



## CHAPITRE 11

# Reproduction sexuée et méiose

### Aperçu du chapitre

- 11.1 La méiose est indispensable à la reproduction sexuée
- 11.2 Caractéristiques de la méiose
- 11.3 Mécanisme de la méiose
- 11.4 En résumé: méiose et mitose

## Introduction

La majorité des animaux et des plantes ont une reproduction sexuée. Les gamètes des deux sexes s'unissent en une cellule qui, par des mitoses successives, finit par donner naissance à un organisme adulte formé de quelque  $10^{14}$  cellules. Les gamètes à l'origine de la cellule initiale proviennent d'un type particulier de division cellulaire, la méiose, représentée dans la photo ci-dessus, et qui fait l'objet de ce chapitre. La méiose est beaucoup plus complexe que la mitose et l'on ne connaît pas bien les détails sous-jacents. Le mécanisme de base est cependant clair. Les conséquences fondamentales de la reproduction sont tout aussi claires : elle joue un rôle essentiel dans la genèse de l'énorme diversité génétique qui permet l'évolution.

### 11.1 La méiose est indispensable à la reproduction sexuée

#### Objectifs

1. Montrer le fonctionnement de la méiose dans la reproduction sexuée.
2. Distinguer les cellules germinales et somatiques.

La caractéristique essentielle de la reproduction sexuée est la participation génétique de deux cellules. Ce mode de reproduction est une source

de difficultés pour les organismes à reproduction sexuée et les biologistes l'ont très tôt constaté. Ce n'est que récemment que nous avons fait des progrès dans la connaissance du mécanisme délicat auquel sont soumis les chromosomes pendant la méiose. Pour commencer, nous allons considérer rapidement l'histoire de la méiose et de son rapport à la reproduction sexuée.

#### La méiose réduit le nombre de chromosomes

Quelques années seulement après la découverte des chromosomes par Walter Fleming en 1879, le cytologiste belge Édouard van Beneden eut la surprise de trouver des nombres différents de chromosomes dans différents types de cellules chez un ver, l'*Ascaris*. Plus précisément, il

observa que tous les **gamètes** (ovules et spermatozoïdes), contenait deux chromosomes, alors que les **cellules somatiques** des embryons et des individus adultes en contenaient chacune quatre.

À partir de ces observations, van Beneden proposa, en 1883, qu'un ovule et un spermatozoïde, possédant chacun la moitié du complément chromosomique présent dans les autres cellules, s'unissaient pour produire une seule cellule appelée **zygote**. Comme toutes les cellules somatiques qui en dérivent finalement, le zygote contient deux exemplaires de chaque chromosome. La fusion des gamètes en une nouvelle cellule est la **fécondation**, ou **syngamie**.

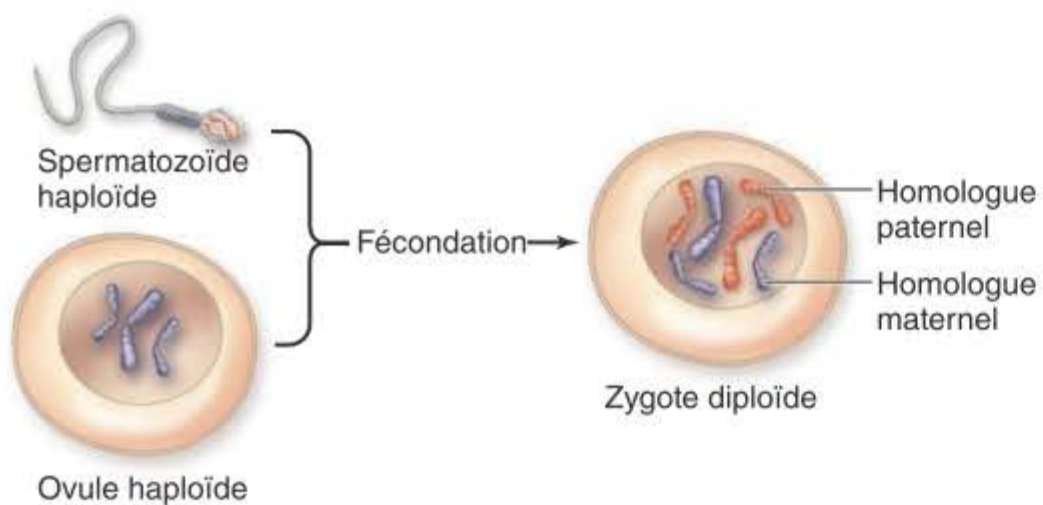
Même aux yeux des premiers chercheurs, il était évident que la production des gamètes devait impliquer un mécanisme réduisant de moitié le nombre de chromosomes présents dans les autres cellules. Sinon, le nombre de chromosomes serait multiplié par deux à chaque fécondation et, après quelques générations seulement, le nombre de chromosomes deviendrait beaucoup trop important dans toutes les cellules. En 10 générations, par exemple, le nombre de chromosomes présents dans les cellules humaines dépasserait 47 000 ( $46 \times 2^{10}$ ).

Cette explosion du nombre de chromosomes ne s'observe pas parce qu'il existe une division réductionnelle particulière, la **méiose**, qui se situe au cours de la production des gamètes et donne des cellules avec la moitié du nombre normal de chromosomes. La fusion ultérieure de deux de ces cellules assure la pérennité du nombre chromosomique d'une génération à l'autre.

## Les cycles sexuels comportent un stade haploïde et un diploïde

Ensemble, la méiose et la fécondation constituent un cycle de reproduction. Il existe deux lots de chromosomes dans les cellules somatiques des individus adultes : ces cellules sont *diploïdes*, mais il n'y a qu'un seul lot dans les gamètes, qui sont donc *haploïdes*. On parle de **reproduction sexuée** pour désigner cette alternance entre méiose et fécondation. Elle se caractérise essentiellement par le fait que les descendants reçoivent des chromosomes provenant des *deux* parents (figure 11.1). Chacun de nous a hérité de 23 chromosomes de sa mère (homologues maternels), présents dans l'ovule fécondé au moment de la conception, et 23 de son père (homologues paternels).

Les cycles de vie de tous les organismes à reproduction sexuée passent par une alternance entre nombres chromosomiques diploïdes et haploïdes, mais ces cycles sont divers. Dans beaucoup de types d'algues,

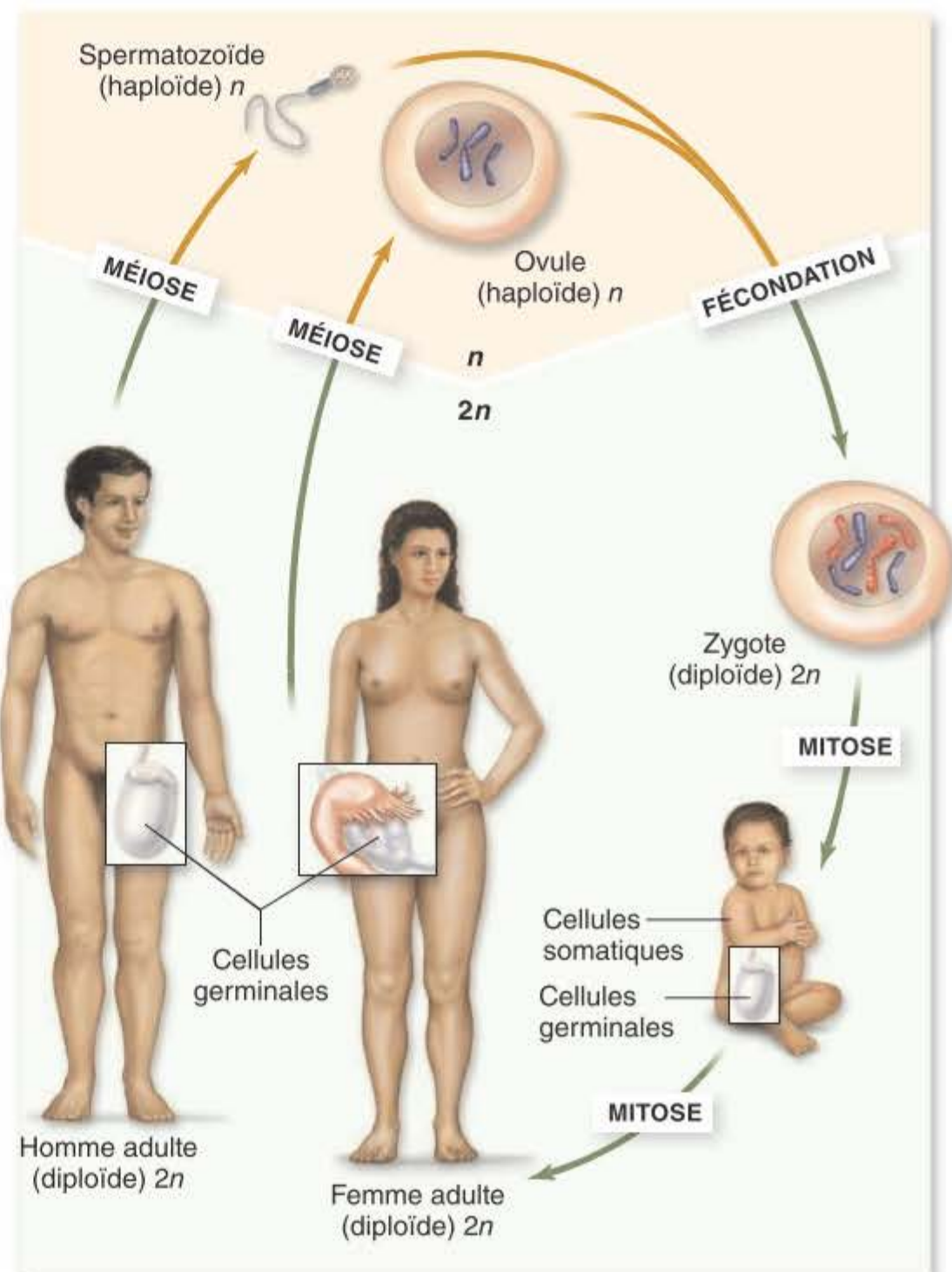


**Figure 11.1** Les cellules diploïdes emportent des chromosomes provenant de deux parents. Une cellule diploïde contient deux formes de chaque chromosome, un homologue maternel apporté par l'ovule haploïde de la mère et un homologue paternel provenant du spermatozoïde haploïde du père.

par exemple, la majeure partie du cycle de vie est haploïde. Le zygote subit la méiose et produit des cellules haploïdes qui se divisent ensuite par mitoses. Certaines plantes et certaines algues possèdent une alternance entre un stade haploïde pluricellulaire et un stade diploïde pluricellulaire (on peut en voir des exemples spécifiques dans les chapitres 30 et 31). Le stade diploïde de la plupart des animaux est prédominant ; le zygote se divise d'abord par mitoses pour produire des cellules diploïdes. Plus tard au cours du cycle de vie, certaines de ces cellules diploïdes subissent la méiose et produisent des gamètes haploïdes (figure 11.2).

## Les cellules de la lignée germinale se séparent au début du développement des animaux

Chez les animaux, l'unique zygote diploïde subit des mitoses qui sont à l'origine de toutes les cellules de l'organisme adulte. Les cellules destinées à subir finalement la méiose et produire les gamètes se séparent des cellules somatiques dès le début du développement. On parle de **cellules germinales**.



**Figure 11.2** Cycle de vie sexué chez les animaux. Chez les animaux, le zygote se divise par mitoses pour donner toutes les cellules de l'organisme adulte. Les cellules de la lignée germinale se séparent au début du développement et subissent la méiose pour produire des gamètes haploïdes (ovules ou spermatozoïdes). Les autres cellules de l'organisme sont les cellules somatiques.

Les cellules somatiques et les cellules germinales sont diploïdes. La différence essentielle est que les cellules somatiques se divisent par mitoses pour donner des cellules filles diploïdes génétiquement identiques, mais que celles de la lignée germinale peuvent subir la méiose pour donner des gamètes haploïdes (figure 11.2).

### Questions d'apprentissage 11.1

La reproduction sexuée implique la participation génétique de deux cellules issues d'individus différents. La méiose produit des cellules haploïdes possédant la moitié du nombre chromosomique. La fécondation réunit ensuite ces cellules haploïdes et rétablit le niveau diploïde de la génération suivante. Seules les cellules germinales peuvent subir la méiose. Toutes les autres cellules de l'organisme, les cellules somatiques, ne peuvent se diviser que par mitoses.

- Les cellules germinales subissent la méiose, mais comment l'organisme conserve-t-il une réserve constante de ces cellules ?

## 11.2 Caractéristiques de la méiose

### Objectifs

1. Décrire l'appariement des chromosomes en méiose.
2. Expliquer pourquoi la première division méiotique est la division réductionnelle.

La division méiotique présente des caractéristiques importantes qui diffèrent suivant les organismes. C'est particulièrement le cas des mécanismes responsables de la séparation des chromosomes, très différents chez les protistes et les champignons de ceux que nous allons décrire chez les plantes et les animaux.

Dans un organisme diploïde, la méiose consiste en deux cycles de division, la **division I** et la **division II**, chacune avec une prophase, une métaphase, une anaphase et une télophase. Avant d'examiner ce mécanisme en détail, nous allons voir en quoi la méiose se distingue de la mitose.

### Les chromosomes homologues s'apparient pendant la méiose

Pendant la prophase I de la méiose, les chromosomes homologues se retrouvent et s'associent étroitement : c'est le mécanisme d'appariement, ou **synapsis** (figure 11.3a). Bien que ce processus soit étudié depuis longtemps, le mécanisme moléculaire précis reste obscur. Les biologistes

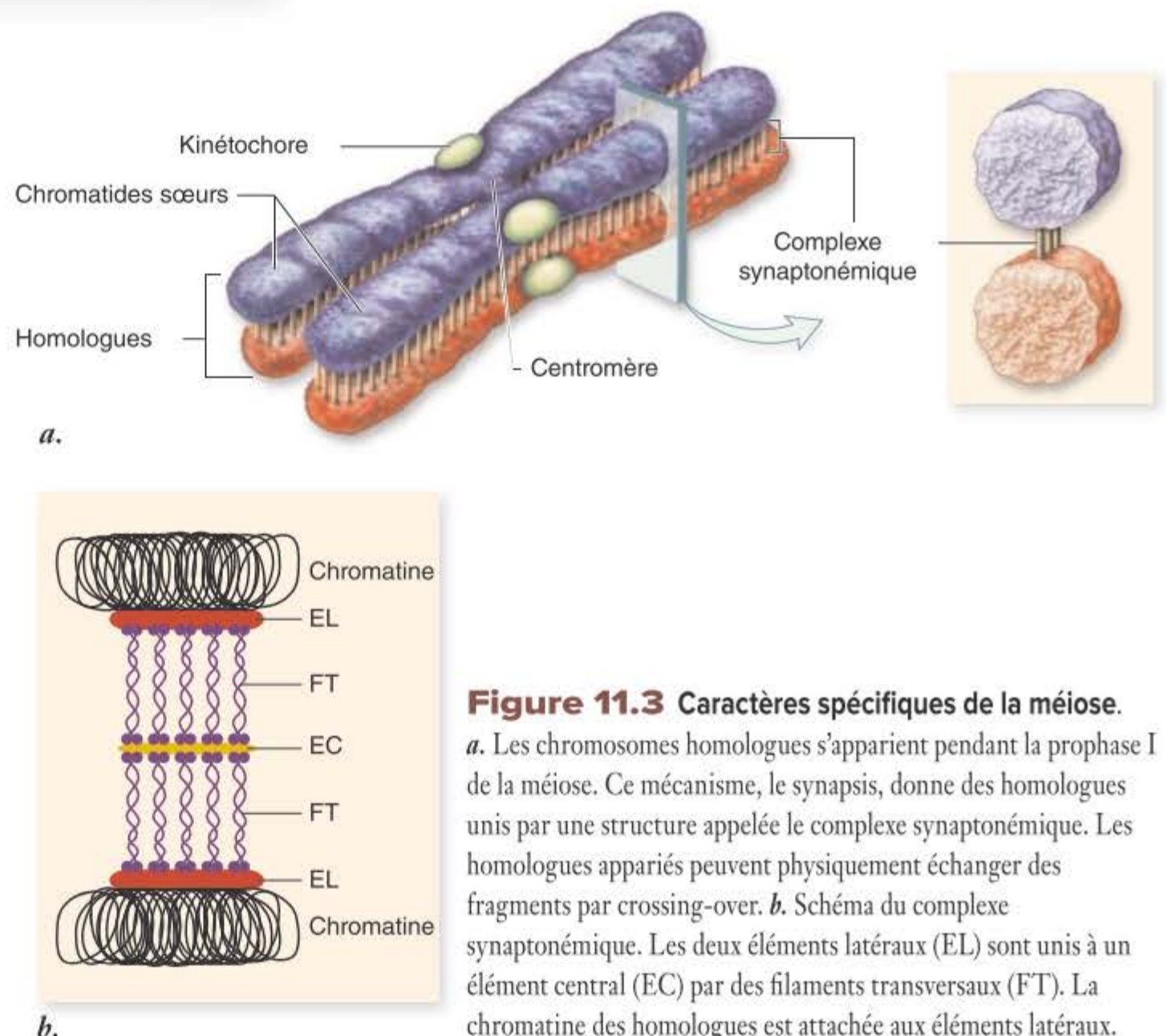
ont utilisé la microscopie électronique, les croisements et les analyses biochimiques pour élucider le synapsis. Jusqu'à présent, les résultats de ces investigations n'ont pas abouti à une image synthétique et complète.

### Le complexe synaptonémique

Il est clair que les chromosomes homologues trouvent leurs partenaires et s'associent intimement au cours de la prophase I. Ce processus implique, chez beaucoup d'organismes, la formation d'une structure élaborée, le **complexe synaptonémique**, qui réunit les homologues appariés. Ce complexe est constitué d'un élément central relié, par des filaments, à deux lots d'éléments latéraux qui interagissent avec les homologues. La structure du complexe synaptonémique paraît semblable dans tous les systèmes étudiés, mais sa fonction exacte n'est pas claire. La figure 11.3b en est un exemple typique. Le complexe synaptonémique comprend une forme de cohésine spécifique à la méiose, type de protéine qui unit les chromatides sœurs pendant la mitose (chapitre 10). Cette forme de cohésine participe à l'union des homologues, ainsi que des chromatides sœurs. Les quatre chromatides des deux homologues sont ainsi étroitement associées pendant ce stade de la méiose. On parle souvent de *tétrade* ou *bivalent* pour désigner cette structure.

### L'échange de matériel génétique entre les homologues

Pendant l'appariement des homologues en prophase I se situe un autre processus propre à la méiose : la **recombinaison** ou **crossing-over**. Ce processus permet l'échange de matériel génétique entre les homologues. L'observation cytologique de ce phénomène est le crossing-over



**Figure 11.3** Caractères spécifiques de la méiose. **a.** Les chromosomes homologues s'apparient pendant la prophase I de la méiose. Ce mécanisme, le synapsis, donne des homologues unis par une structure appelée le complexe synaptonémique. Les homologues appariés peuvent physiquement échanger des fragments par crossing-over. **b.** Schéma du complexe synaptonémique. Les deux éléments latéraux (EL) sont unis à un élément central (EC) par des filaments transversaux (FT). La chromatine des homologues est attachée aux éléments latéraux.

## 11.3 Mécanisme de la méiose

et sa détection génétique est appelée recombinaison – parce que des allèles de gènes situés initialement sur des homologues différents se retrouvent sur le même. (La recombinaison génétique est détaillée au chapitre 13.)

Les **chiasm** sont les sites du crossing-over et ces sites de contact persistent jusqu'en anaphase I. La liaison physique entre les homologues et la persistance de la liaison entre les chromatides sœurs réunit les homologues.

### Association et séparation des homologues

L'association des homologues persiste pendant toute la première division et conditionne le comportement des chromosomes. Pendant la métaphase I, les homologues appariés se déplacent vers la plaque métaphasique et s'orientent de manière à se relier aux deux pôles du fuseau. Pendant la mitose, au contraire, les homologues ne s'associent pas et restent indépendants les uns des autres.

Ensuite, au cours de l'anaphase I, les homologues de chaque paire de chromosomes se déplacent vers des pôles opposés. Ceci est aussi en contradiction avec la mitose, où ce sont les chromatides sœurs, et non les homologues, qui se dirigent vers les pôles.

À présent, on peut voir pourquoi la première division s'appelle la « division réductionnelle » – elle aboutit à des cellules possédant un homologue de chaque paire de chromosomes. La seconde division méiotique ne réduit plus le nombre de chromosomes ; elle sépare en fait les chromatides sœurs des différents homologues.

### La méiose se caractérise par deux divisions et un seul cycle de réplication de l'ADN

La distinction la plus nette entre la méiose et la mitose est cette simple observation : la méiose implique deux divisions successives sans réplication du matériel génétique entre elles. On peut le constater en empêchant la synthèse d'ADN entre les deux divisions méiotiques. À cause du comportement des chromosomes pendant la première division méiotique, les cellules produites possèdent un exemplaire répliqué de chaque chromosome. Une division fonctionnant comme une mitose, sans réplication d'ADN, fait que les cellules produites ne possèdent qu'un exemplaire de chaque chromosome. C'est le point essentiel pour comprendre la méiose : la seconde division méiotique est semblable à une mitose sans duplication des chromosomes.

#### Questions d'apprentissage 11.2

La méiose se caractérise par l'appariement des chromosomes homologues pendant la prophase I. Chez beaucoup d'espèces, une structure élaborée, le complexe synaptonémique, se forme entre les homologues. Pendant cet appariement, les homologues peuvent échanger du matériel au niveau des chiasm. En première division méiotique, les homologues se séparent, réduisant le nombre chromosomique au niveau haploïde (division réductionnelle). Vient ensuite une seconde division sans réplication, pendant laquelle les chromatides sœurs se séparent. Quatre cellules haploïdes résultent des deux divisions méiotiques.

- La méiose fonctionnerait-elle encore si les chromatides sœurs se séparaient en première division ?

#### Objectifs

1. Décrire le comportement des chromosomes au cours des deux divisions méiotiques.
2. Expliquer l'importance de la fixation des paires d'homologues aux deux pôles en métaphase I.
3. Montrer les différences entre l'anaphase I et l'anaphase II de la méiose.

Pour comprendre la méiose, il faut suivre avec soin le comportement des chromosomes pendant chaque division. La première division méiotique implique que les paires d'homologues se comportent comme des unités et non plus comme des chromosomes individuels. C'est le résultat d'un ensemble complexe de mécanismes qui unissent les homologues jusqu'en anaphase I, quand ils se séparent.

### La prophase I entame la division réductionnelle

Les cellules méiotiques passent par une interphase comme en mitose, avec les stades  $G_1$ , S et  $G_2$ . Après l'interphase, les cellules germinales entrent en première division. Pendant la prophase I, l'ADN se condense et les chromosomes individuels deviennent visibles au microscope optique sous la forme d'une masse de filaments minces. L'ADN étant déjà répliqué avant le début de la méiose, chacun de ces filaments se compose en fait de deux chromatides sœurs réunies par leurs centromères. En prophase I, les chromosomes homologues s'associent étroitement pendant le synapsis et ils échangent des segments par crossing-over : quatre chromatides sont ainsi associées.

#### Le synapsis

Au cours de la prophase, dans les cellules germinales, les extrémités des chromatides se fixent à des endroits spécifiques de l'enveloppe nucléaire. Les sites de fixation des homologues sont voisins, de sorte que les chromosomes de chaque paire d'homologues sont proches. Les homologues s'alignent ensuite côte à côte, apparemment sous le contrôle de séquences hétérochromatiques, au cours du processus appelé synapsis.

Cette association réunit les homologues sur toute leur longueur. Les chromatides sœurs des différents homologues sont en outre unies par le complexe de cohésines, grâce à un mécanisme de *cohésion des chromatides sœurs*. Cette cohésion existe aussi en mitose, mais, en méiose, le complexe comporte une cohésine spécifique. Pour chaque lot d'homologues appariés, quatre chromatides sont ainsi étroitement associées.

#### Le crossing-over

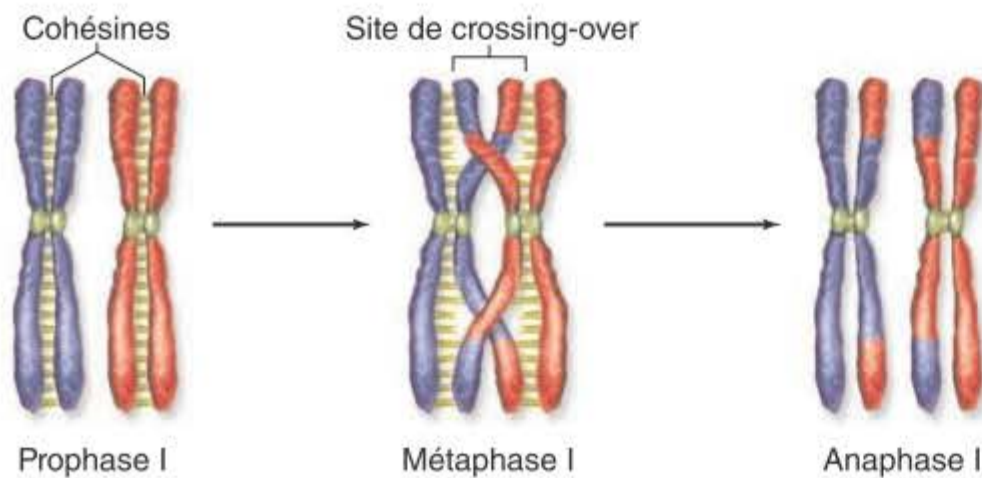
En même temps que le complexe synaptonémique formé au cours de la prophase I (figure 11.3), apparaît un autre type de structure, coïncidant avec la recombinaison. Ce sont les *nodules de recombinaison* ; on suppose qu'ils contiennent l'équipement enzymatique nécessaire à la rupture et à la réunion des chromatides des chromosomes homologues.

Le crossing-over implique une série complexe d'événements au cours desquels des segments d'ADN sont échangés entre les chromatides non-sœurs. Le crossing-over entre chromatides sœurs est réprimé pendant la méiose. Les échanges réciproques entre chromatides non-sœurs sont contrôlés, de telle sorte que chaque bras chromosomique

forme en général un ou quelques crossing-over, quelle que soit la taille du chromosome. Les chromosomes humains en ont généralement deux ou trois.

Lorsque le crossing-over est terminé, le complexe synaptonémique se désagrège et l'association entre les chromosomes homologues devient moins étroite, mais ils restent attachés par les chiasmas. À ce stade, chaque type de chromosome comporte quatre chromatides (deux chromosomes homologues formés chacun de deux chromatides sœurs).

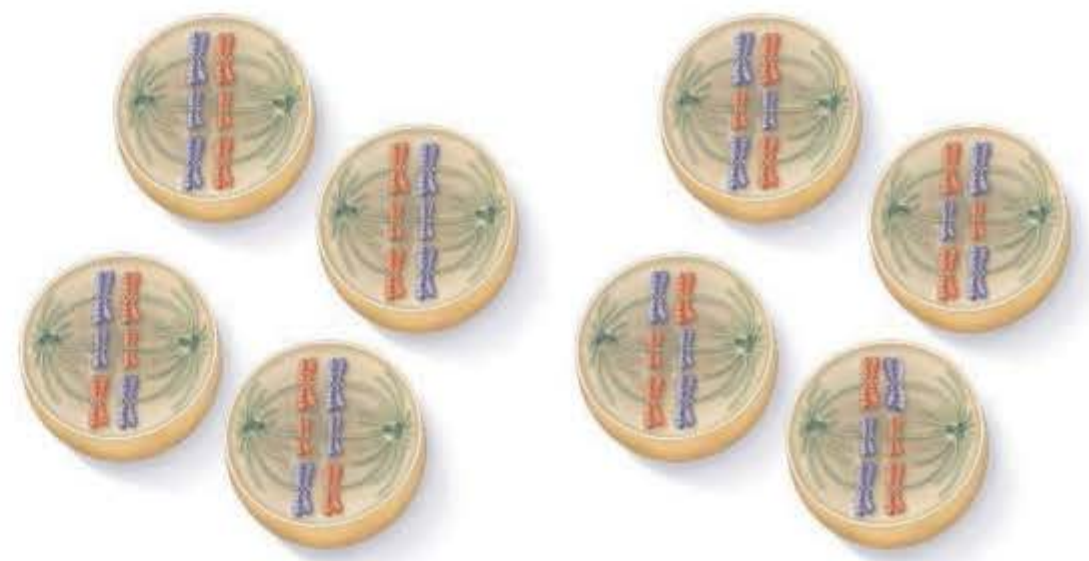
Les quatre chromatides restent ensemble pour deux raisons : (1) les deux chromatides sœurs de chaque homologue, provenant de la réplication de l'ADN, restent unies par les cohésines (cohésion entre chromatides sœurs) et (2) l'échange de matériel par crossing-over entre les homologues réunit les quatre chromatides.



Le déroulement complexe de l'appariement des chromosomes doit s'accompagner d'autres modifications pendant la prophase I. L'enveloppe nucléaire doit se dissoudre, ainsi que l'agencement interphasique des microtubules. Les microtubules s'organisent en fuseau, exactement comme en mitose.

### Les homologues appariés s'alignent en métaphase I

Après ce qui s'est passé en prophase I, les paires d'homologues forment des bivalents. Quand ils ont capturé des fibres fusoriales, ces bivalents se déplacent vers le centre de la cellule, où ils se répartissent en tant qu'homologues appariés et non comme chromosomes individuels.



**Figure 11.5 Orientation aléatoire des chromosomes dans la plaque métaphasique.** Le nombre de dispositions possibles des chromosomes est égal à 2 avec, comme exposant, le nombre de paires de chromosomes. Dans cette cellule imaginaire à trois paires de chromosomes, il existe huit ( $2^3$ ) orientations possibles, dont quatre sont représentées. Ces orientations produisent des gamètes avec des combinaisons différentes de chromosomes parentaux.

Les kinétochores des chromatides sœurs fonctionnent ensemble pour capturer les microtubules polaires. Par conséquent, les microtubules provenant des deux pôles s'attachent aux kinétochores des homologues et non à ceux des chromatides sœurs (figure 11.4).

On ne voit pas bien comment les chromatides sœurs peuvent se comporter de façon unitaire pendant la première division méiotique. En se basant sur la microscopie électronique, on a proposé que le complexe centromère-kinétochore des chromatides est compacté pendant cette division et permet leur fonctionnement unitaire.

La fixation des centromères des chromatides sœurs au même pôle serait désastreuse en mitose, mais elle est essentielle en méiose. Elle provoque, sur les homologues appariés, une tension qui les tire vers l'équateur de la cellule. Les paires d'homologues appariés s'alignent ainsi dans la plaque métaphasique (figure 11.4).

L'orientation des paires est aléatoire par rapport à l'axe du fuseau ; c'est soit l'homologue maternel, soit le paternel qui s'oriente vers un pôle particulier (figure 11.5 ; voir aussi la figure 11.6).

**Première division méiotique**

**Métaphase I**  

 Les crossing-over et la cohésion des chromatides sœurs maintiennent les chromosomes ensemble. Les microtubules se fixent aux kinétochores des chromatides sœurs et les homologues sont ainsi tirés vers les deux pôles.

**Anaphase I**  

 Les microtubules séparent les chromosomes homologues, mais les chromatides sœurs restent unies au niveau du centromère.

**Mitose**

**Métaphase**  

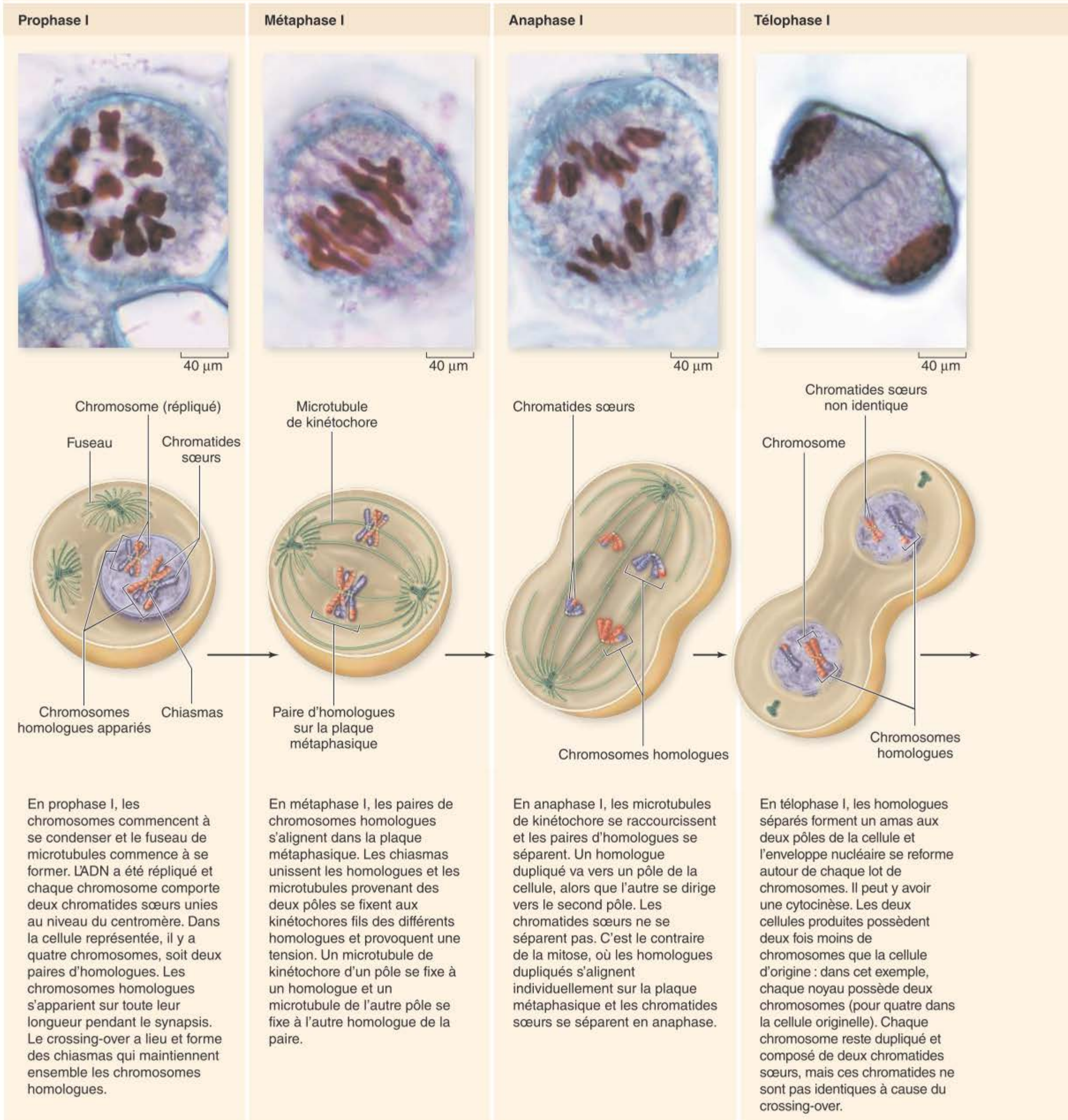
 Les chromosomes ne s'apparient pas ; les kinétochores des chromatides sœurs restent séparés ; les microtubules se fixent aux deux kinétochores sur des faces opposées du centromère.

**Anaphase**  

 Les microtubules séparent les chromatides sœurs.

**Figure 11.4 La séparation des chromosomes est différente en méiose et en mitose.** En métaphase I, les chiasmas et les connexions entre chromatides sœurs maintiennent ensemble les chromosomes homologues ; les paires de kinétochores de chaque homologue se fixent aux microtubules venant d'un seul pôle. À la fin de la première division, les liaisons se rompent entre les bras des chromatides sœurs, mais pas entre les centromères, les microtubules se raccourcissent et séparent les chromosomes homologues. En mitose, les microtubules venant des deux pôles se fixent au kinétochore de chaque centromère fils ; quand les liaisons entre centromères fils se rompent, les microtubules se raccourcissent et tirent les chromatides sœurs vers les pôles opposés.

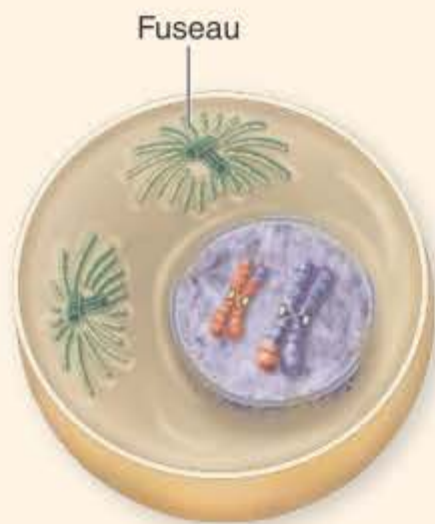
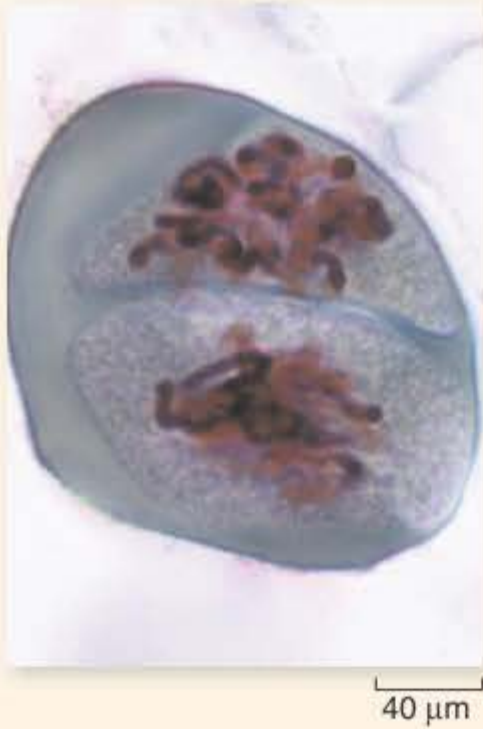
PREMIÈRE DIVISION



**Figure 11.6** Les stades de la méiose. Méiose dans des cellules végétales (photos) et animales (dessins).

## SECONDE DIVISION

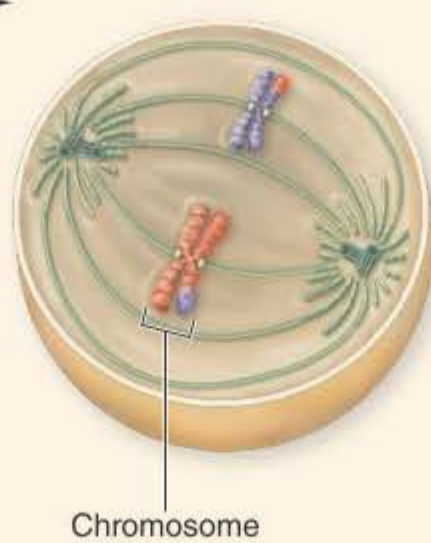
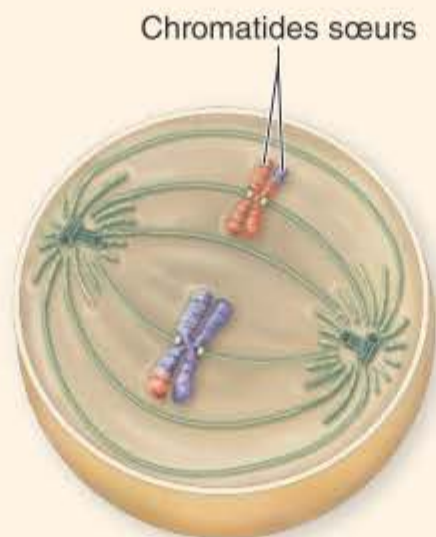
### Prophase II



Rupture de l'enveloppe nucléaire

La seconde division méiotique débute après une brève interphase, sans stade S. Au cours de la prophase II, un nouvel appareil fusorial se forme dans chaque cellule et l'enveloppe nucléaire est dégradée. Chez certaines espèces, l'enveloppe nucléaire ne se reforme pas en télophase I et la rupture de l'enveloppe nucléaire n'est donc pas nécessaire.

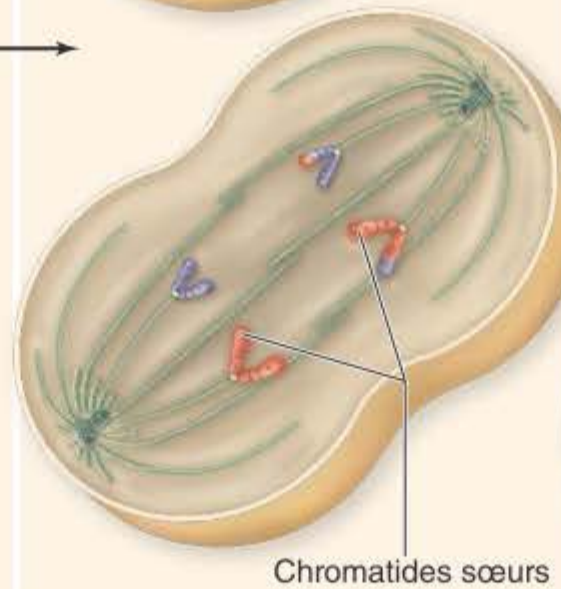
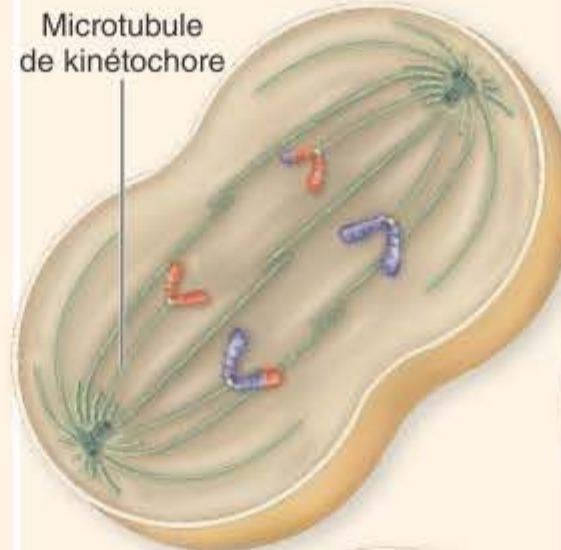
### Métaphase II



Chromosome

En métaphase II, les chromosomes formés de chromatides sœurs, réunis au niveau du centromère, s'alignent dans la plaque métaphasique de chaque cellule. Les microtubules de kinétochore venant des deux pôles se fixent maintenant aux kinétochores des chromatides sœurs.

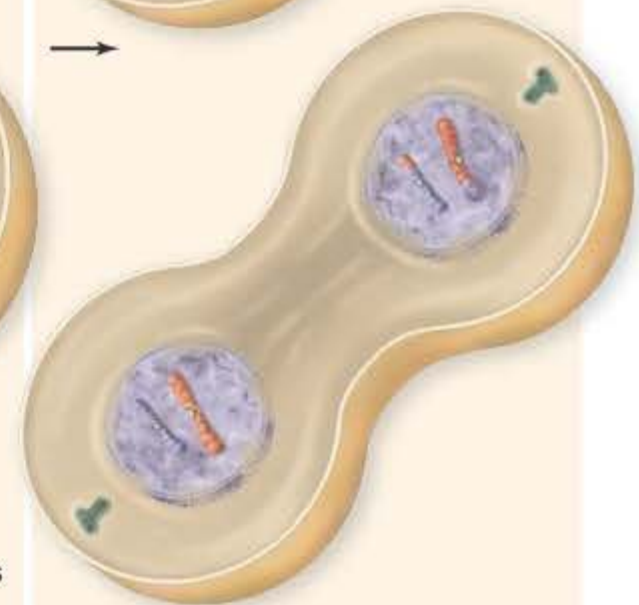
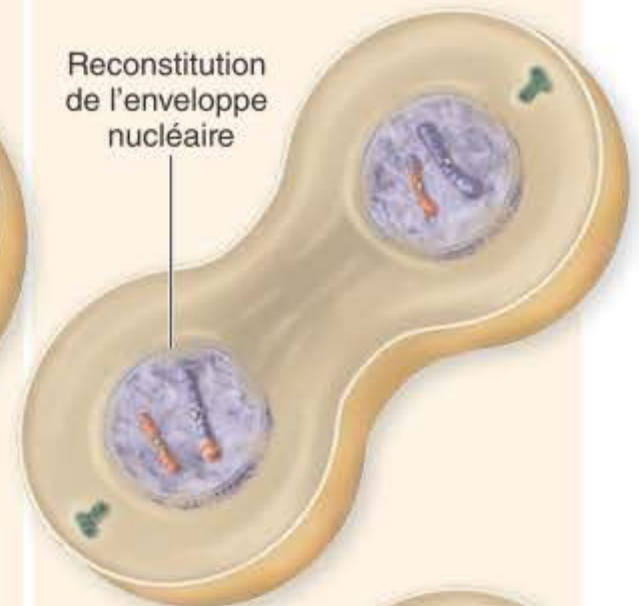
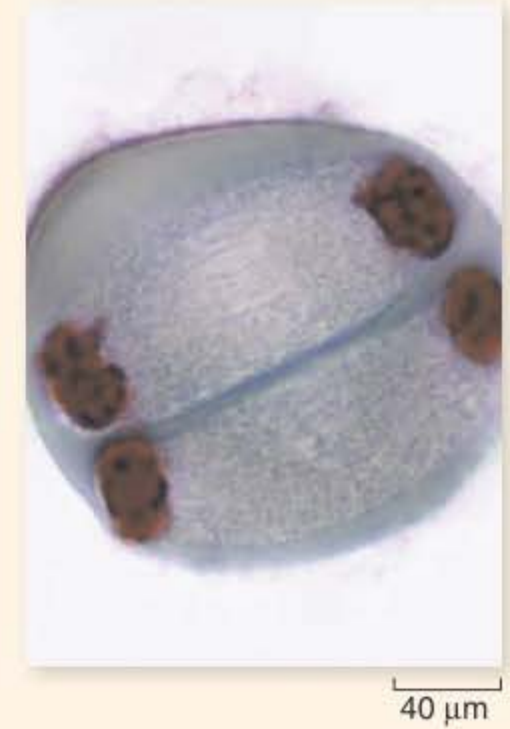
### Anaphase II



Chromatides sœurs

Quand les microtubules se raccourcissent en anaphase II, les chromatides sœurs sont tirés vers les pôles opposés des cellules.

### Télophase II



En télophase II, les enveloppes nucléaires se reforment autour de quatre groupes différents de chromosomes. Après la cytokinèse, quatre cellules haploïdes sont formées. Toutes ces cellules sont différentes en raison de la disposition aléatoire des paires de chromosomes en métaphase I et du crossing-over pendant la prophase I.

## En anaphase I, les homologues sont tirés vers les deux pôles

En anaphase I, les microtubules des fibres fusoriales commencent à se raccourcir. Pendant ce raccourcissement, les connexions entre les homologues au niveau des chiasmas se rompent, permettant le déplacement des homologues vers les pôles.

L'anaphase I aboutit à la séparation des chromatides sœurs tout au long des bras chromosomiques, mais pas au niveau des centromères. Cette libération résulte de la destruction de la cohésine spécifique de la méiose, un peu comme pendant l'anaphase de la mitose. La différence est que la destruction est empêchée au niveau des centromères par un mécanisme qui sera décrit ultérieurement.

Ainsi libérés, les homologues s'écartent, mais pas les chromatides sœurs. Chaque centromère se dirige vers un pôle, entraînant avec lui les deux chromatides. Après le raccourcissement complet des fibres fusoriales, chaque pôle possède un lot haploïde de chromosomes comprenant un membre de chaque paire.

En raison de l'orientation aléatoire des chromosomes homologues dans la plaque métaphasique, un pôle peut accueillir l'homologue maternel ou paternel de chaque paire de chromosomes. La répartition des gènes présents sur des chromosomes différents est par conséquent indépendante ; la première division méiotique aboutit donc à une **répartition indépendante** des chromosomes maternels et paternels entre les gamètes (voir chapitre 12).

## La télophase I clôt la méiose

Au début de la télophase I, les chromosomes se sont répartis en deux groupes, un à chaque pôle de la cellule. Une enveloppe nucléaire se reforme maintenant autour de chaque noyau fils.

Les chromosomes de ce noyau s'étaient répliqués avant le début de la première division méiotique et chacun contient donc maintenant deux chromatides sœurs unies par un centromère commun. Il faut noter que *ces chromatides sœurs ne sont plus identiques* parce que le crossing-over s'est produit en prophase I (figure 11.6). La seconde division méiotique se déroule après un intervalle de temps variable.

## La ségrégation est possible sans crossing-over

La description de la méiose qui précède repose sur une observation : les homologues sont reliés par des chiasmas et par la cohésion des chromatides sœurs. Cette liaison est à l'origine du comportement critique des chromosomes en métaphase et anaphase I, quand les chromosomes se dirigent ensemble vers la plaque métaphasique, puis vers les deux pôles.

Bien que cette connexion entre les homologues soit la règle, il existe des exceptions. Chez la drosophile mâle, par exemple, il n'y a pas de recombinaison et la méiose se déroule encore correctement : c'est une **ségrégation sans chiasmas**. Elle semble impliquer un mécanisme alternatif de liaison entre homologues permettant leur ségrégation en anaphase I. L'intervention des télomères et d'autres séquences hétérochromatiques a été évoquée, mais les détails restent inconnus.

En dépit de ces exceptions, la grande majorité des espèces étudiées utilisent la formation des chiasmas et la cohésion des chromatides sœurs pour réunir les homologues jusqu'à leur ségrégation en anaphase I.

## La seconde division méiotique ressemble à une mitose sans réplication de l'ADN

En général, l'interphase entre les deux divisions méiotiques est brève, sans stade S. La seconde division méiotique ressemble à une mitose normale. Prophase II, métaphase II, anaphase II et télophase II se succèdent rapidement (figure 11.6).

**Prophase II.** Aux deux pôles de la cellule, les groupes de chromosomes entrent dans une brève prophase II, les enveloppes nucléaires se rompent et un nouveau fuseau se forme.

**Métaphase II.** En métaphase II, les fibres fusoriales des deux pôles s'unissent aux kinétochores des différentes chromatides sœurs, permettant la migration des chromosomes vers la plaque métaphasique suite à la tension exercée sur eux par les microtubules tirant les centromères frères. Ce mécanisme est le même qu'en métaphase mitotique.

**Anaphase II.** Les fibres fusoriales se raccourcissent et le complexe de cohésine unissant les centromères des chromatides sœurs est détruit, les centromères se scindent et les chromatides vont vers des pôles opposés. Ce mécanisme aussi est le même qu'en anaphase mitotique.

**Télophase II.** Finalement, l'enveloppe nucléaire se reforme autour des quatre lots de chromosomes fils. La cytokinèse vient ensuite.

Le résultat final de cette division est la production de quatre cellules contenant chacune des lots haploïdes de chromosomes. Les cellules possédant ces noyaux haploïdes peuvent se développer directement en gamètes, c'est le cas des animaux. Elles peuvent aussi se diviser elles-mêmes par mitoses, comme chez les plantes, les champignons et beaucoup de protistes, pour donner finalement un grand nombre de gamètes ou, comme chez certaines plantes et insectes, des individus adultes possédant des nombres différents de lots chromosomiques.

## Des erreurs survenant en méiose donnent des gamètes aneuploïdes

Il est essentiel que le mécanisme de la méiose soit précis, parce que toute erreur donne des gamètes avec un nombre anormal de chromosomes. Quand des chromosomes ne se dirigent pas vers les pôles pendant l'une des divisions méiotiques, on parle de *non-disjonction* : il manque un chromosome à l'un des gamètes et un autre en reçoit deux exemplaires. Les gamètes possédant un nombre anormal de chromosomes sont **aneuploïdes**. Chez les humains, c'est la principale cause des avortements spontanés. Les conséquences de l'aneuploïdie des gamètes sont détaillées au chapitre 13.

### Questions d'apprentissage 11.3

La cohésion des chromatides sœurs et le crossing-over unissent les chromosomes homologues pendant la première division méiotique. Les centromères des homologues sont fixés à des pôles différents, ce qui entraîne l'alignement des paires d'homologues en métaphase I. La disparition de la cohésion sur les bras, mais pas sur les centromères, aboutit au déplacement des homologues vers les deux pôles en anaphase I. En anaphase II, les cohésines unissant les centromères des chromatides sœurs sont éliminées et les chromatides peuvent se diriger vers les deux pôles.

- *Quel pourrait être le résultat d'une mauvaise disjonction en anaphase I ? En anaphase II ?*

## 11.4 En résumé : méiose et mitose

### Objectifs

1. Comprendre les caractéristiques propres à la méiose.
2. Décrire la cohésion différente des chromatides en méiose et en mitose.
3. Expliquer l'importance de la suppression de la réplication entre les divisions méiotiques.

Il est essentiel de comprendre les différences entre méiose et mitose. Le mécanisme de base est le même dans les deux processus, mais les chromosomes se comportent différemment pendant la première division méiotique (figure 11.7).

On peut citer quatre caractéristiques de la méiose :

1. L'appariement des homologues et les crossing-over unissent les homologues maternels et paternels en première division.
2. Les chromatides sœurs restent unies par leur centromère et migrent ensemble en anaphase I.
3. Les kinétochores des chromatides sœurs sont reliés au même pôle en première division et aux deux pôles en mitose.
4. La réplication de l'ADN est supprimée entre les deux divisions méiotiques.

Bien que les mécanismes moléculaires impliqués ne soient pas clairs, nous allons voir, dans la suite de cette section, ce que nous connaissons de ces différentes caractéristiques.

### L'appariement des homologues est une caractéristique de la méiose

L'appariement des homologues en prophase I est la première divergence par rapport à la mitose et il ouvre la voie à toutes les autres différences (voir figure 11.8). Comment les homologues se retrouvent et s'alignent est un des grands mystères de la méiose. Certaines observations cytologiques font intervenir les télomères et d'autres sites spécifiques nécessaires à l'appariement, mais ces découvertes n'éclairent guère le processus lui-même.

La cohésion des chromatides sœurs est la même qu'en mitose, mais les protéines des cohésines comportent des sous-unités spécifiques de la méiose. Chez la levure, la protéine Rec8 remplace la protéine Scc1 dans le complexe de cohésine. Au chapitre 10, on a vu que Scc1 est détruite pendant l'anaphase mitotique pour permettre la migration des chromatides sœurs vers les deux pôles. La substitution de cet élément essentiel de la cohésine par une forme spécifique de la méiose semble une caractéristique commune des systèmes analysés à ce jour.

On a identifié les protéines du complexe synaptonémique dans diverses espèces : leurs séquences sont peu conservées, mais les structures qui ont été analysées se ressemblent. Cela peut expliquer les ressemblances observées au microscope. Bien qu'ils ne soient pas conservés, les éléments transversaux possèdent tous des domaines doublement spiralés favorisant les interactions entre protéines.

Les mécanismes moléculaires précis de la recombinaison à l'origine du crossing-over sont complexes, mais on a identifié beaucoup de

protéines qui y participent. Le mécanisme débute par une cassure double brin dans un homologue. Cela explique la ressemblance entre la machinerie nécessaire à la recombinaison méiotique et celle impliquée dans la réparation des cassures double brin de l'ADN. La recombinaison a probablement évolué à partir d'un mécanisme de réparation et elle a ensuite été sélectionnée pour servir à la disjonction des chromosomes. L'importance de la recombinaison pour la disjonction correcte est évidente quand on voit chez beaucoup d'organismes que l'absence des protéines de recombinaison entraîne aussi beaucoup de non-disjonctions.

### Les centromères des chromatides sœurs restent unis pendant la première division méiotique

La première division méiotique se caractérise par la ségrégation des homologues en anaphase, pas par celle des chromatides sœurs. Pour que cette séparation soit possible, les centromères des chromatides sœurs doivent co-ségréguer, ou se diriger ensemble vers le même pôle en anaphase I. Cela signifie que les cohésines spécifiques de la méiose doivent disparaître des bras chromosomiques, puis des centromères fils.

Les homologues sont unis par les chiasmas et la cohésion des chromatides sœurs autour du site d'échange relie aussi les homologues. La destruction de la protéine Rec8 sur les bras chromosomiques semble permettre la séparation des homologues en anaphase I.

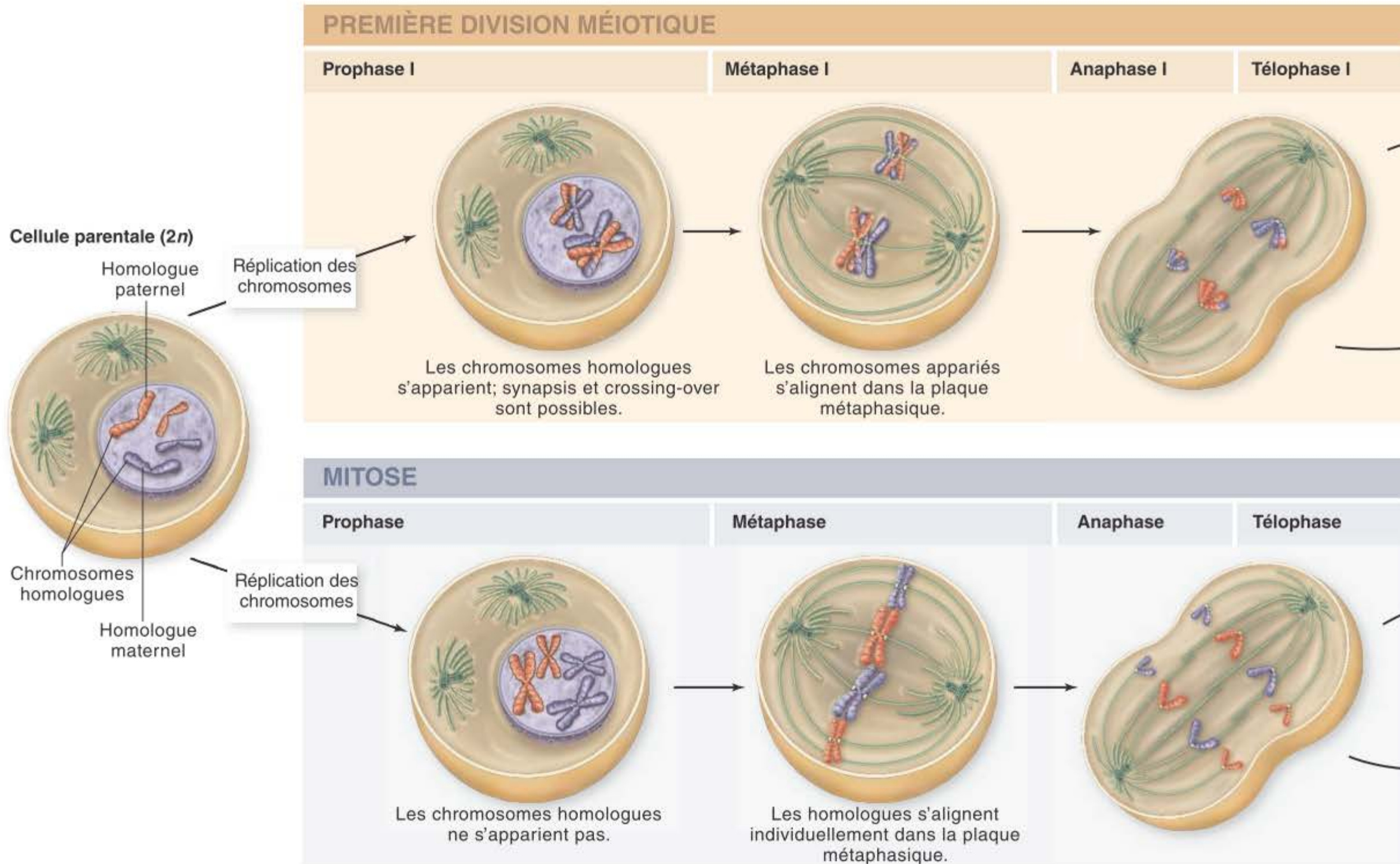
La différence essentielle entre la méiose et la mitose est donc la persistance de la cohésion entre les chromatides sœurs au niveau du centromère pendant toute la première division méiotique et sa disparition des bras chromosomiques en anaphase I (voir figure 11.7). On a récemment un peu clarifié ce problème grâce à l'identification de protéines conservées, appelées shugoshines (terme japonais pour « esprit gardien ») nécessaires à la protection des cohésines d'une dégradation induite par la séparase en première division (figure 11.8). Les souris possèdent deux shugoshines : Sgo-1 et Sgo-2. La perte de Sgo-2 entraîne la séparation précoce des chromatides. Reste la question de savoir pourquoi Sgo-2 ne fonctionne qu'en anaphase I et pas en anaphase II. On a supposé que la tension produite par l'anaphase II entraîne la migration de Sgo-2 du centromère au kinétochore.

### Les kinétochores frères sont attachés au même pôle durant la première division méiotique

La co-ségrégation des centromères frères exige la liaison des kinétochores des chromatides sœurs au même pôle en première division méiotique. Cette liaison est en contradiction avec la mitose (voir figure 11.7) et la seconde division méiotique, quand les chromatides sœurs doivent s'attacher aux deux pôles.

Le mécanisme à l'origine de cette fixation des deux chromatides au même pôle n'est pas clair, mais il semble basé sur des différences de structure entre les complexes centromère-kinétochore en méiose et en mitose. Les kinétochores mitotiques observés au microscope électronique paraissent enfoncés, ce qui facilite la liaison bipolaire. En première division méiotique, les kinétochores sont plus saillants, et la liaison à un pôle est plus aisée.

Il est clair que la persistance de la cohésion des chromatides et l'attachement à un même pôle sont nécessaires à la ségrégation des homologues qui distingue la première division méiotique de la mitose.



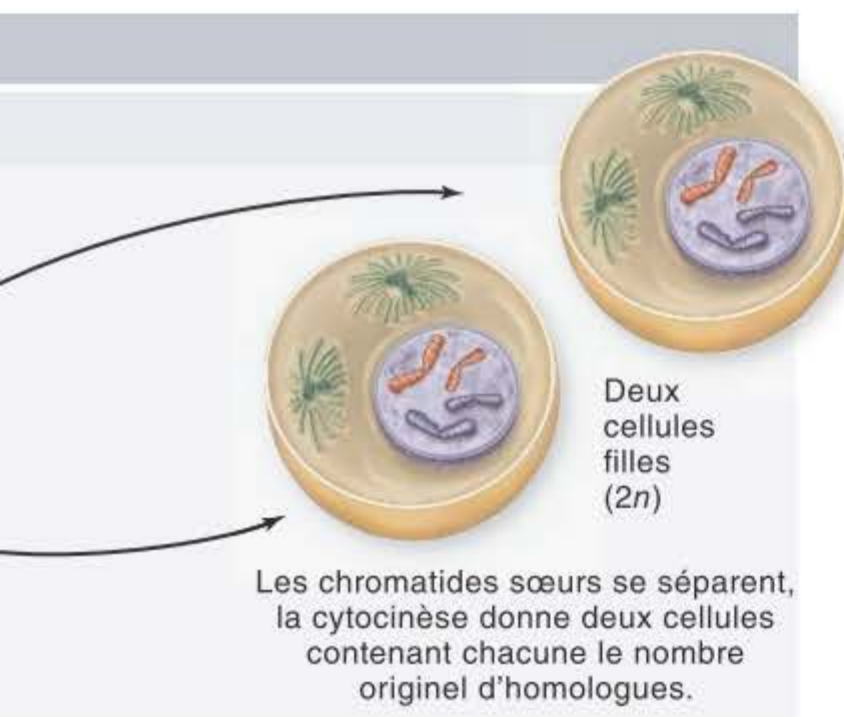
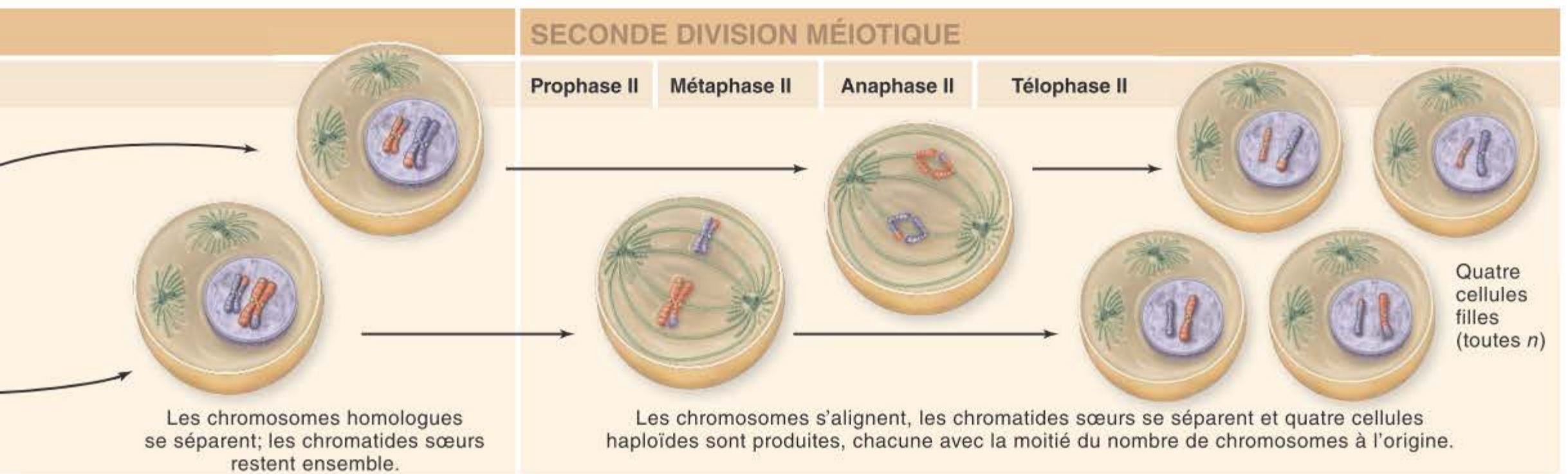
## La réplication est supprimée entre les divisions méiotiques

Après une division mitotique, un nouveau cycle de réplication de l'ADN est nécessaire avant la division suivante. Pour que la méiose puisse diviser par deux le nombre de chromosomes, cette réplication doit être supprimée entre les deux divisions. Le mécanisme précis de cette suppression de la réplication reste inconnu. Un indice est la réduction du taux d'une des cyclines, la cycline B, entre les deux divisions, mais elle ne disparaît pas totalement, comme entre deux mitoses.

Pendant la mitose, la destruction de la cycline mitotique est nécessaire pour l'entrée de la cellule dans un autre cycle de division. La conséquence de cette persistance de la cycline B entre les divisions méiotiques dans les cellules germinales est l'impossibilité de former les complexes d'initiation nécessaires à la poursuite de la réplication de l'ADN. Cette impossibilité de produire les complexes d'initiation paraît essentielle pour supprimer la réplication de l'ADN

## Les cellules provenant de la méiose ne sont pas identiques

Les cellules filles provenant de la mitose sont identiques à la cellule parentale, du moins pour ce qui concerne leur statut chromosomique. Cette copie exacte est essentielle pour la production des nouvelles cellules nécessaires à la croissance, au développement et à la guérison des blessures. En raison de l'orientation aléatoire des chromosomes pendant la première division et à cause du crossing-over, la méiose produit rarement des cellules identiques. Tous les gamètes provenant de la méiose possèdent un lot haploïde complet de chromosomes, mais il s'agit d'un mélange d'homologues maternels et paternels ; de plus, les homologues eux-mêmes ont échangé du matériel par crossing-over. La variation qui en résulte est importante pour l'évolution et c'est pourquoi les populations qui se reproduisent sexuellement sont plus variables que les asexuées.



**Figure 11.7 Comparaison entre la méiose et la mitose.** La méiose implique deux divisions nucléaires sans réplication de l'ADN entre elles. Elle produit donc quatre cellules filles possédant chacune la moitié du nombre originel de chromosomes. Le crossing-over se situe en prophase I. La mitose implique une seule division nucléaire après la réplication de l'ADN. Elle produit donc deux cellules filles contenant chacune le nombre originel de chromosomes.

**?** **Question** Si les chromosomes d'une cellule mitotique se comportaient comme en première division méiotique, aboutirait-on à des cellules avec la bonne composition chromosomique ?

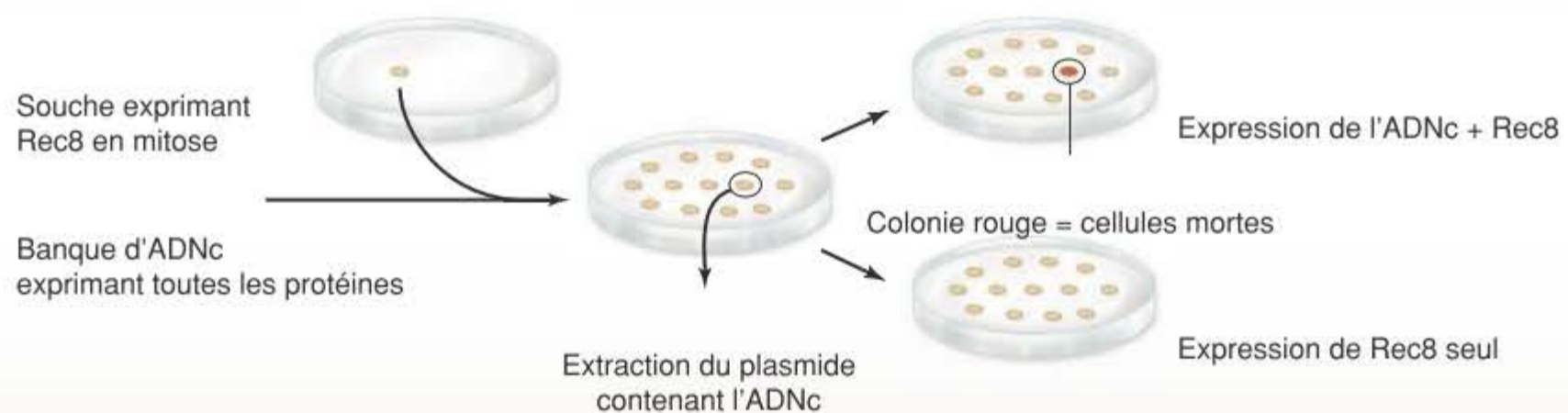
### DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

**Question :** Pourquoi les protéines des cohésines situées au niveau des centromères des chromatides sœurs ne sont-elles pas détruites en anaphase I de la méiose ?

**Hypothèse :** l'élément *Rec8* de la cohésine spécifique de la méiose est protégé par une autre protéine au niveau du centromère.

**Prédiction :** Si *Rec8* et la protéine protectrice s'exprimaient toutes deux dans les cellules mitotiques, les chromosomes ne pourraient se séparer. C'est léthal pour une cellule en division.

**Test :** On a créé une souche de levure scissipare produisant *Rec8* au lieu de la cohésine mitotique normale. Ces cellules sont transformées par une banque d'ADNc exprimant toutes les protéines cellulaires. Les cellules transformées sont dupliquées sur des milieux contenant un colorant pour les cellules mortes (*Rec8* et l'ADNc peuvent s'exprimer), et sur des milieux éliminant l'ADNc de plasmides (seul *Rec8* s'exprime). Les cellules contenant l'ADNc de la protéine protectrice seront tuées en présence de *Rec8*.



**Résultat :** Les cellules transformées qui meurent sur les plaques où *Rec8* s'exprime en même temps que l'ADNc permettent d'identifier la protéine protectrice. Quand l'ADNc est extrait et analysé, la protéine codée se trouve au niveau des centromères des cellules mitotiques.

**Conclusion :** Ce criblage identifie une protéine protégeant *Rec8*.

**Autres essais :** Si le gène codant la protéine protectrice était éliminé des cellules, quel serait le phénotype attendu ? Dans les cellules mitotiques ? Dans les cellules méiotiques ?

**Figure 11.8** Identification d'un protecteur de la cohésine spécifique de la méiose.

La méiose n'est pas seulement importante pour la reproduction sexuée, elle est aussi fondamentale pour comprendre la base de l'hérédité. Les différences entre les cellules provenant de la méiose permettent de comprendre le comportement des caractères observables dans les croisements génétiques. Dans les chapitres 12 et 13, nous suivrons le sort des caractères dans les croisements génétiques et nous verrons les rapports avec le comportement des chromosomes en méiose.

### Questions d'apprentissage 11.4

La méiose se caractérise par l'appariement des homologues et le crossing-over, par la disparition de la cohésion entre les chromatides sœurs le long des bras, mais pas au niveau du centromère en première division, par la suppression de la réplication de l'ADN entre les deux divisions et par la fixation des kinétochores frères au même pôle du fuseau. Si la réplication n'était pas supprimée entre les deux divisions, les gamètes seraient diploïdes et les zygotes tétraploïdes.

- Comment la méiose conduit-elle à la variation génétique parmi ses produits ?

## Résumé

### 11.1 La méiose est indispensable à la reproduction sexuée (figure 11.2)

**La méiose réduit le nombre de chromosomes.**

Les ovules et les spermatozoïdes sont des cellules haploïdes ( $1n$ ), produites par la méiose, chacune avec un lot complet de chromosomes.

**Les cycles sexués comportent un stade haploïde et un diploïde.**

Lors de la fécondation, ou syngamie, la fusion de deux gamètes haploïdes donne un zygote diploïde ( $2n$ ) contenant deux lots de chromosomes. Méiose et fécondation constituent un cycle de reproduction chez les organismes sexués, faisant alterner des nombres chromosomiques diploïde et haploïde. Les cellules somatiques se divisent par mitoses et produisent l'ensemble de l'organisme.

**Les cellules de la lignée germinale se séparent au début du développement des animaux.**

Les cellules destinées à produire les gamètes haploïdes suite à la méiose sont les cellules germinales. Elles se séparent des autres au début du développement chez les animaux.

### 11.2 Caractéristiques de la méiose

**Les chromosomes homologues s'appariant pendant la méiose.**

L'appariement des chromosomes homologues, ou synapsis, se produit au début de la prophase I. Les homologues appariés sont souvent unis par le complexe synaptonémique (figure 11.3). Le crossing-over se produit pendant le synapsis : c'est un échange de matériel génétique. Étant appariés, les homologues se déplacent ensemble vers la plaque métaphasique en métaphase I. En anaphase I, les homologues de chaque paire vont vers des pôles opposés et donnent deux cellules comprenant chacune un lot complet de chromosomes.

**La méiose se caractérise par deux divisions et un seul cycle de réplication de l'ADN.**

La seconde division méiotique ressemble à une mitose, mais sans réplication de l'ADN. Les chromatides sœurs sont tirées vers les deux pôles pour donner quatre cellules haploïdes.

### 11.3 Mécanisme de la méiose (figures 11.6 et 11.7)

**La prophase I entame la division réductionnelle.**

Les cellules méiotiques ont une période interphasique semblable à celle de la mitose, avec les stades  $G_1$ , S et  $G_2$ . Viennent ensuite la prophase I et l'appariement des chromosomes homologues sur toute leur longueur. Les chromatides sœurs restent unis par les cohésines. Les homologues échangent du matériel génétique par crossing-over, favorisant la liaison entre les homologues pendant la première division. L'enveloppe nucléaire disparaît et le fuseau se forme.

**En métaphase I, les homologues appariés sont alignés.**

Les fibres du fuseau se fixent aux kinétochores des homologues ; les kinétochores des chromatides sœurs se comportent comme une seule et même unité. Les homologues de chaque paire sont rattachés aux deux pôles opposés par les microtubules au niveau des kinétochores et les paires d'homologues migrent vers la plaque métaphasique. L'orientation des paires d'homologues sur la plaque équatoriale est aléatoire ; les homologues maternels et paternels peuvent s'orienter vers l'un ou l'autre des pôles.

**L'anaphase est la conséquence d'une perte différentielle de la cohésion entre les bras des chromatides sœurs.**

En anaphase I, les homologues de chaque paire sont tirés vers les deux pôles par le raccourcissement des microtubules des kinétochores. La disparition de la cohésion entre chromatides sœurs le long des bras, mais pas au niveau du centromère, permet la séparation des homologues, les chromatides sœurs restant cependant ensemble. Cela provient de la disparition des cohésines sur les bras, mais pas sur le centromère. À la fin de l'anaphase, chaque pôle possède un lot haploïde complet de chromosomes, avec un exemplaire de chaque paire d'homologues. En raison de l'orientation aléatoire des paires en métaphase I, la première division aboutit à une répartition indépendante des chromosomes maternels et paternels dans les deux cellules à la fin de la première division méiotique.

**La télophase I clôture la méiose.**

En télophase I, l'enveloppe nucléaire se reforme autour de chaque noyau fils. Ce stade n'existe pas dans toutes les espèces. Il n'y a pas toujours de cytokinèse après l'anaphase I.

**La ségrégation est possible sans crossing-over.**

Bien que les homologues soient généralement unis par des chiasmas, les chromosomes peuvent se séparer en leur absence dans certains systèmes.

**La seconde division méiotique ressemble à une mitose sans réplication de l'ADN.**

La première division méiotique est suivie d'une brève interphase sans réplication de l'ADN. Pendant la seconde division, les cohésines des centromères unissant les chromatides sœurs sont détruites, et celles-ci peuvent ainsi migrer vers les deux pôles du fuseau. Quatre cellules résultent des deux divisions de la méiose : les lots haploïdes de chromosomes qu'elles possèdent ne sont pas identiques. Une fois formées, les cellules haploïdes peuvent se diviser par mitoses et donner un plus grand nombre de gamètes ou des adultes haploïdes.

**Des erreurs survenant en méiose donnent des gamètes aneuploïdes.**

Des erreurs se produisent pendant la méiose par non-disjonction, des chromosomes ne se séparant pas vers les deux pôles. Il peut en résulter des gamètes aneuploïdes : un chromosome est absent d'un gamète, alors qu'un autre gamète en possède deux exemplaires.

## 11.4 En résumé : méiose et mitose

On observe, en méiose, quatre caractéristiques qui n'existent pas en mitose : les homologues maternels et paternels s'apparient et échangent de l'information génétique par crossing-over ; les kinétochores des chromatides sœurs fonctionnent de façon unitaire pendant la première division méiotique et permettent à ces chromatides se rester ensemble en anaphase I ; les kinétochores des chromatides sœurs sont reliés au même pôle en première division méiotique et aux deux pôles en mitose ; la réplication de l'ADN est supprimée entre les deux divisions méiotiques.

**L'appariement des homologues est caractéristique de la méiose.**

On ne sait pas comment les homologues se retrouvent pendant la méiose. Les protéines du complexe synaptonémique ne semblent pas conservées au cours de l'évolution des espèces, mais il existe des protéines spécifiques de la méiose dans les cohésines. Ces protéines interviennent dans la destruction différentielle des cohésines sur les bras et au niveau du centromère pendant la première division. Le mécanisme de recombinaison entre homologues appariés est mieux connu. Il implique la participation de protéines intervenant dans la réparation de l'ADN et il débute par une cassure double brin de l'ADN.

**Les centromères des chromatides sœurs restent unis pendant la première division méiotique.**

Une protéine, la shugoshine, protège la cohésine centromérique en anaphase I et les chromatides sœurs restent donc unis. Les cohésines des bras ne sont pas protégées et sont dégradées en anaphase I, permettant la migration des homologues vers les deux pôles.

**Les kinétochores frères sont attachés au même pôle en seconde division méiotique.**

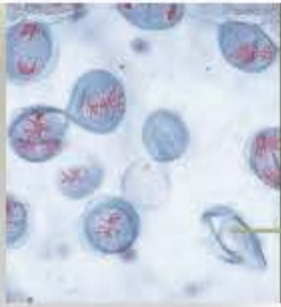
Les kinétochores des chromatides sœurs doivent être fixés aux mêmes fibres fusoriales pour se déplacer ensemble.

**La réplication est supprimée entre les divisions méiotiques.**

La suppression de la réplication peut être liée à la persistance de certaines cyclines qui sont dégradées à la fin de la mitose.

**Les cellules provenant de la méiose ne sont pas identiques.**

En raison de l'assortiment indépendant des homologues et du crossing-over, les gamètes sont très variables.



## Questions

### COMPRÉHENSION

- Comparées aux gamètes, les cellules somatiques sont
  - diploïdes, avec la moitié du nombre de chromosomes.
  - haploïdes, avec la moitié du nombre de chromosomes.
  - diploïdes, avec un nombre double de chromosomes.
  - haploïdes, avec un nombre double de chromosomes.
- Que sont les chromosomes *homologues* ?
  - Les deux moitiés d'un chromosome répliqué.
  - Deux chromosomes identiques provenant d'un des parents.
  - Deux chromosomes identiques provenant de chacun des deux parents.
  - Des chromosomes génétiquement identiques provenant de chacun des parents.
- Les chiasmas se forment
  - entre chromosomes homologues.
  - entre chromatides sœurs.
  - entre copies répliquées des mêmes chromosomes.
  - entre chromosomes sexuels, mais pas entre autosomes.
- Le crossing-over implique tout ce qui suit, sauf
  - le transfert d'ADN entre deux chromatides non-sœurs.
  - le transfert d'ADN entre deux chromatides sœurs.
  - la formation d'un complexe synaptonémique.
  - l'alignement des chromosomes homologues.
- En anaphase I,
  - les chromatides sœurs se séparent et vont vers les pôles.
  - les chromosomes homologues vont vers les deux pôles.
  - les chromosomes homologues s'alignent au milieu de la cellule.
  - tous les chromosomes s'alignent indépendamment au milieu de la cellule.
- En métaphase I, les kinétochores des chromatides sœurs sont
  - attachés aux microtubules venant du même pôle.
  - attachés aux microtubules venant des deux pôles.
  - reliés par les protéines de cohésine.
  - libres de tout microtubule.
- Que se produit-il pendant la seconde anaphase ?
  - Les chromosomes homologues s'alignent.
  - Les chromatides sœurs sont tirées vers les deux pôles.
  - Les chromosomes homologues sont tirés vers les deux pôles.
  - Les chromosomes haploïdes s'alignent.

### APPLICATIONS

- Qu'est-ce qui n'intervient *pas* dans la diversité génétique ?
  - L'assortiment indépendant
  - La recombinaison
  - La seconde métaphase
  - La première métaphase

2. Comment diffère la réplication de l'ADN en mitose et en méiose ?
  - a. Elle prend moins de temps en méiose parce que les cellules sont haploïdes.
  - b. En méiose, il n'y a qu'un cycle de réplication pour deux divisions.
  - c. En mitose, il n'y a qu'un cycle de réplication par division.
  - d. La réplication de l'ADN est exactement la même en mitose et en méiose.
3. Qu'est-ce qui n'est PAS une caractéristique propre à la méiose ?
  - a. L'appariement et l'échange de matériel génétique entre chromosomes homologues.
  - b. La fixation des kinétochores frères aux microtubules du fuseau.
  - c. La migration des chromatides sœurs vers le même pôle.
  - d. La suppression de la réplication de l'ADN.
4. Quel stade de la première division méiotique est le plus semblable au même stade en mitose ?
 

a. Prophase I	c. Anaphase I
b. Métaphase I	d. Télaphase I
5. Dans leur structure, les cohésines méiotiques possèdent des protéines différentes des cohésines mitotiques avec, comme conséquence pour leur fonctionnement :
  - a. En anaphase I, les kinétochores frères se fixent au même pôle.
  - b. Les centromères restent unis pendant l'anaphase I.
  - c. Les centromères restent unis pendant les deux divisions.
  - d. Les cohésines centromériques sont détruites en anaphase I et les cohésines des bras le sont en anaphase II.
6. Les mutations affectant la réparation de l'ADN interviennent souvent dans la régularité de la méiose. C'est parce que
  - a. les protéines participant à la réparation des ruptures des deux brins interviennent aussi dans le crossing-over.
  - b. les protéines participant à la réparation de l'ADN interviennent aussi dans la cohésion des chromatides sœurs.
  - c. l'ADN n'est réparé que sur les chromosomes condensés, comme ceux que l'on trouve en méiose.
  - d. Les protéines des cohésines sont aussi nécessaires à la réparation de l'ADN.

## RÉVISION

1. Représentez le schéma de la méiose pour une cellule imaginaire possédant six chromosomes somatiques.
  - a. Combien y a-t-il de paires d'homologues dans cette cellule ? Faites un dessin permettant d'identifier les paires d'homologues.
  - b. Marquez les différents homologues pour distinguer les maternels (M) des paternels (P).
  - c. Dessinez une autre cellule montrant comment ces chromosomes pourraient se disposer en métaphase I. Tous les homologues maternels se placeraient-ils du même côté de la cellule ?
  - d. Quelle serait la différence si vous représentiez l'anaphase II ?
2. Les mulets sont le produit de l'union d'un cheval et d'un âne. Ils ne peuvent se reproduire. Un cheval possède au total 64 chromosomes, alors que les ânes en ont 62. D'après ce que vous savez de la méiose, quel est le nombre de chromosomes somatiques du mulet ? Donnez une explication possible de l'incapacité des mulets à se reproduire.
3. Comparez l'*assortiment indépendant* et le *crossing-over*. Lequel de ces processus est le plus important pour la diversité génétique ?
4. Les gamètes aneuploïdes sont des cellules contenant un nombre aberrant de chromosomes. L'aneuploïdie est la conséquence d'une *non-disjonction*, quand les chromosomes ne se séparent pas lors d'une des divisions méiotiques.
  - a. À quel moment de la méiose se situe la non-disjonction ?
  - b. Imaginez une cellule avec un nombre chromosomique diploïde de quatre. Faites un dessin pour illustrer et comparer les conséquences de la non-disjonction d'une paire de chromosomes homologues en première et en seconde division méiotique.