

MEIOSE

Merkblatt zu den Botanischen Übungen

Von Herwig TEPPNER

2. Auflage

G r a z 1 9 7 8

Abteilung für die Ausbildung der Pharmazeuten in Systematischer Botanik und  
für Karyosystematik  
am Institut für Botanik der Universität Graz  
Holteigasse 6, A-8010 Graz

Bei den Eukaryota erfolgt die geschlechtliche Fortpflanzung über einen Befruchtungsvorgang, bei dem ein väterlicher und ein mütterlicher Kern - jeder mit einer bestimmten Chromosomenzahl - zum Zygotenkern verschmelzen; die Chromosomenzahl in der Zygote ist damit doppelt so hoch wie in den einzelnen Gameten. Wenn die Chromosomenzahl im Zuge der Generationenfolge nicht ad infinitum ansteigen soll, muß irgendwo im Entwicklungsgang ein Kompensationsmechanismus eingebaut sein, der die Chromosomenzahl wieder auf die Hälfte reduziert. Dieser Mechanismus ist in der Meiose (= Reifeteilung; "Reduktionsteilung") gegeben. Darüber hinaus ist die Meiose für Evolution und Anpassung entscheidend wichtig, da sich in ihr jene Vorgänge abspielen, welche die Rekombination des elterlichen Erbgutes erlauben. Reduktion der Chromosomenzahl und Rekombination machen das Wesen der Meiose aus; beide Vorgänge laufen in zwei Schritten ab.

Der meiotische Kernzyklus ist ein überaus komplizierter, von vielen Genen gesteuerter Vorgang; z.B. sind bei der Erbse bisher schon ca. 50 Gene ermittelt worden, die an der Steuerung des Meiose-Ablaufes beteiligt sind.

Die wichtigsten Vorgänge in den verschiedenen Meiosestadien sind - soweit sie zum Verständnis der Meiose bzw. des Strukturwandels der Chromosomen während des Formwechsels unbedingt nötig sind - im folgenden zusammengestellt.

### E r s t e r T e i l u n g s s c h r i t t

In der praemeiotischen Interphase werden  $G_1$ , S und  $G_2$  normal durchlaufen; die Struktur der Kerne unterscheidet sich nur wenig von Interphasekernen des mitotischen Kernzyklus.

#### P R O P H A S E I

Die Prophase des 1. Teilungsschrittes ist der längste und wichtigste Abschnitt der Meiose, der sich in die folgenden Stadien gliedern läßt.

Ob ein Zerstäubungsstadium durchlaufen wird, ist bisher kaum untersucht worden; lediglich für *Rhinanthus* wurde ein solches beschrieben.

#### L e p t o t ä n

Im Leptotän sind die Chromosomen als ein Knäuel extrem langgestreckter "Fäden" im Zellkern sichtbar. Die Chromosomen erscheinen im allgemeinen einfach, obwohl sie sicher aus 2 Chromatiden bestehen, da ja eine S-Periode vorausging. Im Längsverlauf der Chromosomen werden die Chromomeren erkennbar. Die Chromosomen sind zumindest an einem Ende mit ihren Telomeren der Kernmembran

angeheftet, homologe Chromosomen vielleicht an räumlich benachbarten Teilen der Kernmembran. Jedenfalls spielen sich jetzt die Vorgänge ab, die zum gegenseitigen "Erkennen" der homologen Chromosomen führen. Z.T. findet dieses "Ordnen" auch einen sichtbaren Ausdruck in bestimmten Konfigurationen der Chromosomen, die bis in das Zygotän und z.T. bis in das Pachytän andauern können. Es sind dies Synize (Chromosomen an einer Seite des Kernraumes zusammengeballt; kurz dauernd; strittig), polarisiertes Stadium bei div. Monokotylen (Chromosomen mit einem Ende dicht beieinander der Kernmembran angeheftet, mit dem anderen frei in den Kernraum ragend) und Bukettstadium (bei Tieren; Chromosomen mit beiden Enden auf der Seite, auf der das Centrosom liegt, der Kernmembran angeheftet und schleifenförmig in den Kernraum ragend; kann bis in das Pachytän andauern).

#### Z y g o t ä n (= S y n a p t ä n)

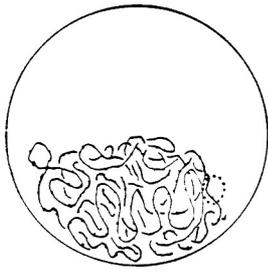
Die Paarung der homologen Chromosomen (Synapsis) entlang ihrer Länge zeichnet das Zygotän aus. Die Paarung geht von den Telomeren an den Chromosomenenden und wahrscheinlich auch anderen Stellen des Chromosoms aus und schreitet von diesen Startpunkten reißverschlußartig weiter. Elektronenmikroskopisch läßt sich die Ausbildung des synaptinemalen Komplexes zwischen den homologen Chromosomen verfolgen, jener Paarungsstruktur, die die homologen Chromosomen in einem bestimmten Abstand voneinander fest verbindet.

#### P a c h y t ä n

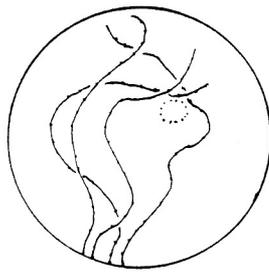
Ist die Synapsis abgeschlossen, d.h. der synaptinemale Komplex (= synaptonemaler K., synaptischer K.) fertig ausgebildet, so ist das Pachytän erreicht, ein stabiles, lange dauerndes Stadium. Der fertige S.K. ist eine mit den Telomeren der Kernmembran angeheftete, aus drei Elementen bestehende Struktur (Lateralelemente - 1, zentraler Zwischenraum - 2 und Zentralelement - 3). Durch den S.K. verbunden bilden in einem diploiden Organismus je zwei homologe Chromosomen (bildet jedes Chromosomenpaar) eine als Bivalent (Geminus) bezeichnete Doppelstruktur. Die Pachytän-Bivalente sind kürzer als die Leptotän-Chromosomen, bilden aber immer noch ein "Fadenknäuel" im Kernraum. Die Chromomeren sind deutlich und da entsprechende Abschnitte der gepaarten Chromosomen auf gleicher Höhe liegen, ergibt sich eine strickleiterartige Anordnung der Chromomeren. Jedes Chromosom des Bivalents erscheint einfach, der Spalt zwischen den Chromatiden ist noch nicht erkennbar. SAT-Chromosomen sind mit dem Nukleolus verbunden.

Im Pachytän erfolgen nun die Geschehnisse, deren Folgen im genetischen Experiment als Crossing over (Durchbrechung der Koppelungsgruppen) bzw. in den späteren Meiosestadien als Chiasmata in Erscheinung treten, nämlich die intrachromosomale Rekombination (= intergenische R.; erster Schritt der

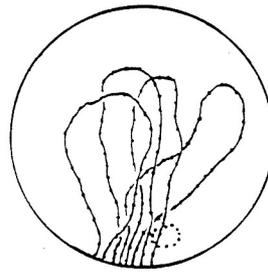
Erster Teilungsschritt



Synizese



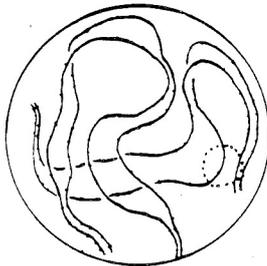
Polaris. Stadium  
Monokot.



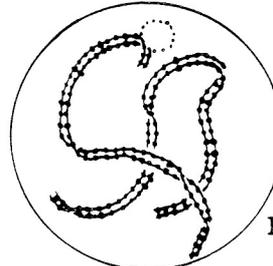
Bukettstadium



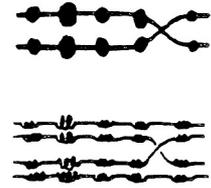
PROPHASE I  
Leptotän



Zygotän



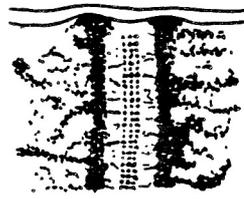
Pachytän



Pachytän-Bivalent  
mikr. Bild und  
Interpretation

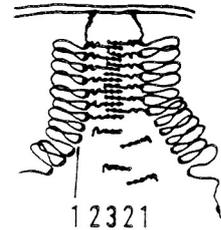


Der Kernmembran  
angeheftetes  
Ende eines Chromosoms  
im Leptotän (ELMI)



12321

Teil eines Längsschnittes durch den S.K.



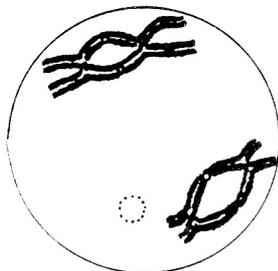
12321

Interpretation und  
Zustandekommen

ELMI - Bild



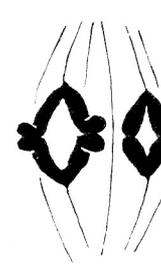
PROPHASE I  
Diplotän



Diakinese



PROMETAPHASE I



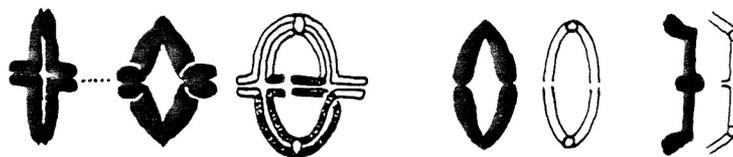
METAPHASE I



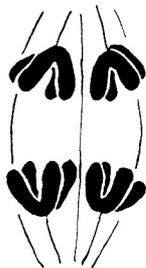
Bivalent  
mit Centromeren  
u. Spindelfasern



Schema eines  
Diplotän-Bivalents



Gestalt von Metaphase-Bivalenten  
und deren Interpretation



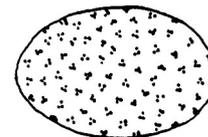
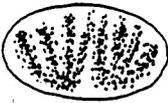
ANAPHASE I



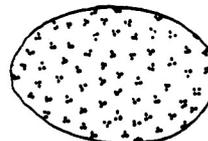
Bivalent-Hälften mit Centromeren und Spindelfasern



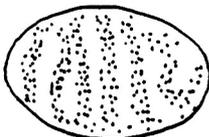
TELOPHASE I



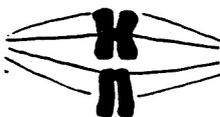
INTERKINESE



Zweiter Teilungsschritt



PROPHASE II



METAPHASE II



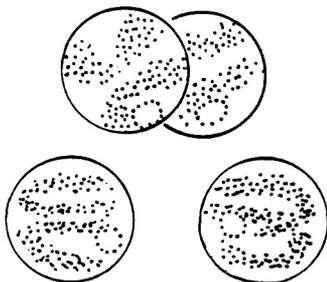
ANAPHASE II



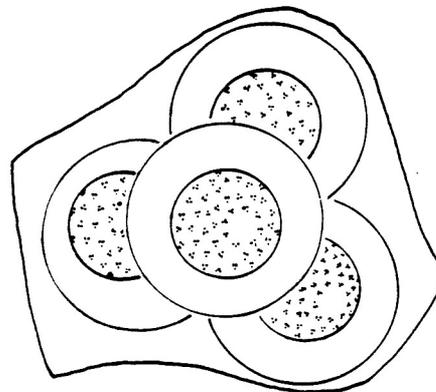
Meta II-Chromosom mit Centromeren und Spindelfasern



Ana II-Chromosomen (Chromatiden) mit Centromeren und Spindelfasern



TELOPHASE II



4 Pollenzellen (Tetrade) in einer PMZ

Rekombination). Das Prinzip der intrachromosomalen Rekombination besteht darin, daß innerhalb eines Bivalentes an bestimmten Stellen zu beiden Seiten des S.K. in je einer Chromatide Brüche erfolgen und die Bruchstellen wechselweise wieder zusammengefügt werden. An eine Chromatide eines von der väterlichen Keimzelle abstammenden Chromosoms wird ein Stück einer Chromatide des von der mütterlichen Keimzelle abstammenden Chromosoms angefügt und umgekehrt. Zwischen den neu zusammengefügten Chromatiden entsteht ein Überkreuzungspunkt (Haftpunkt oder Chiasma), der allerdings nur bei günstigen Objekten schon im Pachytän erkennbar ist.

Die für die PMZ so bezeichnende, auffällige Kallosewand ist zu Beginn der ersten meiotischen Prophase noch sehr dünn, ist aber im Pachytän schon so dick, daß sie deutlich hervortritt.

#### D i p l o t ä n

Mit dem Ende des Pachytäns gehen in den Bivalenten zwei deutlich sichtbare Veränderungen einher: 1.) Die Homologen eines Bivalentes beginnen sich zu trennen (der S.K. wird abgebaut) und 2.) Der Spalt zwischen den Chromatiden eines Chromosoms wird sichtbar (1 Bivalent = 2 Chromosomen = 4 Chromatiden). Beide Vorgänge werden von einer starken, bis zur Metaphase fortschreitenden Kondensation (Verkürzung) der Chromosomen begleitet.

Die Homologentrennung ist jedoch nicht vollkommen, denn an den Haftpunkten (den Chiasmata; eines oder mehrere je Bivalent) bleibt der Zusammenhalt der beiden Chromosomen eines Bivalentes noch über längere Zeit bestehen. Die Chiasmata können an Chromosomenenden (terminal) oder irgendwo in deren Längsverlauf (interstitiell) angelegt werden. Interstitielle Chiasmata können während des Diplotäns und der folgenden Stadien an die Chromosomenenden "verschoben" (terminalisiert) werden, wobei sich auch die Zahl der Chiasmata verringern kann. Die Chiasmata müssen daher in den Stadien nach dem Pachytän nicht unbedingt den Ort eines Austauschvorganges anzeigen.

Vielfach zeigen die Chromosomen im Diplotän vorübergehend ein "fransiges" Aussehen (diffuses Diplotän).

#### D i a k i n e s e

In der Diakinese sind die weiter verkürzten Bivalente (mit event. weiter terminalisierten Chiasmata) im Kernraum, v.a. an dessen Peripherie verteilt. SAT-Chromosomen lösen sich vom Nukleolus.

### P R O M E T A P H A S E I

Das Übergangsstadium zwischen Prophase und Metaphase wird teilweise als eigene Phase unterschieden. Der Nukleolus löst sich meist auf oder wird in das Plasma ausgestoßen. Die Kernmembran zerfällt, die Kernspindel wird gebildet und das Einordnen der Bivalente in die Äquatorebene beginnt.

### M E T A P H A S E I

Die Kernmembran ist aufgelöst, die Spindel ist ausgebildet und die Bivalente sind - an Spindelfasern angeheftet - in der Äquatorebene eingeordnet. Die Chiasmata der Bivalente liegen in der Äquatorebene; die Centromeren der beiden das Bivalent bildenden Chromosomen (die Centromeren der beiden Chromatiden eines Chromosoms liegen nebeneinander und sind gleich orientiert, funktionieren also wie eine Einheit) weisen zu entgegengesetzten Polen. Der Abstand zwischen den beiden Centromeren hängt von der Lage der proximalen Chiasmata ab. Ein Bivalent ist gewissermaßen durch die an den Centromeren ansetzenden, und in entgegengesetzte Richtung ziehenden Spindelfasern zwischen den Polen eingespannt. Bei sogenannten chiasmatischen Meiosen (und das ist bei der Mehrzahl der Organismen der Fall) ist die Ausbildung wenigstens eines Chiasmas pro Bivalent die Voraussetzung für die Einordnung in die Äquatorebene und damit in der Folge für die geordnete, regelmäßige Verteilung der Chromosomen an die Tochterkerne. Unterbleiben Paarung und Chiasmabildung bzw. sind Chromosomen nur einfach vorhanden, gehen sie als sog. Univalente in die Meta I, werden unregelmäßig verteilt oder können verloren gehen.

Welches der beiden Centromeren eines Bivalents, das des vom Vater abstammenden, oder das des von der Mutter abstammenden Chromosoms zum einen, welches zum anderen Spindelpol weist, wird von Zufallsgesetzen bestimmt, wobei die einzelnen Bivalente unabhängig voneinander orientiert werden; von den Bivalenten eines Kernes werden daher einige mit dem "väterlichen" andere mit dem "mütterlichen" Chromosom zu dem jeweiligen Spindelpol hin orientiert sein. Manche Pflanzen haben Mechanismen entwickelt, die der Zufallsverteilung entgegenwirken.

Die Gestalt der Bivalente hängt wesentlich von folgenden Punkten ab: Morphologie der Chromosomen, insbesondere Lage des Centromers; Zahl und Lage der Chiasmata (u.a. von genetischen Faktoren und Chromosomengröße abhängig); eventuelle Terminalisation. Die Häufigkeit und die Lage der

Chiasmata sind ein Maß für die Intensität der Austauschvorgänge im Pachytän; diese Chiasmatafrequenz kann zahlenmäßig erfaßt und pro Chromosom oder pro Kern für ein bestimmtes Meiosestadium angegeben werden. Aus der beigegebenen Schemazeichnung würden sich folgende Werte ergeben:

Zahl der Chiasmata, davon terminalisiert			
2/0	2/0	4/0	Diakinese
2/0	2/2	4/2	Metaphase I
Chiasmata pro Chromosom		pro Kern	

### A N A P H A S E I

Die homologen Chromosomen trennen sich durch Lösen der Chiasmata; dies wird durch ein Klaffen der Chromatiden erleichtert, welches zugleich den Anaphase I-Chromosomen die charakteristische Gestalt gibt. Im Zuge der Anaphasebewegung werden die Chromosomen, mit den Centromeren voraus, an die Spindelpole gezogen. An jeden Pol gelangt die haploide Anzahl ganzer, aus 2 Chromatiden bestehender Chromosomen.

Damit werden in der Anaphase zwei wesentliche Punkte vollzogen. Dadurch, daß ganze Chromosomen zu den Polen gelangen, erfolgt der erste Schritt der Reduktion der Chromosomenzahl. Durch die zufallsgemäße Orientierung der Bivalente in der Meta I gelangen an jeden Pol "väterliche" und "mütterliche" Chromosomen. Dies ist der zweite Schritt des Rekombinationsgeschehens (interchromosomale Rekombination).

### T E L O P H A S E I

Die Kernmembran bildet sich wieder aus und die Chromosomen beginnen sich aufzulockern (zu entschrauben).

### I N T E R K I N E S E

Die Chromosomen lockern sich weiter auf, wobei jedoch Dauer und Grad der Auflockerung sehr verschieden sind. In manchen Fällen kommt es sogar nur zu einer Umordnung der Chromosomen (ohne Entschraubung). Im Falle von

stärker entschraubten Chromosomen sieht die Interkinese einer kurzen Interphase sehr ähnlich, unterscheidet sich von dieser jedoch prinzipiell durch das Fehlen einer S-Periode: In der Interkinese wird die DNS nicht verdoppelt.

## Z w e i t e r   T e i l u n g s s c h r i t t

Der zweite Teilungsschritt ähnelt insoferne einer Mitose, als jetzt ebenfalls Chromatiden getrennt werden, ist aber von dieser u.a. durch die in der Meta II schon weit getrennten Chromatiden verschieden.

### P R O P H A S E   I I

Die Chromosomen kondensieren erneut sehr stark und schließlich werden (PROMETAPHASE II) die Kernmembran aufgelöst und die Spindel ausgebildet.

### M E T A P H A S E   I I

In den beiden Kernen einer PMZ läuft der 2. Teilungsschritt synchron ab, beide treten daher gleichzeitig in die Meta II ein. Die beiden Spindeln stehen häufig gekreuzt zueinander. Die Chromosomen werden mit den Centromeren in der Äquatorebene eingeordnet. Die Centromeren der beiden Chromatiden eines Chromosoms stehen einander gegenüber, sie sind funktionell getrennt.

### A N A P H A S E   I I

Die in der Meta II im Centromerbereich noch zusammenhängenden Chromosomen werden geteilt, die beiden Chromatiden eines Chromosoms werden an entgegengesetzte Spindelpole transportiert. Dies bedeutet den zweiten Schritt der Reduktion der Chromosomenzahl, denn damit wird die Voraussetzung für eine neue  $G_1$ -Phase (unverdoppelte Chromosomen!) geschaffen.

### T E L O P H A S E   I I

Um jeden der vier entstandenen Kerne bildet sich die Kernmembran, die Chromosomen entschrauben sich, der Nukleolus wird neu gebildet etc.: es vollzieht sich der Übergang zu  $G_1$ .

Das Ergebnis der Meiose sind somit 4 haploide Kerne (mit haploider Zahl von Chromatiden), die in genetischer Hinsicht vom Kern der Ausgangszelle verschieden sind.

Der geschilderte Meiose-Ablauf gilt für Charophyceae s.l. und Cormobionta, doch auch unter diesen kommen Abweichungen vom angegebenen Schema vor.

Wandbildung in PMZ

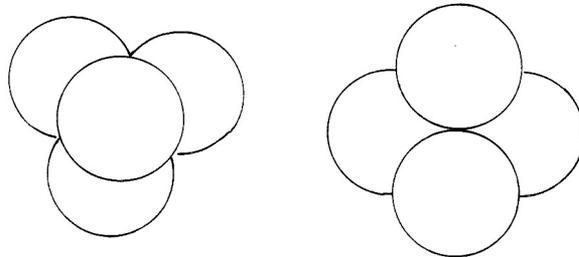
Im Falle der PMZ entstehen vier Pollenzellen, wobei die Zellwände simultan oder sukzedan gebildet werden können.

Simultane Wandbildung: alle Zellwände werden gleichzeitig in der Telophase II angelegt (Großteil der Dikotylen).

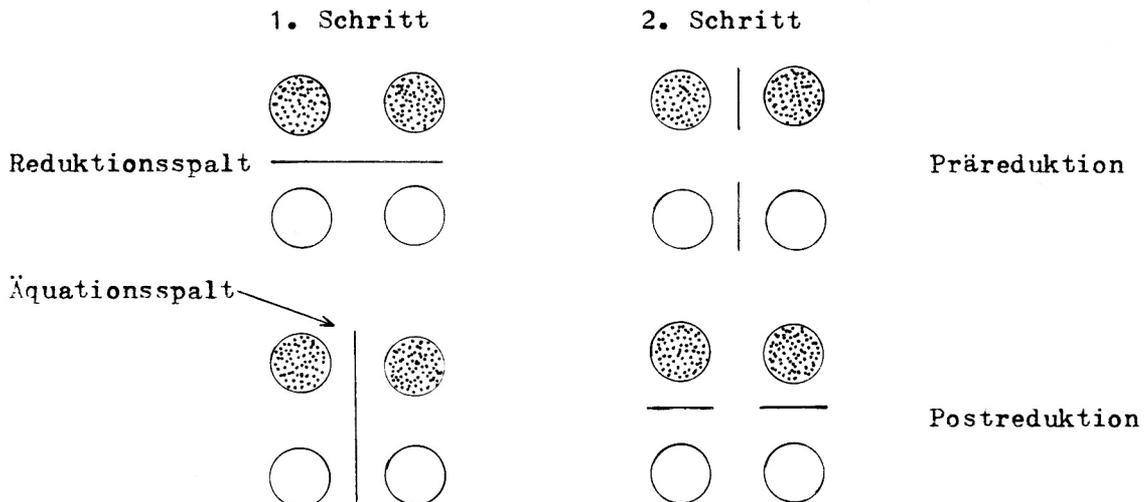
Sukzedane Wandbildung: In der Telophase I wird die erste Querwand durch die PMZ angelegt, in der Telophase II folgen die weiteren (Großteil der Monokotylen).

Anordnung der Pollenkörner in der Tetrade

Meist nehmen die PK die Ecken eines Tetraeders ein, wobei sich je nach Blickrichtung verschiedene Ansichten ergeben. Steht das Tetraeder auf einer Fläche, so liegt ein PK oben und die drei übrigen befinden sich darunter in einer Ebene; steht es jedoch auf einer Kante, so liegen zwei PK oben und die beiden übrigen - gekreuzt dazu - darunter. Die beiden Blickrichtungen auf die Tetrade werden z.T. im Schrifttum fälschlich als verschiedene Tetradentypen einander gegenübergestellt.



Präreduktion und Postreduktion



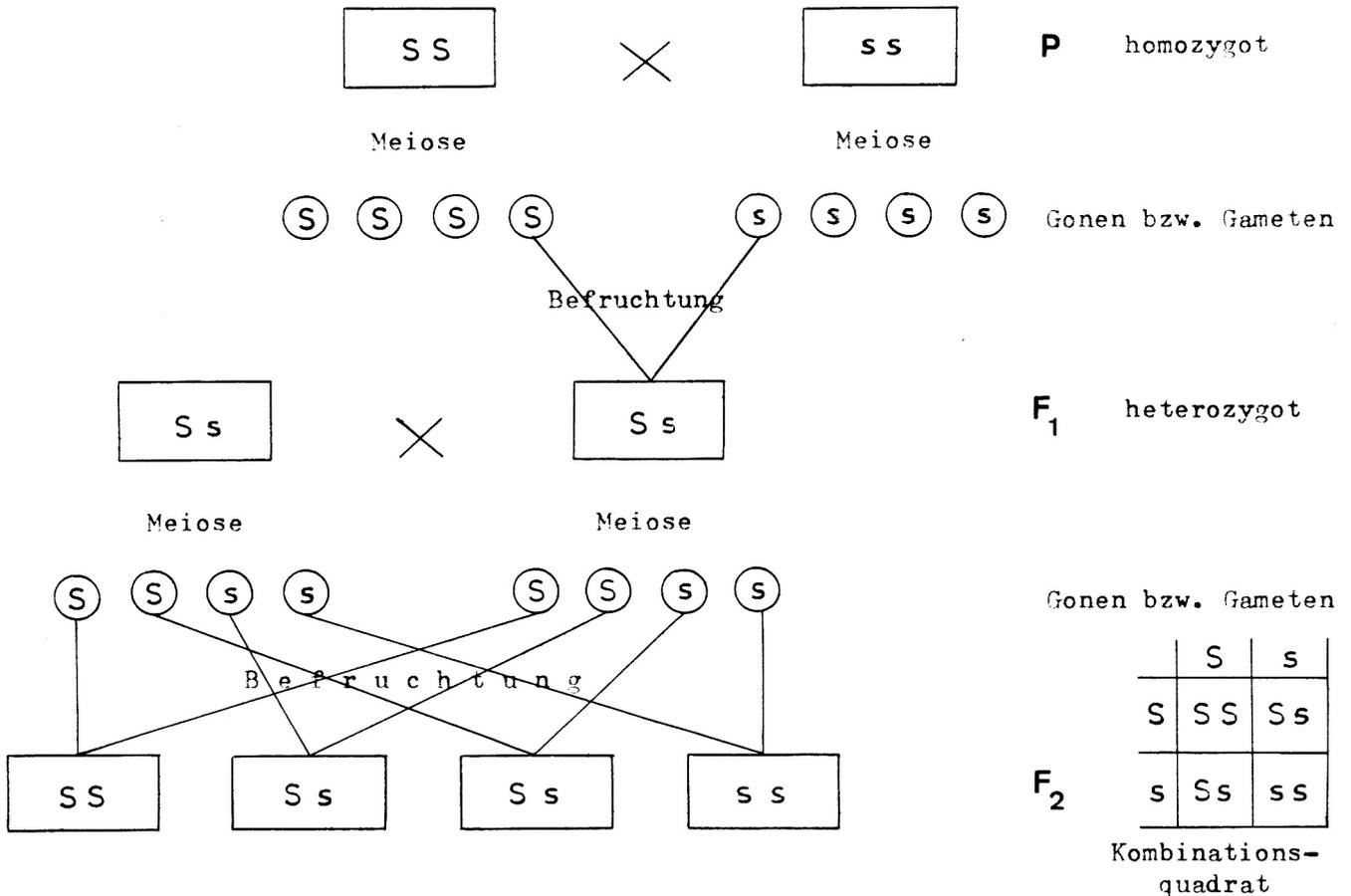
Werden im ersten Teilungsschritt die homologen Chromosomen getrennt, und im zweiten deren Schwesterchromatiden, so spricht man von Präreduktion, im umgekehrten Falle von Postreduktion. Sind distinkte, lokalisierte Centromeren vorhanden, werden diese - und mit ihnen auch die angrenzenden Chromosomenabschnitte (zwischen dem Centromer und dem nächsten (proximalen) Chiasma) - stets präreduziert. Über Prä- und Postreduktion der Abschnitte distal der proximalen Chiasmata entscheiden Zahl und Lage eventueller weiterer Chiasmata.

Mendelsche Regeln

Die bekannten Mendelschen Vererbungsregeln, die unter drei Voraussetzungen (diploide Organismen; wenn mehrere Gene betrachtet werden, müssen diese in verschiedenen Chromosomen liegen; zufallsgemäße Orientierung der Bivalente in der Meta I) uneingeschränkt gelten, stehen in engem Zusammenhang mit dem Meiosegeschehen: Einmal mit der Aufteilung der Chromosomen bzw. Chromatiden in Ana I und Ana II (Spaltungsregel), zum anderen mit der interchromosomalen Rekombination (Unabhängigkeitsregel).

1.) Uniformitätsregel: Die  $F_1$  reinerbiger Eltern ist einheitlich (im Monohybridfall intermediär oder bei dominantem Erbgang einem Elternteil gleichend).

2.) Spaltungsregel: Nach Selbstung oder Kreuzung innerhalb der  $F_1$  spalten



die Merkmale in der  $F_2$  auf, und zwar im Monohybridfall im Verhältnis 1:2:1 (genotypisch und bei intermediärem Erbgang auch phänotypisch) oder 3:1 (phänotypisch bei dominantem Erbgang).

3.) Unabhängigkeitsregel: Merkmale werden unabhängig voneinander vererbt und sind frei kombinierbar.

1.) und 2.) gelten für Merkmalspaare (zwei verschiedene Ausbildungsformen eines Merkmals / zwei Allele eines Gens), 3.) betrifft verschiedene Merkmale (Gene).

Ein Chromosom entspricht einer Koppelungsgruppe, die in ihr enthaltenen Gene können gemeinsam (gekoppelt) vererbt werden, da ja in der Meiose ganze Chromosomen verteilt werden. Voraussetzung für eine Koppelung von Genen ist jedoch nicht nur, daß sie im selben Chromosom liegen, sondern weiters, daß sie genügend nahe beisammen liegen, um nicht zu oft durch die intrachromosomale Rekombination getrennt zu werden. Mendel hat eine Koppelung von Genen nicht gefunden, da er - zufällig - keine Kreuzung durchführte, die Koppelung hätte zeigen können.

#### Hinweise auf weiterführende Lehrveranstaltungen

Mitose und Meiose gehören zu den zentralen biologischen Vorgängen. Karyologische Untersuchungen zählen zu den wichtigsten Methoden systematischer Forschung, insbesondere bei Samenpflanzen. Es werden daher auch weiterführende Lehrveranstaltungen in Form von Vorlesungen, die mit Übungen kombiniert sind, abgehalten. Es sind dies:

Einführung in die Karyologie I (Interphasekerne, Mitose, Meiose)

Einführung in die Karyologie II: Polyploidie und andere Veränderungen der Chromosomenzahl

Vergleichende Karyologie der Pflanzen

Studierende mit der Absicht, über ein karyologisches Thema bzw. über Samenpflanzen eine Diplomarbeit ("Hausarbeit") oder Dissertation zu schreiben, mögen rechtzeitig diese Lehrveranstaltungen besuchen.