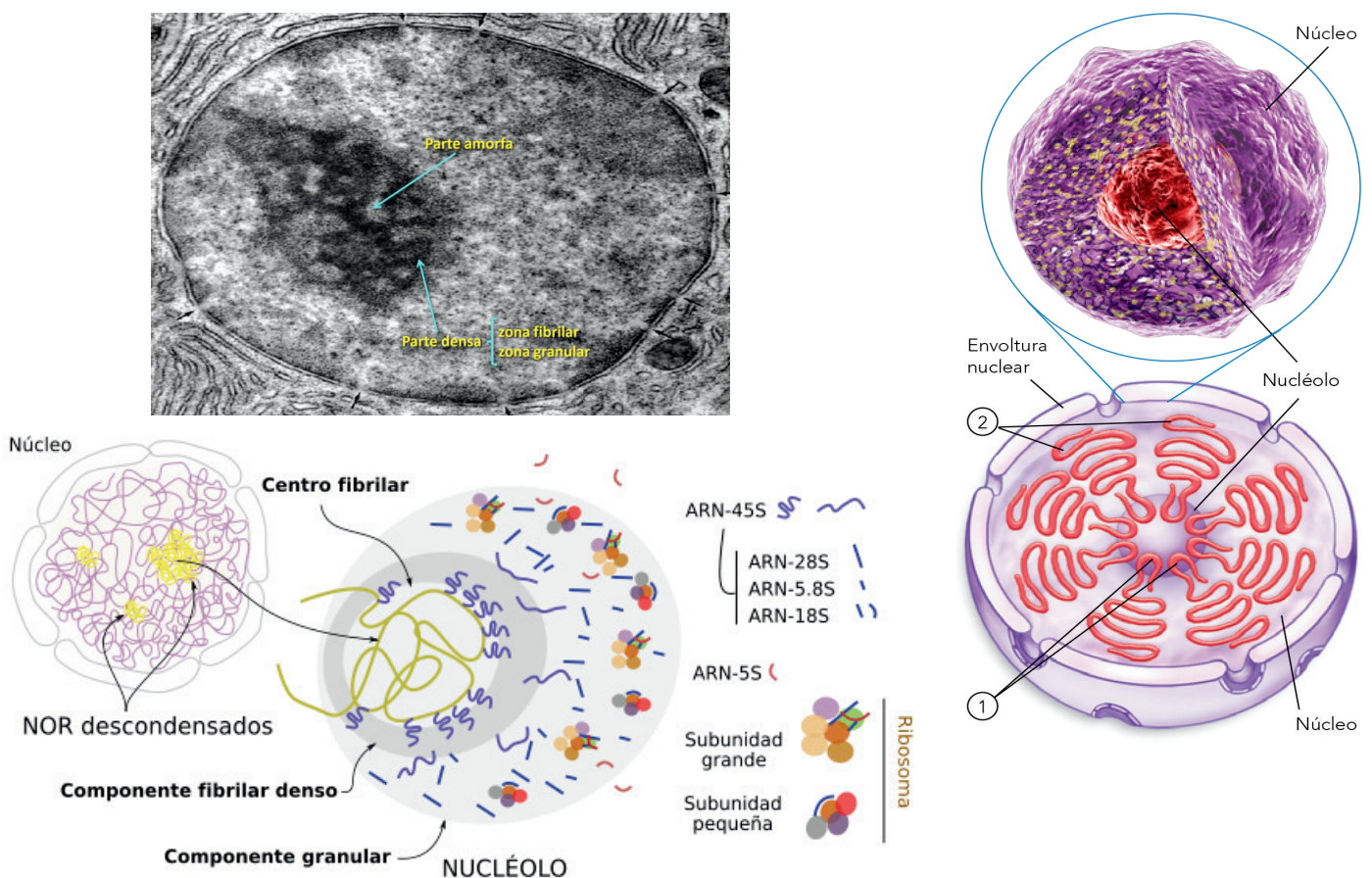


Figura 3. Arriba á esquerda obsérvase unha imaxe do núcleo celular obtida co MET e na que se aprecian as partes amorfa e densa do nucléolo. Abaixo á esquerda amósase un esquema desta estrutura nucleolar. Na dereita, un esquema da composición do nucléolo, formado polos xenes que codifican ARNr (1) situados en 10 cromosomas diferentes (2) e que conflúen nesa rexión que coñecemos como nucléolo só cando o ADN non está compactado e forma a cromatina; é dicir, que o nucléolo só aparece constituído durante a interfase do ciclo celular.

CROMATINA

Filamentos de ADN e proteínas (histonas) que forman nobelos ancorados á lámina nuclear. Fórmase a partir dos cromosomas que se descondensan ao finalizar a división do núcleo. Por tanto, cromatina e cromosomas non son máis que dous estados diferentes dunha mesma substancia (ADN asociado a proteínas histonas).

No núcleo interfásico hai dous tipos de cromatina:

- Unha máis laxa, a euromatina, que é transcricionalmente activa. Contén os xenes que se expresan en cada tipo de célula.
- Outra máis condensada, a heterocromatina, que presenta unha actividade de transcrición nula ou moi baixa. Diferéncianse dous tipos de heterocromatina:
 - A heterocromatina constitutiva: aquela que está condensada en tódalas células do organismo. Non se transcribe nunca.
 - A heterocromatina facultativa: aquela que está condensada só nunha parte das células, mentres que noutras células do mesmo organismo aparece como euromatina.

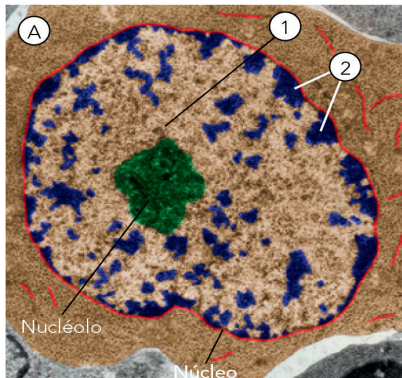


Figura 4. Durante a interfase, a euromatina está descondensada (1) e distribúese por todo o núcleo, mentres que a maior parte da heterocromatina (2) permanece moi condensada e localízase na periferia deste.

As funcións da cromatina son:

- Proporcionar a información xenética necesaria para, mediante a transcrición, efectuar a síntese dos diferentes ARN.
- Conservar e transmitir a información xenética contida no ADN. Para iso, durante a reprodución celular, prodúcese a duplicación do ADN, orixinándose dúas moléculas de ADN iguais.

1.2. O NÚCLEO EN DIVISIÓN

Caracterízase porque se fai patente a individualización do material hereditario, xa que as nucleoproteínas portadoras da información xenética se condensan formando os cromosomas. No núcleo en división desaparecen a práctica totalidade das estruturas características do núcleo interfásico, desorganízase a envoltura nuclear e disgrégase o nucléolo.

CROMOSOMAS

Estructuras con forma de bastonciño formadas por ADN e proteínas. Representan a máxima compactación da cromatina, aparecendo durante a división do núcleo celular.

O cromosoma metafásico está constituído por dúas CROMÁTIDES paralelas entre si e idénticas, resultado da duplicación do material xenético. Permanecen unidas por un punto denominado CENTRÓMERO ou constricción primaria. A ámbolos lados do centrómero aparece unha estrutura proteica chamada CINETOCORO, esencial para a correcta distribución dos cromosomas fillos nas células resultantes da división celular. O centrómero divide ao cromosoma en dous BRAZOS, que poden ser iguais ou diferentes, dando lugar ós diferentes tipos de cromosomas. Nos brazos pode aparecer unha CONSTRICIÓN SECUNDARIA ou organizador nucleolar, na que se atopan os xenes que codifican o ARN nucleolar. As constriccións secundarias distínguense das primarias en que elas dan lugar a SATÉLITES, os cales forman parte do brazo. Os extremos do cromosoma denomínanse TELÓMEROS.

A función básica dos cromosomas é facilitar a repartición da información xenética contida no ADN da célula nai entre as súas dúas células fillas.

Cromátide

Cada unha das dúas partes simétricas e xeneticamente idénticas

Centrómero (constricción primaria)

Zona adelgazada que une as cromátides entre si.

Bandas

Segmentos na cromatina que presentan diferentes intensidade de coloración en técnicas de tinción de cromosomas. O patrón obtido é específico de cada cromosoma.

Constriccións secundarias

Zonas asociadas ós nucléolos. Coñécense como rexións de organización nucleolar (NOR). Cando se sitúan preto dos telómeros, delimitan un curto segmento de ADN chamado satélite.

Telómero

Extremo dos cromosomas, formado por secuencias repetitivas para compensar a perda de material xenético que se produce con cada replicación do ADN. Ademais, impiden que os cromosomas se 'esfíen' e se adhiran uns ós outros polos seus extremos.

Microcónvula

Armazón proteico

Conxunto de proteínas sobre as que se compactan os rosetóns para manter a súa estrutura ordeada no cromosoma.

Cinetocoro

Zona específica da rexión centromérica formada por un complexo de proteínas onde se insertan os microtúbulos. Estes microtúbulos interaccionan cos microtúbulos do fuso acromático e interveñen no correcto aliñamento dos cromosomas na placa metafásica e na separación e desprazamento das cromátides durante a anafase.

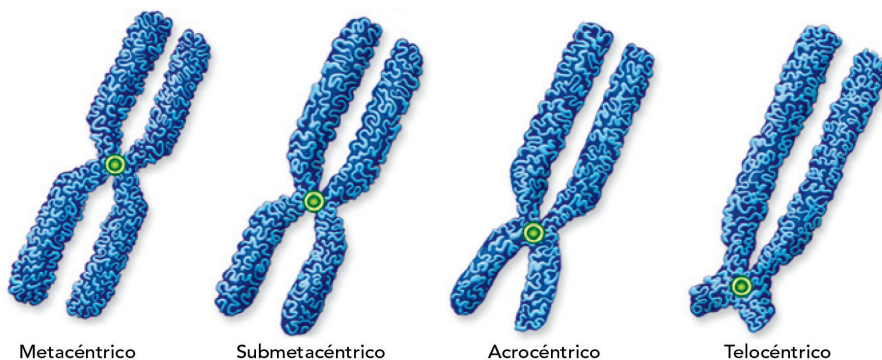
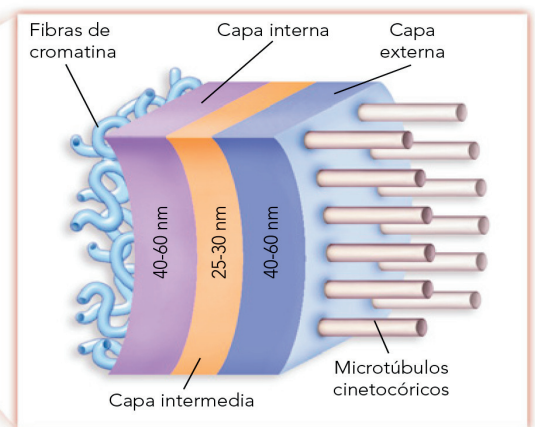


Figura 5. (arriba) Estrutura dun cromosoma metafásico. **(esquerda)** Tipos de cromosomas segundo a posición do centrómero, é por tanto, a lonxitude dos seus brazos

DIPLOIDÍA E CROMOSOMAS SEXUAIS

Cada especie ten un número concreto de cromosomas nas súas células, e todos os individuos dunha especie teñen o mesmo número de cromosomas. A maioría das especies de animais, plantas e fungos son DIPLOIDES, é dicir, as súas células somáticas (células non especializadas na reprodución sexual) posúen dous exemplares de cada tipo de cromosoma. As células dos seres diploides simbolízanse como células $2n$, sendo n o número de tipos diferentes de cromosomas. Estas células posúen dous xogos de cromosomas, un herdado do pai e outro herdado da nai. Denomínanse CROMOSOMAS HOMÓLOGOS aqueles que teñen información (igual ou diferente) sobre os mesmos caracteres.

Só as células reprodutoras sexuais, como os gametos (óvulos e espermatozoides) e as meiósporas dos fungos, brións e fentos, son células HAPLOIDES, é dicir, cun só exemplar de cada tipo, o que se simboliza como células n .

Os cromosomas que determinan o sexo denomínanse HETEROCROMOSOMAS ou cromosomas sexuais, e simbolízanse coas letras X e Y. O resto dos cromosomas reciben o nome de cromosomas somáticos ou AUTOSOMAS. Por exemplo, nas células humanas, nas que hai 46 cromosomas, distínguense dous heterocromosomas (dous cromosomas X nas mulleres e un cromosoma X e outro Y nos homes) e 44 autosomas (dous exemplares de cada un dos 22 tipos de autosomas). O CARIOTIPO é o conxunto de cromosomas de cada especie, que poden observarse co microscopio despois dun proceso de tinción adecuado. Cando se presentan ordenados segundo o seu tamaño, forma e outras características, e cos seus centrómeros aliñados, obtense un CARIOGRAMA.

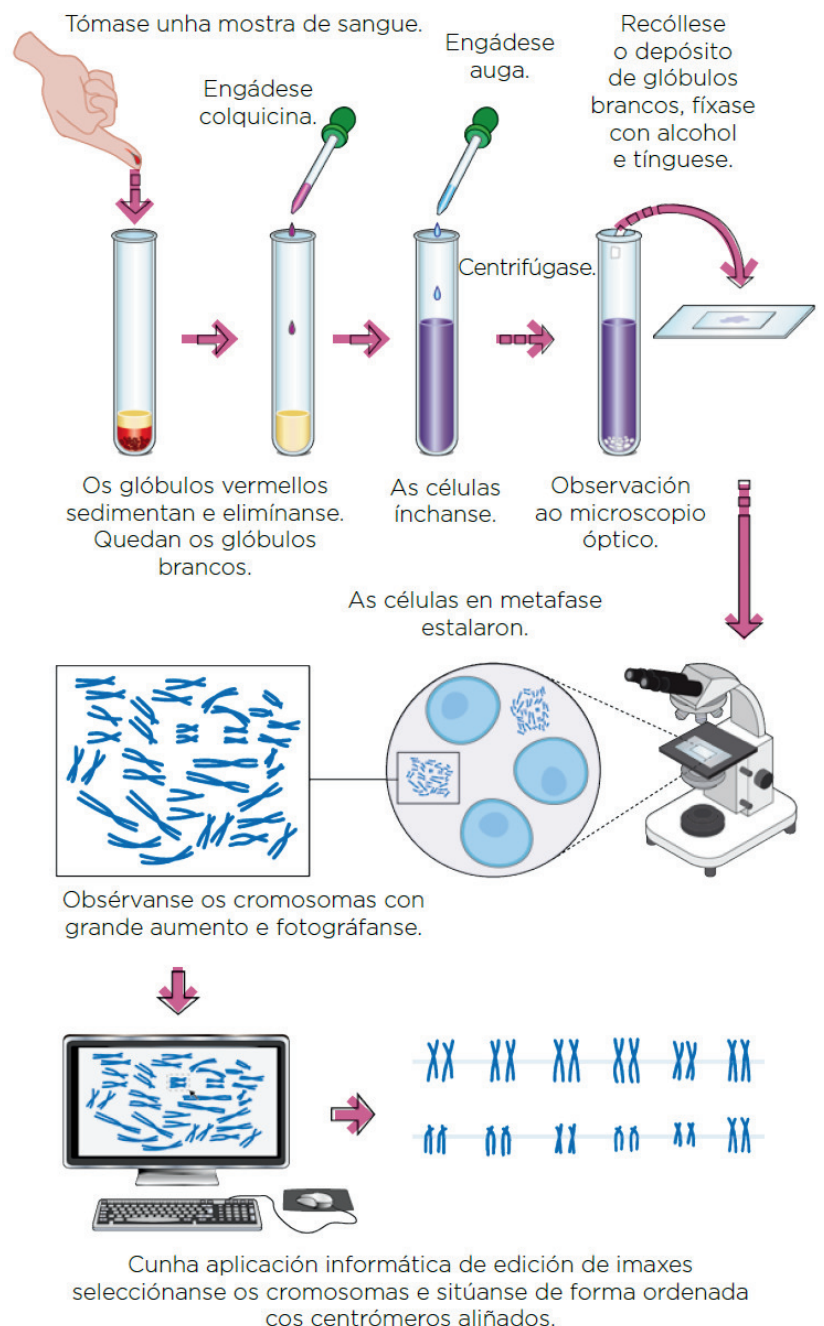


Figura 6. *Prodemento de obtención dun cariógrama humano*

2. O CICLO CELULAR

Período de tempo que vai desde que se forma unha célula ata que se divide, dando lugar a dúas novas células.

En eucariotas o ciclo celular divídese en dúas etapas: interfase e división celular ou fase M.

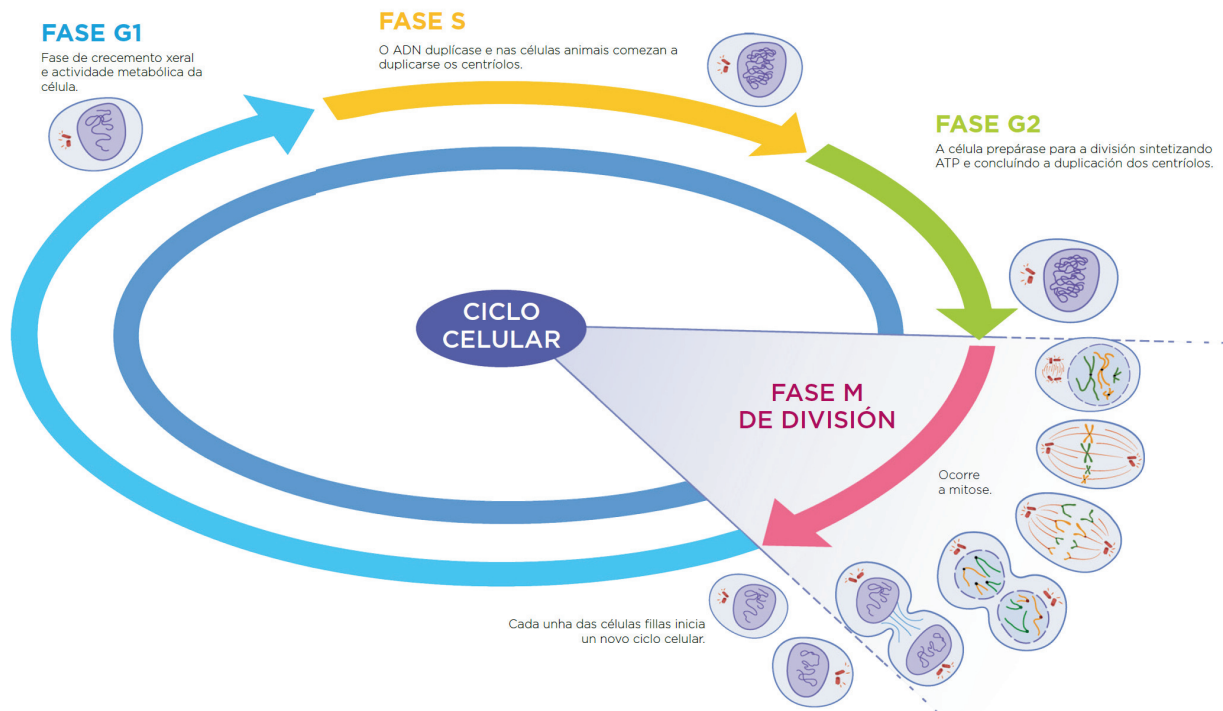


Figura 7. *Etapas do ciclo celular dunha célula eucariota.*

2.1. INTERFASE

Etapa inicial de longa duración, na que a célula presenta o núcleo interfásico.

Consta de 3 fases:

- **FASE G1.** Comeza cando termina a división celular e remata cando se inicia a replicación do ADN. A duración desta fase é moi variable, dependendo do tipo celular. Nesta fase prodúcese a síntese de proteínas necesarias para que a célula aumente de tamaño. Ó final desta fase acádase o chamado punto de non retorno ou punto R, a partir do cal xa é imposible deter o progreso do ciclo celular. O período previo ao momento R denomínase fase G0, e é un período de repouso ou quiescencia no cal poden permanecer as células durante un período de tempo determinado ou incluso de forma permanente (caso das neuronas). Baixo o efecto de activadores mitóticos, como as hormonas, as células poden saír da fase G0 e acadar o punto R, pero cando saen a destempo e de forma descontrolada prodúcese o cancro.
- **FASE S ou fase de síntese.** Nela prodúcese a duplicación do ADN. Durante esta fase continúa a síntese de ARNm e de proteínas, sobre todo histonas. Nas células animais comezan a duplicarse os centríolos.
- **FASE G2.** Iníciase cando acaba a síntese de ADN e remata cando comezan a distinguirse os cromosomas. Nesta etapa continúa a síntese de ARNm e proteínas, sobre todo as que formarán os microtúbulos do fuso acromático. Nas células animais, conclúese a duplicación dos centríolos.

2.2. MITOSE

A mitose é o tipo de división nuclear que se dá cando se han de xerar células con igual número de cromosomas que a célula nai. Nos seres diploides pódese definir como o proceso mediante o cal a partir dunha célula con $2n$ cromosomas se obteñen dúas células con tamén $2n$ cromosomas.

Significado biolóxico da mitose:

- Repartir de maneira equitativa o material xenético entre as dúas células fillas.
- Permite o crecemento e a rexeneración dos tecidos nos organismos pluricelulares.
- Nos organismos unicelulares é un mecanismo de reprodución.

Aínda que a mitose é un proceso continuo, para facilitar o seu estudo divídese en catro fases denominadas profase, metafase, anafase e telofase.

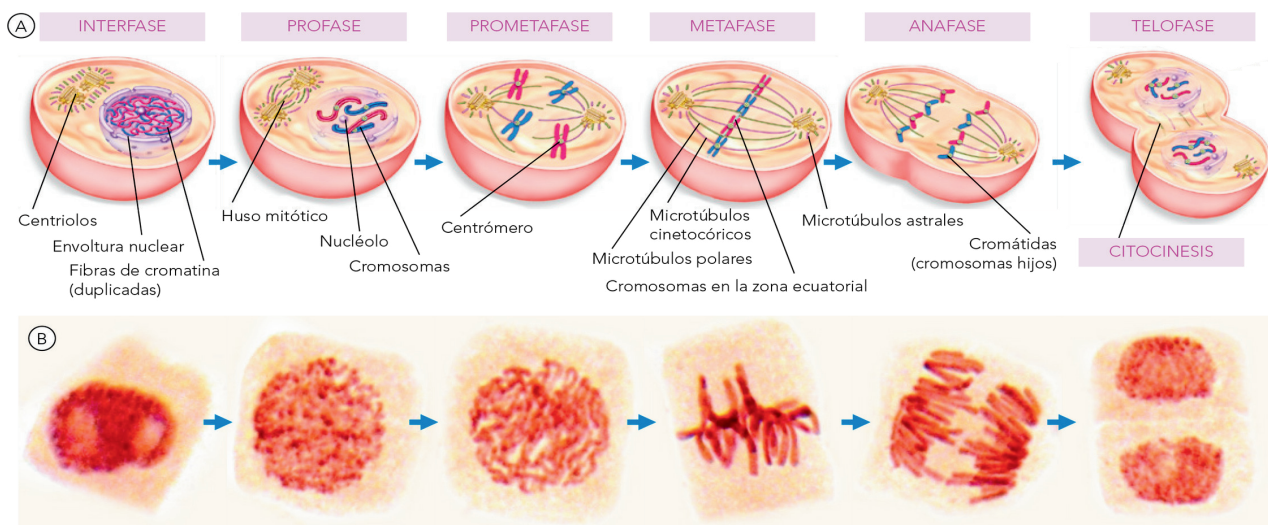


Figura 8. *Etapas da mitose nunha célula eucariota esquematizados (arriba) e observados mediante microscopía óptica en células meristemáticas de raíz de cebola (abaixo)*

PROFASE

- Iníciase cando comezan a visualizarse os cromosomas, cada un con dúas cromátides.
- Debido a esta condensación desaparece o nucléolo, xa que o ADN que regula a súa maquinaria de transcrición queda empaquetado nos cromosomas.
- Os dous diplosomas inmaduros (centríolos e procentríolos) sepáranse e dispóñense nunha situación diametralmente oposta un con respecto ao outro, constituíndo os dous polos da célula en división.
- A medida que se separan os centríolos, fórmanse entre eles os microtúbulos polares, que constitúen o fuso acromático. Os microtúbulos exteriores ao fuso chámanse microtúbulos astrais.

- Nos centrómeros de cada cromosoma fórmanse os cinetocoros, a partir dos cales se orixinan os microtúbulos cinetocóricos.
- Finalmente, na profase tardía, o núcleo ínchase debido á entrada de auga, ata que se fragmenta a envoltura nuclear.

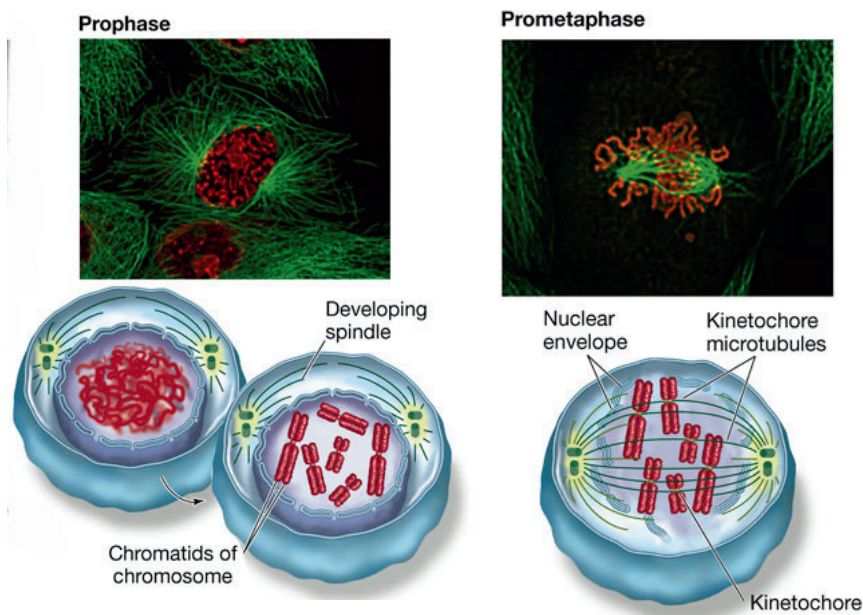


Figura 8. Eventos que teñen lugar durante a profase mitótica. Nas imaxes de microscopía de fluorescencia (arriba) pode observarse a sucesiva condensación da cromatina, marcada cun fluoróforo vermello, ó longo desta fase. Na imaxe da dereita poden observarse tamén as fibras do fuso acromático marcadas cun fluoróforo verde.

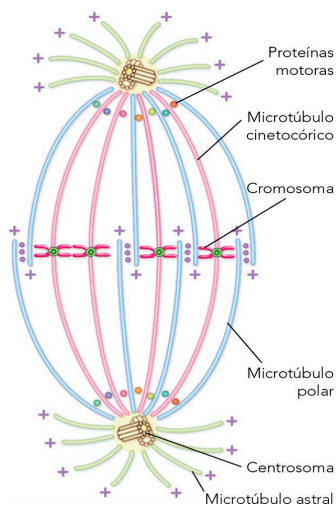


Figura 9. Tipos de microtúbulos que forman o fuso acromático nunha célula eucariota. Os microtúbulos polares parten de cadanseu centríolo (en células animais) ou do centro organizador de microtúbulos (COM) (en células vexetais) ata un pouco máis alá do eixe central da célula, de tal forma que os de ámbolos dous polos da célula interactúan no centro da mesma. Os microtúbulos cinetocóricos parten de cadanseu centríolo ou COM e únense ó lado do cinetocoro do cromosoma que queda orientado cara el. Os microtúbulos astrais parten de cada microtúbulo en todas as direccións.

METAFASE

- Os cromosomas acadan o seu máximo grao de empacquetamento.
- Os microtúbulos cinetocóricos empuxan aos cromosomas de maneira lenta e progresiva até situálos no plano medio do fuso, onde forman a placa ecuatorial ou metafásica.
- Os centrómeros colócanse perpendiculares ao eixo formado polos dous centríolos, de maneira que cada unha das cromátides que forman o cromosoma metafásico queda orientada cara a un polo.

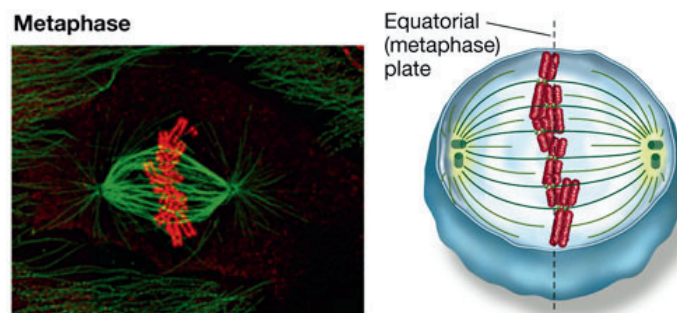


Figura 10. Eventos que teñen lugar durante a metafase mitótica. Na imaxe de microscopía de fluorescencia (esquerda) pode observarse o aliñamento dos cromosomas (en vermello) sobre as fibras do fuso acromático (verde)

ANAFASE

- Iníciase coa separación das dúas cromátides irmás que constitúen cada un dos cromosomas metafásicos. A partir deste momento, unha soa cromátide forma un cromosoma, o chamado cromosoma anafásico. A separación das cromátides prodúcese polo acurtamento por despolimeración dos microtúbulos cinetocóricos.
- A separación comeza polo centrómero que arrastra os brazos cromosómicos, e realízase de forma sincronizada en todos os cromosomas da placa metafásica.
- Conclúe cando os cromosomas chegan aos polos.

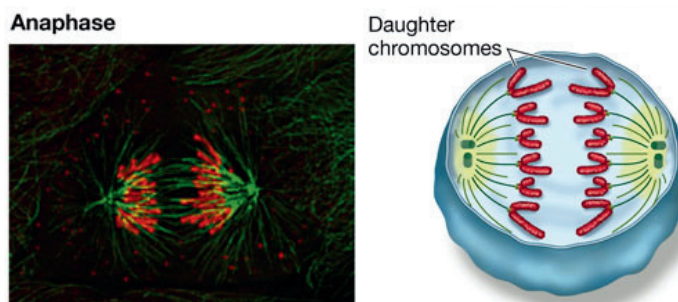


Figura 11. Eventos que teñen lugar durante a anafase mitótica. Na imaxe de microscopía de fluorescencia (esquerda) pode observarse a separación das cromátides dos cromosomas (en vermello) e o acurtamento das fibras do fuso acromático (verde)

TELOFASE

- Iníciase cando as dúas dotacións cromosómicas se agruparon nos polos da célula.
- Os cromosomas vanse desespiralizando, o que facilita a formación dos nucléolos.
- A telofase remata cando as dúas dotacións cromosómicas quedan rodeadas dunha envoltura nuclear.

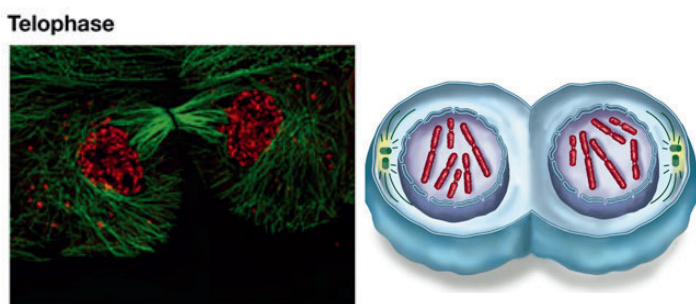


Figura 12. Eventos que teñen lugar durante a telofase mitótica. Na imaxe de microscopía de fluorescencia (esquerda) pode observarse a agrupación dos cromosomas (en vermello) en ámbolos dous extremos celulares.

2.3. CITOCINESE

División do citoplasma, que se inicia na anafase e continúa ao longo da telofase.

O proceso de división do citoplasma non ocorre do mesmo xeito en células animais e vexetais.

A CITOCINESE NAS CÉLULAS ANIMAIS

Á altura da placa ecuatorial aparece un anel contráctil, formado por filamentos de actina e miosina. Este anel vaise estreitando e orixina un suco de segmentación (constituído por restos de microtúbulos do fuso) que cada vez se fai máis estreito ata que se produce o estrangulamento total e a separación das dúas células fillas.

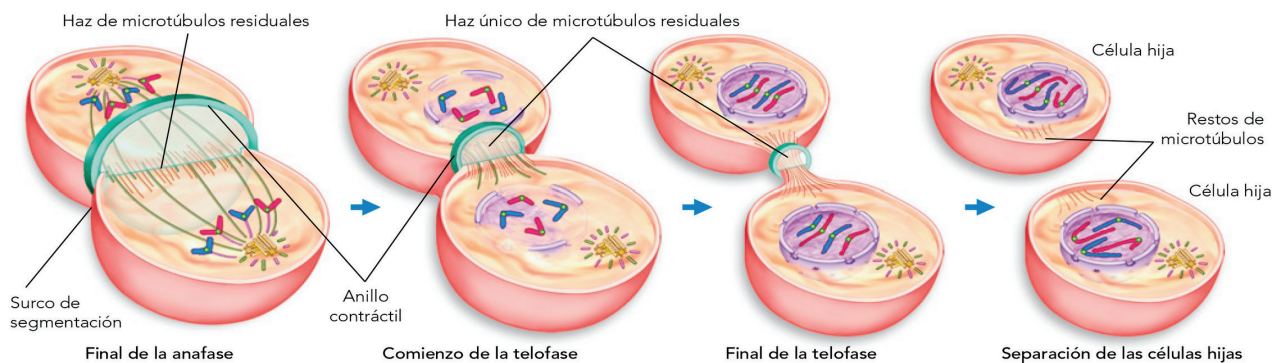


Figura 13. *Secuencia de formación do suco de segmentación durante a citocinese dunha célula eucariota animal.*

A CITOCINESE NAS CÉLULAS VEXETAIS

Nas células vexetais o citoplasma divídese mediante a formación dun tabique de separación entre as dúas células fillas, chamado fragmoplasto, que se forma no plano ecuatorial, a partir das vesículas do aparello de Golgi e en asociación cos microtúbulos polares do fuso.

O fragmoplasto non se pecha completamente, senón que se acha perforado por unhas finas pontes citoplasmáticas ou plasmodesmos que aseguran a comunicación entre as dúas células fillas.

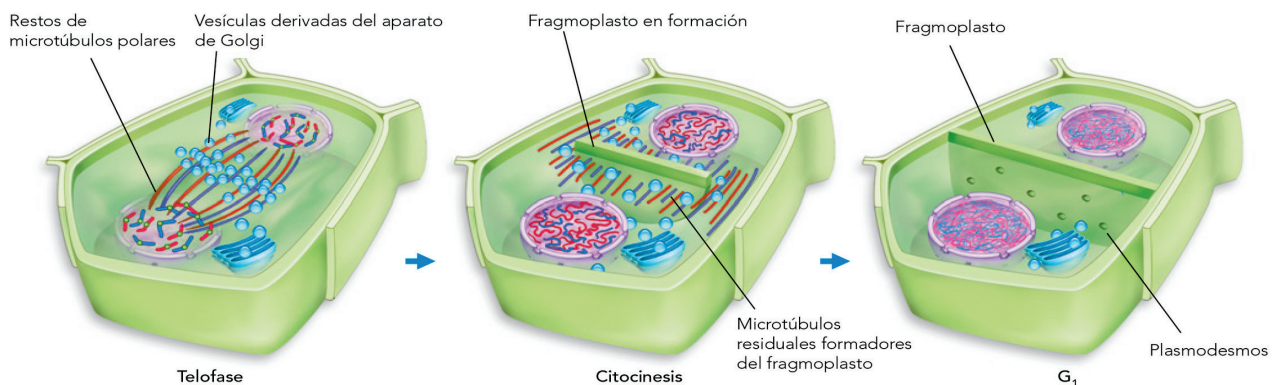


Figura 14. *Secuencia de formación do fragmoplasto durante a citocinese dunha célula eucariota vexetal.*

2.4. CONTROL DO CICLO CELULAR

A base bioquímica do sistema de control do ciclo celular está formado por dúas clases de proteínas: unhas proteínas quinasas dependentes de ciclina (Cdk) e unhas proteínas activadoras chamadas ciclinas.

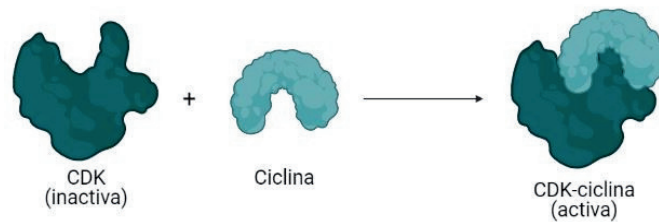


Figura 15. As quinasas dependentes de ciclinas (Cdk) son proteínas que se atopan de forma inactiva na célula. A súa activación prodúcese cando unha ciclina se une a ela. Cando isto ocorre, as Cdk inician unha cascada de reaccións metabólicas que finalmente produce a activación de factores de transición no núcleo de xenes que codifican para proteínas responsables do avance do ciclo celular.

Estas proteínas actúan nuns puntos de control, situados en determinados momentos do ciclo celular, activando ou desactivando a progresión do ciclo, dependendo de certos sinais internos (relación superficie/volume da célula, relación nucleoplasmática, etc.) ou externos (temperatura, dispoñibilidade de nutrientes, factores de crecemento, dispoñibilidade de espa, etc.), activadores ou inhibidores.

Os principais puntos de control do ciclo celular son os seguintes:

- Ó final da fase G₁: chequéase se o material xenético ten danos, se a célula ten un tamaño apropiado e se o medio que a rodea é axeitado para a división celular.
- Ó final da fase G₂: compróbase que o ADN está correctamente duplicado e que toda a maquinaria necesaria para a división celular está dispoñible.
- Ó final da metafase: verifícase que todos os cromosomas estean correctamente aliñados na placa ecuatorial.

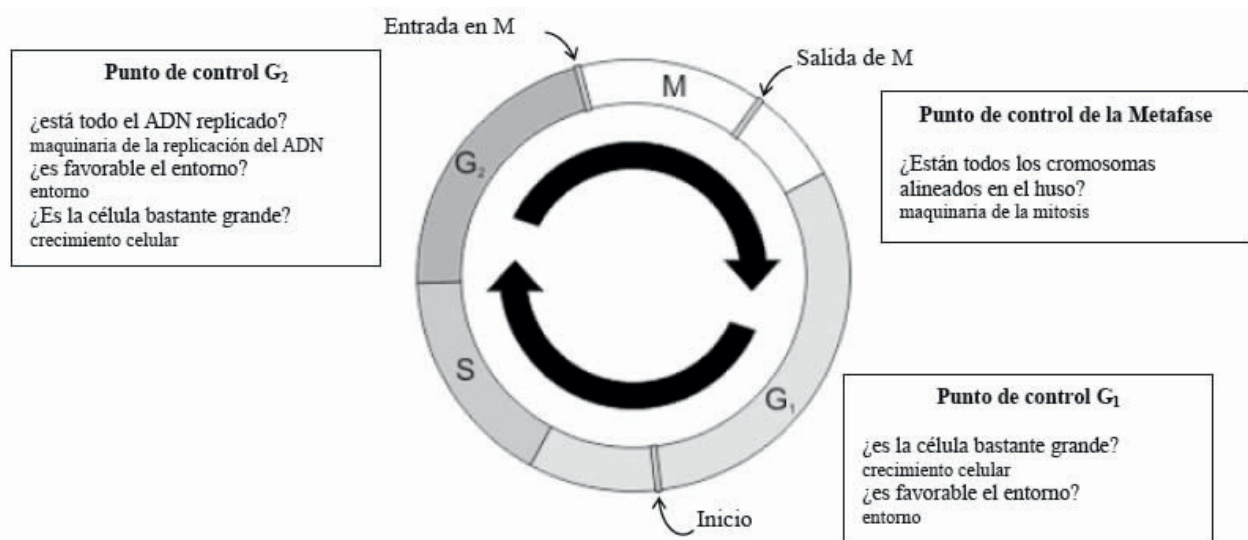


Figura 16. Principais puntos de control do ciclo celular e aspectos que se teñen en conta para avanzar ou non a na progresión do ciclo celular

Se non se superan os mecanismos de control nalgún dos puntos do ciclo, detense o seu progreso; se o dano rexistrado pode revertirse, a célula simplemente retrasa a progresión do ciclo ata que se dean as condicións apropiadas para continualo, pero se o dano é irreversible, entrará nun proceso de morte celular programada ou apoptose.

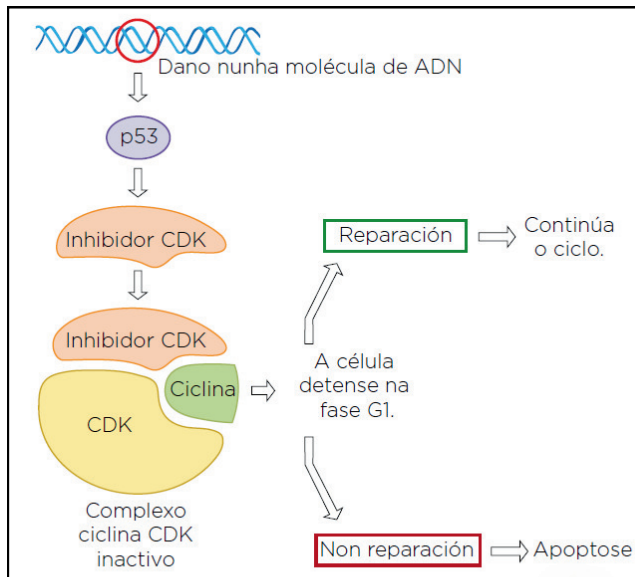


Figura 17. A proteína p53 é unha supresora de tumores que actúa na transición G1-S en resposta a un dano no ADN. Esta proteína detén o ciclo neste punto activando proteínas inhibidoras das Cdk, bloqueando a actividade do complexo Cdk-ciclina que actúa neste punto. Ó impedir a división das células que teñen o seu ADN danado, p53 evita que as mutacións se transmitan ás células fillas. Na maior parte dos cancros, o xen que codifica a proteína p53 aparece mutado, impedindo que se forme esta proteína esencial do control celular. Cando isto ocorre, as mutacións acumúlanse rapidamente nunha liña celular, podendo derivar nunha mutación que provoque a división celular descontrolada que ocorre nos tumores malignos.

2.4. MEIOSE

División celular que se produce nas células xerminais (células nai dos gametos e das meiósporas). Consta de dúas divisións sucesivas sen duplicación do material xenético entre elas: a meiose I ou primeira división meiótica e a meiose II ou segunda división meiótica. A meiose I é unha división reducional, na que xa se reduce o número de cromosomas á metade, mentres que a segunda é unha división ecuacional, na que se separan as cromátides dos cromosomas de cada célula. Así, a partir dunha célula nai diploide inicial (2n) obtéñense catro células haploides (n).

Antes de iniciarse a primeira división meiótica, do mesmo xeito que na mitose, hai un período de interfase, na que se duplica o material xenético.

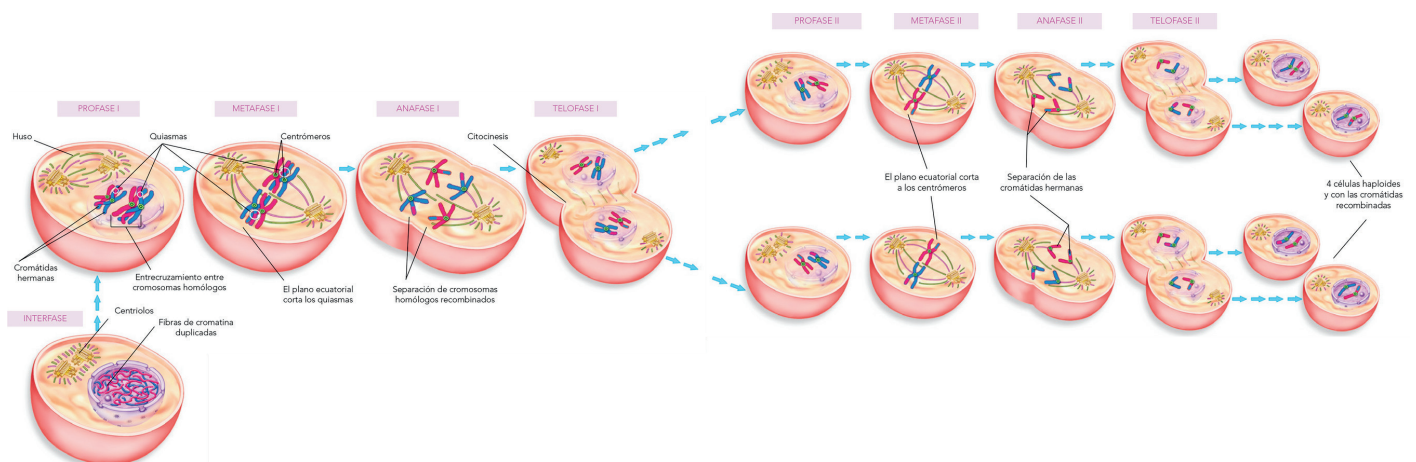


Figura 18. A meiose consta de dúas divisións consecutivas, canda unha delas coas mesmas fases nas que se divide a mitose

PROFASE I

É a etapa máis complexa e prolongada. Durante toda ela a envoltura nuclear e o nucléolo mantéñense intactos; ámbolos dous elementos desintéganse cara ó final da etapa.

Divídese en cinco subfases:

- Leptoteno: os cromosomas condénsanse ata facerse visibles ao microscopio óptico. As parellas de cromosomas homólogos comezan a asociarse.
- Zigoteno: os cromosomas homólogos apareanse ata quedar completamente aliñados, punto por punto en toda a súa lonxitude. Este apareamento chámase SINAPSE, e prodúcese a través dunha estrutura proteica chamada COMPLEXO SINAPTONÉMICO. Cada par cromosómico resultante da sinapse denomínase bivalente; tamén recibe o nome de TÉTRADA posto que cada cromosoma está formado por dúas cromátides irmás.

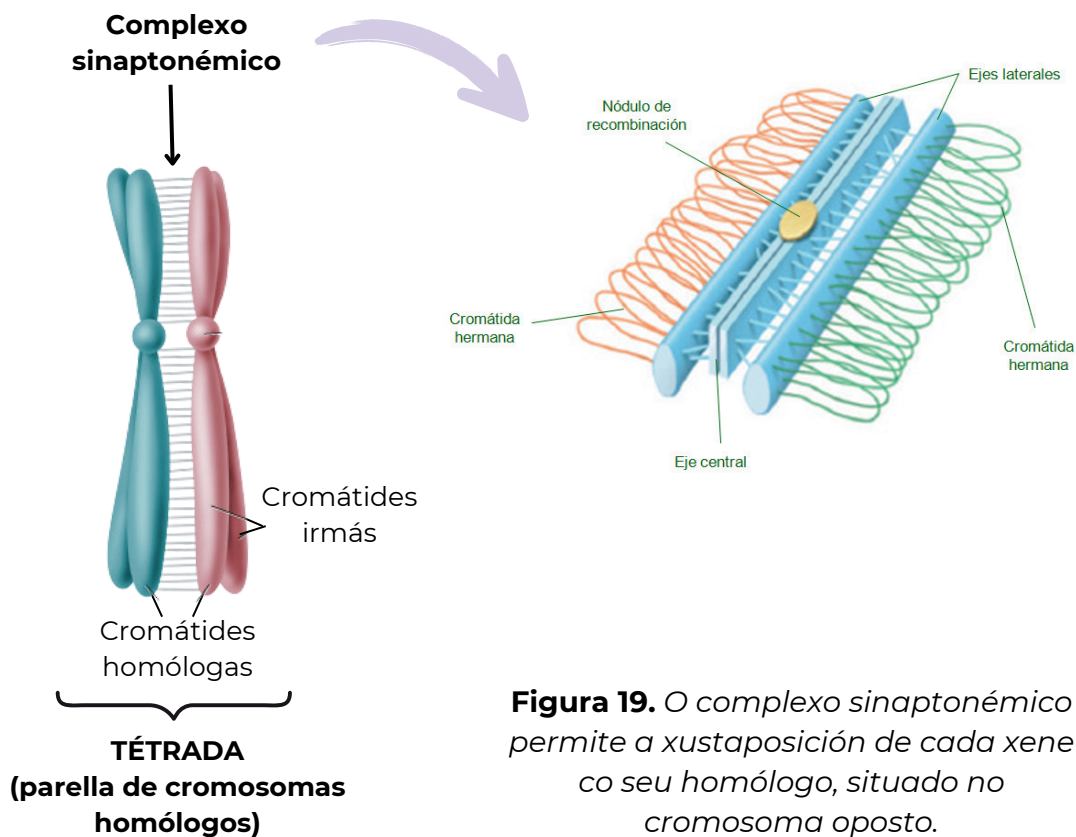


Figura 19. O complexo sinaptonémico permite a xustaposición de cada xene co seu homólogo, situado no cromosoma oposto.

- Paquiteno: Prodúcese o sobrecruzamento ou INTERCAMBIO DE MATERIAL XENÉTICO entre as cromátides dos cromosomas homólogos. Como consecuencia deste proceso prodúcese a recombinación xenética ou intercambio de xenes.

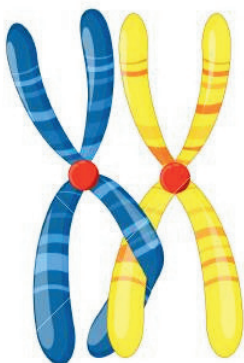


Figura 20. As cromátides homólogas que están unidas mediante o complexo sinaptonémico intercambia fragmentos de material xenético nos lugares chamados nódulos de recombinación. Como consecuencia deste proceso de recombinación obtéñense dúas cromátides idénticas as orixinais, e outras dúas que resultan ser unha mestura de material xenético de ámbolos dous cromosomas homólogos.

- **Diploteno:** os cromosomas homólogos comezan a súa separación cando se desensambla o complexo sinaptonémico, pero permanecen unidos polos puntos onde tivo lugar o sobrecruzamento, denominados QUIASMAS.

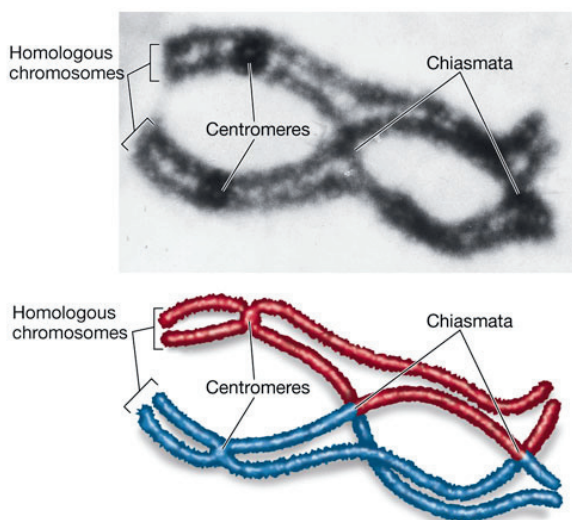


Figura 21. Durante o diploteno desaparece o complexo sinaptonémico e os cromosomas homólogos sepáranse, agás naqueles lugares onde se produciu o intercambio xenético. A estes puntos de unión chámaselles quiasmas.

- **Diacinese:** os cromosomas condénsanse ao máximo. As cromátides irmás están enlazadas polos centrómeros e as cromátides non irmás permanecen unidas polos quiasmas. Ao final desta fase desaparecen o nucléolo e a envoltura nuclear. Fórmase o fuso acromático e comezan a formarse os microtúbulos cinetocóricos.

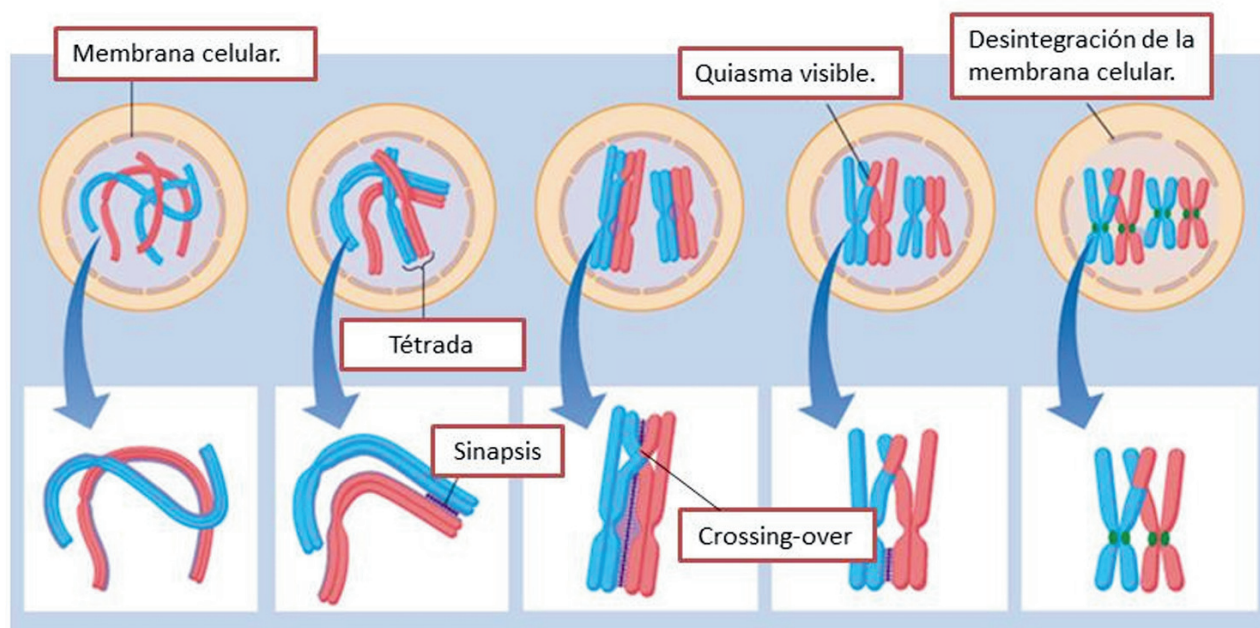
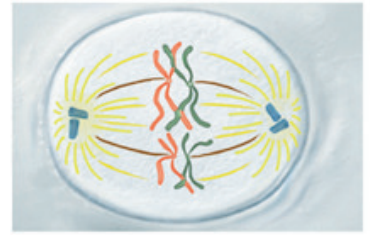


Figura 22. Resumo das etapas e principais acontecementos que teñen lugar durante a profase da primeira división meiótica. De esquerda a dereita: leptoteno, cigoteno, paquíteno, diploteno e diacinese.

METAFASE I

As parellas de cromosomas homólogos dispoñense no plano ecuatorial. A diferenza da metafase mitótica, as fibras que saen dos cinetocoros das dúas cromátides irmás dun cromosoma diríxense cara mesmo polo da célula.

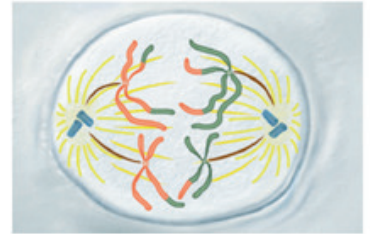
Metafase I



ANAFASE I

Os dous cromosomas homólogos sepáranse e migran cara a polos opostos da célula. Por tanto, non se separan cromátides como na anafase mitótica, senón cromosomas completos.

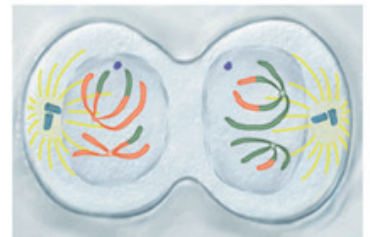
Anafase I



TELOFASE I

Os cromosomas sofren unha pequena descondensación. Reaparece o nucléolo e a envoltura nuclear ao redor dos dous núcleos fillos e prodúcese a citocinese ou división do citoplasma.

Telofase I



O resultado da primeira división meiótica son 2 células fillas cun número haploide (n) de cromosomas formados, cada un deles, por dúas cromátides irmás unidas polo centrómero.

Figura 23. Principais acontecementos das etapas restantes da profase I.

MEIOSE II

Antes de comezar ten lugar unha curta interfase na que NON hai síntese de ADN. É moi parecida a unha división mitótica, salvo que hai un cromosoma homólogo de cada tipo.

Distínguense as seguintes fases:

- Profase II. Rompe a envoltura nuclear e fórmase o novo fuso.
- Metafase II. Os cromosomas dispoñense na placa ecuatorial.
- Anafase II. Sepáranse as cromátides irmás de cada cromosoma.
- Telofase II. Os cromosomas desespiralízanse e rodéanse dunha envoltura nuclear.

O resultado final da meiose, despois da segunda citocinese, son 4 células haploides, coa metade de cromosomas que a célula orixinal e cunha soa copia de cada un deles.

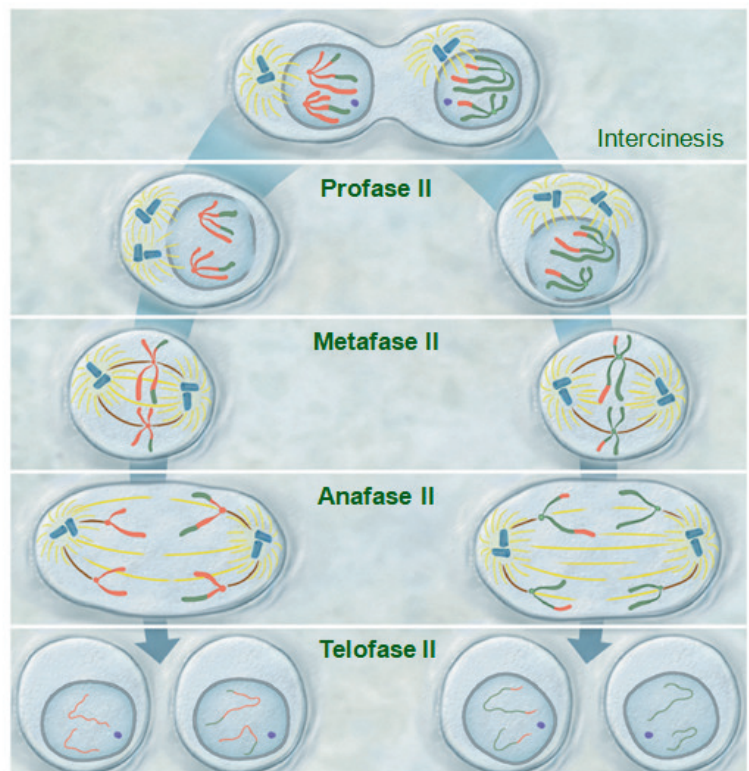


Figura 23. Principais acontecementos da segunda división meiótica

SIGNIFICADO BIOLÓXICO DA MEIOSE

- A meiose permite a redución da dotación cromosómica de células diploides á metade, dando lugar a gametos haploides que, ó unirse no proceso da fecundación, formarán o cigoto, a primeira célula do novo individuo, na que se restitúe a dotación diploide.
- A meiose é fonte de variabilidade xenética por dúas razóns:
 - A segregación cromosómica durante a anafase I prodúcese ó azar; o número de posibilidades é de 2^n , onde n é o número de parellas de cromosomas que se separan, é dicir, o número de cromosomas da dotación haploide da especie. Na especie humana, o número de gametos posibles é de 223!
 - Esta variabilidade vese incrementada polo feito de que o material xenético se intercambia entre cromátidas homólogas durante a profase I, obténdose, deste xeito, cromosomas únicos en cada evento meiótico.

A variabilidade xenética é a base sobre a que actúa a selección natural para permitir a evolución das especies e, por outra banda, é o que permite sobrevivir á especie ante as variacións do ambiente no que se desenvolve ó ofrecer un maior número de variantes e adaptacións ó mesmo.

