

MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA E GENÉTICA
TEXTO DIDÁTICO
2006

MEIOSE, GAMETOGÊNESE E FERTILIZAÇÃO EM ANIMAIS E VEGETAIS

Texto da Prof^a Dr^a Judith Viégas - DZG/IB/UFPeI

Reedição e revisão do Texto Didático: **Meiose, gametogênese e fertilização** de Viégas, J., 2003.

Introdução

A divisão meiótica é evolutivamente posterior à mitose, apresentando-se como um processo longo e complexo. A meiose pode durar desde vários dias e até vários anos, dependendo do organismo, no entanto, é muito semelhante em todos os eucariotes. Devido à esta semelhança, provavelmente este processo tenha surgido no início da evolução dos seres vivos, mas antes destes separarem-se nos reinos Planta, Animalia, Fungi e Protista.

A **meiose**, através da qual ocorre redução do número cromossômico na formação dos gametas dos animais e plantas, garante a manutenção do número cromossômico característico da espécie quando ocorre a fecundação. Cada célula mãe diplóide (2n) dá origem a quatro células filhas haplóides (n), as quais têm tanto a metade do número cromossômico da célula mãe, quanto combinações gênicas e cromossômicas novas, devido à permuta gênica e à segregação ao acaso dos cromossomos homólogos, respectivamente. Esta recombinação genética, ocorrida durante a meiose, somada à propiciada pela fecundação aumenta a variabilidade da espécie e torna cada indivíduo, originado de reprodução sexuada, geneticamente único (com exceção de gêmeos monozigóticos).

Reforçando a definição, a meiose é um mecanismo que, em conjunto com a fertilização, regula, entre outras coisas, o número de cromossomos de um organismo. Uma segunda característica do mecanismo meiótico é a redistribuição do material genético em núcleos filhos, que acontece devido aos processos de recombinação gênica e segregação cromossômica. A base para todos os eventos da meiose depende, em parte, da ação de sistemas de genes específicos, que eles próprios (os cromossomos) contém.

A simplicidade dos movimentos mitóticos contrasta com a complexidade dos movimentos dos cromossomos na meiose. Os fatores principais responsáveis por esta diferença são que:

- na mitose, cada cromossomo condensa e movimenta-se independentemente dos outros, sem levar em conta sua homologia. Durante a prófase da primeira divisão da meiose, por outro lado, os homólogos comportam-se em conjunto (sinapse ou pareamento dos cromossomos homólogos) e as cromátides homólogas trocam partes e passam a possuir padrões novos (permuta e recombinação gênica);
- na metáfase da mitose, os cromossomos ficam posicionados com os centrômeros na placa equatorial da célula. Durante a metáfase da primeira divisão da meiose, os cromossomos homólogos ficam com os telômeros, que estão presos pelos quiasmas terminais, na placa equatorial e os centrômeros homólogos orientados para pólos opostos;
- na mitose, ocorre uma divisão nuclear e uma citocinese, precedidas de uma duplicação cromossômica, que ocorre na fase S da interfase. Na meiose, ocorrem duas divisões nucleares

e duas citocineses; precedidas de uma única duplicação cromossômica, que ocorre na fase S da interfase.

Semelhante à mitose, a meiose é precedida por uma interfase com uma fase S, durante a qual os cromossomos são replicados em cromátides irmãs, que permanecem juntas devido às proteínas coesinas.

Observação: Em organismos cujas células somáticas são haplóides, como os fungos filamentosos, por exemplo, a meiose ocorre após a formação do zigoto, que é diplóide e necessita transformar-se em haplóide para manter o número cromossômico característico da espécie. É portanto uma meiose pós-zigótica, diferente da meiose de vegetais e animais que é pré-zigótica.

1. MEIOSE

Como no processo meiótico ocorrem duas divisões nucleares sucessivas, este processo foi didaticamente dividido em duas fases maiores: **Meiose I** ou **Primeira Divisão Meiótica** e **Meiose II** ou **Segunda Divisão Meiótica**. Assim como na mitose, a meiose é precedida pela duplicação dos cromossomos na fase S da Interfase. A Interfase pré-meiótica é geralmente uma interfase bem mais longa que as interfases pré-mitóticas.

1.1. Meiose I ou Primeira Divisão Meiótica

Caracteriza-se por uma prófase complexa e longa (**Prófase I**), bastante diferente da prófase mitótica, onde acontece condensação cromossômica progressiva (cujo máximo é alcançado, apenas, na fase de Metáfase I); pareamento dos cromossomos homólogos (sinapse); troca de partes entre os cromossomos homólogos (permuta); aparecimento dos quiasmas (evidência citológica da permuta, que ocorre devido à separação dos homólogos); rompimento do envelope nuclear; desaparecimento do nucléolo; formação do fuso. O posicionamento ao acaso dos cromossomos homólogos na placa metafásica (**Metáfase I**), a separação dos cromossomos homólogos (**Anáfase I**) e a chegada dos homólogos aos pólos da célula mãe (**Telófase I**), também, são característicos da Meiose I.

1.1.1. Prófase I

1.1.1.1. Leptóteno (= filamento fino): apesar de marcar o início do processo de condensação cromossômica, a fase de leptóteno apresenta os cromossomos como filamentos muito longos e finos. As cromátides irmãs, que estão presas pelo centrômero, permanecem muito próximas de tal maneira que, apesar da duplicação cromossômica já ter ocorrido (na fase S da Interfase) e já estarem formadas as cromátides irmãs, os filamentos cromossômicos parecem únicos.

Os filamentos cromossômicos apresentam, nesta fase, regiões em que ocorre maior espiralização e que, conseqüentemente, apresentam-se mais engrossadas e coram mais fortemente que o restante do cromossomo. Estas regiões têm padrão de distribuição e número específico para cada cromossomo e são denominadas de **cromômeros**.

1.1.1.2. Zigóteno (= filamento emparelhado ou filamento unido): nesta fase inicia o processo de aproximação e pareamento dos cromossomos homólogos, que é denominado de **sinapse**. A sinapse, geralmente, parece ter início nas extremidades e prossegue, à maneira de um zíper, ao longo do comprimento de cada par de cromossomos homólogos até que se completa e não restam mais regiões desemparelhadas. Este pareamento ocorre entre as regiões estritamente homólogas do par cromossômico; ocorre gene por gene.

A sinapse dos cromossomos homólogos é acompanhada pela formação de um complexo de natureza protéica que se forma entre os homólogos pareados, que é denominado

de **complexo sinaptonêmico**. O complexo sinaptonêmico é formado por dois elementos laterais (ligados, cada um, a um homólogo) e um elemento central. Os elementos laterais conectam-se ao central através de fibras protéicas transversais. Ao longo do complexo sinaptonêmico, ocorrem nódulos de recombinação, formados por grandes complexos protéicos.

No final do zigóteno, devido à sinapse, todos os cromossomos homólogos acham-se pareados, formando os **bivalentes**. Cada bivalente está, portanto, constituído de dois cromossomos homólogos pareados, estando cada homólogo duplicado em duas cromátides irmãs, que ainda se mantêm presas pelos seus centrômeros.

1.1.1.3. Paquíteno (= filamento grosso): esta fase inicia logo após o término do processo de sinapse. É de maior duração, sendo que o processo de condensação iniciado no leptóteno e continuado no zigóteno, acentua-se, tornando os filamentos cromossômicos bem mais espessos. Nesta fase, os cromômeros estão bem mais evidentes, podendo-se realizar a contagem e a diferenciação dos pares cromossômicos em algumas espécies, principalmente as que possuem cromossomos grandes e pouco numerosos (ex: tomate). Durante o paquíteno, ocorre o fenômeno de **permuta**, ou seja, o processo de troca de partes cromossômicas entre cromátides homólogas.

O processo de permuta (sobrecruzamento ou *crossing-over*) consiste de quebra, em pontos específicos, das duplas cadeias de DNA de duas cromátides homólogas por ação de uma endonuclease meiótica, e reunião (fusão) cruzada entre estas duas cromátides. Este processo parece ocorrer, principalmente, em nível dos **nódulos de recombinação** do complexo sinaptonêmico.

O processo de permuta permite que os genes de um par de cromossomos homólogos sejam rearranjados em novas combinações, aumentando a variabilidade genética, propiciando a **recombinação genética**. É aumentada a probabilidade de novas combinações favoráveis entre os genes ligados num mesmo cromossomo. Permite, também, a separação entre genes mutantes deletérios e genes favoráveis que por acaso estejam ligados em um mesmo cromossomo.

Em material animal ou vegetal adequado, no final do paquíteno, já se consegue distinguir os bivalentes como sendo formados por quatro filamentos (duas cromátides irmãs de um cromossomo e duas cromátides irmãs de seu homólogo). O nucléolo é bem evidente nesta fase, podendo-se verificar com facilidade quais os pares cromossômicos formadores de nucléolo, isto é, que possuem a **região organizadora de nucléolo**, chamada **RON** (NOR=*nucleolar organizer region*)

1.1.1.4. Diplóteno (= filamento duplo): caracteriza-se pelo desaparecimento da atração sináptica entre os homólogos, iniciando-se a separação dos mesmos. Desfaz-se, também o complexo sinaptonêmico.

Esta separação entre os homólogos, que formavam o bivalente, não é total, pois em alguns locais duas das quatro cromátides permanecem unidas formando um X. Esta configuração recebe o nome de **quiasma** e é a evidência citológica de que ocorreu a permuta. Os cromossomos homólogos, dependendo de sua morfologia e do número de permutas que ocorreram, apresentam formas variadas: bastão, cruz, elos de corrente, etc...

Conforme vai progredindo a separação entre os cromossomos homólogos, os quiasmas vão escorregando para as extremidades dos braços dos cromossomos (processo de terminalização dos quiasmas).

O processo de condensação cromossômica continua progredindo ao longo do diplóteno. O nucléolo ainda pode ser visualizado nesta fase.

1.1.1.5. Diacinese (= movimento ao redor, movimento para a periferia): caracteriza-se por marcante acentuação do processo de condensação cromossômica e pelo prosseguimento

da terminalização dos quiasmas. Os cromossomos tomam formas que são muito características, tais como bastão, cruz, anel ou rosquinha, chapéu, laço, etc.

Inicia a movimentação dos bivalentes para perto do envelope nuclear e, posteriormente, daí para a placa metafásica. É uma fase propícia para a contagem dos bivalentes, pois os mesmos encontram-se bem espalhados dentro do núcleo.

No final desta fase, ou seja, no final da Prófase I, desaparece o nucléolo e rompe-se o envelope nuclear e as fibras do fuso ligam-se aos cinetocoros. Alguns autores consideram este final de prófase como outra fase, a **pró-metáfase I**.

1.1.2. Metáfase I

Caracteriza-se pela formação final do fuso e alinhamento dos cromossomos no equador da célula. Os cromossomos atingem seu grau máximo de condensação.

Os cromossomos homólogos dispõem-se na placa metafásica de maneira que as extremidades de seus braços (a maioria ainda ligada ao braço do seu homólogo pelos quiasmas terminais) ficam voltadas para o equador da célula e os centrômeros para os pólos (os centrômeros homólogos de um bivalente ficam orientados um para cada pólo da célula). As fibras do fuso prendem-se aos cinetocoros e puxam os homólogos para pólos opostos, de maneira que, por exemplo, o anel observado em diacinese, apresenta extremidades afiladas nos locais do centrômero.

1.1.3. Anáfase I

Inicia o movimento dos cromossomos homólogos, que formavam o bivalente, um para cada pólo da célula, puxados pelas fibras do fuso.

Os centrômeros, que prendem as duas cromátides irmãs de cada cromossomo não se separam. Cada centrômero homólogo desloca-se para um pólo da célula, puxando junto suas duas cromátides. Isso força os quiasmas a se deslocarem ao longo dos bivalentes, para as suas extremidades, até que os homólogos se separam totalmente.

Os cromossomos que se separam na Anáfase I não são geneticamente iguais aos cromossomos paterno e materno que entraram em sinapse, pois trocaram segmentos através do processo de permuta, de modo que os cromossomos que se separam na primeira divisão meiótica são formados, na verdade, por novas combinações de segmentos de origem paterna e materna.

Ainda mais, a distribuição dos homólogos que formam os bivalentes ocorre ao acaso, sendo a distribuição de um bivalente independente do outro.

A distribuição independente e ao acaso dos cromossomos paternos e maternos permite a formação de combinações cromossômicas diferentes (**recombinações cromossômicas**) nos gametas de um único indivíduo. Este tipo de distribuição mais a **recombinação gênica** provocada pela permuta aumenta, ainda mais, o número de combinações gênicas diferentes nos gametas.

1.1.4. Telófase I

A telófase I caracteriza-se pela chegada dos cromossomos aos pólos da célula. É refeito o envelope nuclear. Ocorre descondensação cromossômica em graus variados, dependendo da espécie. Também, dependente da espécie, a citocinese pode ou não ocorrer nesta fase.

Nesta fase, o número de cromossomos em cada pólo celular está reduzido à metade, mas cada cromossomo ainda está constituído por duas cromátides irmãs, presas pelas coesinas em nível do centrômero.

1.2. Intercinese.

Em alguns organismos, entre a Meiose I e a Meiose II, ocorre uma fase em que os cromossomos descondensam totalmente, alongam-se e tornam-se difusos. Tomam uma aparência semelhante à interfase, mas diferentemente desta fase, na intercinese não ocorre fase S, ou seja, não ocorre duplicação cromossômica.

Em outros organismos, este período entre a Primeira e a Segunda Divisão Meiótica é suprimido e os dois núcleos em anáfase I ou telófase I passam diretamente para a metáfase II da Segunda Divisão Meiótica.

1.3. Meiose II ou Segunda Divisão Meiótica

1.3.1. Prófase II

É uma fase curta, sem as complicações da Prófase I. Os cromossomos, ainda duplicados em cromátides irmãs, mas em número reduzido pela metade, recomeçam a condensar novamente e, no final desta fase, inicia a organização de dois novos fusos (em posição perpendicular à do fuso formado na Meiose I). A prófase II é uma fase que, semelhante à intercinese, pode ser suprimida em alguns organismos e a célula passa diretamente de Telófase I para Metáfase II.

1.3.2. Metáfase II

É semelhante à metáfase mitótica, com a diferença de que o número de cromossomos é a metade do número somático.

As cromátides, bem mais delgadas do que na Metáfase I, apresentam-se ainda duplicadas em cromátides irmãs com os centrômeros localizados no equador da célula e os braços cromossômicos espalhados para fora da placa equatorial. As fibras dos dois fusos ligam-se aos cinetocoros centroméricos, observando-se duas placas metafásicas, principalmente em vegetais, onde os produtos meióticos permanecem juntos, envoltos pela cápsula da célula mãe de pólen (CMP) ou pelos tegumentos do óvulo.

1.3.3. Anáfase II

Também, semelhante à anáfase mitótica, ocorre o processo de separação dos centrômeros, que uniam as cromátides irmãs. As cromátides irmãs, agora cromossomos filhos, iniciam a migração para os pólos, puxadas pelas fibras do fuso.

1.3.4. Telófase II

A telófase da segunda divisão meiótica não difere de uma divisão mitótica, exceto pelo número haplóide de cromossomos e pelo resultado final que é a formação de quatro células filhas. Estas quatro células filhas haplóides podem ficar juntas (tétrades dos vegetais superiores) ou separadas (espermátides de mamíferos).

2. Gametogênese

A gametogênese é o processo de formação de gametas maduros a partir das células germinativas primordiais, processo este que inclui a divisão meiótica. Nos animais, os gametas formados são os **óvulos** e os **espermatozóides**, pelos processos de ovogênese e espermatogênese, respectivamente. Nos vegetais superiores, os gametas formados são os **sacos embrionários** e os **grãos de pólen**, pelos processos de megasporogênese e de microsporogênese, respectivamente.

Segundo Raven et al. (1999), nas plantas, a meiose não resulta na produção de gametas, mas na produção de esporos ou **meiósporos**. Meiósporos são células haplóides que podem dividir mitoticamente para produzir um organismo haplóide. Isto contrasta com os gametas, que somente podem desenvolver depois de fusionar-se com outro gameta.

Organismos haplóides multicelulares, que ocorrem em alternância com formas diplóides, são encontrados em plantas, em muitas algas (algumas entre as algas marrons, vermelhas e verdes) e em outros poucos organismos. Estes organismos possuem um tipo de ciclo vital conhecido como **alternância de gerações**. Entre plantas e algas, a geração haplóide, produtora de gameta, é chamada de **gametófito**, e a geração diplóide, produtora de esporos, é chamada de **esporófito**.

Em algumas algas – na maioria das algas vermelhas, muitas algas verdes e poucas algas marrons – as formas ou gerações diplóides são similares em aparência externa, apresentando, portanto, uma alternância de **gerações isomórficas**. Nas plantas, em algumas algas marrons e vermelhas, ocorre uma alternância de **gerações heteromórficas**, ou seja, diferentes uma da outra.

Nas briófitas (musgos e hepáticas), o gametófito é a forma dominante, nutricionalmente independente e usualmente maior que o esporófito, que pode ser mais complexo estruturalmente. Nas plantas vasculares (ex: coníferas e plantas com flores), o esporófito é a forma dominante (a árvore ou a própria planta florida), muito maior e mais complexa do que o gametófito (o saco embrionário constituído de 7 células e o grão de pólen com 3 células), que é nutricionalmente dependente do esporófito em quase todos os grupos.

2.1. Gametogênese e fecundação animal

Serão apresentados os processos de espermatogênese e ovogênese humanos como processos representativos da gametogênese animal. No ser humano, as células germinativas primordiais ou células sexuais primitivas são observadas já na 4ª semana de desenvolvimento embrionário (no endoderma do saco vitelino) e migram para o local das cristas genitais, associando-se a células somáticas, formando as gônadas primitivas durante a 6ª semana. Estas diferenciam-se rapidamente em testículos ou ovários, dependendo do sexo cromossômico do embrião.

No ser humano, a combinação e segregação ao acaso dos cromossomos maternos e paternos durante a meiose (posição na placa equatorial durante a metáfase I e, conseqüente, separação ao acaso dos homólogos paternos e maternos na anáfase I) resulta em 2^{23} ou 8.388.608 diferentes combinações de cromossomos nos gametas de cada progenitor (pai ou mãe). Assim, existirão 2^{46} combinações possíveis no zigoto. Levando em conta, ainda, a variação produzida pela permuta (paquíteno da prófase I), o número de zigotos diferentes excederá 6×10^{43} , se considerarmos somente uma permuta por cromossomo, com apenas 10% de diferença alélica entre os genomas parentais (genoma materno e genoma paterno possuindo 90% de alelos idênticos, o que é raríssimo). Este número é maior do que o número de humanos que já existiram e enfatiza a bagagem genética única de cada indivíduo.

2.1.1. Espermatogênese

As células germinativas primordiais, depois de um grande número de mitoses, dão origem às **espermatogônias**, que ficam situadas na periferia dos túbulos seminíferos. A espermatogênese inicia na puberdade e continua, apesar de que com menor intensidade, até idade avançada.

Na puberdade, as espermatogônias iniciam um processo de proliferação intensa. Depois de cerca de 30 divisões mitóticas, algumas espermatogônias cessam sua multiplicação, crescem e sofrem um processo de maturação, dando origem aos **espermátócitos de primeira ordem** ou **espermátócitos primários**.

Os espermátócitos primários sofrem a primeira divisão meiótica (meiose I), dando origem aos **espermátócitos de segunda ordem** ou **espermátócitos secundários**.

Os espermátócitos secundários, através da segunda divisão meiótica (meiose II), originam as **espermátides**.

As espermatídes sofrem um processo de maturação, chamado de **espermio gênese** e originam os **espermatozoides**.

O processo de espermatogênese, desde a espermatogônia, que origina o espermatócito primário, até a formação do espermatozoide maduro dura cerca de 60 a 65 dias, sendo que o processo meiótico (meiose I e II) ocupa aproximadamente metade deste tempo. Após o início do processo de espermatogênese, o mesmo é contínuo, ou seja, as espermatogônias, que não entram em processo meiótico, estão sempre aumentando de número, via mitose, originando os espermatócitos primários, que vão sofrer o processo meiótico (meiose I e meiose II) originando as espermatídes, as quais se transformarão, sem ocorrência de nenhuma outra divisão celular, em espermatozoides maduros.

Cada espermatogônia ($2n$) diferencia-se em 1 espermatócito primário ($2n$) que, duplica seus cromossomos na fase S da Interfase pré-meiótica ($2n^d$) e, após meiose I, dá origem a 2 espermatócitos secundários (n^d), os quais, após a meiose II, irão originar 4 espermatídes (n) que, depois do processo de espermiogênese, transformar-se-ão em 4 espermatozoides (n). Observação: o expoente **d** indica duplicado em cromátides irmãs.

O espermatozoide maduro possui duas regiões distintas, contidas numa mesma membrana plasmática: a cabeça, onde está localizado seu núcleo haplóide e, sobre este, o acrossomo ou vesícula acrossomal (= lisossomo especializado, formado pela fusão de vesículas do complexo de Golgi, cheias de enzimas hidrolíticas) e a cauda formada por um longo flagelo, cuja parte anterior é rodeada por mitocôndrias altamente especializadas em gerar ATP para a movimentação desta cauda, que impulsionará o espermatozoide.

Os cromossomos que estão nos espermatozoides são constituídos de DNA e protaminas, no lugar das histonas.

Normalmente, cerca de 100 a 300 milhões de espermatozoides ($50-100 \times 10^6$) estão presentes numa ejaculação, destes, apenas 200 alcançam o sítio de fertilização no oviduto e somente um fertilizará o óvulo. A produção total de espermatozoides, durante a vida de um homem, excede 10^{12} .

2.1.2. Ovogênese

Durante os primeiros meses de vida embrionária, as células germinativas primordiais dão origem às **ovogônias**, após um processo que envolve de 20 a 30 mitoses.

A ovogênese inicia no período embrionário, por volta do 2º a 3º mês de vida intra-uterina, devido à ação da substância indutora de meiose (difundida das células dos cordões que unem os mesonefros ao ovário fetal). É um processo que pode consumir de 12 a cerca de 50 anos, em média, dependendo do período reprodutivo de cada mulher.

Aproximadamente, no 2º mês de vida intra-uterina, as ovogônias iniciam processo de proliferação intensa. Já, no 3º mês da gestação, encontram-se embriões femininos com **ovócitos de primeira ordem** ou **ovócitos primários**, que iniciaram a primeira divisão meiótica (fases do leptóteno, zigóteno e paquíteno da prófase I). No 4º mês, já são encontrados alguns no estágio de diplóteno. Em torno do 3º e 4º mês de vida intra-uterina, o embrião feminino apresenta, além dos ovócitos primários nos estágios da meiose I, citados anteriormente, ainda muitas ovogônias em grande atividade mitótica. Por volta do 7º mês de vida fetal, todas as ovogônias já se transformaram em ovócitos de primeira ordem.

Cada ovócito primário é a célula central de um folículo em desenvolvimento. As células foliculares produzem um polipeptídeo de baixo peso molecular que tem a capacidade de inibir a meiose. Desta maneira, os cromossomos, em vez de continuarem a se condensar e prosseguir da fase de diplóteno para diacinese, distendem-se formando um emaranhado cromatínico e ficando neste estado, chamado de dictióteno, desde a fase pré-natal até o momento de ovulação (desde a primeira ovulação, em torno de 11 a 16 anos, até a última, cerca de 45 a 50 anos).

Durante o dictióteno, os cromossomos dos ovócitos descondensam e são transcritos ativamente, com isto os ovócitos crescem tremendamente durante este período (ovócitos humanos têm cerca de 100 µm de diâmetro, mais de cem vezes o tamanho de uma célula somática padrão; ovócitos de sapos tem aproximadamente 1 mm de diâmetro). Durante este período, os ovócitos acumulam material de reserva, incluindo RNAs e proteínas necessários para a manutenção dos primeiros estágios do embrião.

A partir da puberdade, em cada ciclo menstrual o ovócito primário, do folículo que amadurece, reinicia sua divisão meiótica. Originam-se, após o término da meiose I, duas células de tamanhos diferentes: uma maior, com praticamente o mesmo tamanho da célula original, chamada de **ovócito de segunda ordem** ou **ovócito secundário**, e uma menor, que fica aderida ao ovócito de segunda ordem, chamada de **primeiro corpúsculo polar** ou **primeiro glóbulo polar** ou, ainda, **primeiro polócito**.

O ovócito secundário inicia, imediatamente, a meiose II e, quando está em metáfase II, é expelido para a trompa uterina, juntamente com o primeiro corpúsculo polar, no período de ovulação.

Se este ovócito de segunda ordem, que está em metáfase II, for penetrado por um espermatozóide, ele prosseguirá para anáfase II e telófase II, originando novamente duas células de tamanhos diferentes: o **óvulo**, que fica com quase todo o material citoplasmático, tendo praticamente o mesmo tamanho do ovócito de segunda ordem, é o **segundo corpúsculo polar** ou **segundo glóbulo polar** ou, ainda, **segundo polócito**. O primeiro corpúsculo polar pode, também, ter continuado sua divisão meiótica dando origem a dois outros corpúsculos polares, desta maneira o óvulo fica associado a três corpúsculos polares.

Se o ovócito secundário não for penetrado pelo espermatozóide, no prazo de 10 a 12 horas após a ovulação, ele perderá a capacidade de ser fertilizado e degenerará junto com o primeiro corpúsculo polar.

No feto feminino, o número máximo de células germinativas é de $6,8 \times 10^6$ aos 5 meses. Na época do nascimento existem cerca de 2,5 milhões de ovócitos (2×10^6). Já na puberdade, este número é menor que 200.000, mas a maioria degenera e apenas, aproximadamente, 400 tornar-se-ão maduros e serão ovulados.

2.1.3. Fecundação

Apesar do grande número de espermatozoides, ocorre a penetração de apenas um, e este processo desencadeia uma série de eventos bioquímicos que impedem a entrada de outro espermatozóide. Para isso, este espermatozóide precisa chegar ao local de fertilização no oviduto, migrar através da camada de células foliculares, que cercam o óvulo liberado; atravessar o invólucro do óvulo (zona pelúcida) com o auxílio das proteases e hialuronidases do acrossomo, e ligar-se e fundir-se com a membrana plasmática do óvulo.

O espermatozóide toca a extremidade das microvilosidades da superfície do ovócito e as microvilosidades vizinhas alongam-se e agregam-se ao redor do espermatozóide, fazendo com que ele se funde com a membrana plasmática, sendo sugado para dentro do ovócito. Seu núcleo começa a crescer, enquanto seus cromossomos unifilamentosos duplicam, cada qual ficando constituído por duas cromátides. Desenvolve-se, assim, no citoplasma do ovócito secundário, o **pró-núcleo masculino**.

Enquanto isso, o ovócito de segunda ordem completa a meiose II, isto é, entra em anáfase II e telófase II, transformando-se, desse modo, em óvulo e dando origem ao segundo polócito ou segundo corpúsculo polar. Quando isso acontece, os cromossomos no interior do núcleo do óvulo, que são unifilamentosos, sofrem duplicação, denominando-se esse núcleo de **pró-núcleo feminino**. Os glóbulos polares, eventualmente, desintegram-se. Cerca de uma

hora após a fertilização, os pró-núcleos masculino e feminino migraram para o centro do ovo e seus envelopes nucleares fazem contato. Está formado o zigoto diplóide.

Na espécie humana, do mesmo modo que em outros mamíferos, os dois pró-núcleos não se fundem diretamente, como em muitas outras espécies animais; eles se aproximam, mas permanecem distintos até que a membrana de cada pró-núcleo é fragmentada, os centríolos replicados e os cromossomos dos dois gametas são finalmente integrados em um fuso mitótico único, que medeia a primeira divisão do zigoto. De fato, no momento em que as membranas dos pró-núcleos desagregam, os cromossomos dos dois conjuntos haplóides (paterno e materno) estão duplicados e condensados e se prendem ao fuso que se forma entre os centríolos. Em consequência disso pode-se dizer que na espécie humana e em mamíferos não existe propriamente um núcleo de zigoto, pois o material nuclear do ovo fica em metáfase, dividindo-se a célula zigótica, em seguida, em dois blastômeros.

Na maior parte dos animais, incluindo os homens, o espermatozóide contribui mais do que apenas com seu DNA para o zigoto: ele também fornece o centríolo (que curiosamente não existe no óvulo não fertilizado, que possui o centrossomo, mas não o centríolo). O centríolo do espermatozóide entra no óvulo junto com o núcleo e a cauda do espermatozóide e, em algumas espécies, ele replica e auxilia na organização do primeiro fuso mitótico no zigoto.

Por uma série de divisões mitóticas, o zigoto produz uma estimativa de 2×10^{12} células encontradas no recém-nascido as subseqüentes 5×10^{12} células encontradas no adulto.

Na verdade, segundo Alberts et al. (2002) “a fertilização marca o início de um dos fenômenos mais admiráveis em toda a biologia – o processo de embriogênese, no qual o zigoto desenvolve-se em um novo indivíduo”.

2.2. Esporogênese e Fecundação Vegetal

Serão apresentados os processos de **microsporogênese**, que consiste na formação dos micrósporos dentro dos sacos polínicos ou microsporângios das anteras, e de **megasporogênese**, que é a formação do megásporo no interior do nucelo ou megasporângio. Estes processos são seguidos, respectivamente, pelos de **microgametogênese**, que é o desenvolvimento do micrósporo em um microgametófito ou grão de pólen, e pelo de **megagametogênese**, que é o processo de desenvolvimento do megásporo em um megagametófito ou saco embrionário. Estes processos e o de fecundação descritos neste texto são os de angiospermas, devendo-se ressaltar que existem diferenças para outras plantas.

2.2.1. Microsporogênese e microgametogênese

Na **antera** em diferenciação, observa-se a epiderme e uma massa de células que irá formar quatro grupos de **células férteis** ou **esporógenas**, cada um destes rodeado por algumas camadas de células estéreis, que formam o **tapete** (camada mais interna da parede da antera), que tem função de nutrir os micrósporos em desenvolvimento.

As células esporógenas, após divisões mitóticas, tornam-se **microsporócitos** ou **células mãe de pólen (CMP)**, que sofrem divisão meiótica. Após a meiose I, é formada uma **díade**, onde pode ter ocorrido citocinese, com a formação de membrana plasmática e parede celular, separando os dois núcleos formados (já com redução cromossômica, mas ainda com os cromossomos duplicados em cromátides irmãs, presas pelos centrômeros). Este tipo de díade é mais comum em monocotiledôneas. Nas dicotiledôneas, geralmente, os dois núcleos ficam em um citoplasma comum, pois não há formação de parede entre os mesmos.

Após a meiose II é originada uma **tétrade**, ou seja, uma CMP que contém os quatro **micrósporos haplóides**, separados entre si pela membrana plasmática e parede celular. Tanto em mono como em dicotiledôneas, ao final da divisão meiótica sempre ocorre a citocinese.

Os micrósporos liberam-se da tétrade e cada um irá sofrer o processo de **microgametogênese**, ou seja, de diferenciação em **grão de pólen**. Uma das etapas deste

processo é o desenvolvimento de uma camada interna pecto-celulósica, a **intina**, e uma externa muito resistente, tanto à decomposição quanto a químicos, a **exina**, formada por um biopolímero conhecido como **esporopolenina**. A outra etapa é a divisão mitótica sofrida pelo micrósporo haplóide, que dará origem a duas células haplóides no interior da parede do grão de pólen: a **célula vegetativa** ou **célula do tubo** e a **célula geradora** ou **célula generativa**. Alguns autores chamam de **núcleo vegetativo** e **núcleo generativo**, respectivamente. Em cerca de 2/3 das angiospermas, os grãos de pólen ou **microgametófitos** estão neste estágio binucleado, quando ocorre a deiscência das anteras. No restante, o núcleo da célula generativa sofre outra mitose, dando origem a dois **gametas masculinos** haplóides ou **anterozóides**.

Os grãos de pólen diferem em tamanho (20 a 250 micrômetros em diâmetro), número de poros (através dos quais germina o tubo polínico) e ornamentação da exina (que serve de proteção), características que podem servir para diferenciação taxonômica entre quase todas as famílias e muitos gêneros de plantas com flores, inclusive fósseis.

2.2.2. Megasporogênese e Megagametogênese

As placentas das paredes dos ovários originam um ou mais **óvulos**, que são inicialmente constituídos inteiramente de **nucelo**. Este se desenvolve rapidamente em uma ou duas camadas envoltivas, os **tegumentos**, que possuem uma pequena abertura, chamada **micrópila**. Cada óvulo irá transformar-se em uma estrutura relativamente complexa, que será suportada por uma haste, o **funículo**.

Inicialmente, no nucelo, surge um único **megasporócito** ou **célula mãe de megáspora** (CMM). Este megasporócito diplóide sofre meiose, sendo que ao final da divisão meiótica (meiose I e meiose II), formam-se quatro **megásporos** haplóides, arranjados em uma tetrade linear. Três megásporos degeneram e o megásporo mais afastado da micrópila sobrevive, acumulando a maior parte do citoplasma da CMM e desenvolvendo-se em um **megagametófito**.

O megagametófito cresce às custas do nucelo e o núcleo haplóide sofre três ciclos de divisão mitótica, dando origem a oito núcleos, dispostos em dois grupos de quatro núcleos haplóides. Um grupo fica próximo à **micrópila** e outro no lado oposto, na região da **chalaza**.

Um núcleo, de cada grupo de quatro núcleos, migra para a **célula central** desta estrutura. Estes dois núcleos, que se posicionam centralmente, passam a ser chamados de **núcleos polares**.

Os núcleos da região da micrópila originarão a **oosfera** ou célula ovo e as **sinérgidas**. As duas sinérgidas posicionam-se ao lado da oosfera, rodeando-a.

Os três núcleos da região da chalaza são conhecidos como **antípodas**.

Esta estrutura multicelular, que contém 7 células e 8 núcleos, (oosfera + sinérgidas + célula central com núcleos polares + antípodas), é conhecida por **saco embrionário** ou **megagametófito** (corresponde ao óvulo animal). Este é o tipo mais comum de ovogênese, sendo encontrado em 2/3 das plantas com flores.

2.2.3. Polinização e Fecundação

Polinização é o processo de deiscência ou abertura das anteras e a transferência dos grãos de pólen para os estigmas das flores. Este processo pode ocorrer por ação da gravidade, no caso de plantas autógamas, ou por uma série de vetores, como o vento, insetos, pássaros e o próprio ser humano.

Em contato com o estigma, o grão de pólen absorve água, hidratando-se e germinando, através de um de seus poros, iniciando assim a formação do **tubo polínico**. O núcleo vegetativo direciona a formação do tubo polínico, que cresce por dentro do estilete.

Se a célula generativa só possui um núcleo, é neste momento que ele sofre mitose, formando os dois **núcleos espermáticos** ou **gaméticos**. Os dois núcleos gaméticos já

formados ou recém-formados escorregam pelo tubo polínico, ultrapassando o núcleo vegetativo. O tubo polínico alcança o óvulo e, normalmente, entra pela micrópila, penetrando em uma das sinérgidas. Nas sinérgidas, que já haviam começado a degenerar quando da polinização, são liberados os dois núcleos espermáticos e o núcleo do tubo, através do poro subterminal do tubo polínico.

Um núcleo espermático penetra na oosfera e o outro, penetra na célula central. O primeiro funde-se com o núcleo da oosfera, dando origem ao **zigoto** diplóide. O segundo funde-se com os dois núcleos polares (que já poderiam, inclusive, ter-se fusionado anteriormente), num processo de fusão tripla, formando um núcleo triplóide, chamado de **núcleo primário do endosperma**, que dará origem ao endosperma da semente. O núcleo do tubo, as sinérgidas e as antípodas degeneram.

Esta dupla fecundação é característica das angiospermas e de *Ephedra* e *Gnetum* (filo *Gnetophyta*). Nas gimnospermas, só um dos núcleos espermáticos é funcional e funde-se com a oosfera, o outro degenera.

BIBLIOGRAFIA

ALBERTS, B., JOHNSON, A., LEWIS, J., RAFF, M., ROBERTS, K., WALTER, P. **Molecular Biology of the Cell**, Garland Science, New York, 2002, 1.463 p.

CONNOR, M.; FERGUSON-SMITH, M. **Essential Medical Genetics**, Blackwell Science Ltd, Oxford, 1997, 236 p.

COOPER, G.M. **The Cell: A molecular Approach**, ASM Press, Washington, 2004, 713 p.

DE ROBERTIS, E. M. F.; HIB, J.; PONZIO, R. **De Robertis: Biologia Celular e Molecular**, Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro, 2003, 413 p.

GRIFFITHS, A.J.F., MILLER, J.H., SUZUKI, D.T., LEWONTIN, R.C., GELBART, W.M. **Introdução à Genética**, Editora Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 2002, 794 p.

GUERRA, M. **Introdução à Citogenética Geral**, Editora Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro, 1994, 142 p.

JORDE, L.B.; CAREY, J.C.; WHITE, R.L. **Genética Médica**, Guanabara Koogan S. A., Rio de Janeiro, 1996

JUNQUEIRA, L.C., CARNEIRO, J. **Biologia Celular e Molecular**, Editora Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 2000, 339 p.

MOTTA, P.A. **Genética Humana Aplicada à Psicologia e toda a Área Biomédica**, Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2005, 157 p.

MUELLER, R.F.; YOUNG, I.D. **Emery's Elements of Medical Genetics**, Churchill Livingstone, Edinburgh, 1997, 317 p.

NORA, J.J.; FRASER, F.C. **Genética Médica**, Editora Guanabara Koogan S.A, Rio de Janeiro, 1991, 301 p.

OTTO, P.G. **Genética Básica para Veterinária**, Editora Rocca, São Paulo, 2006, 284 p.

PASSARGE, E. **Genética: Texto e Atlas**, Editora ARTMED, Porto Alegre, 2004, 456 p.

PURVES, W.K., SADAVA, D., ORIAN, G.H., HELLER, C. **Life: The Science of Biology**, W.H. Freeman and Company, 2004, 1121 p.

RAMALHO, M.A.P., SANTOS, J.B., PINTO, C.A.B. **Genética na Agropecuária**, Editora UFLA, 2005, 472 p.

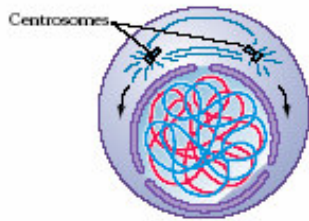
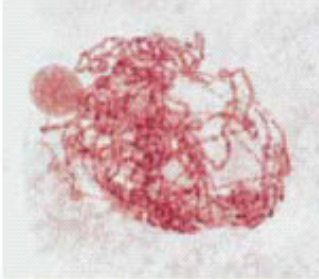
RAVEN P.H., EVERT, R.F., EICHHORN, S.E. **Biology of Plants**, W. H. Freeman and Company, New York, 1999, 944 p.

ROBINSON, W.R., BORGES-OSÓRIO, M.R. **Genética para Odontologia**, Editora Artmed, Porto Alegre, 2006, 388 p.

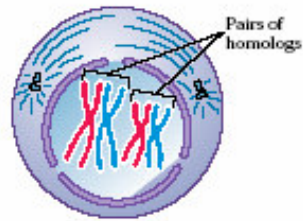
SNUSTAD, D.P., SIMMONS, M.J. **Principles of Genetics**, John Wiley & Sons Inc, New York, 2003, 840 p.

MEIOSIS I

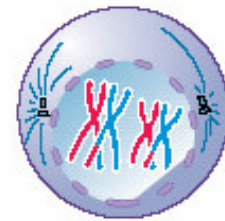
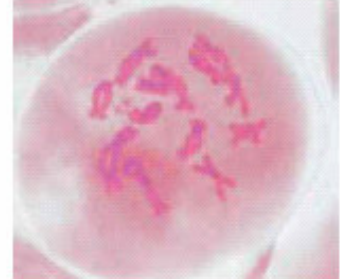
Early Prophase I



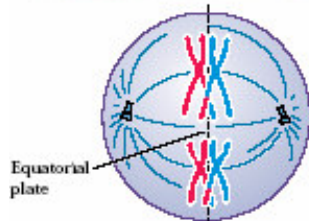
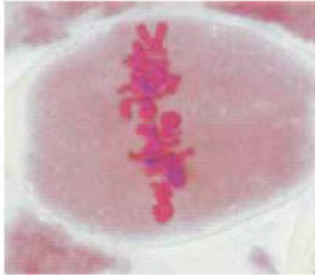
Mid-Prophase I



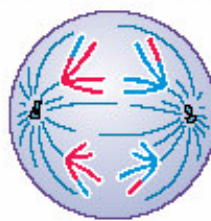
Late Prophase I-Prometaphase



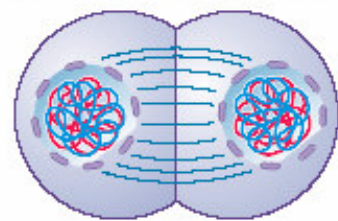
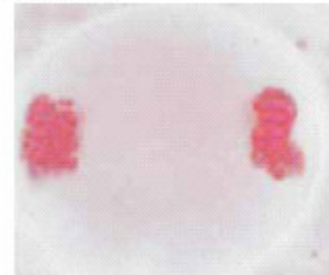
Metaphase I



Anaphase I

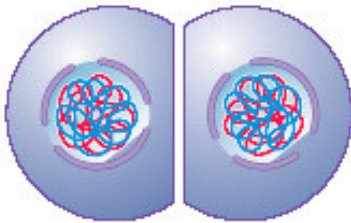
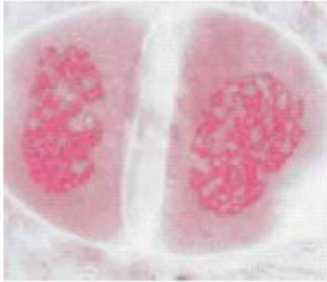


Telophase I

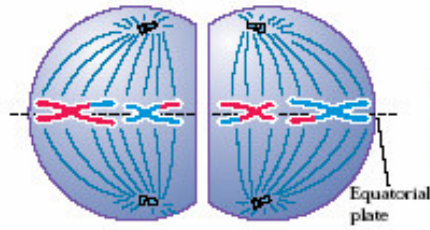


MEIOSIS II

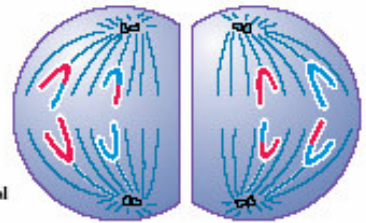
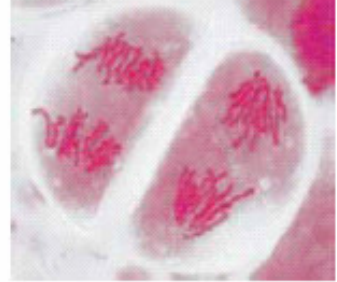
Prophase II



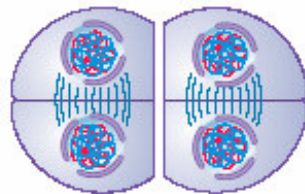
Metaphase II



Anaphase II



Telophase II



Products

