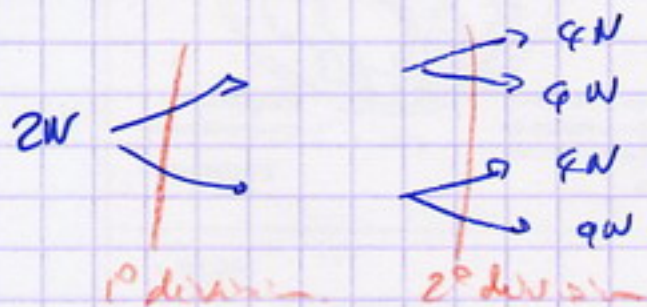


## LA MEIOSE.

Processus biologique : 1  $\times$  mère diploïde  $\rightarrow$  2 divisions successives  $\rightarrow$  4  $\times$  filles haploïdes.  
Une replication de l'ADN par une 2<sup>ème</sup> division.



Se produit lors de la formation des gamètes seulement dans les cas où les organismes sont diploïdes.

I Phase de replication de l'information génétique. phase S cf cours.

II Les aspects morphologiques de cette méiose.

A) Première division.

→ la profase I

Preneur, plus longue et complexe qu'une profase de mitose

- Phénomènes associés :
- Duplication des centrioles.
  - Réduit la formation du fuseau achromatique.
  - Réorganisation nucléaire.
  - Disjonction du nucléole.
  - Appariement des chromosomes.

La profase se divise en plusieurs stades :

- Stade leptotène (ruban mince)

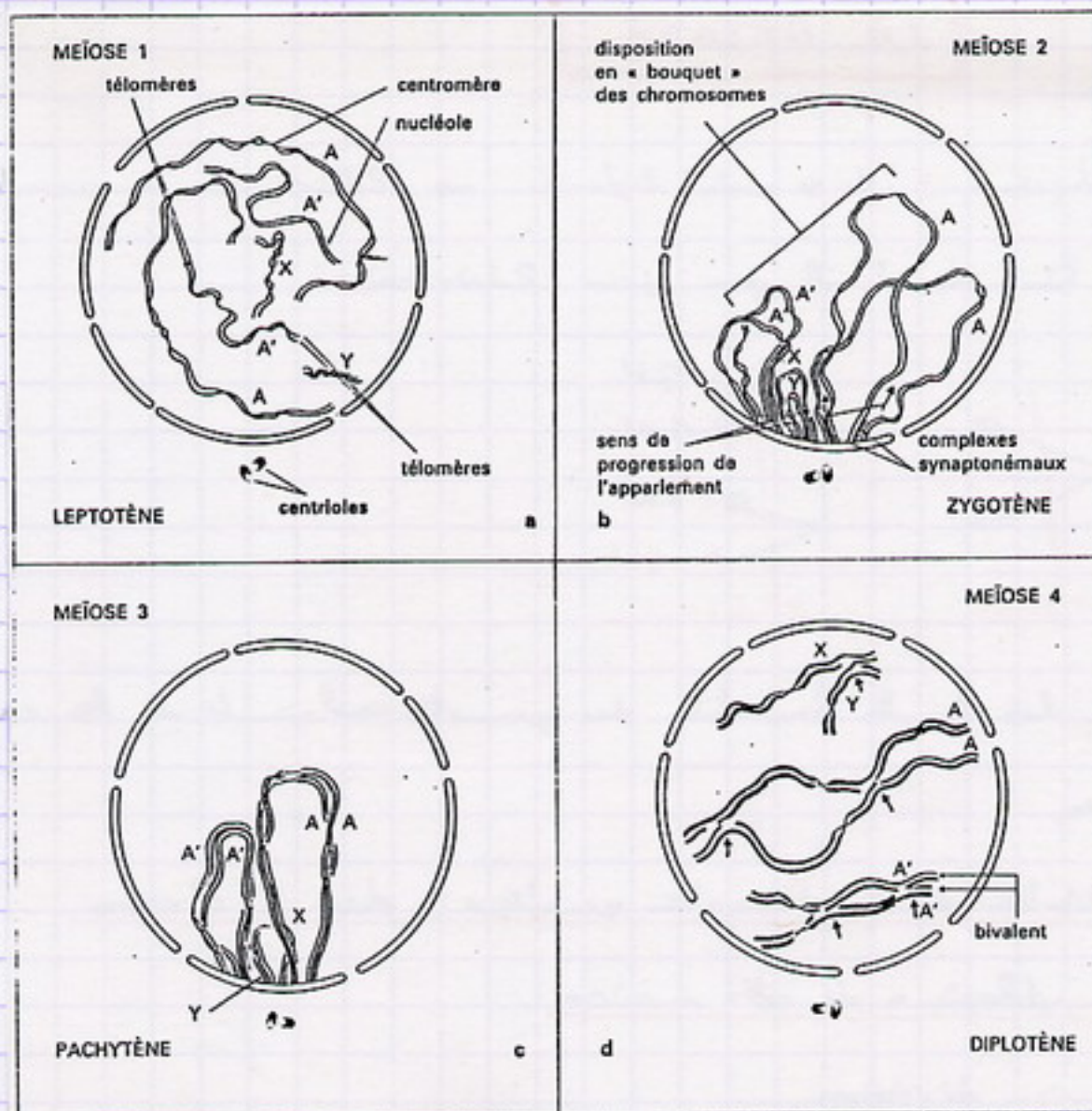
Exemples de chromosomes qui commencent à s'aligner

Aux extrémités, les télomères

Les chromosomes ont mince de mit. Les télomères se dirigent vers le pôle nucléaire dirigé du côté des centrioles

- Stade Zygotène

Rassemblement de tous les télomères autour de la lamina de la membrane nucléaire en regard des centrioles. Les X forment des boucles et leurs extrémités sont proches d'une des extrémités.



Prophase de première division méiotique.  
 a, b, c, d) La prophase de première division méiotique est longue. Elle est caractérisée par un appariement au stade zygotène des chromosomes homologues (b) qui étaient indépendants au leptotène (a); cet appariement s'accompagne de la mise en place du complexe synaptonémal. Le pachytène (c) est marqué par des échanges entre chromatides qui sont visibles au diplotène (d) sous la forme de chiasmas (flèches). Les chromosomes sexuels X et Y ne sont, très souvent, que partiellement homologues : ils s'apparient (...) et ne forment des chiasmas qu'au niveau de ces régions homologues. L'exemple schématisé correspond à un organisme diploïde  $2n = 6$  de type XY. Les chromosomes d'origine paternelle sont représentés en noir, ceux d'origine maternelle en rouge; A A', autosomes; X et Y, hétérochromosomes (d'après M.J.D. White, 1973).

l'organisation ne se fait pas -'importe comment: les X homologues sont proches l'un de l'autre. Début d'appariement des X homologues : Formation de bivalent.  
 Entre ces X homologues: Complexes synaptonémaux : Contact étroit par l'intermédiaire de D. Il se fait au niveau de structures homologues. Ces contacts semblent unir des régions semblables des X homologues.

### - Stade Pachytène

les complexes synaptonémaux se sont développés sur toute la longueur des chromosomes.  
 Les 2 X homologues sont totalement appariés. Les régions homologues sont en contact étroit.  
 la condensation des X s'est poursuivie: X très longs, plus épais (Pachy: épais)  
 Il y a des zones plus marquées de contact: futures chiasmas.

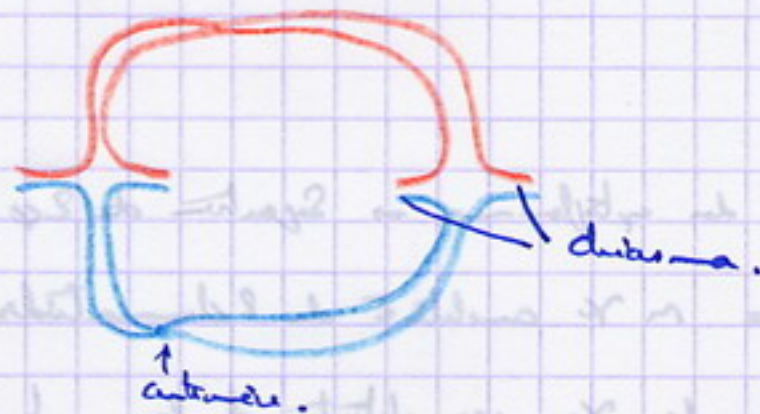
## - Stade diplotène.

Reorganisation de la lumière de sorte que les tétrades ne sont plus liées les une aux autres  
en un des des par un cent, les X redeviennent des axes mais à nouveau  
d'appariement à en même. Les 2 homologues sont côte à côte et restent liés en des paires:  
diasoma = paires de chromosomes homologues.

on obtient des bivalents (X 2 par 2.) = tétrade.

## - Stade diachèse

les X sont à leur raccourcissement maximum, le noyau nucléaire a complètement  
disparu. Les X homologues ont tendance à se séparer mais restent liés au niveau de leur  
diasoma.



Principale caractéristique: Formation des paires homologues et diasoma.

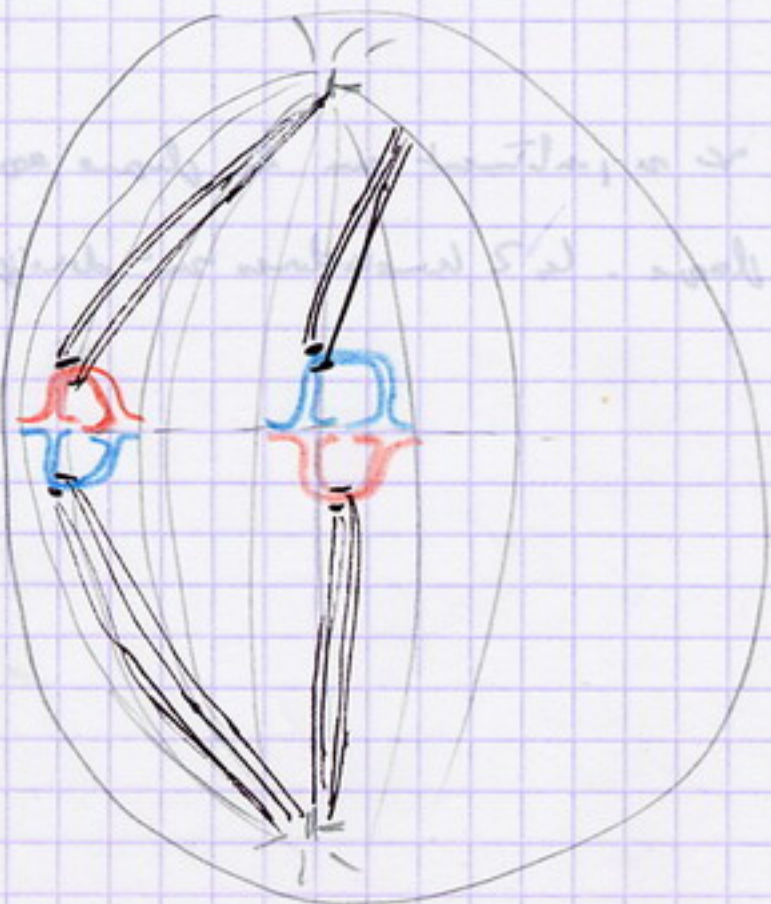
Appariement des X homologues produit quatre axes synaptonémaux.

## 2/ la méiose I

le fuseau achromatique s'est formé

les X homologues sont en place sur la plaque équatoriale.

Ici les X sont appariés. Les centromères sont situés de part et d'autre de la plaque équatoriale.



Tous les bivalents de chromosomes sont dirigés  
du même côté.

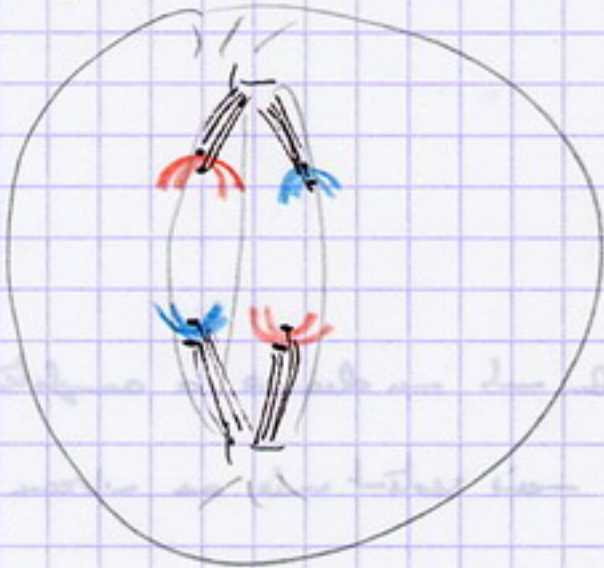
Les X appariés sur plaque équatoriale.

Centromères de part et d'autre.

Les 2 chromosomes sont dirigés vers le pôle.

### 3) 1' Anaphase I

Ascension de X depuis chromosome homologues avec ses 2 chromatides sœurs vers un pôle de la  $\phi$ , les 2 chromatides étant traités de la même direction.  
Chaque X est traité de la même direction  $\phi$ .



Chaque pôle de la  $\phi$  va recevoir deux fois moins

de chromosomes qu'à la méiose.  $n/2n$

### 4) la télophase I

Il y a cytokinèse : partage du cytoplasme  $\rightarrow$  Séparation de 2  $\phi$  filles.

Après  $\phi$  fille on trouve que  $n$  X constitués de 2 chromatides.

Il peut y avoir décondensation des X, reconstitution de la membrane nucléaire autour du nucléole.

On aura vu la deuxième division cellulaire bientôt entamée.

### B) Deuxième division de la méiose

#### 1) Une profase II

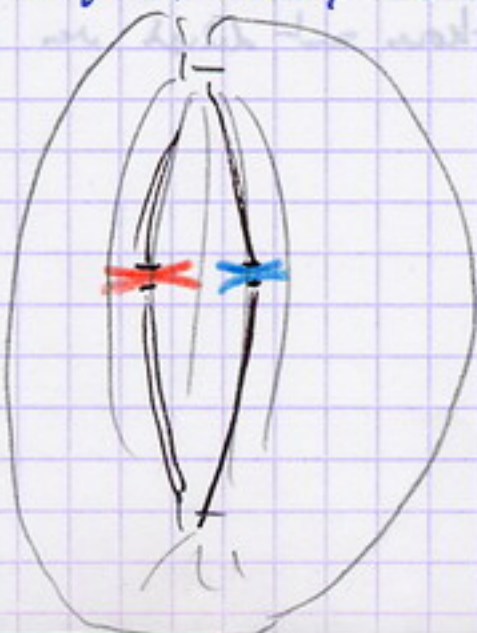
Elle est très rapide : la télophase I ne s'est pas produite en totalité.

Pas besoin de recondenser ni par décondensation, idem pour la  $\phi$ .

Replication des centrosomes : rapide.

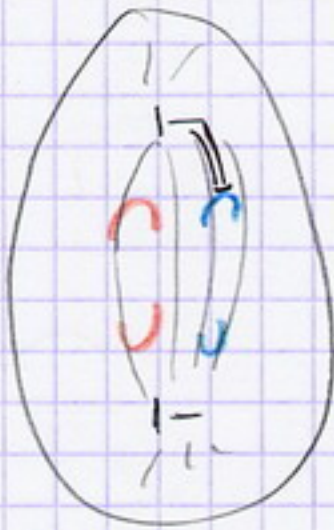
#### 2) Métaphase II

Le bureau achromatique est bien formé. Les X se positionnent sur le plan équatorial du fuseau. Le centrosome se trouve sur la plaque. Les 2 chromatides sont dirigés vers des pôles  $\phi$  de la  $\phi$ .  $\rightarrow$  angleux de mitose.



### 3/ l'au phase II

les deux chromosomes se rejoignent et migrent vers un pôle et de la 1<sup>re</sup>



### 4/ la télophase II

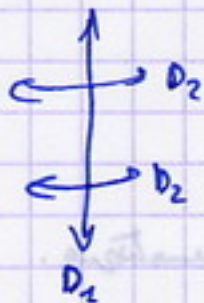
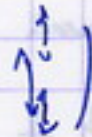
Cytodivision: Partage du cytoplasme.

Recondensation des  $\chi$  reformation du nucléole et de la  $\rightarrow$  nucléaire.

la 2<sup>de</sup> division a affecté simultanément des 2 $\chi$  filles  $\rightarrow$  4 $\chi$  haploïdes / 4 $\chi$  de chaque  $\chi$  reçoit l'exemplaire d'un homologue.

Tous au vent les fuseaux achromatiques de la 2<sup>de</sup> div. sont perpendiculaires aux fuseaux de la 1<sup>re</sup> div.

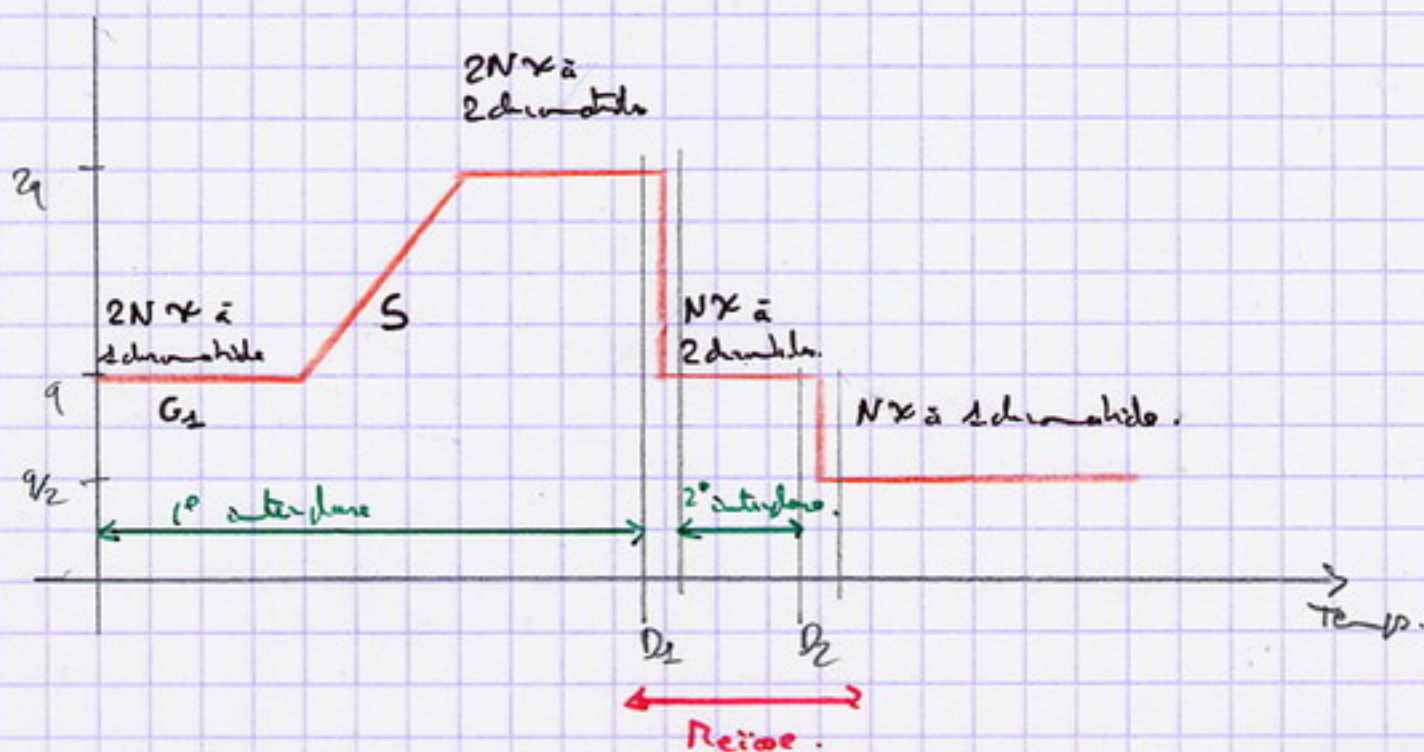
(dispositif: linéaire



Car de l'ovogénèse: Ootule plus: cytodivision inégalement des qu'il lui.

$\rightarrow$  Raison réservée limitée pour développement de l'œuf.

### III/ Evolution du taux d'ADN au cours de la Réiose



#### IV Finalité de la méiose

##### A) Production de cellules haploïdes

##### B) Brassage génétique

###### 1) Brassage intra-chromosomique

Recombinaison.

Les 4 filles sont hétérotypes

Combinaisons possibles :  $2^{23} = 8\,388\,608$  combinaisons

1 chance sur 8 388 608 pour que 2 soient identiques

Un couple a 2 enfants identiques =  $1 / (8\,388\,608)^2$

ou au plus deux fois avec.

###### 2) le brassage inter-chromosomique

Echanges de matériel génétique entre des paires homologues de X

le brassage → Prophase I au moment de la formation des diplotes.

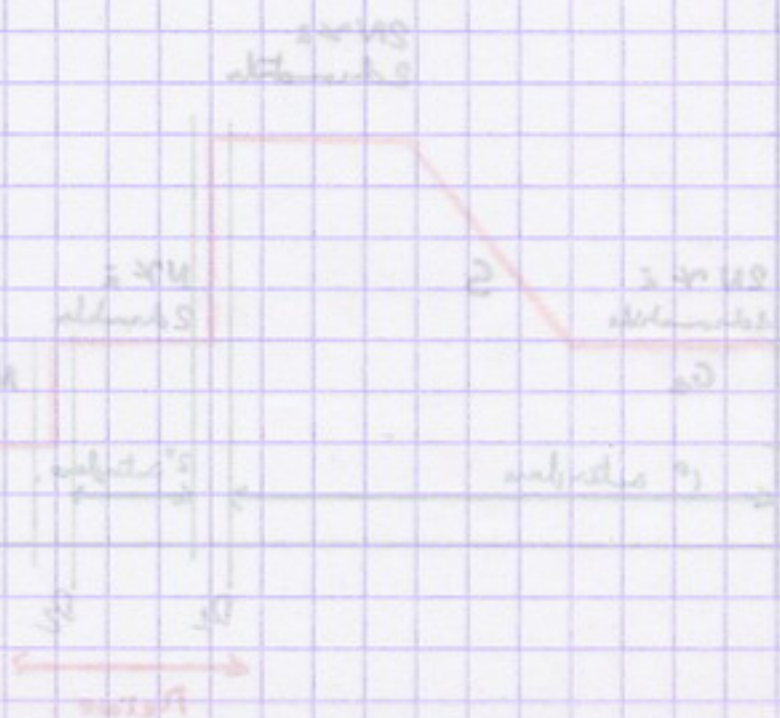
lorsque les homologues se rejoignent et peut y avoir des échanges, croissures...

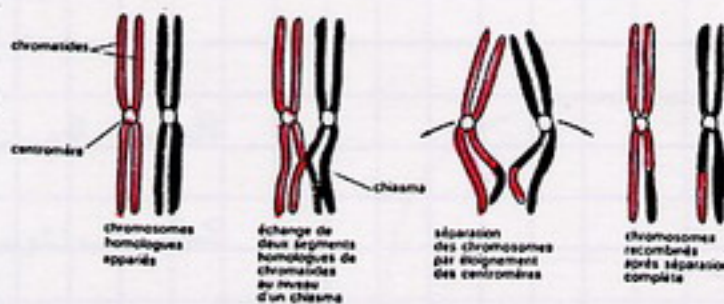
la probabilité d'avoir 2 enfants identiques est quasiment nulle.

la méiose réduit le nombre de X par 2 → Fécondation.

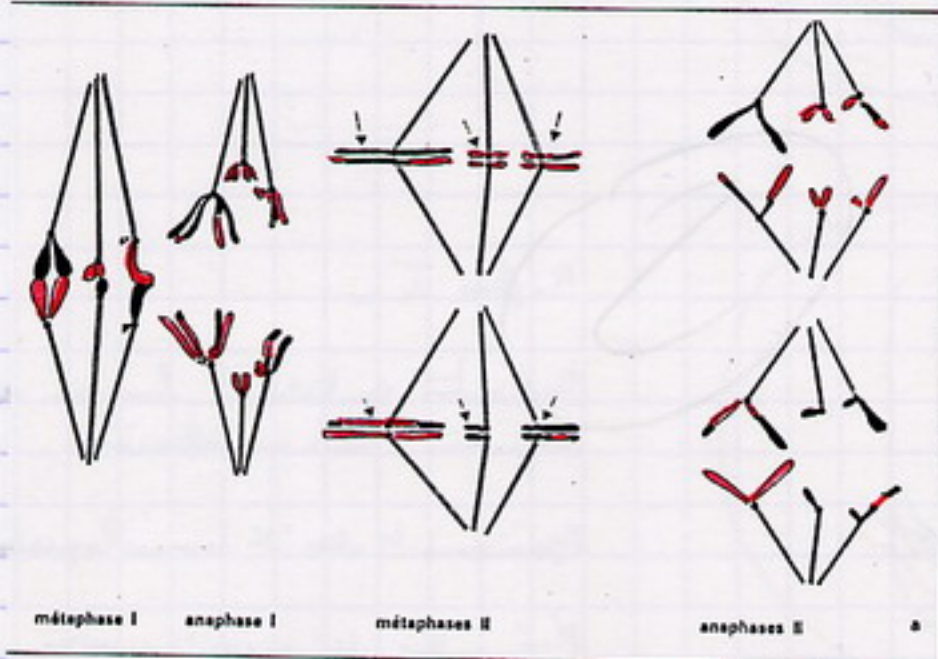
Pourtant - brassage génétique : assure la diversité des individus.

les aléas de la recombinaison entre gènes assurent la diversité de l'espèce génétique.





8. A la prophase de la première division de la méiose, les chromosomes homologues (appelés également bivalent) se croisent et s'unissent parfois en certains points ou chiasmes. Il peut en résulter des échanges de matériel génétique entre deux chromosomes; c'est le phénomène d'enjambement ou « crossing-over ». a-Analyse d'un exemple : deux chromosomes du criquet. b-Autre exemple (schéma simplifié).

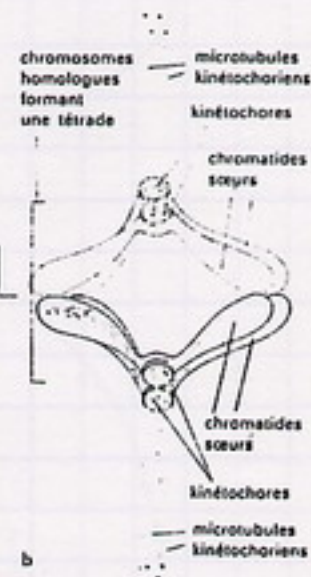


Répartition des chromosomes recombinés au cours des deux divisions de méiose chez un individu XY.

a) Sur le plan quantitatif (numérique) le noyau tétraploïde ( $4n$ ) de début de la méiose se divise lors de la première division, en deux noyaux diploïdes ( $2n$ ), lesquels donnent chacun deux noyaux haploïdes ( $n$ ) lors de la deuxième division de la méiose. Sur le plan qualitatif le brassage du matériel génétique des noyaux fils lors de chacune des divisions est une conséquence de la ségrégation indépendante des centromères d'origine paternelle (ou maternelle) lors de la métaphase I (brassage interchromosomique) et de la recombinaison entre chromatides homologues au pachytène (brassage intrachromosomique).

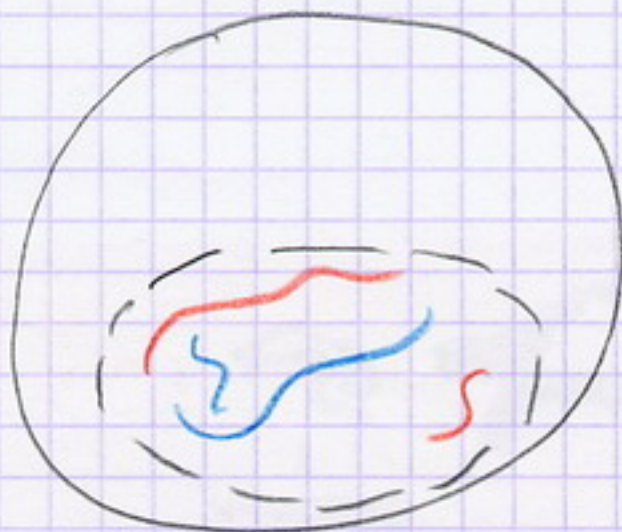
Les chromosomes sexuels n'ont pas, dans cet exemple, de segments homologues et ne se recombinent pas (d'après M.J.D. White, 1961 et 1973).

b) Disposition des kinétochores en métaphase de première division. A la différence de la mitose, les kinétochores des chromatides d'un même homologue sont orientés vers le même pôle.



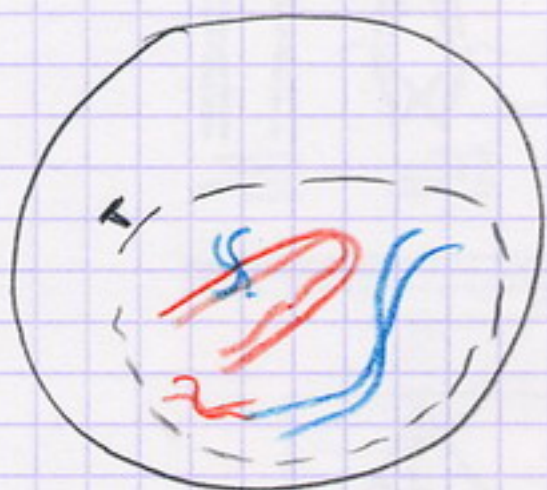
# LA MEIOSE

$$2N = 4$$



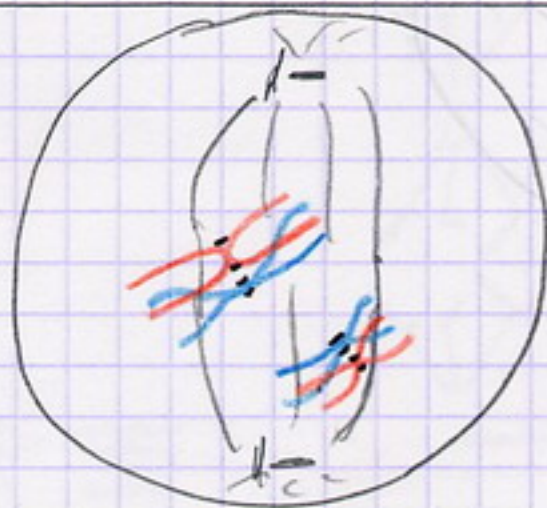
Interphase.

L'info gène est sous forme de chromatides.



Phase  $G_2$

Info génétique dupliquée.



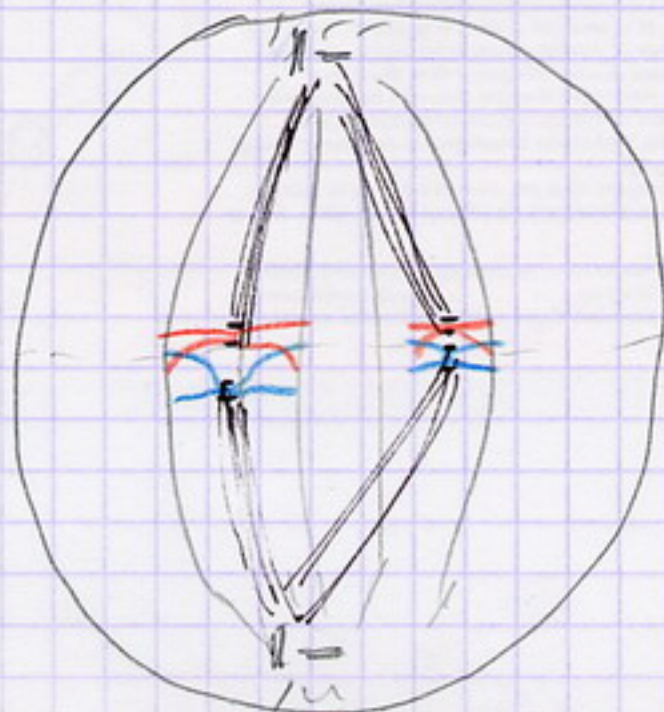
Prophase I

Duplication centromères, brèges achromatiques  
disjonction  $\rightarrow$  nucléaire

Appariement des  $\chi$  homologues

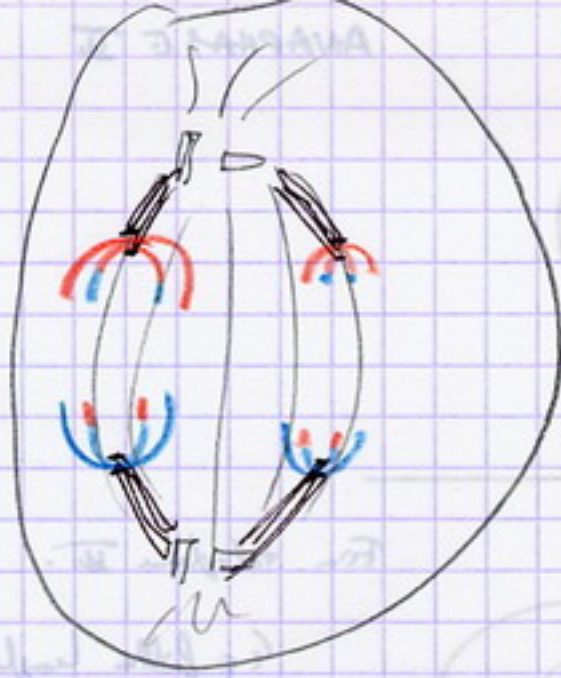
Phénomène de crossing over

Métaphase I



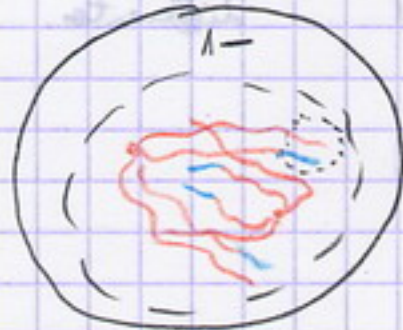
Les centromères des  $\chi$  appariés sont au pôle et  
fluent de la plaque. Les 2 chromatides du  
même chromosome dirigés vers le  $\rightarrow$  pôle.

Bras inter chromosomique 2<sup>e</sup> centromère

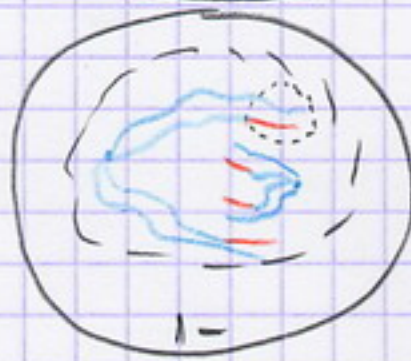


Anaphase I

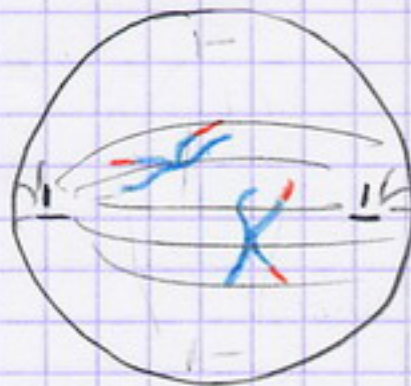
Séparation des homologues  
Rupture des chiasmata → brassage <sup>inter</sup> chromosomique



Fin Telophase.

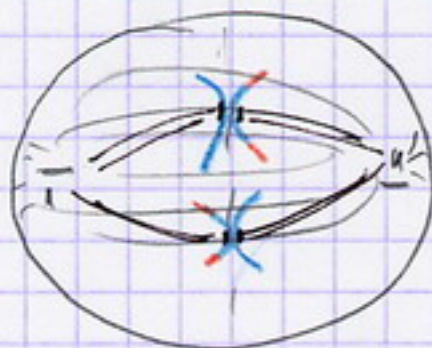


Prophase II

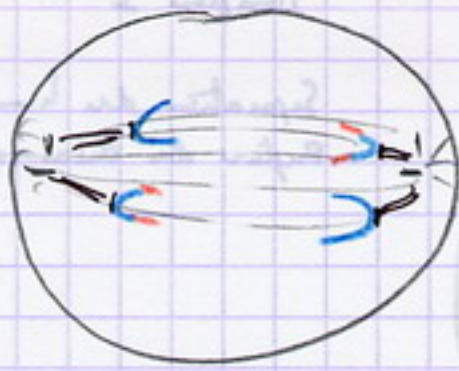


Métaphase II

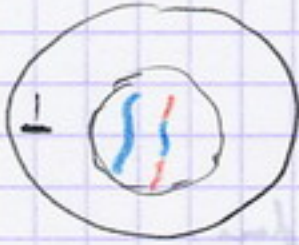
Brassage intra-chromosomique



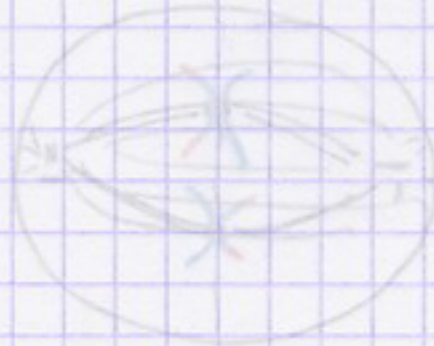
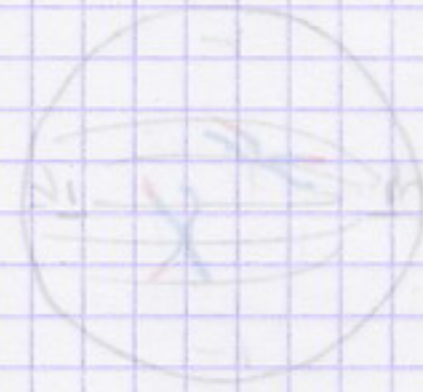
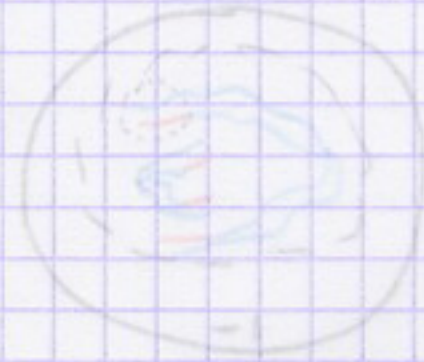
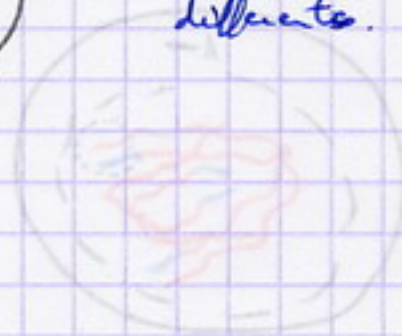
# ANAPHASE II



Fin telophase II. (Fin).



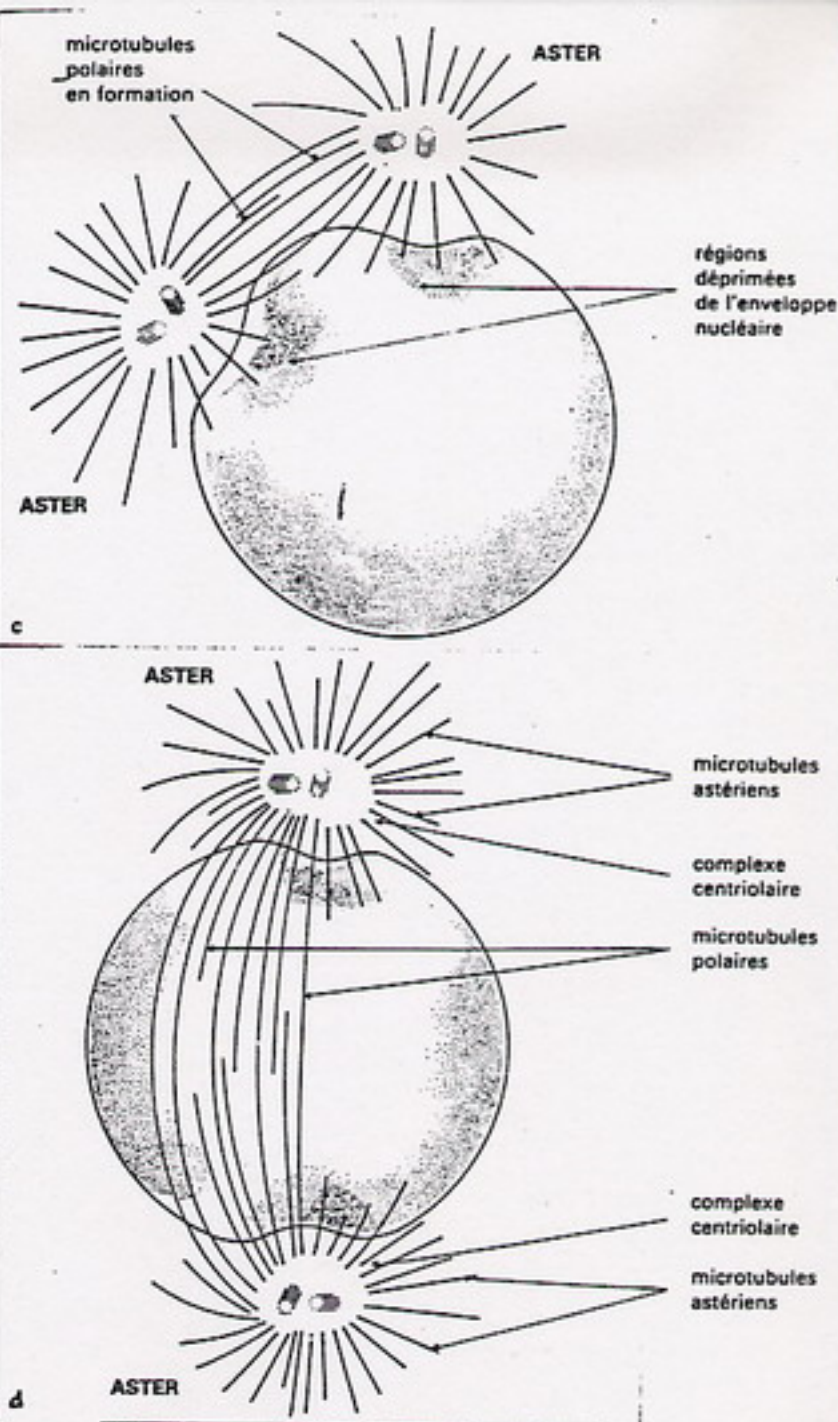
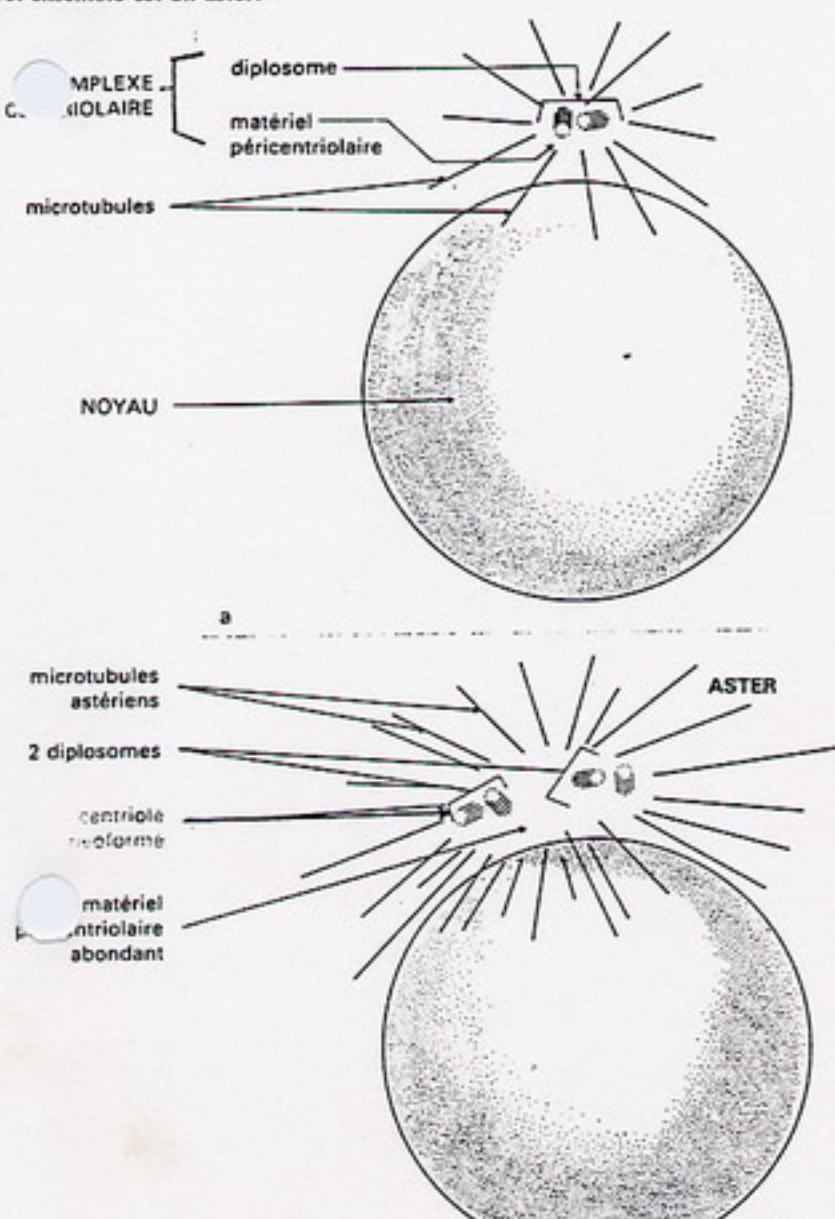
4 cellules haploïdes mais génétiquement différentes.



Phase avant la rupture de l'enveloppe nucléaire.

a) Complexe centriolaire dans une cellule en fin d'interphase. Le complexe est situé au voisinage du noyau. Des microtubules sont issus du matériel péri-centriolaire qui entoure le diplosome.

b) Début de prophase. La cellule possède alors deux diplosomes; le matériel péri-centriolaire augmente de volume autour des diplosomes et des microtubules astériens rayonnent autour des complexes centriolaires. Cet ensemble est un aster.



c et d) Les deux complexes centriolaires s'éloignent l'un de l'autre. Les microtubules orientés d'un complexe vers l'autre s'allongent en même temps : ce sont les microtubules polaires en formation. Lorsque ces complexes sont diamétralement opposés de part et d'autre du noyau la cellule est bipolarisée. Les microtubules astériens qui s'étendent en direction du noyau dépriment sa surface.

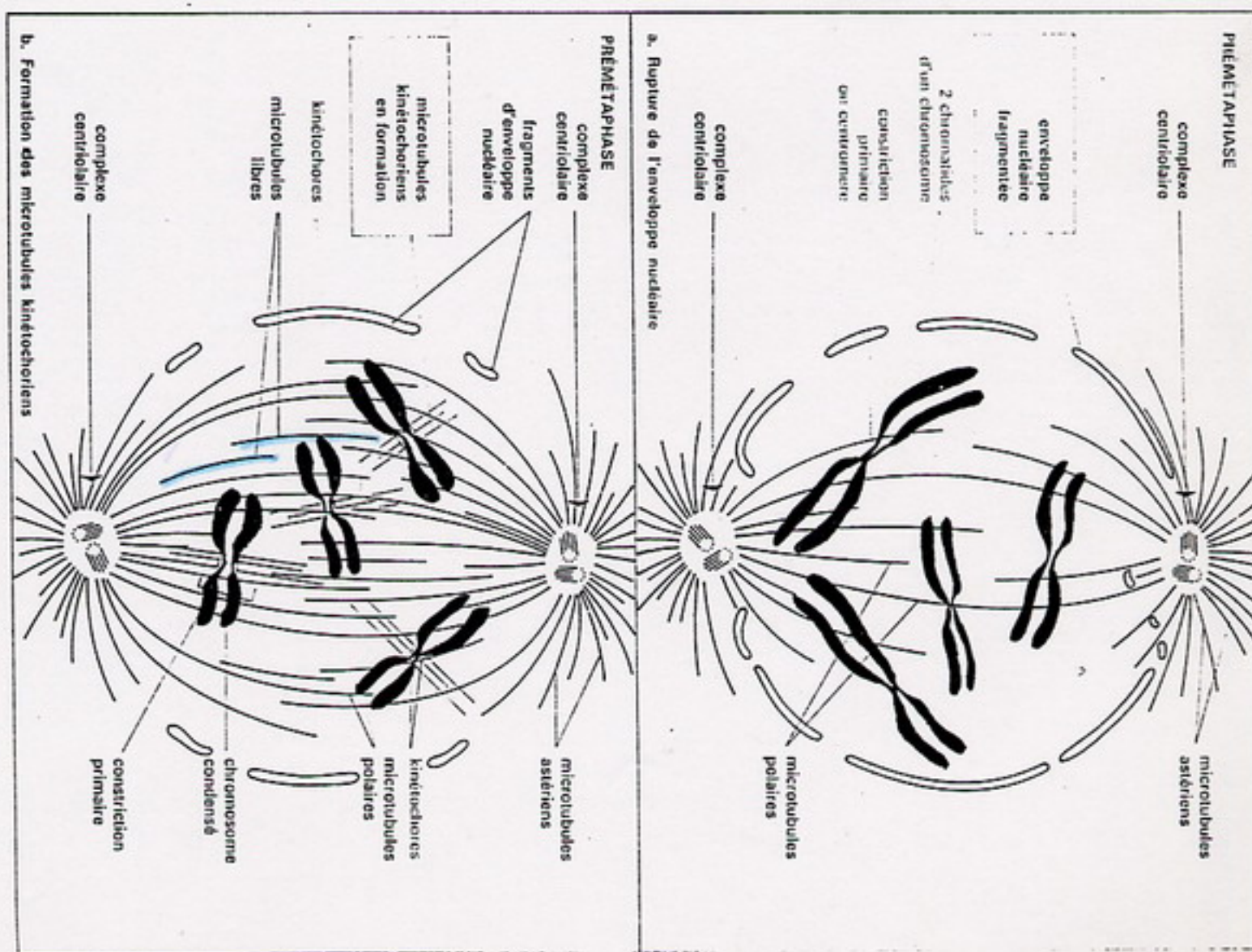


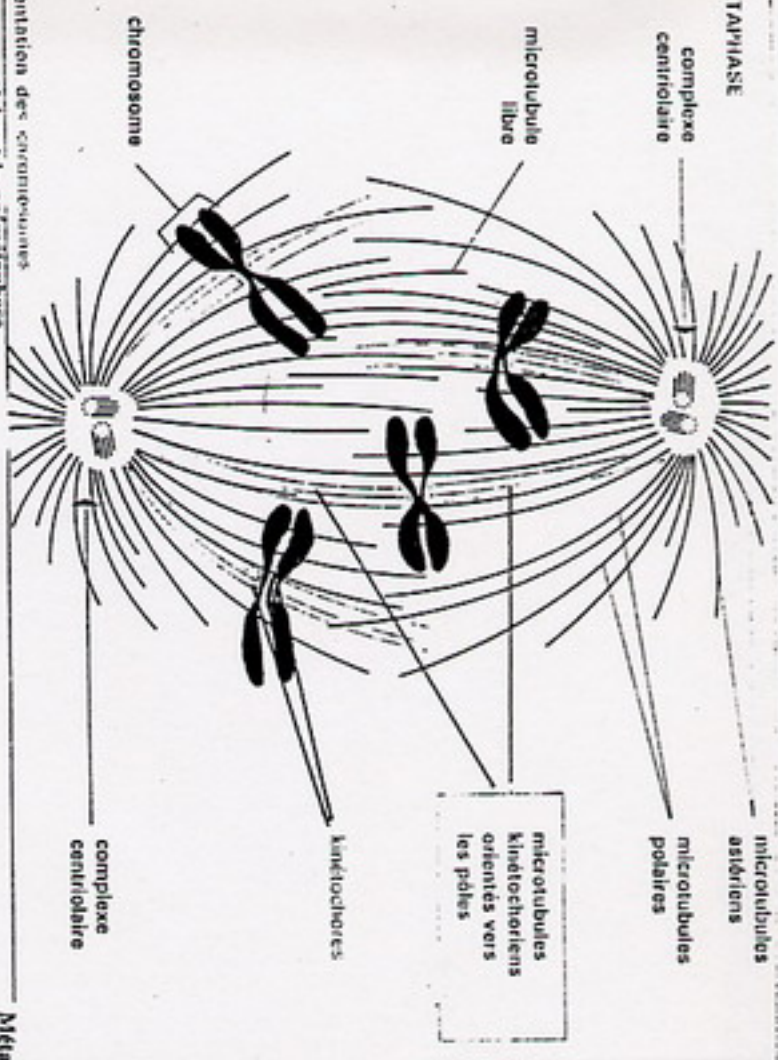
Structure de kinétochores fonctionnels.

b) Plus

fort grandissement montrant les trois couches d'un kinétochoire triamellaire K. La couche dense interne est accolée à la surface d'une chromatide Chr; les microtubules kinétochoriens sont orientés perpendiculairement au plan du kinétochoire. Cf. (1973).

culture. x 60 000 (micrographie électronique V.P. 1973).





c. Orientation des chromosomes

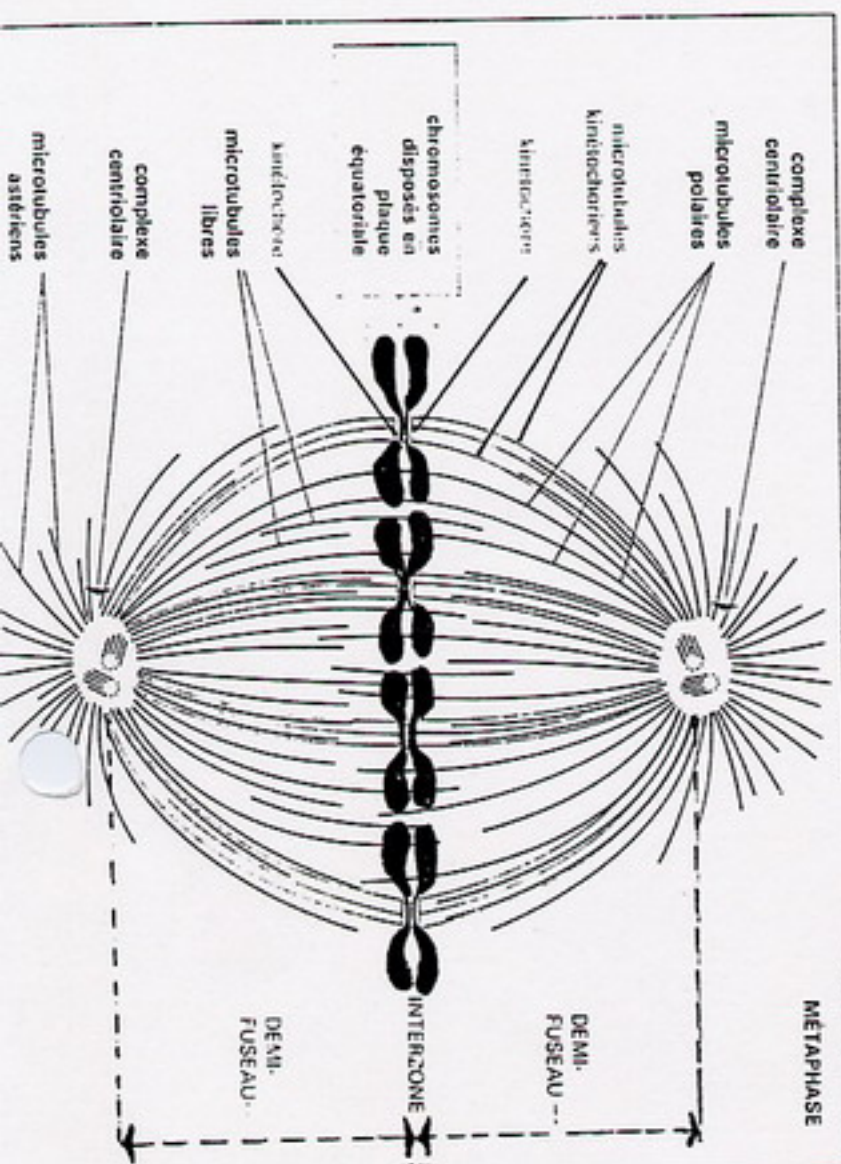
Phénomènes caractérisant la prémétaphase.  
a) La rupture de l'enveloppe nucléaire marque le début de la prémétaphase. Les complexes centriolaires sont alors situés en positions diamétralement opposées.

b) Des microtubules kinétochoriens s'édifient à partir des kinétochores qui ont achevé leur différenciation : ces microtubules sont perpendiculaires au grand axe du chromosome auquel ils sont attachés ; les chromosomes dupliqués ont eux-même une position quelconque par rapport aux complexes centriolaires et aux microtubules polaires qui en sont issus.

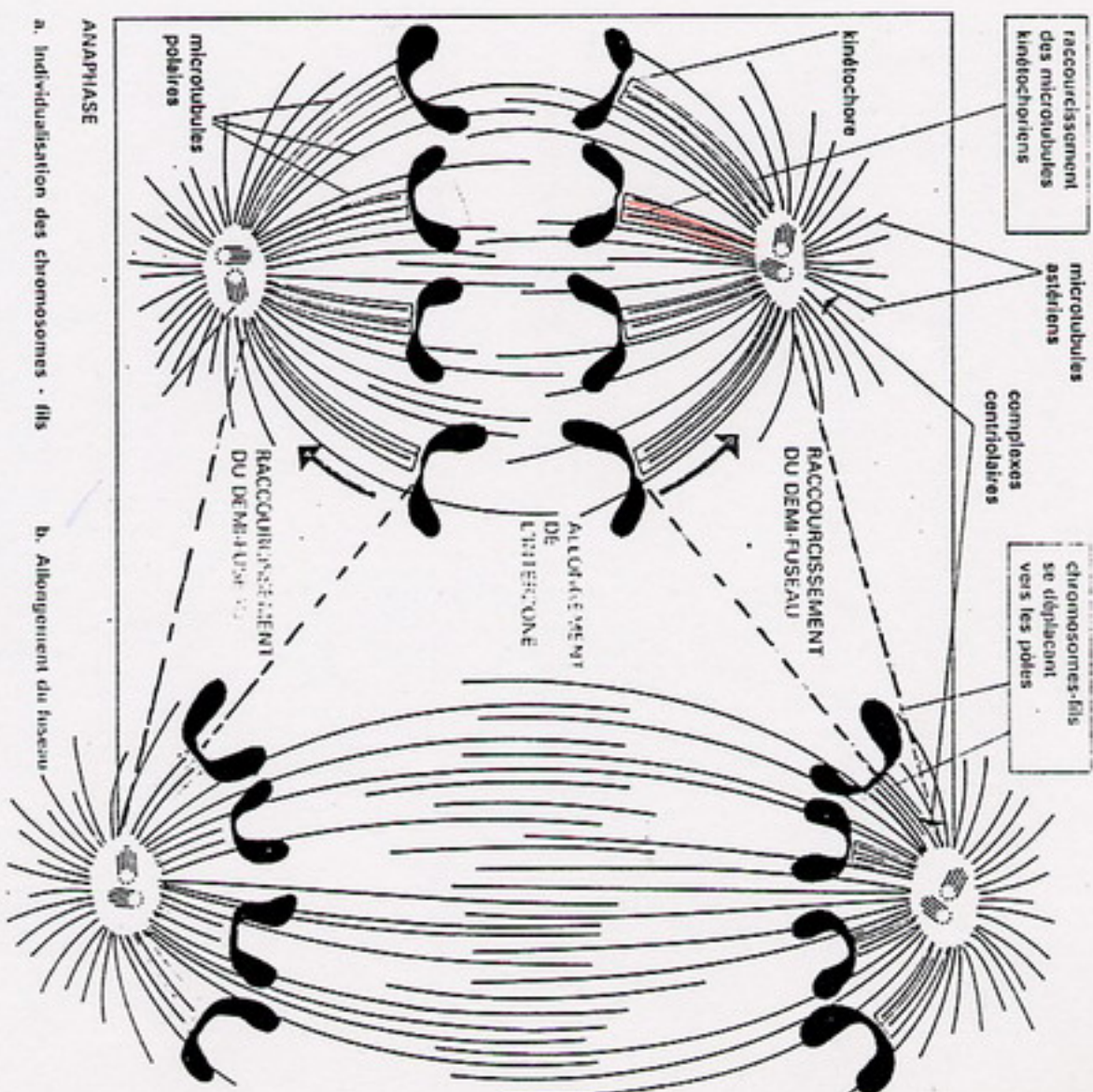
c) Les chromosomes de plus en plus condensés s'orientent par rapport aux pôles de façon que chacun des kinétochores d'un chromosome se trouve en face de l'un des deux pôles. Les trajets des microtubules polaires et kinétochoriens sont alors parallèles.

Métaphase : schéma de l'organisation du fuseau.

Après orientation des chromosomes par rapport aux pôles, les microtubules kinétochoriens s'allongent. La cellule est en métaphase lorsque les kinétochores des chromosomes condensés se positionnent selon un plan équatorial, équidistant des deux pôles. Le fuseau est alors symétrique par rapport à ce plan et on distingue deux demi-fuseaux, entre chaque jeu de kinétochores et le pôle auquel il fait face, et une interzone, entre les deux jeux de kinétochores eux-mêmes.



MÉTAPHASE



ANAPHASE

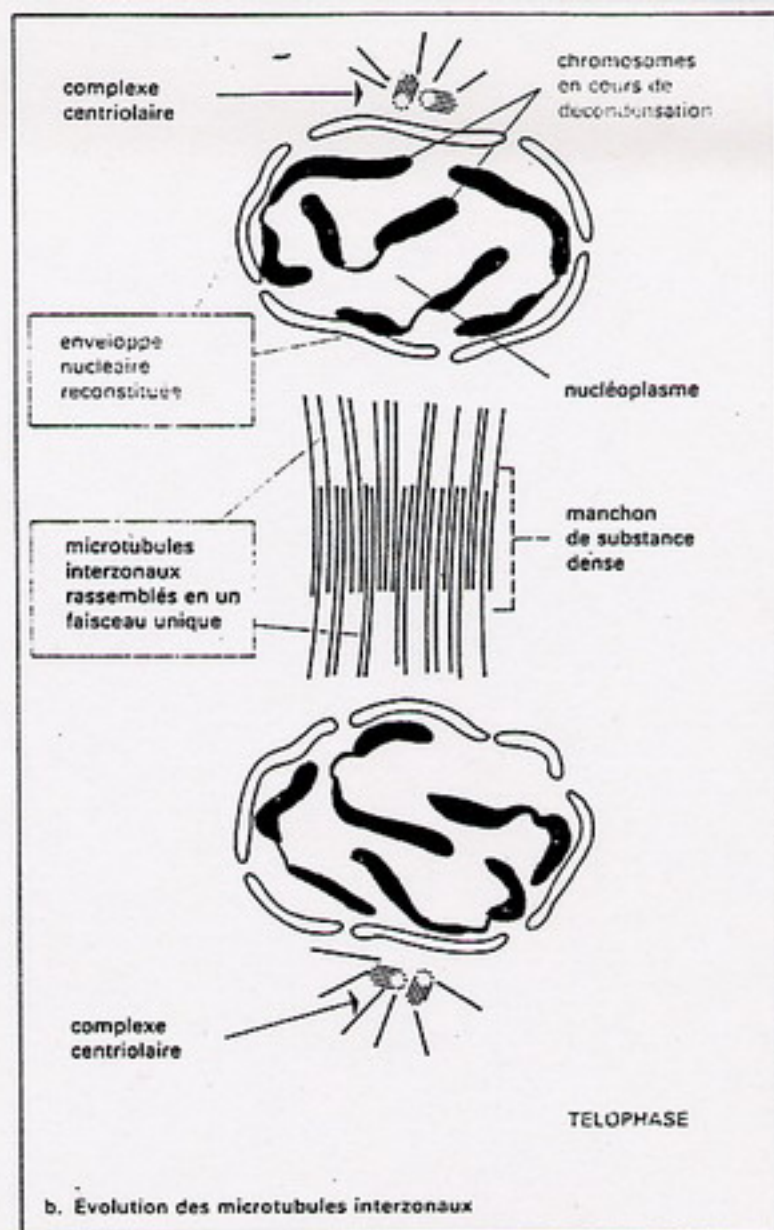
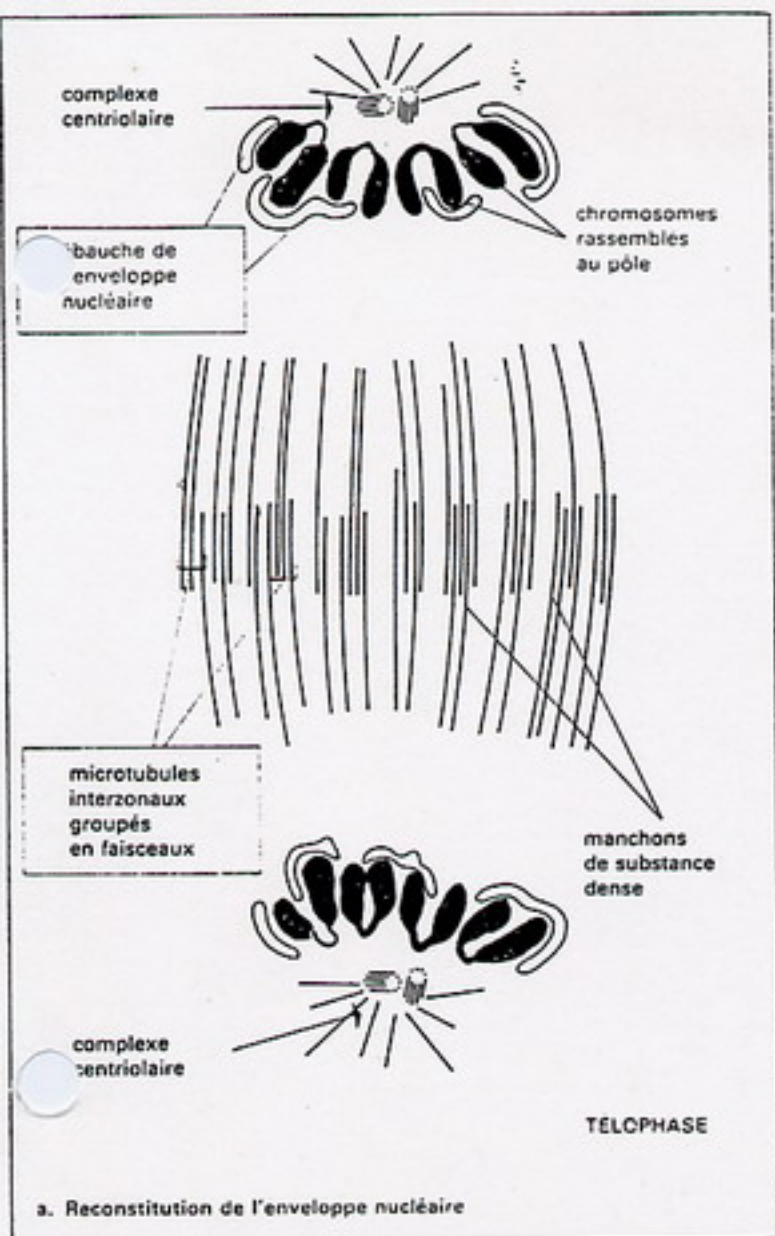
a. Individuation des chromosomes - fils

b. Allongement du fuseau

Anaphase : schéma de l'organisation du fuseau.

a) Début d'anaphase. Les deux chromatides des chromosomes dupliqués se séparent et deviennent chacune un chromosome indépendant qui se déplace vers le pôle auquel son kinétochoire fait face. Simultanément, les microtubules kinétochoriens raccourcissent, ainsi que les demi-fuseaux.

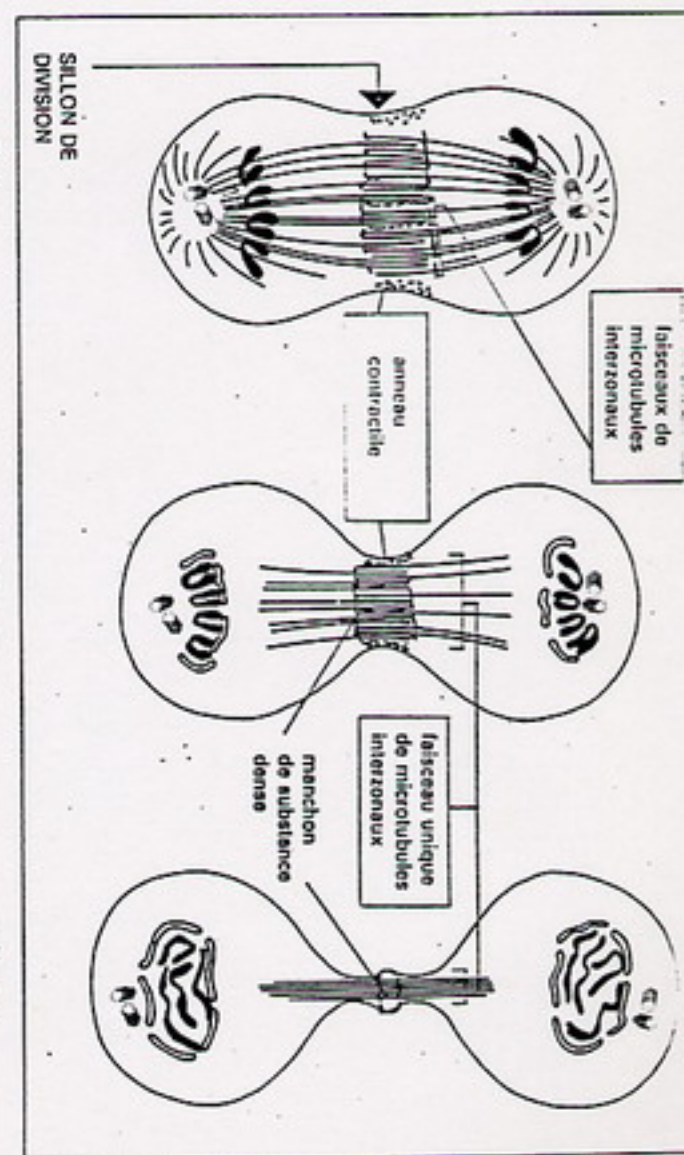
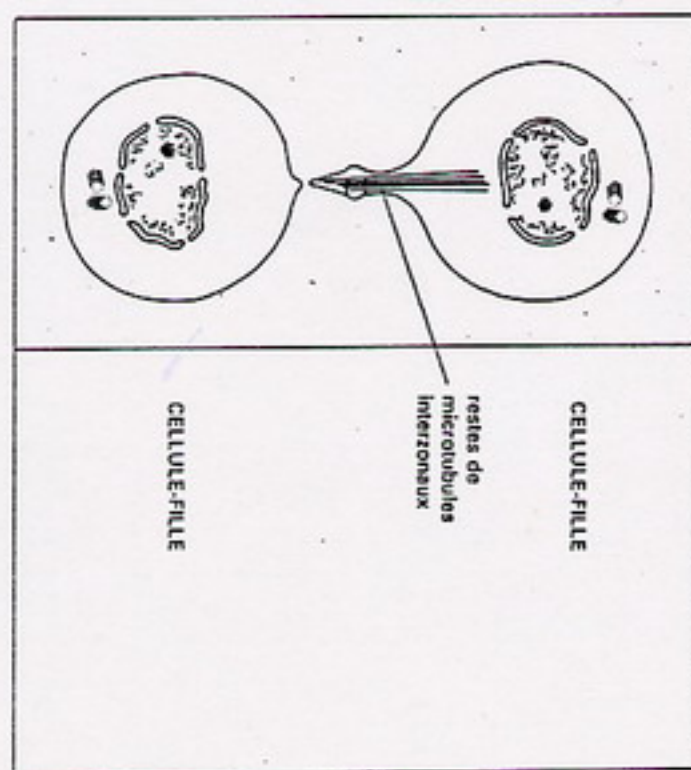
b) Deuxième partie de l'anaphase. Le fuseau s'allonge et les pôles s'éloignent l'un de l'autre. Les chromosomes continuent leur déplacement vers les pôles. Les microtubules kinétochoriens et les demi-fuseaux raccourcissent encore alors que l'interzone s'allonge.



#### Phénomènes caractérisant la télophase.

a) En début de télophase des fragments de réticulum endoplasmique s'accrochent aux chromosomes parvenus aux pôles du noyau; ils constituent l'ébauche de l'enveloppe nucléaire. Les microtubules interzonaux, groupés en faisceaux enrobés dans leur région médiane d'un manchon de substance dense, perdent leurs connexions avec les pôles, dont leurs extrémités polaires s'éloignent.

b) Lorsque la télophase est plus avancée, l'enveloppe nucléaire se reconstitue. Elle est continue autour du noyau qui augmente de volume. Les faisceaux de microtubules interzonaux et les manchons qui les entourent dans leur région médiane fusionnent. On observe alors un faisceau unique de microtubules toujours enrobés dans leur région équatoriale d'un manchon dense (midbody).



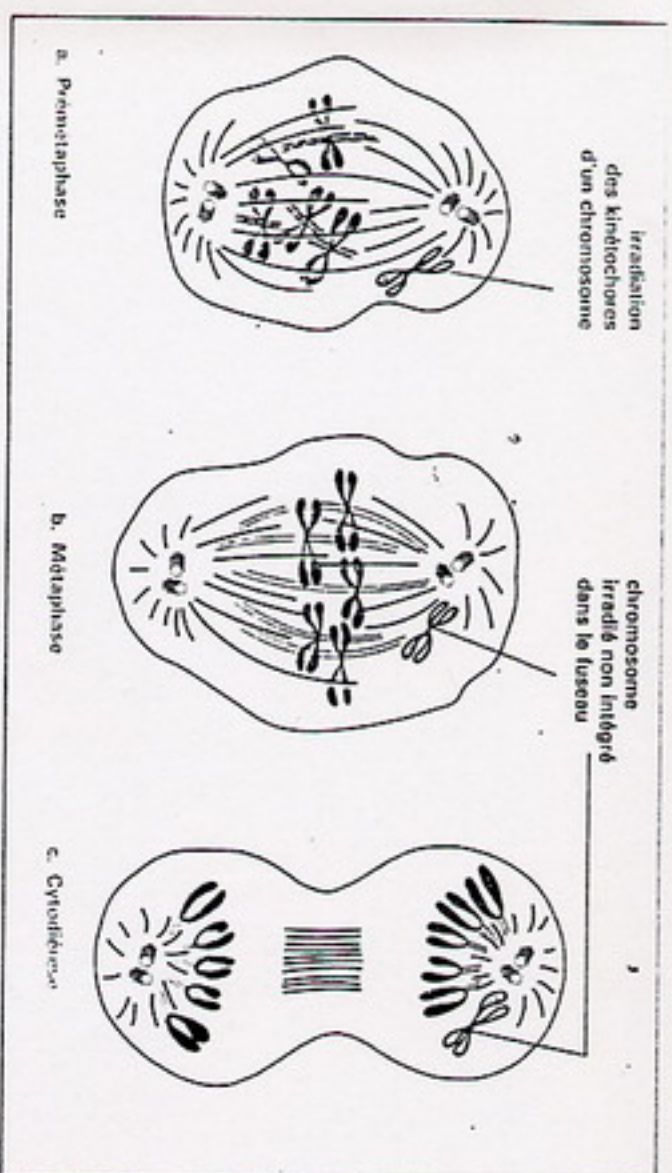
Télophase : microtubules interzonaux et cytotèque des cellules animales.

a) En fin d'anaphase, la membrane plasmique s'invagine tout autour de la cellule, dans un plan perpendiculaire aux faisceaux de microtubules interzonaux, formant ainsi l'ébauche du sillon de division.

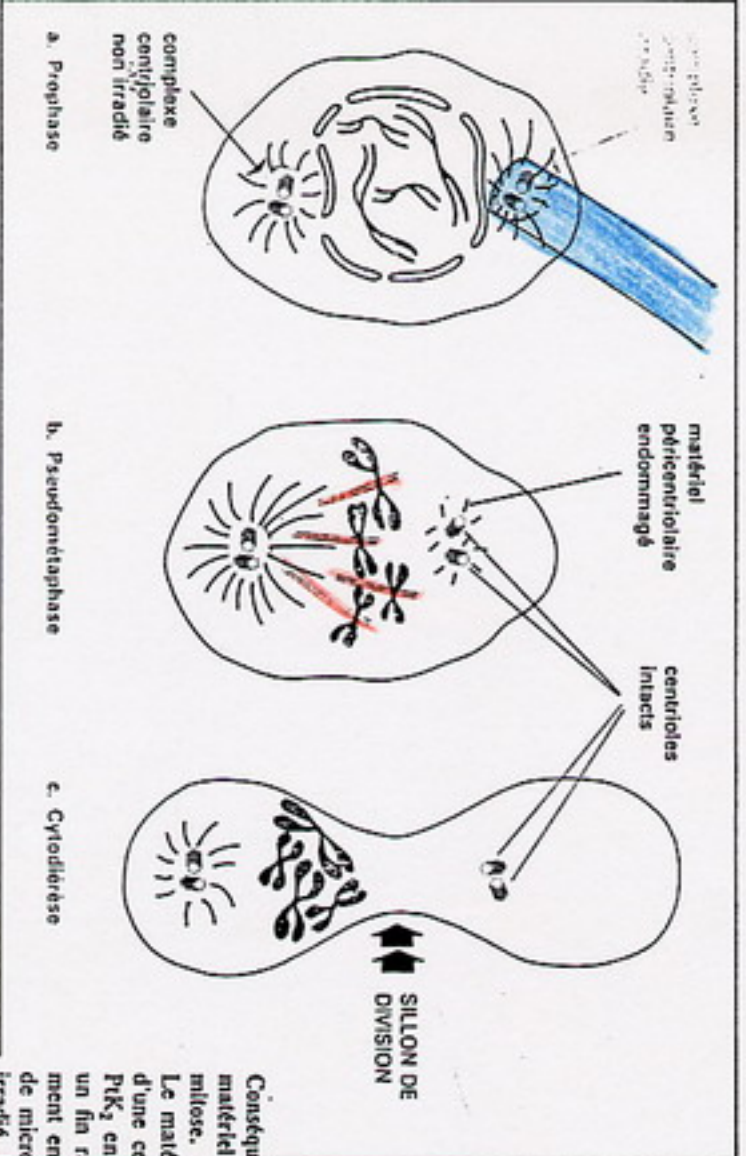
b) Au cours de la télophase le sillon se creuse progressivement; il se resserre autour des microtubules interzonaux rassemblés en un faisceau unique, enrobé dans sa partie médiane par le manchon de substance dense (midbody). L'anneau contractile, avec ses microfilaments d'actine, est dans le cytoplasme sous-jacent au sillon.

c) En fin de télophase, les cellules-filles, dont les noyaux se reconstituent, sont unies par un pont cytoplasmique où se trouve le faisceau de microtubules avec son manchon de substance dense.

d) Le pont cytoplasmique se rompt et les cellules-filles se séparent. Le faisceau de microtubules persiste quelques temps avant de se désintégrer (c et d d'après B. Byers et D.H. Abramson, 1968).

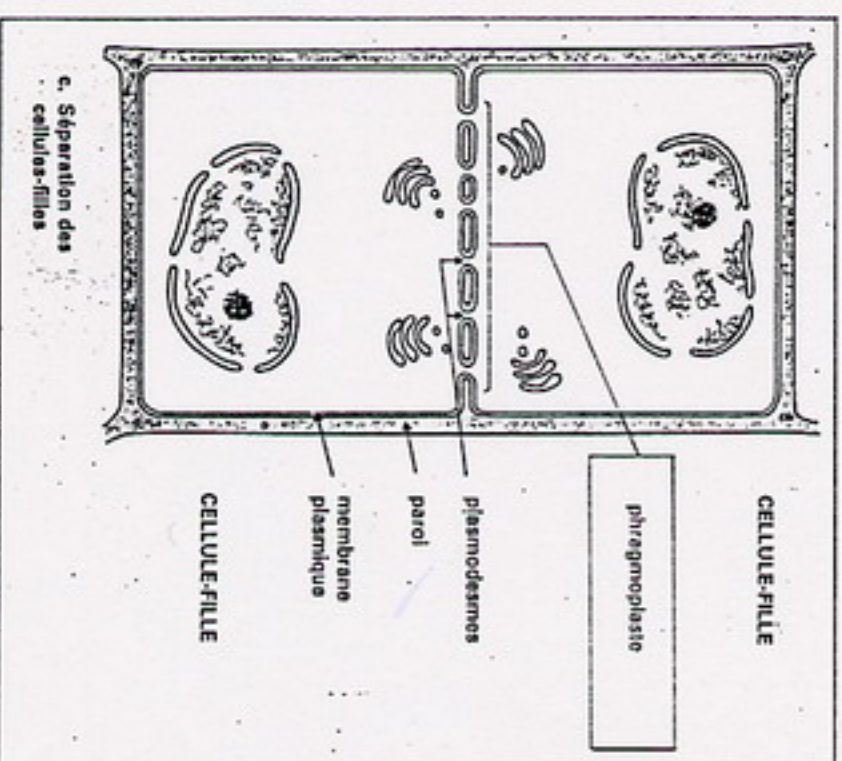
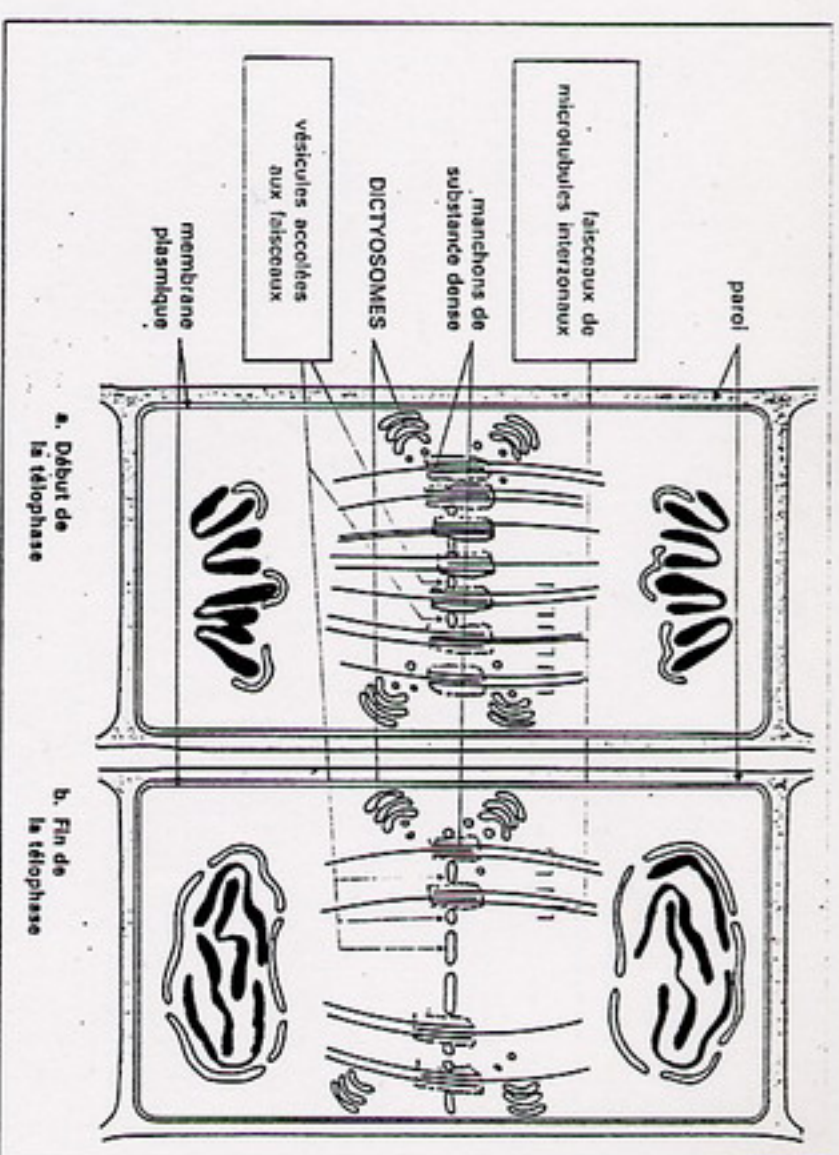


Conséquences de la lésion des kinétochores sur la mitose.  
Les kinétochores d'une cellule de mammifère en division sont irradiés par un fin rayon laser durant la pré-métaphase (a). La mitose se poursuit, mais le chromosome dont les kinétochores sont irradiés ne s'intègre pas au fuseau (b) et ne participe pas aux mouvements de l'anaphase (c) (d'après P.A. McNeill et M.W. Berns, 1979).



Conséquences de la lésion du matériel périceintriolaire sur la mitose.

Le matériel périceintriolaire d'une cellule de mammifère  $PK_2$  en prophase est irradié par un fin rayon laser (a). Ce traitement empêche la polymérisation de microtubules polaires du côté irradié. La mitose se poursuit, avec la rupture de l'enveloppe nucléaire, la condensation des chromosomes, la formation de microtubules kinétochoriens et le rassemblement des chromosomes au centre de la cellule au cours d'une pseudo-métaphase (b). Les chromatides ne se séparent pas et on n'observe pas de mouvements anaphasiques. La cytokinèse sépare deux cellules dont l'une contient l'anneau de chromosomes (c); (d'après J. Berns, 1977).



Télophase : microtubules interzonaux et cytokinèse des cellules végétales.

a) Début de télophase : des vésicules d'origine golgienne s'accroient aux faisceaux de microtubules interzonaux au niveau des manchons de substance dense. Ce phénomène intervient d'abord les faisceaux situés dans la région centrale de la cellule.

b) En cours de télophase, les vésicules s'accroient à des faisceaux de plus en plus périphériques et celles qui se sont primitivement accolées à des faisceaux centraux fusionnent entre elles, constituant ainsi le phragmoplaste.

c) En fin de télophase, les vésicules ont toutes fusionné. Leurs membranes constituent les membranes plasmiques des deux cellules-filles qui sont alors séparées. Le contenu des vésicules se trouve dans l'espace extracellulaire et celui de l'ébauche de la paroi. Des ponts cytoplasmiques ou plasmodesmes persistent entre les cellules-filles.

### 1° Prélèvement des cellules.

On réalise habituellement une ponction (5 à 10 ml) de sang d'une veine ; on peut aussi bien prélever des cellules dans le liquide amniotique (cf. p. 42) ou faire des biopsies cutanées.

### 2° Mise en culture.

Le prélèvement est placé dans un milieu de culture à 37 °C pendant trois jours ; ce milieu contient du sérum humain, des antibiotiques (pour éviter le développement des bactéries), des substances activant la mitose (comme par exemple la phytohémagglutinine = P.H.A.). Dans le cas des cellules sanguines, seuls les lymphocytes se divisent activement.

### 3° Blocage des mitoses.

On ajoute de la colchicine (extrait des graines et des bulbes d'une plante, la Colchique) au milieu de culture : ce poison inhibe la formation des fibres du fuseau et ainsi toutes les cellules en division sont bloquées en métaphase.

### 4° Choc hypotonique.

Placées dans du sérum humain dilué (milieu hypotonique), les cellules se gorgent d'eau et « éclatent » sous l'effet de la turgescence (cf. p. 303) ; les chromosomes métaphasiques se dispersent et s'étalent alors plus ou moins.

### 5° Fixation.

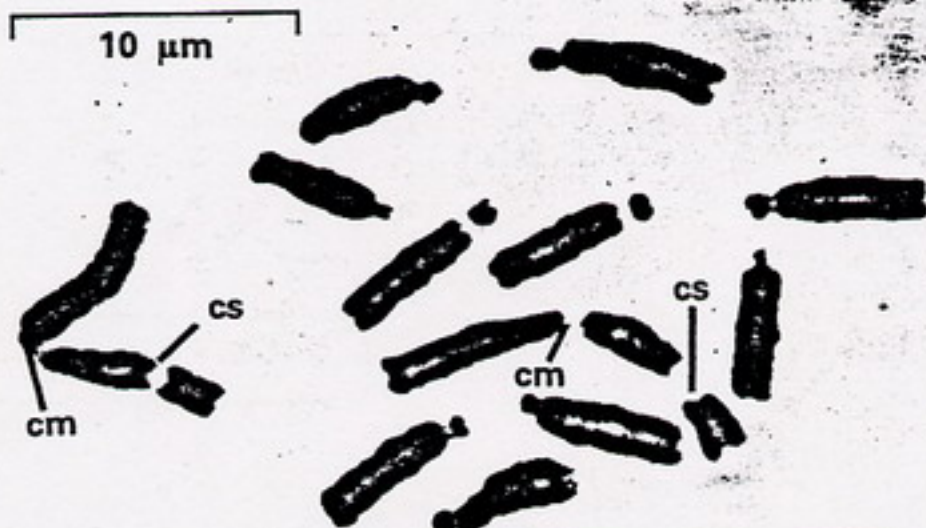
Les cellules sont « pétrifiées », fixées dans leur état par des mélanges d'alcool absolu, de chloroforme et d'acide acétique.

### 6° Coloration, marquage.

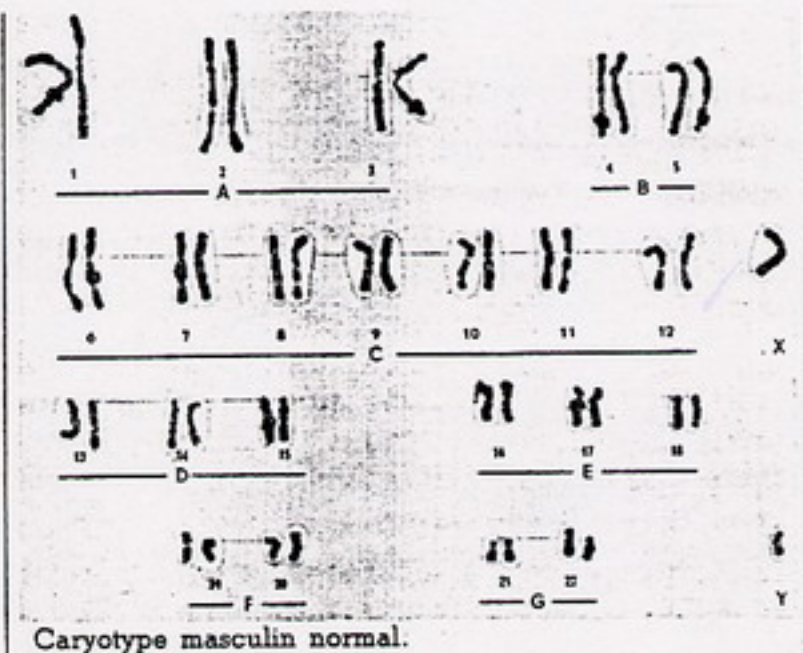
Les chromosomes sont colorés avec des substances appropriées (les mêmes que celles utilisées pour colorer le noyau). Depuis 1970, on utilise divers produits chimiques qui peuvent marquer spécifiquement certains tronçons de chromosomes : ainsi le chromosome n'apparaît plus comme un bâtonnet sombre et homogène, mais comme une **suite de bandes** plus ou moins sombres séparées par des zones plus claires.

### 7° Mise en place du \*caryotype.

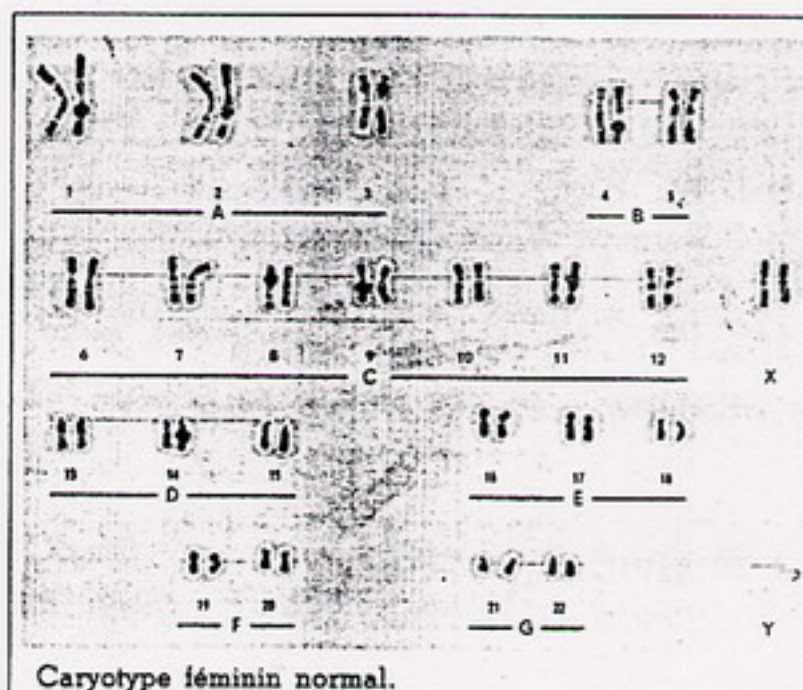
On photographie l'ensemble des chromosomes d'une seule cellule et on fait un agrandissement de ce cliché. Les chromosomes sont alors découpés un à un. Grâce à l'examen de leurs tailles, de la position des centromères et de la position connue des bandes, on les classe rapidement, par ordre de tailles décroissantes. Le document obtenu est un **caryotype**.



Chromosomes métaphasiques d'une cellule de fève (*Vicia faba*). L'espèce possède 12 chromosomes (2n). La paire la plus grande est métacentrique et porte une constriction secondaire cs. Les cinq autres paires sont acrocentriques ou télocentriques. Les centromères, cm, les constriction secondaires et les constriction primaires sont bien visibles ;  $\times 1800$  (photographie J.E. Trosko et S. Wolff, 1965).

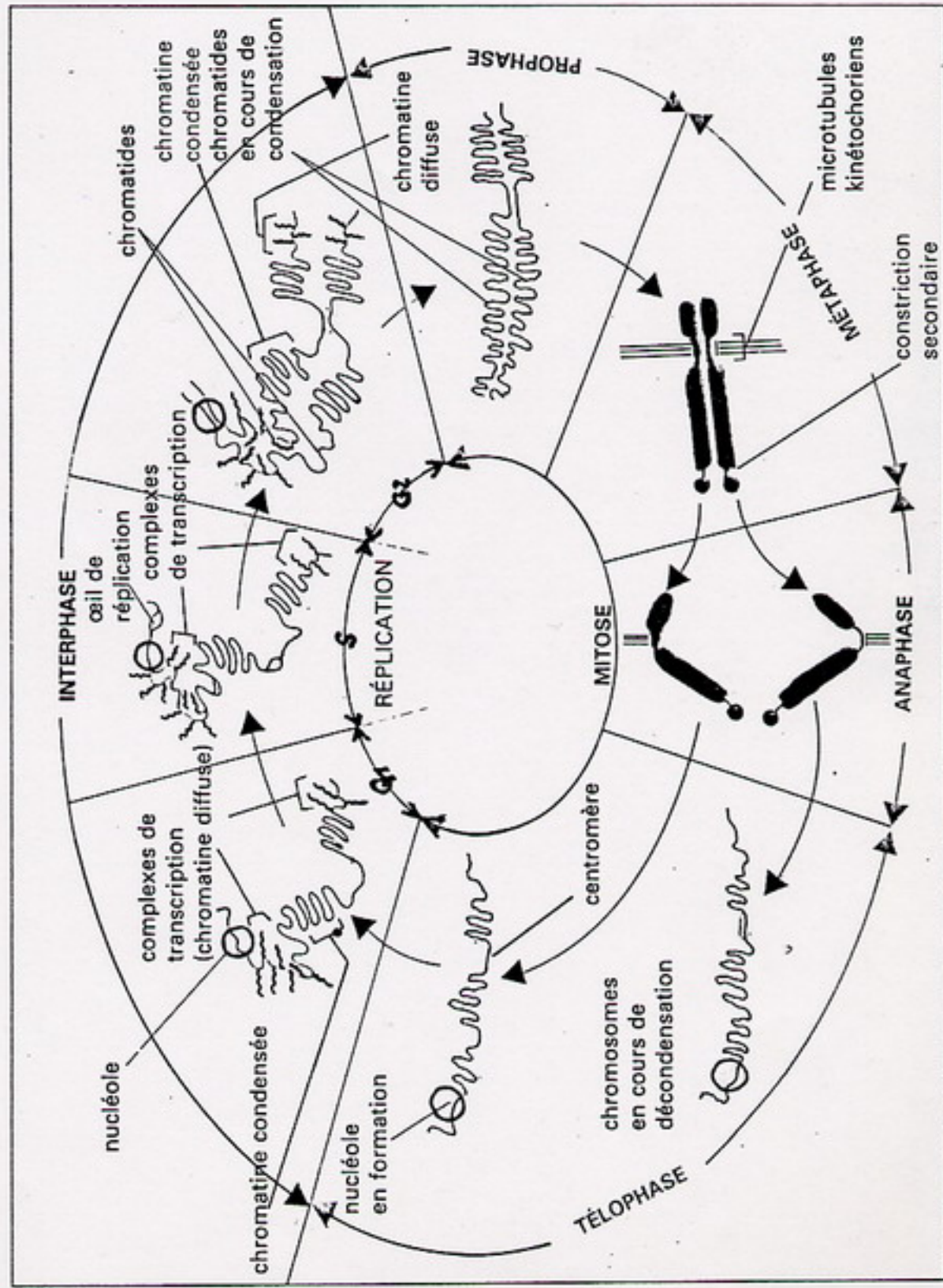


Caryotype masculin normal.

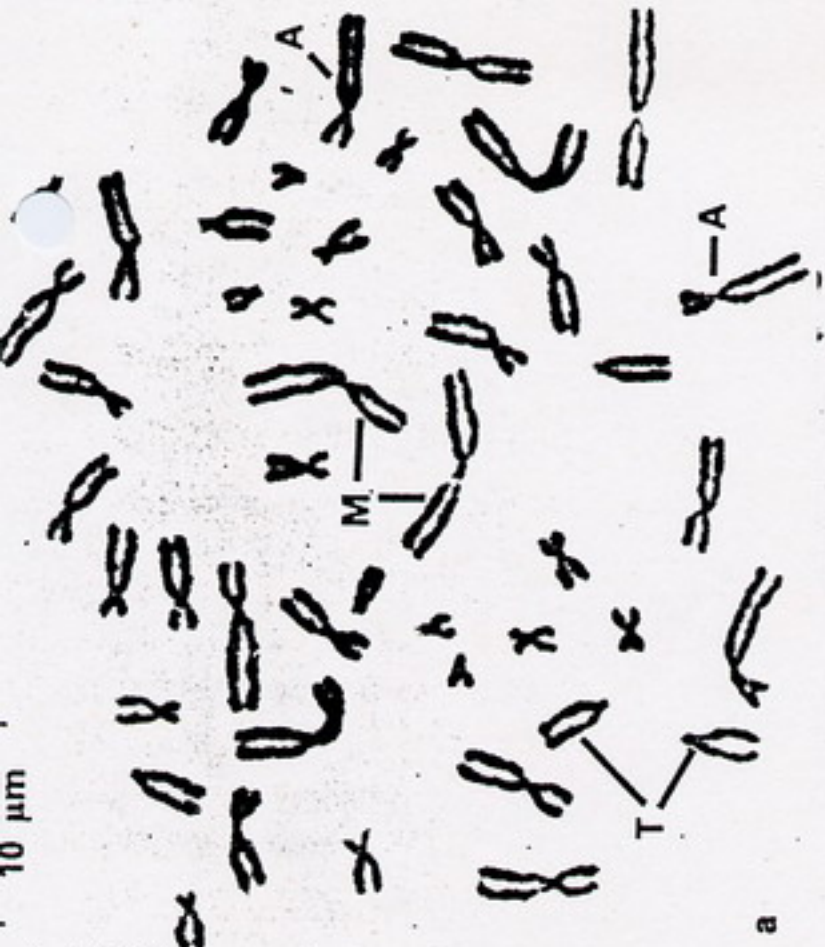
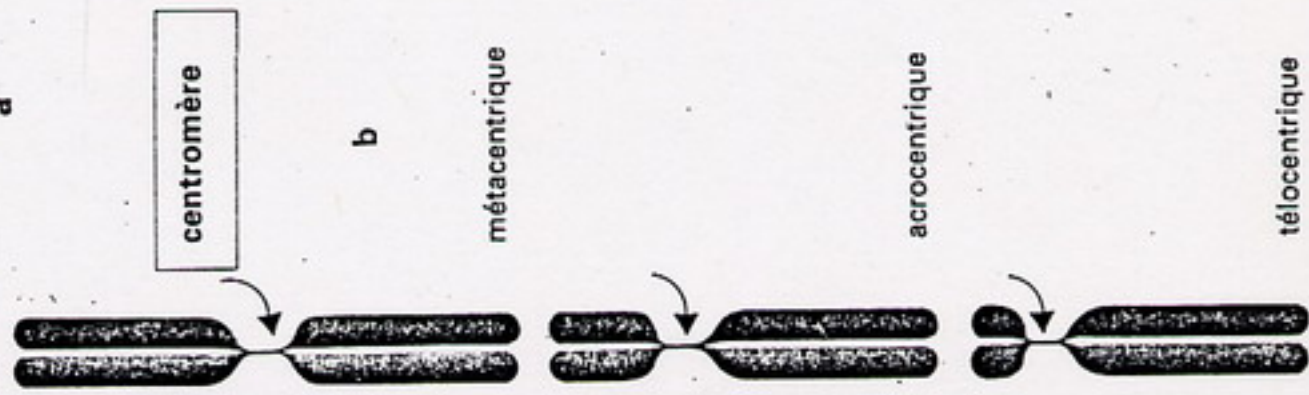


Caryotype féminin normal.

Le chromosome prend naissance au cours de la phase S de l'interphase par la réplication de sa molécule d'ADN et l'assemblage instantané de deux molécules filles d'ADN avec les protéines chromosomiques histones et non-histones. C'est pourquoi, dès le début de la phase G2, chacune des deux chromatides sœurs résultant de la duplication du chromosome initial, est, tant sur le plan génétique c'est-à-dire de son contenu informatif, que de sa composition et de sa physiologie, identique au chromosome initial de la phase G1 qui précède. La cellule en G2 fonctionne effectivement, sur le plan de la transcription, comme une cellule tétraploïde (voir figure 14.18). La seule particularité des chromatides sœurs est leur association au niveau du centromère. Cette association est nécessaire au positionnement correct des chromosomes sur la plaque équatoriale, lors de la métaphase, et par suite à leur séparation régulière vers les pôles opposés du fuseau au cours de l'anaphase. Le chromosome est une structure fondamentalement linéaire. Il est déployé lorsqu'il est en activité métabolique (transcription, réplication) à l'interphase. Au contraire, il se condense en une architecture de plusieurs ordres de complexité au cours de la mitose. Au maximum de sa condensation (métaphase et anaphase) il est métaboliquement inerte. La condensation facilite l'individualisation et la distribution des chromosomes lors de la division nucléaire.



a) Chromosomes métaphasiques humains préparés pour une analyse du caryotype. Le nombre de chromosomes  $2n = 46$ , chez l'homme, a été établi en 1956 par J.H. Tjio et A. Levan grâce à l'application de méthodes de préparations qui bloquent les chromosomes en métaphase et les dispersent dans le même plan. T, chromosomes télacentriques; M, métacentriques; A, acrocentriques  $\times 2000$  (photographie B. Dutrillaux).   
 b) Formes de chromosomes métaphasiques. Les chromosomes sont définis en fonction de la position relative de leur centromère.

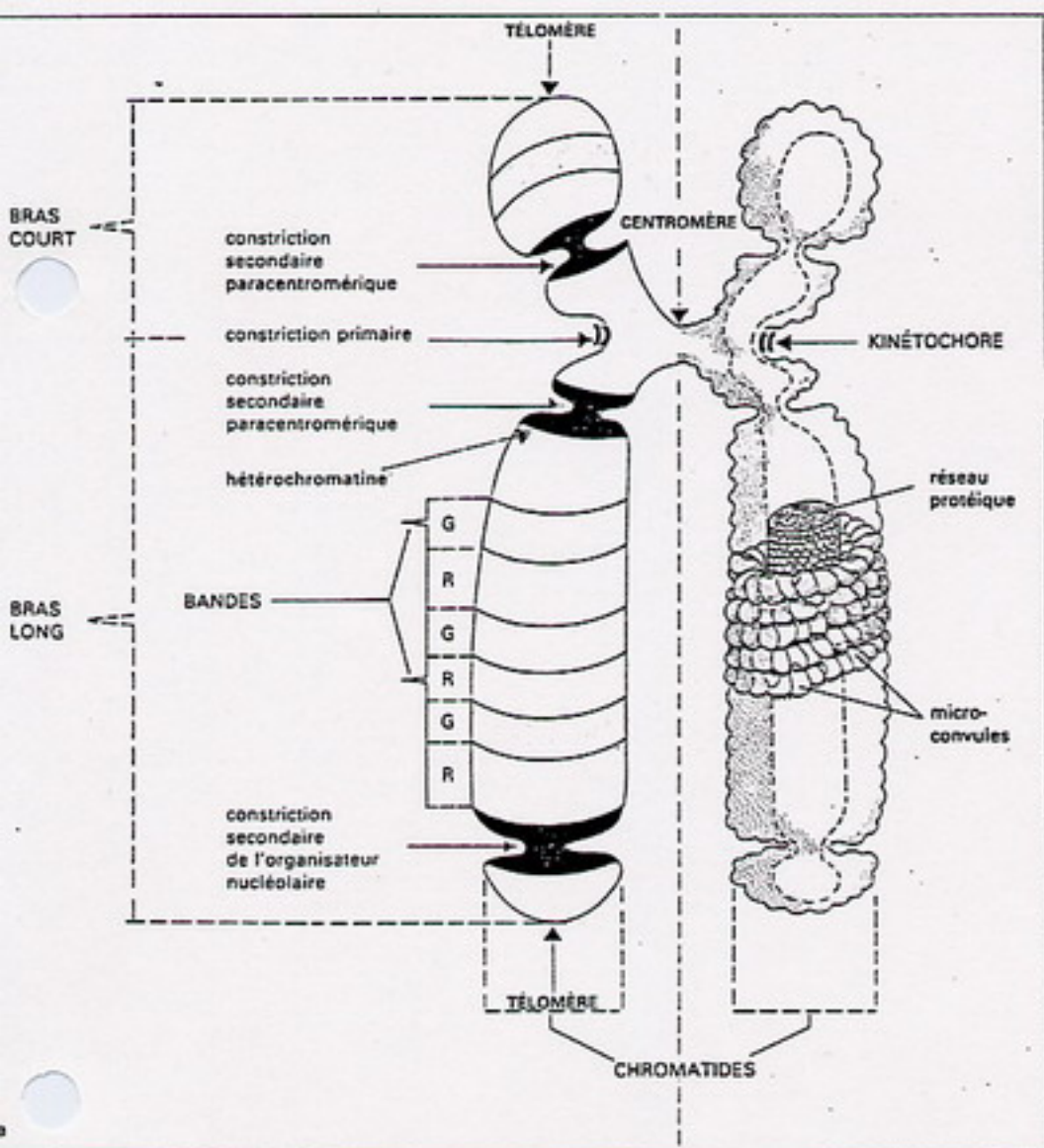
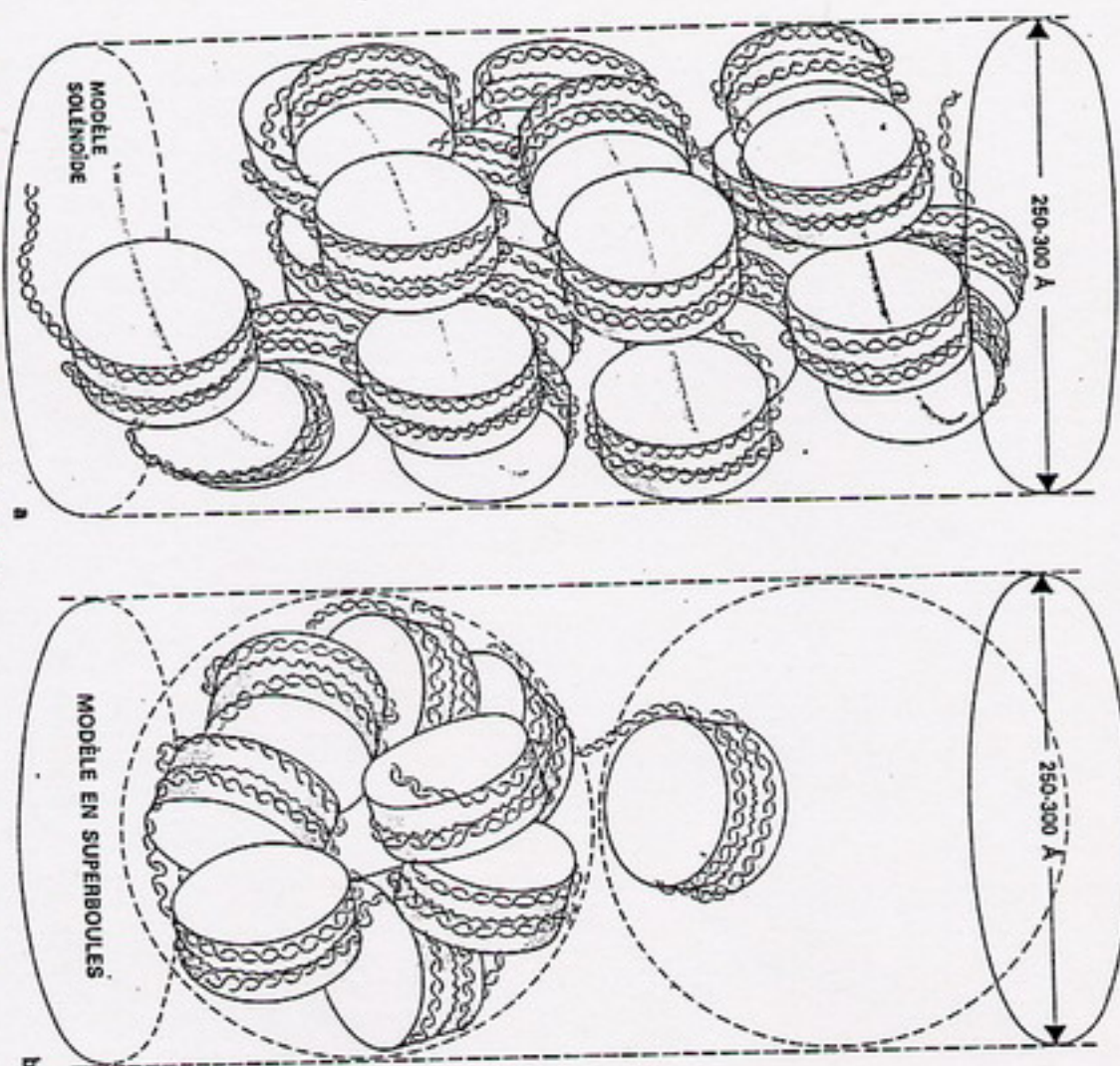


Marquage des bandes R sur des chromosomes prophasiques humains.   
 Les bandes R colorées sont plus nombreuses que sur les chromosomes métaphasiques (voir fig. 14.25); les segments non colorés correspondent aux bandes G. a) ensemble des chromosomes prophasiques; b) chromosome humain 2 à un plus fort grossissement montrant les caractéristiques, notamment la taille spécifique, des différentes bandes (photographies E. Viegas-Pequignot, 1980).

Modèles d'organisation de la fibre chromosomique de 250 à 300 Å.

a) *Modèle solénoïde* (Finch et Klug). Le nucléofilament est enroulé en une hélice dont le pas est de 110 Å et le diamètre extérieur de 250 à 300 Å. Chaque tour de ce solénoïde contient 6 à 8 nucléosomes.

b) *Modèle en superboules* (Hozier). Dans cette interprétation la fibre de 250-300 Å serait constituée par la juxtaposition de segments de nucléofilament comportant 10-12 nucléosomes et organisés en masses sphériques : les superboules. Dans ces modèles l'histone H1 participe au contrôle ou à la stabilisation de l'agencement du nucléofilament.



a) Le chromosome métaphasique est composé de deux chromatides associées par leurs régions centromériques. Chaque chromatide qui a une forme linéaire, cylindrique et se termine par un télomère à chacune de ses extrémités, est relativement uniforme. Des constriction de son diamètre constituent les accidents majeurs de sa topographie. Une constriction primaire, constante, au niveau de laquelle se situe le centromère avec son kinétochore, subdivise la chromatide en deux bras. Des constriction secondaires, dont l'une, celle vectrice de l'organisateur nucléolaire est souvent apparente, et dont les autres, comme par exemple les constriction secondaires paracentromériques ne sont généralement visibles qu'à la suite de traitements particuliers des cellules qui se divisent.

Sur la chromatide de gauche figurent également des bandes et des segments hétérochromatiques. Les positions relatives des constriction, des bandes et des secteurs hétérochromatiques sont invariantes. Sur le grand bras de la chromatide de droite est schématisé le modèle de structuration intime du chromosome métaphasique suggéré par le groupe de Laemmli (1977). La molécule unique de chaque chromatide organisée en un nucléofilament apparaît comme subdivisée en secteurs ou domaines d'ADN. Chaque domaine est densément replié en une structure compacte qui correspondrait aux microconvules observés en microscopie à balayage. Ces domaines condensés se succèdent dans un ordre linéaire, peut-être selon une disposition hélicoïdale d'un télomère vers l'autre, maintenus par un réseau de protéines non-histones. Cette organisation précise est reconstituée à chaque mitose.

b) L'élimination sélective des histones désorganise chaque microconvule et libère son ADN qui se déploie alors en une boucle ; mais elle ne rompt pas leur ordre, car chaque boucle reste maintenue par ses deux extrémités au réseau protéique.

