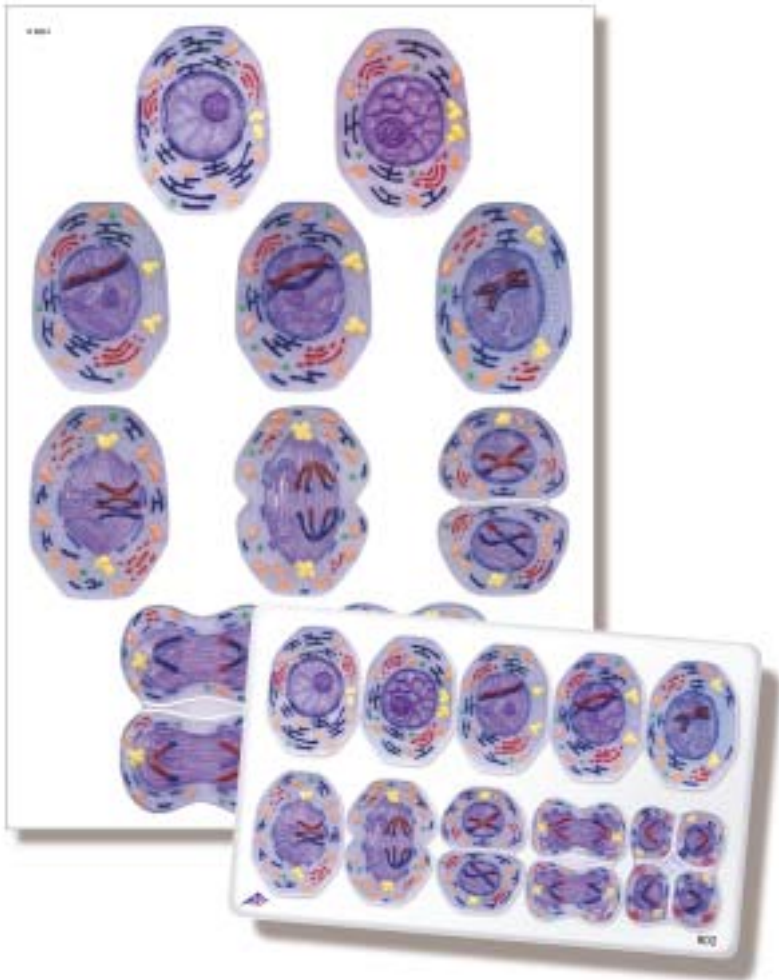


R02, V2051



Meiosis

English

Meiosis, or reduction division, is a special type of cell division. Depending on the organism and cell type, it can take anything from several days to years, resulting in the production of sex cells (gametes). Each gamete precursor cell produces four gametes through reduction division. In general, there are two types of gametes. Large, immobile cells are referred to as egg cells or oocytes, and small, mobile gametes as sperm cells or spermatocytes.

Egg cells are formed by meiotic division from precursor cells in the ovaries. Human egg cells already begin to mature in the embryo (3rd to 8th month of pregnancy), however, the cells remain in a meiotic intermediate phase until sexual maturity is reached. From then on, some of the immature egg cells complete the meiotic division at regular intervals under the control of hormones. The maturation of human sperm cells occurs regularly in the testes when sexual maturity has been reached. In this case, a complete meiotic division takes 20-24 days.

Usually, body cells (e.g. precursor cells of the gametes) contain a double (diploid) chromosome complement, with one half of the chromosomes originating from the mother and the other half from the father. Therefore, a twin copy exists of each chromosome, i.e. as a matching (homologous) pair of chromosomes. By contrast, the gametes contain only a single (haploid) chromosome complement. In other words, egg or sperm cells only contain half of the mother's or father's genetic information, so that when both cells join, a new cell (zygote) with a complete diploid chromosome complement can originate.

The purpose of meiosis is therefore to reduce the normally diploid chromosome complement of a gamete precursor cell to the haploid complement to establish the basis of any sexual reproduction. A further important function of meiosis is to mix the genetic information. This is achieved by two mechanisms:

1. a random distribution of the maternal and paternal chromosomes to the sex cells being produced
2. the exchange of genes between the homologous chromosomes (genetic recombination)

(The underlying procedures of both mechanisms are explained below in the description of the individual phases).

In humans, who have 23 chromosomes in the haploid complement, the random distribution of the chromosomes alone allows for 2^{23} , i.e. 8.4×10^6 different genetic possibilities of variation. The number of variations is furthermore increased by the exchange of genes between the chromosomes.

Prior to the meiotic division, the gamete precursor cells are in the interphase, which refers to the period between two (mitotic or meiotic) cell divisions. The interphase comprises three stages:

- **G₁ phase (presynthesis)** The stage where the cell grows.
- **S phase (synthesis)** In this phase, the centrioles and the DNA (deoxyribonucleic acid) begin to duplicate.
- **G₂ phase (postsynthesis)** This phase separates the end of the DNA synthesis from the phase of division. Furthermore, the duplication of the centrioles is completed.

Meiosis, the phase following the interphase, comprises two successive maturation (meiotic) divisions, which are separated by a short, specific interphase (interkinesis). As in mitosis, several stages of division are differentiated in each meiotic division:

English

First meiotic division:

- Prophase I (four subsections: leptotene, zygotene, pachytene and diplotene with diakinesis)
- Metaphase I
- Anaphase I
- Telophase I
- Cytokinesis I

Interkinesis

Second meiotic division:

- Prophase II
- Metaphase II
- Anaphase II
- Telophase II
- Cytokinesis II

The 3B Scientific® model series on meiosis (product no. R02) and the wall chart on meiosis (V2051M, V2051U) show a typical mammal cell at an enlargement of approx. 10,000 times. In the lower third of the models/illustrations the cell organelles are portrayed open.

The 3B Scientific® model series on meiosis is supplied in a storage system, which is equipped with a hanging device. The model series can thus be simply hung on a wall in order to save space. The models also have magnets at the rear so that they can be arranged on magnetic boards in the classroom for teaching purposes.

At the end of this description you will find illustrations of the 10 phases included. You can use these to make photocopies for your lessons. By colouring, labelling and correctly arranging the individual phases your students can easily review and memorize what they have learned.

Free colour illustrations of the individual stages are also available on the Internet at www.3bscientific.com.

1. Interphase, stage of the G₁ phase

Inside the cell the nucleus with the nucleolus (1) and its nuclear membrane (2) can be seen. The nucleus also contains the not yet helical DNA (3) with the genetic information.

The cell itself receives its stability and shape from very fine tubes, the so-called microtubules (4) extending through the cytoplasm. The microtubules control, among other things, the cell movements and the intracellular transport processes.

In the cytoplasm, the endoplasmic reticulum (5) can be seen. This is an intertwined tube system mainly in charge of lipid synthesis, ion storage and redesigning and transporting certain proteins. The membrane of the rough endoplasmic reticulum has ribosomes attached to it, which synthesize the proteins passing through the endoplasmic reticulum.

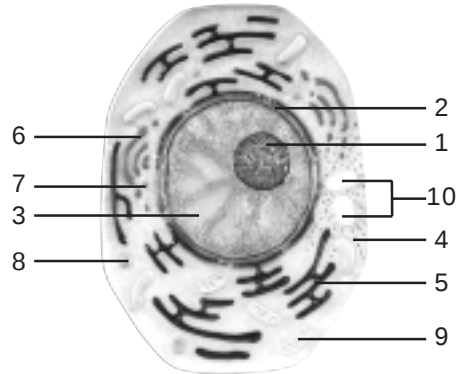
The Golgi complex (or apparatus) (6) can also be referred to as "cell gland". It is made up of stacks of layered hollow sacs (Golgi cisternae), which swell up as the vesicles become too small and "pinch off" (Golgi vesicles) (7). The Golgi complex receives membrane components and enzymes from the endoplasmic reticulum. Its main function is collecting, packing and transporting secretions and producing lysosomes (digestion vesicles) (8).

Meiosis

English

The main job of the lysosomes is breaking down cell components (= intracellular digestion). The mitochondria (9) are in charge of producing energy for the cell.

The job of the centrioles (10) is to build up the cleavage spindle. They are hollow cylinders made up of longitudinally arranged tubes (microtubules).



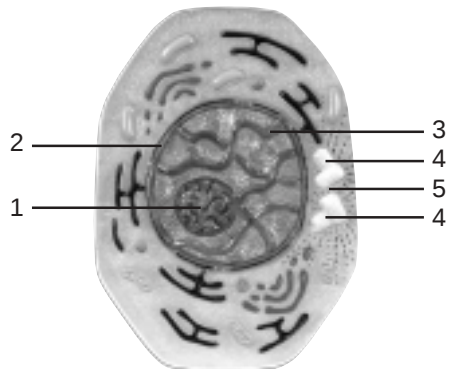
2. Prophase I

The prophase of the first meiotic division is the part of meiosis that takes longest. In the course of this phase, chromosomes and chromatin change their structure and arrangement within the nucleus in a specific order. Therefore, prophase I is split up into four subsections (leptotene, zygotene, pachytene and diplotene with diakinesis). In contrast to the mitotic prophase, which lasts several hours, meiotic prophase I can take days, weeks, months or years.

Leptotene

At the beginning of prophase I (leptotene), the nucleolus (1) and the nuclear membrane (2) can be seen. The chromosomes (3) are now visible as individual, long, thin threads. Its ends are attached within the nuclear membrane. Each chromosome has already been replicated (duplicated) during the interphase and is made up of two sister chromatids, which however are so close to each other that they cannot be differentiated.

The centrioles were also duplicated in the interphase. Both pairs (4) begin to move in opposite directions towards the two cell poles. Between them the so-called central spindle (5) begins to build up, which consists of many microtubules.



Meiosis

English

3. Zygotene and Pachytene

One maternal (1) and one paternal homologue (2) (consisting of two sister chromatids) of one chromosome pair are shown in different colours to represent the other chromosomes (2 x 23 in total).

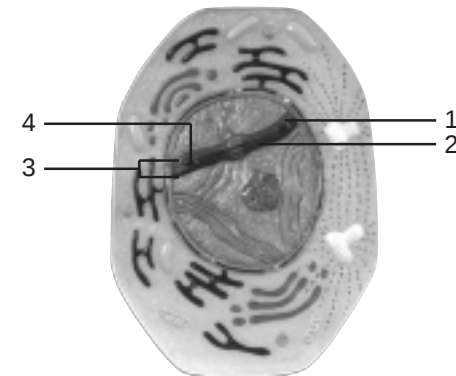
Zygotene

The zygotene phase is initiated as soon as the homologous chromosomes begin to line up side by side to form the synaptonemal complex (3) (parallel arrangement of the homologous partners). This process usually begins at the ends of the chromosomes and continues down to the other end, similar to a zipper. The chromosome pairing (synapsis) occurs with high precision, so that the matching genes of the homologous chromosomes face each other directly. This is an important requirement for the recombinant exchange of gene sections (crossing over).

The homologous chromosome pairs in meiotic prophase I are usually referred to as bivalent, but since each homologous chromosome consists of the closely arranged sister chromatids, they can also be referred to as tetrads.

Pachytene

As soon as all synaptonemal complexes are fully developed, i.e. the homologous chromosomes have all lined up, the pachytene phase begins. From now on, recombination nodes (4) become visible at intervals on the synaptonemal complexes, where the exchange of gene sections occurs.

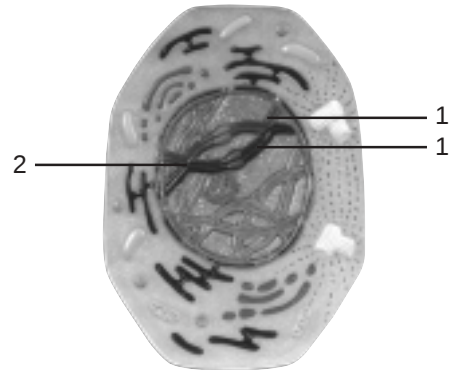


Meiosis

English

4. Diplotene

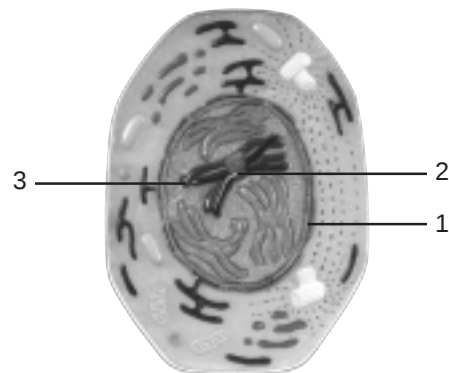
After some gene sections have been exchanged, the homologous chromosomes (1) disjoin more and more, remaining connected at one or more points of crossing over (chiasma bridges or chiasmata) (2). The chiasma bridges are the places where the genetic recombination (exchange of maternal and paternal genetic information) occurred earlier. Egg cells can persist in the diplotene phase for months or even years.



5. Diakinesis

The end of meiotic prophase I begins when the chromosomes detach from the nuclear membrane (1). The chromosomes are condensed and the sister chromatids, joined by centromeres (short DNA sequences with a high AT level) (2), become visible. The non-sister-chromatids in which an exchange of gene sections occurred remain connected via chiasma bridges (3).

The phase following prophase I is metaphase I. The meiotic phases remaining at this point take up less than 10% of the total time required for a complete meiosis.



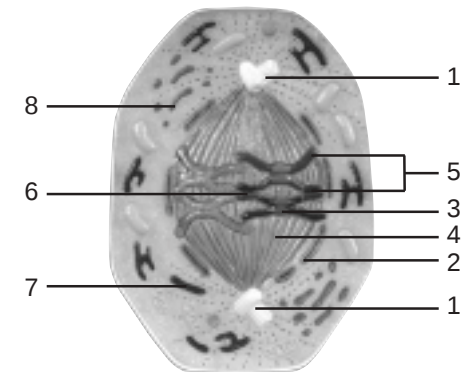
Meiosis

English

6. Metaphase I

During the transition from prophase I into metaphase I, the centriole pairs (1) have reached the two opposite cell poles. A spindle apparatus has developed and the nuclear membrane (2) dissolves. The chromosomes align at the equator level, forming the so-called metaphase plate. Viewed from the top, the chromosomes have a star-like shape (monaster or "mother" star). The kinetochores (3) are protein complexes which already have developed at the centromeres. A particularity of meiotic metaphase I is that the kinetochores of each sister chromatid pair seem to have merged. The microtubules (4) of the central spindle, which now have attached themselves precisely to the kinetochores of each sister chromatid pair (5), therefore all point in the same direction. The chiasma bridges (6) are still intact. They play an important part in the correct line-up of the homologous chromosomes at the equator level.

The endoplasmic reticulum (7) and the Golgi complex (8) have now been almost completely dissolved.



Meiosis

English

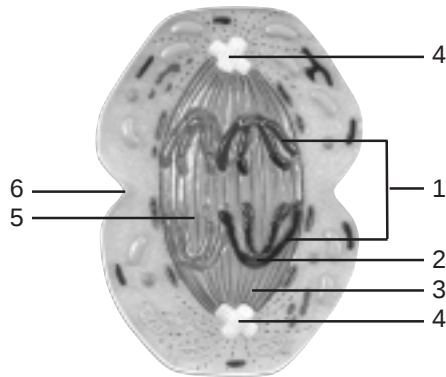
7. Anaphase I

In anaphase I of meiosis, the homologous chromosomes (1) disjoin and not, as in mitosis, the sister chromatids. In this process the chiasma bridges are dissolved, which so far held together the maternal and paternal chromosomes.

Some mutant organisms, where meiotic crossing over occurs only on a limited level, have chromosome pairs without chiasma bridges. These pairs are usually not fully disjoined (nondisjunction) and the resulting daughter cells have one chromosome too few or too many. Such malformations are referred to as numerical chromosome aberrations, which cause deformities.

Disjunction begins at the kinetochores (2), the place where the traction fibres of the central spindle are attached. From here, the chromosomes are pulled slowly towards the centrioles (4) located at the cell poles, moving along the microtubules (3) which create a traction effect as they become shorter. The microtubules (5) that are not connected to chromosomes now become longer, thus increasing the distance between the centrioles and elongating the cell. At the equator level, the beginning stage of a cleavage furrow (6) becomes visible.

The process of crossing over during the prophase and the random distribution of the maternal and paternal chromosomes to the cell poles result in a variation of the genetic information (ref. to introduction)



8. Telophase I, Cytokinesis I, Interkinesis, Prophase II and Metaphase II

Telophase I and Cytokinesis

In telophase I, the spindle disintegrates and a ring constriction (1) develops at the equator level. In addition, a thin nuclear membrane develops (2). During the following phase of cytokinesis, the cell body is divided exactly at the middle, at the ring constriction between the two new daughter nuclei (3). The daughter nuclei each contain the maternal or paternal chromosome complement slightly varied through the process of crossing over, with the DNA already present in duplicate, i.e. one chromosome consisting of two sister chromatids (4).

The endoplasmic reticulum (5) and the Golgi complex (6) both have returned to their initial shape and size.

At the end of cytokinesis, the first meiotic division is completed.

Meiosis

English

Interkinesis

The first and second meiotic divisions are divided by a short resting period (interphase). However, there is no duplication of the chromosomes consisting of two chromatids (no S phase). Both sister chromatids of each chromosome remain connected by the centromeres (7).

Meiotic division II

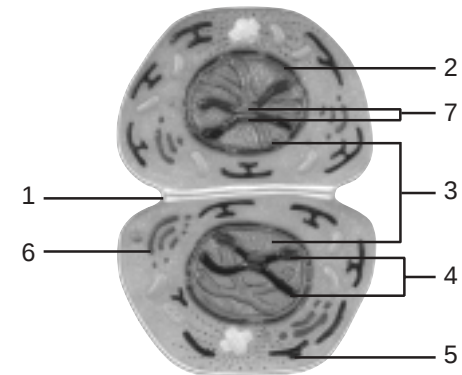
The second meiotic division occurs just like mitosis (usual nuclear and cell division). It is therefore also referred to as equational division. Since the chromosomes were not duplicated again during the preceding interkinesis, the second meiotic division, which now follows, includes the reduction of the genetic information to the haploid chromosome complement.

Prophase II

Prophase II is mostly like the prophase of mitosis and occurs very quickly in all organisms. The permeability of the cell surface increases to allow the intake of surrounding liquids. The microtubule apparatus of the cytoskeleton is reorganized. The nuclear membrane dissolves and the spindle is built up by rearranging microtubules.

Metaphase II

In metaphase II, the chromosomes are once more arranged at the equator level and the two ends of the spindle are located at the two opposite poles (as in metaphase I). A major difference to metaphase I is that two kinetochores have developed at the sister chromatids which in this case point to opposite pole directions.



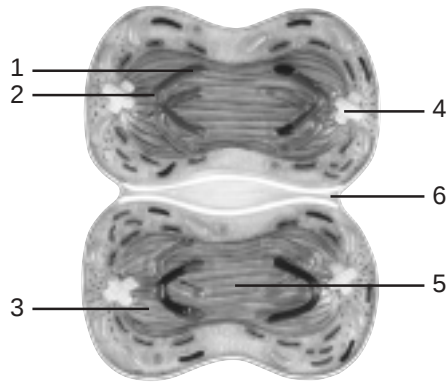
Meiosis

English

9. Anaphase II

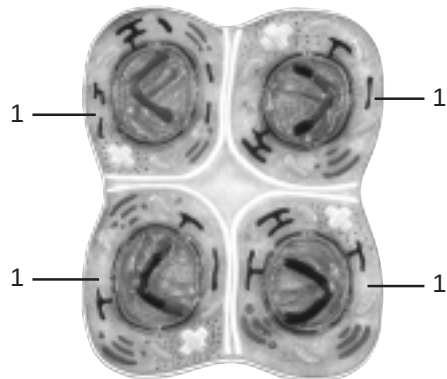
During anaphase II, following now, the two sister chromatids (1) of each chromosome are disjoined just as in mitosis.

The separation begins at the kinetochores (2), the point where the traction fibres of the central spindle are attached. From here, the chromosomes are pulled slowly towards the centrioles (4) located at the cell poles, moving along the microtubules (3) which create a traction effect as they become shorter. The microtubules (5) that are not connected to chromatids now become longer, thus increasing the distance between the centrioles and elongating the cell. At the equator level, the beginning stage of a cleavage furrow (6) becomes visible.



10. Telophase II and Cytokinesis II

The cleavage and division of the two cells produced during the first meiotic division now results in the production of four haploid cells (1) with different genetic combinations resulting from random chromosome distribution and crossing over. This explains why siblings are not identical: one child has more features from the father, the other more from the mother. It is also possible for features of the ancestors to reappear.



Meiose

Deutsch

Die Meiose oder Reduktionsteilung ist eine besondere Form der Zellteilung. Abhängig vom Organismus und Zelltyp kann sie einige Tage bis Jahre andauern und führt zur Bildung von Geschlechtszellen (Gameten). Aus je einer Gametenvorläuferzelle entstehen durch Reduktionsteilung je vier Gameten. Es lassen sich generell zwei Gametentypen unterscheiden. Große unbewegliche Zellen werden als Eizellen oder Oozyten bezeichnet und kleine bewegliche Gameten als Samenzellen oder Spermatozyten.

Eizellen entstehen durch meiotische Teilung aus Vorläuferzellen in den Eierstöcken (Ovarien). Die Reifung der menschlichen Eizellen beginnt bereits im Embryo (3.-8. Schwangerschaftsmonat), wobei die Zellen bis zur Geschlechtsreife in einem meiotischen Zwischenstadium verharren. Ab diesem Zeitpunkt vollenden einige der unreifen Eizellen, in periodischen Abständen und unter Kontrolle von Hormonen, die meiotische Teilung. Die Reifung menschlicher Samenzellen findet nach Einsetzen der Pubertät in regelmäßigen Abständen in den Hoden (Testes) statt. Eine vollständige meiotische Teilung dauert in diesem Fall 20-24 Tage.

Normalerweise enthalten Körperzellen (z.B. Vorläuferzellen der Gameten) einen doppelten (diploiden) Chromosomensatz, wobei eine Hälfte der Chromosomen von der Mutter und die andere Hälfte vom Vater stammt. Jedes Chromosom liegt daher als Zwillingskopie vor, das heißt als sich entsprechendes (homologes) Chromosomenpaar. Im Gegensatz dazu enthalten Gameten nur einen einfachen (haploiden) Chromosomensatz. Anders ausgedrückt, Ei- oder Samenzellen enthalten nur die Hälfte des mütterlichen bzw. väterlichen Erbgutes, so dass durch die Verschmelzung beider Zellen eine neue Zelle (Zygote) mit komplettem, diploidem Chromosomensatz entstehen kann.

Der Sinn der Meiose besteht somit darin, den normalerweise diploiden Chromosomensatz einer Gametenvorläuferzelle auf den haploiden Satz zu reduzieren, um die Voraussetzung für eine sexuelle Fortpflanzung zu gewährleisten. Eine weitere wichtige Funktion der Meiose ist die Durchmischung des Erbgutes, welche durch zwei Mechanismen erreicht wird: die zufällige Verteilung der mütterlichen und väterlichen Chromosomen auf die entstehenden Geschlechtszellen und den Austausch von Genen zwischen den homologen Chromosomen (genetische Rekombination).

(Die zugrundeliegenden Prozesse beider Mechanismen werden später im Rahmen der Beschreibung der einzelnen Stadien erklärt.)

Beim Menschen, mit einer Anzahl von 23 Chromosomen im haploiden Satz, ergeben sich allein durch die zufällige Verteilung der Chromosomen 2^{23} d.h. ca. $8,4 \times 10^6$ verschiedene genetische Variationsmöglichkeiten. Zudem wird die Variationsvielfalt durch den Austausch der Gene zwischen den Chromosomen wesentlich erhöht.

Vor der meiotischen Teilung befinden sich die Gametenvorläuferzellen im Stadium der Interphase, die den Zeitraum zwischen zwei Zellteilungen (mitotisch oder meiotisch) beschreibt. Die Interphase lässt sich in drei Stadien gliedern:

- **G₁-Phase (Präsynthesephase)** In diesem Stadium wächst die Zelle.
- **S-Phase (Synthesephase)** Hier beginnen sich die Centriolen und die DNS (Desoxyribonukleinsäure) zu verdoppeln.
- **G₂-Phase (Postsynthesephase)** Diese Phase trennt das Ende der DNS-Synthese von der Teilungsphase. Zudem wird in diesem Stadium die Verdopplung der Centriolen abgeschlossen.

Die sich an die Interphase anschließende Meiose lässt sich in zwei aufeinanderfolgende Reifeteilungen untergliedern, die durch eine kurze, spezielle Interphase (Interkinese) voneinander getrennt sind. Wie bei der Mitose werden bei jeder Reifeteilung verschiedene Teilungsstadien unterschieden:

Meiose

Deutsch

Reifeteilung I

- Prophase I (vier Unterabschnitte: Leptotän, Zygotän, Pachytän und Diplotän mit Diakinese)
- Metaphase I
- Anaphase I
- Telophase I
- Zytokinese I

Interkinese

Reifeteilung II

- Prophase II
- Metaphase II
- Anaphase II
- Telophase II
- Zytokinese II

Die 3B Scientific® Modellserie zur Meiose (Produktnummer R02) bzw. in der Wandkarte zur Meiose (V2051M, V2051U) zeigt eine typische Säugetierzelle in circa 10.000-facher Vergrößerung. Im unteren Drittel der Modelle/Abbildungen sind die Zellorganellen eröffnet dargestellt.

Die 3B Scientific® Modellserie zur Meiose wird in einem Aufbewahrungssystem geliefert, das mit einer Aufhängevorrichtung versehen ist. So können Sie die Modellserie auch einfach und platzsparend an einer Wand aufhängen. Auf der Rückseite sind die Modelle mit Magneten versehen und können für den Unterricht an die Magnettafeln im Klassenzimmer angeordnet werden.

Am Ende dieser Beschreibung finden Sie Abbildungen der 10 dargestellten Stadien, die Sie als Kopiervorlage für Ihren Unterricht nutzen können. Durch Ausmalen, Beschriften und richtiges Anordnen der einzelnen Stadien können Ihre Schüler das Erlernte leicht nachvollziehen und vertiefen.

Farbige Abbildungen der einzelnen Stadien erhalten Sie auch kostenlos im Internet unter www.3bscientific.com.

1. Interphase, Stadium der G₁-Phase

Im Inneren der Zelle ist der Zellkern mit dem Nucleolus (Kernkörperchen) (1) und seiner Kernhülle (2) sichtbar. Im Zellkern befindet sich die noch entspiralisierte DNS (3) mit der genetischen Information.

Die Zelle selbst erhält ihre Stabilität und Form durch sehr dünne Röhren, die sogenannten Mikrotubuli (4), die das Zellplasma durchspannen. Die Mikrotubuli steuern u.a. die Zellbewegung und die innerzellulären Transportprozesse.

Im Zellplasma ist das endoplasmatische Retikulum (5) erkennbar. Dies ist ein verschlungenes Röhrensystem, das vorwiegend der Lipidsynthese, als Ionenspeicher und der Umgestaltung und dem Transport bestimmter Proteine dient. An der Membran des rauen endoplasmatischen Retikulums befinden sich Ribosomen, welche die Proteine synthetisieren, die durch das endoplasmatische Retikulum geschleust werden.

Den Golgi-Apparat (6) kann man auch als eine Art „Zelldrüse“ bezeichnen. Er besteht aus Stapeln von ineinander geschichteten Hohlkörpern (Golgi-Cisternen), die zu kleinen Bläschen auftreiben und sich abgliedern (Golgi-Vesikel) (7). Der Golgi-Apparat erhält vom endoplasmatischen Retikulum Membranbausteine und Enzyme angeliefert. Seine Hauptaufgabe besteht im Sammeln, Verpacken und

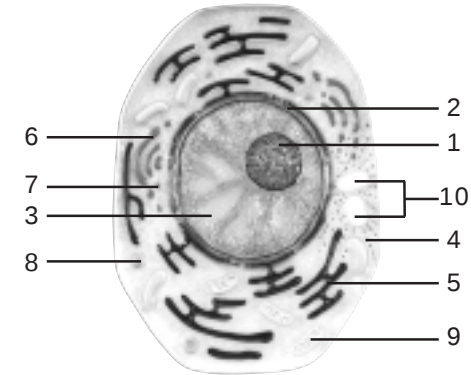
Meiose

Deutsch

Abtransport von Sekreten und in der Bildung von Lysosomen (Verdauungsbläschen) (8).

Hauptaufgabe der Lysosomen ist der Abbau von Zellbestandteilen. (=intrazelluläre Verdauung). Für die Energiegewinnung der Zelle sind die Mitochondrien (9) zuständig.

Aufgabe der Centriolen (10) ist es, die Teilungsspindel aufzubauen. Sie sind Hohlzylinder, die aus längsverlaufenden Röhren (Mikrotubuli) gebildet werden.



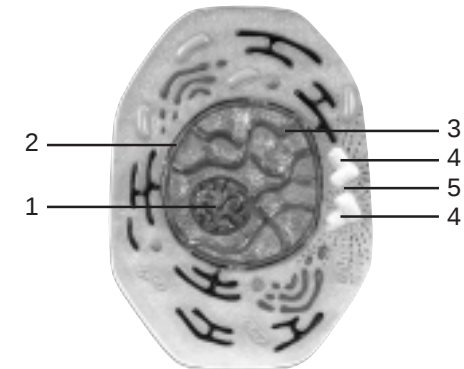
2. Prophase I

Die Prophase der ersten Reifeteilung stellt den zeitlich längsten Abschnitt der Meiose dar. Im Verlauf dieser Phase verändern Chromosomen und Chromatin in einer bestimmten Reihenfolge ihre Struktur und Anordnung im Zellkern. Daher wird die Prophase I in vier Unterabschnitte (Leptotän, Zygotän, Pachytän und Diplotän mit Diakinese) gegliedert. Im Gegensatz zur mitotischen Prophase, welche einige Stunden andauert, kann die meiotische Prophase I Tage, Wochen, Monate oder Jahre beanspruchen.

Leptotän

Zu Beginn der Prophase I (Leptotän) sind der Nucleolus (Zellkörperchen) (1) und die Kernhülle (2) zu erkennen. Die Chromosomen (3) werden nun als einzelne, lange, dünne Fäden sichtbar. Ihre Enden sind in der Kernmembran verankert. Jedes Chromosom wurde bereits in der Interphase repliziert (verdoppelt) und besteht aus zwei Schwester-Chromatiden, die allerdings so eng beieinander liegen, dass sie nicht voneinander zu unterscheiden sind.

Die Centriolen wurden ebenfalls in der Interphase verdoppelt. Beide Paare (4) beginnen voneinander weg in Richtung der beiden Zellpole zu wandern. Zwischen ihnen beginnt sich die sogenannte Zentralspindel (5) auszubilden, die aus vielen Mikrotubuli besteht.



Meiose

Deutsch

3. Zygotän und Pachytän

Je ein mütterliches (1) und ein väterliches Homolog (2) (bestehend aus zwei Schwester-Chromatiden) eines Chromosomenpaares, sind in unterschiedlichen Farben stellvertretend für die anderen Chromosomen (insgesamt 2×23) dargestellt.

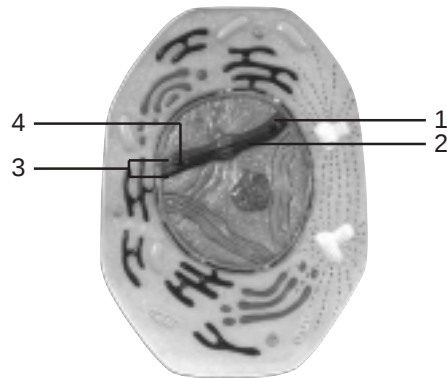
Zygotän

Die Phase des Zygotäns wird eingeleitet sobald die homologen Chromosomen damit anfangen, sich dicht aneinander zu lagern, um den synaptonemalen Komplex (3) (Parallelanordnung der homologen Partner) auszubilden. Meist beginnt dieser Prozess an den Enden der Chromosomen und wird, ähnlich wie bei einem Reißverschluss, zum anderen Ende hin fortgesetzt. Die Chromosomenpaarung (Synapsis) erfolgt mit hoher Präzision, so dass die sich entsprechenden Gene der homologen Chromosomen direkt gegenüberliegen. Dieses ist eine wichtige Voraussetzung für den rekombinanten Austausch der Genabschnitte (Crossing over).

Jedes homologe Chromosomenpaar in der meiotischen Prophase I wird für gewöhnlich Bivalent genannt, da aber jedes einzelne homologe Chromosom aus den eng beieinanderliegenden Schwester-Chromatiden besteht, kann man auch von Tetraden sprechen.

Pachytän

Sobald alle synaptonemalen Komplexe voll ausgebildet sind, d.h. sich die homologen Chromosomen vollständig aneinandergelagert haben, ist die Phase des Pachytäns erreicht. Auf den synaptonemalen Komplexen werden nun in Abständen Rekombinationsknoten (4) sichtbar, in denen der Austausch von Genabschnitten erfolgt.

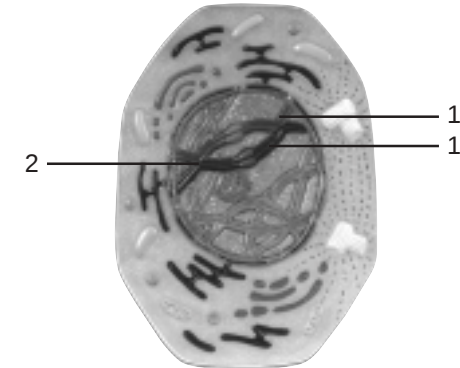


Deutsch

Meiose

4. Diplotän

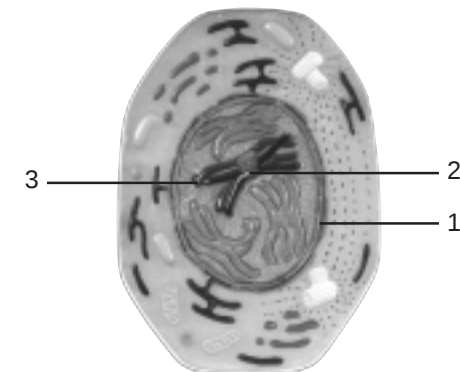
Nach dem Austausch einiger Genabschnitte lösen sich die homologen Chromosomen (1) zunehmend voneinander aber bleiben zunächst an einem oder mehreren Überkreuzungspunkten verbunden (Chiasmabrücken oder Chiasmata) (2). An den Chiasmabrücken hat zuvor die genetische Rekombination (Austausch von mütterlicher und väterlicher Erbinformation) stattgefunden. Eizellen können monate- bis jahrelang im Zustand des Diplotäns verharren.



5. Diakinese

Das Ende der meiotischen Prophase I wird durch das Ablösen der Chromosomen von der Kernhülle (1) eingeleitet. Die Chromosomen verdichten sich und die Schwester-Chromatiden, die über Centromere (kurze, AT-reiche Sequenzen der DNS) (2) verbunden sind, werden sichtbar. Die Nicht-Schwester-Chromatiden, in denen ein Austausch von Genabschnitten stattgefunden hat, sind auch weiterhin über Chiasmabrücken (3) miteinander verbunden.

Die Prophase I geht in die Metaphase I über. Die nun noch verbleibenden meiotischen Phasen beanspruchen weniger als 10 % der erforderlichen Gesamtzeit einer kompletten Meiose.



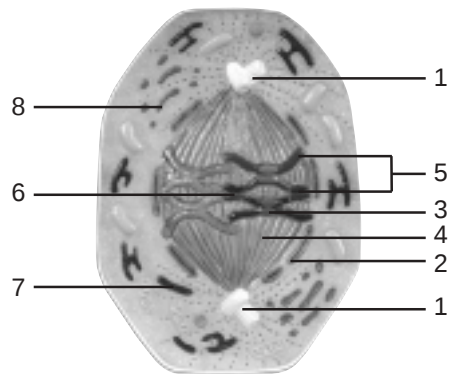
Meiose

Deutsch

6. Metaphase I

Am Übergang der Prophase I in die Metaphase I sind die Centriolenpaare (1) an den beiden gegenüberliegenden Polen der Zelle angekommen. Ein Spindelapparat hat sich ausgebildet und die Kernhülle (2) zerfällt. Die Chromosomen ordnen sich in der Äquatorialebene an. Sie bilden die sogenannte Metaphasenplatte. In der Aufsicht erscheinen die Chromosomen als sternförmige Gebilde (Monaster oder Mutterstern). Die Kinetochoren (3) sind Proteinkomplexe, welche sich bereits an den Centromeren ausgebildet haben. Eine Besonderheit der meiotischen Metaphase I ist, dass die Kinetochoren eines jeden Schwester-Chromatidenpaares fusioniert zu sein scheinen. Die Mikrotubuli (4) der Zentralspindel, die jetzt exakt an den Kinetochoren eines jeden Schwester-Chromatidenpaares (5) angesetzt haben, weisen daher alle in die gleiche Richtung. Die Chiasmabrücken (6) sind immer noch erhalten. Sie spielen eine wichtige Rolle für das korrekte Aufreihen der homologen Chromosomen in der Äquatorialebene.

Das endoplasmatische Retikulum (7) und der Golgi-Apparat (8) sind jetzt fast vollständig aufgelöst.



7. Anaphase I

In der Anaphase I der Meiose trennen sich die homologen Chromosomen (1) und nicht wie in der Mitose die Schwester-Chromatiden voneinander. Hierbei werden die Chiasmabrücken, die die homologen mütterlichen und väterlichen Chromosomen zusammenhielten, aufgelöst.

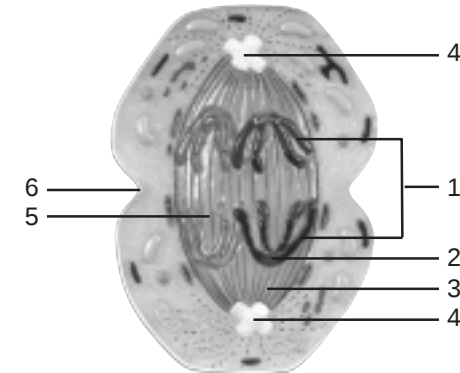
Einige mutante Organismen, bei denen das meiotische Crossing over nur in begrenztem Maße auftritt, weisen Chromosomenpaare ohne Chiasmabrücken auf. Diese Paare werden meistens nicht richtig voneinander getrennt (nondisjunction) und die resultierenden Tochterzellen enthalten ein Chromosom zu wenig, bzw. zuviel. Man bezeichnet eine solche Fehlbildung als numerische Chromosomenaberration, die zu Fehlbildungen führt.

Die Trennung beginnt an den Kinetochoren (2), der Anheftungsstelle der Zugfasern der Zentralspindel. Von dort aus werden die Chromosomen dann langsam über die sich verkürzenden Mikrotubuli (3) und die dadurch entstehende Zugwirkung zu den an den Zellpolen liegenden Centriolen (4) gezogen. Die Mikrotubuli (5), die nicht mit Chromosomen verbunden sind, werden jetzt länger, wodurch sich der Abstand zwischen den Centriolen vergrößert und die Zelle in die Länge gezogen wird. In der Äquatorialebene ist die Andeutung einer Schnürfurche (6) erkennbar.

Durch das in der Prophase erfolgte Crossing over und die zufällige Verteilung der mütterlichen und väterlichen Chromosomen zu jeweils einem Zellpol, kommt es zu einer Variation des Erbgutes (siehe Einleitung).

Deutsch

Meiose



8. Telophase I, Zytokinese I, Interkinese, Prophase II und Metaphase II

Telophase I und Zytokinese

In der Telophase I bildet sich der Spindelapparat zurück und ein Schnürring (1) entsteht in der Äquatorialebene. Ebenso bildet sich eine dünne Kernmembran (2). Der Zelleib wird während der sich anschließenden Zytokinese genau in der Mitte, am Schnürring zwischen den beiden neu entstandenen Tochterkernen (3), durchtrennt. Die Tochterkerne enthalten jeweils den durch das Crossing over leicht veränderten mütterlichen bzw. väterlichen Chromosomensatz, wobei die DNS bereits verdoppelt vorliegt, d.h. ein Chromosom besteht aus zwei Schwester-Chromatiden (4).

Das endoplasmatische Retikulum (5) und der Golgi-Apparat (6) haben ihre anfängliche Form und Größe wiedererlangt.

Am Ende der Zytokinese ist die erste Reifeteilung beendet.

Interkinese

Die erste und zweite Reifeteilung sind durch eine kurze Ruhepause (Interphase) voneinander getrennt. Eine Verdopplung der aus zwei Chromatiden bestehenden Chromosomen erfolgt allerdings nicht (keine S-Phase). Durch die Centromere (7) bleiben die beiden Schwester-Chromatiden jedes einzelnen Chromosoms miteinander verbunden.

Reifeteilung II

Die zweite Reifeteilung verläuft wie eine Mitose (übliche Kern- und Zellteilung). Deswegen wird sie auch Äquationsteilung genannt. Da die Chromosomen während der vorangegangenen Interkinese nicht wieder verdoppelt wurden, kommt es bei der nun folgenden zweiten meiotischen Teilung zur Reduktion des Erbgutes auf den haploiden Chromosomensatz.

Prophase II

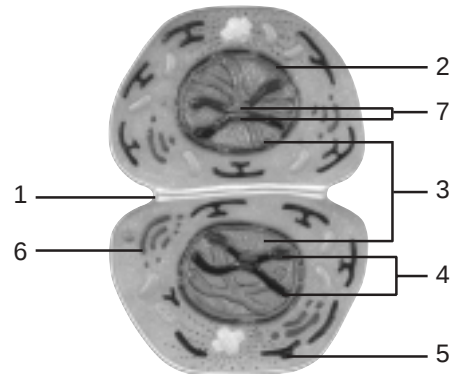
Die Prophase II entspricht weitgehend der Prophase einer Mitose und verläuft in allen Organismen sehr schnell. Die Durchlässigkeit der Zelloberfläche wird erhöht, um Flüssigkeit aus der Umgebung aufzunehmen. Der Mikrotubulusapparat des Zytoskeletts ordnet sich um. Die Kernmembran wird aufgelöst und die Spindel bildet sich aus sich neu organisierenden Mikrotubuli.

Meiose

Deutsch

Metaphase II

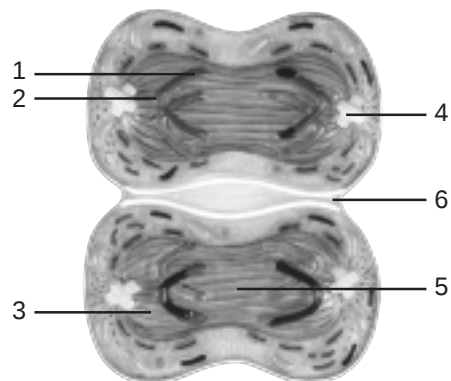
In der Metaphase II sind die Chromosomen wiederum in der Äquatorialebene angeordnet und die beiden Spindelenden liegen an den gegenüberliegenden Polen (analog zur Metaphase I). Ein wesentlicher Unterschied zu Metaphase I besteht darin, dass sich an den Schwester-Chromatiden zwei Kinetochoren entwickelt haben, die diesmal in gegensätzliche Polrichtungen weisen.



9. Anaphase II

In der nun folgenden Anaphase II werden die beiden Schwester-Chromatiden (1) jedes Chromosoms wie in der Mitose voneinander getrennt.

Die Trennung beginnt an den Kinetochoren (2), der Anheftungsstelle der Zugfasern der Zentralspindel. Von dort aus werden die Chromatiden dann langsam über die sich verkürzenden Mikrotubuli (3) und die dadurch entstehende Zugwirkung zu den an den Zellpolen liegenden Centriolen (4) gezogen. Die Mikrotubuli (5), die nicht mit Chromatiden verbunden sind, werden jetzt länger, wodurch sich der Abstand zwischen den Centriolen vergrößert und die Zelle in die Länge gezogen wird. In der Äquatorialebene ist die Andeutung einer Schnürfurche (6) erkennbar.

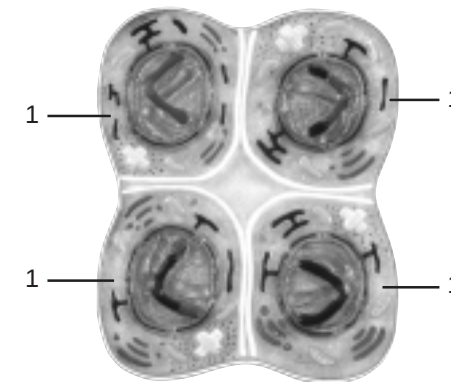


Deutsch

Meiose

10. Telophase II und Zytokinese II

Durch die Abschnürung und Teilung der beiden aus der ersten Reifeteilung hervorgegangenen Zellen, entstehen jetzt vier haploide Zellen (1) mit unterschiedlicher, durch zufällige Chromosomenaufteilung und Crossing over verursachter Genkombination. Hieraus erklärt sich die Beobachtung, dass Geschwister nicht identisch sind: das eine Kind lässt mehr die Merkmale des Vaters, das andere Kind die Merkmale der Mutter erkennen. Es können dadurch auch wieder Merkmale der Vorfahren auftauchen.



Meiosis

Español

La meiosis o división reduccional es una forma de división celular especial. En función del organismo y tipo de célula puede durar entre varios días y varios años y resulta la formación de células sexuales (gametos). De una célula precursora de gametos se forman cuatro gametos, respectivamente, por división reduccional. Generalmente, se distinguen dos tipos de gametos. Las células grandes inmóviles se denominan óvulos u oocitos y los gametos pequeños y móviles se denominan espermatozoides o espermatoцитos.

Los óvulos se forman por división meiótica a partir de células precursoras en los ovarios. La maduración de los óvulos humanos ya empieza en el embrión (3.-8. mes de embarazo), permaneciendo las células en un estado intermedio meiótico hasta la pubertad. A partir de este momento, algunas de las células inmaduras acaban la división meiótica, a intervalos periódicos y bajo el control de hormonas. La maduración de los espermatozoides humanos comienza en la pubertad y se produce a intervalos regulares en los testículos. En este caso, una división meiótica completa dura 20-24 días.

Normalmente, las células corporales (p. ej. células precursoras de gametos) contienen un juego cromosómico doble (diploide), procediendo la mitad de los cromosomas de la madre y la otra mitad del padre. Por lo tanto, cada cromosoma existe como copia gemela, es decir como par de cromosomas que se corresponden (homólogos). Al contrario, los gametos contienen un solo juego cromosómico simple (haploide). O por decirlo así, los óvulos o espermatozoides contienen solamente la mitad de la herencia de la madre y del padre, respectivamente, de manera que por la fusión de ambas células se pueda formar una nueva célula (cigoto) con un juego cromosómico diploide completo.

Por lo tanto, la meiosis tiene la finalidad de reducir el juego cromosómico de una célula precursora de gametos que normalmente es diploide a un juego haploide para garantizar el requisito de la reproducción sexual. Otra función importante de la meiosis es entremezclar la herencia, lo que se consigue por dos mecanismos:

1. la distribución al azar de los cromosomas maternos y paternos entre las células sexuales en vías de formación
2. el intercambio de genes entre los cromosomas homólogos (recombinación genética)

(Los procesos en los cuales se basan ambos mecanismos se explicarán más abajo, en el marco de la descripción de las diferentes fases.)

En el ser humano, con un número de 23 cromosomas en el juego haploide, resultan ya sólo por la distribución al azar de los cromosomas unas 2^{23} , o sea $8,4 \times 10^6$ diferentes variaciones genéticas posibles. Además, la diversidad de variaciones posibles es aumentada considerablemente por el intercambio de genes entre los cromosomas.

Antes de la división meiótica, las células precursoras de gametos se encuentran en el estado de la interfase, que describe el período comprendido entre dos divisiones celulares (mitóticas o meióticas). La interfase comprende los períodos siguientes:

- **Fase G₁ (fase presintética)** Durante esta fase la célula crece.
- **Fase S (fase sintética)** Aquí los centriolos y el ADN (ácido desoxirribonucleico) empiezan a duplicarse.
- **Fase G₂ (fase postsintética)** Esta fase separa el final de la síntesis del ADN de la fase de división. Además, en esta fase se concluye la duplicación de los centriolos.

La meiosis que sigue inmediatamente a la interfase consta de dos divisiones meióticas sucesivas intercaladas por una corta interfase específica (intercinesis). Igual que en la mitosis, cada división meiótica consta de distintos períodos de división:

Español

División meiótica I

- Profase I (cuatro subdivisiones: leptoteno, anfiteno, paquiteno y diploteno con diacinesis)
- Metafase I
- Anafase I
- Telofase I
- Citocinesis I

Intercinesis

División meiótica II

- Profase II
- Metafase II
- Anafase II
- Telofase II
- Citocinesis II

En la serie de modelos relativos a la meiosis de 3B Scientific® (N° de producto R02) o el mapa mural relativo a la meiosis (V2051M, V2051U), respectivamente, se representa una célula típica de un mamífero a 10.000 aumentos aprox.. En el tercio inferior de los modelos/figuras se representan de forma abierta las organelas celulares.

La serie de modelos de 3B Scientific® relativa a la meiosis se suministra en el interior de un sistema para guardarlos que está provisto de un dispositivo para colgarlo. Así Vd. podrá asimismo colgar fácilmente la serie de modelos en un muro, lo que ahorra espacio. Los modelos llevan imán en el dorso y por lo tanto, en clase podrán colocarse en los tabloncillos magnéticos de las aulas.

Al final de la presente descripción Vd. encontrará unas figuras de las 10 fases representadas que podrá emplear como patrones para sacar copias para sus clases. Al pintar y poner una leyenda en la respectiva fase y colocarlas correctamente, sus alumnos podrán fácilmente entender y profundizar en lo aprendido.

Las figuras en color de las respectivas fases también son disponibles gratuitamente en Internet, en www.3bscientific.com.

1. Interfase, período de la fase G₁

En el interior de la célula se observa el núcleo celular con el nucléolo (1) y su membrana nuclear (2). En el interior del núcleo celular se halla el ADN que aún no tiene forma de hélice (3) con la información genética.

La célula conserva su estabilidad y forma mediante tubos muy delgados, los llamados microtúbulos (4) que atraviesan el citoplasma. Los microtúbulos controlan el movimiento celular y los procesos de transporte intracelulares, entre otros.

En el interior del citoplasma se observa el retículo endoplasmático (5). Es un sistema tubular enredado que sirve sobre todo para la síntesis de lípidos, como almacén de iones y para la transformación y el transporte de determinadas proteínas. En la membrana del retículo endoplasmático rugoso se hallan ribosomas que sintetizan las proteínas que pasan por el retículo endoplasmático.

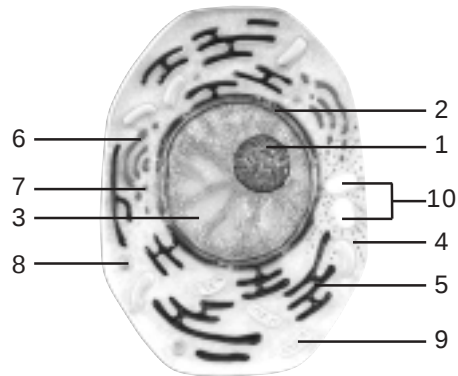
Meiosis

Español

El aparato de Golgi (6) puede denominarse asimismo una especie de „glándula celular“. Consta de pilas de cuerpos huecos entremetidos (cisternas de Golgi) que se empujan hacia arriba, formando pequeñas vesículas que posteriormente se separan (vesículas de Golgi) (7). El aparato de Golgi recibe del retículo endoplasmático materiales para la membrana y enzimas que éste le suministra. Su tarea principal es la de recoger, empaquetar y transportar secreciones y fabricar lisosomas (vesículas de digestión) (8).

La tarea principal de los lisosomas es la degradación de componentes celulares (=digestión intracelular). Los responsables de la producción de energía en la célula son las mitocondrias (9).

La tarea de los centriolos (10) es la formación del huso acromático. Son cilindros huecos formados por tubos longitudinales (microtúbulos).



2. Profase I

La profase de la primera división meiótica es la fase más larga de la meiosis. Durante esta fase, los cromosomas y la cromatina cambian, en un orden determinado, de estructura y colocación en el interior del núcleo celular. Por eso, la profase I se subdivide en cuatro períodos (leptoteno, anfiteno, paquiteno y diploteno con diacinesis). Contrariamente a la profase mitótica que dura varias horas, la profase meiótica I puede durar varios días, semanas, meses o años.

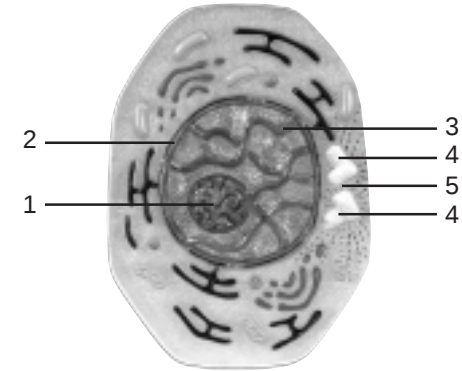
Leptoteno

Al principio de la profase I (leptoteno) se observan el nucléolo (1) y la membrana nuclear (2). Ahora los cromosomas (3) se hacen visibles como largas hebras delgadas sueltas. Sus extremidades son asociadas a la membrana nuclear. Cada cromosoma ya ha sido replicado (duplicado) durante la interfase y está conformado por dos cromátides hermanas, que, sin embargo, están tan cerca uno del otro que no se pueden distinguir.

Los centriolos también han sido duplicados durante la interfase. Ambos pares (4) empiezan a alejarse uno del otro, trasladándose hacia los polos opuestos de la célula. Entre ellos, comienza a formarse el llamado huso central (5) que está formado por numerosos microtúbulos.

Español

Meiosis



3. Anfiteno y Paquiteno

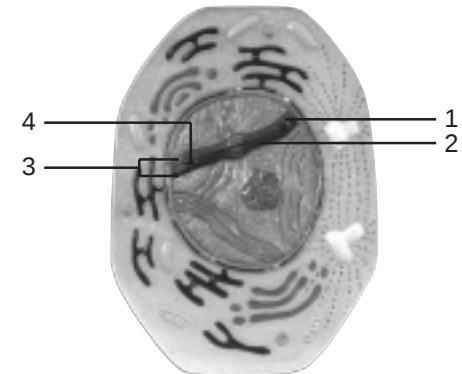
Un homólogo materno (1) y un homólogo paterno (2) (constituidos por dos cromátides hermanas) de un par de cromosomas, respectivamente, son representativos de los demás cromosomas (en total 2×23) y representados en distintos colores.

Anfiteno

Se inicia la fase del anfiteno, cuando los cromosomas homólogos comienzan a aparearse estrechamente para formar el complejo sinaptonémico (3) (colocación paralela de los asociados homólogos). En la mayoría de los casos, este proceso comienza en las extremidades de los cromosomas y continúa en dirección a la extremidad opuesta, de forma parecida al funcionamiento de una cremallera. El apareamiento de cromosomas (sinapsis) se realiza con alta precisión, de manera que los genes de los cromosomas homólogos que se correspondan estén situados exactamente uno en frente de otro. Esto es un requisito importante del intercambio recombinante de los segmentos cromosómicos (crossing-over). A cada par de cromosomas homólogos de la profase meiótica I se suele denominar bivalente, pero dado que cada cromosoma homólogo individual está conformado por las cromátides hermanas situadas muy cerca una de otra, también pueden llamarse tetradas.

Paquiteno

Cuando todos los complejos sinaptonémicos se hayan completamente formados, es decir cuando los cromosomas homólogos se hayan completamente unidos, ha llegado la fase del paquiteno. Entonces, sobre los complejos sinaptonémicos se hacen visibles por intervalos nudos de recombinación (4), en los cuales se realiza el intercambio de segmentos cromosómicos.

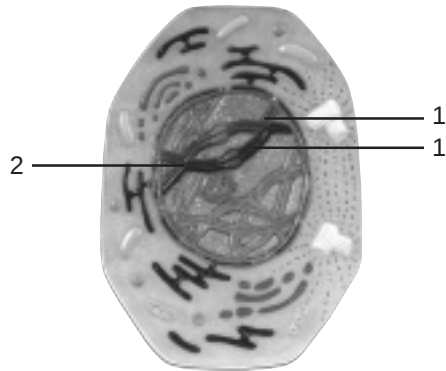


Meiosis

Español

4. Diploteno

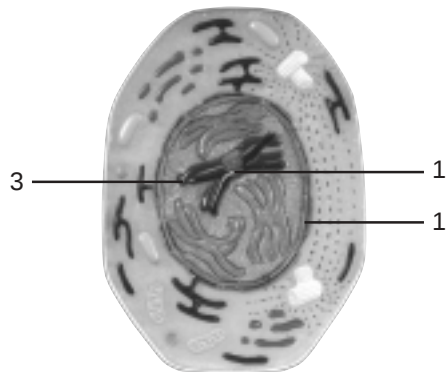
Después del intercambio de varios segmentos cromosómicos, los cromosomas homólogos (1) se separan progresivamente, aunque por de pronto quedan unidos por uno o varios puntos de entrecruzamiento (puentes de quiasma o quiasmas) (2). En los quiasmas se realizó previamente la recombinación genética (intercambio de información genética materna y paterna). Los óvulos pueden permanecer durante meses o años en el estado del diploteno.



5. Diacinesis

El final de la profase meiótica I es introducida por la separación de los cromosomas de la membrana nuclear (1). Los cromosomas se condensan y las cromátides hermanas que están unidos por centrómeros (secuencias cortas del ADN, ricas en adenina y timina) (2) se hacen visibles. Las cromátides hermanas, en las cuales se efectuó un intercambio de segmentos cromosómicos, quedan unidas por quiasmas (3).

De la profase I se pasa a la metafase I. Las restantes fases meióticas requieren menos del 10% del tiempo total requerido para la meiosis completa.



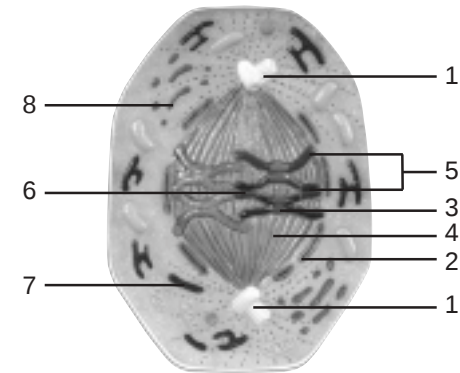
Español

Meiosis

6. Metafase I

En el momento de la transición de la profase I a la metafase I, los pares de centríolos (1) han llegado a los dos polos opuestos de la célula. Se ha formado el huso acromático y la membrana nuclear (2) se descompone. Los cromosomas se disponen en el plano ecuatorial. Forman el llamado plato de metafase. A vista desde arriba, los cromosomas son parecidos a estrellas (monáster o estrella madre). Los cinetocoros (3) son complejos proteínicos que ya se han formado en los centrómeros. Una particularidad de la metafase meiótica I es que los cinetocoros de cada par de cromátides hermanas parecen estar fusionados. Por consiguiente, los microtúbulos (4) del huso central que entonces se han establecido exactamente en los cinetocoros de cada par de cromátides hermanas (5), se dirigen todos en la misma dirección. Los quiasmas (6) siguen existiendo. Desempeñan un papel importante en la alineación correcta de los cromosomas homólogos en el plano ecuatorial.

Ahora el retículo endoplasmático (7) y el aparato de Golgi (8) están casi completamente descompuestos.



7. Anafase I

Durante la anafase I de la meiosis, se separan los cromosomas homólogos (1) y no las cromátides hermanas como se produce en la mitosis. Durante este proceso se desintegran los quiasmas que unían los cromosomas homólogos maternos y paternos.

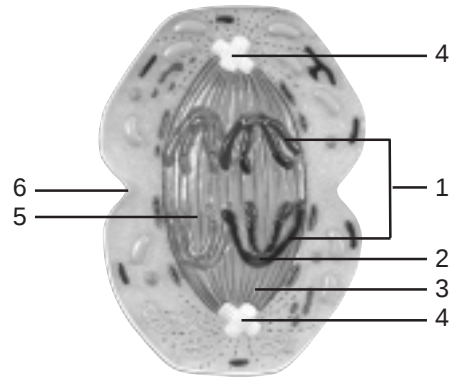
Algunos organismos mutantes, en los que el crossing-over meiótico no se produce que en medida limitada, presentan pares de cromosomas sin quiasmas. En la mayoría de los casos, estos pares no se separan correctamente (nondisjunction) y las células hijas resultantes tienen un cromosoma de menos o de más, respectivamente. Tal deformación se denomina aberración cromosomática numérica que conlleva deformaciones.

La separación comienza en los cinetocoros (2), punto donde se adhieren las fibras de tracción del huso central. Desde allá, los cromosomas son tirados paulatinamente a través de los microtúbulos (3) que se contraen y la consiguiente fuerza de tracción hacia los centríolos (4) situados en los polos celulares. Los microtúbulos (5) que no están unidos a cromosomas, se hacen más largos ahora, por lo cual aumenta la distancia entre los centríolos y se alarga la célula. En el plano ecuatorial se observa un somero surco de constricción (6).

Meiosis

Español

El crossing-over realizado durante la profase y la distribución al azar de los cromosomas maternos y paternos con destino a uno de los polos celulares, respectivamente, conlleva una variación de la herencia (véase Introducción).



8. Telofase I, Citocinesis I, Intercinesis, Profase II y Metafase II

Telofase I y Citocinesis

Durante la telofase I se desorganiza el huso acromático y se forma un anillo de constricción (1) en el plano ecuatorial. Asimismo se forma una membrana nuclear delgada (2). Durante la citocinesis siguiente, el cuerpo de la célula se divide en dos exactamente por el medio, en el anillo de constricción, entre los dos núcleos de las células hijas recién formados (3). Los núcleos de las células hijas contienen el juego de cromosomas materno o paterno, respectivamente, modificados levemente por el crossing-over, existiendo el ADN ya por duplicado, es decir un cromosoma está formado por dos cromátides hermanas (4).

El retículo endoplasmático (5) y el aparato de Golgi (6) han recuperado su forma y tamaño iniciales. Al final de la citocinesis, la primera división meiótica está terminada.

Intercinesis

La primera y la segunda división meiótica son intercaladas por un breve descanso (interfase). Sin embargo, no se realiza ninguna duplicación de los cromosomas formados por dos cromátides (no hay fase S). Por los centrómeros (7), ambas cromátides hermanas de cada cromosoma quedan unidas entre sí.

División meiótica II

La segunda división meiótica se produce de la misma manera que la mitosis (división nuclear y celular normal). Por este motivo, se denomina asimismo división ecuacional. Como los cromosomas no han sido duplicados durante la intercinesis que precede, resulta la reducción de la herencia al juego de cromosomas haploide durante la segunda división meiótica.

Profase II

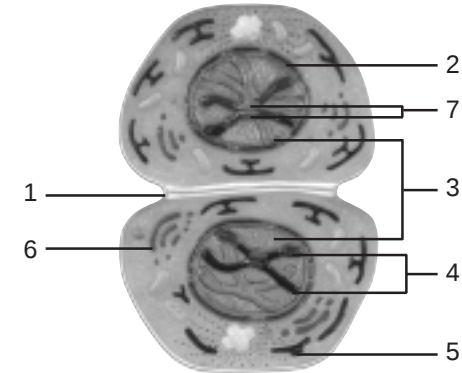
La profase II equivale en gran parte a la profase de la mitosis y se produce muy rápidamente en cualquier organismo. La permeabilidad de la superficie celular aumenta para poder absorber la humanidad del ambiente. El aparato microtubular del citoesqueleto se reorganiza. La membrana nuclear se desintegra y se forma el huso a partir de microtúbulos que se están reorganizando.

Meiosis

Español

Metafase II

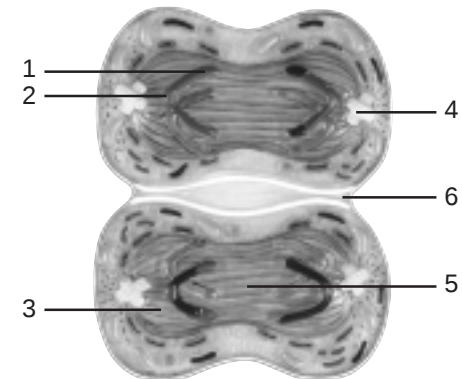
Durante la metafase II, los cromosomas vuelven a disponerse en el plano ecuatorial y las dos extremidades del huso se hallan en los polos opuestos (análogamente a la metafase I). Sin embargo, difiere considerablemente de la metafase I por el hecho de que en las cromátides hermanas se han formado dos cinetocoros que ésta vez se dirigen en unas direcciones polares opuestas.



9. Anafase II

A continuación, durante el anafase II, las dos cromátides hermanas (1) de cada cromosoma se separan, igual que en la mitosis.

La separación comienza en los cinetocoros (2), punto donde se adhieren las fibras de tracción del huso central. Desde allá, los cromátides son tirados paulatinamente a través de los microtúbulos (3) que se contraen y la consiguiente fuerza de tracción hacia los centríolos (4) situados en los polos celulares. Los microtúbulos (5) que no están unidos a cromátides, se hacen más largos ahora, por lo cual aumenta la distancia entre los centríolos y se alarga la célula. En el plano ecuatorial se observa un somero surco de constricción (6).

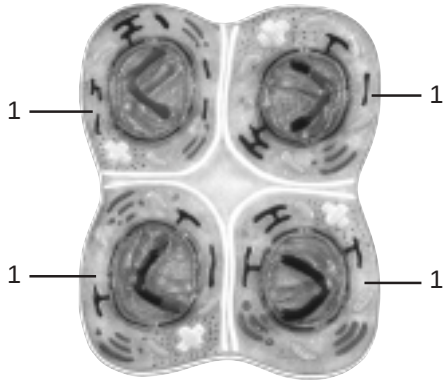


Meiosis

Español

10. Telofase II y Citocinesis II

De la constricción y la división de las dos células procedentes de la primera división meiótica, resultan ahora cuatro células haploides (1) con distintas combinaciones genéticas debidas a la distribución al azar de los cromosomas y el crossing-over. Eso explica el hecho observado que los hermanos no son idénticos: en el uno se observan más las características del padre, en el otro las de la madre. Por este motivo, también es posible que resurgan características de los antepasados.



Français

Méiose

La méiose ou la division réductrice est une forme particulière de la division cellulaire. En fonction de l'organisme et du type de cellule, sa durée est de quelques jours à quelques années, et elle entraîne la formation de cellules sexuées (gamètes). De chaque cellule précurseur d'un gamète résultent quatre gamètes par la division réductrice. En général, on distingue deux types de gamètes. Les grandes cellules immobiles sont désignées par le terme d'ovules ou d'ovocytes et les petits gamètes mobiles par le terme de spermatozoïdes ou spermatocytes.

Les ovules résultent de la division méiotique des cellules précurseurs qui a lieu dans les ovaires. La maturation des ovules humains débute déjà dans l'embryon (du 3ème au 8ème mois de la grossesse), les cellules stagnent à un stade méiotique intermédiaire jusqu'à la puberté. A partir de ce moment, certains des ovules immatures accomplissent la division méiotique à intervalles réguliers et sous le contrôle des hormones. La maturation des spermatozoïdes humains a lieu à intervalles réguliers dans les testicules après la survenue de la puberté. Une division méiotique complète dure dans ce cas 20 à 24 jours.

Normalement, les cellules corporelles (p.ex. les cellules précurseurs des gamètes) contiennent un double jeu de chromosomes (diploïde) dont une moitié des chromosomes provient de la mère et l'autre moitié du père. Chaque chromosome est par conséquent présent sous forme de copie jumelle, c'est-à-dire en tant que paire (homologue) de chromosomes correspondants. Les gamètes contiennent au contraire uniquement un simple jeu de chromosomes (haploïde). En d'autres termes, les ovules ou les spermatozoïdes contiennent seulement la moitié du génotype maternel et paternel, tant et si bien que de la fusion des deux cellules peut résulter une nouvelle cellule (zygote) possédant un jeu de chromosomes diploïde complet.

La fonction de la méiose consiste par conséquent à réduire le jeu de chromosomes normalement diploïde d'une cellule précurseur d'un gamète à un jeu haploïde afin d'assurer la condition pour la reproduction sexuelle. Une autre fonction importante de la méiose réside dans le mélange du génotype, réalisé par deux mécanismes :

1. la répartition fortuite des chromosomes maternels et paternels sur les cellules sexuées en formation
2. l'échange des gènes entre les chromosomes homologues (recombinaison génétique)

(Les processus de base de ces deux mécanismes sont expliqués plus loin dans le cadre de la description de chaque stade).

Chez l'homme, avec un nombre de 23 chromosomes dans le jeu haploïde, la répartition fortuite des chromosomes entraîne 2^{23} , c.-à-d. env. $8,4 \times 10^6$ possibilités différentes de variations génétiques. Par ailleurs, la multitude de variations augmente considérablement par l'échange des gènes entre les chromosomes.

Avant la division méiotique, les cellules précurseurs des gamètes se trouvent au stade de l'interphase qui décrit la période entre deux divisions cellulaires (mitotique ou méiotique). L'interphase se divise en trois stades :

- **Phase G₁ (phase de présynthèse)** A ce stade, la cellule croît.
- **Phase S (phase de synthèse)** C'est durant cette phase que les centrioles et l'ADN (acide désoxyribonucléique) commencent à se dédoubler.
- **Phase G₂ (phase de postsynthèse)** Cette phase sépare la fin de la synthèse de l'ADN de la phase de division. Par ailleurs, le dédoublement des centrioles est achevé durant ce stade.

La méiose succédant à l'interphase se divise en deux divisions de maturation successives, séparées par une interphase spéciale et courte (intercinèse). De même que lors de la mitose, on distingue différents stades de division lors de chaque division de maturation :

Méiose

Français

Division de maturation I

- Prophase I (quatre sous-sections : leptotène, zygotène, pachytène et diplotène avec diacinèse)
- Métaphase I
- Anaphase I
- Télophase I
- Cytocinèse I

Intercinèse

Division de maturation II

- Prophase II
- Métaphase II
- Anaphase II
- Télophase II
- Cytocinèse II

La série des modèles 3B Scientific® de la méiose (numéro de produit R02) ainsi que la table murale "La méiose" (V2051M, V2051U) montrent une cellule typique des mammifères, agrandie environ 10.000 fois. Dans le tiers inférieur des modèles/représentations, les organelles cellulaires ouverts sont représentés.

La série des modèles 3B Scientific® de la méiose est fournie dans un système de conservation muni d'un dispositif de suspension, ce qui vous permet de suspendre simplement la série des modèles au mur en économisant de la place. Au verso, les modèles sont pourvus d'aimants, ce qui permet de les classer sur les tableaux magnétiques dans la classe pendant les cours.

A la fin de cette description, vous trouverez des illustrations des 10 stades représentés que vous pouvez également utiliser comme modèle de copie pour vos cours. En décrivant, en inscrivant et en classant les différents stades correctement, vos élèves peuvent mieux comprendre et approfondir la matière étudiée.

Vous trouverez également des représentations en couleur gratuites sur Internet à l'adresse suivante : www.3bscientific.com

1. Interphase, stade de la phase G₁

A l'intérieur de la cellule, le noyau cellulaire ainsi que le nucléole (petit corps sphérique qui se trouve dans les noyaux cellulaires) (1) et sa membrane nucléaire (2) sont visibles. L'ADN encore non déspiralisé (3) contenant l'information génétique se trouve dans le noyau cellulaire.

La cellule même doit sa stabilité et sa forme à des tubes très fins appelés microtubules (4) qui traversent le plasma cellulaire. Les microtubules commandent entre autres le mouvement de la cellule et les processus de transport à l'intérieur de la cellule.

On reconnaît le réticulum endoplasmique (5) dans le plasma cellulaire. Il s'agit d'un système tubulaire emmêlé servant principalement à la synthèse des lipides, au stockage des ions et à la transformation et au transport de certaines protéines. Sur la membrane du réticulum endoplasmique rugueux se trouvent les ribosomes qui synthétisent les protéines qui traversent le réticulum endoplasmique.

On peut également désigner l'appareil de Golgi (6) comme un genre de "glande cellulaire". Il est constitué de corps creux, empilés les uns sur les autres (citerne de Golgi) formant de petits vésicules qui se détachent (vésicules de Golgi) (7). L'appareil de Golgi reçoit des éléments constitutifs de la membrane et

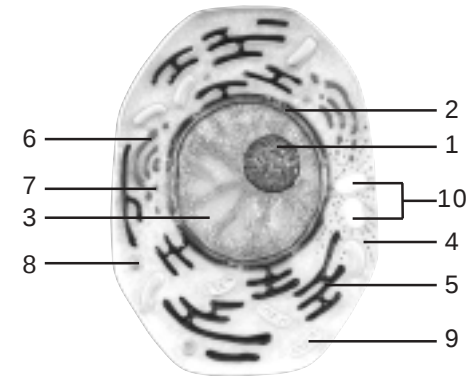
Méiose

Français

des enzymes du réticulum endoplasmique. Sa tâche principale consiste à collecter, emballer et transporter les sécrétions et à la formation des lysosomes (vésicules de digestion) (8).

La dégradation des éléments cellulaires (= digestion intracellulaire) constitue la tâche principale des lysosomes. Les mitochondries (9) sont responsables de la production d'énergie de la cellule.

Les centrioles (10) ont pour tâche de former le fuseau. Il s'agit de cylindres creux formés de tubes longitudinaux (microtubules).

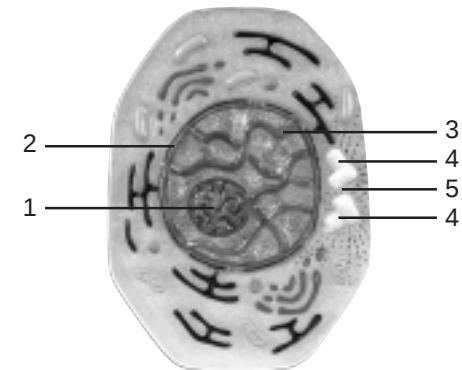


2. Prophase I

La prophase de la première division de maturation représente la plus longue séquence de la méiose au point de vue du temps. Au cours de cette phase, les chromosomes et la chromatine modifient leur structure et leur disposition dans le noyau cellulaire selon un ordre défini. Par conséquent, la prophase I est divisée en quatre sous-sections (leptotène, zygotène, pachytène et diplotène avec diacinèse). Contrairement à la prophase mitotique qui dure quelques heures, la prophase I méiotique peut durer des jours, des semaines, des mois ou des années.

Leptotène

Au commencement de la prophase I (leptotène), le nucléole (corpuscule sphérique présent dans le noyau cellulaire) (1) et sa membrane nucléaire (2) sont visibles. Les chromosomes (3) sont visibles sous forme de longs fils fins. Leurs extrémités sont ancrées dans la membrane nucléaire. Chaque chromosome a déjà été répliqué (dédoublé) au cours de l'interphase et est constitué de deux chromatides-sœurs qui se sont cependant accolées si étroitement que l'on n'arrive pas à les distinguer.



Méiose

Français

Les centrioles ont également été dédoublés au cours de l'interphase. Les deux paires (4) commencent à s'éloigner l'une de l'autre en direction des deux pôles cellulaires. Le fuseau central (5), constitué de nombreux microtubules, commence à se former entre ces deux paires.

3. Zygotène et Pachytène

Un homologue maternel (1) et un homologue paternel (2) (composé de chromatides-sœurs) d'une paire de chromosomes sont représentés en plusieurs couleurs afin de représenter les autres chromosomes (au total 2×23).

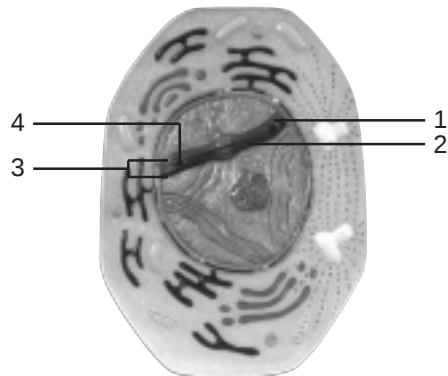
Zygotène

La phase du zygotène se déclenche aussitôt que les chromosomes homologues commencent à s'accoler étroitement pour former le complexe synaptonémal (3) (disposition parallèle des partenaires homologues). La plupart du temps, ce processus commence aux extrémités des chromosomes et se poursuit, de même qu'une fermeture éclair, jusqu'à l'autre extrémité. L'appariement chromosomique (synapse) s'effectue avec une haute précision de telle sorte que les gènes correspondants des chromosomes homologues se trouvent directement les uns en face des autres. Ceci constitue une condition importante de l'échange recombinant des segments de gènes (enjambement).

Chaque paire de chromosomes homologues au cours de la prophase I méiotique est appelée bivalente. Mais étant donné que chaque chromosome homologue est constitué des chromatides-sœurs étroitement accolées, on peut également parler de tétrades.

Pachytène

Aussitôt que tous les complexes synaptonémaux sont complètement formés, c'est-à-dire lorsque les chromosomes homologues sont complètement accolés les uns aux autres, la phase du pachytène est atteinte. A intervalles, des nœuds de recombinaison (4) sont visibles sur les complexes synaptonémaux où a lieu l'échange des segments de gènes.

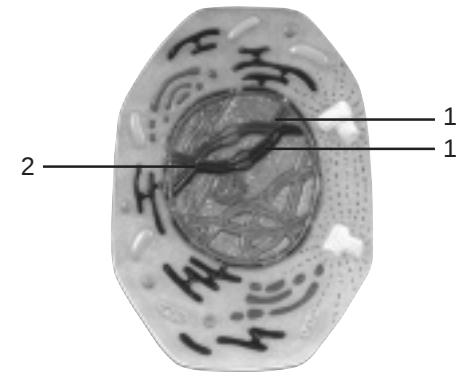


Français

Méiose

4. Diplotène

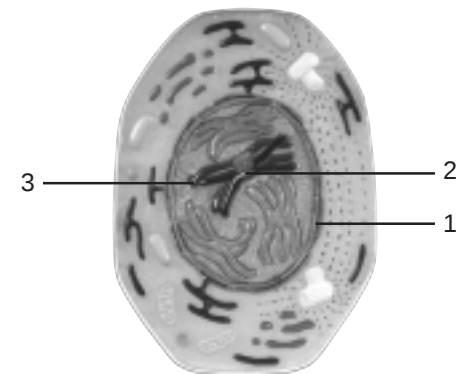
Après l'échange de quelques segments de gènes, les chromosomes homologues (1) se séparent de plus en plus les uns des autres, mais restent cependant liés à un ou plusieurs points d'intersection (ponts du chiasma ou chiasmata) (2). La recombinaison génétique a eu lieu auparavant sur les ponts du chiasma (échange de l'information héréditaire maternelle et paternelle). Les ovules peuvent rester à l'état du diplotène pendant des mois, voire des années.



5. Diacinèse

La fin de la prophase I méiotique est déclenchée par le détachement des chromosomes de la membrane nucléaire (1). Les chromosomes s'épaississent et les chromatides-sœurs, reliées par les centromères (séquences courtes, riches en AT de l'ADN) (2), sont visibles. Les chromatides non sœurs dans lesquelles un échange de segments de gènes a eu lieu sont encore toujours reliées entre elles par des ponts de chiasma (3).

La métaphase I succède à la prophase I. Les phases méiotiques restantes nécessitent moins de 10 % du temps total d'une méiose complète.



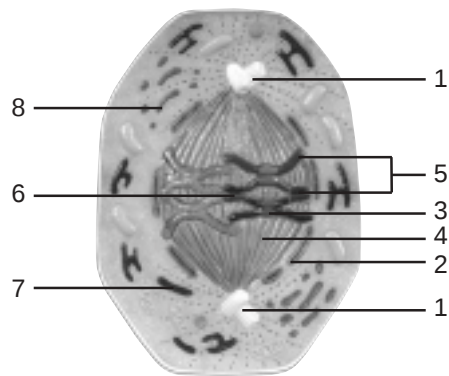
Méiose

Français

6. Métaphase I

Lors de la transition de la prophase I à la métaphase I, les paires de centrioles (1) sont arrivées aux deux pôles opposés de la cellule. Un appareil fusorial s'est formé et la membrane nucléaire (2) se dégrade. Les chromosomes se disposent sur le plan équatorial. Ils forment la plaque de la métaphase. Vus de haut, les chromosomes apparaissent sous forme d'étoile (monaster ou sphère-mère). Les cinétochores (3) sont des complexes protéiques déjà formés sur les centromères. Une particularité de la métaphase I méiotique réside dans le fait que les cinétochores de chaque paire de chromatides-sœurs semblent avoir fusionné. Les microtubules (4) du fuseau central qui se sont fixés exactement sur les cinétochores de chaque paire de chromatides-sœurs (5), indiquent par conséquent tous la même direction. Les ponts de chiasma (6) sont encore toujours préservés. Ils jouent un rôle important pour la disposition correcte des chromosomes homologues sur le plan équatorial.

Le réticulum endoplasmique (7) et l'appareil de Golgi (8) sont pratiquement décomposés complètement.



7. Anaphase I

Au cours de l'anaphase I de la méiose, les chromosomes homologues (1) se séparent et non les chromatides-sœurs comme au cours de la mitose. Les ponts de chiasma qui renaient les chromosomes homologues maternels et paternels se décomposent.

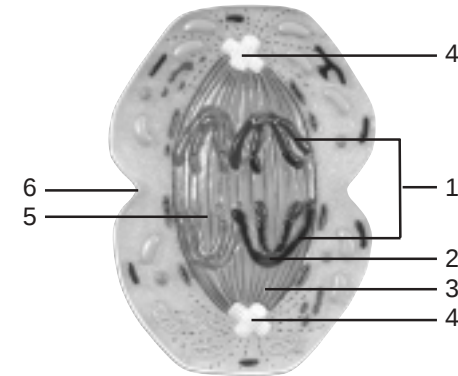
Quelques organismes mutants, chez lesquels l'enjambement méiotique n'est effectué que dans une certaine mesure, présentent des paires de chromosomes exemptes de ponts de chiasma. La plupart du temps, ces paires ne sont pas vraiment désunies (non-disjonction), et les cellules filles en résultant possèdent un chromosome trop peu ou un chromosome de trop. On désigne une telle déformation par le terme d'aberration chromosomique numérique, pouvant entraîner des anomalies.

La séparation commence au niveau des cinétochores (2), lieu de fixation des fibres tractrices du fuseau central. C'est à partir de cet endroit que les chromosomes sont lentement tirés par les microtubules (3) se raccourcissant, et par l'effet de traction en résultant vers les centrioles (4) se trouvant aux pôles de la cellule. Les microtubules (5) qui ne sont pas liés à des chromosomes s'allongent, ce par quoi la distance entre les centrioles augmente, et la cellule s'étire dans le sens de la longueur. Sur le plan équatorial, on reconnaît l'ébauche d'un sillon d'étranglement (6).

Français

Méiose

Par l'enjambement effectué au cours de la prophase et la répartition fortuite des chromosomes maternels et paternels vers les deux pôles de la cellule, on observe une variation du patrimoine héréditaire (voir introduction).



8. Télophase I, Cytocinèse I, Intercinèse, Prophase II et Métaphase II

Télophase I et Cytocinèse

Au cours de la télophase I, l'appareil fusorial se résorbe, et un étranglement annulaire (1) se forme au niveau du plan équatorial. De même, une fine membrane cellulaire (2) se forme. Au cours de la cytocinèse suivante, le corps cellulaire est divisé en deux parties exactes au centre, c'est-à-dire à l'étranglement annulaire entre les deux nouveaux noyaux fils (3). Chaque noyau fils contient le jeu de chromosomes maternel, resp. paternel légèrement modifié par l'enjambement, l'ADN est déjà dédoublé, c.-à-d. qu'un chromosome se compose de deux chromatides-sœurs (4).

Le réticulum endoplasmique (5) et l'appareil de Golgi (6) ont retrouvé leur forme et leur taille initiales.

A la fin de la cytocinèse, la première division de maturation est achevée.

Intercinèse

La première et la deuxième division de maturation sont séparées par une courte phase de repos (interphase). Un dédoublement des chromosomes issus de deux chromatides n'a cependant pas lieu (pas de phase S). Les deux chromatides-sœurs de chaque chromosome restent liées entre elles par les centromères.

Division de maturation II

La deuxième division de maturation se déroule comme une mitose (division habituelle du noyau et de la cellule). C'est la raison pour laquelle on l'appelle également division équationnelle. Etant donné que les chromosomes n'ont pas été redédoubleés au cours de l'intercinèse précédente, on observe une réduction du patrimoine héréditaire du jeu de chromosomes haploïde lors de la seconde division méiotique y succédant.

Prophase II

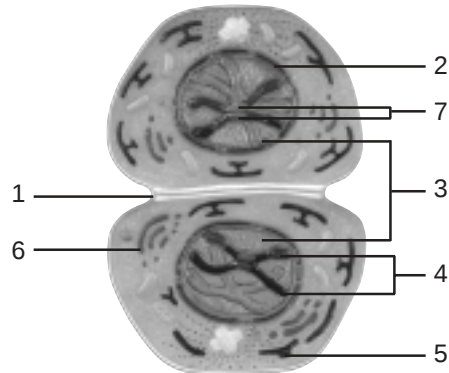
La prophase II correspond étroitement à la prophase d'une mitose et se déroule très rapidement dans tous les organismes. La perméabilité de la surface de la cellule augmente afin d'absorber le liquide de l'environnement. L'appareil microtubulaire du cytosquelette se restructure. La membrane nucléaire se désagrége, et le fuseau se forme à partir de microtubules se restructurant.

Méiose

Français

Métaphase II

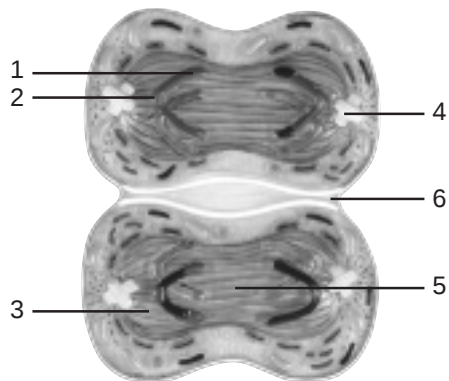
Au cours de la métaphase II, les chromosomes sont à nouveau disposés sur le plan équatorial, et les deux extrémités du fuseau se trouvent aux deux pôles opposés l'un à l'autre (de façon analogue à la métaphase I). Une différence essentielle par rapport à la métaphase I réside dans le fait que deux cinétochores se sont développés sur les chromatides-sœurs qui cette fois indiquent des directions polaires contraires.



9. Anaphase II

Au cours de l'anaphase II, les deux chromatides-sœurs (1) de chaque chromosome sont séparées comme au cours de la mitose.

La séparation commence au niveau des cinétochores (2), au lieu de fixation des fibres tractrices du fuseau central. A partir de cet endroit, les chromatides sont tirés lentement par les microtubules (3) se raccourcissant, et par l'effet de traction en résultant vers les centrioles (4) se trouvant aux pôles de la cellule. Les microtubules (5) qui ne sont pas liés à des chromatides s'allongent, ce par quoi la distance entre les centrioles augmente, et la cellule s'étire dans le sens de la longueur. Sur le plan équatorial, on reconnaît l'ébauche d'un sillon d'étranglement (6).

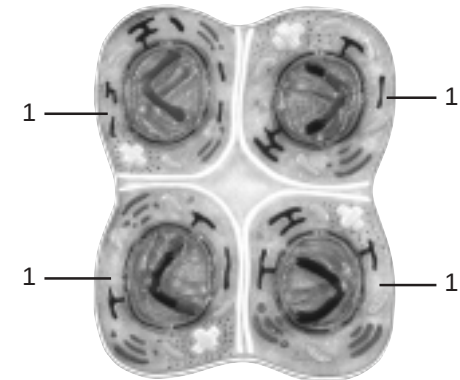


Français

Méiose

10. Télophase II et Cytocinèse II

De l'étranglement et de la séparation des deux cellules issues de la première division de maturation résultent maintenant quatre cellules haploïdes (1) possédant une combinaison de gènes différente, causée par la répartition fortuite des chromosomes et par l'enjambement. Ceci permet d'expliquer le fait que frères et sœurs ne sont pas identiques : un enfant présente plus les caractéristiques du père, l'autre enfant présente plus les caractéristiques de la mère. C'est pourquoi des caractéristiques appartenant aux ascendants peuvent réapparaître.



Meiose

Português

A meiose, também chamada de divisão reducional, é uma forma especial de divisão celular. Dependendo do organismo ou do tipo de célula, ela pode durar poucos dias ou também anos. O processo de meiose origina gametas (células germinativas), ou seja, a divisão reducional de uma célula precursora leva à formação de quatro gametas. Basicamente, podemos diferenciar dois tipos de gametas. Gametas grandes e imóveis são chamados de óvulos ou oócitos e gametas pequenos e móveis são chamados de espermatozóides.

Os óvulos são formados nos ovários a partir de células precursoras por meio da divisão meiótica. A maturação dos óvulos do ser humano inicia-se já no estado embrionário (3o a 4o mês de gestação), porém, as células permanecem em um estado meiótico intermediário até a maturação sexual do organismo. A partir deste momento, alguns dos óvulos imaturos concluem o processo de divisão meiótica em períodos regulares, controlados por hormônios. Após o início da puberdade, a maturação dos espermatozóides humanos nos testículos ocorre em intervalos regulares. Neste caso o processo completo da divisão meiótica dura entre 20 e 24 dias.

Normalmente as células do corpo humano (p. ex. as células precursoras dos gametas) contêm um número diplóide de cromossomos, ou seja, os cromossomos ocorrem aos pares, sendo um componente do par de origem paterna e o outro de origem materna. Portanto, cada cromossomo possui uma cópia, sendo parte de um par de cromossomos correspondentes (homólogos). Os gametas, em contrapartida, são haplóides. Isto significa que contêm somente um representante de cada par. Portanto, os óvulos ou espermatozóides possuem apenas a metade dos genes maternos ou paternos; desta maneira, a fusão de ambas as células leva à formação de uma nova célula (zigoto) com um número de cromossomos diplóide.

O objetivo da meiose consiste em reduzir o número diplóide de cromossomos de uma célula precursora dos gametas a um número haplóide, a fim de criar as condições prévias para a reprodução sexual. Uma outra função importante da meiose é a mistura dos genes, obtida através de dois mecanismos:

1. a distribuição aleatória dos cromossomos maternos e paternos às células germinativas formadas;
2. a troca de genes entre os cromossomos homólogos (recombinação genética).

(Os respectivos processos destes dois mecanismos serão expostos mais abaixo no âmbito da descrição das fases individuais.)

No caso do ser humano, que possui um número haplóide de 23 cromossomos, a distribuição aleatória dos cromossomos resulta em um número de variações genéticas possíveis de 2^{23} ou $8,4 \times 10^6$. Esta variabilidade genética é adicionalmente aumentada devido à troca de genes entre os cromossomos.

Antes da divisão meiótica, as células precursoras dos gametas encontram-se no estado da interfase, que corresponde ao período intermediário entre duas divisões celulares (mitóticas ou meióticas). A interfase abrange 3 etapas:

- **Fase G₁ (pré-síntese)** Esta fase é caracterizada pelo crescimento da célula.
- **Fase S (síntese)** Nesta etapa inicia-se a duplicação dos centríolos e do DNA (ácido desoxirribonucléico).
- **Fase G₂ (pós-síntese)** Esta fase marca o fim da síntese de DNA antes da fase de divisão. Além disto, é concluído o processo de duplicação dos centríolos.

A interfase é seguida pela meiose, que consta de duas fases de divisão separadas por uma curta interfase especial (intercinese). Como também é o caso na mitose, cada uma destas divisões é subdividida em diferentes etapas:

Português

Divisão I

- **Prófase I** (abrange quatro subetapas: leptóteno, zigóteno, paquíteno e diplóteno com diacinese)
- **Metáfase I**
- **Anáfase I**
- **Telófase I**
- **Citocinese I**

Intercinese

Divisão II

- **Prófase II**
- **Metáfase II**
- **Anáfase II**
- **Telófase II**
- **Citocinese II**

A série de modelos sobre a meiose da 3B Scientific® (número de produto: R02) e o quadro esquemático da mitose (V2051M, V2051U) mostra uma célula animal típica em uma escala de aproximadamente 10.000:1. Na parte inferior dos esquemas encontram-se cortes das organelas celulares.

A série de modelos sobre a meiose da 3B Scientific® é fornecida com uma embalagem equipada com um dispositivo de suspensão, com o qual é possível pendurar a série de modelos na parede para economizar espaço. Ímãs fixados no reverso dos modelos possibilitam a sua disposição em quadros magnéticos na sala de aula.

Ao final desta apresentação, você encontrará esquemas das 10 etapas apresentadas, que podem ser copiados e utilizados em aula. Pintando os esquemas, preenchendo as legendas e colocando as diferentes etapas na ordem certa, seus alunos poderão facilmente entender e aprofundar o que aprenderam.

Esquemas coloridos das diferentes etapas podem ser também gratuitamente obtidos na Internet sob o endereço www.3bscientific.com.

1. Interfase, fase G₁

No interior da célula, podemos observar o núcleo celular com o nucléolo (1) e a carioteca (membrana nuclear) (2). Dentro do núcleo celular encontra-se o DNA ainda não condensado (3) com a informação genética.

A estabilidade e a forma da célula são garantidos através de cilindros extremamente finos, os chamados microtúbulos (4) presentes no citoplasma. Os microtúbulos também são responsáveis pelo movimento da célula e pelos processos de transporte intracelulares.

Dentro do citoplasma podemos observar o retículo endoplasmático (5). Trata-se de uma complexa rede de tubos, responsável sobretudo pela síntese de lipídios e pelo transporte de íons e certas proteínas no interior da célula. Junto à membrana do retículo endoplasmático encontram-se os ribossomos, cuja função consiste na produção de proteínas.

O complexo de Golgi (6) é também chamado de "glândula celular". Ele é constituído por empilhamentos de pequenos sacos achatados, em cujas bordas brotam pequenas vesículas (vesículas de Golgi) (7). O complexo de Golgi recebe enzimas e componentes do retículo endoplasmático para a formação de

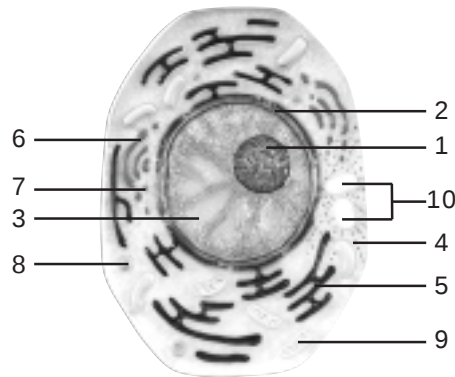
Meiose

Português

suas membranas. Sua função principal consiste no armazenamento e transporte de secreções e na síntese de lisossomos (vesículas cheias de enzimas digestivas) (8).

A função principal dos lisossomos é a digestão de material celular. Esta digestão pode ocorrer de dentro para fora da célula (=exocitose) ou dentro da própria célula (=digestão intracelular, endocitose). A energia dentro da célula é gerada pelas mitocôndrias (9).

O papel dos centríolos (10) consiste em formar o fuso de divisão. Os centríolos têm a forma de cilindros ocos, formados por túbulos longitudinais (microtúbulos).



2. Prófase I

A prófase da primeira divisão é o período de maior duração da meiose. Durante esta etapa, os cromossomos e a cromatina alteram a sua estrutura e sua posição no núcleo conforme uma determinada sequência. Por esta razão, a prófase I é subdividida em quatro períodos (leptóteno, zigóteno, paquíteno, diplóteno com diacinese). Ao contrário da prófase mitótica, que tem uma duração de poucas horas, a prófase I da meiose pode demorar vários dias, semanas, meses ou anos.

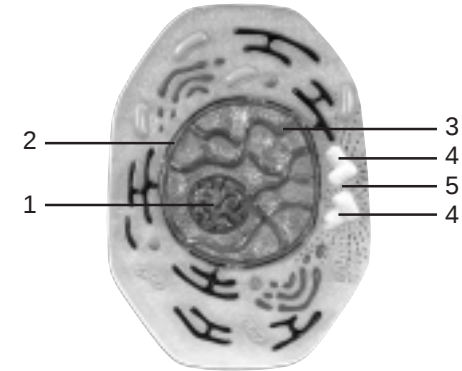
Leptóteno

No início da prófase I (leptóteno), podemos observar o nucléolo (1) e a carioteca (membrana nuclear) (2). Os cromossomos (3) tornam-se visíveis como filamentos finos, compridos e individualizados, cujas extremidades estão fixadas à carioteca. Os cromossomos replicados (duplicados) durante a interfase precedente consistem em duas cromátides irmãs que encontram-se muito próximas uma à outra, tornando impossível a sua distinção.

Os centríolos também são duplicados durante a interfase. Ambos os pares (4) começam a afastar-se gradativamente em direção aos pólos da célula. Entre eles forma-se o chamado fuso meiótico (5), composto por numerosos microtúbulos.

Português

Meiose



3. Zigóteno e Paquíteno

O modelo mostra respectivamente um cromossomo homólogo materno (1) e paterno (2) (compostos por duas cromátides irmãs) de um par de cromossomos, representados em diferentes cores, simbolizando o conjunto completo de cromossomos (ao todo 2×23).

Zigóteno

A etapa do zigóteno inicia-se a partir do momento em que os cromossomos homólogos começam a se juntar, formando o complexo sinaptonemático (3) (disposição paralela dos pares homólogos). Em geral, este processo começa em uma extremidade dos cromossomos e é continuado progressivamente até chegar à outra extremidade, semelhante a um zíper. Este pareamento dos cromossomos (sinapse) ocorre com grande precisão, sendo que ao final do processo os genes correspondentes dos cromossomos homólogos encontram-se diretamente opostos. Este é um pré-requisito para a recombinação de pedaços de genes (crossing over).

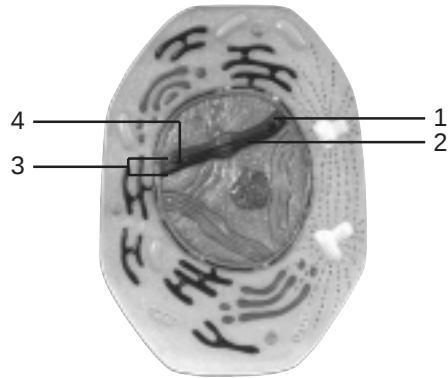
Na prófase I da meiose, cada par de cromossomos homólogos é chamado de bivalente; porém, pelo fato de que cada cromossomo homólogo individual é constituído por duas cromátides irmãs, o conjunto destes quatro filamentos de cromossomos homólogos pareados é também chamado de tétrade.

Paquíteno

Após a formação completa de todos os complexos sinaptonemáticos, isto é, após a conclusão do pareamento dos cromossomos homólogos, inicia-se a fase do paquíteno. Nos complexos sinaptonemáticos tornam-se visíveis os pontos de recombinação (4), nos quais será realizada a troca de segmentos de genes.

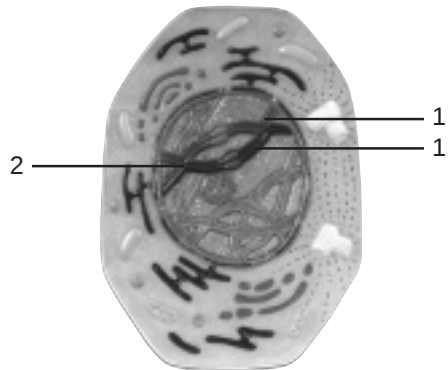
Meiose

Português



4. Diplóteno

Após as quebras em cromátides homólogas seguidas de soldadura de pedaços de genes trocados, os cromossomos homólogos (1) começam a afastar-se gradativamente, permanecendo em contato em alguns pontos chamados quiasmas (2). Os quiasmas representam as regiões em que houve a recombinação genética (troca de informação genética materna e paterna). Os óvulos podem permanecer no estado do diplóteno durante vários meses ou anos.



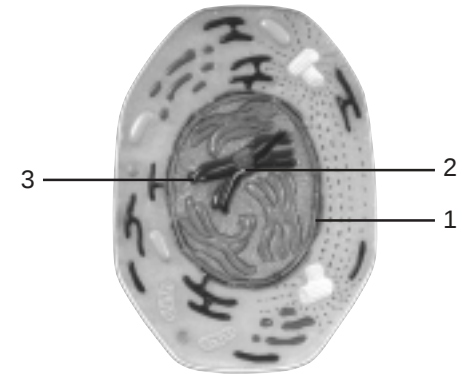
Meiose

Português

5. Diacinese

O final da prófase I da meiose inicia-se com a separação dos cromossomos da carioteca (1). A condensação dos cromossomos aumenta ainda mais e as cromátides irmãs, ligadas através dos centrômeros (seqüências de DNA curtas e ricas em AT) (2), tornam-se visíveis. As cromátides não irmãs, ou seja, aquelas em que houve uma troca de segmentos de genes, permanecem em contato nos quiasmas (3).

O final da prófase I marca o início da metáfase I. As fases meióticas restantes têm uma duração de menos de 10% da duração total de uma meiose completa.



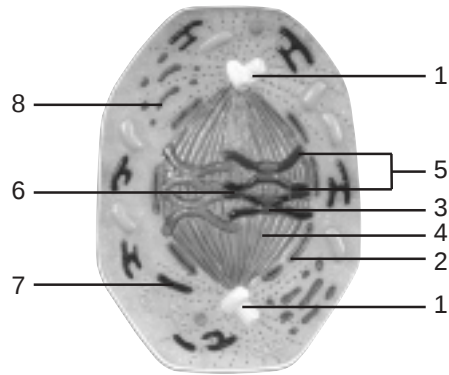
6. Metáfase I

No final da prófase I e no início da metáfase I, os pares de centríolos (1) chegaram aos dois pólos opostos da célula. Formou-se um fuso e a carioteca (2) se dissolve. Os cromossomos se organizam no plano equatorial da célula. Eles formam a chamada placa metafásica (placa equatorial). Vistos de cima, os cromossomos apresentam um aspecto de estrela (monáster ou estrela-mãe). Os cinetócoros (3) são complexos de proteína que se formaram nos centrômeros. Um aspecto específico da metáfase I da meiose é o fato de os cinetócoros de cada par de cromátides irmãs parecerem estar fusionados. Desta maneira, os microtúbulos (4) do fuso meiótico, que se ligaram exatamente aos cinetócoros de cada par de cromátides irmãs (5), apontam todos para a mesma direção. Os quiasmas (6) ainda permanecem existentes. Eles desempenham um papel central para a organização correta dos cromossomos homólogos no plano equatorial.

O retículo endoplasmático (7) e o complexo de Golgi (8) estão quase completamente desintegrados.

Meiose

Português



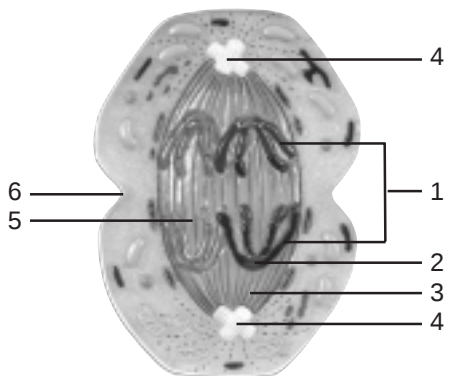
7. Anáfase I

Durante a anáfase I da meiose ocorre a separação dos cromossomos homólogos (1) e não, como é o caso na mitose, das cromátides irmãs. Os quiasmas, que até este momento haviam ligado os cromossomos homólogos maternos e paternos, desaparecem.

Alguns organismos mutantes, em que o crossing over meiótico ocorre somente em medida limitada, apresentam pares de cromossomos sem quiasmas. Em geral, estes pares não são separados corretamente (nondisjunction) e as células-filhas resultantes contêm um cromossomo a mais ou a menos. Uma mutação deste tipo é chamada de aberração cromossômica numérica, que resulta em malformações.

A separação inicia-se nos cinetócoros (2), os pontos aos quais se prendem as fibras do fuso de divisão. Através do encurtamento dos microtúbulos (3) e o efeito de tração resultante, os cromossomos migram em direção aos centríolos (4) localizados nos pólos da célula. Os microtúbulos (5) que não estão ligados a cromossomos tornam-se mais longos, aumentando a distância entre os centríolos e tornando a célula mais longa. No plano equatorial da célula começa a aparecer uma constrição (6).

Devido ao crossing over na pró-fase e a distribuição aleatória dos cromossomos maternos e paternos aos pólos da célula é atingida uma grande variabilidade genética (veja introdução).



Português

Meiose

8. Telófase I, Citocinese I, Intercinese, Prófase II e Metáfase II

Telófase I e Citocinese

Durante a telófase I, o fuso começa a desaparecer e uma constrição (1) forma-se no plano equatorial. Além disto, é formada uma carioteca fina (2). Durante a citocinese que segue, o corpo celular é dividido exatamente ao meio, na constrição entre os dois núcleos filhos recém-formados (3). Através do crossing over, os núcleos-filhos recebem cromossomos maternos e paternos diferentes, sendo que o DNA já foi duplicado, isto é, um cromossomo é composto por duas cromátides irmãs (4).

O retículo endoplasmático (5) e o complexo de Golgi (6) voltam a adquirir a sua forma e seu tamanho original. O final da citocinese corresponde ao fim da primeira divisão.

Intercinese

A primeira e a segunda divisão são separadas por uma curta fase de repouso (interfase). Porém, não ocorre uma duplicação dos cromossomos compostos por duas cromátides (não há uma fase S). As cromátides irmãs de cada cromossomo permanecem ligadas através dos centrômeros (7).

Divisão II

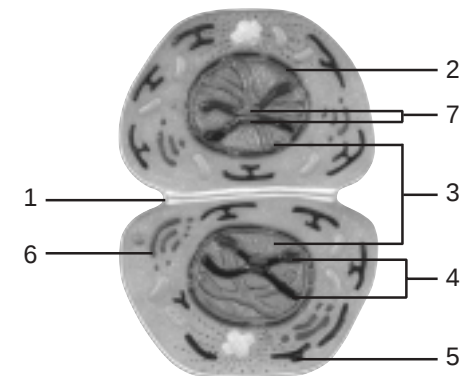
A segunda etapa de divisão corresponde ao processo da mitose (divisão celular e nuclear normal). Por esta razão, ela é também chamada de divisão equacional. Sendo que os cromossomos não foram novamente duplicados durante a intercinese, a segunda divisão meiótica resulta na redução dos genes ao número haplóide de cromossomos.

Prófase II

A prófase II é uma prófase semelhante à da mitose e é muito rápida em todos os organismos. A permeabilidade da membrana celular aumenta, possibilitando a absorção de líquidos. O complexo de microtúbulos do citoesqueleto é reorganizado. A carioteca desaparece e o fuso é novamente formado a partir dos microtúbulos reorganizados.

Metáfase II

Durante a metáfase II, os cromossomos se posicionam novamente no plano equatorial da célula e as duas extremidades do fuso migram para os pólos opostos da célula (igual à metáfase I). Uma diferença importante em relação à metáfase I consiste no fato de que nas cromátides irmãs se desenvolveram dois cinetócoros, que agora estão orientados para pólos diferentes, em direção oposta.



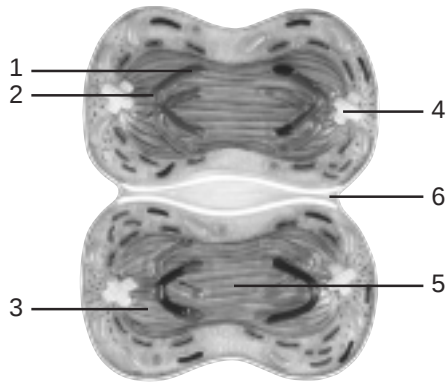
Meiose

Português

9. Anáfase II

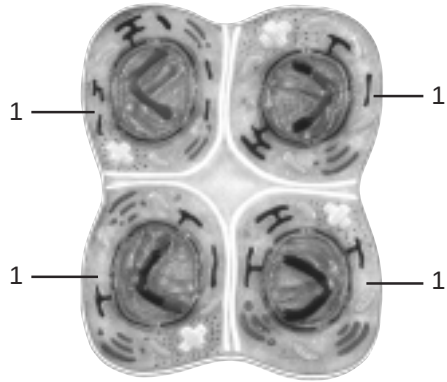
Segue a anáfase II, durante a qual as duas cromátides irmãs (1) de cada cromossomo são separadas, como é também o caso na mitose.

A separação inicia-se nos cinetócoros (2), aos quais se prendem as fibras do fuso de divisão. Através do encurtamento dos microtúbulos (3) e o efeito de tração resultante, os cromossomos são arrastados gradualmente em direção aos centríolos (4) localizados nos pólos da célula. Os microtúbulos (5) que não estão ligados a cromátides tornam-se mais compridos, aumentando assim a distância entre os centríolos e tornando a célula mais longa. No plano equatorial, começa a aparecer uma constrição (6).



10. Telófase II e citocinese II

Através da constrição e divisão das duas células resultantes da primeira divisão meiótica formam-se quatro células haplóides (1) com diferentes combinações genéticas causadas pela distribuição aleatória dos cromossomos e pelo crossing over. Isto explica o fato de irmãos nunca serem idênticos: um filho apresenta mais características do pai, o outro tem a aparência da mãe. E desta maneira também podem reaparecer características de outros parentes antepassados.



日本語

減数分裂

減数分裂は特殊なタイプの細胞分裂です。生物や細胞の種類によっては数日から数年の時間を要し、結果として生殖細胞（配偶子）を生じます。1個の配偶子母細胞はこの減数分裂によって4個の配偶子を形成します。一般に、配偶子には卵子と精子の2種類があります。卵子は大型で移動性を持たず、精子は小型で移動性を持ちます。

卵細胞は子宮内で卵母細胞の減数分裂によって形成されます。ヒトの卵母細胞は個体がまだ胎内にいる胚の段階（妊娠3～8ヶ月）から分裂を開始しますが、個体が性的に成熟するまでは分裂の途中で進行を停止しています。思春期に入るとホルモンの作用により定期的な期間において順に分裂を再開・完了し、卵細胞が生じます。一方、精細胞の形成は思春期になって初めて開始されるもので、それ以降は精母細胞の減数分裂によって精巣で定期的に成熟します。この場合、減数分裂にかかる期間は20～24日です。

通常、体細胞（または配偶子の母細胞）は生殖細胞に対して二倍の染色体を含み、その半数は母親から、もう半数は父親から受け継いだものです。母親由来の染色体にはそれぞれ相対するべき父親由来の染色体があり、染色体同士のペアを作ります。このペアとなる染色体を相同染色体と呼びます。それに対し、配偶子は一倍数の染色体しか持ちません。つまり、卵子または精子はそれぞれ半分ずつの遺伝情報しか持たず、これらが接合して新しい細胞（接合子）を形成することで完全な二倍数の染色体を持つことになるのです。

したがって、減数分裂の目的とは元来二倍体の配偶子母細胞の染色体数を半分に減らして一倍体の配偶子を作り、有性生殖の基礎を形成することです。また減数分裂のもう一つの重要な役割は両親の遺伝情報に混ぜ合わせて固有の遺伝子の組み合わせを作ることです。これは以下の2つのメカニズムによって起こります。

1. 生殖細胞を形成する際の母親・父親由来の染色体のランダムな振り分け
2. 相同染色体間での遺伝子の組み換え

（両メカニズムの基本的なプロセスは以下の各周期の解説で説明してあります。）

ヒトの配偶子是一倍体で23本の染色体を有しますが、減数分裂時に起こる染色体のランダムな振り分けによってだけでも 2^{23} 通り、つまり約840万通りの組み合わせが可能です。更にこの組み合わせの数は染色体間の遺伝子の交換によってほとんど無限とっていいほどに増えることになります。

減数分裂前、配偶子母細胞は間期（2度の細胞分裂の間の期間）にあり、間期は次の3段階に分けられます。

- **G₁期（合成準備期）** 細胞が成長する期間です。
- **S期（合成期）** この期間に中心体および染色体が複製されます。
- **G₂期（分裂準備期）** この期間によって染色体複製期の終わりと細胞分裂期が区別されます。また、中心体の複製もこの期間に終了します。

減数分裂

日本語

減数分裂では、間期に続いて2つの分裂期が起こり、第1分裂期と第2分裂期は短い中間期によって分けられています。有糸分裂と同様に、各周期はさらに細かく数段階に区別されます。

第1分裂期：

- 前期Ⅰ {4つの小段階：細糸期，合糸期，厚糸期，複糸期（移動期含む）}
- 中期Ⅰ
- 後期Ⅰ
- 終期Ⅰ
- 細胞質分裂期Ⅰ

中間期

第2分裂期：

- 前期Ⅱ
- 中期Ⅱ
- 後期Ⅱ
- 終期Ⅱ
- 細胞質分裂期Ⅱ

減数分裂モデル（品番：R02/1）は、およそ1万倍の大きさで典型的な哺乳動物の細胞を表しています。

このモデルの後ろには磁石が付いていますので、授業時には教室のマグネット板にはり付けることができます。

本書では解説を細胞終期に沿って10の段階に分け、それぞれにイラストを付しています。これらのイラストは授業用にコピーして使うことができます。色を塗ったり、ラベルを貼ったり、個々の段階を正確に配列してみることで、学生は習ったことを易しく復習したり暗唱したりできます。

1. 間期，G₁期

細胞内に核小体(1)と核膜(2)が見られます。核には、遺伝情報を持つまだらせん状をしていない染色質(3)が含まれています。

細胞質に広がっている非常に微細な管、いわゆる微小管(4)は細胞形状の成形とその保持に関与し、また、他の器官とともに細胞運動や細胞内の輸送プロセスにも携わります。

細胞質内部には小胞体(5)が見られます。これは主に、脂質の合成やイオンの貯蔵に係る複雑に絡み合った管状の組織です。外膜の表面にリボソームが付着したものを、粗面小胞体と呼び、タンパク質を合成してゴルジ複合体に送ります。

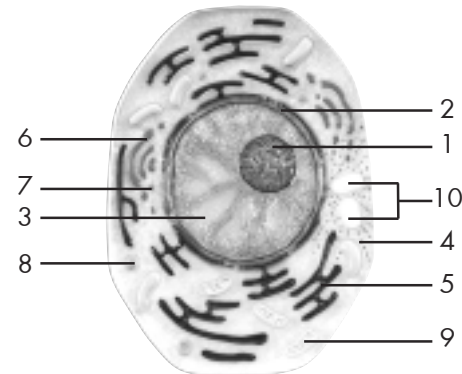
ゴルジ複合体（またはゴルジ装置）(6)は「細胞腺」とも呼ばれます。これは幾重にも重なりあう扁平な嚢（シスターネ）から構成されており、その一部は次第に膨張して小胞（ゴルジ小胞）(7)を出芽します。ゴルジ複合体の主な働きは、小胞体から膜構成物質や酵素を受け取り、それら分泌物質を濃縮・加工してリソソーム（消化小胞）(8)を生産することです。

リソソームは細胞構成物を分解（細胞内消化）します。細胞のためのエネルギー生成に係る細胞小器官がミトコンドリア(9)です。

減数分裂

日本語

中心体(10)は縦に並んだ管状体（微小管）からなる中空の紡錘形器官で、後述するように細胞分裂時には紡錘体を形成して重要な役割を担います。



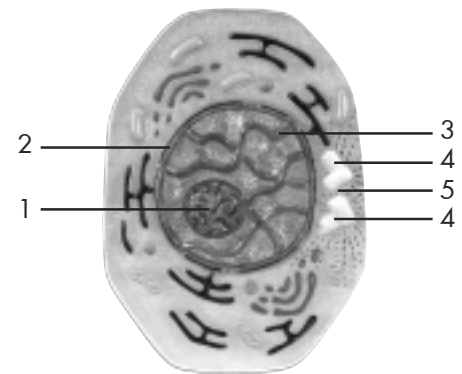
2. 前期Ⅰ

第1分裂の前期Ⅰは減数分裂の周期の中で最も長い段階です。この段階では染色体および染色質の構造と配列が核内で変化し、特定の規則によって並べられます。前期はこのため更に4つの小段階（細糸期，合糸期，厚糸期，移動期を含む複糸期）に区別されます。数時間程度しかかからない有糸分裂の前期とは異なり、減数分裂の前期は数日から数年に及ぶこともあります。

細糸期

前期Ⅰの始め（細糸期）にはまだ核(1)と核膜(2)を認めることができます。染色体(3)はバラバラの細長い糸状で、その先端は核膜の内側に付着した状態です。染色体の複製は既に間期で終了しているので、各染色体は2本の姉妹染色分体で構成されていますが、この時点では密着して見分けることができません。

間期中には中心体も複製されており、2対の中心体(4)がそれぞれ反対の細胞極に向かって移動を始めます。その中央には紡錘体(5)が多数の微小管によって形成され始めます。



減数分裂

日本語

3. 合糸期と厚糸期

図中では説明を容易にするため、全部で46本ある染色体のうち、対をなす2本の相同染色体のみを色分けして示しています。相同染色体は母親由来の染色体(1)と父親由来の染色体（どちらも2本の姉妹染色分体が合わさったもの）の対により成り立っています。

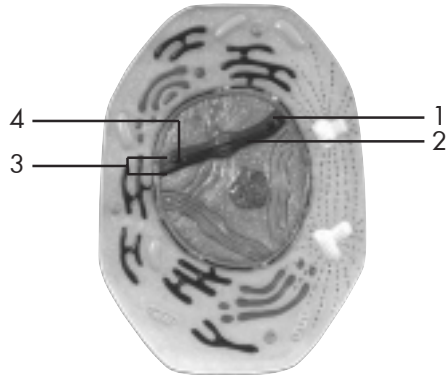
合糸期

合糸期は相同染色体同士が隣り合わせに並んでシナプトネマ構造（相同染色体が対合する複合体）(3)を形成しはじめる時点より開始されます。2本の染色体は片方の端から対合をはじめ、ジッパーを閉めるときのように順にもう片方の端へ進んで、互いにぴったりとくっつきます。染色体の対合は非常に正確に起こり、相同染色体上の相対する遺伝子同士が直接向かい合います。これは遺伝子の組み換えが起こる際不可欠なことです。

この時、対合をなす2つの相同染色体は合わせて二価染色体と呼ばれますが、ひとつひとつの染色体自体も密着した2つの姉妹染色分体からなっているため四分子と呼ばれることもあります。

厚糸期

全ての相同染色体が対合しシナプトネマ構造が完成すると、細胞は厚糸期に入ります。キアズマ(4)と呼ばれる結節がシナプトネマ構造内に見られるようになり、そこで父方と母方の相同染色体同士による遺伝子の交換が行われます。

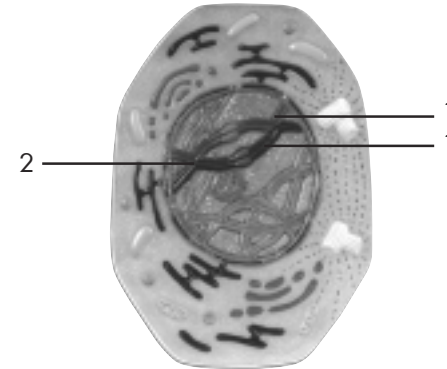


日本語

減数分裂

4. 複糸期

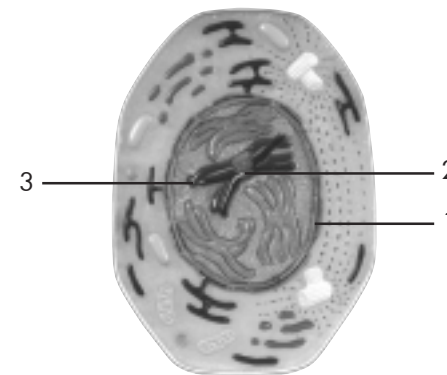
遺伝子の交換が終了した後、2つの相同染色体(1)はキアズマ(2)での結合を残して次第に解離していきます。キアズマは遺伝子の組み換え（母方と父方の遺伝情報の交換）が起こった場所です。卵母細胞では複糸期のまま数ヶ月から数年間停止していることがあります。



5. 移動期

第1分裂期の前期 I は染色体が核膜(1)から分離しはじめるところで終わりを迎えます。染色体は太く短くなり、それまで密着していた姉妹染色分体がほつれ始めますが、セントロメア(2)という部位での結合は保たれています。また、相同染色体同士で遺伝子の交換が行われたキアズマ(3)での結合もまだ保たれています。

前期 I に続くのは中期 I です。これより残りの工程には減数分裂全段階にかかる合計時間の10%以下しかかかりません。



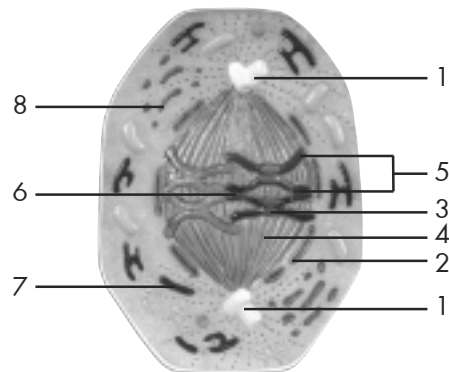
減数分裂

日本語

6. 中期 I

前期 I から中期 I に移行する間に2対の中心体(1)はそれぞれ反対の細胞極に達します。また紡錘体が形成されて核膜(2)が消えます。染色体は赤道面に沿って並び、いわゆる中期核板を形成します。上から見ると星形状を描いています。動原体(キネトコア)(3)はセントロメア部分で既に形成されているタンパク質複合体です。減数分裂中期 I に特殊なのは姉妹染色分体同士の動原体が融合しているように見えることです。紡錘体の微小管(4)は姉妹染色分体(5)の各対の動原体に正確に付着します。キアズマ(6)は相同染色体が赤道面で正しく並列するのに重要な役割を果たすため、まだ結合を解いていません。

小胞体(7)及びゴルジ複合体(8)はここではほとんど完全に消滅しています。



日本語

減数分裂

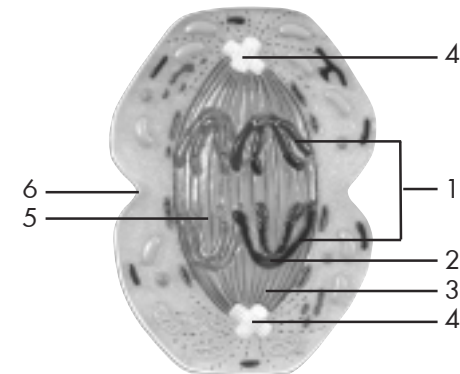
7. 後期 I

第1分裂の後期 I では、有糸分裂とは異なり姉妹染色分体はそのままに、相同染色体(1)同士だけが分離します。この時には母方と父方の相同染色体を連結していたキアズマは消失しています。

一部の突然変異性の生物では減数分裂での遺伝子乗り換えが不完全で、キアズマのない染色体の対が見られることがあります。こういった対は通常完全に分離しないため、娘細胞の染色体の数が多すぎたり少なすぎたりします。このような現象は染色体数異常として知られ、奇形の原因になります。

相同染色体同士の解離は紡錘糸が付着した動原体(2)で起こり、染色体は次第に短くなる微小管(3)に引っ張られながら、細胞両極の中心体(4)に向かってゆっくりと移動します。染色体に付着していない微小管(5)は反対に長くなり、中心体同士の距離を広げて細胞を細長く引き伸ばします。赤道面では分裂溝(6)が認められるようになります。

前期 I での遺伝子組み換え、そして後期 I で母方と父方の相同染色体が両極にランダムに振り分けられることで遺伝情報の変異が起こります（導入の項を参照）。



8. 終期 I，細胞質分裂 I，中間期，前期 II，中期 II

終期 I と細胞質分裂 I

終期 I では紡錘体が分解して赤道面に収縮環(1)が現れます。また薄い核膜(2)も形成されます。次の段階である細胞質分裂 I では細胞が2つの新しい娘核(3)の中間、ちょうど中央の収縮環のある位置で分離します。娘核に含まれる染色体には遺伝情報の交換によって変異した母親由来のものと父親由来のものが混在しています。この時点で、DNAは対をつくる姉妹染色分体(4)により既に二重に存在していることとなります。

小胞体(5)とゴルジ複合体(6)は元の形と大きさを取り戻します。

細胞質分裂 I が終了すると、減数分裂の第1分裂期が完了します。

減数分裂

日本語

中間期

減数分裂の第1分裂期と第2分裂期は短い休みによって区切られます。しかしS期とは異なり、ここでは既に2本の姉妹染色分体によって構成されている染色体の複製は起こりません。姉妹染色分体はセントロメア(7)で結合したままです。

第2分裂期

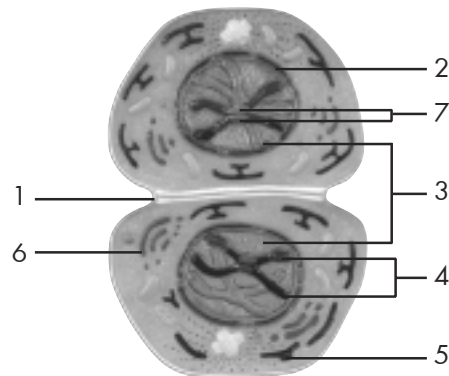
第2分裂は有糸分裂とほとんど同じ工程を進みます。そのため時にこれは赤道面分裂とも称されることがあります。染色体はこのすぐ前の中間期に再度複製されることはなかったので、この後続く第2分裂により形成される配偶子は一倍体となり、染色体の数は半分となります。

前期Ⅱ

前期Ⅱは有糸分裂の前期とよく似ており、全ての生物に共通して大変短いものです。ここでは細胞表面の透過性が増加して周囲の液体を取り込みやすくなり、細胞骨格を構成する微小管組織を見ることができます。核膜は再び消滅し、微小管が再配列して紡錘体が形成されます。

中期Ⅱ

中期Ⅱでは、染色体が再度赤道面に並列して紡錘体の両端が細胞両極に形成されます。中期Ⅰとの大きな違いは個々の姉妹染色分体ごとに独立した動原体が出現して、対をなしていた分体とは異なる極方向へ向かうことです。



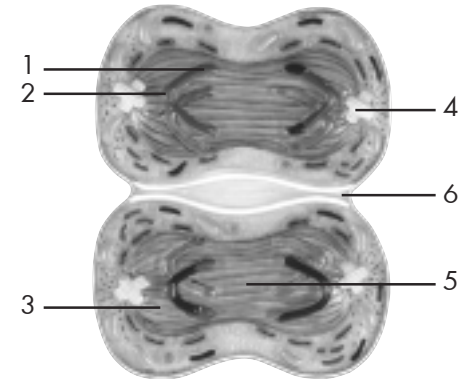
日本語

減数分裂

9. 後期Ⅱ

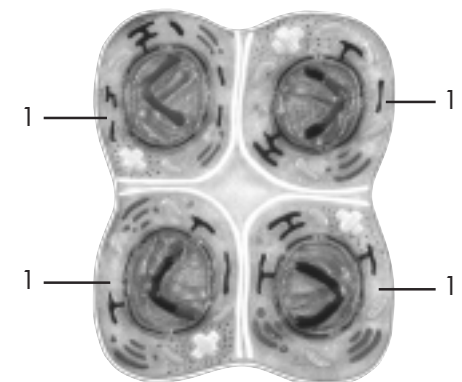
後期Ⅱには有糸分裂と同様に各染色体の姉妹染色分体(1)が解離します。

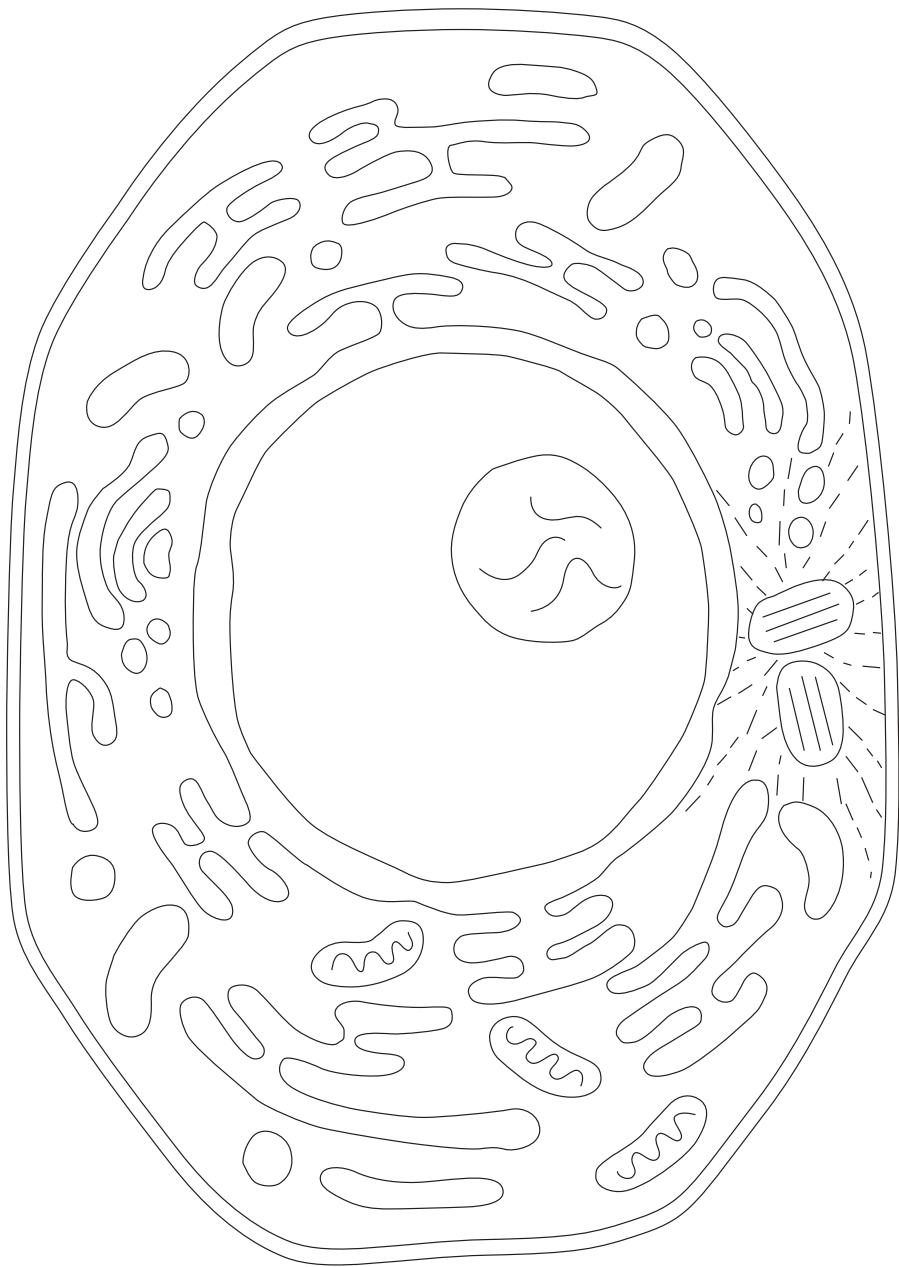
解離は紡錘糸が付着した動原体(2)で起こり、各染色分体は次第に短くなる微小管(3)に引っ張られながら、細胞両極の中心体(4)に向かってゆっくりと移動します。染色体に付着していない微小管(5)は反対に長くなり、中心体同士の距離を広げて細胞を細長く引き伸ばします。赤道面では分裂溝(6)が認められるようになります。

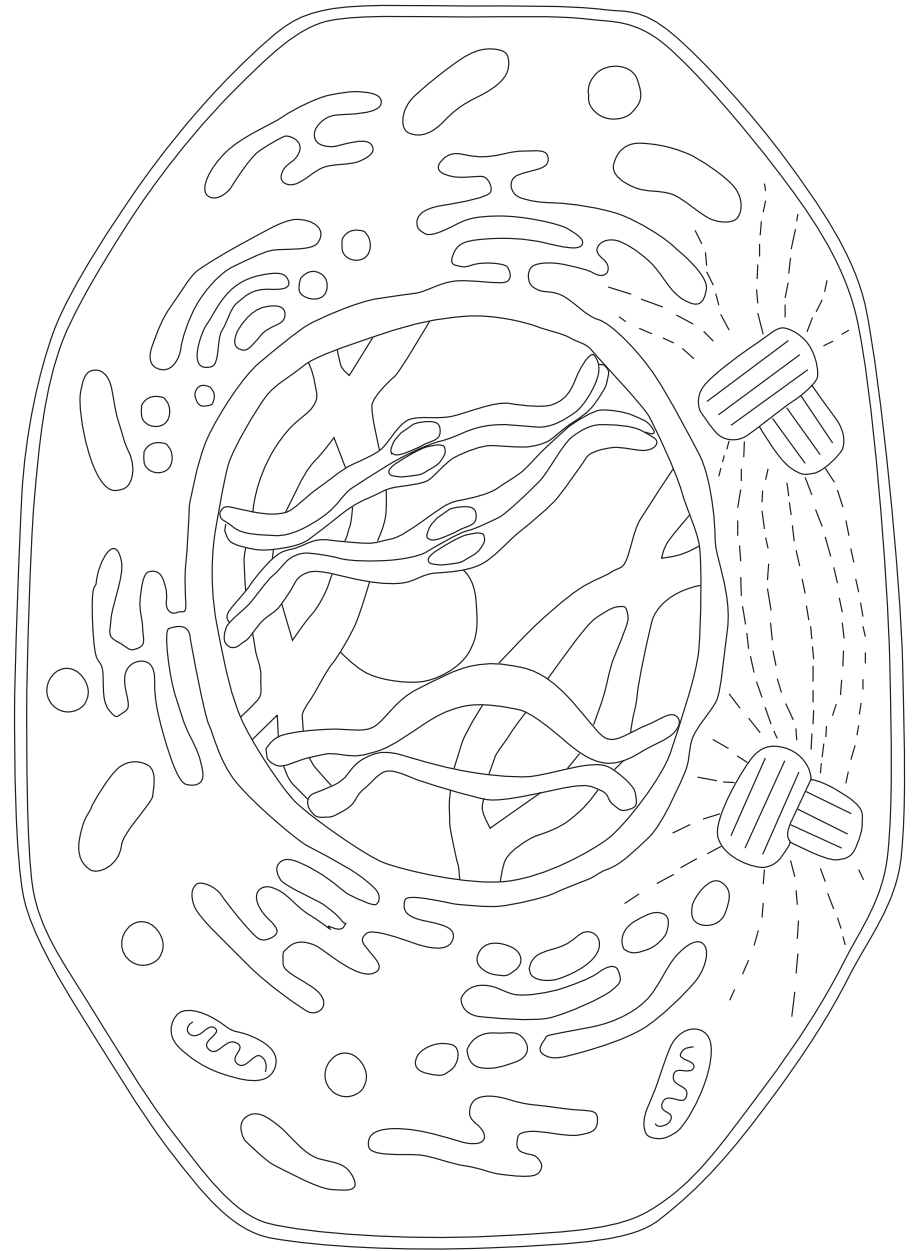
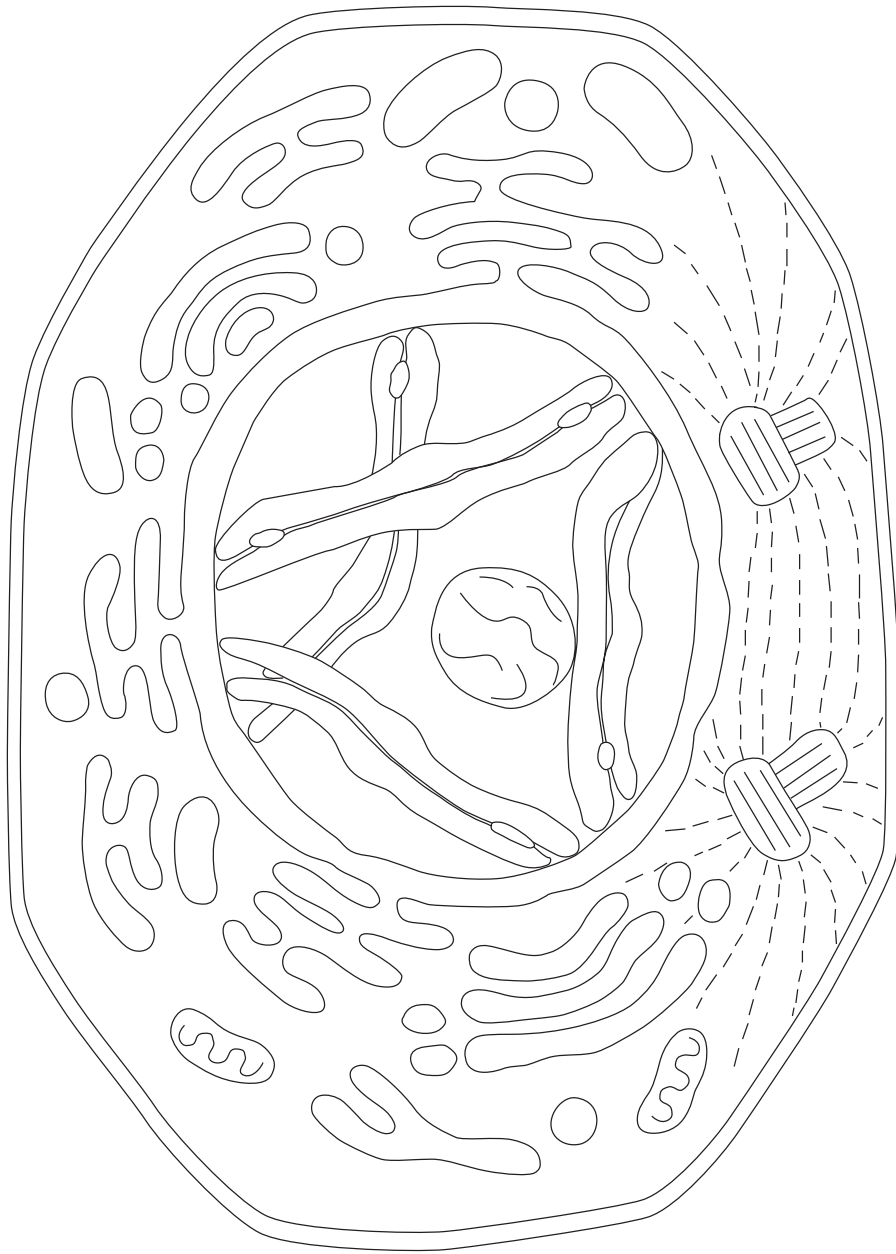


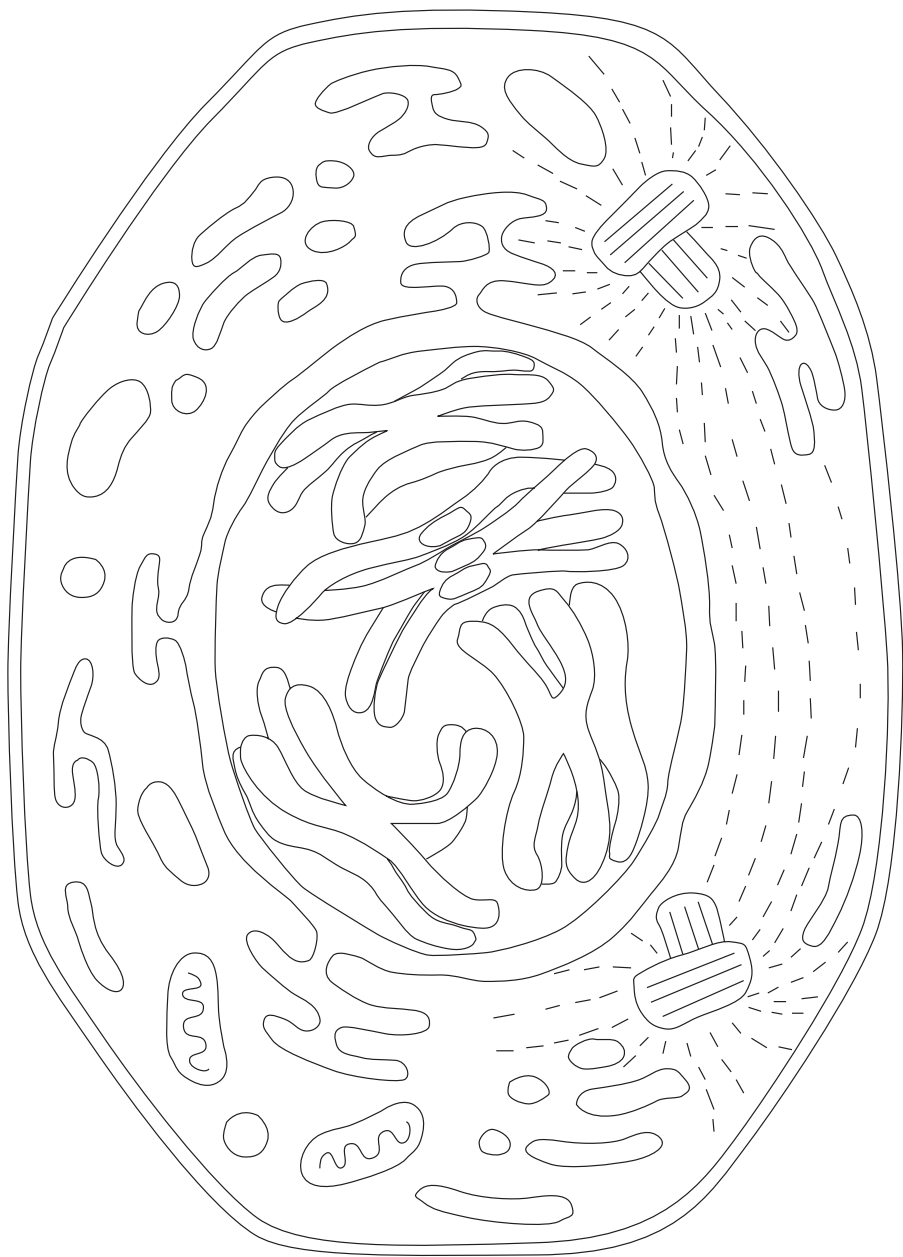
10. 後期Ⅱと細胞質分裂期Ⅱ

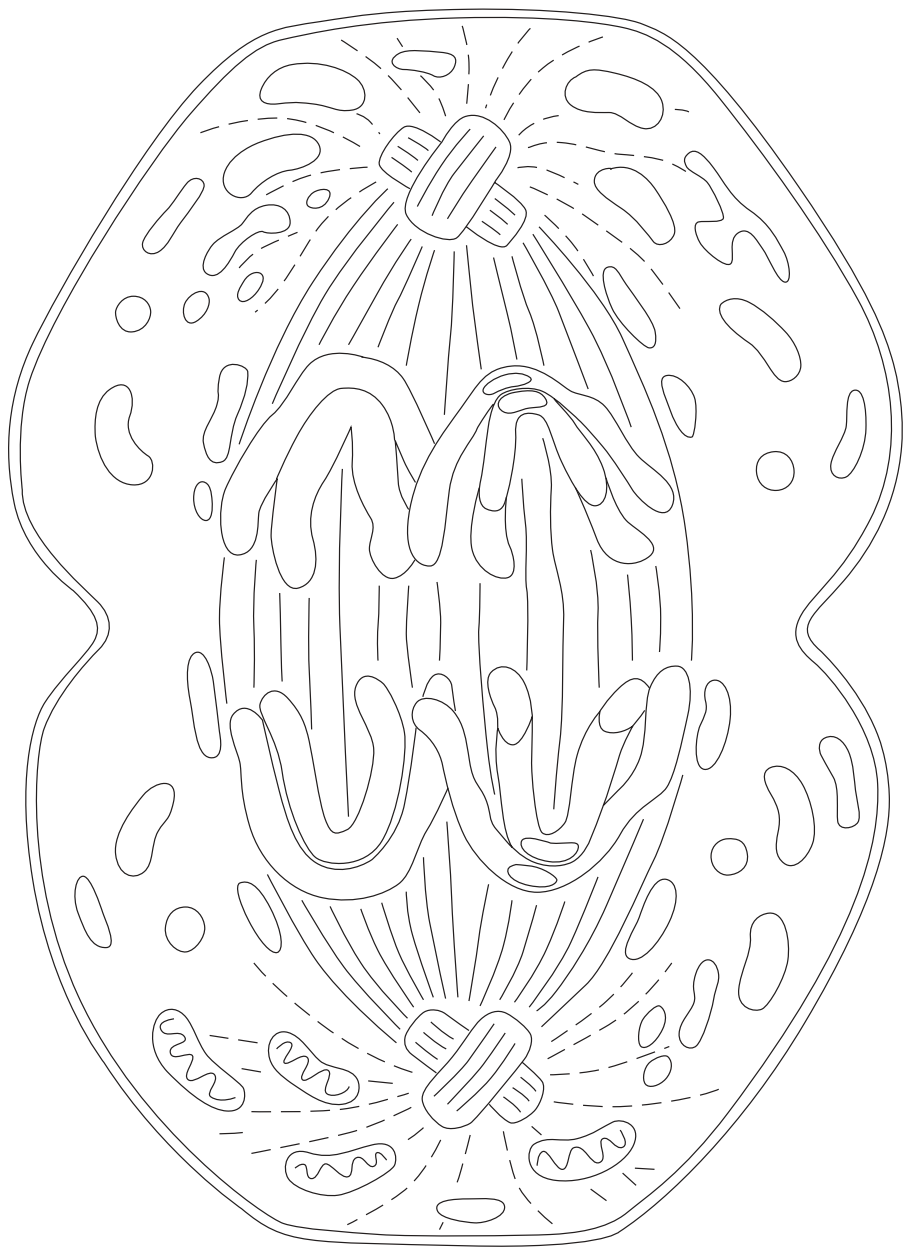
第1分裂と第2分裂の2度の細胞分裂の結果、4個の一倍体細胞(1)が生じます。これらは染色体のランダムな振り分けと相同染色体同士の遺伝子組み換えによって異なる遺伝情報を含んでいます。これによって兄弟のうち一人が母親似でもう一人が父親似というように、兄弟同士が全く同一ではない原因が説明されます。また更にさかのぼった祖先の特長が現れることも可能な訳です。

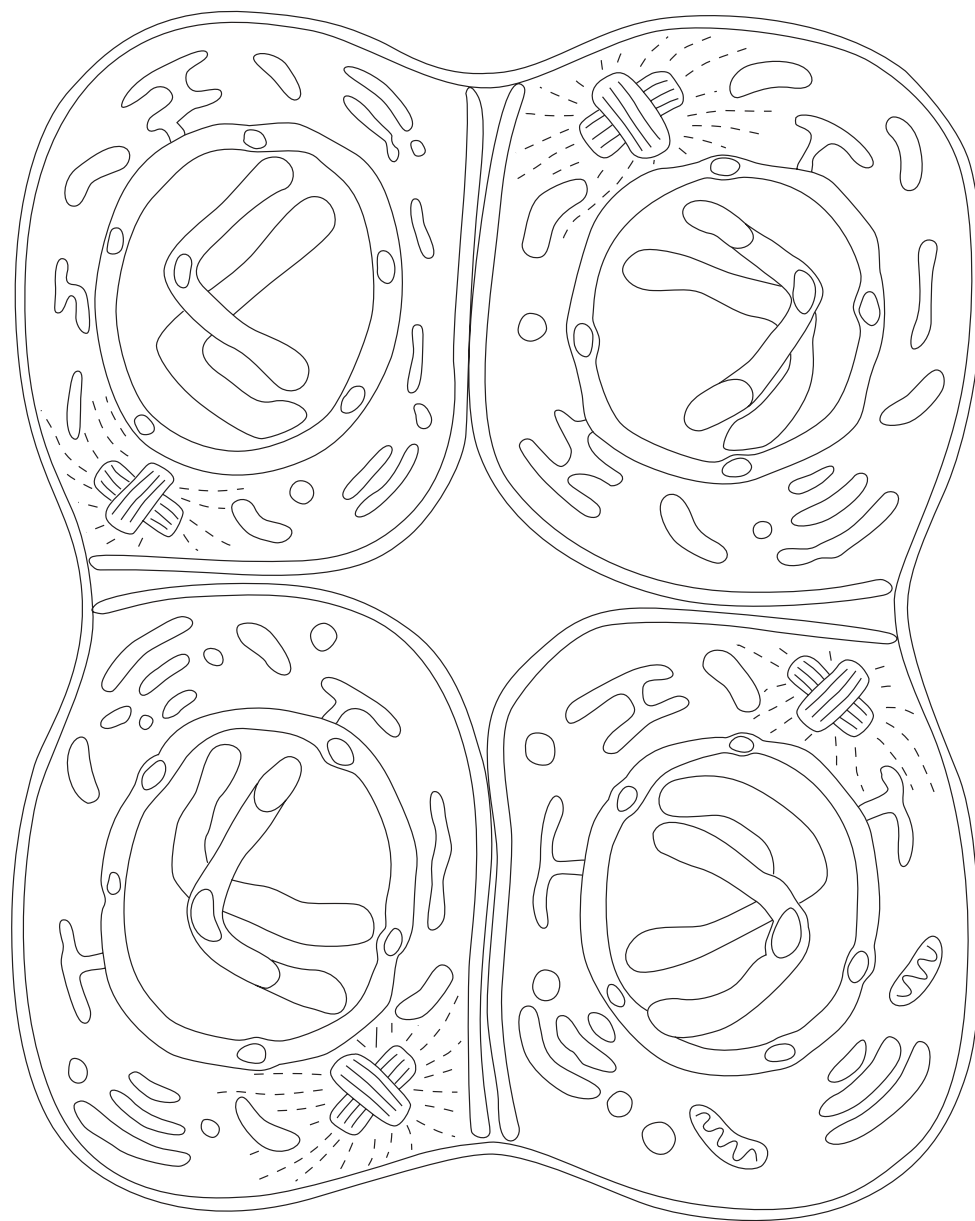
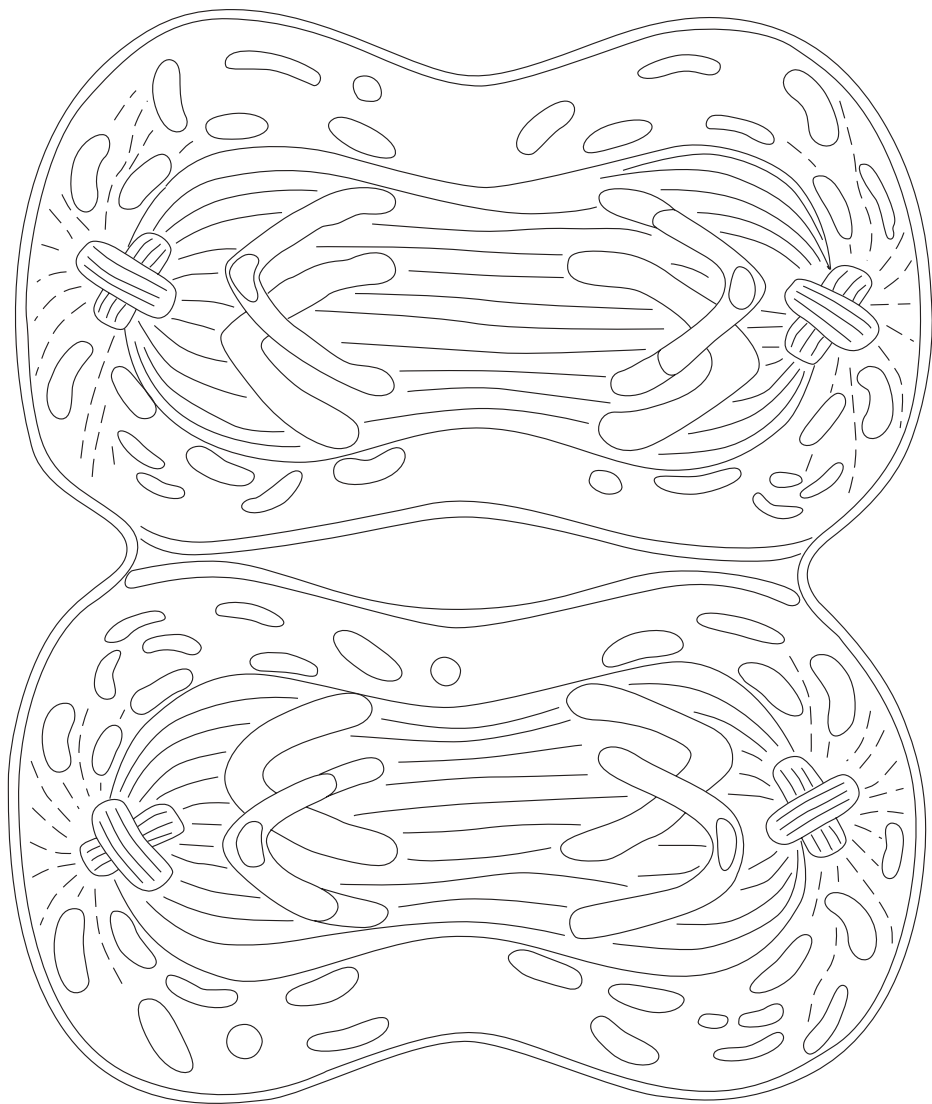














3B Scientific Products

www.3bscientific.com