

A FORMAÇÃO DOS GAMETAS PELA MEIOSE

RICARDO SCHER

META

Apresentar os principais eventos observados nas células germinativas durante a formação dos gametas.

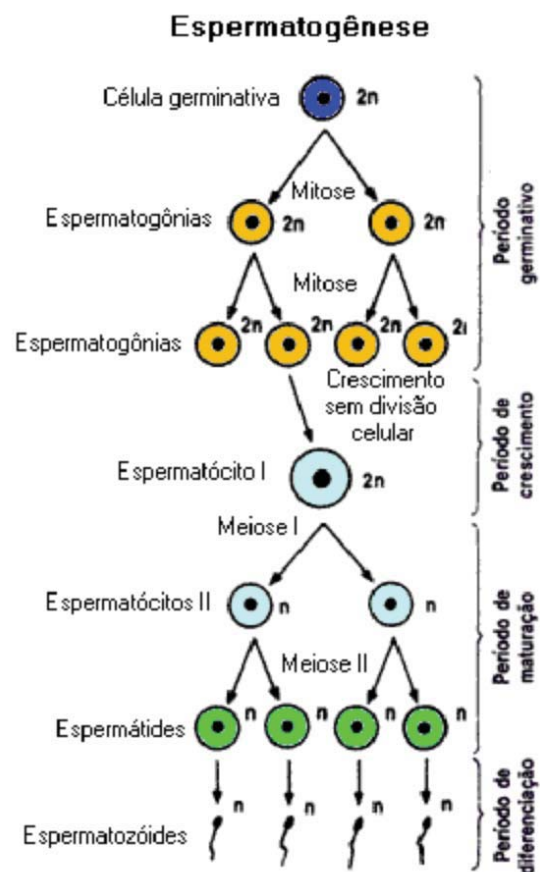
OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

- conhecer as modificações sofridas pelas células germinativas durante a formação dos gametas;
- reconhecer os principais eventos nucleares e citosólicos que caracterizam cada uma das etapas da meiose;
- entender como, por meio da meiose, uma célula germinativa dá origem a quatro outras células contendo a metade do material genético;
- reconhecer o papel do pareamento dos cromossomos homólogos para o sucesso da divisão meiótica;
- reconhecer as principais diferenças observadas no processo de divisão das células somáticas e germinativas.

PRÉ-REQUISITOS

Para atingir os objetivos propostos, o aluno deverá rever os mecanismos de reprodução sexuada dos animais e vegetais além de ter assimilado bem o conteúdo da Aula 8.



A espermatogênese é o processo de formação e desenvolvimento dos espermatozoides, onde mostra a meiose na espécie humana.

(Fonte: <http://www.sobiologia.com.br>)

INTRODUÇÃO

Gêmeos Univitelinos

São formados quando um único ovócito, fecundado por um único espermatozóide, dá origem a um zigoto que logo sofre uma divisão e passa a se desenvolver como dois fetos.

Na aula anterior você aprendeu que as células somáticas dos organismos eucariotos se proliferam por meio da mitose. Você viu também que por este processo uma célula dá origem a duas outras células com o mesmo conteúdo genético que a original. Nesta aula você verá que estes mesmos organismos eucariotos, essencialmente aqueles que se reproduzem sexualmente, possuem uma linhagem de células germinativas que sofrem outro tipo de divisão, a **meiose**. Neste tipo de divisão, uma célula origina não duas, mas quatro células filhas, cada uma delas portando a metade do número de cromossomos que a célula original. Esta redução no número de cromossomos é importante pelo fato de que estas células irão se diferenciar em gametas masculino e feminino, os quais, no momento da fecundação, irão se fundir em uma única célula ovo. Esta célula ovo dará origem a um zigoto que recebeu um conjunto de cromossomos de origem materna e outro de origem paterna, permanecendo assim com o mesmo número de cromossomos da espécie. Nesta aula você saberá quais os eventos que dirigem a redução do número de cromossomos na meiose e verá que devido a um fenômeno exclusivo da meiose, a permuta genética, cada gameta gerado é geneticamente diferente dos demais. Isto explica porque não existem dois indivíduos produzidos por reprodução sexuada, idênticos entre si, com exceção dos **gêmeos univitelinos**.



(Fonte: <http://www.brasilecola.com>)

A REPRODUÇÃO SEXUADA NOS EUCARIOTOS

Na reprodução assexuada um único indivíduo passa cópias de todos os seus genes aos seus descendentes. Neste caso, o genoma destes descendentes é virtualmente idêntico ao do organismo parental. Muitos eucariotos unicelulares como protozoários, algas e fungos, se reproduzem assexuadamente através da divisão celular simples ou fissão binária, (figura 09-01). Outros, pluricelulares, também podem se reproduzir assexuadamente pelo processo de brotamento. Nos dois casos, os organismos gerados são clones dos parentais.

Por outro lado, uma grande variação genética é resultante da reprodução sexuada, uma vez que conta com a participação de dois organismos parentais. Neste caso, por apresentarem combinações únicas de genes herdados de seus dois progenitores, os filhos são geneticamente distintos entre si e também de seus pais.

Isto é possível porque a reprodução sexuada se dá por meio da participação dos gametas ou células sexuais que nos animais são os espermatozoides e os ovócitos (ou oócitos), (figura 09-02). Estas células são geradas por meiose e por isso apresentam a metade do número de cromossomos que as demais células do organismo, as células somáticas. A fusão de um gameta masculino a um feminino pelo fenômeno da fecundação dá origem a um zigoto ou célula-ovo que se divide por mitoses sucessivas até formar um indivíduo multicelular carregando o número típico de cromossomos da espécie.

Para que se torne mais fácil a sua compreensão deste assunto, iremos primeiro apresentar alguns conceitos importantes que serão utilizados com frequência no decorrer desta aula. Tais conceitos dizem respeito principalmente a organização dos cromossomos nas células somáticas e nos gametas. Para simplificar a exposição do conteúdo, vamos utilizar como exemplo as células humanas. Como você já deve saber, nos seres humanos, cada célula do corpo (célula somática) apresenta seu material genético nuclear distribuído em 46 cromossomos enquanto que nos gametas esse número está reduzido a metade, ou seja, 23 cromossomos. Como você acabou de ver, as células somáticas são originadas de uma célula-ovo que por sua vez formou-se pela fusão de dois gametas. Se considerarmos então que cada gameta humano tem um conjunto de 23 cromossomos, o zigoto formado quando o óvulo é fecundado

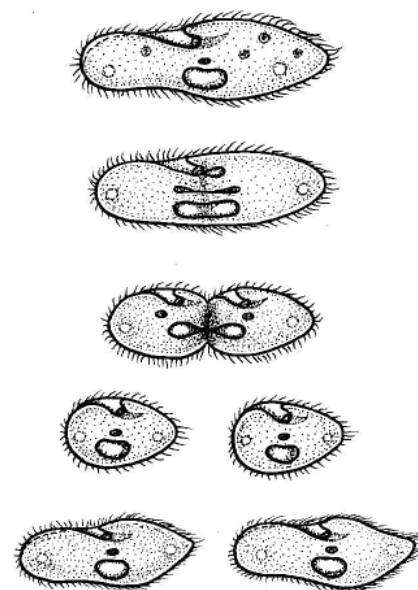


Figura 09-01 - Protozoário ciliado paramécio se reproduz por divisão binária. (Fonte: <http://sciences.aum.edu>)

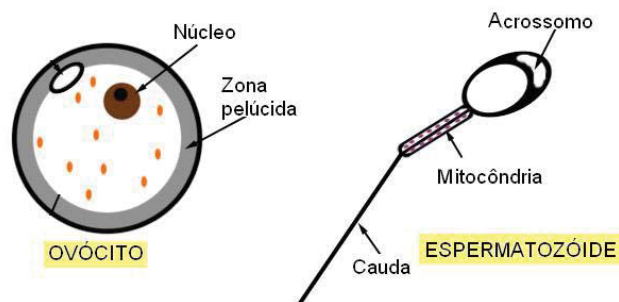


Figura 09-02 - Desenho esquemático dos gametas feminino (ovócito) e masculino (espermatozoide) de mamíferos (Fonte: <http://scienceaid.co.uk>)

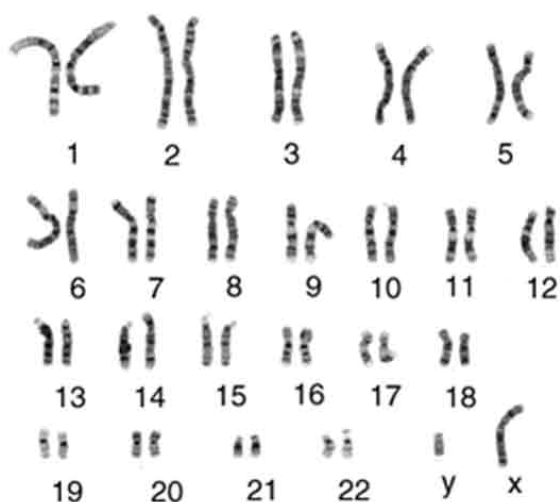


Figura 09-03 - Cariótipo humano de um indivíduo do sexo masculino mostrando os 46 cromossomos típicos da espécie humana organizados em 23 pares, sendo 22 pares autossômicos e um par sexual, neste caso representado pelos cromossomos X e Y. (Fonte: <http://www.biotechnologyonline.gov.au>)

pelo espermatozóide terá dois conjuntos de 23 cromossomos, certo? Neste caso, dizemos que as células somáticas humanas são diploides e podemos nos referir a elas como tendo $2n=46$ cromossomos, o que quer dizer que elas apresentam 46 cromossomos totais distribuídos em dois grupos de 23 cromossomos cada, (figura 09-03). Usando o mesmo raciocínio, classificamos os gametas como células haploides, uma vez que os mesmos apresentam um único lote de cromossomos. No caso dos gametas humanos, nos referimos a eles como tendo $n=23$.

Os membros destes pares são denominados cromossomos homólogos e são morfológicamente idênticos entre si (com exceção dos sexuais X e Y no homem), (figura 09-03). Sendo assim, você deve ter concluído que em uma célula somática humana existem 23 pares de cromossomos homólogos.

Nos organismos diploides, os dois conjuntos de cromossomos são muito parecidos entre si, de modo que, se compararmos os 23 membros de cada conjunto veremos que eles se encontram pareados.

É importante que você tenha compreendido estes conceitos já que no decorrer desta aula eles serão importantes para você entender o comportamento dos cromossomos ao longo da meiose.

A MEIOSE É UMA DIVISÃO REDUCIONAL

Você aprendeu na aula anterior que na mitose uma célula se divide em duas, cada uma destas contendo a mesma quantidade de material genético que a célula original. Aprendeu ainda que, para que isso seja possível, é necessário que este material genético seja duplicado antes da divisão. Este é um raciocínio matemático lógico. Segundo os conceitos que você acabou de aprender, a meiose gera células com a metade do conteúdo genético da célula original. Sendo assim, pode estar passando

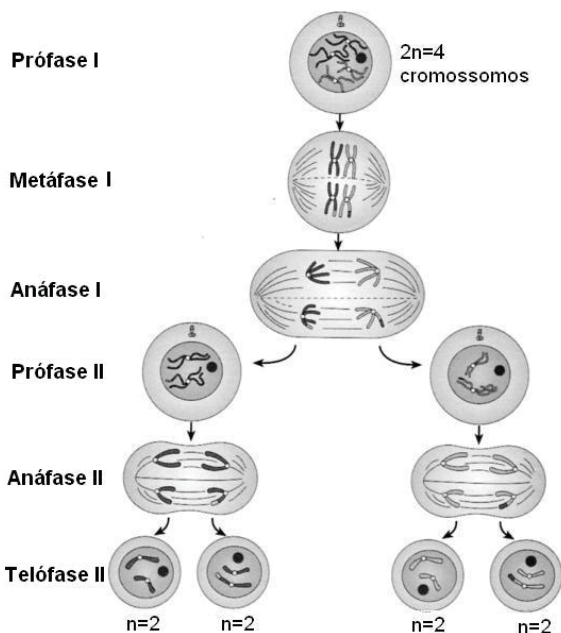


Figura 09 -04 - Diagrama do processo de divisão meiôtica na qual uma célula diplóide ($2n=4$ cromossomos) se divide em quatro células filhas haplóides ($n=2$ cromossomos). Para fins de simplificação, neste diagrama a metáfase II foi omitida. (Fonte: <http://www.esec-odivelas.rcts.pt>)

pela sua cabeça que não há a necessidade da duplicação do DNA no ciclo meiótico, certo? Errado! Este raciocínio estaria correto se a meiose originasse duas células, assim como a mitose. Aí teríamos os $2n$ de uma célula diploide sendo dividido para duas células haploides, ficando um n para cada uma delas. Mas o que ocorre na meiose é a divisão de uma célula diploide ($2n$) em quatro células haploides ($n+n+n+n$), (figura 09-04). Portanto, do mesmo modo que na mitose, antes que a divisão meiótica ocorra, o conteúdo de DNA nuclear da célula original deve ser duplicado. Acontece que, ao contrário do ciclo celular mitótico que apresenta uma etapa de duplicação do DNA seguida de uma única divisão celular, no ciclo meiótico, após a duplicação do DNA na fase S, seguem-se duas divisões sucessivas, denominadas meiose I e meiose II.

Assim como a mitose, a meiose é um processo contínuo cujas características permitem que suas etapas também sejam classificadas em prófase, metáfase, anáfase e telófase. Porém, uma vez que o ciclo meiótico compreende duas divisões sucessivas, teremos na primeira divisão: prófase I, metáfase I, anáfase I e telófase I e na segunda divisão: prófase II, metáfase II, anáfase II e telófase II, (figura 09-04).

No ciclo meiótico, a meiose propriamente dita inicia-se após uma intérfase que, embora possa ser muito mais longa, é muito semelhante àquela que antecede a mitose. Uma vez que na aula anterior abordamos os detalhes desta etapa comum aos dois tipos de ciclo celular, nesta aula iremos nos deter a explorar somente os eventos observados durante as duas divisões do ciclo meiótico.

AS FASES DA MEIOSE

Prófase I

Esta é a fase mais longa da meiose visto que durante sua progressão os cromossomos homólogos se organizam aos pares e trocam segmentos entre si. Em comparação com a prófase mitótica, a prófase I da meiose é muito mais complexa, apresentando-se rica em eventos moleculares, o que levou os cientistas a dividi-la em cinco subfases: leptóteno, zigóteno, paquíteno, diplóteno e diacinese. Estas subfases estão representadas na (figura 09-05) a qual irá ilustrar a descrição a seguir e, portanto, deverá ser consultada

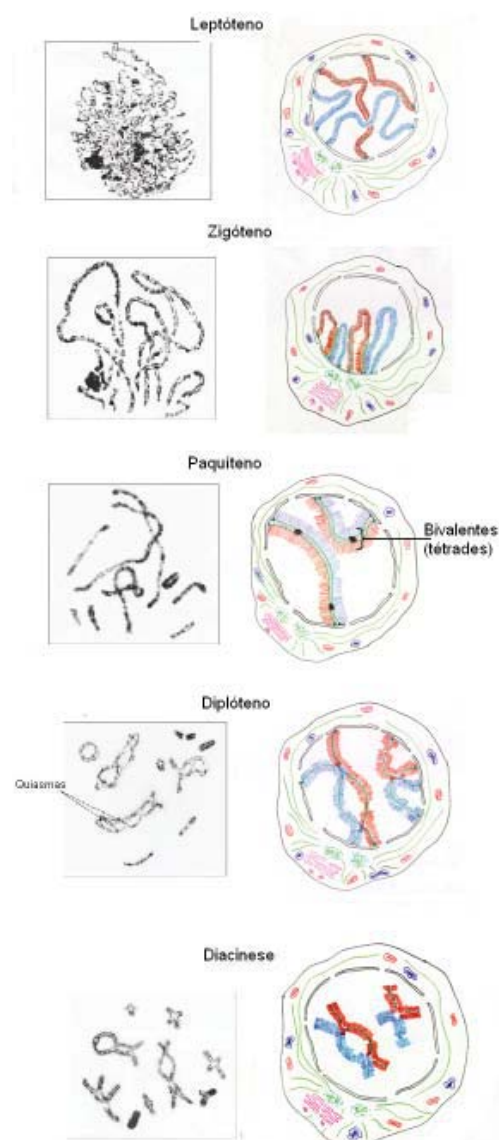


Figura 09-05 - A prófase I meiótica. À esquerda são apresentadas fotomicrografias das subfases da prófase I em célula vegetal e à direita desenhos esquemáticos destas subfases. (Fonte: <http://www.mun.ca>)

durante esta etapa do seu estudo.

No início da prófase meiótica, os cromossomos, apesar de já se apresentarem duplos, ou seja, com duas cromátides, aparecem como filamentos longos e delgados. Por isso a primeira parte da prófase I é denominada leptóteno (do grego leptós, delgado, e nêma, filamento). Nesta etapa, a maioria dos cromossomos se curva e suas duas extremidades (os telômeros) se associam ao envelope nuclear cuja natureza fluida da membrana permite a aproximação dos cromossomos homólogos e seu posterior pareamento.

É exatamente o emparelhamento longitudinal dos cromossomos homólogos que caracteriza a subfase seguinte da prófase I, o zigóteno (do grego zygón, parêla). O pareamento dos cromossomos homólogos, também conhecido como sinapse, é um processo muito exato e preciso, pois ocorre ponto por ponto ao longo de toda a extensão dos homólogos.

A precisão deste emparelhamento depende da formação de uma massa protéica entre os homólogos denominada complexo sinaptonêmico. Este se organiza em três camadas ou folhetos: dois laterais e um central. Cada uma das camadas laterais se associa diretamente às cromátides homólogas dos dois cromossomos enquanto que o folheto central encontra-se interligado aos laterais por fibrilas transversais (figura 09-06). Os componentes laterais se formam no final do leptóteno enquanto que o central aparece durante o zigóteno, geralmente a partir de uma das extremidades, unindo os cromossomos homólogos como se fosse um zíper.

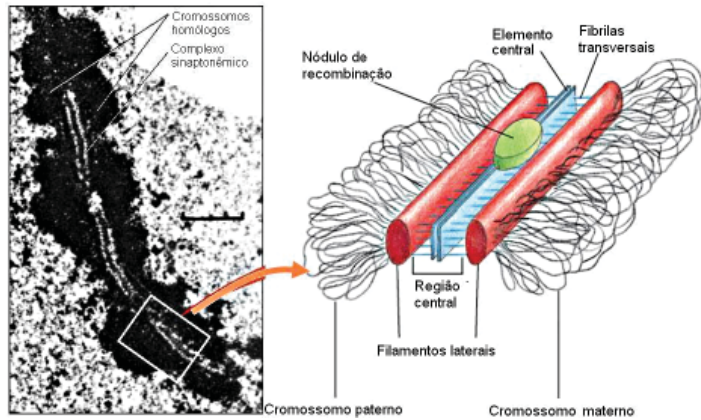


Figura 09-06 - A formação do complexo sinaptonêmico possibilita o pareamento dos cromossomos homólogos na meiose. (Fonte: Alberts et al. (2004) Biologia Molecular da Célula 4ª. Ed. Cap. 20 e <http://www.mun.ca>)

Bivalentes ou tétrades

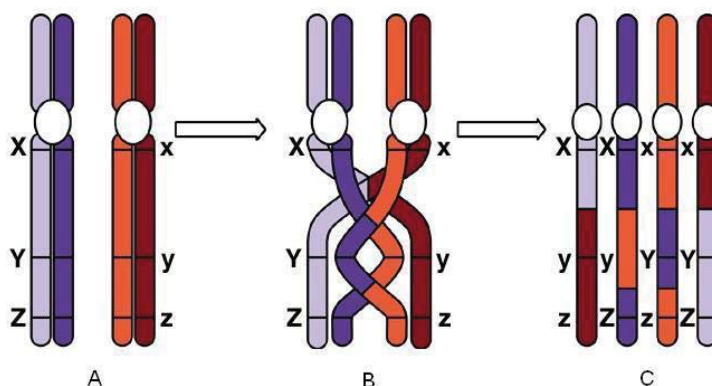
Conjunto formado por dois cromossomos homólogos pareados durante a meiose I.

O complexo sinaptonêmico tem a função de estabilizar o pareamento, de forma a possibilitar a ocorrência da troca de segmentos entre as cromátides homólogas. Isto faz com que esta estrutura esteja presente até que esta permuta ocorra, na subfase seguinte.

Enquanto os cromossomos homólogos estão pareados, eles formam estruturas denominadas **bivalentes** ou **tétrades**. Para você entender o porquê desta denominação, basta lembrar que durante toda a prófase, cada cromossomo é constituído por duas cromátides, de forma que cada um dos pares de homólogos formados no paquíteno é composto por quatro cromátides, o que corresponde a uma tétrade.

Paralelamente ao emparelhamento dos cromossomos homólogos, ocorre seu empacotamento e encurtamento, processos estes que se completam na etapa seguinte, denominada paquíteno (do grego pachýs, grosso). Apesar de estes serem eventos marcantes deste período, o que ocorre de

mais importante no paquíteno é o intercâmbio de segmentos equivalentes de DNA entre as **cromátides homólogas**, fenômeno este que recebe o nome de recombinação genética ou crossing over em inglês. Os eventos moleculares que conduzem a recombinação são muito complexos e envolvem conjuntos de enzimas que produzem cortes no DNA das duas cromátides seguidos pelo cruzamento e emenda dos segmentos trocados. Observe a figura 09-07 e você verá que apesar de todos os cromossomos filhos (Figura 09-07C) terem os mesmos genes dos parentais (figura 09-07A), a combinação das formas destes genes (X ou x; Y ou y; Z ou z) é única em cada um destes cromossomos devido ao embaralhamento ocorrido (figura 09-07B).



Figuras 09-07A, 09-07B e 09-07C - Recombinação homóloga (crossing over). Em (A) observam-se dois cromossomos homólogos cada um com duas cromátides antes da recombinação. Em (B) observam-se três pontos de recombinação entre as cromátides homólogas. Em (C) estão representados os quatro cromossomos gerados ao final da meiose II, cada um dos quais irá pertencer a um gameta distinto.

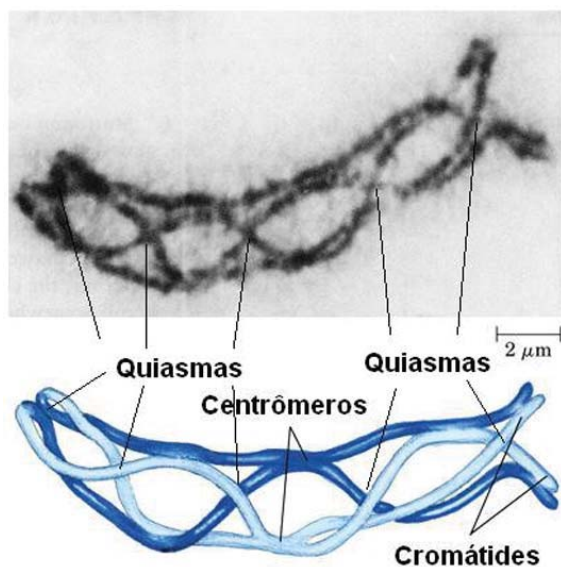
(Fonte: <http://www.mundoeducacao.com.br>)

O fenômeno da recombinação genética (ou crossing over) observado durante a prófase I é caracterizado pela troca de segmentos entre cromátides homólogas, ou seja, entre cromátides pertencentes a cromossomos de origem materna e paterna. Isto implica no embaralhamento de diferentes alelos de um mesmo gene. Um alelo é cada uma das várias formas alternativas do mesmo gene. Se, por exemplo, houver um gene “A” num cromossomo, o mesmo gene na forma “a”, localizado na mesma posição do homólogo correspondente, será alelo de “A”. Da mesma forma, “B” será alelo de “b”, mas “A” não será alelo de “b”. O resultado deste embaralhamento é uma enorme variação genética entre os gametas formados em um mesmo organismo. Como os pontos de recombinação variam em cada célula germinativa que sofre meiose, é quase impossível a formação de dois gametas com organização gênica idêntica. Isto garante a variabilidade genética necessária para a manutenção das espécies.

Cromátides Homólogas

Correspondem às cromátides pertencentes a dois cromossomos homólogos.

No diplóteno (do grego, *duplo*) os cromossomos homólogos, agora totalmente condensados, começam a se separar devido à desorganização do complexo sinaptonêmico. Nesta etapa, as quatro cromátides de cada tétrade tornam-se mais evidentes, porém a separação dos cromossomos homólogos não é completa, pois suas cromátides permanecem ligadas nos pontos onde ocorreu a recombinação. Estes pontos são chamados quiasmas



e podem variar em número e posição em cada par de homólogos, (figura 09-08). Na mulher o diplóteno é uma fase de longa duração. Durante a ovogênese, todas as células germinativas atingem esta etapa do ciclo meiótico antes do sétimo mês de vida embrionária e assim permanece até o momento da ovulação, na fase adulta. Agora, faça os cálculos: como a mulher pode ovular desde os 12 anos (na puberdade) até os 50 (menopausa), o diplóteno pode durar de 12 a 50 anos!

Finalmente a prófase se encerra com a diacinese (do grego, *diá*, através) quando os quiasmas deslizam para as extremidades dos cromossomos por onde estes permanecem unidos. Nesta etapa já não se observa mais o nucléolo e as tétrades se distribuem aleatoriamente dentro do núcleo cujo envoltório começa a se desorganizar. Assim como acontece na prófase mitótica, este evento é devido à fosforilação das laminas e consequente desorganização da lâmina basal, estrutura que sustenta o envelope nuclear.

Figura 09-08 - Cromossomos homólogos de gafanhoto no final da prófase I (diplóteno). Múltiplos pontos de recombinação (quiasmas) são evidentes entre os dois pares de cromátides homólogos.

(Fonte: Leningher et al. (2006) Princípios de Bioquímica 4ª. Ed. Cap. 25)

Metáfase I

Assim como na mitose, iremos considerar a pró-metáfase I como o breve período no qual o envoltório nuclear desaparece completamente, os cromossomos alcançam seu grau máximo de condensação e são orientados em direção a região equatorial da célula pelas fibras do fuso. A metáfase I se concretiza quando os bivalentes se dispõem no plano equatorial da célula. Aqui, devemos destacar que cada um dos cromossomos homólogos que forma o bivalente se liga a microtúbulos do fuso que se originam do centrossoma localizado em um dos polos da célula como pode ser observado na (figura 09-09). Ao contrário do que ocorre na metáfase mitótica, onde cada cinetócoro de cada cromossomo se posiciona em direção a um dos centrossomos, na metáfase I meiótica é como se os dois cinetócoros de um mesmo cromossomo “olhassem” para o mesmo polos. É bom lembrar também que nesta etapa os cromossomos homólogos se mantêm pareados pela presença dos quiasmas, que devido à condensação dos cromossomos, localizam-se em suas extremidades.

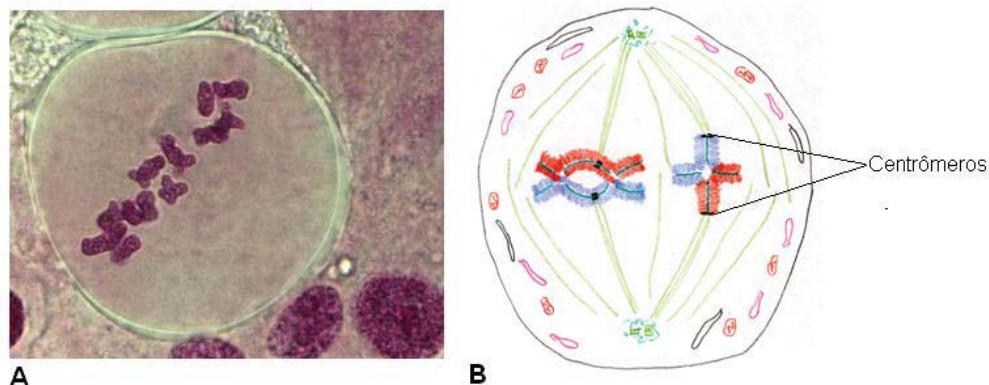


Figura 09-09 - Metáfase I. Em (A): fotomicrografia de uma metáfase I em célula vegetal na qual se observam os bivalentes pareados e alinhados na placa equatorial. Em (B): desenho esquemático destacando a presença dos quiasmas que mantêm os bivalentes pareados. (Fonte: <http://www.uam.es>)

Anáfase I

Esta fase é muito parecida com a anáfase mitótica. Se você compreendeu bem a forma como os bivalentes se organizam na metáfase I, fica fácil entender que, pelo encurtamento dos microtúbulos do fuso, os cinetócoros de cada um dos dois cromossomos homólogos são puxados para os respectivos polos. Deste modo, os homólogos de cada bivalente – cada um composto por duas cromátides-irmãs - se separam e se deslocam em direções opostas (Figura 09-10). Isso quer dizer que, no homem, cada uma das duas células que serão formadas ao final da meiose I receberá um cromossomo de cada um dos 23 pares de homólogos.

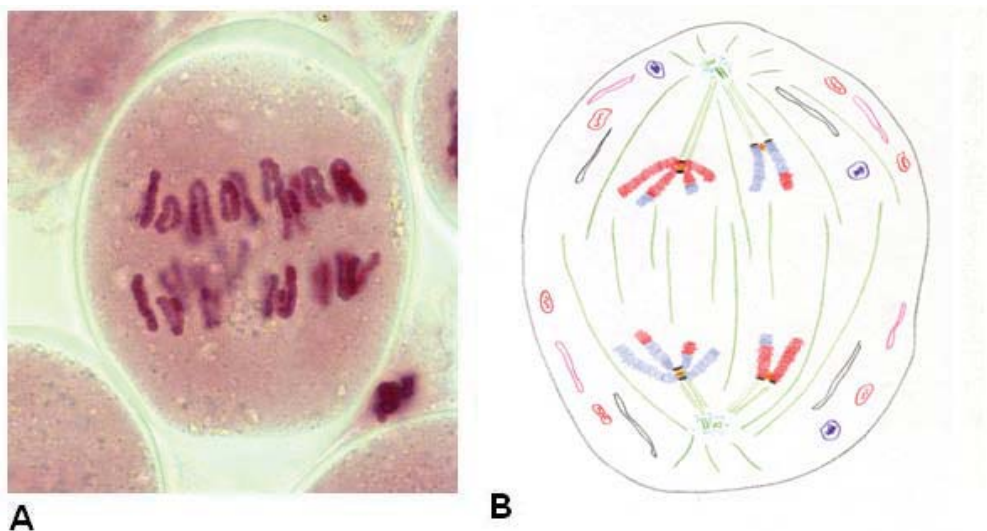


Figura 09-10 - Anáfase I. Em (A): fotomicrografia de uma anáfase I em célula vegetal e em (B) desenho esquemático da anáfase I. Observe os bivalentes se separando e os cromossomos homólogos migrando para pólos opostos. (Fonte: <http://www.uam.es>)

Acidentalmente, a separação dos cromossomos homólogos pode não ocorrer, de modo que uma das células filhas irá receber os dois homólogos de um mesmo par enquanto a outra não terá nenhum representante destes cromossomos. A este fenômeno dá-se o nome de não disjunção e sua principal consequência em humanos é a formação de gametas desbalanceados, contendo um cromossomo a mais (24) ou a menos (22). Se um destes gametas fecunda ou é fecundado por outro gameta com número normal de cromossomos (23) o resultado será um indivíduo cujas células apresentam 45 ou 47 cromossomos. O desequilíbrio gênico causado por esta situação leva ao desenvolvimento de síndromes cromossômicas, das quais a Síndrome de Down é o exemplo mais conhecido. Neste caso, as células do paciente carregam três cópias do cromossomo 21, ao invés de duas, o que soma no total, 47 cromossomos.

Telófase I

Do mesmo modo que a telófase mitótica, a telófase I meiótica caracteriza-se pela chegada do material genético aos seus respectivos polos, onde os cromossomos se descondensam, o nucléolo assim como o envelope nuclear se reorganiza e ocorre a separação das duas células filhas pela citocinese, (figura 09-11). Pelo que foi exposto na fase anterior, pode-se concluir que estas duas células formadas ao final da meiose I são haploides. Daí o fato desta primeira divisão ser considerada reducional. Para entender melhor é só você se lembrar que uma célula humana entra em meiose I com 46 cromossomos, mas, ao final gera duas células cujo número de cromossomos foi reduzido a 23. Porém, tenha em mente que cada um destes cromossomos carrega duas cromátides, ou seja, é composto por duas moléculas de DNA. Isso faz com que cada célula germinativa humana formada nesta etapa carregue 46 moléculas de DNA distribuídas em 23 cromossomos. Mas tenha calma, pois a meiose não acaba por aqui.

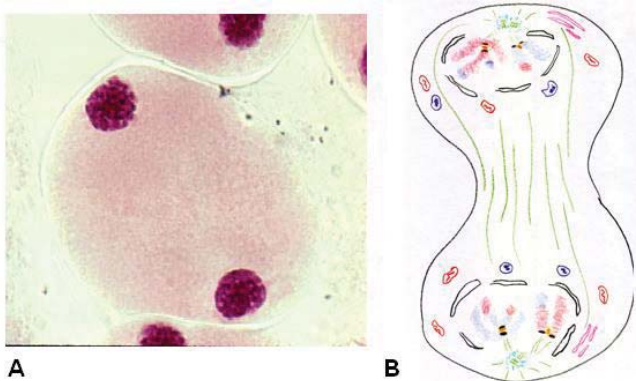


Figura 09-11 - Telófase I. Em (A): fotomicrografia de uma telófase I em célula vegetal na qual são observados os dois núcleos se formando nos polos. Em (B): desenho esquemático destacando a chegada dos cromossomos (bivalentes) aos polos e o início da formação do envelope nuclear. Observe o início do estrangulamento da célula caracterizando a citocinese (Fonte: <http://www.uam.es>)

Logo depois de completada a meiose I, cada uma das duas células será conduzida para a segunda divisão, a meiose II. Porém, na maioria dos tipos celulares, observa-se um curto período entre as duas divisões meióticas chamada intercinese, na qual as células se preparam para a meiose II. É importante que fique bem claro que na intercinese não ocorre duplicação do DNA como na intérfase que antecede a meiose I. Você não pode se esquecer que tudo que iremos descrever sobre a meiose II está acontecendo paralelamente nas duas células formadas na meiose I. Na (figura 09-12) você terá uma visão global da segunda fase da meiose, devendo, portanto consultá-la durante seu estudo.

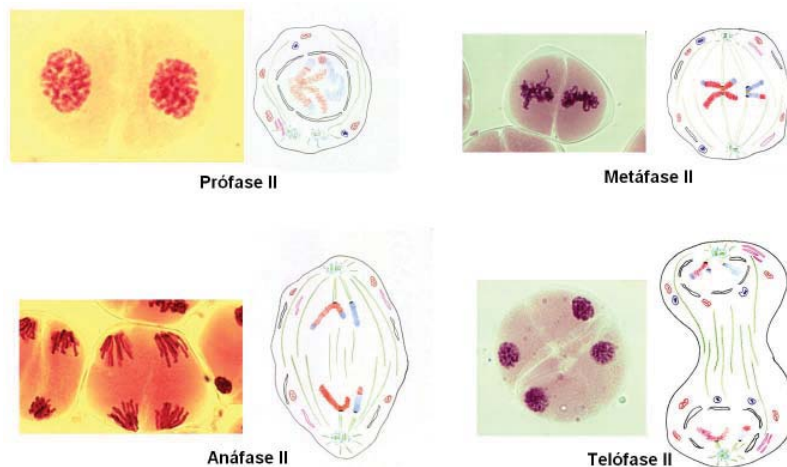


Figura 09-12 - Meiose II. Visão global da segunda divisão meiótica onde, à direita de cada fase tem-se um desenho esquemático representando a divisão em uma das duas células originadas da primeira divisão. À esquerda são apresentadas fotomicrografias da meiose II que termina com a formação de quatro células precursoras de grãos de pólen.

http://www.uam.es/departamentos/ciencias/biologia/citologia/images/esquema_metafase_I.jpg e <http://www.sinauer.com/cooper/4e/micrographs1602.html>

Prófase II

Esta é uma fase muito rápida, embora com tempo suficiente para que os cromossomos reiniciem sua condensação, os dois novos fusos se organizem e o envelope nuclear recém-formado se desorganize novamente.

Metáfase II

Nesta fase, como em todas as metáfases descritas anteriormente, os cromossomos, compostos por duas cromátides e totalmente condensados, são alinhados no plano equatorial das células. Nesta etapa, fibras de cada um dos dois fusos estão conectadas aos cinetócoros de cada cromossomo, de modo semelhante ao observado na metáfase mitótica, vista na aula anterior. Isto quer dizer que todos os cromossomos formam uma linha no centro da célula na qual um cinetócoro aponta para um dos polos e o outro para o polo oposto da célula.

Anáfase II

Assim como na anáfase mitótica, o encurtamento dos microtúbulos que formam as fibras do fuso faz com que cada cromátide de um cromossomo seja puxada em uma direção. Essas forças de tração opostas fazem com

que as cromátides irmãs se desprendam umas das outras e sejam puxadas em direção aos polos da célula

Observe a (figura 09-13) a baixo e compare o comportamento dos cromossomos durante as metáfases e anáfases meióticas.

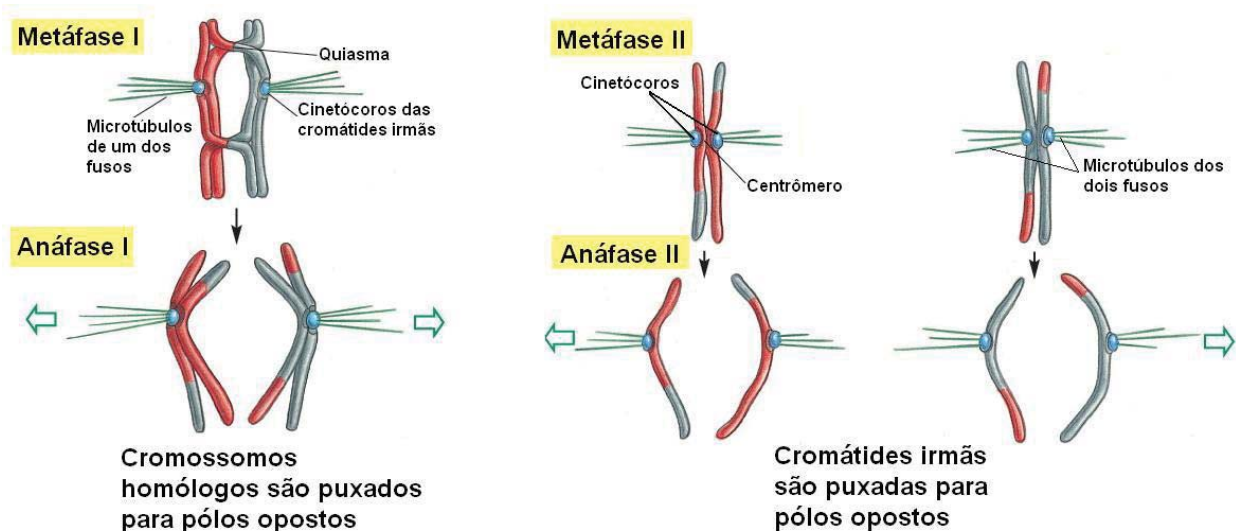


Figura 09-13 - Comparação do mecanismo de alinhamento (na metáfase) e separação dos cromossomos (na anáfase) nas divisões meióticas I e II.

(Fonte: Alberts et al. (2004) Biologia Molecular da Célula 4ª. Ed. Cap. 20)

Telófase II

Fase caracterizada pela chegada de um conjunto haploide de cromátides a cada um dos polos da célula. Este conjunto de cromátides constitui o conjunto haploide de cromossomos de cada gameta formado. Como você pode ter deduzido, nesta etapa irá ocorrer a formação de um novo envoltório nuclear em torno de cada conjunto de cromossomos. Além disso, como ocorre em toda telófase, estes cromossomos se descondensam e o nucléolo se reorganiza. Tudo isso é acompanhado da repartição do citoplasma, ou citocinese, que encerra a meiose. Com isso, tem-se a formação de quatro células carregando a metade do número de cromossomos que a célula germinativa que iniciou este ciclo.

Como você acabou de ver, a meiose II assemelha-se muito a mitose, exceto pelo fato de que na primeira cada célula formada recebe uma cópia de cada cromossomo e não os dois homólogos.

A MEIOSE NO CONTEXTO DA GAMETOGÊNESE

O que acabamos de apresentar diz respeito aos eventos característicos da meiose. Mas como foi apresentado no início da aula, é por meio da meiose que são formados os gametas. Portanto, o que faremos a seguir será relacionar estes eventos meióticos com o processo de gametogênese animal.

Nos animais, a gametogênese acontece nas gônadas (testículos e ovários) e nos mamíferos, o processo de formação dos gametas tem início durante a vida intrauterina, antes mesmo do nascimento quando as células germinativas menos diferenciadas se proliferam por sucessivas divisões mitóticas. Em seguida, estas células, denominadas espermatogônias (nos testículos) e ovogônias (nos ovários) se diferenciam, respectivamente, em espermatócitos primários (ou espermatócitos I) e ovócitos primários (ou ovócitos I), os quais irão efetivamente sofrer a meiose. Na (figura 09-14) ao lado você terá uma visão geral da gametogênese masculina e feminina.

A gametogênese masculina, ou espermatogênese, é um processo contínuo que se completa na puberdade. Nesta etapa da vida, parte das espermatogônias (diploides) que se multiplicaram durante o desenvolvimento embrionário, sofrem um pequeno aumento de volume e são convertidas em espermatócitos primários (também diploides). Depois da primeira divisão meiótica, cada espermatócito primário origina dois espermatócitos secundários (espermatócitos II). Como resultam da primeira divisão da meiose, os espermatócitos II já são haploides. Com a ocorrência da segunda divisão meiótica, os dois espermatócitos secundários originam quatro células haploides, denominadas espermátides. Finalmente, por um processo de diferenciação denominado espermiogênese, as espermátides são convertidas em espermatozoides. Nos testículos, parte das espermatogônias permanecem se proliferando por mitoses de modo que servem como uma fonte de novas espermatogônias durante toda a vida reprodutiva do homem.

Se por um lado a espermatogênese é um processo rápido e contínuo, a gametogênese feminina é bastante longa, podendo durar cerca de 40 anos! Isto porque, ao contrario da espermatogênese, durante a formação e maturação dos ovócitos, a meiose é interrompida em alguns pontos. A gametogênese feminina ou ovogênese se inicia durante a formação dos ovários, mas só é concluída no momento da fecundação. Na fêmea da maioria dos mamíferos, até o sétimo mês de vida intrauterina, todas as ovogônias produzidas sofrem um aumento no volume do citoplasma e se diferenciam em ovócitos primários. Logo que são formados, estes ovócitos

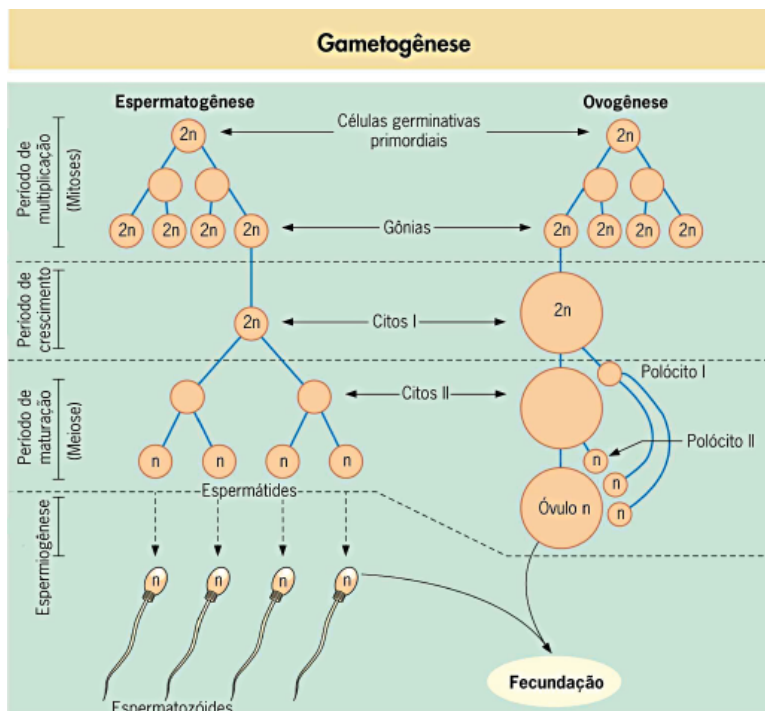


Figura 09-14 - Processo de formação dos gametas (gametogênese) masculinos e femininos.

(Fonte: <http://biologiacesaresezar.editorasaraiva.com.br>)

entram em meiose, porém esta é interrompida ainda na prófase I, mais precisamente na fase de diplóteno. Sendo assim, ao nascimento, todos os ovócitos primários já estão formados. É somente na puberdade, que ocorre entre os 12 e 15 anos de vida, que o ciclo meiótico se reinicia.

A cada ciclo ovariano, um dos ovócitos primários amadurece e retoma a meiose até a fase de metáfase II, que se dá pouco tempo antes da ovulação. A citocinese que ocorre ao final da meiose I se dá de forma assimétrica, de modo que uma das células recebe quase todo o conteúdo citoplasmático. Esta célula é o ovócito secundário que irá amadurecer e ser liberado na ovulação. A outra célula formada é denominada corpúsculo polar primário, que na maioria das vezes se degenera. Nesta etapa a meiose é interrompida novamente e só irá se completar no momento da fecundação. Portanto, embora se inicie quando o ovócito secundário ainda está no ovário, a segunda divisão meiótica só termina fora do ovário, e se ocorrer a fecundação. Neste caso, logo após a fecundação, também ocorrerá uma citocinese assimétrica, produzindo uma célula grande, contendo quase a totalidade do citoplasma que formará o vitelo, e o corpúsculo polar secundário, que se degenera. Caso no período de 24 horas o ovócito secundário (paralisado em metáfase II) não for fecundado, ele será eliminado pelo processo de menstruação, sem completar a meiose II.

A partir do que foi mostrado, você pode concluir que a meiose gera quatro espermatozoides viáveis a partir de uma espermatogônia, porém, apesar de uma ovogônia se dividir em quatro células, apenas uma se desenvolve em gameta viável.

CONCLUSÃO

A meiose é o mecanismo principal pelo qual os gametas haploides são formados a partir de células precursoras diploides. Portanto, os estágios da meiose podem ser diretamente relacionados aos estágios da gametogênese. Nos homens adultos, os gametas são formados durante toda a vida reprodutiva e a cada ciclo meiótico uma espermatogônia diploide produz quatro espermatozóides haploides. Por outro lado, nas mulheres, os cerca de 2 milhões de células precursoras de gametas (os ovócitos) já estão formados ao nascimento. Assim, a primeira etapa da ovogênese se completa antes da menina nascer, ficando a meiose suspensa em prófase I até que ocorra a ovulação e só se completando se houver a fecundação. Na gametogênese feminina, uma ovogônia diploide dá origem a apenas um ovócito maduro haploide viável, sendo as outras três células formadas degeneradas na forma de corpúsculos polares.

RESUMO

A meiose é um tipo especial de divisão celular pela qual são formados os gametas dos organismos que se reproduzem de forma sexuada. Durante a meiose ocorrem dois ciclos de divisão celular. Cada um destes ciclos é subdividido em estágios que recebem a mesma denominação que os da mitose. Porém, os processos envolvidos em alguns estágios meióticos são bem diferentes. Durante a meiose I, considerada um ciclo de divisão reducional, são formadas duas células haploides, ou seja, com a metade do número de cromossomos da célula germinativa precursora, que são as espermatogônias nos machos e as ovogônias nas fêmeas. Após a meiose I, cada célula haploide se divide, dando origem a quatro novas células, também haploides. Por este motivo, a segunda divisão meiótica ou meiose II é considerada equacional. Antes mesmo que a meiose I ocorra, uma intérfase semelhante àquela observada na mitose proporciona a duplicação do DNA cromossômico. A prófase que sucede esta duplicação é bastante complexa e inclui os principais eventos moleculares da meiose. Dentre eles merecem destaque o pareamento dos cromossomos homólogos seguido pela troca de segmentos de DNA entre eles. Esta recombinação genética que ocorre entre cromossomos homólogos é importante porque aumenta muito as possíveis combinações de genes em cada gameta, o que aumenta o número de combinações possíveis de características. Pode-se considerar que este fenômeno, exclusivo da meiose, é uma das principais fontes de variabilidade genética entre os indivíduos.



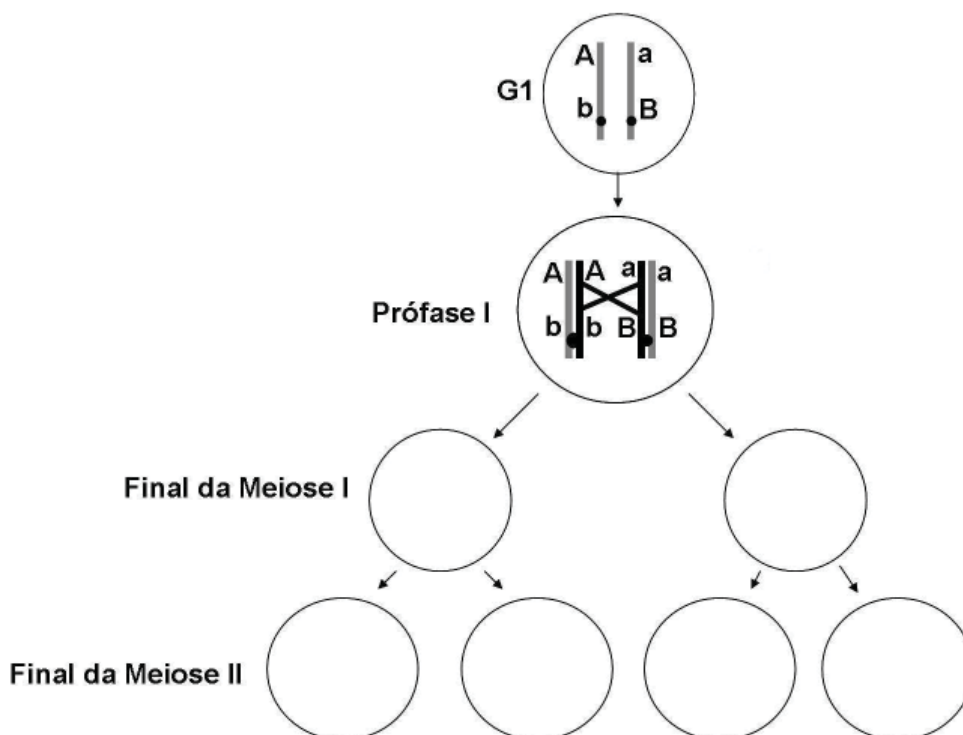
ATIVIDADES

1. Monte um quadro comparativo estabelecendo as diferenças observadas entre os processos de mitose e meiose.
2. Considerando um organismo eucarionte cujo conteúdo nuclear é igual a oito cromossomos, complete o quadro a seguir com o número de cromossomos e cromátides apresentado por suas células germinativas ao longo de um ciclo celular.



FASE DO CICLO	CROMOSSOMOS	CROMÁTIDES
G1		
G2		
METÁFASE I		
TELÓFASE I		
METÁFASE II		
CADA GAMETA FORMADO		

3. Complete a figura abaixo representando as possíveis combinações gênicas dos gametas formados ao final da meiose, considerando a ocorrência de crossing over entre os genes A e B.



4. Estabeleça uma comparação entre a gametogênese masculina e feminina.
5. Com base em sua resposta à questão anterior, diga quantos espermatozoides serão produzidos a partir de 100 espermatogônias e quantos ovócitos maduros serão formados por 100 ovogônias que sofrerem meiose.

COMENTÁRIO SOBRE AS ATIVIDADES

1. Para a elaboração deste quadro, você deve levar em consideração, dentre outros aspectos, os tipos celulares envolvidos, o comportamento dos cromossomos assim como o resultado dos ciclos.
2. Lembre-se que as células germinativas sofrem duas divisões consecutivas: uma reducional e outra equacional. Considere ainda que a duplicação do material genético ocorre uma única vez e que cada conjunto de cromossomos gerados a partir da segregação já pertence a uma célula diferente.
3. Nesta atividade, você deverá reproduzir, nos círculos em branco, os cromossomos representados naqueles correspondentes às células germinativas precursoras. Não se esqueça que, em algum momento estes cromossomos trocarão segmentos entre si e você deverá representar esta troca assim como o resultado produzido sobre a ordem dos genes em cada célula ao final da divisão.

4. Nesta questão você deverá considerar que os gametas masculinos e femininos são originados de célula diferentes e que a duração, assim como o período de início de cada gametogênese é diferente. Além disso, você deve se lembrar que a gametogênese masculina e feminina diferem também no que diz respeito à continuidade do processo e no número de gametas viáveis originados no final do processo.

5. Se você respondeu corretamente a questão número 5 saberá que apesar de as etapas da divisão meiótica serem as mesmas na gametogênese masculina e feminina, em uma delas nem todas as células originadas serão viáveis.

PRÓXIMA AULA

Para encerrar esta disciplina, na próxima aula será abordado o mecanismo pelo qual uma única célula ovo, formada pela união de dois gametas, é capaz de se diferenciar nas diversas linhagens celulares que constituem um organismo adulto. Além disso, você verá que, assim como as células se proliferam para formar os tecidos, em determinadas circunstâncias elas são conduzidas a um processo de morte celular programada ou apoptose.



BIBLIOGRAFIA

- ALBERTS, B.; et al. *Molecular biology of the cell*. 5 ed. New York: Garland Science. 2008.
- CARVALHO, Hernandes F.; RECCO-PIMENTEL, Shirlei M. **A célula**. 2ª edição. Barueri, Editora Manole. 2007.
- DE ROBERTIS, E. D. P.; DE ROBERTIS, E. M. F. **Bases da Biologia Celular e Molecular**. 8 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007.
- JUNQUEIRA, B. C. V.; CARNEIRO, J. **Biologia Celular e Molecular**. 4 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 2005.
- LEHNINGER, A. L.; NELSON, D. L.; COX, M. M.; KAY Y. **Princípios de Bioquímica**. 4 ed. São Paulo: Sarvier (Almed). 2006.
- LODISH, H; et al. **Biologia Celular e Molecular**. 5 ed. Porto Alegre: Artmed. 2005.