

La méiose et les cycles de développement sexuels

13



VOS OUTILS INTERACTIFS

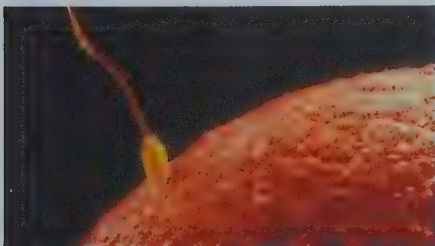


Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 13.1** Comment expliquer les ressemblances entre les membres d'une même famille ?

CONCEPTS CLÉS

- 13.1** Les gènes des parents sont transmis à leurs enfants par l'intermédiaire des chromosomes
- 13.2** La fécondation, la mitose et la méiose se complètent dans le cycle de reproduction sexuée
- 13.3** La méiose est la réduction de moitié du nombre de jeux de chromosomes permettant le passage du stade diploïde au stade haploïde
- 13.4** L'évolution résulte de la variation génétique qui prend sa source dans la reproduction sexuée



▲ Fécondation d'un ovule par un spermatozoïde.

Variations sur un thème

Comme nous le savons tous, les enfants ressemblent davantage à leurs parents qu'aux personnes avec qui ils n'ont aucun lien de parenté. Observez les membres de la famille représentée à la **figure 13.1** et vous pourrez distinguer certaines ressemblances entre ces personnes. La transmission des caractères d'une génération à la suivante est appelée **hérédité** (du latin *heres*, « héritier »). Toutefois, les fils et les filles ne sont pas des copies exactes de leurs parents, ni de leurs frères et sœurs. Bien qu'elle entraîne des ressemblances, l'hérédité produit également une certaine **variation**. Quels sont les mécanismes biologiques à l'origine des « ressemblances familiales » évidentes chez les membres de la famille apparaissant sur cette photo ? Les réponses détaillées à cette question ont échappé aux biologistes jusqu'aux découvertes de la génétique, au 20^e siècle.

La **génétique** est l'étude scientifique de l'hérédité et de la variation chez les individus. Dans cette partie du manuel, nous aborderons cette branche de la biologie aux niveaux de l'organisme, de la cellule et de la molécule. Nous commencerons par étudier le mode de transmission des chromosomes des parents à leurs descendants chez les organismes qui se reproduisent par voie sexuée. Dans la reproduction sexuée, les processus de la méiose (un type particulier de division cellulaire) et de la fécondation (la fusion du spermatozoïde et de l'ovule, comme le montre la photo ci-contre) permettent de conserver le même nombre de chromosomes d'une génération à l'autre pour une même espèce. Nous décrirons le mécanisme cellulaire de la méiose et nous expliquerons en quoi elle diffère de la mitose. Enfin, nous verrons comment la méiose et la fécondation contribuent à la variation génétique, qui paraît évidente entre les membres de la famille représentée dans la figure 13.1.

Les gènes des parents sont transmis à leurs enfants par l'intermédiaire des chromosomes

Les amis de votre famille vous disent peut-être que vous avez le nez de votre mère ou les yeux de votre père. Au sens strict, bien sûr, les parents ne « donnent » pas à leur progéniture leur nez, leurs yeux, leurs cheveux ou d'autres traits. Alors, que transmettent-ils effectivement ?

La transmission héréditaire des gènes

En fait, les enfants reçoivent de leurs parents une information codée contenue dans des unités héréditaires appelées **gènes**. Les gènes apportés par notre mère et notre père constituent notre lien génétique avec nos parents; c'est ce qui explique la ressemblance entre les membres d'une même famille, telles la couleur des yeux ou les taches de rousseur. Ce sont les gènes qui déterminent l'apparition des caractères de chaque individu au cours de son développement, de la conception à l'âge adulte.

Le programme génétique est écrit dans le langage de l'ADN, le polymère constitué de quatre nucléotides différents décrit aux concepts 1.1 et 5.5. L'information héréditaire est contenue dans les séquences de nucléotides de l'ADN propres à chaque gène, tout comme l'information écrite est contenue dans les séquences de lettres qui forment des mots. Dans les deux cas, le langage est abstrait. Tout comme notre cerveau traduit le mot *pomme* en une image mentale du fruit, les cellules traduisent les gènes en taches de rousseur et en d'autres caractères. La plupart des gènes programment les cellules pour qu'elles synthétisent des enzymes ou d'autres protéines, dont l'effet cumulatif produit les caractères héréditaires d'un organisme donné. Cette programmation héréditaire inscrite dans l'ADN est l'un des fils conducteurs de la biologie.

La transmission des caractères héréditaires repose sur la réplique exacte de l'ADN, c'est-à-dire sur le recopiage des gènes qui passent d'une génération à la suivante. Chez les animaux et les végétaux, les gènes sont transmis d'une génération à l'autre par des cellules reproductrices appelées **gamètes**. Au cours de la fécondation, les gamètes mâle et femelle (spermatozoïde et ovule) s'unissent et les gènes des deux parents sont transmis à leurs descendants.

Dans une cellule eucaryote, l'ADN est presque entièrement contenu dans les chromosomes situés à l'intérieur du noyau, à l'exception de quelques petites quantités d'ADN qui sont situées dans les mitochondries et les chloroplastes. Chaque espèce possède un nombre de chromosomes qui lui est propre. Par exemple, les humains ont 46 chromosomes dans leurs **cellules somatiques**. (On nomme ainsi toute cellule de l'organisme qui n'est pas un gamète ou un de ses précurseurs.) Un chromosome est constitué d'une seule molécule d'ADN, très longue, enroulée de façon complexe et associée à diverses protéines. Chaque chromosome contient plusieurs centaines de gènes, voire quelques milliers, et chacun de ces gènes est formé d'une séquence bien précise de nucléotides dans la molécule d'ADN. L'emplacement exact d'un gène sur un chromosome est appelé **locus** (du latin « lieu »). Notre bagage génétique (notre génome)

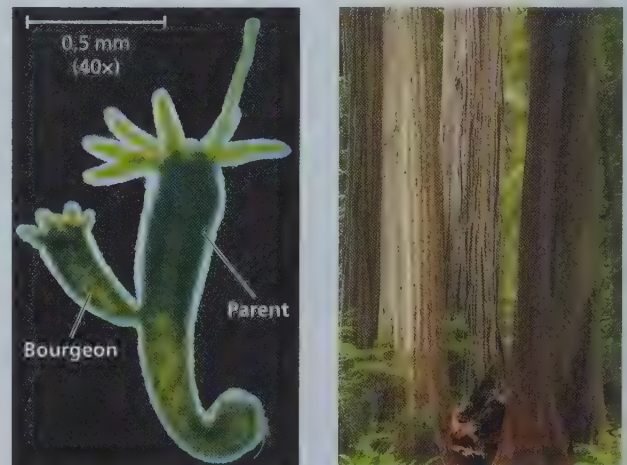
est l'ensemble des gènes et des autres composants de l'ADN qui font partie des chromosomes que nous ont transmis nos parents.

Comparaison entre la reproduction sexuée et la reproduction asexuée

Seuls les organismes qui se reproduisent par voie asexuée ont des descendants qui sont des copies génétiques identiques à leurs parents. Dans la **reproduction asexuée**, un seul individu (comme une cellule de levure ou une amibe; voir la figure 12.2a) joue le rôle de parent et transmet une copie de son génome entier à chacun de ses descendants, sans fusion de gamètes. Par exemple, les organismes eucaryotes unicellulaires peuvent se reproduire de façon asexuée grâce au processus de division cellulaire appelé mitose: l'ADN de la cellule d'origine commence par se répliquer; puis il est réparti également entre deux cellules filles. Les gènes de ces dernières sont donc virtuellement identiques à ceux de la cellule mère (ou cellule d'origine). Certains organismes multicellulaires peuvent aussi se reproduire par voie asexuée (**figure 13.2**). Parce que les cellules d'un descendant résultent de mitoses qui ont eu lieu à partir de l'organisme parental, ce descendant est d'ordinaire génétiquement identique au parent. De nombreux végétaux supérieurs se reproduisent par des stolons (tiges rampantes sur le sol, comme le fraisier) ou par des rhizomes (tiges rampantes dans le sol, comme les iris, les bambous ou le chiendent), ce qui constitue également une forme de reproduction asexuée. Un organisme qui se reproduit par voie asexuée donne naissance à un **clone**, c'est-à-dire à un groupe d'organismes génétiquement identiques. Il arrive que des différences génétiques apparaissent chez des organismes à reproduction asexuée: elles seraient dues à des mutations, soit des modifications de l'ADN; nous en reparlerons au concept 17.5.

Dans la **reproduction sexuée**, chaque individu reçoit une combinaison unique de gènes provenant de ses deux parents.

▼ **Figure 13.2** La reproduction asexuée chez deux organismes multicellulaires. (a) Cet animal relativement simple, l'hydre, se reproduit par bourgeonnement. Le bourgeon (masse compacte de cellules qui se divisent par mitose) se transforme en une petite hydre qui finit par se détacher du parent. Image obtenue par microscopie photonique (MP). (b) Tous les arbres dans ce groupe de séquoias sont apparus par voie asexuée à partir d'un seul parent dont on voit la souche au centre du cercle.



(a) Hydre (MP)

(b) Séquoias

Contrairement à ce qui se passe dans un clone, les individus nés de la reproduction sexuée sont génétiquement différents de leurs frères et sœurs et aussi de leurs parents : ce ne sont pas des répliques exactes, mais des variations sur un thème commun de ressemblances familiales. La variation génétique illustrée à la figure 13.1 est l'une des conséquences principales de la reproduction sexuée. Quel est son mécanisme ? Pour le découvrir, il faut examiner le comportement des chromosomes pendant le cycle de la reproduction sexuée.

RETOUR SUR LE CONCEPT

13.1

- 1. FAITES DES LIENS ►** En vous basant sur ce que vous savez de l'expression génétique au sein des cellules, expliquez pourquoi certains caractères des parents (comme la couleur des cheveux) sont transmis aux enfants. (Voir le concept 5.5.)
2. Comment les organismes eucaryotes se reproduisant par voie asexuée donnent-ils naissance à des rejetons génétiquement identiques entre eux et à leurs parents ?
3. **ET SI ? ►** Une horticultrice cultive des orchidées en espérant obtenir une plante qui posséderait une combinaison particulière de caractères. Après de nombreuses années, elle réussit enfin. Pour produire d'autres plantes comme celle qu'elle vient d'obtenir, doit-elle la croiser avec une autre plante ou la cloner ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT

13.2

La fécondation, la mitose et la méiose se complètent dans le cycle de reproduction sexuée

On nomme **cycle de développement** la suite d'étapes qui se déroulent à partir du moment où un organisme est conçu jusqu'au moment où il produit ses propres descendants – soit les étapes constituant l'histoire reproductive d'un organisme. Dans cette section, nous suivrons le comportement des chromosomes en prenant un exemple bien connu, celui du cycle de développement humain. Nous nous pencherons d'abord sur le nombre de chromosomes dans les cellules somatiques et les gamètes chez l'humain. Nous verrons ensuite comment le comportement des chromosomes lors de la division cellulaire est lié au cycle de développement humain et à d'autres types de cycles de développement.

Les jeux de chromosomes dans les cellules humaines

Chez l'humain, chaque cellule somatique renferme 46 chromosomes. Pendant la mitose, les chromosomes deviennent suffisamment condensés pour être observés à l'aide d'un microscope photonique. On peut alors distinguer les différents chromosomes par leur taille, par les positions de leurs centromères et par le motif des bandes qui apparaissent lorsqu'on leur ajoute certains colorants se liant à la chromatine.

Si on observe attentivement une micrographie des 46 chromosomes humains d'une seule cellule pendant la mitose, on constate qu'il y a 2 exemplaires de chacun des 23 types. Cela devient évident lorsqu'on les regroupe par paires et par ordre décroissant de taille. La représentation ordonnée obtenue est appelée **caryotype** (figure 13.3). Les deux chromosomes qui forment une paire présentent la même longueur, des centromères situés au même endroit et les mêmes bandes de couleur : ce sont des **chromosomes homologues** et ils portent les gènes qui déterminent les mêmes caractères héréditaires. Par exemple, pour un gène déterminant la couleur des yeux qui occupe un certain locus sur un chromosome donné, il existe une autre version de ce gène qui se trouve au locus équivalent du chromosome homologue. Cette version ne contiendra pas nécessairement la même information ; elle pourrait par exemple coder pour une couleur des yeux différente.

Dans les cellules somatiques humaines, les chromosomes X et Y constituent une importante exception à la règle des chromosomes homologues. En général, la femelle de l'espèce humaine possède une paire de chromosomes X homologues (XX), tandis que le mâle a un chromosome X et un chromosome Y (XY ; voir la figure 13.3). Seules de petites portions des X et des Y sont homologues. La plupart des gènes portés par le chromosome X n'ont pas d'équivalent sur le chromosome Y. Ce dernier est de taille très réduite et porte également des gènes absents du chromosome X. Parce qu'ils déterminent le sexe de l'individu, les chromosomes X et Y sont appelés **chromosomes sexuels** (ou hétérochromosomes). Les autres sont appelés **autosomes**.

La présence de paires de chromosomes homologues dans chaque cellule somatique humaine découle de notre origine sexuée. Chacun de nos parents nous transmet un seul chromosome de chaque paire (pour chacune de leurs 23 paires de chromosomes) ; nos cellules somatiques proviennent donc de 2 jeux de 23 chromosomes, l'un d'origine maternelle, et l'autre, paternelle, totalisant ainsi 46 chromosomes. On représente le nombre de chromosomes dans un jeu par n . Les cellules qui ont deux jeux de chromosomes sont des **cellules diploïdes**, et le nombre diploïde est abrégé en $2n$. Chez l'être humain, le nombre diploïde est de 46 ($2n = 46$), soit le nombre de chromosomes dans nos cellules somatiques. Dans une cellule, après la synthèse de l'ADN, tous les chromosomes sont répliqués et chacun est donc constitué de deux chromatides sœurs reliées étroitement au niveau du centromère et le long des bras. (Même si les chromosomes sont répliqués, la cellule reste diploïde $[2n]$. En effet, elle compte toujours deux jeux de chromosomes, peu importe le nombre de chromatides. En fait, une chromatide n'est qu'une copie de l'information contenue dans un chromosome donné.) La figure 13.4 nous aide à clarifier les différents termes utilisés pour décrire les chromosomes répliqués dans une cellule diploïde.

Contrairement aux cellules somatiques, les gamètes n'ont qu'un seul jeu de chromosomes. De telles cellules sont des **cellules haploïdes**, et chacune possède un nombre haploïde de chromosomes ; ces cellules sont dites n (on ne met pas de « 1 » devant le « n »). Chez l'humain, le nombre haploïde est de 23 ($n = 23$). Le jeu de 23 comprend 22 autosomes et un seul chromosome sexuel. Dans un ovule non fécondé, ce chromosome sexuel est un chromosome X, mais dans un spermatozoïde, il peut s'agir d'un chromosome X ou d'un chromosome Y.

Chaque espèce à reproduction sexuée a un nombre haploïde et diploïde caractéristique. Par exemple, la drosophile

La préparation d'un caryotype

■ APPLICATION ■

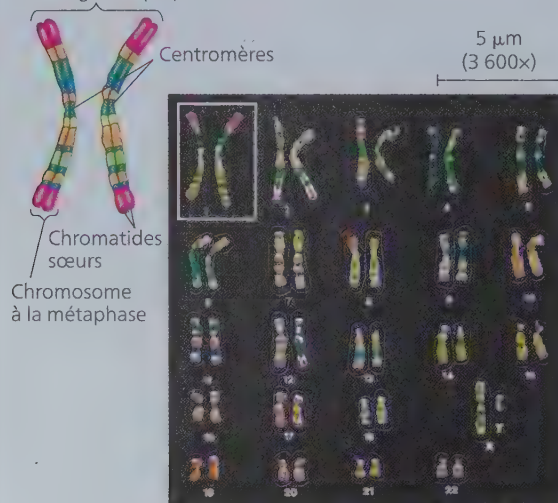
Le caryotype est une représentation de chromosomes condensés, ordonnés en paires. Le caryotype permet de déceler des anomalies de la structure ou du nombre de chromosomes. Certaines anomalies chromosomiques sont à l'origine de plusieurs affections congénitales, tel le syndrome de Down (trisomie 21).



■ TECHNIQUE ■

On prépare les caryotypes à partir de cellules somatiques préalablement isolées puis traitées avec une substance stimulant la mitose. Après plusieurs jours de culture, on colore les cellules dont la mitose est arrêtée à la métaphase, au cours de laquelle les chromosomes sont le plus condensés. On les examine ensuite à l'aide d'un microscope muni d'un appareil photo numérique. On affiche une image des chromosomes sur un écran d'ordinateur, et les chromosomes sont regroupés par paires, selon leur apparence, au moyen d'un logiciel spécialisé.

Paire de chromosomes homologues répliqués



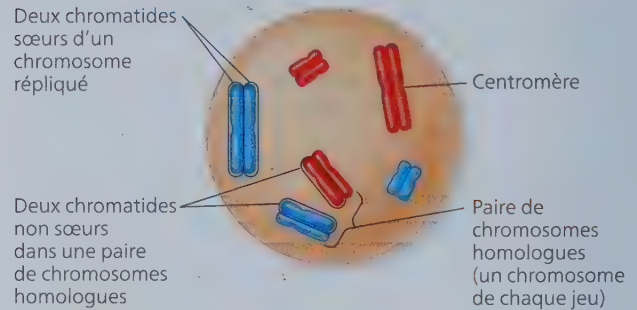
■ RÉSULTATS ■

Le caryotype ci-dessus montre les chromosomes provenant d'un homme (comme l'indique la présence d'une paire de chromosomes XY) en bonne santé. Ces chromosomes ont été colorés pour mettre en évidence les patrons de bandes. La taille du chromosome, la position du centromère et les motifs de bandes colorées permettent de reconnaître les chromosomes spécifiques. Bien qu'il soit difficile de l'observer sur un caryotype, chaque chromosome à la métaphase est formé de deux chromatides sœurs étroitement liées par le centromère (voir le schéma de la première paire de chromosomes homologues répliqués).

▼ **Figure 13.4 Les chromosomes: terminologie.** La cellule représentée ici est celle d'un organisme de nombre diploïde 6 ($2n = 6$) à la suite de la réplication et de la condensation des chromosomes. Chacun des six chromosomes dédoublés se compose de deux chromatides sœurs reliés étroitement sur leur longueur. Chaque paire de chromosomes homologues est formée d'un chromosome provenant du jeu maternel (rouge) et d'un chromosome du jeu paternel (bleu). Dans cet exemple, chaque jeu est constitué de trois chromosomes (longs, moyens et courts). Une chromatide maternelle et une chromatide paternelle faisant partie d'une paire de chromosomes homologues forment des chromatides non sœurs.

Légende

$2n = 6$ {
■ Jeu maternel de chromosomes ($n = 3$)
■ Jeu paternel de chromosomes ($n = 3$)



HABILITÉS VISUELLES ► Combien de jeux de chromosomes y a-t-il dans cette figure? Combien de paires de chromosomes homologues y a-t-il?

(*Drosophila melanogaster*) a un nombre diploïde ($2n$) de 8 et un nombre haploïde (n) de 4, alors que les chiens (*Canis lupus familiaris*) ont un nombre diploïde de 78 ($2n$) et un nombre haploïde (n) de 39. En général, le nombre de chromosomes n'est pas lié à la taille ou à la complexité du génome d'une espèce. Il reflète uniquement le nombre de fragments linéaires d'ADN composant le génome, ce qui dépend de l'histoire évolutive de l'espèce (voir le concept 21.5).

Maintenant, considérons le comportement des chromosomes au cours d'un cycle de développement. Nous utiliserons en exemple le cycle de développement humain.

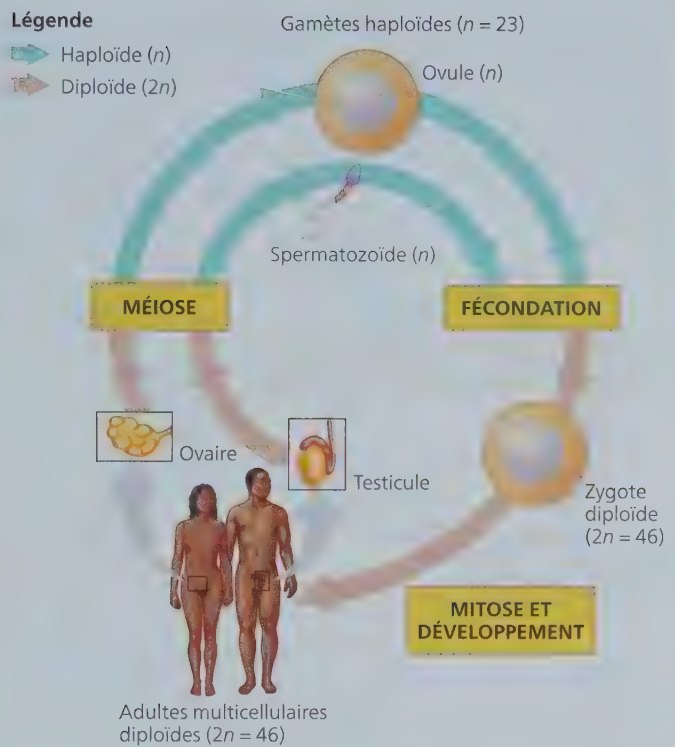
Le comportement des jeux de chromosomes pendant le cycle de développement humain

Le cycle de développement humain commence quand un spermatozoïde haploïde venant du père fusionne avec un ovule haploïde de la mère (**figure 13.5**). Cette union des gamètes, qui aboutit à la fusion des noyaux, se nomme **fécondation**. L'ovule fécondé qui en résulte, le **zygote**, est diploïde parce qu'il contient deux jeux haploïdes de chromosomes, dont les gènes représentent les lignées paternelle et maternelle. Tout au long du développement de l'être humain jusqu'à la maturité sexuelle et l'âge adulte, la mitose du zygote et de ses descendants génère toutes les cellules somatiques de l'organisme. Les deux jeux de chromosomes du zygote et tous leurs gènes sont transmis avec précision à nos cellules somatiques.

Les seules cellules de l'organisme humain qui ne sont pas produites par mitose sont les gamètes : ces derniers se développent à partir de cellules spécialisées, les *cellules germinales*,

► **Figure 13.5 Le cycle de développement humain.** À chaque génération, le nombre de jeux de chromosomes est réduit de moitié durant la méiose, mais il double lors de la fécondation. Chez l'humain, chaque cellule haploïde renferme 23 chromosomes, soit un jeu ($n = 23$); quant au zygote diploïde et à toutes les cellules somatiques qui en sont issues (par mitose), ils en ont 46 ($2n = 46$).

Cette figure est illustrée à l'aide d'un «code de couleurs» que nous emploierons pour tous les cycles de développement présentés dans ce manuel: les flèches bleu-vert représentent les phases haploïdes, et les flèches beiges les phases diploïdes.



présentes dans les gonades (soit les ovaires, chez les femelles, et les testicules, chez les mâles) (figure 13.5). Imaginez ce qui se passerait si les gamètes humains se formaient par mitose! Ils seraient diploïdes, comme les cellules somatiques. À la fécondation suivante, le nombre de chromosomes doublerait, passant alors de 46 à 92. En fait, il doublerait à chaque génération. Ce n'est pas ce qui se produit, cependant, parce que chez les organismes à reproduction sexuée la formation des gamètes fait intervenir une forme particulière de division cellulaire appelée **méiose**. Ce processus réduit de deux à un le nombre de jeux de chromosomes des gamètes, ce qui compense le doublement qui a lieu à la fécondation. Chaque spermatozoïde et chaque ovule humains sont haploïdes ($n = 23$), parce qu'ils résultent de la méiose. Au cours de la fécondation, les deux jeux haploïdes se rassemblent, et le nombre de chromosomes redevient diploïde. Le cycle de développement de l'humain peut ainsi se poursuivre d'une génération à l'autre (voir la figure 13.5).

D'une manière générale, on trouve les mêmes phases du cycle de développement chez de nombreux animaux à reproduction sexuée: la méiose et la fécondation caractérisent la reproduction sexuée des végétaux, des eumycètes et des protistes, tout comme celle des animaux. La méiose précède la fécondation au cours du cycle de développement sexué. Ces deux processus exercent un effet opposé sur le nombre de chromosomes d'une espèce donnée, assurant ainsi le maintien d'un nombre constant de chromosomes d'une génération à l'autre, et ce, dans chaque espèce.

La diversité des cycles de développement sexués



Bien que la complémentarité de la méiose et de la fécondation s'observe chez tous les organismes à reproduction sexuée, le

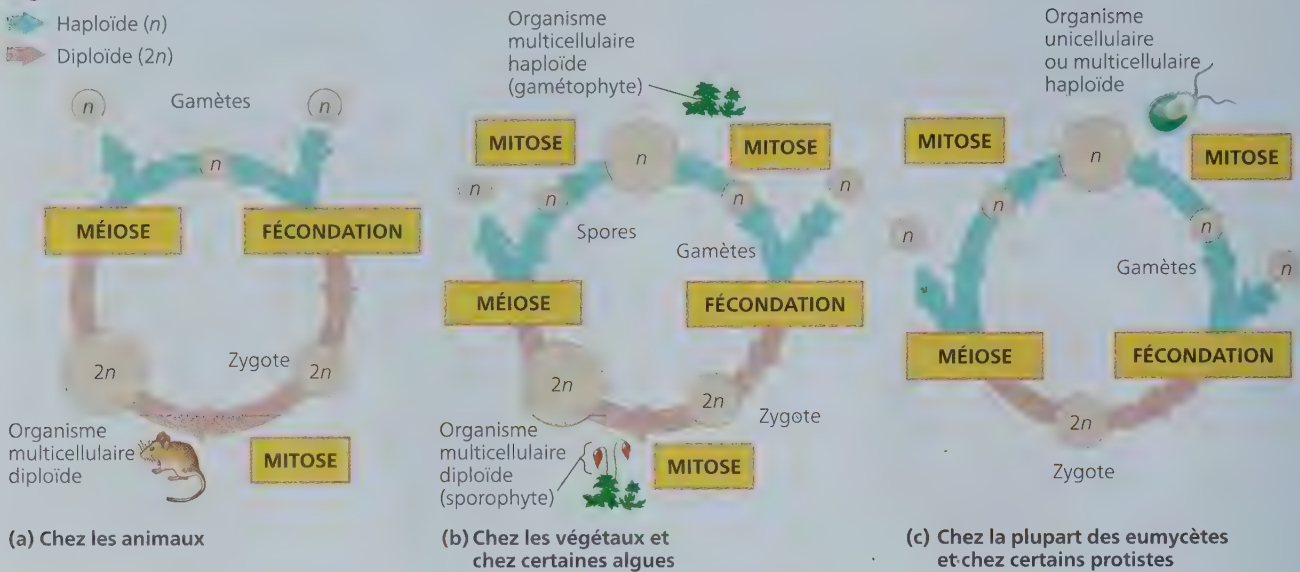
moment où elles ont lieu dans le cycle de développement diffère d'une espèce à l'autre. Ces variantes permettent de distinguer trois principaux types de cycles de développement. Dans celui qu'on observe chez l'humain et la plupart des animaux, de même que chez plusieurs protistes, les gamètes sont les seules cellules haploïdes (figure 13.6a). La méiose se déroule dans les cellules germinales lors de la formation des gamètes, qui ne se divisent plus avant la fécondation. Après la fécondation, le zygote diploïde se divise par mitose et donne naissance à un organisme multicellulaire également diploïde.

Chez les végétaux et certaines espèces d'algues, il existe un deuxième type de cycle de développement, appelé **alternance de générations** (figure 13.6b). Celle-ci comprend deux phases multicellulaires: l'une est diploïde, et l'autre, haploïde. La phase diploïde se nomme *sporophyte*. Chez le sporophyte, la méiose produit des cellules haploïdes appelées *spores*. Contrairement au gamète, une spore haploïde ne fusionne pas avec une autre cellule. Elle se divise plutôt par mitose et devient une phase haploïde multicellulaire appelée *gamétophyte*. Les cellules du gamétophyte forment des gamètes par mitose. La fusion de deux gamètes haploïdes à la fécondation produit ensuite un zygote diploïde, qui devient le sporophyte de la génération suivante. Par conséquent, dans ce genre de cycle de développement, la génération du sporophyte engendre un gamétophyte comme descendant, et la génération du gamétophyte engendre la génération suivante du sporophyte. Le terme *alternance de générations* convient bien à ce type de cycle de développement. Une des deux générations l'emporte cependant habituellement sur l'autre sur le plan de la taille: le gamétophyte d'un érable argenté (*Acer saccharinum*), par exemple, n'est composé que de quelques cellules, alors que le sporophyte est l'arbre lui-même.

▼ **Figure 13.6** Trois types de cycles de développement sexuels. La caractéristique commune à ces trois cycles est l'alternance entre mitose, méiose et fécondation. Seuls ces deux derniers événements contribuent à la variation génétique des descendants, mais ils ont lieu à des moments différents dans le cycle. (Les petits cercles correspondent aux cellules; les grands cercles correspondent aux organismes.)

Légende

-  Haploïde (n)
-  Diploïde ($2n$)



HABILETÉS VISUELLES ► Pour chaque type de cycle de développement, indiquez si les cellules haploïdes se divisent par mitose, et si tel est le cas, décrivez les cellules qui en résulteront.

Le troisième type de cycle de développement s'observe chez de nombreux eumycètes (telles les moisissures) et quelques protistes, y compris certaines algues (**figure 13.6c**). Après la fusion des gamètes et la formation d'un zygote diploïde, la méiose a lieu sans qu'il y ait développement d'un individu multicellulaire diploïde. La méiose donne non pas des gamètes, mais des cellules haploïdes, qui se divisent ensuite par mitose et donnent naissance à des descendants unicellulaires ou à un organisme adulte multicellulaire haploïde. Plus tard, l'organisme haploïde effectue d'autres mitoses, produisant les cellules qui se transforment en gamètes. Chez ces espèces, le zygote unicellulaire représente donc la seule phase diploïde.

Notez que, selon le cycle de développement considéré, la division par mitose peut se dérouler chez les cellules haploïdes ou chez les cellules diploïdes, mais que la méiose survient uniquement chez des cellules diploïdes. En effet, les cellules haploïdes ont un seul jeu de chromosomes qui ne peut pas être réduit davantage. Dans ces trois types de cycles de développement, la méiose et la fécondation interviennent à des moments différents. Toutefois, ces processus fondamentaux ont en commun le même résultat : une variation génétique à la génération suivante.

2. **HABILETÉS VISUELLES** ► Dans le caryotype présenté à la figure 13.3, combien y a-t-il de paires de chromosomes ? Combien de jeux de chromosomes comptez-vous ?
3. **ET SI ?** ► Un eucaryote vit comme un organisme unicellulaire, mais sous l'effet d'un stress environnemental, il produit des gamètes. Après la fusion des gamètes, il se forme un zygote qui subit la méiose, donnant naissance à de nouvelles cellules uniques. De quel type d'organisme peut-il s'agir ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RETOUR SUR LE CONCEPT 13.2

1. **FAITES DES LIENS** ► Dans la figure 13.4, combien comptez-vous de molécules d'ADN (doubles hélices) (voir la figure 12.5) ? Quel est le nombre haploïde de cette cellule ? Un jeu de chromosomes est-il haploïde ou diploïde ?

CONCEPT 13.3

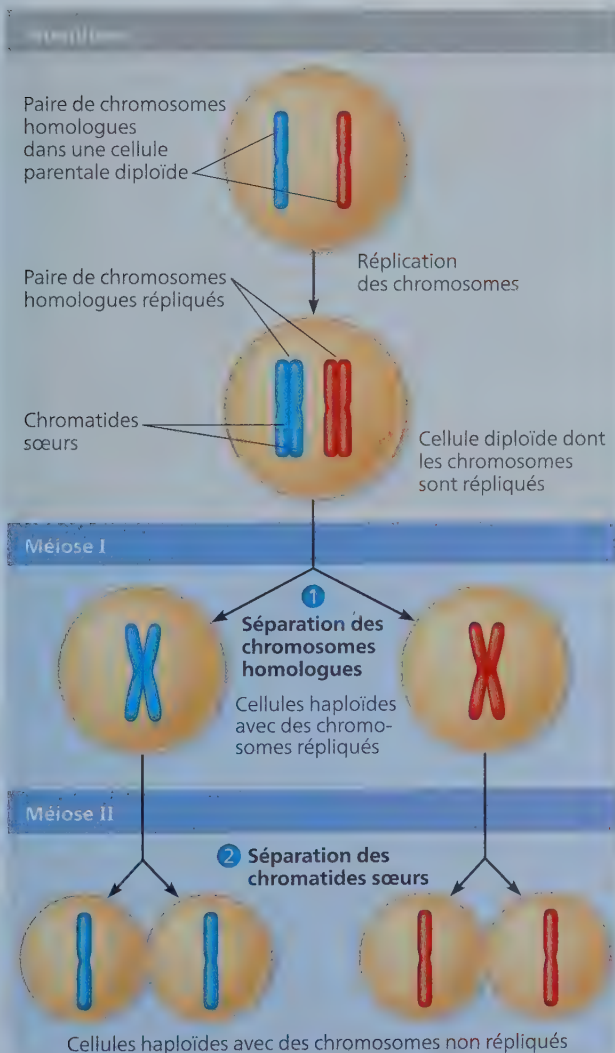
La méiose est la réduction de moitié du nombre de jeux de chromosomes permettant le passage du stade diploïde au stade haploïde

Certaines étapes de la méiose ressemblent beaucoup aux étapes correspondantes de la mitose. Avant la méiose, comme avant la mitose, les chromosomes se répliquent. Dans le cas de la méiose, cependant, cette duplication est suivie non pas d'une, mais de deux divisions cellulaires consécutives, appelées **méiose I** et **méiose II**, qui produisent quatre cellules filles différentes (au lieu des deux cellules filles identiques dans le cas de la mitose). Chacune de ces cellules porte la moitié du nombre de chromosomes de la cellule mère, donc un jeu de chromosomes, plutôt que deux.

Les phases de la méiose

La présentation générale de la méiose à la **figure 13.7** montre que, dans une cellule diploïde, les deux membres d'une même paire de chromosomes homologues se sont répliqués et que les copies sont réparties en quatre cellules filles haploïdes. Rappelez-vous que les chromatides sœurs sont deux copies d'un même chromosome, étroitement liées sur toute leur longueur par des complexes de *cohésine*; cette association est appelée *cohésion des chromatides sœurs*. Ensemble, elles forment un chromosome répliqué (voir la figure 13.4). Par contre, les deux chromosomes

▼ **Figure 13.7** Une vue d'ensemble de la méiose: comment la méiose réduit de moitié le nombre de chromosomes. Après la réplication des chromosomes pendant l'interphase, la cellule diploïde se divise *deux fois*, produisant ainsi quatre cellules filles haploïdes. Cette représentation schématique montre le cheminement d'une seule paire de chromosomes homologues. Pour faciliter votre compréhension, nous les avons dessinés à l'état condensé à toutes les étapes même s'ils ne le sont pas habituellement durant l'interphase.



FAITES UN DESSIN ► Redessinez les cellules de cette figure en représentant chaque molécule d'ADN par une simple double hélice.

homologues d'une même paire sont différents, parce que chacun provient d'un des parents. Ils ont la même apparence lorsqu'on les observe au microscope, mais ils portent des versions différentes de gènes sur certains de leurs locus; chaque version est l'*allèle* d'un gène (voir la figure 14.4). Par exemple, un chromosome peut porter un allèle pour des taches de rousseur, et le chromosome homologue peut porter, au même locus, un autre allèle qui peut être l'absence de taches de rousseur. Les chromosomes homologues sont généralement indépendants les uns des autres et ne sont pas regroupés en paires, sauf au cours de la méiose.

La **figure 13.8** montre de façon détaillée les phases des deux divisions issues de la méiose d'une cellule animale, dont le nombre diploïde est de 6. Étudiez bien la figure avant de passer à la section suivante.

L'enjambement et la synapsis pendant la prophase I

Au cours de la prophase I, les chromosomes homologues restent ensemble grâce à des protéines de cohésion (des cohésines), qui leur permettent de rester bien alignés en s'échangeant du matériel génétique.

POUR APPROFONDIR ■ La prophase I de la méiose est une période très animée. La cellule de la figure 13.8 se trouve à un stade plutôt avancé de la prophase I, alors que se sont déjà produits l'appariement des chromosomes homologues, l'enjambement et la condensation des chromosomes. La **figure 13.9** présente de façon plus détaillée la séquence des événements menant à ce stade.

Lorsque l'interphase est terminée, les chromosomes sont répliqués et les chromatides sœurs sont maintenues ensemble par des protéines connues sous le nom de cohésines. **1** Très tôt au cours de la prophase I, les chromosomes homologues d'une même paire s'apparient grossièrement sur leur longueur. Chaque gène d'un chromosome homologue est positionné de façon précise vis-à-vis de l'allèle correspondant du même gène sur le deuxième chromosome homologue. Des protéines spécifiques rompent l'ADN des deux chromatides non sœurs – l'une maternelle et l'autre paternelle – en des points correspondants déterminés. **2** Il se forme ensuite une structure particulière appelée *complexe synaptonémal*, qui, à la manière d'une fermeture à glissière, relie étroitement les deux chromosomes homologues. **3** Pendant cette étape d'association nommée *synapsis*, les cassures de l'ADN se rapprochent afin que chaque extrémité rompue joigne le segment correspondant de la chromatide non sœur. Par conséquent, une chromatide paternelle est réunie à un morceau de chromatide maternelle à partir du point de croisement vers l'extrémité du chromosome, et vice versa. **4** Après le désassemblage du complexe synaptonémal et un léger détachement des deux chromosomes homologues, les points d'enjambement se présentent sous forme de *chiasmata*. Les deux chromosomes homologues demeurent liés parce que la cohésion retient encore ensemble les deux chromatides sœurs d'origine, même quand une partie de l'ADN n'est plus rattachée à son chromosome d'origine. Au moins un enjambement par chromosome doit avoir lieu afin que les chromosomes homologues d'une même paire restent ensemble pendant leur déplacement vers la plaque équatoriale de la métaphase I, pour des raisons qui vous seront expliquées sous peu.

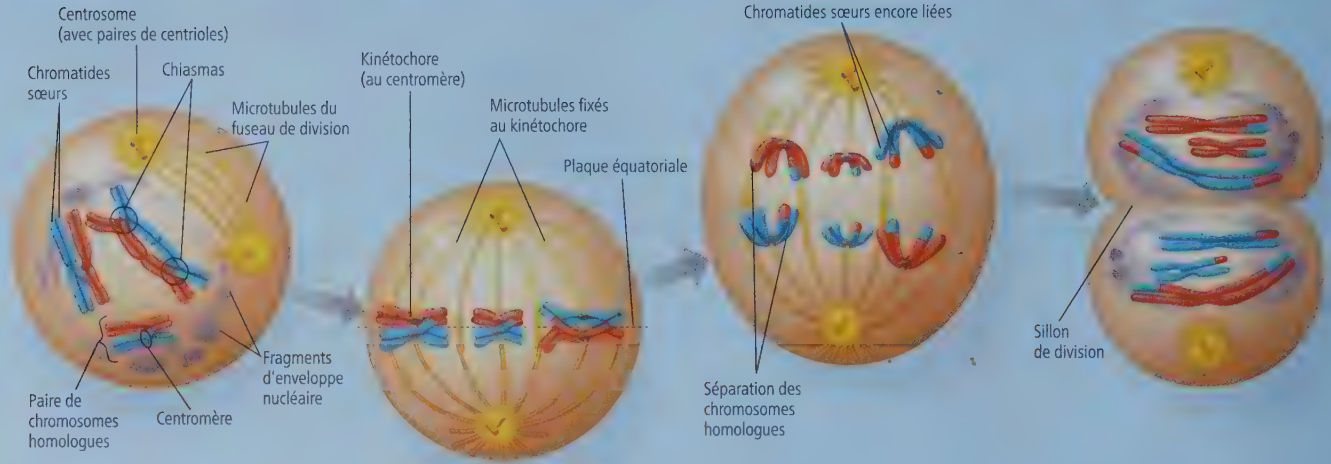
MÉIOSE (séparation des chromosomes homologues)

Prophase I

Métaphase I

Anaphase I

Télophase I et cytokinèse



Appariement des chromosomes homologues répliqués (rouges et bleus) et échange de segments entre eux; dans cet exemple, $2n = 6$.

Alignement des chromosomes par paires homologues.

Séparation des chromosomes homologues de chaque paire.

Formation de deux cellules haploïdes; chaque chromosome contient encore les deux chromatides sœurs.

Prophase I

- Il y a mouvement des centrosomes, formation des fuseaux de division et effacement de l'enveloppe du noyau, comme pendant la mitose. Les chromosomes se condensent progressivement tout au long de la prophase I.
- Au stade initial de la prophase I, avant le moment illustré ci-dessus, chaque chromosome s'est apparié avec son homologue, les gènes correspondants étant alignés face à face, et des **enjambements** ont eu lieu: les molécules d'ADN des chromatides non sœurs ont été coupées (par les protéines) et se sont ressoudées entre elles.
- Au cours de cette étape, chaque paire de chromosomes homologues comporte un ou plusieurs points d'entrecroisement ressemblant à des X; ces régions, nommées **chiasmats**, se forment aux endroits où l'enjambement a eu lieu.

• Vers la fin de la prophase I, les microtubules de l'un des pôles s'attachent aux kinétochores, lesquels sont situés aux centromères des deux chromosomes homologues. (Les deux kinétochores situés sur les chromatides sœurs d'un chromosome homologue sont reliés par des protéines et agissent en tant qu'un seul kinétochore.) Les microtubules migrent pour déplacer les paires de chromosomes homologues vers la plaque équatoriale (voir le schéma de la métaphase I).

Métaphase I

- Les paires de chromosomes homologues sont maintenant alignées sur la plaque équatoriale, un chromosome de chaque paire faisant face à chaque pôle.
- Les deux chromatides d'un chromosome homologue sont fixées aux microtubules des kinétochores de l'un des pôles; les

chromatides de l'autre chromosome homologue sont attachées aux microtubules du pôle opposé.

Anaphase I

- Les chromosomes homologues se séparent par suite de la dégradation des protéines responsables de la cohésion des chromatides sœurs.
- Les chromosomes migrent vers les pôles opposés, guidés par le fuseau de division.
- La cohésion des chromatides sœurs persiste à leur centromère; elles se dirigent donc ensemble vers le même pôle.

Télophase I et cytokinèse

- Au début de la télophase I, chaque moitié de cellule contient un jeu haploïde complet de

chromosomes répliqués. Chacun de ces jeux est encore formé de deux chromatides sœurs; une chromatide, ou les deux, comportent des régions de l'ADN de la chromatide non sœur correspondante.

- Généralement, la cytokinèse (division du cytoplasme) a lieu en même temps que la télophase I: elle aboutit à la formation de deux cellules filles haploïdes.
- Un sillon de division apparaît dans les cellules animales comme celles-ci. (Dans les cellules végétales, il se forme une plaque cellulaire.)
- Chez certaines espèces, les chromosomes quittent leur état condensé et les membranes nucléaires se forment.
- Entre la méiose I et la méiose II, il ne se produit aucune nouvelle répllication de chromosomes.

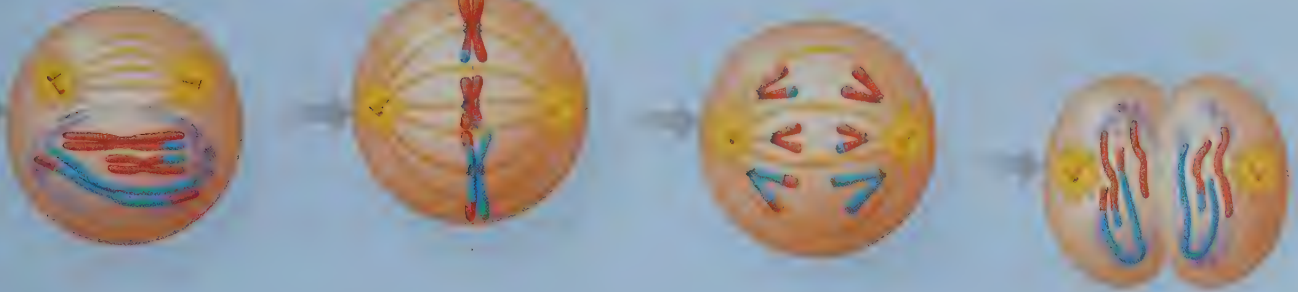
MÉIOSE II: séparation des chromatides sœurs

Prophase II

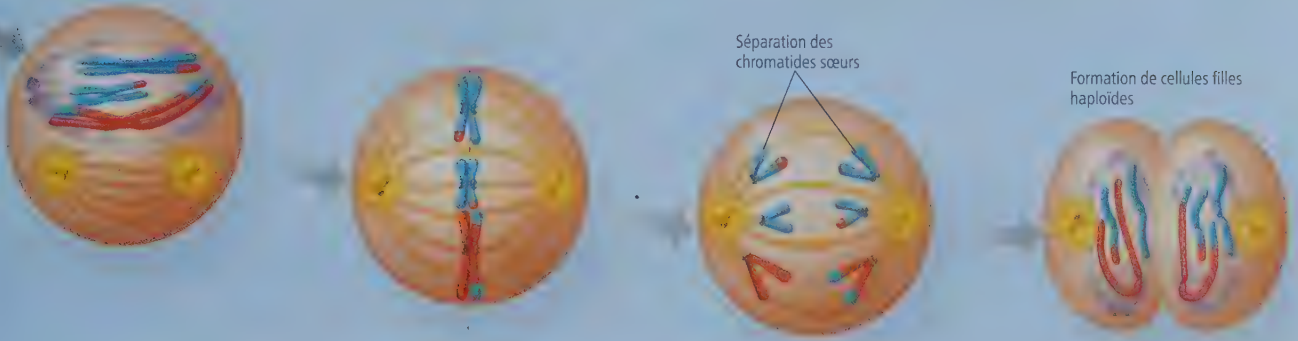
Métaphase II

Anaphase II

Télophase II et cytokinèse



La seconde division cellulaire est marquée par la séparation des chromatides sœurs et par la formation de quatre cellules filles haploïdes contenant des chromosomes non dédoublés.



Prophase II

- Un nouveau fuseau de division se forme.
- À la fin de la prophase II (cela n'est pas illustré ici), tous les chromosomes sont déplacés par les microtubules vers la plaque équatoriale de la métaphase II. (À ce moment, chaque chromosome est toujours composé de deux chromatides liés par leur centromère.)

Métaphase II

- Les chromosomes s'alignent sur la plaque équatoriale, comme pendant la mitose.
- À cause de l'enjambement survenu pendant la méiose I, les deux chromatides sœurs de chaque chromosome *ne sont pas* génétiquement identiques.
- Les kinétochores des chromatides sœurs sont fixés aux microtubules qui se prolongent à partir de pôles opposés.

Anaphase II

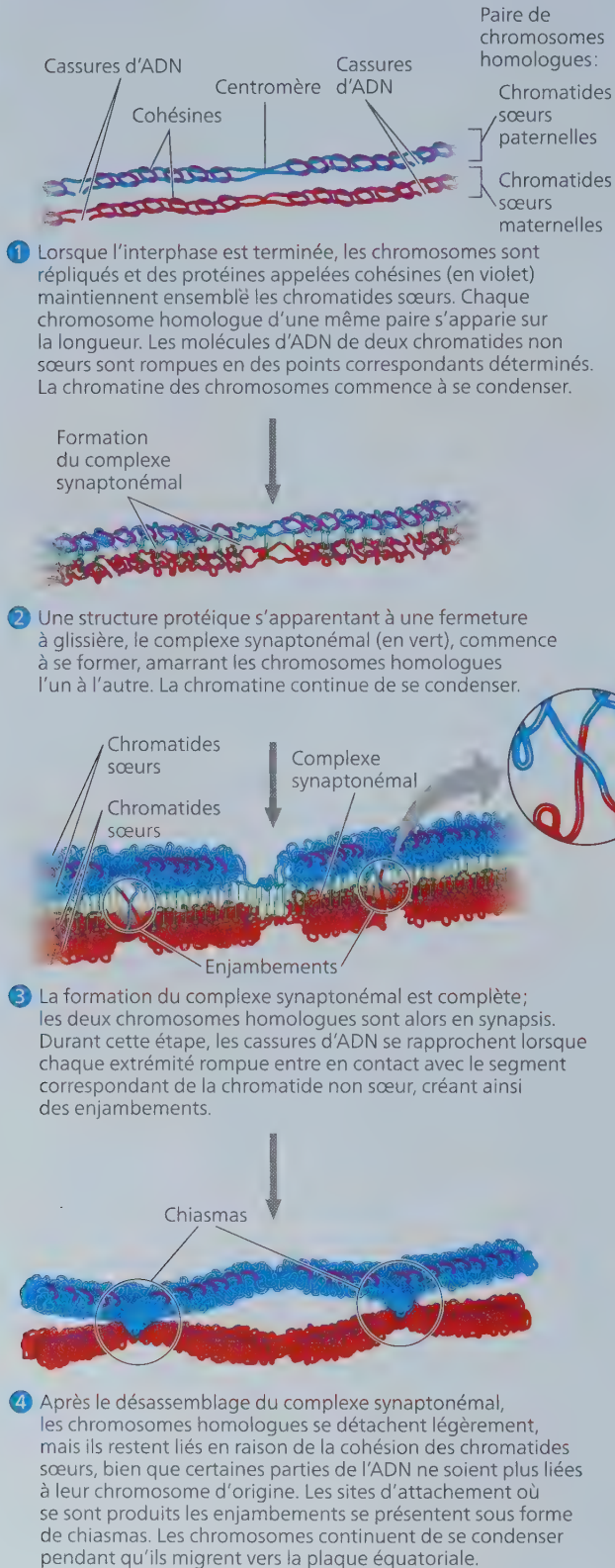
- Les chromatides se séparent par suite de la dégradation des protéines qui les renaient ensemble par leur centromère. Les chromatides sœurs de chaque chromosome deviennent chacune un chromosome indépendant et se dirigent maintenant vers les pôles opposés de la cellule.

Télophase II et cytokinèse

- Les noyaux se reconstituent, les chromosomes perdent leur état condensé et la cytokinèse se produit.
- La division méiotique d'une cellule mère produit quatre cellules filles qui ont chacune un jeu haploïde de chromosomes non répliqués.
- Les quatre cellules filles sont génétiquement différentes les unes des autres et de la cellule mère.

FAITES DES LIENS ► Examinez la figure 12.7 et imaginez que les deux cellules filles subissent une seconde mitose produisant quatre cellules. Comparez le nombre de chromosomes dans chacune des quatre cellules, après la mitose, avec celui dans chaque cellule de la figure 13.8, après la méiose. Comment expliqueriez-vous cette différence même si la méiose comporte également deux divisions cellulaires ?

▼ **Figure 13.9** Enjambements et synapsis pendant la prophase I : un aperçu plus détaillé



Les chromatides sœurs restent liées en raison de la cohésion régie par des protéines appelées *cohésines*. Dans la mitose, cet attachement cesse à la fin de la métaphase, lorsque des enzymes coupent les cohésines. Les chromatides sœurs deviennent alors libres de se déplacer vers les pôles opposés de la cellule. Dans la méiose, la disparition de la cohésion des chromatides sœurs se produit en deux étapes : elle commence au début de l'anaphase I et reprend à l'anaphase II. Dans la métaphase I, les deux chromosomes homologues de chaque paire sont retenus ensemble parce qu'il existe toujours une cohésion entre les bras des chromatides sœurs dans les régions distales par rapport au chiasma, là où des segments de chromatides sœurs appartiennent alors à des chromosomes différents. La formation d'un chiasma résulte de la combinaison de l'enjambement et de la cohésion des chromatides sœurs le long de leurs bras. Les chiasmata retiennent les chromosomes homologues ensemble pendant que le fuseau de division se forme pour la première division méiotique. Au début de l'anaphase I, la disparition de la cohésion le long des *bras* des chromatides permet aux deux chromosomes homologues d'une même paire de se diriger dans des directions opposées. À l'anaphase II, la disparition de la cohésion au niveau des *centromères* permet aux deux chromatides sœurs de chacun des chromosomes de se séparer complètement. Par conséquent, la cohésion des chromatides sœurs et l'enjambement jouent conjointement un rôle essentiel dans l'alignement des chromosomes par paires homologues à la métaphase I. ■

Comparaison entre la mitose et la méiose

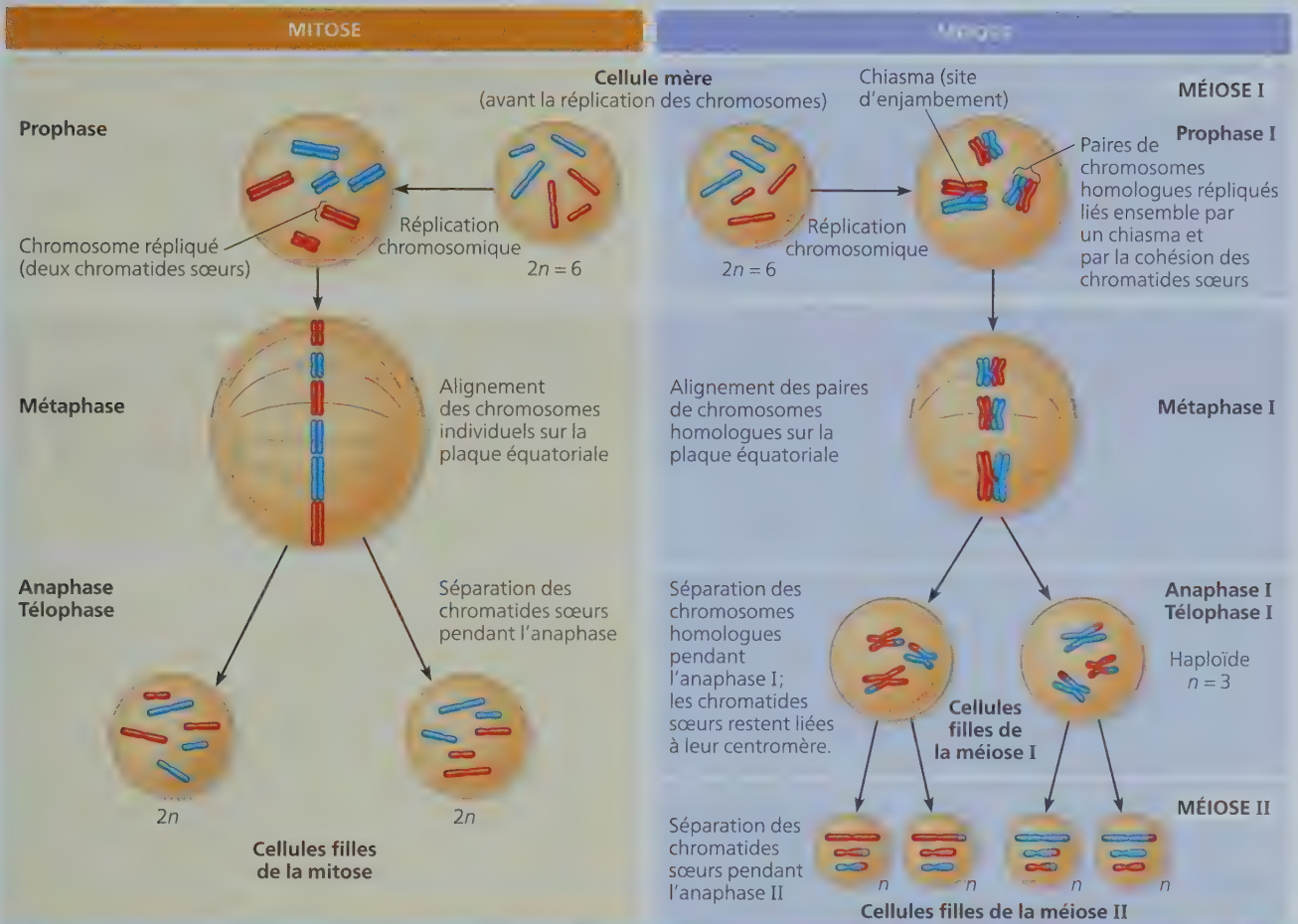
La **figure 13.10** résume les différences essentielles entre la méiose et la mitose dans les cellules diploïdes. Fondamentalement, la méiose réduit le nombre de jeux de chromosomes de deux (diploïde) à un (haploïde). Pendant la mitose, par contre, le nombre de chromosomes reste le même. Par conséquent, la méiose donne des cellules génétiquement différentes de la cellule mère et aussi entre elles, tandis que la mitose produit des cellules filles génétiquement identiques à leur cellule mère et aussi entre elles.

Trois événements caractéristiques de la méiose surviennent pendant la méiose I :

1. **La synapsis et l'enjambement.** Pendant la prophase I, les chromosomes homologues répliqués s'apparient et l'enjambement a lieu, comme on l'a vu précédemment et comme le montre la figure 13.9. Pendant la mitose, il ne se produit normalement ni synapsis ni enjambement.
2. **L'alignement des paires de chromosomes homologues sur la plaque équatoriale.** À la métaphase I de la méiose, ce sont les paires de chromosomes homologues qui se placent sur la plaque équatoriale et non les chromosomes individuels, comme lors de la métaphase de la mitose.
3. **La séparation des chromosomes homologues.** À l'anaphase I de la méiose, les chromosomes répliqués de chaque paire homologue migrent vers des pôles opposés, mais les chromatides sœurs de chaque chromosome répliqué restent liées. À l'anaphase de la mitose, au contraire, les chromatides sœurs se séparent.

La méiose I diminue le nombre de jeux de chromosomes, qui passe de deux (état diploïde) à un (état haploïde). Au cours de la seconde division méiotique, les chromatides sœurs se séparent

▼ **Figure 13.10** Comparaison des étapes correspondantes de la mitose et de la méiose.



RÉSUMÉ

Propriété	Mitose	Méiose
Réplication de l'ADN	Se produit pendant l'interphase, avant le début de la mitose.	Se produit pendant l'interphase, avant le début de la méiose I.
Nombre de divisions	Une seule, comprenant une prophase, une prométaphase à partir d'une seule cellule, une métaphase, une anaphase et une télophase.	Deux divisions, chacune comprenant une prophase, une métaphase, une anaphase et une télophase.
Synapsis des chromosomes homologues	Absente.	Se produit pendant la prophase I; s'accompagne d'un enjambement entre les chromatides non sœurs. Les chiasmata ainsi formés maintiennent les paires ensemble en raison de la cohésion des chromatides sœurs.
Nombre de cellules filles et composition génétique	Deux cellules génétiquement identiques à la cellule mère et comptant le même nombre de chromosomes.	Quatre cellules haploïdes (n) qui contiennent la moitié du nombre de chromosomes de la cellule mère et qui sont génétiquement différentes les unes des autres et de la cellule mère.
Rôle chez les animaux, les eumycètes et les végétaux	Développement d'un animal, d'un eumycète ou d'un végétal (gamétophyte ou sporophyte) multicellulaire à partir d'une seule cellule; production de cellules servant à la croissance et à la réparation des tissus, et, chez certaines espèces, à la reproduction asexuée; production de gamètes chez les végétaux (gamétophytes) et certains autres organismes (algues, mycètes).	Production de gamètes (chez les animaux) ou de spores (chez les eumycètes et les végétaux sporophytes); réduction du nombre de jeux de chromosomes de moitié et réalisation d'une variabilité génétique des gamètes ou des spores.

FAITES UN DESSIN ► Est-il possible de créer d'autres combinaisons de chromosomes durant la méiose II à partir des cellules illustrées ci-dessus à la télophase I? Expliquez votre réponse. (Indice: Dessinez les cellules telles qu'elles apparaîtraient dans la métaphase II.)

et donnent des cellules filles haploïdes. Le mécanisme de séparation des chromatides sœurs durant la méiose II est pratiquement identique à celui de la mitose. Le fondement moléculaire du comportement des chromosomes au cours de la méiose continue d'être l'objet de recherches intensives. Nous verrons, au chapitre 15, que certaines anomalies dans la séparation des chromosomes peuvent avoir des conséquences sur le nombre de chromosomes dans les gamètes. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous aurez l'occasion de travailler sur des données relatives à la quantité d'ADN présente dans les cellules au fur et à mesure de leur évolution pendant la méiose.

- FAITES DES LIENS** ► Comparez les chromosomes dans une cellule à la métaphase de la mitose à ceux d'une cellule à la métaphase II. (Voir les figures 12.7 et 13.8.)
- ET SI ?** ► Après le désassemblage du complexe synaptonémal, comment une paire de chromosomes homologues serait-elle liée si l'enjambement ne se produisait pas ? Quel en serait ultimement l'effet sur la formation des gamètes ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE
HABILITÉS SCIENTIFIQUES



▲ Cellules de levures en bourgeonnement.

Créer un diagramme linéaire et convertir les unités des données

■ **DANS QUELLE MESURE LA QUANTITÉ D'ADN PRÉSENTE DANS LES CELLULES DE LEVURE VARIE-T-ELLE PENDANT LA MÉIOSE ?** ■

Lorsque la disponibilité des nutriments est limitée, les cellules de levures en bourgeonnement (*Saccharomyces cerevisiae*) quittent le cycle mitotique pour entrer en méiose. Dans cet exercice, vous suivrez la quantité d'ADN présente dans une population de cellules de levures au fur et à mesure de leur évolution pendant la méiose.

■ **MÉTHODE** ■ Les chercheurs ont réalisé une culture de cellules de levure dans un milieu riche en nutriments, puis ils ont transféré les cellules dans un milieu pauvre en nutriments afin d'induire une méiose. À différents moments après l'induction de la méiose, ils ont mesuré la quantité d'ADN par cellule dans un échantillon de cellules. Ils ont ensuite consigné la quantité moyenne d'ADN par cellule en femtogrammes (fg; 1 femtogramme = 1×10^{-15} g).

■ **RÉSULTATS** ■

Temps après l'induction (heures)	Quantité moyenne d'ADN par cellule (fg)
0,0	24,0
1,0	24,0
2,0	40,0
3,0	47,0
4,0	47,5
5,0	48,0
6,0	48,0
7,0	47,5
7,5	25,0
8,0	24,0
9,0	23,5
9,5	14,0
10,0	13,0
11,0	12,5
12,0	12,0
13,0	12,5
14,0	12,0

▼ **INTERPRÉTEZ LES DONNÉES** ▼

- Créez d'abord votre diagramme. (a) Placez les étiquettes des variables indépendantes et dépendantes sur les axes appropriés, puis indiquez les unités de mesure entre parenthèses. Justifiez vos choix. (b) Ajoutez des graduations ainsi que des valeurs sur chacun des axes. Expliquez vos choix. (Pour de plus amples renseignements au sujet des graphiques, consultez l'appendice F.)
- Comme la variable de l'axe des x varie de façon constante, il est logique de consigner les données dans un diagramme linéaire. (a) Consignez chaque point de données tiré du tableau dans le diagramme. (b) Reliez les points de données par un trait.
- Avant leur transfert dans un milieu faible en nutriments, la plupart des cellules de levure de la culture se trouvaient à la phase G_1 du cycle cellulaire. (a) Quelle quantité d'ADN (en femtogrammes) y avait-il dans chacune des cellules de levure à la phase G_1 ? Estimez cette valeur en utilisant les données de votre diagramme. (b) Quelle devrait être la quantité d'ADN (en femtogrammes) dans chacune des cellules à la phase G_2 ? (Voir le concept 12.2 et la figure 12.6.) À la fin de la méiose I (M I) ? À la fin de la méiose II (M II) ? (Voir la figure 13.7.) (c) En utilisant ces valeurs à titre de référence, séparez les différentes phases en les délimitant par des lignes pointillées verticales sur le diagramme. Ensuite, nommez chacune d'elles (G_1 , S, G_2 , M I, M II). Pour savoir où placer les lignes verticales, reportez-vous à ce que vous savez au sujet de la quantité d'ADN présente à chaque phase (voir la figure 13.7). (d) Portez une attention particulière au point correspondant à la valeur la plus élevée, là où la ligne prend une pente descendante. Quelle étape spécifique de la méiose cet « angle » représente-t-il ? À quel(s) stade(s) la pente descendante correspond-elle ?
- Puisque $1 \text{ fg d'ADN} = 9,78 \times 10^5$ paires de bases (en moyenne), vous pouvez convertir la quantité d'ADN par cellule en nombre de paires de bases (longueur) d'ADN. (a) Calculez le nombre de paires de bases d'ADN dans le génome d'une cellule haploïde de levure. Donnez votre réponse en millions de paires de bases (Mb), l'unité standard utilisée pour exprimer la taille d'un génome. Présentez votre travail. (b) Combien de paires de bases par minute ont été synthétisées pendant la phase S de ces cellules de levure ?

Pour en savoir plus : G. Simchen, Commitment to meiosis: what determines the mode of division in budding yeast? *BioEssays* 31: 169-177 (2009).

L'évolution résulte de la variation génétique qui prend sa source dans la reproduction sexuée

Comment peut-on expliquer la variation génétique observée chez les membres de la famille apparaissant à la figure 13.1 ? Comme vous l'apprendrez dans les chapitres ultérieurs, les mutations constituent la source première de la diversité génétique. Ces modifications de l'ADN d'un organisme créent différentes versions des gènes appelés allèles. Une fois ces différences apparues, la redistribution des allèles pendant la reproduction sexuée produit la variation qui permet des combinaisons uniques de caractères pour chaque membre d'une population à reproduction sexuée.

L'origine de la variation génétique chez les descendants

Les mutations surviennent à une fréquence beaucoup trop faible pour pouvoir constituer l'unique source de la diversité génétique. Chez les espèces à reproduction sexuée, la variation génétique qui apparaît à chaque génération résulte principalement du comportement des chromosomes pendant la méiose et la fécondation. Trois phénomènes contribuent à la diversité génétique des organismes sexués : l'assortiment indépendant des chromosomes, l'enjambement et la fécondation aléatoire.

L'assortiment indépendant des chromosomes

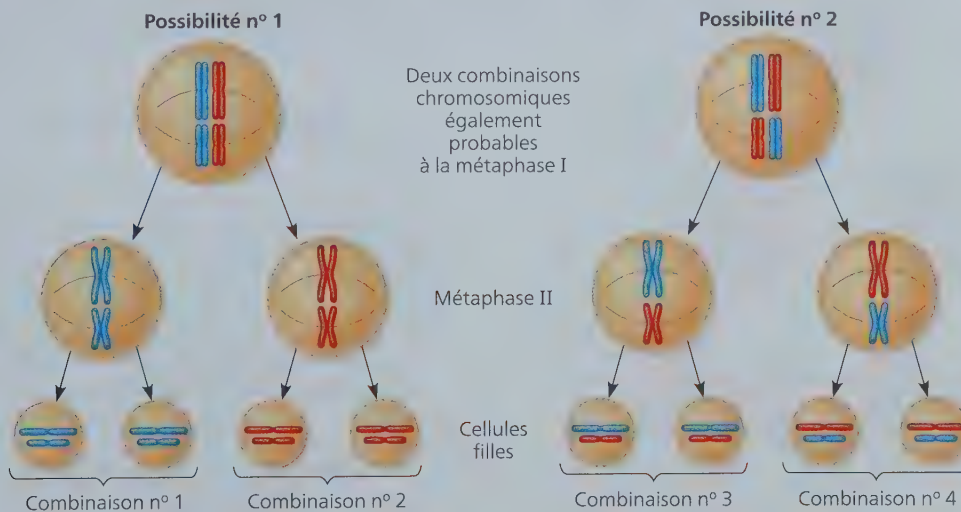
Chez les organismes à reproduction sexuée, un des mécanismes qui créent une variation génétique est l'orientation aléatoire des paires de chromosomes homologues à la métaphase de la méiose I. Au cours de cette étape, toutes les paires de chromosomes homologues (qui comportent chacune un chromosome maternel dédoublé et un chromosome paternel dédoublé) sont regroupées sur la plaque équatoriale. (Notez que les termes *maternel* et *paternel* font référence, respectivement, au fait que le

chromosome provient de la mère ou du père de l'individu dont les cellules subissent la méiose.) Chaque paire peut s'orienter de telle sorte que son homologue maternel ou son homologue paternel se trouve le plus près d'un pôle donné : son orientation est donc aléatoire (comme si sa place était jouée à pile ou face). Il y a donc 50% de chances qu'une cellule fille de la méiose I reçoive le chromosome maternel d'une paire de chromosomes homologues donnée, et 50% de chances qu'elle reçoive le chromosome paternel de la même paire.

Étant donné que chaque paire de chromosomes se positionne indépendamment des autres paires lors de la métaphase I, la première division méiotique produit un *assortiment indépendant* des chromosomes maternels et paternels dans les cellules filles. Chaque cellule fille contient une des combinaisons possibles des chromosomes maternels et paternels. Ainsi que le montre la **figure 13.11**, dans le cas de cellules filles formées par la méiose d'une cellule diploïde ayant deux paires de chromosomes homologues ($n = 2$), le nombre de combinaisons possibles est de quatre : deux arrangements possibles pour la première paire *fois* deux arrangements possibles pour la deuxième paire. Notez que seulement deux des quatre combinaisons de cellules filles illustrées dans la figure pourraient provenir de la méiose d'une cellule mère diploïde donnée, car cette cellule mère aurait l'un ou l'autre arrangement possible de chromosomes à la métaphase I, mais pas les deux. Cependant, la population de cellules filles résultant de la méiose d'un grand nombre de cellules diploïdes contient les quatre types en nombres à peu près égaux. Pour $n = 3$, il existe huit combinaisons chromosomiques ($2 \times 2 \times 2 = 2^3$) possibles pour les cellules filles. D'une manière plus générale, lorsque la méiose assortit au hasard des chromosomes, le nombre de combinaisons possibles est de 2^n , n étant le nombre haploïde de l'organisme.

Chez l'humain ($n = 23$), le nombre de combinaisons possibles des chromosomes maternels et paternels dans les gamètes qui en résultent est donc de 2^{23} , ou environ 8,4 millions. Chaque gamète que vous pouvez produire au cours de votre vie contient donc l'une des quelque 8,4 millions de combinaisons possibles des chromosomes hérités de votre mère et de votre père, sans compter les enjambements qui ajoutent encore des myriades de possibilités à ces variations, comme nous allons voir ci-dessous.

▼ **Figure 13.11** L'assortiment indépendant des chromosomes homologues à la méiose.

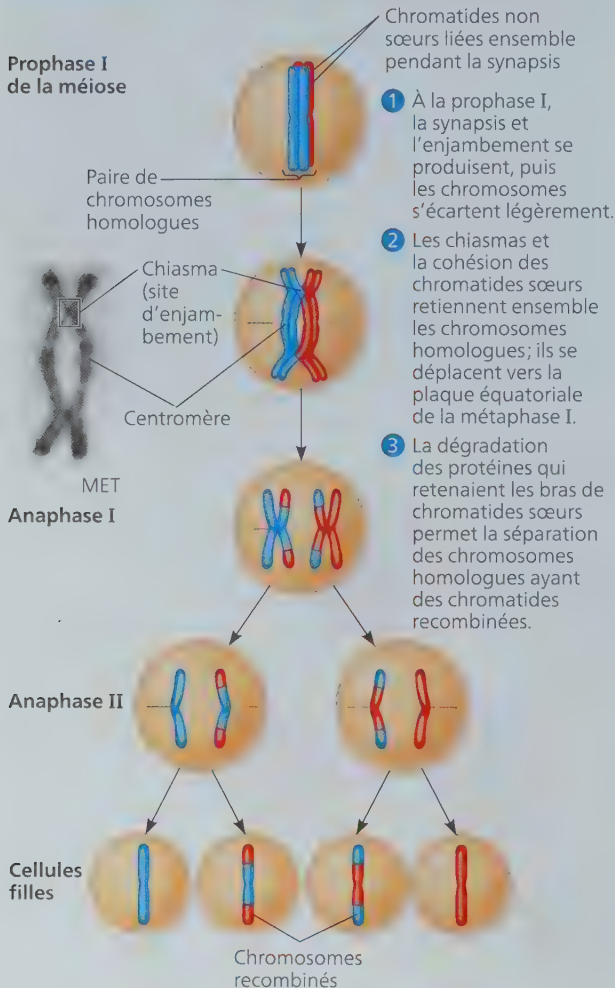


L'enjambement

Parce que l'assortiment des chromosomes se fait de façon aléatoire pendant la méiose, chacun de nous possède des gamètes qui contiennent des combinaisons différentes des chromosomes hérités de nos deux parents. En observant la figure 13.11, vous pourriez penser que chaque chromosome pris individuellement dans un gamète a une origine exclusivement paternelle ou maternelle. En fait, cela *n'est pas* le cas parce que le mécanisme appelé **enjambement** produit des **chromosomes recombinés**, c'est-à-dire qui portent des gènes (ADN) provenant de chacun des deux parents (**figure 13.12**). Chez l'humain, à la méiose, on compte en moyenne de un à trois enjambements par paire de chromosomes, selon leur taille et la position de leur centromère.

Comme vous l'avez vu à la figure 13.9, l'enjambement produit des chromosomes contenant de nouvelles combinaisons d'allèles maternels et paternels. À la métaphase II, les chromosomes, qui contiennent chacun une ou même deux chromatides recombinées, peuvent prendre deux orientations différentes par rapport aux autres chromosomes, parce que leurs chromatides sœurs ne sont plus identiques (voir la figure 13.12). Au cours de la méiose II,

▼ **Figure 13.12** Les résultats de l'enjambement pendant la méiose.



les différents arrangements possibles des chromatides sœurs non identiques accroissent encore le nombre de types génétiques possibles dans les cellules filles issues de la méiose.

Nous parlerons de nouveau de l'enjambement au chapitre 15. Pour l'instant, il faut retenir que ce processus représente un moyen de recombinaison dans un même chromosome l'ADN provenant des deux parents. Il constitue donc une source importante de variation génétique chez les organismes à reproduction sexuée.

La fécondation aléatoire

La nature aléatoire de la fécondation ajoute encore à la variation génétique résultant de la méiose. Chez l'humain, par exemple, comme nous l'avons déjà mentionné, chaque gamète mâle ou femelle représente une seule des quelque 8,4 millions (2^{23}) de combinaisons chromosomiques possibles en raison de l'assortiment indépendant. La fusion d'un gamète mâle avec un gamète femelle pendant la fécondation engendrera un zygote qui possèdera une seule combinaison chromosomique diploïde sur environ 70 billions ($2^{23} \times 2^{23}$) de combinaisons possibles ! Si on tient compte de la variation résultant de l'enjambement, le nombre de résultats possibles est encore plus astronomique. Vous êtes vraiment un être unique, différent de tous les humains vivant actuellement sur Terre et différent même de tous ceux qui y sont déjà passés.

La signification de la variation génétique dans l'évolution

ÉVOLUTION Maintenant que vous avez appris comment de nouvelles combinaisons de gènes apparaissent chez les descendants dans une population à reproduction sexuée, nous pouvons établir le lien entre la variation génétique et l'évolution. Darwin reconnaissait qu'une population évolue en fonction des différences qui influent sur le succès reproducteur des individus qui la composent. Ainsi, en moyenne, ce sont les individus les mieux adaptés à leur milieu qui ont le plus de descendants et qui parviennent le plus à perpétuer leurs gènes. L'accumulation des variations héréditaires favorisées par le milieu est possible grâce à la sélection naturelle. Une population occupant un milieu de vie changeant ne peut survivre que si chaque génération comprend au moins quelques individus capables de faire face efficacement aux nouvelles conditions ambiantes. Les mutations sont à l'origine des différents allèles, qui sont alors mélangés et apparus au cours de la méiose. Il arrive que des combinaisons d'allèles récentes et différentes s'avèrent plus avantageuses que celles qui existaient auparavant.

Dans un milieu stable, la reproduction sexuée semblerait moins avantageuse que la reproduction asexuée, laquelle perpétue des combinaisons d'allèles favorables. De plus, la reproduction sexuée est plus coûteuse, c'est-à-dire que les dépenses énergétiques qui lui sont associées sont supérieures à celles nécessaires à la reproduction asexuée. Malgré ces inconvénients qui paraissent somme toute bien relatifs, la reproduction sexuée est presque universelle chez les animaux. Mais pour quelles raisons ?

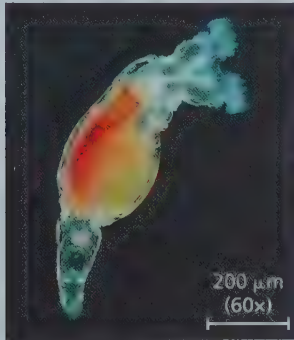
La capacité de la reproduction sexuée à générer la diversité génétique est un des arguments les plus fréquemment proposés pour expliquer la persistance évolutive de ce type de reproduction. Toutefois, il faut tenir compte du cas inhabituel des rotifères bdelloïdes (**figure 13.13**). En effet, une analyse récente des

séquences génétiques de leur génome semble indiquer que ces animaux se sont reproduits sans méiose, par voie asexuée, pendant plus de 50 millions d'années de leur histoire évolutive. Cela signifie-t-il que la diversité génétique n'est pas avantageuse pour cette espèce ? Il s'avère plutôt que les rotifères bdelloïdes sont une exception à la règle selon laquelle seule la reproduction asexuée favorise la variation génétique. De fait, ils possèdent des mécanismes autres que la reproduction sexuée qui accroissent leur diversité génétique. Par exemple, ils sont capables de vivre pendant des années dans un état de déshydratation totale, au cours duquel ils suspendent toute activité. Dans cet état, les membranes de leurs cellules se fracturent, laissant pénétrer l'ADN d'autres espèces de rotifères, voire celui d'espèces de parenté plus lointaine. Des indices laissent croire que le rotifère bdelloïde incorporerait cet ADN étranger dans son génome, ce qui entraînerait l'accroissement de la diversité biologique. En fait, l'analyse génomique montre que les rotifères bdelloïdes

intègrent de l'ADN étranger à un taux beaucoup plus élevé que toute autre espèce étudiée. La conclusion selon laquelle les rotifères bdelloïdes ont acquis d'autres mécanismes pour générer la diversité génétique appuie l'hypothèse selon laquelle la diversité génétique est avantageuse, et que la reproduction sexuée n'est pas le seul moyen pour favoriser une telle diversité.

Dans ce chapitre, nous avons vu comment la reproduction sexuée accroît considérablement la variation génétique dans une population. Darwin (1809-1882) a compris que l'évolution est le résultat de la variation héréditaire, mais il n'a pu expliquer pourquoi les enfants ressemblent à leurs parents sans leur être identiques. Gregor Mendel (1822-1884), un contemporain de Darwin, a publié une théorie de l'hérédité expliquant partiellement la variation génétique, mais, ironie du sort, ses découvertes n'ont eu aucune influence sur les biologistes avant 1900, soit plus de 15 ans après sa mort et celle de Darwin. Au prochain chapitre, nous verrons comment Mendel a découvert les principales lois de l'hérédité.

▼ **Figure 13.13** Un rotifère bdelloïde, un animal qui ne se reproduit que par voie asexuée.



RETOUR SUR LE CONCEPT 13.4

1. Quelle est la source de variation des différents allèles d'un gène ?
2. Chez les drosophiles, le nombre diploïde est de 8, alors qu'il est de 46 chez les sauterelles. En supposant qu'il n'y a pas d'enjambement, la variation génétique chez les descendants d'une paire donnée de parents sera-t-elle plus grande chez les drosophiles ou chez les sauterelles ? Expliquez votre réponse.
3. **ET SI ?** ► Si les chromatides maternelles et paternelles possèdent les mêmes allèles pour chaque gène, l'enjambement permettra-t-il de générer la variation génétique ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 13



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 13.1

Les gènes des parents sont transmis à leurs enfants par l'intermédiaire des chromosomes (p. 278 et 279)

- Dans l'ADN d'un organisme, chaque **gène** existe à un **locus** précis sur un chromosome donné.
- Dans la **reproduction asexuée**, un seul parent engendre par mitose une descendance qui lui est génétiquement identique. Dans la **reproduction sexuée**, les gènes provenant de deux parents se combinent pour produire des descendants génétiquement différents.

? Expliquez pourquoi les descendants des humains ressemblent à leurs parents, mais ne leur sont pas identiques.

CONCEPT 13.2

La fécondation, la mitose et la méiose se complètent dans le cycle de reproduction sexuée (p. 279 à 282)

- Les **cellules somatiques** humaines normales sont diploïdes. Elles contiennent 46 chromosomes formant 2 jeux ; un jeu de 23 chromosomes provient de chaque parent. Les cellules diploïdes humaines possèdent 22 paires de **chromosomes homologues** qui sont des **autosomes**, et une paire de **chromosomes sexuels** ; en général, ces derniers déterminent si l'individu est de sexe féminin (XX) ou de sexe masculin (XY).
- Chez l'humain, les ovaires et les testicules (gonades) produisent des **gamètes** (des **cellules haploïdes**) par **méiose**, chaque gamète contenant un jeu unique de 23 chromosomes ($n = 23$). Pendant la **fécondation**, un ovule et un spermatozoïde se combinent pour donner un **zygote** unicellulaire diploïde ($2n = 46$), qui devient un individu multicellulaire par mitose.

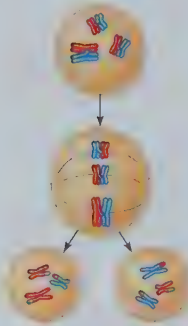
- On distingue les cycles de développement sexués selon le moment où s'effectue la méiose par rapport à la fécondation et selon le(s) point(s) du cycle où un organisme multicellulaire est produit par mitose.

? Comparez les cycles de développement des animaux et des végétaux, en mentionnant leurs similarités et leurs différences.

CONCEPT 13.3

La méiose est la réduction de moitié du nombre de jeux de chromosomes permettant le passage du stade diploïde au stade haploïde (p. 282 à 288)

- Les deux divisions cellulaires de la méiose, la **méiose I** et la **méiose II**, produisent quatre cellules filles haploïdes. Le nombre de jeux de chromosomes est réduit de deux (diploïde) à un (haploïde) pendant la méiose I, appelée division réductionnelle.
- Trois événements de la méiose I permettent de distinguer la méiose de la mitose :



Prophase I : Chaque paire de chromosomes homologues subit la **synapsis** et l'**enjambement** entre les chromatides non sœurs avec l'apparition subséquente des **chiasmata**.

Métaphase I : Les chromosomes s'alignent en paires homologues sur la plaque équatoriale.

Anaphase I : Les chromosomes homologues se séparent les uns des autres; les chromatides sœurs restent liés au centromère.

Les chromatides sœurs se séparent pendant la méiose II.

- La cohésion des chromatides sœurs et l'enjambement permettent aux chiasmata de maintenir les chromosomes homologues ensemble jusqu'à l'anaphase I. Les cohésines sont dégradées le long des bras des chromatides à l'anaphase I, permettant la séparation des chromosomes homologues. Leur dégradation aux centromères, à l'anaphase II, permet la libération des chromatides sœurs.

? Pendant la prophase I, les chromosomes homologues s'apparient et subissent la synapsis et l'enjambement. Ce processus peut-il également se dérouler pendant la prophase II ? Expliquez votre réponse.

CONCEPT 13.4

L'évolution résulte de la variation génétique qui prend sa source dans la reproduction sexuée (p. 289 à 291)

- Dans la reproduction sexuée, les trois événements qui contribuent à la variation génétique d'une population sont l'assortiment indépendant des chromosomes pendant la méiose I, l'enjambement pendant la méiose I et la fécondation aléatoire d'un ovule par un spermatozoïde. Pendant l'enjambement, l'ADN des chromatides non sœurs dans une paire de chromosomes homologues se rompt et se recombine.
- La variation génétique entre les individus d'une population constitue le fondement de l'évolution par sélection naturelle. Les mutations sont la source première de cette variation; la recombinaison de gènes variants crée une diversité héréditaire additionnelle.

? Expliquez comment trois processus propres à la reproduction sexuée sont à l'origine d'une grande variation génétique.

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

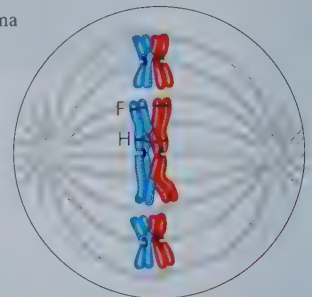
- Une cellule humaine qui contient 22 autosomes et un chromosome Y est :
 - un spermatozoïde.
 - un ovule.
 - un zygote.
 - une cellule somatique mâle.
- Les deux chromosomes homologues d'une paire migrent vers les pôles opposés d'une cellule qui se divise pendant :
 - la mitose.
 - la méiose I.
 - la méiose II.
 - la fécondation.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

- En quoi la méiose II ressemble-t-elle à la mitose ?
 - Les chromatides sœurs se séparent pendant l'anaphase.
 - L'ADN subit une réplication avant la division.
 - Les cellules filles sont diploïdes.
 - Les chromosomes homologues s'unissent par synapsis.
- On mesure la quantité d'ADN présente dans une cellule diploïde à la phase G₁ du cycle cellulaire. Si cette quantité est de x , quelle est la quantité d'ADN présente dans la même cellule à la métaphase de la méiose I ?
 - $0,25x$.
 - $0,5x$.
 - x .
 - $2x$.
- Si on poursuivait la lignée cellulaire de la question 4, quelle serait la quantité d'ADN présente à la métaphase de la méiose II ?
 - $0,25x$.
 - $0,5x$.
 - x .
 - $2x$.

- FAITES UN DESSIN** ▶ Le schéma ci-contre illustre une cellule à la méiose.

- Annotez les structures appropriées avec les termes suivants : chromosome (précisez s'il est *répliqué* ou *non répliqué*), centromère, kinétochore, chromatides sœurs, chromatides non sœurs, paire de chromosomes homologues (utilisez des crochets pour l'annotation), chromosomes homologues (indiquez chacun d'eux), chiasma, cohésion des chromatides sœurs et locus des gènes (indiquez les allèles des gènes F et H).
- Décrivez la formation d'un jeu haploïde et d'un jeu diploïde.
- Déterminez la phase de la méiose illustrée.



NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

- Expliquez ce qui vous permet d'affirmer que la cellule de la question 6 subit la méiose et non la mitose.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.