

INLEIDING TOT DE STUDIE VAN CHROMOSOMEN BIJ MOLLUSKEN

1. Algemene begrippen

Wanneer men in de gelukkige omstandigheid verkeert te kunnen beschikken over een daartoe geschikt microscoop, liefst met een phase contrast inrichting, dan is het mogelijk belangrijke gegevens te verzamelen en waarnemingen te doen aangaande celdelingen en het aantal chromosomen vast te stellen van molluskensoorten waarover nog zo uiterst weinig bekend is. Deze gegevens kunnen voor de zoölogische systematiek van belang zijn omdat zij mede licht kunnen werpen op de afstamming (Phylogenie) waardoor de systematiek meer wordt dan een kunstmatig systeem van ordening. Met de gegevens die anatomie en uitwendige morphologie ons verschaffen en met de gegevens die door andere zoölogische specialismen geleverd worden, kan de systematiek komen tot een onderkenning van de verbanden tussen eenheden die in de natuur bestaan en die de taxonomie benoemd heeft. Als we er in slagen de preparaten die we bestuderen te fotographeren en de vergroting van de afbeeldingen bepalen kunnen we daarmee onze studie documenteren. Hoewel zeker niet velen onder onze leden over de apparaten beschikken, die deze studies mogelijk maken is het toch nuttig de termen te kennen, die bij deze tak van wetenschap worden gebruikt. Het zal voor hen, die geïnteresseerd zijn tenminste mogelijk zijn zelf de preparaten te vervaardigen, ze elders te laten bestuderen door hen die de instrumenten wel ter beschikking hebben en met hen tot samenwerking te komen.

Het onderstaande wil een schets zijn van de door het microscoop zichtbare processen van celdeling en daarbij de vaktermen verklaren, die bij de beschrijving van deze processen worden gebezigd. Dit is dan tevens een antwoord op vragen hierover, tijdens een vergadering gesteld en daarna bij diverse andere gelegenheden herhaald. In volgende artikelen zal het vervaardigen van preparaten worden beschreven en ook zullen de speciale moeilijkheden worden behandeld die deze studie de onderzoeker biedt.

Elke cel bezit een kern (nucleus) omgeven door een kernmembraan. Het kernmateriaal bestaat voor een zeer groot deel uit desoxyribonucleïnezuren, kortweg DNA genoemd, waaruit de kernlissen (chromosomen) onder meer bestaan. De chromosomen zijn de dragers van de erfelijke eigenschappen van een soort, doch op dit aspect gaan wij hier nu niet in. Zij zijn met bepaalde middelen en onder bepaalde omstandigheden kleurbaar en daardoor onder het microscoop zichtbaar als lange draadvormige lichamen. Elke kern bezit een bepaald aantal daarvan dat in elke soort constant is. De chromosomen van een kern zijn van elkaar verschillend zodanig dat van elke soort er een paar (de homologen) aanwezig is. Het ene is identiek met het chromosoom uit de eicel, het andere met dat van de spermacel waardoor de eicel waaruit het organisme is ontstaan, bevrucht werd.

Tijdens de groei van een organisme neemt het aantal cellen toe door deling. Afgestorven cellen worden vervangen door nieuwe cellen die door deling uit andere cellen zijn ontstaan.

Een cel die met het delingsproces bezig is bevindt zich in een stadium van Interphase. Als de deling inzet worden de chromosomen kleurbaar en daardoor zichtbaar als lange dunne draden die in de ruimte van de kern een wirwar vormen, doch lang-

langzamerhand, door zich spiraalvormig op te rollen, korten en dikker worden. De kernmembraan verdwijnt en in de cel vormt zich een structuur die delingsspoel wordt genoemd. Dit eerste stadium van deling wordt aangeduid als Prophase. De chromosomen begeven zich dan naar het aequatorvlak van de cel en elk chromosoom heeft zich intussen verdubbeld. Dit is de Metaphase van het delingsproces. Aan elk chromosoom bevindt zich een bepaalde plaats (Centromeer) waaraan een draad van de delingsspoel is vastgehecht. Elk chromosoom van de in het aequatorvlak liggende paren wordt nu aan het centromeer naar een van de polen van de cel getrokken. Dit bewegingsstadium het Anaphase. Tijdens het laatste stadium, de Telophase, verzamelen de chromosomen zich aan de celpolen, ontrollen zich weer tot lange draden en worden minder kleurbaar. De delingsspoel verdwijnt en de nieuwe kernen krijgen weer een kernmembraan. Door insnoering wordt de ene oude cel tot twee nieuwe cellen, elk met een kern.

Dit delingsproces van lichaamscellen (somatische cellen) waarbij elk der chromosomen zich verdubbelt en elke nieuwe cel weer in het bezit geraakt van het oorspronkelijke aantal paren chromosomen heet MITOSE. (zie schema)

Op die plaatsen waar geslachtscellen (gameten) worden gevormd, dat zijn eieren (ova) en zaadcellen (spermien) heeft een ander delingsproces plaats, dat MEIOSE heet. Gedurende de meiose worden chromosomenparen (homologen) van elkander gescheiden. Er zijn twee opeenvolgende delingen, doch slechts in één daarvan is verdubbeling van chromosomen opgetreden. In de nieuwe cellen is dan het aantal chromosomen tot de helft teruggebracht, gereduceerd. Met andere woorden: De diploide cel met $2n$ chromosomen (waarin elk chromosoom in duplo aanwezig is) deelt tot haploide cel met n chromosomen (waarin elk chromosoom enkelvoudig aanwezig is) door de reductiedeling. Een eicel moet, wil zij gaan groeien, gewoonlijk bevrucht worden door een mannelijke cel (spermium). De kern van deze cel versmelt na het binnendringen in de eicel met de kern daarvan. Deze versmelting heet karyogamie en resulteert in de vorming van een cel die in haar kern de chromosomen van eicel en die van de bevruchtende cel bevat. Deze cel waarin karyogamie is opgetreden heet zygote. Van elke soort chromosoom is in haar kern weer een paar ($2n$) aanwezig.

Bij slakken worden bij paring (copula) spermien in de vrouwelijke geslachtsorganen gedeponneerd. Deze spermien dringen vrouwelijke cellen binnen die nog tot eicel moeten worden. Zulk een cel heet in zijn beginstadium oogonium. Zij groeit, neemt in omvang toe en heet dan oocyte. De mannelijke cel die binnendringt blijft rustig wachten tot er, nadat het "ei" is afgezet, een echte eicel gevormd is waarmee karyogamie kan plaats vinden. In de wachtperiode verloopt de reductiedeling.

Reeds werd aangestipt, dat bij het delingsproces waarbij het oogonium tot eicel (ovum) wordt en waarbij het spermatogonium vier spermien vormt, de paren chromosomen van elkaar gescheiden worden. Het chromosomengarnituur van een geslachtscel bestaat uit een aantal ongepaarde chromosomen (n). Tijdens de reductiedelingen (meiose) wordt het aantal $2n$ gereduceerd tot n en dit gaat als volgt in zijn werk.

De Meiose

De kern van een oogonium of spermatogonium neemt toe in grootte. De cel wordt dan Oocyte I of Spermatocyte I genoemd al naar gelang die cel tot eicel wordt of vier spermien vormt. Zij komt daarna in een prophase stadium waarin de chromosomen als een wirwar van dunne draden zichtbaar zijn: het Leptoteen. De chromosomendraden zoeken nu hun partners op. De homologen leggen zich aaneen (Synapsis) en vormen een dicht aaneengesloten paar: de Bivalenten. Dan is het Pachyteen stadium ingetreden. Elk chromosoom van een paar deelt zich in de lengte in twee chromatiden. De vier chromatiden van een bivalent heten nu tesamen Tetrade. Twee draden van een bivalent kunnen zich op een bepaalde plaats of plaatsen kruiselings over elkaar heenleggen. Zo een kruising heet Chiasma (meervoud: Chiasmata) en op die plaats(en) kunnen zij delen van elkaars lichaam uitwisselen. Dit proces van uitwisseling van chromosomendelen staat bekend onder de engelse term van "crossing over". De delende cel heeft nu het Diploteen stadium bereikt. De tetraden worden dan korter en dikker en bereiken het aequatorvlak van de cel. Het Diakinese stadium is ingegaan. Tijdens de nu volgende eerste metaphase splitsen de bivalenten in Diaden die elk bestaan uit twee chromatiden die door een gemeenschappelijk centromeer nog met elkander verbonden blijven. Elke diade wordt tijdens de eerste Anaphase die nu volgt naar een celpool getrokken. Alle diaden verzamelen zich daar, ontrollen zich tijdens de Telophase en er zijn nu twee Spermatocyten II gevormd. Als het om vrouwelijke cellen gaat neemt een der kernen niet langer deel aan het proces en wordt als "poollichaampje" uitgestoten. De spermatocyten II en oocyten II maken nu een kort Interkinese stadium door waarna de tweede meiose-deling volgt. In elke celkern ligt nu een aantal van n diaden. De cellen gaan dan weer in Prophase, de diaden verkorten zich en begeven zich naar het aequatorvlak. Van elke diade, waarvan de chromatiden nog door de gemeenschappelijke centromeer worden bijgehouden, deelt zich die centromeer zodat in de metaphase II die volgt elk chromatide zijn eigen centromeer krijgt. Tijdens de volgende anaphase II zien we weer de wandeling naar de celpolen, verzameling der chromosomen

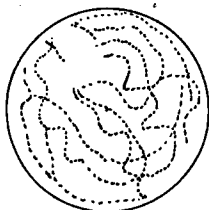


Fig. 1.

Fig. 1.
Interphase

Binnen de kernmembraan liggen chromosomen als een wirwar van lange dunne draden.

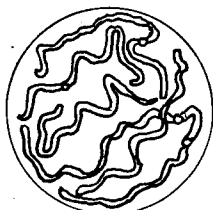


Fig. 2.

Fig. 2.
Prophase

Elk chromosoom verdubbelt zich. Zij worden korter en dikker door zich als een spiraal op te rollen.



Fig. 2a.

Fig. 2a.
Prometaphase

Steeds korter en dikker wordend bewegen zij zich naar het aequatorvlak van de cel. De Kernmembraan verdwijnt. Delingsspoel ontstaat.

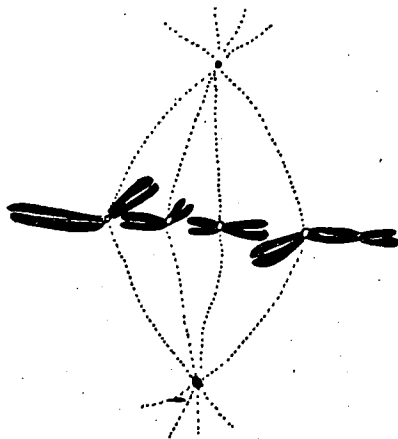


Fig. 3.

Fig. 3.
Metaphase

De verdubbelde chromosomen hebben zich in het aequatorvlak opgesteld en de draden van de delingsspoel zijn aan de centromeren vastgehecht.

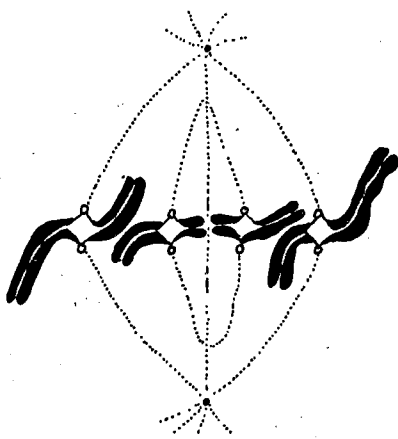


Fig. 3a.

Fig. 3a.
Metaphase

De draden van de delingsspoel trekken de chromosomen van elkaar en voeren elk stel naar een celpool.

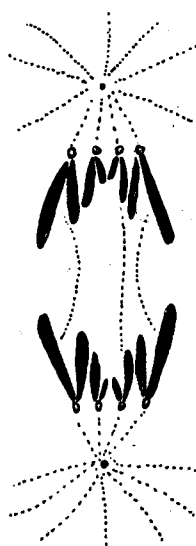


Fig. 4.

Fig. 4.
Anaphase

De chromosomen gaan uiteen naar de celpolen. In iedere dochtercel zijn weer vier chromosomen aanwezig.

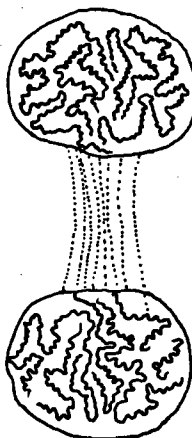


Fig. 5.

Fig. 5.
Telophase

Delingsspoel verdwijnt. De chromosomen strekken zich tot lange dunne draden. De kernmembraan is weer gevormd.

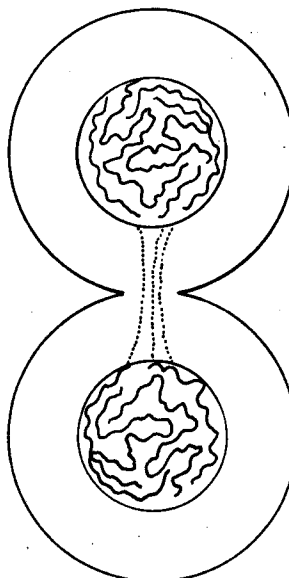
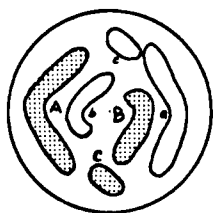


Fig. 5a.

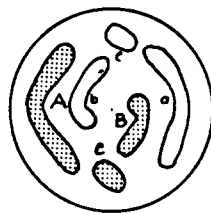
Fig. 5a.
Einde Telophase

De Celwand snoert zich in. Er zijn nu twee dochtercellen gevormd.

Schema voor een cel met drie paren
chromosomen
($2n = 6$) ($n = 3$)



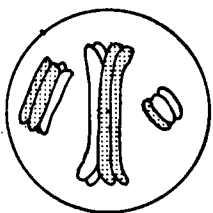
Het spermatogonium is toegenomen in
volume en wordt spermatocyte I



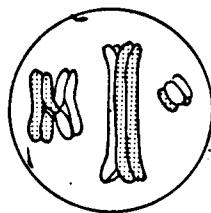
Prophase

Leptoteen- Chromosomen draadvormig
Pachyteen- Homologen nauw aaneenge-
sloten

(Synapsis)

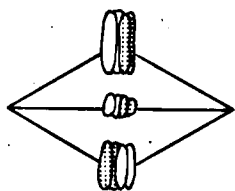


Diploteen- Elk chro- Optreden van
mosoom verdubbelt chiasma. Delen
Tetradenvorming. van chromosoom-
lichaam worden
uitgewisseld.



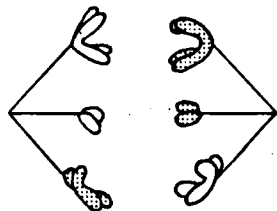
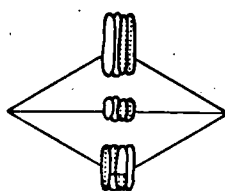
Delingsspoel

Diakinese- Bivalenten begeven zich
naar het aequatorvlak



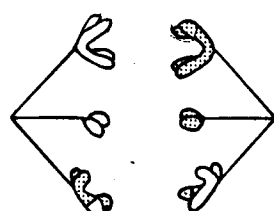
Metaphase I

Bivalenten in het aequatorvlak



Anaphase I

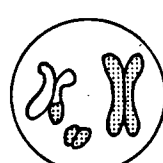
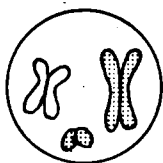
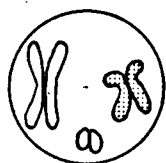
De bivalenten gaan uiteen. Diaden gaan
naar de celpolen.



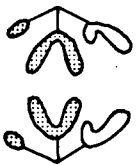
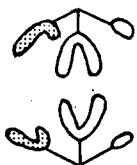
Telophase I

Interkinese

Twee celkernen met elk drie diaden.
Spermatocyte II.

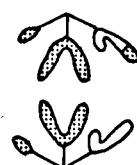


Prophase II
Metaphase II



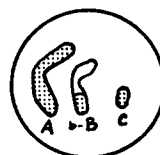
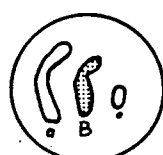
Anaphase II

De Diaden gaan uiteen naar de celpolen

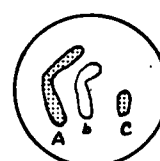
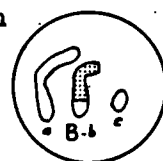
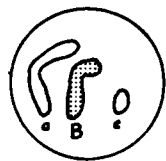


Telophase II

Ontrolling van de chromosomen



Vier gameten elk met drie chromosomen



in de telophase aan de celpolen, waarna ontrolling en vorming van een kernmembraan plaats vindt. Het spermatogonium heeft nu vier spermatiden gevormd die tot spermïën zullen uitgroeien. Het oogonium dat reeds als oocyte de geslachtsklier heeft verlaten, heeft nu een tweede poollichaampje gevormd, dat uitgestoten wordt. De spermiumkern die reeds is binnengedrongen en nog steeds wacht, vindt nu de eikern bereid tot karyogamie (samensmelting). Na de versmelting van de haploïde celkernen (celkernen met een n aantal chromosomen) is weer een diploïde cel (met $2n$) chromosomen, de zygote, klaar voor de opbouw van een nieuw individu.

Hoe kleiner het aantal te tellen chromosomen is, des te gemakkelijker is de telling uit te voeren. Daarom wordt voor het chromosomenonderzoek het liefst een cel genomen uit de geslachtsklier (gonade). Daar immers treden cellen op met een haploïd aantal chromosomen. Omdat er veel meer spermïën dan eicellen gevormd worden treden delingen van mannelijke cellen veel frequenter op dan delingen van vrouwelijke cellen. De zich verder ontwikkelende oocyte, die reeds de gonade heeft verlaten, moet bovendien elders gezocht worden.

Bij het onderzoek van dieren die van gescheiden geslacht zijn kan men daarom met meer kans op succes cellen uit de testes (de geslachtsklier van het mannelijke dier) onderzoeken dan cellen uit een ovarium (de geslachtsklier van het vrouwelijke dier). De geslachtsklier van hermaphrodiete dieren, zoals de longslakken heet ook wel ovariotestes. Voor het chromosomenonderzoek aan dieren van gescheiden geslacht onderzoekt men daarom het best de mannetjes. Het aantal chromosomen is verder het gemakkelijkst vast te stellen in diakinese-metaphase stadium. De structuren van de chromosomen zijn dan kort en dik en in het aequatorvlak van de cel gegroepeerd. Met het pachyteen stadium is de metaphase van langere duur, zodat bij het onderzoek deze stadia het veelvuldigst worden aangetroffen.

De wordingsgeschiedenis van het ei heet Oogenese, die van de spermïën heet Spermatogenese.

L.J.M. Butot