

Meiose: functie en stadia

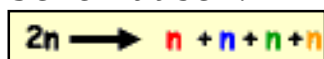
Meiose binnen de celcyclus

De meiose volgt de G2-fase op, wanneer synthese van DNA (S-fase) al klaar is (= DNA al is gedupliceerd, dus bij het begin van meiose $2n$ en $4C$). Aan het begin van de meiose is het DNA nog steeds in gedespiraliseerde staat. De meiose bestaat uit twee afzonderlijke en onderling verschillende delingen.

Functie van de meiose

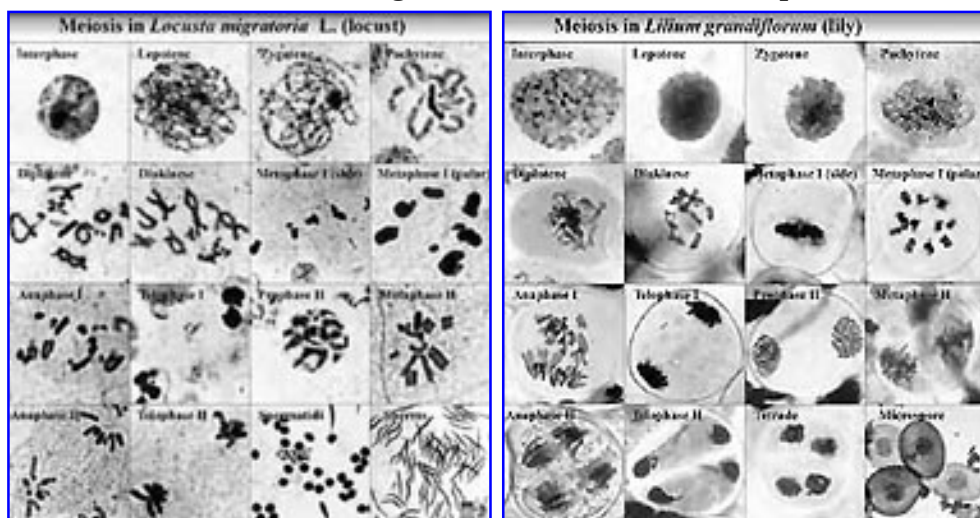
Haploïde voortplantingscellen zijn het product van **meiose** (Grieks *meioun* = verminderen), namelijk meiose I en meiose II, en een post-meiotische differentiatiefase. Bij dieren worden deze geslachtscellen gameten genoemd en bij planten en schimmels vaak ook sporen.

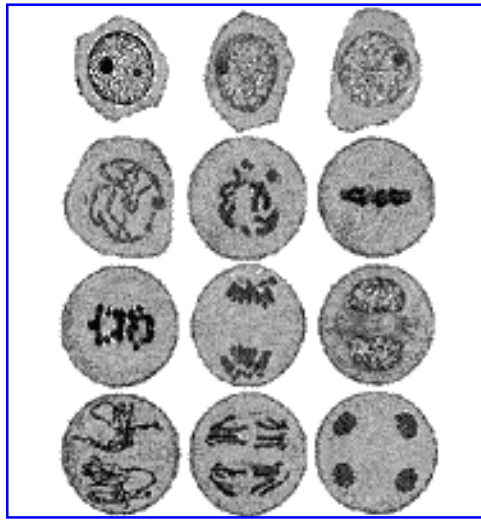
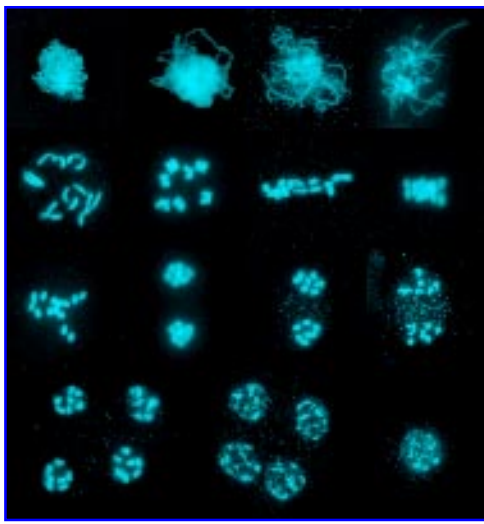
Niet alleen treedt een **reductie van het aantal chromosomen** en de hoeveelheid DNA (meiose bevat een z.g. reductieproces) op, maar er wordt DNA uitgewisseld tussen de homologe chromosomen van de oorspronkelijke diploïde cellen (**crossing-over en recombinatie**). Hierdoor ontstaan er 4 haploïde dochtercellen met ieder een eigen genetische samenstelling, anders ook dan die van de diploïde moedercel. Schematisch:



Stadia van de meiose

Meiose I wordt vervolgd door meiose II en post-meiotische differentiatie.

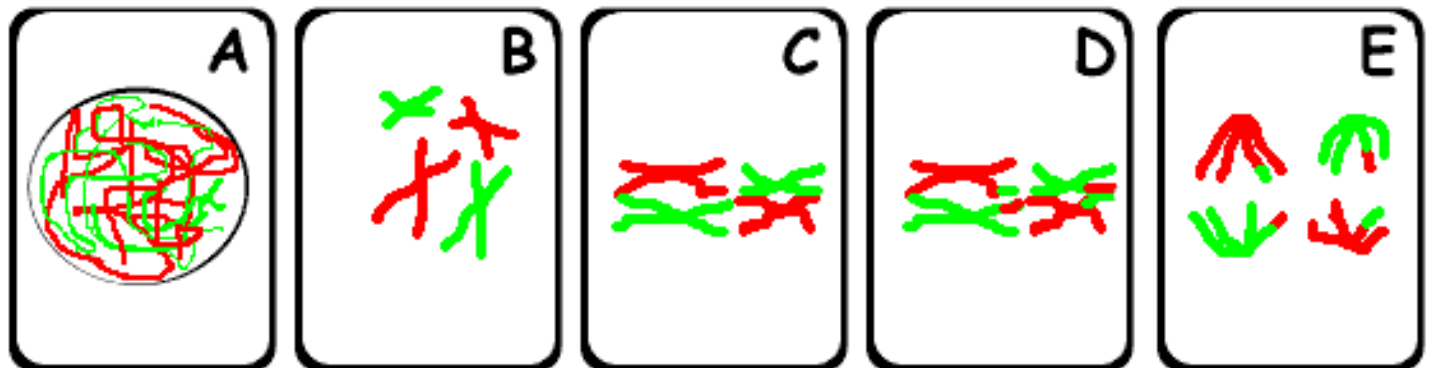




Overzicht van meiotische stadia: *Locusta migratoria* (sprinkhaan; klik op plaatje voor zoom 170 KB; ©), *Lilium grandiflorum* (lelie; zoom 120 KB; ©), *Petunia hybrida* (Petunia; zoom 65 KB © meer over het onderzoek van Filip Cnudde naar meiose genen) en *Aloe thraskii* (naar Schaffstein uit Strasburger et al.; 50 KB). Flash animatie van de meiose (versimpeld, zonder crossing-over) uit de Bioplek.

Meiose I

$$2n \rightarrow (n+n) + (n+n)$$



Deze eerste deling, ook wel reductiedeling genoemd, begint met de condensatie van chromosomen (B), en wordt gevolgd door paarvorming (C) en uitwisseling van DNA tussen homologe chromosomen (D; **crossing-over**). Vervolgens worden de homologe chromosomenparen (**bivalenten**) opgesplitst en verdeeld over twee domeinen in de cel (E).

Kenmerken van de stadia uit meiose I (Klik op hyperlinks bij elk stadium voor **meer informatie en microscopische plaatjes** ©):

* **Profase I**: [Gr. pro = voor] Er treedt condensatie van het DNA en crossing-over (uitwisseling van erfelijk materiaal) tussen verstrengelde homologe chromosomen. Profase I wordt verdeeld in:

- **Leptoteen**
- **Zygoteen**

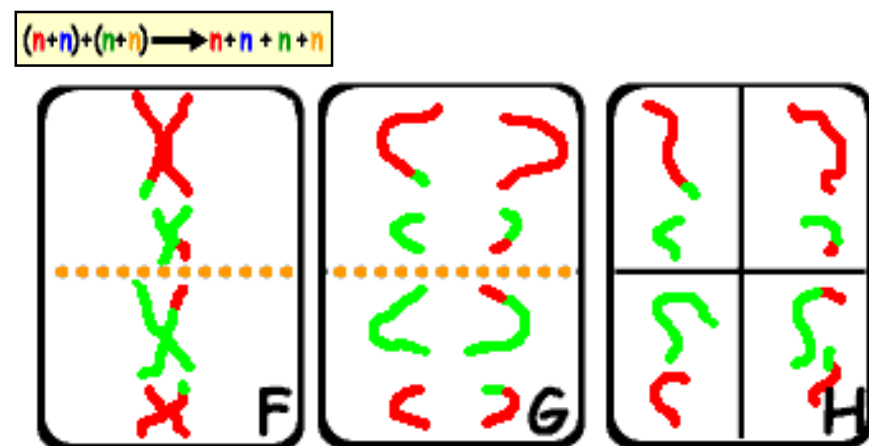
- **Pachyteen**
- **Diploteen**
- **Diakinese**

* **Metafase I** [Gr meta = midden]: De homologe chromosomen bevinden zich gepaard (bivalent) in het equatoriale vlak (!). De chromatiden zijn sterk gecondenseerd. Bivalenten zijn zodanig gerangschikt dat elk van de homologe centromeren aan weerszijden van het equatoriaal vlak liggen. Alleen de chiasmata houden de beide homologe chromosomen van een bivalent nog aan elkaar.

* **Anafase I** [Gr ana = ervanaf] begint wanneer de chromosomen naar de tegenoverliggende polen in de cel worden getrokken. De leden van een homologe paar bewegen hierbij uit elkaar (scheiding van het bivalent) in de richting van tegenoverliggende polen; hierbij blijven echter binnen elk chromosoom de chromatiden bij elkaar.

* **Telofase I** [Gr telos = eind]: De chromosomen zijn bij de polen aangekomen en decondenseren, terwijl zich een nieuwe kernmembraan vormt.

Meiose II



In deze tweede delingsronde, ook equatoriale deling genoemd, worden de twee chromatiden van elke chromosoom gescheiden (**G**). De zusterchromatiden begeven zich naar tegenoverliggende polen waarna cytokinese optreedt en vier meiotische producten ontstaan (**H**).

Kenmerken van de stadia uit meiose II (Klik op hyperlinks voor **meer informatie en microscopische plaatjes** © bij elk stadium):

- * **Profase II**: Deze fase kenmerkt zich door aanwezigheid van een haploid aantal chromosomen die zich weer condensereren. De beide zusterchromatiden van een chromosoom zijn nog steeds met elkaar verbonden aan het centromeer.
- * **Metafase II**: De chromosomen gaan weer in het equatoriale vlak tussen de polen liggen. Dit vlak staat vaak loodrecht op het vorige equatoriale vlak van meiose I.
- * **Anafase II**: De centromeren worden gesplitst en de zusterchromatiden worden door de spoeldraden uit elkaar getrokken naar de tegenoverliggende polen.
- * **Telofase II**: De voormalige zusterchromatiden zijn bij de polen aangekomen. Er

wordt een nieuwe kernmembraan gevormd om elk van de nieuwe kernen, terwijl de chromosomen zich weer despiraliseren.

Post-meiotische differentiatie

* **Post-meiotische differentiatie** (= een bepaalde vorm van specialisatie; klik op hyperlink voor uitvoerigere informatie en microscopische plaatjes © bij dieren en planten): De vier genetisch verschillende meiotische producten ontwikkelen zich verder tot voortplantingscellen (**gameten of sporen**). Bij dieren ontstaan de geslachtscellen direct via differentiatie (rijping) uit de meioseproducten. Bij planten ontstaan uit de meioseproducten meiosporen die verder middels mitose geslachtscellen kunnen voortbrengen.

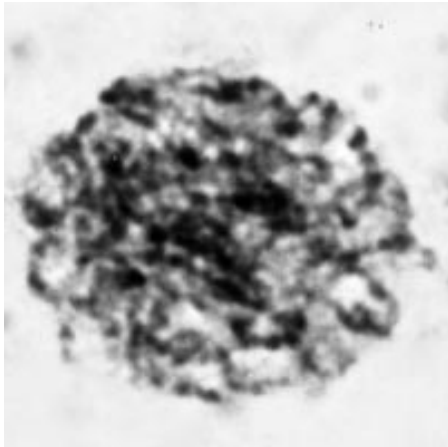
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/meiostage/>

latest update: 01 Sep 2003

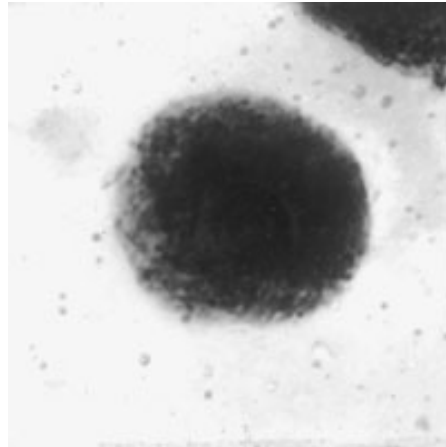
Normal version

Leptoteen (meiose I)

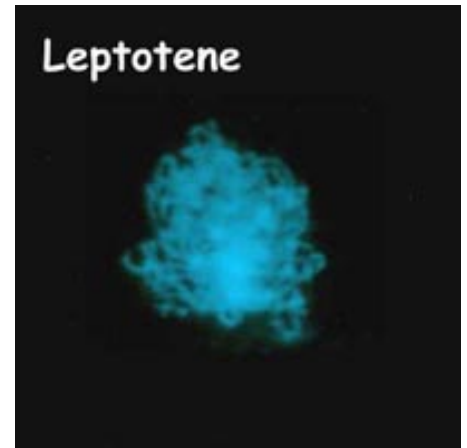
Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Petunia hybrida



Het leptoteen [Gr. leptos = dun; taenia = band / strook] is het eerste stadium van de meiose. Dit is ook de eerste "stap" in de condensatie van het DNA, een fenomeen dat zich nog gedurende de hele profase I voortzet. Ondanks het draadvormig aspect van de chromosomen bestaan ze ieder in feite uit twee chromatiden, doordat het DNA al tijdens de premeiotische S-fase gerepliceerd is. Er ontstaan tevens kleine gebieden met verdikkingen van het chromatine (zogenaamde chromomeren) op elk chromosoom, wat ze het aanzien van een parelketting geeft. De homologe chromosomen zijn nog ongepaard.

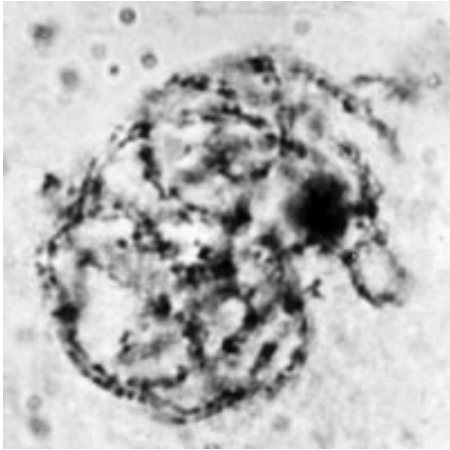
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/leptotene/>

latest update: 26 Aug 2003

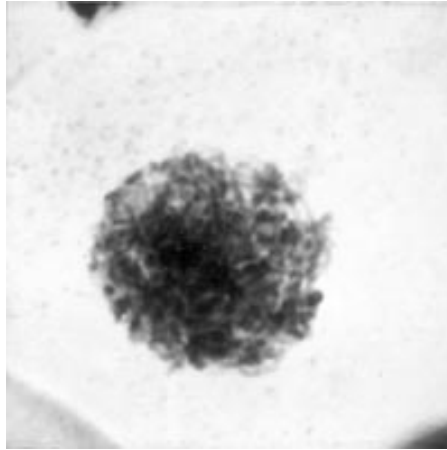
Normal version

Zygoteen (meiose I)

Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Petunia hybrida



Bij het zygoteen [Gr. zygon = elkaar rakend], het stadium na leptoteen, begint het proces van paring van de homologe chromosomen (synapsis) die samengehouden worden m.b.v. eiwitten (synaptomaal complex). Vervolgens kan er crossing-over tussen DNA-dubbelhelix moleculen van homologe chromosomen plaatsvinden.

<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/zygotene/>

latest update: 26 Aug 2003

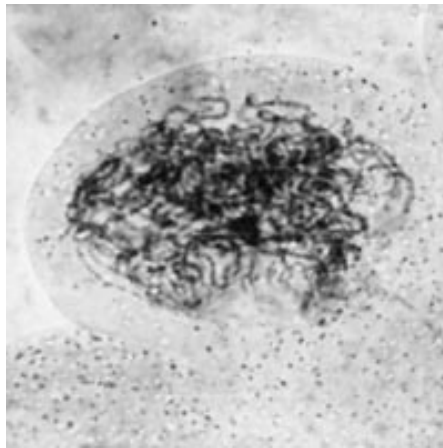
Normal version

Pachyteen (meiose I)

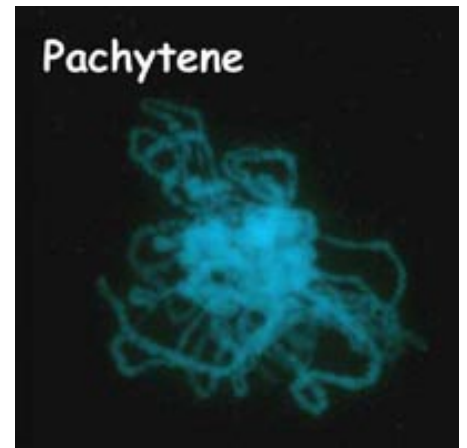
Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Petunia hybrida



Karakteristiek voor het pachyteen [Gr. pachus = dik], een stadium van profase I, zijn de volledig gepaarde chromosomen en de uitgelijnde ligging van de chromomeren. Synapsis, die meestal vanaf de telomeren naar de centromeren als een rits verschuift, is nu volledig. De kernlichaampjes (nucleoli) zijn tijdens het pachyteen vaak nog zichtbaar.

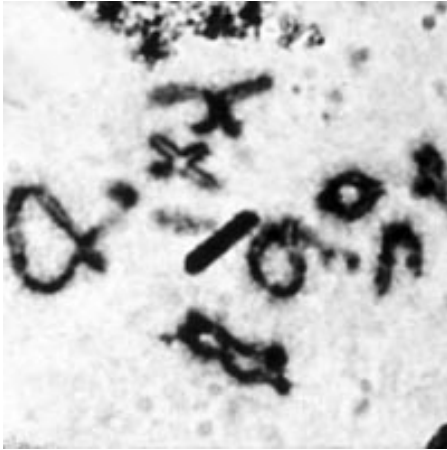
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/pachytene/>

latest update: 26 Aug 2003

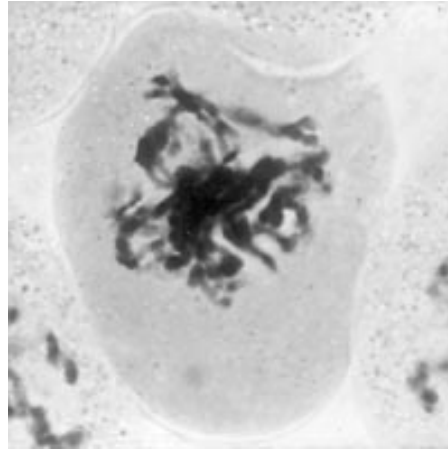
Normal version

Diploteen (meiose I)

Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Petunia hybrida



Tijdens het diploteen [Gr. diplous = tweevoudig] wordt het duidelijk zichtbaar dat elk gerepliceerde chromosoom uit twee zuster-chromatiden bestaat. Elk bivalent bestaat nu uit een bundel van vier homologe chromatiden. Homologen hebben een zwakkere binding en ze wijken lichtelijk uiteen. Hierbij worden de kruisingen (= chiasmata; enkelvoud chiasma, genoemd naar de kruisvormige Griekse letter *chi*) – tussen de – niet-zuster-chromatiden – zichtbaar. Elk bivalent bevat over het algemeen een of meerdere chiasmata, alwaar er crossing-over heeft plaatsgevonden.

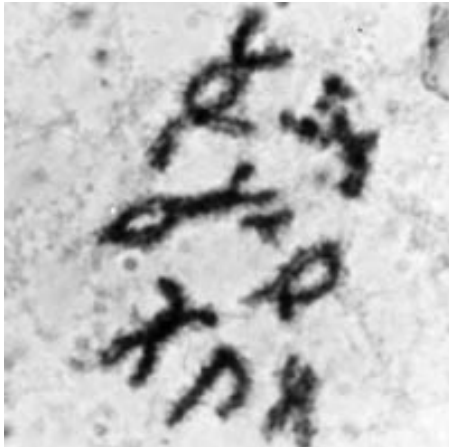
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/diplotene/>

latest update: 01 Sep 2003

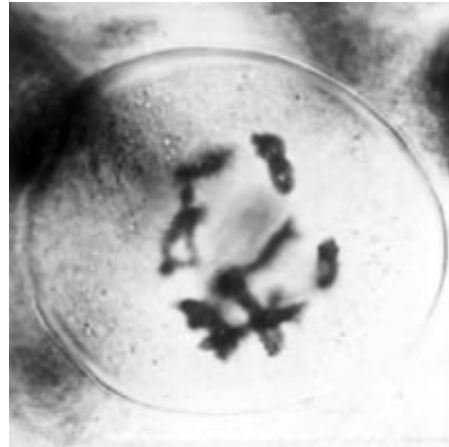
Normal version

Diakinese (meiose I)

Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Bij diakinese [Gr. dia = uiteen; Gr. kinein = bewegen] ontwarren zich chromatiden die in een crossing-over waren. Doordat de chromatiden uit elkaar wijken zijn de chiasmata nu duidelijk te zien. Kernmembraan en nucleoli verdwijnen volledig. De spoelfiguur ontstaat: vanuit beide centrosomen (bij dierlijke cellen) aan de polen 'groeien' microtubuli. Sommige microtubuli verankeren zich aan de kinetochoren van de chromosomen hechten. Het verkorten en verdikken van de chromatiden zet zich voort.

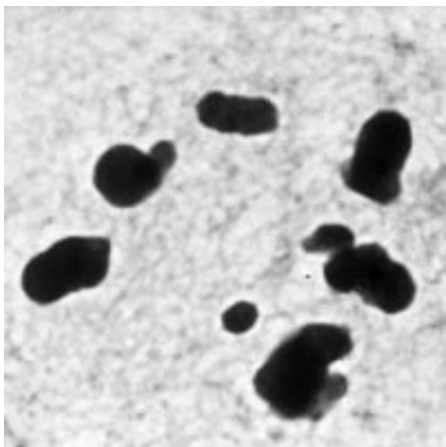
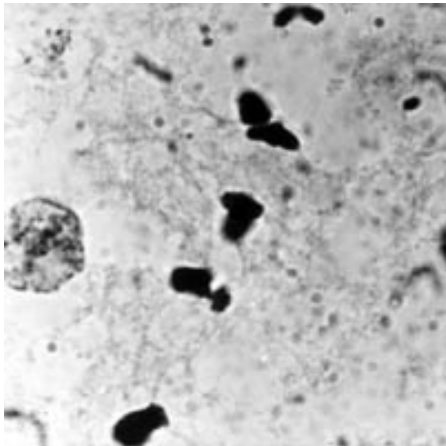
<http://www.sci.kun.nl//virtuallessons/cellcycle/meiostage/diakinesis/>

latest update: 01 Sep 2003

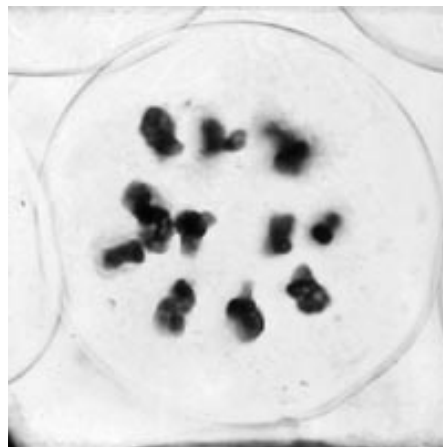
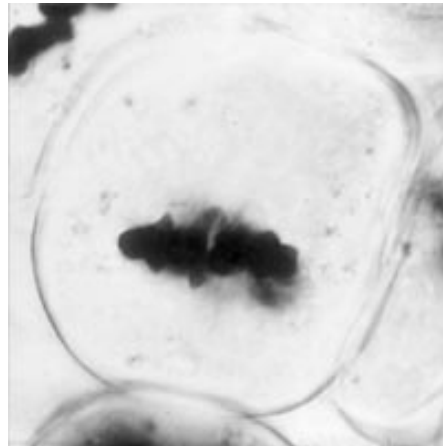
Normal version

Metafase I (meiose I)

Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Petunia hybrida



x

Bovenste rij: zijaanzicht ten opzichte van het equatoriaal vlak. Onderste rij: polair aanzicht.
De kernmembraan en de nucleoli zijn nu verdwenen en elk paar homologe chromosomen gaat in het equatoriale vlak liggen, met de centromeren aan weerszijden van dit vlak. De twee centromeren van elk homolog chromosomenpaar zijn gehecht aan spoeldraden van microtubuli die ieder reiken naar tegenoverliggende polen.

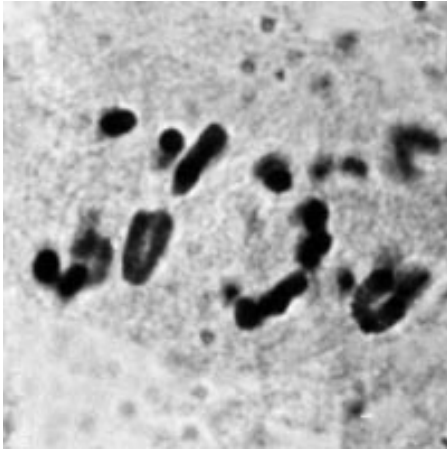
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/metaphaseI/>

latest update: 26 Aug 2003

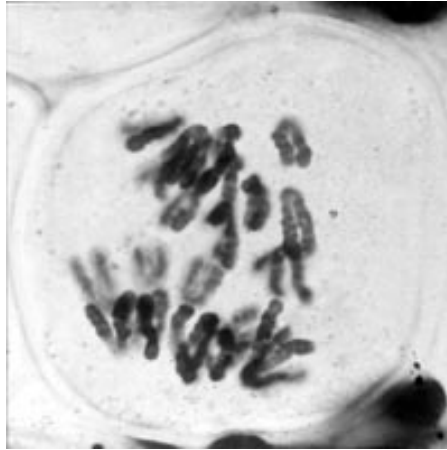
Normal version

Anafase I (meiose I)

Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Petunia hybrida



Bij anafase I bewegen de chromosomen uit elkaar naar de tegenoverliggende polen. In dit stadium van de meiose I worden de centromeren niet gesplitst: de chromatiden binnen een chromosoom blijven bij elkaar. Dit is een zeer belangrijk **VERSCHIL** met anafase in de mitose.

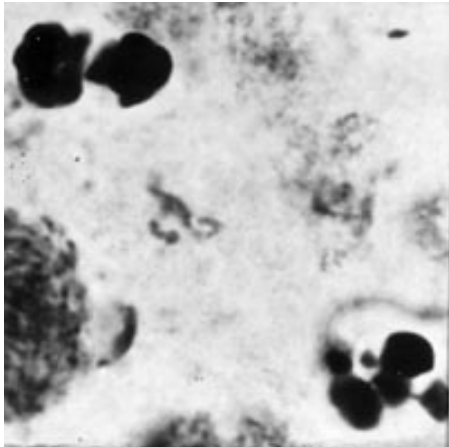
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/anaphaseI/>

latest update: 26 Aug 2003

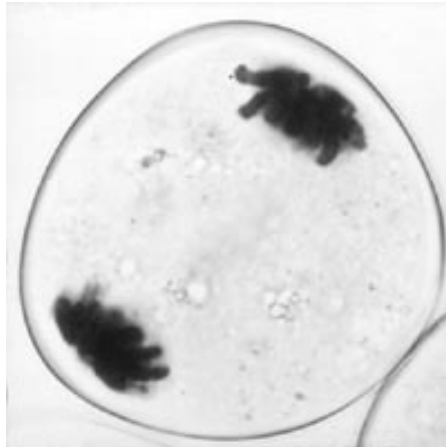
Normal version

Telofase I (meiose I)

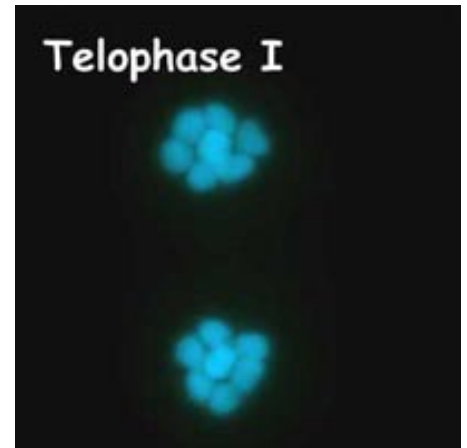
Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Petunia hybrida



Telofase I en de erop volgende interfase (interkinese) zijn niet algemeen voorkomende stadia in monsters van meiotische delinge. In veel organismen worden deze fasen zelfs overgeslagen; dit wil zeggen dat er om elk van de twee nieuwe kernen geen nieuwe kernmembraan wordt gevormd na anafase I en dat de cel direct doorgaat met meiose II. In andere organismen duren de telofase I en interkinese erg kort; de chromosomen despiraliseren zich dan tijdelijk en worden weer minder zichtbaar, terwijl zich een kernmembraan vormt om elk van de twee nieuwe kernen.

Hoe dan ook in deze tussenfase vindt er **NOOIT** verdubbeling van het DNA plaats, en treden er ook geen genetische veranderingen op, dus ook **geen crossing-over** binnen de chromosomen!

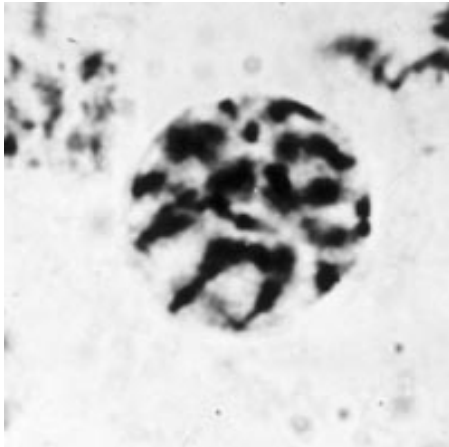
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/telophaseI/>

latest update: 26 Aug 2003

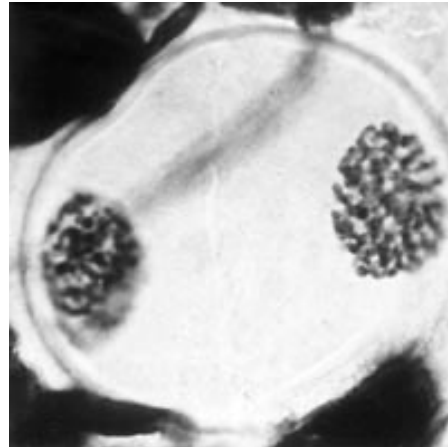
Normal version

Profase II (meiose II)

Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Deze fase aan het begin van meiose II kenmerkt zich door de aanwezigheid van een haploid aantal chromosomen die zich weer condensereren.

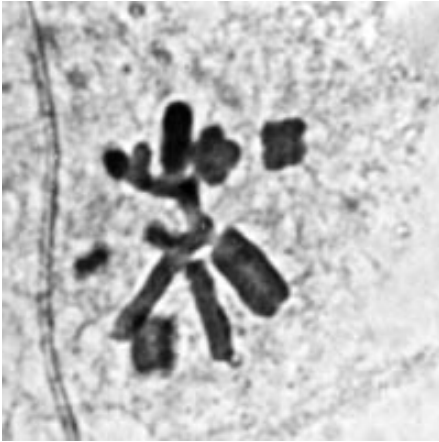
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/prophaseII/>

latest update: 26 Aug 2003

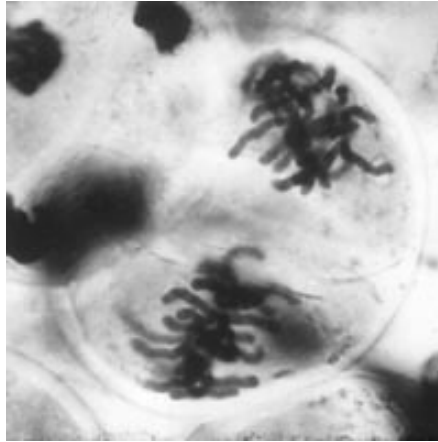
Normal version

Metafase II (meiose II)

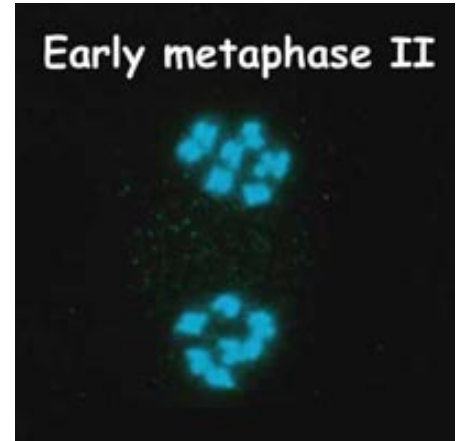
Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Petunia hybrida



De chromosomen gaan weer in het equatoriale vlak tussen de polen liggen. Dit vlak staat echter vaak loodrecht op het equatoriale vlak van Metafase I!

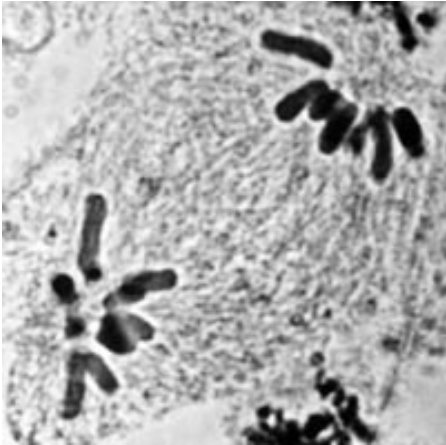
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/metaphaseII/>

latest update: 26 Aug 2003

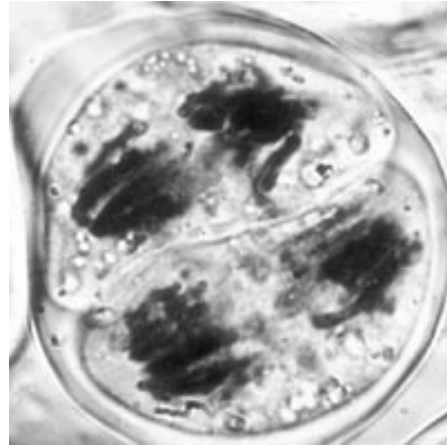
Normal version

Anafase II (meiose II)

Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



De centromeren worden gesplitst en de chromatiden worden over de draden (microtubuli) van de spoelfiguur naar de tegenoverliggende polen getrokken (loodrecht op as van anafase I).

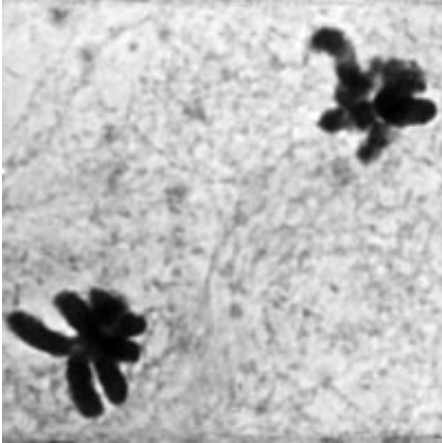
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/anaphaseII/>

latest update: 26 Aug 2003

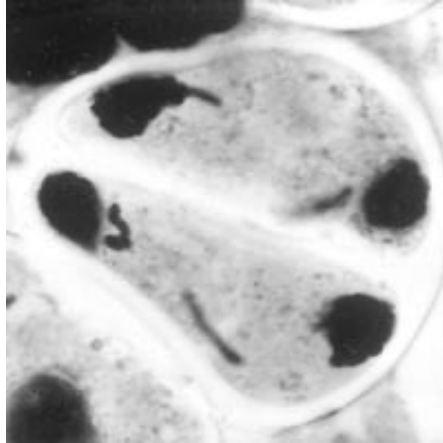
Normal version

Telofase II (meiose II)

Locusta migratoria



Lilium grandiflorum



Petunia hybrida



Bij het einde van meiose II wordt een nieuwe kernmembraan gevormd om elk van de vier nieuwe kernen, terwijl de chromosomen zich weer despiraliseren.

<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/telophaseII/>

latest update: 26 Aug 2003

Normal version

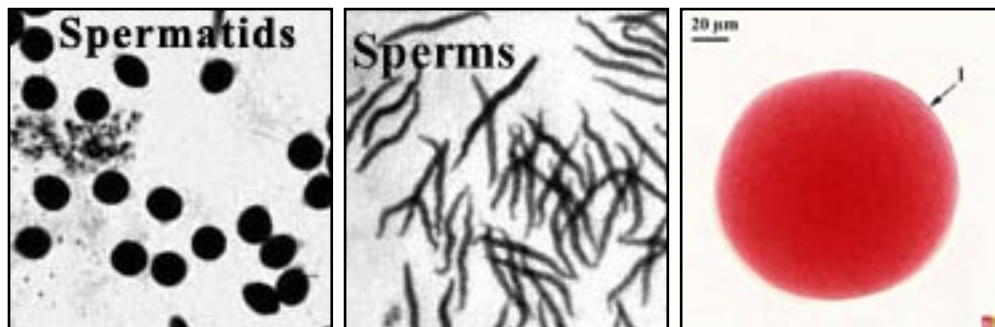
Post-meiose

Uit de meioseproducten ontwikkelen zich via post-meiotische differentiatie de geslachtscellen.

Geslachtscellen bij dieren

Bij dieren zijn er over het algemeen twee geslachten die verschillen in hun voortplantingsorganen, maar soms ook in hun uiterlijke kenmerken:

- Bij een mannelijk dier (ook bij de man) vindt meiose plaats in de teelballen (testes). Een zaadcelmoeder cel levert vier zaadcellen.
- Bij een vrouwelijk dier (ook bij de vrouw) vindt meiose plaats in de eierstokken (ovaria, enkelvoud: ovarium). Tijdens deze meiose vinden asymmetrische delingen plaats zodat alle cytoplasma in slechts een van de meiotische producten komt te liggen. Deze grote cel wordt nu de eicel terwijl de andere (poollichaampjes) ten gronde gaan.



Spermatieden (links) en spermacellen (midden) van de sprinkhaan. Rijpe, onbevuchte eicel van de zeeegel (rechts)

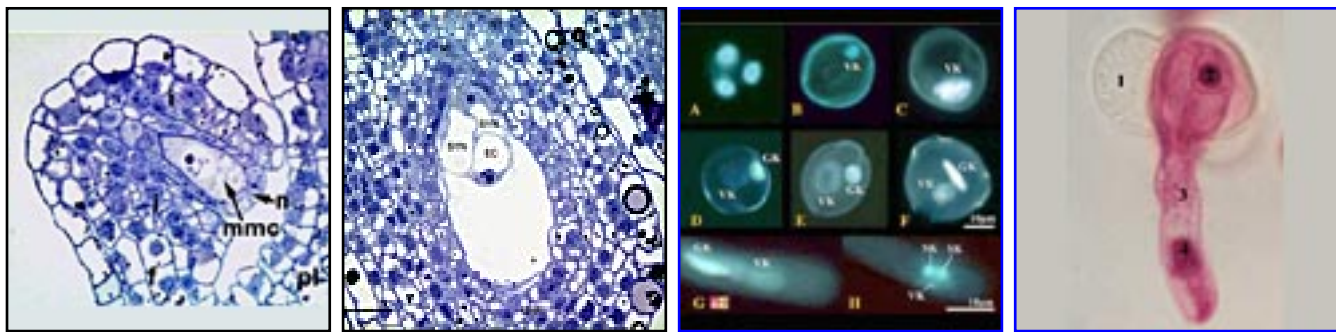
Geslachtscellen bij planten

Ook bij zowel lagere als hogere planten vinden meioses plaats in speciale organen. Bij naaktzadigen (gymnospermen) zijn deze organen de kegels, bij bedektzadige planten (angiospermen) de bloemen die meeldraden (= antheren; de mannelijke voortplantingsorganen) en stampers (de vrouwelijke voortplantingsorganen) bevatten.

- Aan de mannelijke kant, in de antheren, levert een microsporemoeder cel vier microsporen die eerst nog bij elkaar zitten als een tetraede (zie foto's hieronder). Uit elke -haploide- microspore ontwikkelt zich middels mitosen de microsporofyt. Bij angiospermen komen de microsporofyten overeen

met de pollenkorrels (=stuifmeel). In elke pollenkorrel vormt zich uit de eerste mitose een vegetatieve en een generatieve cel. De generatieve cel vormt na een tweede mitose twee geslachtskernen.

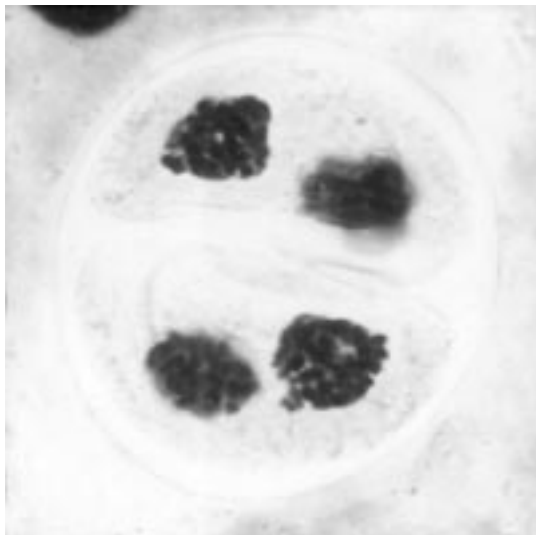
- Aan de vrouwelijke kant, in de stampers, vindt meiose plaats in de ovaria (vruchtbeginsels). Ook deze deling verloopt assymmetrisch en leidt tot ophoping van cytoplasma in de macrosporemoedercel (soms ook megasporemoedercel genoemd) die de embryozak voortbrengt, de eigenlijke macrogametofyt. De andere dochtercellen gaan ten gronde. Binnen de ovule vinden er vervolgens meestal nog drie mitotische delingen plaats. Uit deze delingen ontstaan in veel soorten dan drie antipoden, twee poolkernen, een eicel en twee synergiden (= steuncellen).



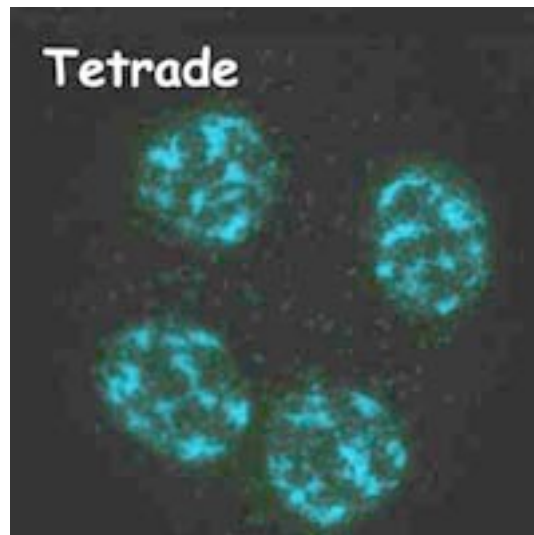
Van links naar rechts: Megagametofyt en embryozak in tabak. Ontwikkeling van stuifmeel in tabak en stuifmeelbuis bij de den (Foto's P. de Groot, K. Weterings en A. Jansen)

Tetrade

Lilium grandiflorum



Petunia hybrida



Tetrade [Gr tetra = vier] is de naam die gegeven wordt aan de periode binnen de post-meiotische differentiatie waarin de vier microsporen (of soms megasporen) nog bij elkaar zitten. Ze zijn slechts gescheiden door een tijdelijke celwand.

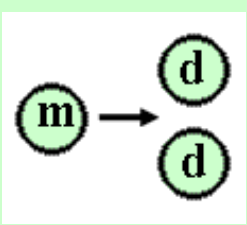
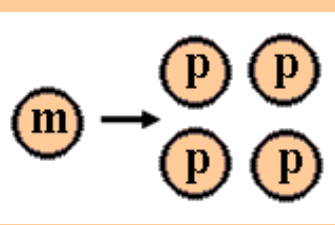
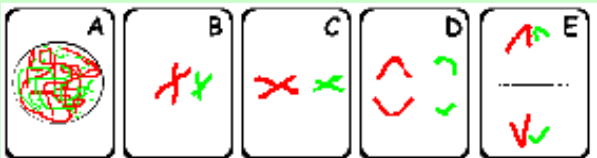
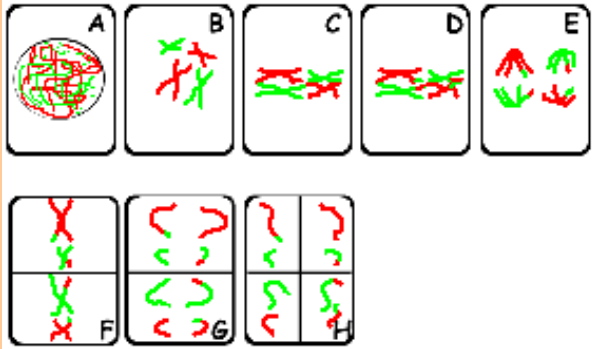
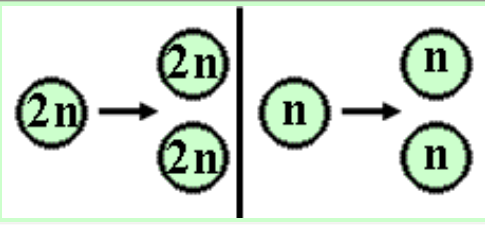
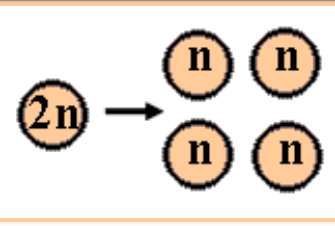
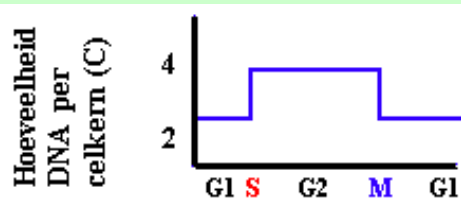
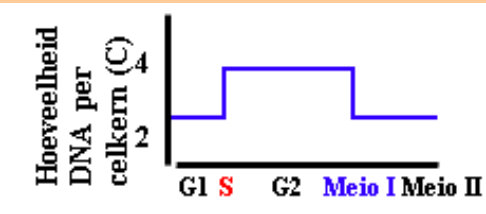
<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/meiostage/postmeio/>

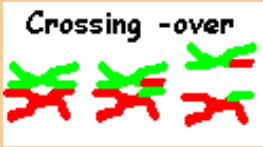
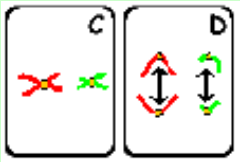
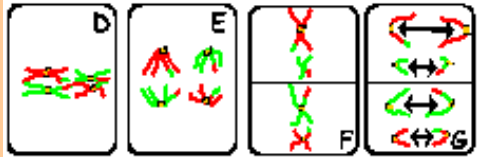
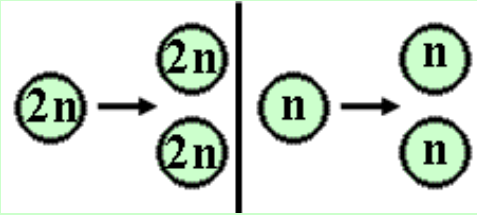
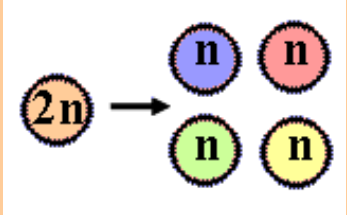
latest update: 01 Sep 2003

Normal version

Verschillen tussen mitose en meiose

Bekijk animaties en filmpjes over -het verschil tussen- mitose en meiose.

MITOSE		MEIOSE	
In lichaamscellen		In geslachtscellen	
Een enkele deling (hieronder A-E) van de moedercel (m) resulteert in twee dochtercellen (d)		Twee delingen (hieronder: meiose I in A-E en meiose II in F-H) van de moedercel (meiocyot; m) resulteren in vier meiose producten (p)	
			
Een mitotische moedercel kan of haploid of diploid zijn		Een meiotische moedercel (meiocyot) is <i>altijd</i> diploid	
Het aantal chromosomen per kern blijft gehandhaafd na deling	Diploid (= 2n) blijft 2n Haploid (= 1n) blijft 1 n	De meioseproducten, itt de 2 n moedercel, bevatten het haploid (n) chromosomenaantal	Van 2n naar n
Aan elke celdeling gaat een S-fase vooraf waarin de hoeveelheid DNA verdubbelt	Voorbeeld voor een diploide moedercel: 	Alleen aan meiose I gaat een S-fase vooraf	
Normaal <i>geen</i> paring van homologe chromosomen	x	Volledige paring van alle homologe chromosomen tijdens profase I	

Normaal <i>geen</i> uitwisseling van DNA (crossing-over) tussen de chromosomen	x	Minstens een crossing-over per homolog chromosomenpaar	
De centromeren worden tijdens de mitotische anafase (in D) gesplitst		De centromeren worden <i>niet</i> tijdens anafase I (in E), maar <i>wel</i> tijdens anafase II gesplitst (in G)	
Conservatief proces: het genotype van de dochtercellen is <i>identiek</i> aan die van de moedercellen		Meioseproducten verschillen genotypisch van de moedercel (bevordering van variatie in het nageslacht)	

De mitotische metafase is van de metafase I van de meiose te onderscheiden doordat in de mitose geen paring van de homologe chromosomen plaatsvindt, aangezien dit voor de mitose overbodig en ook niet wenselijk is (waarom?). Verder worden in de meiose I de homologe chromosomen van elkaar gescheiden, terwijl in mitose de chromatiden uit elkaar gaan. In de metafase II gaan vervolgens de chromatiden wel uit elkaar. Het verschil tussen de metafase II (meiose) en de mitose is dat aan de meiose II een halvering van het aantal chromosomen is voorafgegaan, terwijl dit voor de mitose niet het geval is. Ook zijn de producten van meiose ten opzichte van hun ouders en onderling genetisch verschillend. Bij de mitose is dit niet het geval!

<http://www.sci.kun.nl/virtuallessons/cellcycle/mitomeio/>

latest update: 30 Aug 2003

Normal version