

میوز

مساله جدیدی که پیش روی موجود زنده می باشد، تشکیل گامتهاست. برای تشکیل گامت در جانوران (و غالباً برای تشکیل هاگ در گیاهان) یک سلول دیپلوئید که از هر کروموزوم دو نسخه دارد باید سلولهای دختری را بوجود آورد که از هر کروموزوم فقط 1 نسخه داشته باشند. به عبارت دیگر ماده ژنتیکی باید به نصف کاهش یابد تا وقتی که گامتها با هم ترکیب شدند، تعداد کروموزومهای سلول حاصل با تعداد کروموزومهای سلول والد گامتها برابر باشد (اگر تعداد کروموزومها در فرایند تشکیل گامت نصف نمی شد، در هر نسل تعداد کروموزومها دو برابر می شد).

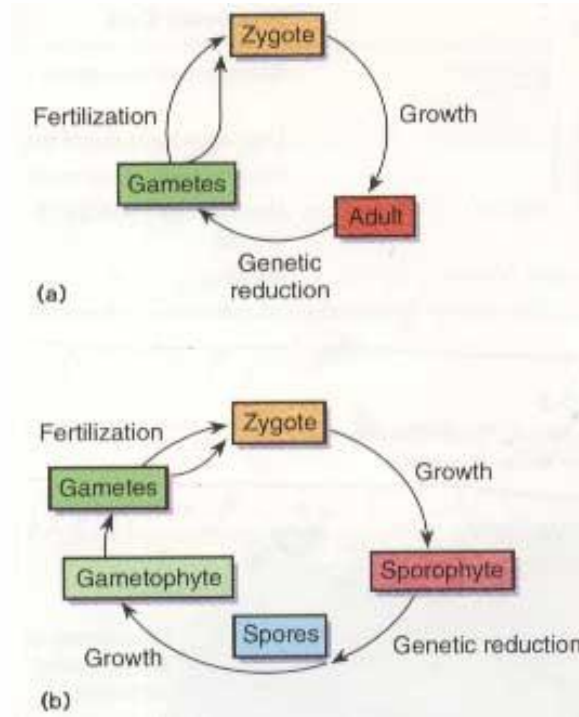
اگر قرار بود ما چنین کاری انجام دهیم، باید قادر باشیم کروموزومهای همولوگ را تشخیص دهیم. پس باید یکی از کروموزومها را به یک سلول دختر و کروموزوم همتای آنرا به سلول دختر دیگر می دادیم. اگر ما قادر به تشخیص کروموزومهای همتا نباشیم، نمی توانیم مطمئن باشیم که هر سلول دختر یک و فقط یک نسخه از هر کروموزوم را دریافت می کند. برای حل این مشکل، سلول کروموزومهای همتا را بصورت جفت جفت در مرحله پروفاز کنار یکدیگر قرار می دهد. سپس دوک تقسیم باعث جدا شدن کروموزومهای همتا از یکدیگر می شود. در اینجا یک مساله وجود دارد. سلولی که وارد میوز می شود، مانند میتوز، کروموزومهای مضاعف دارد یعنی قبلاً از روی ماده ژنتیکی خود همانند سازی کرده است. بنابراین برای تشکیل گامت (یا هاگ) هاپلوئید، دو تقسیم هسته متوالی که در خلال آنها همانند سازی ماده ژنتیکی رخ ندهد لازم است. بنابراین میوز فرایندی شامل دو تقسیم است که از هر سلول مادر، چهار سلول دختر تولید می کند. این دو تقسیم را با نامهای میوز I و میوز II مشخص می کنند.

برخلاف میتوز، میوز فقط در انواع معینی از سلولهای رخ می دهد. در جانوران میوز در *gametocyte* های

اولیه و ثانویه رخ می دهد. در گیاهان عالی که دارای تناوب نسل ها (بین اسپوروفیت و گامتوفیت) می باشند میوز

فقط در سلول تولید کننده اسپور در اسپوروفیت انجام می شود. (شکل 1) در پایان این فصل فرایندهای تولید گامت

و هاگ را در جانوران و گیاهان بررسی خواهیم کرد.



پروفاز I:

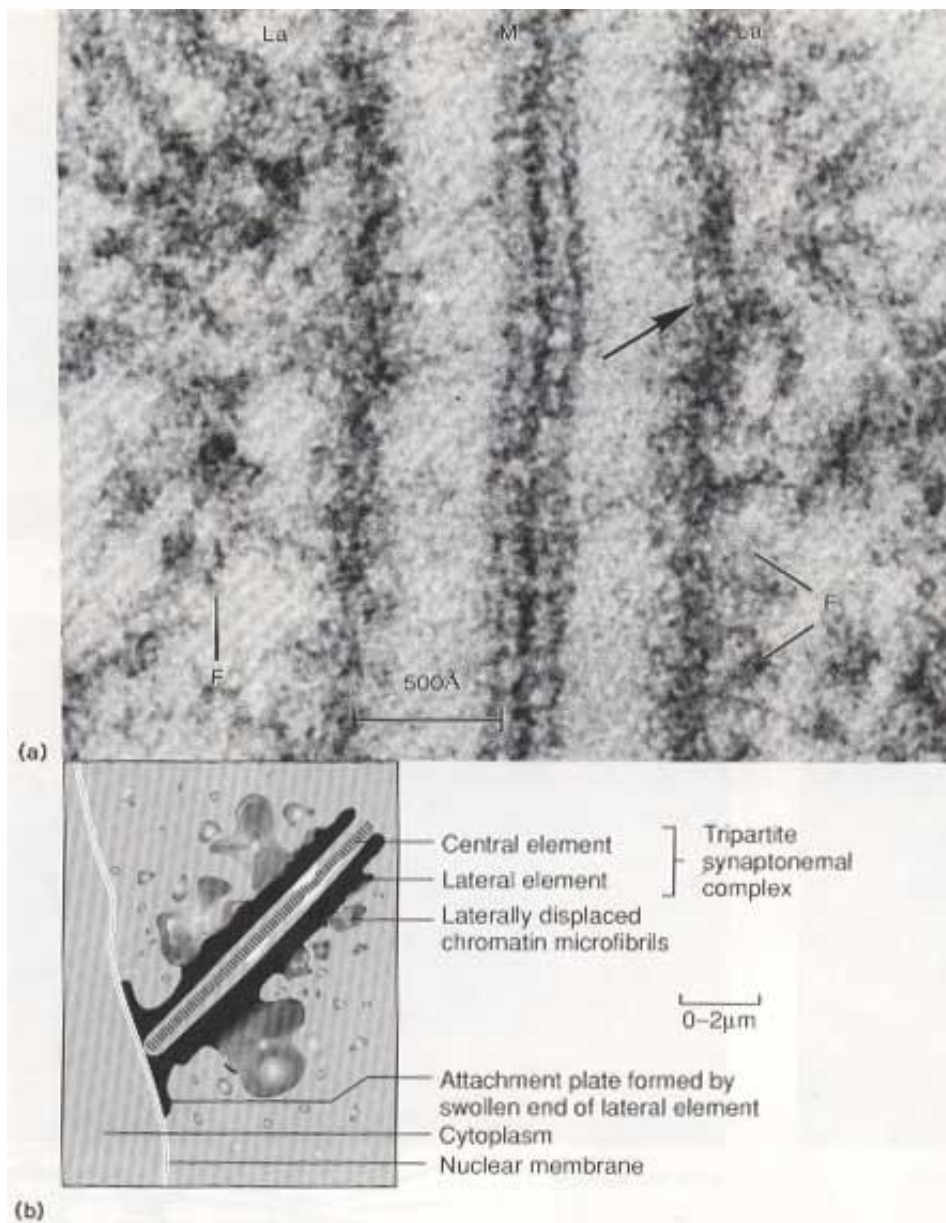
زیست شناسان پروفاز میوز I را به 5 مرحله تقسیم کرده اند :

diakinesis, diplonema, pachynema, zygonema, leptonema

چون ما اساساً به پایه های ژنتیکی این فرایند علاقمند هستیم، خیلی به جزئیات سلول شناسی این مراحل

نمی پردازیم. سلولی که وارد مرحله پروفاز I می شود (مرحله *Leptotene*) همانند سلولی عمل می کند که وارد پروفاز میتوز شده است. همچنین سانتیریولها، دوک تقسیم، غشای هسته و هستک نیز همانگونه عمل می کنند. هنگامی که پیچش و کاهش اندازه کروموزومها انجام شده است، کروموزومهای همولوگ نقطه به نقطه در طول خود به یکدیگر می چسبند. این عمل در مرحله *zygotene* با نام *synapsis* شناخته می شود. *synapsis* با دخالت یک مخلوط پروتئینی به نام *synaptonemal compien* که بین دو کروموزوم همولوگ ظاهر می شود، به طریقی ناشناخته انجام می شود. (شکل 2)



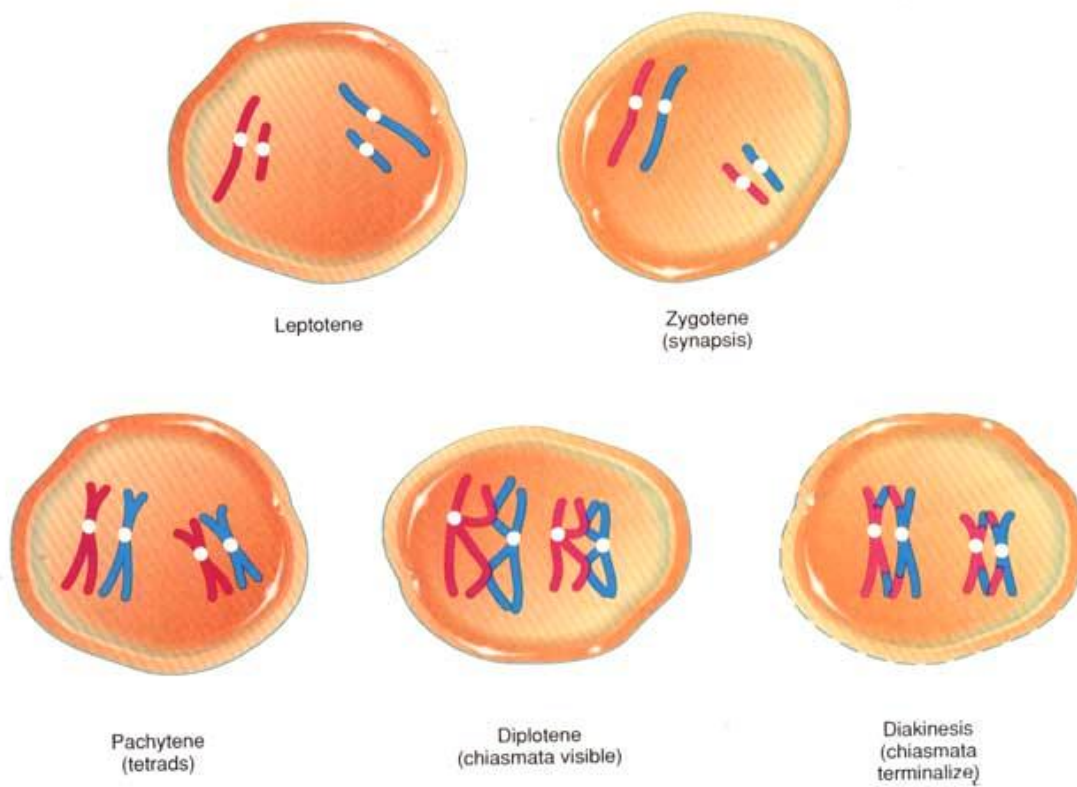


(زیر نویس: *synaptonemal compien* : *a* در میکروگراف الکترونی، *M* المان مرکزی است: *La*، المانهای جانبی هستند و *F*

رشته کروموزومی است. بزرگنمایی: *b*: 400000: دیگرام ساختار نشان داده شده در میکروگراف)

در این لحظه، به شکل کروموزومها *bivalent* گفته می شود. به ازای هر جفت کروموزوم همولوگ، یک

bivalent وجود دارد.



(پروفاز I میوز. فقط هسته ها نشان داده شده اند.) کروموزومهای مادری قرمز و کروموزومهای پدری آبی نمایش داده شده اند.

کراسینگ اور در مرحله *diakinesis* دیده می شود. ($2n = 4$)

در حین کوتاه و ضخیم شدن کروموزومها در مرحله *pachynema*، می توان هر کروموزوم را که از دو

کروماتید ظاهری تشکیل شده است دید. در این مرحله به اشکال کروموزومی تتراد (*tetrad*) گویند زیرا هر یک از

آنها از 4 کروماتید تشکیل شده است. در این هنگام، در اکثر گونه ها *synaptonemal complex* تجزیه می شود. در

مرحله *diaplonema* از پروفاز I، کروموزومها هنوز در حال ضخیم و کوتاه شدن هستند. در این مرحله مشاهده می

شود. کروموزومهای همولوگ در نقاطی در طول خود به یکدیگر اتصال یافته اند. در این حالت می توان اشکال

X مانند را در جفت کروموزومهای همولوگ مشاهده کرد. (شکل)



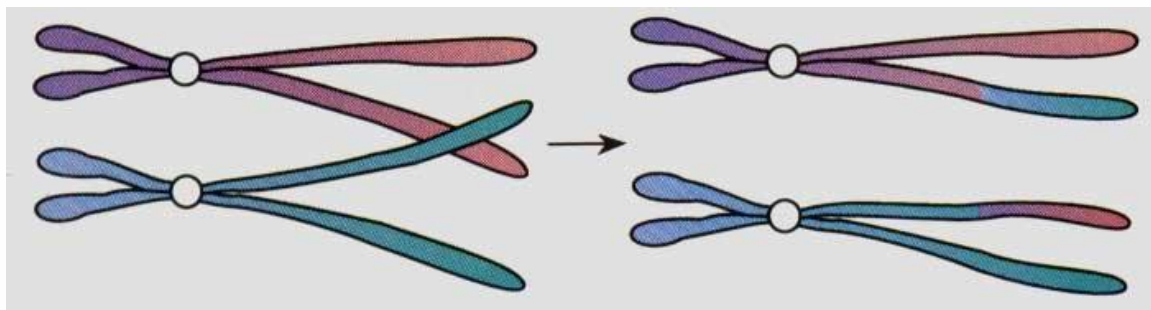
(زیر نویس : یک تتراد از *chorthippus parallelus* در مرحله *diplotone* با پنج *chiasmata*)

این اشکال X مانند را *chiasmata* (مفرد آن : *chiasma*) می نامند و دارای اهمیت فوق العاده ای هستند

زیرا کراسینگ اور را باعث می شوند پدیده ای که در آن کروموزومهای همولوگ بخش هایی را با هم مبادله می کنند.

وقتی دو کروماتید در فاصله ای کم از یکدیگر قرار می گیرند، آنزیمها می توانند هر دوی آنها را شکسته ولی طوری به

هم متصل کنند که قطعه شکسته شده یک کروماتید به جای قطعه متناظر با آن در کروماتید دیگر بنشینند. (شکل)



(کراسینگ اور یک تتراد در پروفاز میوز دایره ها نمایانگر سانترومرها هستند.)

بنابراین با اینکه ژنها دارای جایگاههای ثابتی روی کروموزومهای هستند، آلهما می توانند بین دو کروموزوم

همولوگ جابجا شوند. مثلا یک آلل که ابتدا در کروموزوم مادری بوده، می تواند نهایتاً در کروموزوم پدری قرار گیرد.

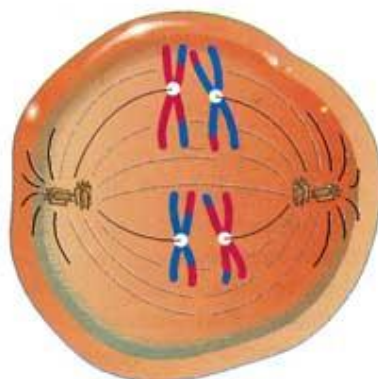
کراسینگ اور می تواند تنوع ژنتیکی گامتها را با اتصال آلهایی که قبلا به هم متصل نبوده اند به مقدار زیادی افزایش دهد. هنگامیکه سلول به مرحله *diakinesis* پروفاز I می رسد اتصال رشته های دوک به کروموزومها انجام می شود و *chiasmata* ها با حرکت به سمت نوک کروموزومها از بین می روند. در نتیجه دو کروموزوم همولوگ فقط در نقاط انتهایی به یکدیگر متصل باقی می مانند.

متافاز I و آنافاز I:

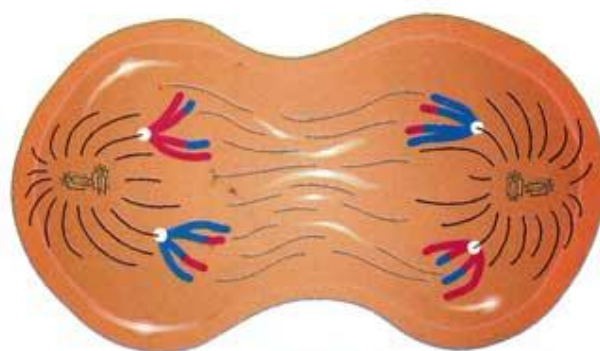
در متافاز I، کروموزومها به وسیله رشته های دوک به سمت صفحات متافازی (*metaphaseplate*) حرکت می کنند. در آنافاز I سانترومرهای همولوگ که هر یک به دو کروماتید خواهری متصلند، از یکدیگر جدا می شوند. (

شکل)





Metaphase I



Anaphase I

(متافاز و آنافاز میوز I. کروموزومهای مادری قرمز و کروموزومهای پدری آبی نمایش داده شده اند. $2n = 4$)

سانترومرها بر خلاف میتوز، تقسیم نمی شوند. بنابراین این تقسیم میوزی یک تقسیم کاهش

(*reductional division*) نامیده می شوند زیرا تعداد کروموزومها و سانترومرها را در هر سلول دختر به نصف عدد

دیپلوئیدی کاهش می دهد. هم اکنون در هر قطب سلول، از هر تتراد یک کروموزوم دو کروماتیدی که *dyad* نامیده

می شود وجود دارد. اکنون هدف اولیه میوز که عبارتست از توزیع برابر کروموزومهای همولوگ بین سلولهای دختری

به انجام رسیده است. اما چون در پایان میوز I هر کروموزوم دارای دو کروماتید خواهری می باشد، تقسیم دیگری

نیز لازم است تا تعداد کروماتیدهای هر کروموزوم به یک برسد.

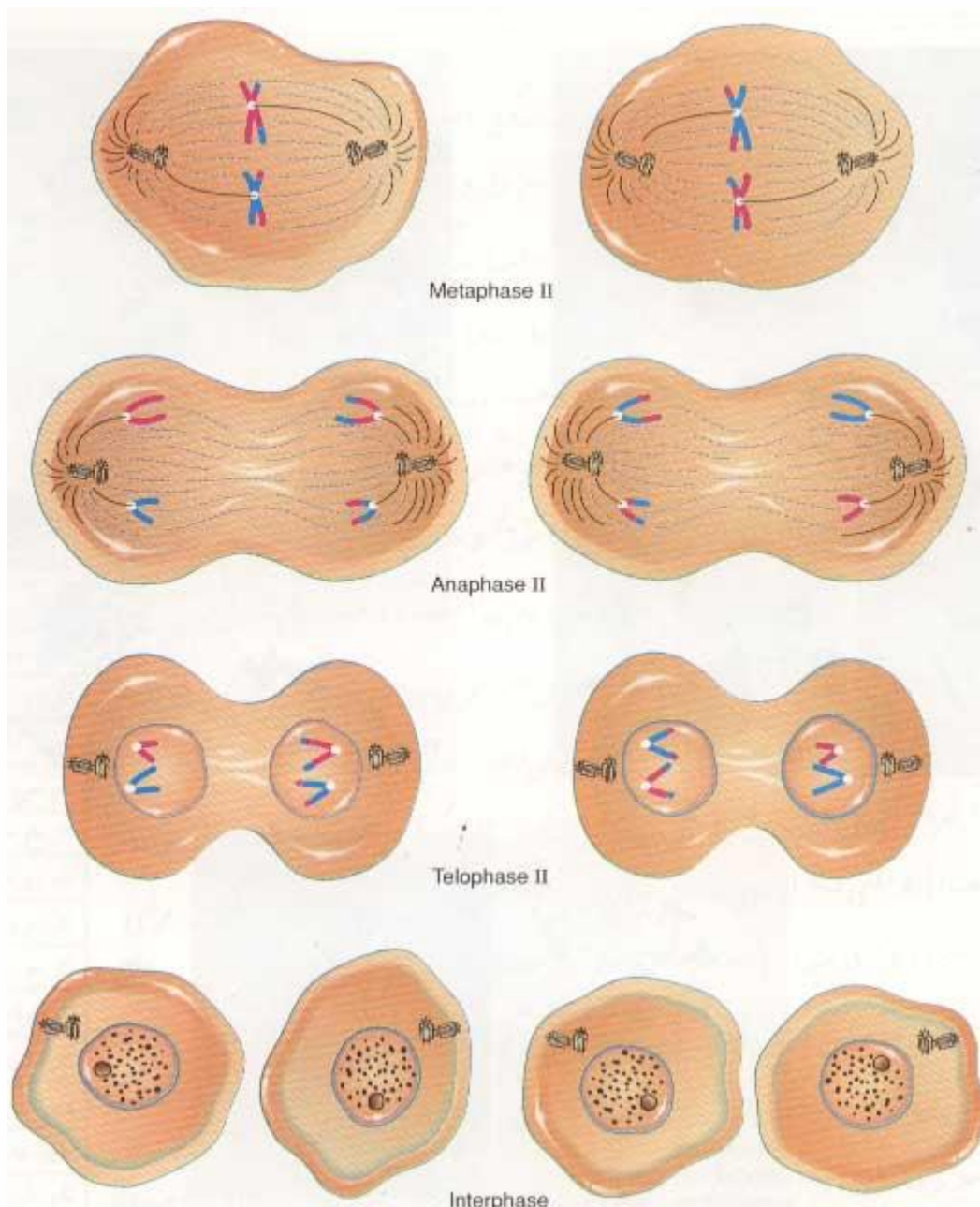
تلوفاز I و پروفاز II:

بسته به نوع موجود زنده تلوفاز I ممکن است از نظر زمانی کوتاه یا بلند باشد. در بعضی موجودات، تمام مراحل مورد انتظار اتفاق می افتد کروموزومها وارد حالت اینترفازی می شوند و سیتوکینز اتفاق می افتد. البته همانند سازی DNA (مضاعف شدن کروموزومها) در این اینترفاز کوتاه که *interkinesis* نامیده می شود انجام نمی شود. سپس پروفاز II شروع و میوز II انجام می شود. در سایر موجودات، کروموزومها در آخر آنافاز I با پرش از تلوفاز I، اینترفاز و پروفاز II تقریباً مستقیماً به متافاز II وارد می شوند.

میوز II:

بطور کلی، میوز II اساساً یک تقسیم میتوز است که در آن کروماتیدهای هر کروموزوم به سمت دو قطب مخالف سلول کشیده می شوند. به ازای هر سلول دیپلوئیدی که وارد میوز I می شود، نهایتاً 4 سلول دختر در تلوفاز II ساخته می شود. میوز II را یک *equational division* می نامند زیرا با اینکه مقدار ماده ژنتیکی را در سلولهای دختر کاهش می دهد ولی تعداد کروموزومها ثابت می ماند. (همانند میتوز) (شکل زیر)



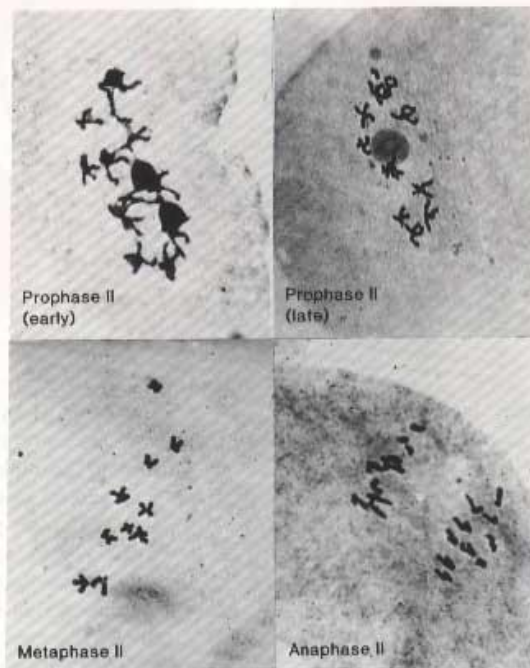
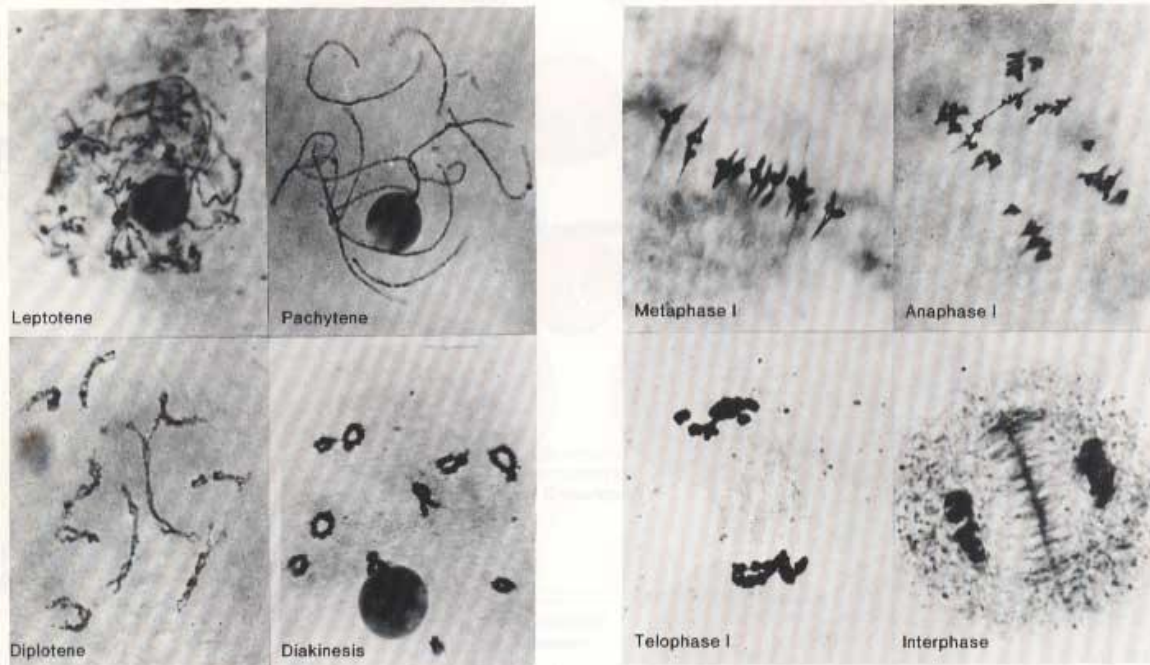


(میوز II. کروموزومهای مادری قرمز و کروموزومهای پدری آبی رنگ هستند. $2n = 4$)

توجه داشته باشید که گاهی اوقات ساده تر است رفتار سانترومری ها را به جای کروموزومها و کروماتیدها در

طی میوز در نظر بگیریم. میوز I کروموزومهای مادری و پدری را از هم جدا می کند (الزاما همه کروموزومهای مادری

یا پدری به یک سلول دختر وارد نمی شود) و میوز II کروماتیدهای خواهری را از هم جدا می کند. (شکل زیر)



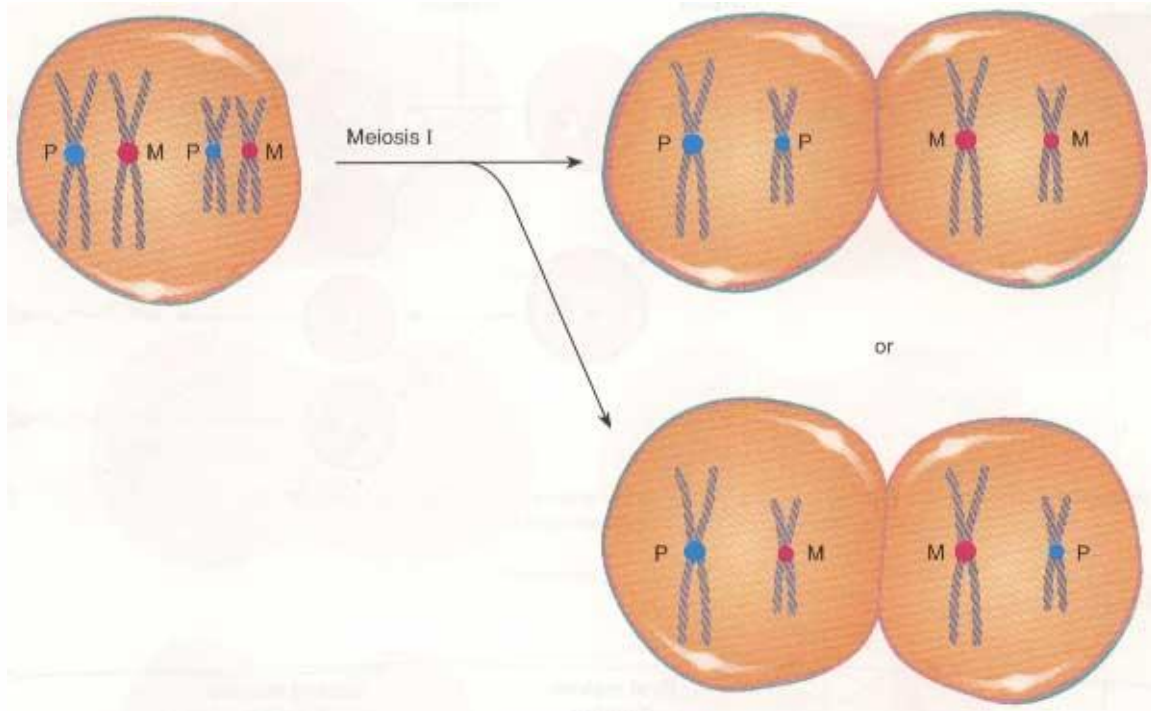
میوز در ذرت (zeamays)

اهمیت میوز:

میوز به دلایل متعددی اهمیت دارد. اولاً به خاطر اینکه تعداد کروموزومها طوری کاهش می یابد که هر یک از 4 سلول حاصل یک سری هاپلوئیدی کامل از کروموزومها را خواهند داشت. دوماً، به علت وقوع کراسنگ اور، فرصتی برای افزایش تنوع ترکیبهای آلی در گامتها ایجاد می شود زیرا به جای اینکه آلل های مادری همیشه با هم و آلل های پدری نیز همیشه با هم به ارث برسند، در هر نسل ترکیبات جدیدی از آللهای مادری و پدری می توانند بوجود آیند. البته ترکیبات جدیدی از آللهای می توانند بواسطه قرار گیری تصادفی کروموزوم های در کنار یکدیگر (در صفحات متافازی) نیز بوجود آیند. در نتیجه کروموزومهای مادری و پدری بطور تصادفی بین سلولهای دختر توزیع می شوند. (البته از هر جفت کروموزوم همولوگ به هر سلول دختر یک و فقط یک کروموزوم می رسد) فرایند تولید ترکیباتی جدید آلی، خواه با کراسنگ اور و خواه با توزیع مستقل کروموزومهای همولوگ، نو ترکیبی (*recombination*) نامیده می شود.

اگر فرض می کنیم که یک سلول دارای 10000 ژن باشد و هر ژن نیز دو آلل داشته باشد، 2^{10000} نوع گامت می تواند از آن سلول طی میوز ساخته شود، رفتار هر تتراد از الگوی قانون جدا شدن آللهای مندل پیروی می کند. در تشکیل گامت یا اسپور (میوز) عدد دیپلوئیدی کروموزومها به نصف کاهش می یابد. هر گامت فقط یک کروموزوم از هر جفت کروموزوم همولوگ دریافت می کند. این فرایند قانون جدا شدن آللهای مندل را توجیه می کند. قانون توزیع مستقل ژنها هم با رفتار کروموزومها در میوز توجیه می شود. در آنافاز I جهت حرکت کروموزومها در هر تتراد و مستقل از تتراد دیگر است. یعنی مثلاً اگر یک قطب سلول سانترومر پدری شماره 1 را دریافت کند، می تواند

سانترومری مادری شماره 2 یا سانترومر پدری شماره 2 را نیز دریافت کند و (شکل زیر)



(اهمیت میوز در قانون توزیع مستقل ژنها، P نشانه سانترومری های پدری و M نشانه سانترومری مادری است که به طور مستقل در

تترادهای مختلف از یکدیگر جدا می شوند)

آللهای یک ژن مستقل از آللهای سایر ژنها توزیع می شوند.

