

SOMERAJ UNIVERSITATAJ KURSOJ

1976

B. MÉSZÁROS

LA NUNTEMPA ĈELKARIOLOGIO KAJ CITOTAKSONOMIO

SUK, BOITE POSTALE 9, B-4000 LIEGE 3 (BELGIO)

SOMERAJ UNIVERSITATAJ KURSOJ

1976

B. MÉSZÁROS

LA NUNTEMPA ĈELKARIOLOGIO KAJ CITOTAKSONOMIO

SUK, BOITE POSTALE 9, B-4000 LIEGE 3 (BELGIO)

ENKONDUKO

La biologio estas unu el la plej energie, plej rapide evoluantaj natursciencoj. Meze de nia jarcento ĝi travivis revolucion. Naskiĝis novaj branĉoj de biologio, ekzemple la biofiziko, biometrio, bioniko, molekula - biologioktp.

Unu el la plej junaj branĉoj de biologio estas la citogenetiko /scienco pri la herecaĵo de ĉeloj/. Ĝia nova fako estas la ĉelkariologio, mallonge: kariologio.

La kariologio studas la strukturajn ecojn de ĉelaj kernoj dum ilia ekzistado, ekde la naskiĝo ĝis la sekva ĉeldivido. Nuntempe ni scias, ke la ĉelkerno estas la plej grava parto de la ĉelo, sen kiu la ĉeloj ne povas plu dividiĝi, plimultiĝi.

La gravaj strukturaj elementoj de ĉelkernoj estas la kromosomoj. La kromosomoj estas videblaj nur en tiuj ĉeloj, kiuj plimultiĝas per mitozo, **per** speciala formo de ĉeldivido.

La kromosomoj havas grandan signifon dum la evoluado de plantoj kaj bestoj, tial ili estas tre utilaj kaj necesaj por la klasifikado /taksonomio/ de bestoj, plantoj ktp.

La nuntempa kariologio helpas malkovri la kromosomajn malsanojn de bestoj, plantoj kaj homo, tial ĝi jam estas utiligata praktike.

Pri ĉi tiuj demandoj ni pritraktos en nia kurso.

UNUA ĈAPITRO

TRARIGARDO DE GRAVAJ STRUKTUROJ DE LA ĈELOJ

1.0.0. La ĉelo estas grava unuo de la vivo. Plejparto de la vivaj organismoj estas konstruitaj el ĉeloj. Ekzistas organismoj sen ĉelaj strukturoj, sed ili, aŭ ne povas ekzisti sen aliaj ĉeloj /ekzemple la virusoj/, aŭ ili ne havas ĉiujn strukturojn, kiuj estas karakterizaj por la plenvaloraj ĉeloj /ekzemple la bakterioj/. Krom la virusoj kaj bakteriofagoj oni diferencas ĉelojn "prokaryonta" aŭ antaŭkernojn kaj "eŭkaryonta" aŭ verker-najn. La kariologio - scienco pri la verkernaj ĉeloj - okupiĝas nur pri la ĉeloj havantaj kernon. La scienco pri la ĉeloj oni nomas citologio, laŭ la grekaj vortoj kytos = ĉelo, logos = scienco. Nuntempe la citologio estas dispartigita je kelkaj partoj. Nun, por ni estas gravaj tiuj partoj de la citomorfologio, kiuj okupiĝas pri la strukturaj ecoj de ĉeloj, kaj citogenetiko, sciencparto pri la herediĝo de ĉeloj.

1.1.0 La strukturoj de la ĉeloj.

Ĉiu ĉelo estas kovrita per ege maldika haŭto -faklingve - citolemma. La plantaj ĉeloj, ekstere de la ĉelhaŭto, aŭ ĉelmembrano havas la tielnomitan "ĉelmuron".

1.2.0. La enhavon, ĉirkaŭitan per ĉelhaŭto, oni nomas p r o t o p l a s m o . Parton de la protoplasmo, sen la ĉelkerno, oni nomas c i t o p l a s m o .

1.2.1. La citoplasmo havas diversajn organetojn kiuj havas fibrajn, globajn kaj lamajn strukturojn.

Fibrajn strukturojn havas la cilioj kaj flageloj /vipoj/, la muskulo - kaj neŭro-fibroj, la citocentro, la tirfibroj de kromosomoj. Similas al la fibroj la tielnomataj mikroviloj sur la supraĵo de ĉeloj en la meza parto de intestoj, en histoj ekzistas diversaj fibroj ekster la ĉeloj kaj inter ili. Membranaj strukturoj estas la gravegaj strukturoj de la ĉeloj. Plej konata el ili estas la ĉelhaŭto aŭ citolemo. Ĝi havas tri tavolojn, kies komuna dikeco estas inter 80-100 anstromoj. La dua kaj grava membrano ĉirkaŭas la ĉelkernon, tial oni ĝin nomas nukleolemo, aŭ kernhaŭteto. Inter la kerno kaj ĉelhaŭteto ni trovas sistemon de membranoj, kiujn fakte oni nomis "endoplasmaticous reticulum", esperante ni povas nomi ĝin interna-plasma retaro. Lamelan strukturon havas la mitohondrioj, la Golgi-aparato, la lisosomoj kaj mikrosomoj.

Globaj strukturoj en la ĉeloj ekzistas malplimultaj ol membranaj kaj fibraj. El ili gravaj estas la ribosomoj /kiuj povas ekzisti en fibraj formoj /. En luma mikroskopo la ĉelkerno /nukleo/ kaj ĉelkerneto /nukleolo/ montriĝas en globa strukturo. Kiel ni vidos poste, la ĉelkerno havas globan strukturon nur en interfazo de la ĉela vivo. Alitempe la kerno perdas sian globan strukturon.

1.3.0. La ĉelkerno aŭ nukleo / greke karyon /

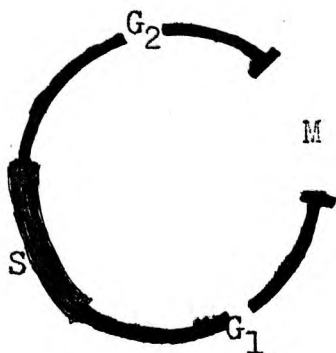
En ĉi-kurso nia tasko estas bone konatiĝi kun la ĉelker-

no dum ĝia vivo. Unue ni trarigardos la morfologiajn ecojn de la ĉelkerno kaj poste ĝiajn funkciajn proprecojn. Por tio estas necesa mallonge konatigi la vivociklojn de la ĉeloj.

1.3.1. Vivdaŭron de la ĉeloj ni povas dispartigi al la sekvontaj partoj: a/ interfazo

b/ mitozo.

I n t e r f a z o estas vivociklo de ĉelo inter du mitozoj. La m i t o z o estas formo de dispartigado de ĉelkerno per kromosomoj. La interfazo havas kelkajn " subfazojn ". La vivociklon de la ĉeloj oni figuras per jena ciklo :



M estas la fazo de mitozo

G₁ estas la postmitoza fazo

S estas la fazo de sintezo de DNA

G₂ estas la postsintezo aŭ pre/antaŭ/mitoza fazo.

La fazojn de G₁ , S kaj G₂ oni kutime nomas interfazo, aŭ fazo de trankvilo. Fakte, trankvilo ne ekzistas en la

vivo de ĉeloj , ili senĉese "laboras ". Ekzemple en la fazo de G_1 la ĉeloj sintezas la gravajn enzimojn por la DNA-sintezo. Al kerno fluas la prekursoroj / kombinaĵoj , kiuj poste konstruas la DNA-jn kaj enzimojn/de DNA, el la citoplasmo. En fazo S / fazo de sintezo, aŭ aŭtosintezo / dubligas la DNA-enhavo de la ĉelo. En la fazo G_2 sekvas relativa trankvilo, antaŭ la mitozo, sed nun ni scias, ke tiu ĉi trankvilo denove estas nur ŝajna. Dum la G_2 fazo okazas sintezo de tiuj kombinaĵoj kiuj necesas por la mitozo. En la mitohondrioj produktiĝas la energiaj bazoj por la mitozo, en la citoplasmo fariĝas la proteinoj por la mitozaparato ktp. Poste en la fazo G_2 okazas la mitozo.

1.3.2. La mitozo estas la plej "tempesta" periodo en la vivo de la ĉelo. La kutima strukturo de la ĉelo nuliĝas, la kerno malaperas. Mem la mitozo staras el kelkaj fazoj / Fig. 2. /:

a/ profazo b/ metafazo c/ anafazo d/ telofazo

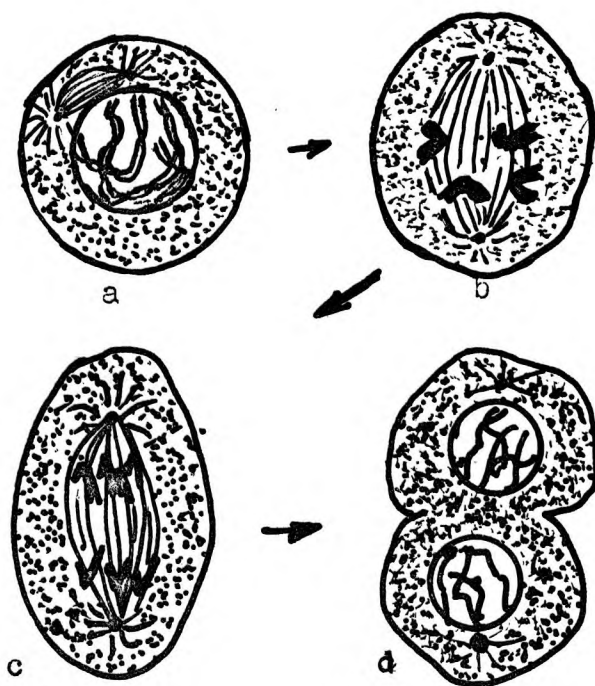


Fig. 2

Ĉi tiuj fazoj transiras unu al la alian sen akraj limoj. La dispartigadon de fazoj oni faris per helpo de ŝanĝado de la ĉelkerno.

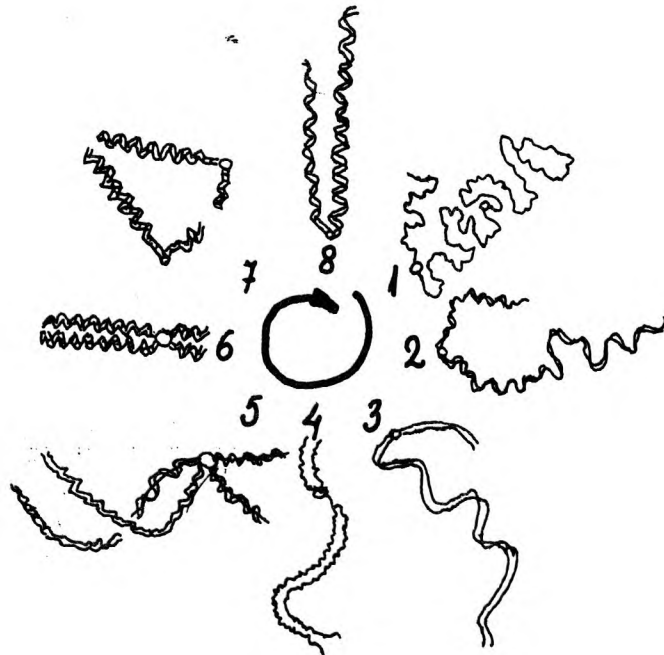
En profazo la ĉelkerno ŝvelas, la kernhaŭteto dispeciĝas kaj malaperas. Ekaperas la kromosomoj en formo de maldikaj fadenoj. Poste ili mallongiĝas. La paro de kromosomoj estas kune, ĝenerale paralele. La kerneto /nukleolo/ malaperas el la kerno. La centro de la ĉelo /citocentrumo/ duobliĝas / Fig. 2/b /.

La metafazo estas la lasta fazo de la "patrina" ĉelo. La kromosomoj iĝas plej mallongaj dum la ĉela vivo. Ili ankoraŭ kuŝas kune, sed unu el la paro estas ligita per tiro-fibro al la unua poluso, la dua al la dua poluso de la ĉelo /Fig. 2/c,d /. La mitoza-aparato atingas sian plej eksplicitan evoluon.

La anafazo estas komenco de vivo de la novaj "filinaj" ĉeloj. Ili kuŝas ankoraŭ kune, sed la kromosomoj jam eliris unu el la alia kaj ili proksimiĝas al la malstarantaj polusoj /Fig. 2/e /.

La telofazo estas la formiĝo de novaj ĉeloj. La kromosomoj en la polusoj elformas la novan kernon kaj ili longiĝas, despiraliĝas. Ekaperas la kernhaŭteto de novaj kernoj kaj ekiĝas la duobliĝo de la ĉelo, la citokinezo. Finfine la ĉeloj totale disiĝas / Fig. 2/b/.

La figuro 3. montras la ŝanĝadon de kromosomoj dum la vivo de la ĉelo.



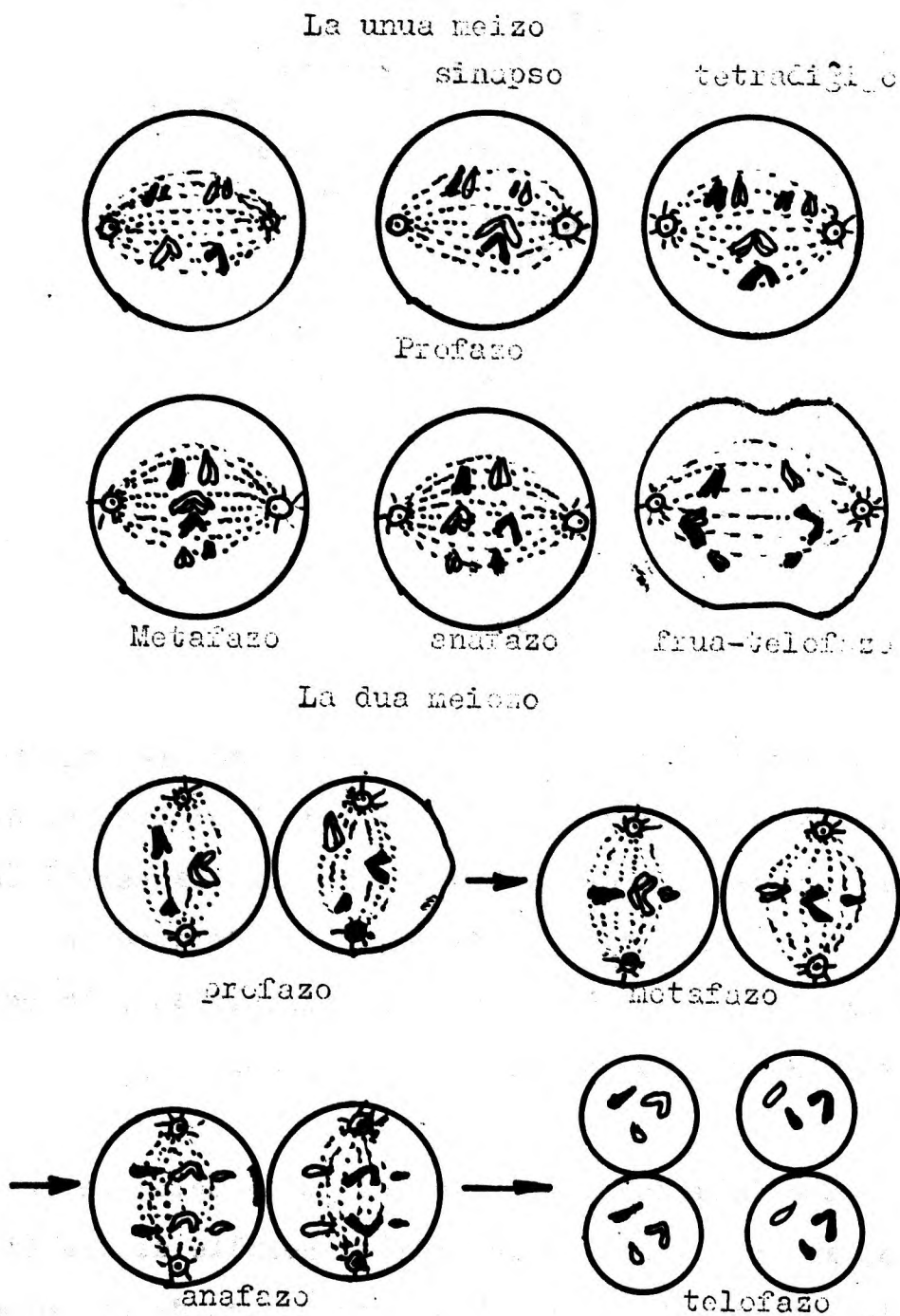
Figuro 3.

La tempodaŭro de ciklo de mitozo estas tre malsimila ĉe la diversaj ĉeloj. Ekzistas ĉeloj kiuj tute ne duobliĝas dum la vivo de la besto, ekzemple la nervaj ĉeloj. Aliaj ĉeloj, ekzemple la ĝermaj ĉeloj de epidermo / ekstera tavolo de la haŭto / ĉiutage duobliĝas, la ĉeloj de ĝermantaj grajnoj duobliĝas en ĉiu horo.

1.3.3. Speciala formo de la duobliĝo de ĉeloj estas la meiozo, aŭ reduktanta ĉeldividiĝo. Rezulte de tiu ĉi procezo la "filinaj" ĉeloj havas nur duono da kromosomoj, kiom la patrinaj ĉeloj havis. Per la meiozo formiĝas la

seksaj ĉeloj , aŭ ĉeloj de sekse reproduktado. La figuro 4. montras la procezon de meiozo.

Figuro 4. La diversaj etapoj de meiozo.



Kiel estas videbla sur la 4. figuro, la unua diferenco inter la mitozo kaj meozo troviĝas en tio, ke post la unua anafazo tuj sekvas la dua profazo sen interfazo. La dua diferenco estas tio, ke rezulte de disiĝo de la kerno fariĝas filinaj kernoj kun duono da kromosomoj de la antaŭaj ĉeloj.

La profazo de meozo havas kvin stadiojn :

1/ leptotenan , 2/ zigotenan, 3/ paĥitenan ,
4/ diplotenan kaj 5/ diakinezon.

En la leptotena stadio, la kromosomoj estas videblaj kiel maldikaj, longaj fadenoj /filamentoj/. La nombro de la kromosomoj estas duobla / faklingve : diploida / , kiu karakterizas la specon. La kromosomoj atingas la kernhaŭteton, tial ili similas al bukedo / bukeda stadio/ .

La zigotena stadio karakterizas la kuniĝo de homologaj kromosomoj laŭ la longa akso. Tiel la kromosomojn en ĉi tiu stadio oni nomas bivalentaj ĝemeloj, aŭ "diadoj" t.e. duoblaj.

En la paĥitena stadio la kromosomoj mallongiĝas kaj dikigiĝas .

En la diplotena stadio ĉiu kromosomo fendiĝas laŭ la longa akso kaj el ĉiu zigotena kromosomo fariĝas kvar novaj kromosomoj, tial la kromosomojn de diplotena stadio, oni nomas " tetradoj" , esperante kvaropoj. En ĉi tiu fazo la kromosomoj ĉirkaŭtenas unu la alian, tiel ekzistas ebleco ŝanĝi la partojn de homologaj kromosomoj. Kiam la branĉoj de kromosomoj aŭ iliaj partoj ŝanĝiĝas inter unu la alia, oni fakte

lingve nomas "crossing over" /fig.5./ Ĉi tiu fazo estas unu el la gravegaj okazoj en ŝanĝado de specoj kaj genroj. La punktojn, kie la kromosomoj kruciĝas, oni nomas "ĥiasmoj". Fine de la diplotena stadio la ĥiasmoj proksimiĝas al la fino de kromosomoj / terminalisatio /.

La lasta stadio de meioza profazo estas la diakinezo. En la diakinezo efektiviĝas la plena disiĝo de kromosomoj. Ili iĝas mallongaj kaj dikaj, kaj ili okupas ekstremajn lokojn en la kerno. La terminalizacio finiĝas kaj kreiĝas kompak-taj kvaropoj. La kvaropoj transiras al la stadio de la unua ĉeldividiĝo de meozo kaj ili lokiĝas en la ekvatoran glataĵon de la ĉelo. La kernhaŭteto malaperiĝas, "solviĝas", ankaŭ la kerneto malaperiĝas. La centromeroj, ĉiuj el paroj de kromosomoj direktiĝas al la polusoj de la ĉelo.

Post la diakinezo la ĉeldividiĝo daŭriĝas en la unua metafazo de meozo, kiam la kvaropoj disiĝas al "diadoj". Ĉiu membro de diadoj proksimiĝas al la polusoj de la ĉelo. Sekvas la unua anafazo de meozo, kiam la unua duono de diadoj koncentriĝas en la unua poluso, la dua, en la dua poluso de la ĉelo. Post la anafazo de la unua ĉeldividiĝo de meozo sekvas la mallonga unua telofazo, kiam la diadoj plimalpli longiĝas, parte despiraliĝas, sed la procezo ne transiras al interfazo. La telofazon sekvas la dua dividiĝo.

En la dua profazo okazas la dua mallongiĝo de diadoj, kiuj denove okupas la centran lokon de la ĉelo. Ĉe la fino de profazo la diadoj denove fendiĝas laŭ siaj longaj aksoj.

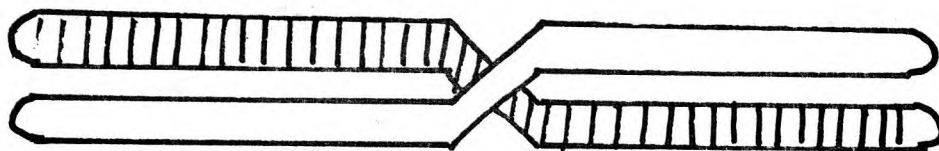
Post la dua profazo sekvas la dua metafazo, kiam el ĉiu

diado formiĝas unuvalentaj kromosomoj. La tempodaŭro de la dua metafazo estas tre mallonga kaj ĝin sekvas la dua anafazo, kiam la novaj kromosomoj aliras al la novaj polusoj de la estonta ĉelo. La duan anafazon daŭrigas la dua telofazo, kiam formiĝas la novaj ĉeloj kun duona nombro da kromosomoj de la patrina ĉelo. El unu patrina "praseksa" ĉelo farigas kvar ĉeloj kun duono da kromosomoj. Tial la ĉelojn, kiuj havas nur duonan nombron de kromosomoj, oni nomas "haploidaĵ" ĉeloj / haploos = simpla, eidos = formo, diplos = duobla /.

1.4.1. La ĉelkerno en interfazo

Laŭ niaj scioj, la ĉelkerno estas gravega parto de la ĉelo. Tial ne estas surpriza, ke ĝi estas esplorita pli forte ol aliaj partoj de la ĉelo. La ĉelkernon unue priskribis R.B. Braun en la jaro 1831. Ekde tiam pri la kerno estis verkita multaj libroj, sed fakte, ekzistas ankaŭ detaloj, kiujn ni ne konas, aŭ ne sufiĉe konas.

1.4.2. La kernon en interfazo ĉirkaŭas la kernhaŭteto. Ĝi estas konstruita el 2 membranoj. La dikeco de membranoj estas inter 60-90 anstromoj. Inter du membranoj estas malpleno, kies dikeco estas ĉ. 100-150 anstromoj.



5.figuro

1.4.3. En la kerno ekzistas unu, du aŭ kelkaj kernetoj /nucleolus/. Ĝenerale unu, se la ĉelo estas diploida, du se la ĉelo estas triploida ktp. Gravan rolon plenumas la kerneto en sintezo de albumenoj. La kerneto konsistas ĉefe el ribo-nukleaj acidoj /RNA/, sed en ĝi enestas la enzimoj, kiuj partoprenas en la sintezo de RNA-j.

Mem la kerno estas malsimpla sistemo. La gravaj kemiaj kombinaĵoj de la kerno estas la DNA-j / desoksi-ribonukleaj acidoj /. Sed la DNA en la kerno ne estas solvita kiel acidoj, male, la DNA-molekuloj ĉiam formas kromosomojn.

1.4.4. La kromosomoj de DNA-j estas maldikaj fadenoj, ili ne estas videblaj per luma mikroskopo. La molekula strukturo de DNA estas videbla pere de elektrona mikroskopo, post komplika preparado. Pro siaj tro malgrandaj dimensioj, ĝis

la 50-aj jaroj de nia jarcento kelkaj scienculoj pensis, ke la ĉelkerno havas grajnan strukturon. Nune ni scias, ke tia strukturo estas nur ŝajna. La grajnoj estas nur transvers-aj tranĉoj de kromonemoj / maldikaj fadenoj, fibroj / kiuj kontruigas la kromosomojn. La 6. figuro montras la "fajnan" strukturon de la kromosomoj / vidu la polineman modelon /. Aliaj sciencistoj supozas, ke la kromosomoj havas "unine-man modelon " / vidu la 7-an figuron /.

Fig. 6

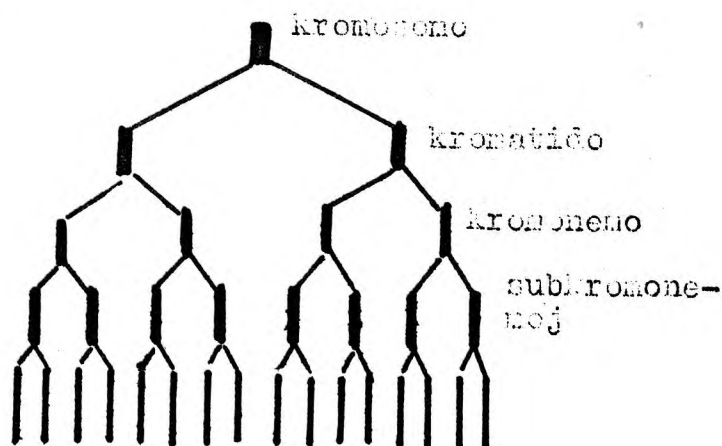
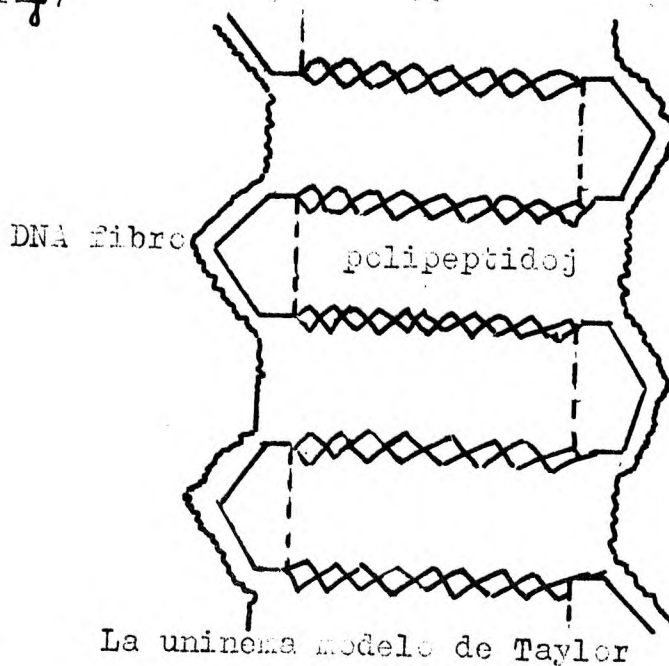


Fig. 7



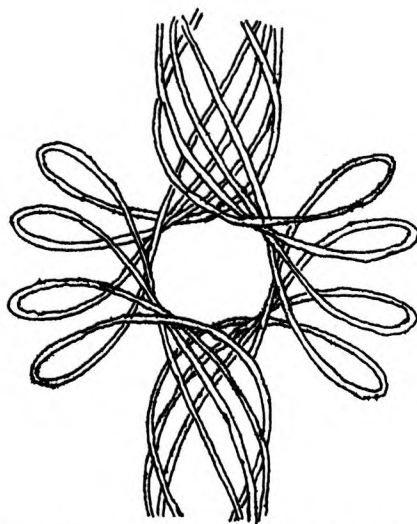
En la korpaj ĉeloj la nombro de kromosomoj estas difinita. Ekzemple la homo havas 22 parojn de kromosomoj, plus du seksajn / $X + Y \text{ ♂}$, $X + X \text{ ♀}$ /, sume 46 kromosomojn. Ĉi tio estas la diploida / duobla/ nombro, kontraŭ al seksaj ĉeloj, kiuj havas nur 23 kromosomojn. La diploidan nombron oni signas per $2n$ / n = haploida nombro /. Kiel ni vidis, la 46 kromosoj enhavas ankaŭ la seksajn kromosomojn, kiuj ĉe la virinoj, kaj ankaŭ ĉe la viroj estas paraj /du X-oj /. Tial faklingve oni diras, ke virino ĉe la homo estas homozigota / la zigoto estas la fekundita ovo /, homiois = identa /, la viro estas heterozigota / heteros = malidentita, malsama / tial, ĉar li havas unu X-an kaj unu Y-an kromosomojn en siaj korpaj ĉeloj. Ĉiu kromosomo respondas pri difinitaj funkcioj. Ekzemple, la X-a kromosomo estas deviga por la vivo. Oni ne konas ekzemplan, kiam homo ne havis X-an kromosomon. Kontraŭe la Y-a kromosomo estas nepre nur por la viroj.

Kial ni parolas pri la kromosomoj en interfazoj, kiam ili ne estas videblaj? La demando estas justa, ĝenerale oni ne povas vidi la kromosomojn en interfazo. Sed la kromosomo X-a estas unu el la esceptoj. Kiel mi jam parolis pri tio, virinoj havas du X-ajn kromosomojn en siaj korpaj ĉeloj. Unu el ili estas superflua por la ĝenerala "laboro", nur unu el ili funkcias. La dua kromosomo en la korpaj ĉeloj ne tute despiraliĝas, sed restas en grajna formo, en la tielnomita sekse kromatino. Se la virino malsanas pro la superflua nombro de X-aj kromosomoj, la superflujaj kromosomoj ekaperadas en formo de sekse kromatino. Kiom da X-aj kromosomoj estas

superfluaĵoj, tiom da seksaj kromatinoj ekaperadas en la korpaj ĉeloj.

El tio estas supozita, ke la kromosomoj povas funkcii nur en despiralita formo. Estas ankoraŭ aliaj formo-ŝanĝoj de la kromosomoj. La plej konataj el ili estas la tn. "lamp-brush" / lampo-broso / kromosomoj, kiuj montras, ke parto de la kromosomoj povas despiraliĝi kaj funkcii / Fig.8./.

Fig.8



La „lampo-broso kromosomo

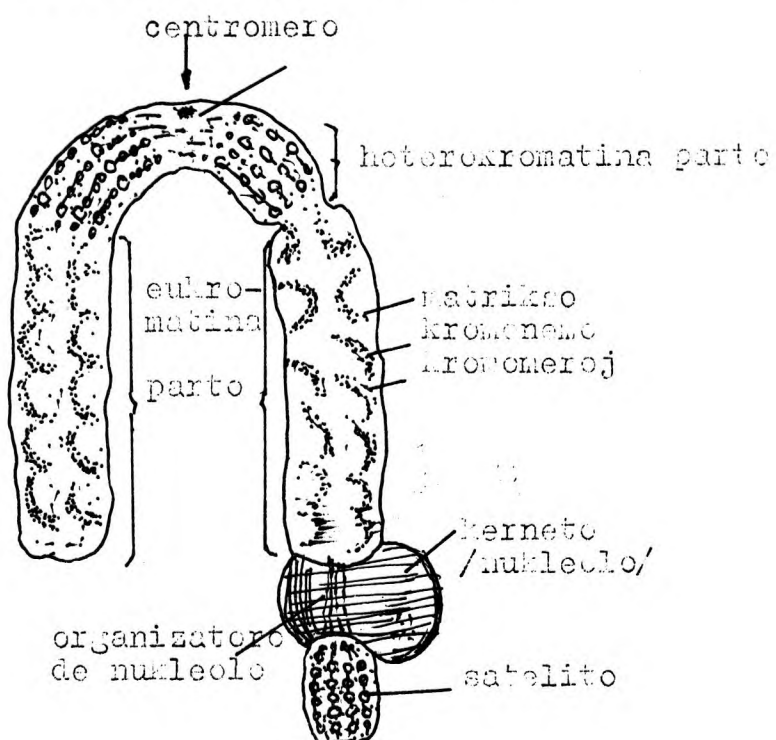
Krom la DNA kaj kromosomoj, la interfaza kerno havas RNA-jn, bazajn albumenojn / histonojn kaj protaminojn, acidajn albumenojn / ne histono-tipajn / kaj aliajn kombinaĵojn de la kerno.

DUA ĈAPITRO

LA STRUKTURO DE MITOZAJ KROMOSOMOJ

2.1. Kiel ni vidis jam antaŭe, la kromosomoj en interfazoj ne aperadas en la luma mikroskopo. Ili estas en despiralita formo. Ni povos ilin observi denove dum la profazo de mitozo, en metafazo kaj en anafazo. En telofazo ili malaperadas. La plej karakterizan formon de kromosomoj ni trovas en metafazo de mitozo. Kia estas la strukturo de metafazaj kromosomoj? Kiel ni jam parolis pri tio, dum la mitozo la kromosomoj havas duoblan kvanton de DNA, kio fariĝis en la "S"-periodo de interfazo. Tial la denseco de DNA, en pro - kaj metafazaj kromosomoj estas pli granda ol post la metafazo. Ĉi-tiaj kromosomoj tre ĝuste konvenas al la observado. Sed en la metafazo la kromosomoj havas diversajn formojn kaj strukturojn. Plej multe da faklibroj montras la kromosomojn jene / Fig. 9. /.

fig.9.



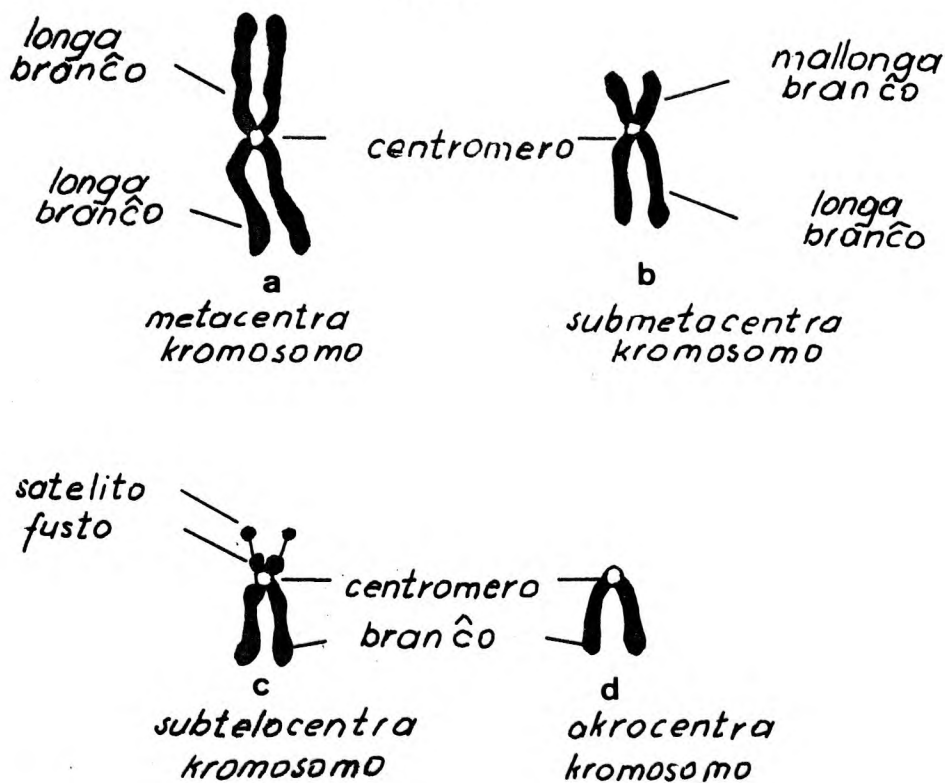
2.1.1. En la ilustrita kromosomo ni vidas, ke ĝi estas konstruita minimume el du branĉoj. La mitokinetika centro de kromosomoj estas la centromero, kien la tirfibroj estas fiksitaj. En la 9-a figuro unu el la branĉoj de la kromosomo estas pli mallonga ol la dua. La unuan oni nomis "mallonga branĉo", la duan "longa branĉo". En regiono de centromero la kromosomo koloriĝas tre malbone, tial ĉi tiun lokon oni nomas heterokromatina parto. Aliloke la kromosomoj koloriĝas tre bone, tial tiujn lokojn oni nomas "eŭkromatikaj partoj". El diversaj kromosomoj de bestoj kelkaj kromosomoj havas trian "branĉeton", kiun oni nomis satelito. Inter la satelito kaj branĉo estas ĝenerale la kerneto, trans kiu iras la fibroj de DNA, organizantoj de satelito. En satelito oni trovas heterokromatinan parton de DNA. Ĉiu metafaza kromosomo estas konstruita el du kromonemoj, kiuj staras el kromomeroj / vidu la figurojn 9-a kaj 6-a /. La kromonemoj estas ĉirkaŭitaj per matrikso.

2.1.2. La formoj de mitozaj kromosomoj estas diversaj, ilin oni diferencigas laŭ la loko de centromero en kromosomo. La plej oftajn formojn de kromosomoj montras la figuro 10.

Se la centromero dividas la kromosomon je du partoj, tiam la kromosomon ni nomas "metacentra kromosomo" /fig. 10./. Tiu-kaze la branĉoj de la kromosomoj estas egale longaj. Se la centromero la kromosomon dividas je du, ne egale longajn branĉojn, kaj la mallonga branĉo ankoraŭ estas signifa, tiam la kromosomon oni faklingve nomas "submetacentra" kromo-

somo / fig. 10/b /. Se la mallonga branĉo de la kromosomo estas tre mallonga, sed ankoraŭ ĝi estas videbla en luma mikroskopo, tiam ĝin oni faklingve nomas "subtelocentra" kromosomo /fig. 10/c /. Ekzistas ankoraŭ kromosomoj ĉe kiuj la mallonga parto / branĉo/ de kromosomo estas tro mallonga por vidi ĝin per mikroskopo, la centromero lokiĝas apenaŭ en la fino de la kromosomo, tiam ĝin oni nomas "akrocentra aŭ telocentra " kromosomo /fig. 10/d /

fig.10

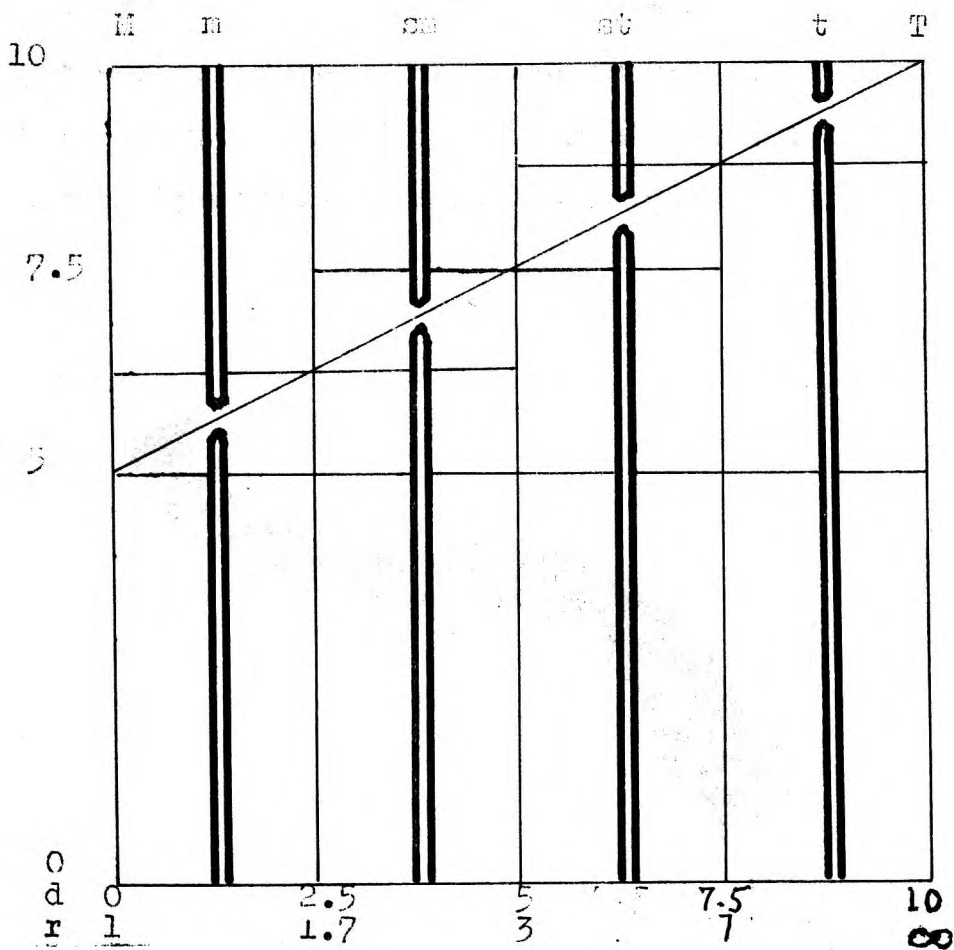


Krom la figuritaj ekzistas la tielnomitaj "mikrokromosomoj", kiuj en la luma mikroskopo ŝajnas esti malgrandaj punktoj. Male, ekzistas ankoraŭ tre grandaj kromosomoj, kiuj eĉ centfoje superas la normalajn kromosomojn de la koncerna speco. Ilin faklingve oni nomas "politenaj" kromosomoj /fig. 11. /.

fig. 11.



La politenaj kromosomoj tre bone konvenas al la citogenetikaj esploroj. Krom la skribitaj formoj ekzistas aliaj formoj, ekzemple ducentraj / kiam la kromosomo havas du centromerojn /, tricentraj eĉ multocentraj / policentric / kromosomoj. La klasifikon de kromosomoj laŭ la loko de centromero en ili, ni vidas sur la figuro 11-a.



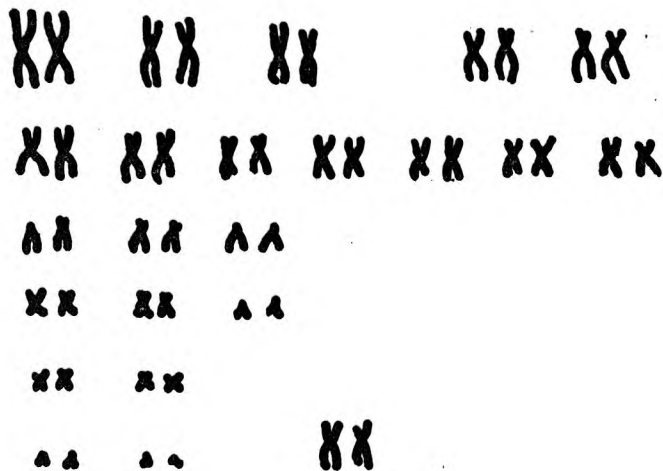
(Levan.1964)

Figuro 11/a

2.2.1. Krom siaj morfologioj, la kromosomoj diferencas unu de la alia laŭ siaj funkcioj. La kromosomojn, kiuj respondas pri la korpaj proprecoj faklingve oni nomas "aŭtosomoj", la kromosomojn, kiuj respondas pri la seksaj diferencoj oni nomas "gonosomoj" aŭ seksaj kromosomoj. La sekso ne ĉiam estas difinita per seksaj kromosomoj. Ekzistas bestoj, ĉe kiuj - almenaŭ ĝis nun - ne estas trovitaj seksaj kromosomoj. Sed estas specoj, ĉe kiuj la

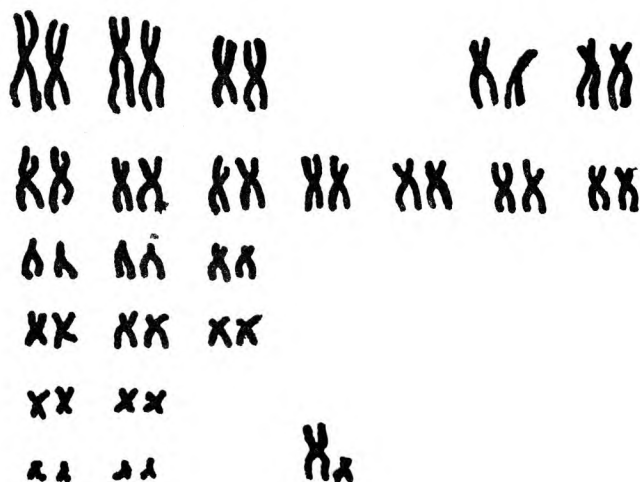
sekso estas determinita per kelkaj kromosomoj. Ĉe la homo pri la sekso estas respondecaj diversaj kromosomoj.

2.3.1. Kiel jam estis parolita , ĉiu besto havas determinitan nombron de kromosomoj. La sciencistoj devas distingi ilin. La kromosomoj en metafazo kuŝas en pli-malpli karakteriza formo , kiun faklingve oni nomas **k a r i o t i p o** , aŭ garnituro de kromosomoj. Unu el la kariotipo montras la figuroj 12. kaj 13.



La kariotipo de virino

Figuro 12.



La kariotipo de viro

Figuro 13.

Se ni rigardas la figurojn , ŝajnas al ni, ke distingi la kromosomojn ne estas facila afero. Fakte, la distingo de kromosomoj postulas multe da klopodoj. La fakuloj devas mezuri minimume 25 kariotipojn po ambaŭ sekso , kaj nombri po 50 kariotipojn en ĉiu sekso. Rezulte de la nombrado ili ricevas la nombron de la kromosomoj en kariotipo. La detala kalkulado estas postulita pro tio , ĉar ne ĉiu kario -

tipo havas la karakteran por la speco nombron de kromosomoj. Unua kaŭzo de tio estas, ke dum la preparado kelkaj kromosomoj perdiĝas, la dua, ke ne ĉiu ĉelo havas la karakteran nombron de kromosomoj. Ĝenerale, la nombro de kromosomoj ŝanceliĝas ĉirkaŭ la vera nombro. Ekzemple ĉe la fiŝoj la ŝanceliĝado estas tre signifa. Tiu nombro, al kiu apartenas la plimulto de la kromosomoj estas la modula nombro.

En la kariotipo la kromosomoj ricevas literan kaj ciferan signadon. Ekzemple ĉe la homo la kromosomojn oni grupigas al ok grupoj, kiuj ricevis signadon laŭ la latina ABC. La 8-a grupo enhavas la seksajn kromosomojn, kiujn oni nomis laŭ la fino de la latina ABC X kaj Y-oj. La principo de la grupigado de la kromosomoj estas jena: en la unua grupo, kiun oni signas per A estas la plej grandaj kromosomoj de la kariotipo. Post la grandaj metacentraj kromosomoj sekvas la grandaj submetacentraj kaj post tiuj la mezaj metacentraj kaj submetacentraj. La lastaj en la vicigado estas la telocentraj, aksocentraj kaj mikrokromosomoj.

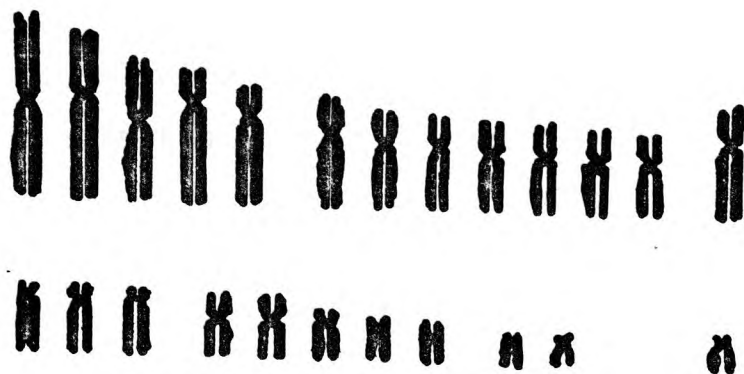
2.3.2. Post la supraj faktoj ni povas kompreni kelkajn novajn fakajn esprimojn el kariologio. La unua kaj grava esprimo estas la kariotipo. La kariotipo estas la duobla nombro /diploida / de kromosomoj en mitozo / ĝenerale en metafazo/.

Oni distingas du formojn de kariotipoj. La unua estas la desegnata kariotipo surbaze de mikroskopa observado. La dua

estas la fotokariotipo, t.e. la fotografita metafaza kerno. La unua estas resumita el kelkaj kariotipoj, sed ne estas konkreta ekzemplo. La dua estas unu el eblaj kariotipoj de la koncerna speco.

2.3.4. Se oni ordigas la kromosomojn laŭ ilia grandeco kaj laŭ la loko de la centromeroj, tiam oni ricevas la kariogramon.

2.3.5. Kiam oni mezuras po dek kariotipoj kaj la kromosomojn oni desegnas laŭ mezaj valoroj de longeco, kaj enlokiĝo de centromeroj, oni ricevas idiogramojn / Fig. 14. /.



Figuro 14.
Idiogramo de homo

2.4.1. Kial ni devas detale analizi la kariotipojn?

Tial, ĉar la kariotipo estas unu el la gravaj faktoroj, kiuj respon das pri la unueco de specoj. En la kariotipoj la nombro de la kromosomoj estas pli-malpli konstanta, sed la nombro ne povas tiel alterni, ke al unu nombro apartenus nur unu speco. Ĉe la bestoj la granda plimulto de la kariotipoj havas ĉ. 40-60 kromosomojn. La nombro de specoj inter 4-10 kromosomoj estas ne granda kaj super 60 kromosomoj la nombro de specoj malmultiĝas. Sed estas esceptoj. Ekzemple la unuĉelaj bestoj "Ciliata" havas pli ol mil kromosomojn. Ni precize ne scias, kiom da specoj de bestoj vivas sur la Tero. Verŝajne, la nombro de specoj superas 2 milionojn, sed por tiu grandega nombro estas nur eb - leco havi kromosomojn inter 2 kaj 100.

Tial estas tre signifa ekkoni la strukturajn proprecojn de kromosomoj. Ekzemple, la nombro de kromosomoj de homo estas 46, kaj ankaŭ kelkaj simioj havas 46 kromosomojn, sed neniuj povas deklari, ke homo kaj simioj kun kromosoma nombro 46 estas identaj specoj. Kontraŭe, estas grandaj morfologiaj diferencoj inter kariotipoj de homo kaj simioj. Ekzemple, la antropomorfaj simioj en siaj kariotipoj havas 44, 48 kaj 50 kromosomojn. Estas interese, ke gorilo, ĉimpanzo kaj same orangutango havas 48 kromosomojn, la gibono havas nur 44, la siamango havas 50 kromosomojn. Laŭ la nombro de la kromosomoj la homo okupas mezan lokon inter gibono kaj gorilo, ĉimpanzo kaj orangutango. Ĉu ĉi tio estas prava? Robert Matthey, la fondinto de la kompara kariolo-

gio de vertebruloj jam en 1948 supozis, ke por la scienca analizo ne sufiĉas nur nombri la kromosomojn, sed estas tre grave studi la morfologiajn ecojn de la kromosomoj. Li jam observis, ke ekzistas bestoj, kiuj estas proksimaj unu al la aliaj, sed la nombro de kromosomoj en la kariotipoj de tiuj bestoj diferencas. Matthey opiniis, ke krom la nombroj de la kromosomoj ankaŭ la nombro de branĉoj de la kromosomoj havas gravan signifon. Se kaj la nombro de la kromosomoj kaj la nombro de iliaj branĉoj egalas, estas tre verŝajna la parenceco inter la proksimaj specoj. La nombrojn de branĉoj Matthey nomis "fundamenta nombro" /france Nombre Fundamental = NF /. Laŭ citologoj estas akceptita, ke la meta - kaj submetacentraj kromosomoj havas 2 branĉojn, la subtelo - kaj akrocentraj kromosomoj havas nur unu branĉon. Laŭ la nombro de kromosomaj branĉoj la homo /NF = 78 + 3 / lokiĝas inter gorilo / NF = 76 + 4 / kaj ĉimpanzo /NF = 80 + 3 /. Estas tre interese, ke la ĉevalo /Equus caballus, 2n = 64 / kaj ĉevalo de Przevalsky /Psevalski/ / Equus prjewalskii / 2n = 66 estas diferencaj laŭ la nombro de kromosomoj sed laŭ NF ili estas tre similaj. Ĉe la ĉevalo ne sufiĉas 2 akrocentraj kromosomoj, kiuj ĉe la ĉevalo de Przevalsky ankoraŭ estis. Laŭ la kromosoma nombro la zebro /Equus zebra / staras pli malproksime de la ĉevalo ol la azeno /Equus azenus /. La zebro havas nur 32 kromosomojn, la azeno havas 62 kromosomojn. Sed en la kariotipoj de ĉevalo kaj zebro, la nombro de branĉoj de kromosomoj egalas. Surbaze de tiuj ekzemploj ni povas deklari, ke en la parenceco de kariotipoj de proksimaj specoj, la nombro de kromosomoj kaj nombro de kromosomaj branĉoj havas grandan signifon.

TRIA ĈAPITRO

LA ROLO DE LA KARIOTIPOJ EN LA KLASIFIKO DE BESTOJ

3.1.o. La nuntempaj vivaj estaĵoj havas karakterizan kariotipon, kiuj ne ĉiam montras la parencecojn inter la specoj. En la 2.4.1. paragrafo ni montris ekzemplojn inter la homformaj simioj kaj ĉevaltipoj. El la ekzemploj evidentiĝas, ke la kariotipoj de nuntempaj specoj estas jam deduktitaj el pratipoj. Trovi la pratipajn formojn estas tre malfacila tasko. La ŝanĝado de kariotipoj estas komplika procezo. En kelkaj kariotipoj la nombro de la kromosomoj kreskas, en aliaj formoj malkreskas, aŭ la nombro tute ne ŝanĝiĝas, sed la interna strukturo ŝanĝiĝas. Kia estas la montrilo de kariotipa evoluado? Ĉu ekzistas iaj reguloj laŭ kiuj la kariotipoj ŝanĝiĝas?

La respondo al tiuj ĉi demandoj estas tre malfacila. Nune, ni devas montri la gravajn vojojn de kariotipa evoluado, por kompreni la regulojn. La dua tabelo montras la ĝeneralajn formojn de kromosoma evoluado ĉe mamuloj.

3.2.o. Tabelo 1. / El verko de Koulischer, 1973 /

Formoj de kromosoma evoluado	Specoj de mamuloj	Ĉeloj de mamuloj
eŭdiploidio	ofta	tre ofta
pseŭdodiploidio	malofta	ofta

Tabelo 1. / daŭrigo /

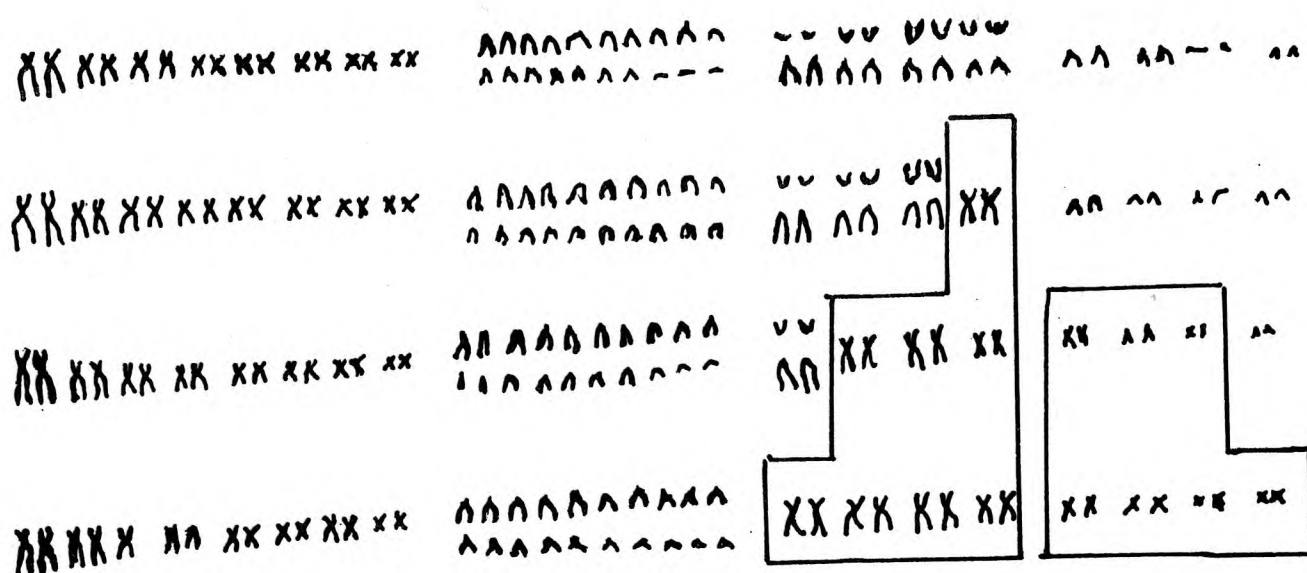
formoj de kromosoma evoluado	specoj de mamuloj	ĉeloj de mamuloj
centromera kunfandiĝo	tre ofta	malofta
hiperdiploidio	malofta	tre ofta
hipodiploidio	tre malofta	tre malofta
triploidio aŭ tetraploidio	ne observita	tre ofta
mikrokromosomoj	ekskludita	malofta

3.2.1. Eŭdiploidio , aŭ vera diploidio , estas tia formo de kariotipoj, kiam la novaj specoj kromosome, laŭ la diploida nombro de diferencas de kariotipoj de prauloj, tial la eŭdiploidion ni povas nomi, kiel la ŝanĝitan formon. Tiaj formoj, verŝajne , estas la kariotipoj de homformaj simioj.

3.2.2. Pseŭdodiploidio, aŭ ne vera diploidio, estas tia formo de kariotipaj ŝanĝadoj , kiam la nombro de kromosomoj de idulaj specoj kaj iliaj praulaj estas egalaj, sed mem la kromosomoj diferencas unu de la aliaj. Iuj grupoj estas kreskintaj, aliaj malkreskintaj aŭ ŝanĝiĝas la interna strukturo / ekzemple translokiĝo de eŭkromatina kaj heterokromatina partoj en identaj kromosomoj.

3.2.3. Centromera kunfandiĝo , aŭ kunfandiĝo priskribita de Robertson, estas unu el la plej gravaj formoj de la kromosomaj ŝanĝiĝoj . En ĉi-kazo du akro-, aŭ telocent-

raj kromosomoj kunkreskiĝas ĉe iliaj centromeroj .El du unubranĉaj kromosomoj fariĝas unu dubranĉa . Klasikan ekzemplon por la kromosomaj kunfandiĝoj ni trovas ĉe la spalaksoj / Fig. 14. / . (Wahrman, 1969)



3.2.4. Hiperdiploidio aŭ aneŭploidio estas malofta formo de poliploidio ĉe la samaj bestoj . En hiperdiploidio la unuaj kromosomaj paroj duobliĝas. Rezulte de duobliĝo la kromosoma nombro de specoj plimultiĝas. Ĝenerale , la hiperdiploidio kondukas al malsamaj ekzemploj. La plej granda parto de hiperdiploidaj bestoj ne estas vivkapablaj, kaj ofte ili mortas en siaj fruaj aĝoj. Kelkaj formoj de hiperpoliploidio estas konataj ĉe la kreskintaj bestoj kaj homoj. Se la hiperpoliploidio koncernas aŭtosomojn , tiam la ekzempleroj povas plimultiĝi / ekzemplo de G, aŭ 21 trisomio ĉe homoj /. Se

la hiperpolidiploidio koncernas la gonosomojn, tiam, ĝenerale la bestoj ne estas fekundaj. Tial la hiperpoliploidio ne ludas rolon en la evoluado de bestoj.

3.2.6. Triploidio kaj tetraploidio estas formoj de kromosomaj ŝanĝiĝadoj. Triploidion oni nomas tiun kazon, kiam la nombro de la kromosomoj estas triobla rilate haploida, la tetraploidio rilatas al kvarobliĝo de la haploida nombro de la kromosomoj. Triploidio kaj tetraploidio okazas ĉe malsuperaĵ klasoj de vertebruloj, sed malofte ĉe la superaĵ ordoj, ekzemple ĉe la simioj en genro de *Cercopithecus*. En la malsuperaĵ klasoj, ekzemple ĉe fiŝoj, ranoj kaj lacertoj la poliploidio estas natura kaj ne malofta fenomeno.

3.2.6. Hipodiploidio estas unu sed ne sola formo de centromera kunfandiĝo. La normala diploida nombro povas malpliigi rezulte de aliaj translokiĝoj de kromosomoj, aŭ iliaj partoj. Ĝenerale, la hipodiploidio ne estas sana formo de ŝanĝiĝado de kromosomaj nombroj, ĝi estas trovita en malsanaj histoj de bestoj kaj homoj. Sed rare ĝi povas konduki al evoluado de diversaj specoj. Ekzemple la homa kariotipo estas hipodiploida inter la homtipaj simioj. Verŝajne la hipodiploidio havas pli grandan rolon en la evoluado, ol tiun oni taksas.

3.2.7. Mikro-kromosomoj ĉe la mamuloj troviĝas nur ege malofte en malsanaj histoj kaj ĉeloj, tial ilin, oni taksas kiel nenormalan fenomenon. Se ni trarigardas la kariotipojn de di-

versaj bestogrupoj, la mikrokromosomoj troviĝas ne malofte. Estas bestaj klasoj, kie la mikrokromosomoj superas la normalajn. Ĉe la unuĉeluloj, artropodoj, fiŝoj kaj reptilioj ktp. la mikrokromosomoj havas grandan rolon en ilia evoluo.

KVARA ĈAPITRO

TRARIGARDO DE KARIOTIPAJ ŜANGADOJ ĈE LA DIVERSAJ KLASOJ
DE LA VERTEBRULOJ

- 4.1.1. Kiel, nune ni konas, la vertebruloj devenas el komunaj prauloj de korduloj / lat. Chordata / . El ili hodiaŭ vivas nur malmulte da reprezentantoj. Unuaj estas la kapokorduloj / Cephalochordata / la duaj estas la ascidioj / Ascidia / aŭ tunikaj / Tunicata / . Laŭ la modernaj teorioj / Van Name 1921, Garstang 1921 kaj Berill 1950 / la vertebruloj originiĝis el neoteniaj larvoj de ascidioj. Tial la konatiĝo kun kariologiaj indikoj de ascidioj havas grandan signifon. La kapokorduloj estas proksimaj parencoj de la ascidioj kaj vertebruloj.
- 4.1.2. El la artikolo de Colombero /1973/ estas konata, ke la ascidioj havis tre malgrandan diploidan nombron de kromosomoj. La diploida nombro de la kromosomoj egalas al 12, 18, 22, 32 kaj 40. La plimulto de la ascidioj havas 16 kaj 18 kromosomojn en ilia diploida garnituro.
- 4.2.1. El la kapokorduloj la amfiokso / Branchiostoma lanceolatum / havas 24 kromosomojn en sia diploida garnituro. Colombero supozis, ke la ĝenerala praulo de ĉi tiuj du grupoj havis 24 kromosomojn. La evoluado de la kapokorduloj kaj ascidioj iris laŭ du direktoj. La unuaj specoj transformiĝis per centromera kunfandiĝo kaj produktis formojn kun 12 diploidaĵ kromosomoj. Inter 24 kaj 12 fa-

riĝis formoj kun 22, 18 kaj 16 kromosomoj. Aliaj formoj evoluis per la plimultiĝo de kromosomoj, per hiperdiploidio / aneuploidio /. Laŭ la enhavo de DNA en kromosomoj de ascidioj kaj amfiokso montriĝas tre malalta nivelo. Sed malmultfoje oni konstatis poliploidion de kromosomaj DNA-j.

- 4.3.1. La superklaso de fiŝoj dividiĝas je kelkaj klasoj. Plej primitivaj el ili estas "Ĉiklostomaj" /rondo-buŝaj /, la plej malnovaj reprezentantoj de vertebruloj. La nuntempaj specoj apartenas al du subklasoj, nome Mixini kaj Petromyzones. Kion ni vidas, observante la kariotipon de ciklostomaj ?
- 4.3.2. En grupo Petromyzones, la specoj havas tre grandan nombron de kromosomoj. Ĉe kelkaj specoj la nombro atingas 165- 178 en diploidaĵoj. El ili estas eksceto la genro Mordacia kun 76 kromosomoj. La formo de la kromosomoj de Lampetra, Petromyzones similas al mikro-kromosomoj. La kromosomoj de Mordacia havas bastonetan formon, kaj kelkaj el ili atingas 5 um da longeco. La reprezentantoj de subklaso Myxini /Miksini/ havas mezgrandan nombron de kromosomoj, ĉ. 46-52, kio montras ilian similecon al nuntempaj fiŝoj kaj vertebruloj.
- 4.4.0. La dua grupo de fiŝoj estas la subklaso Chondroichthyes, aŭ kartilagaj fiŝoj. Ilin oni klasifikas je tri ordoj. La unua estas ordo de Ĥimeroj /Chimerae /, la dua ordo de Sarkoj /Selachii/ kaj la tria ordo de Rajoj /Batoidea,

Raide /.

4.4.1. La nombro de la kromosomoj en la subklaso de kartilagaĵaj fiŝoj estas diversa, sed multnombra. Ĉe la rajoj troviĝas ĉirkaŭ cent / 98-104 / kromosomoj. La kariologio de ŝarkoj estas ankoraŭ ne sufiĉe esplorita, tial ĝi ne sufiĉas por nia analizo.

4.5.o. La ostaj fiŝoj / Osteichthyes / montras tre diversajn stadiojn de kariotipa evoluado. La plej malevoluintaj fiŝoj, ekzemple la kartilaga-ostaj fiŝoj / Chondrostei / ĝenerale havas malmultajn kromosomojn / 38-40 /, la veraj ostaj fiŝoj / Teleostei / havas diploidan nombron de 32 ĝis 104. Estas grandaj grupoj, kie la kromosoma nombro estas 48, tial Post /1965/ opiniis, ke la nombro 48 estas karakteriza por la komunaj prauloj de la fiŝoj. En la grupo de la ostaj fiŝoj ekzistas diversaj vojoj de la kariologia evoluado. Eblas, ke la poliploidio, pri kio Ohno /1969/ skribis, estas la grava vojo de la fiŝa evoluado. La DNA-enhavo de la fiŝaj kromosomoj estas kvarono de tiu de la mamuloj. Nur la tetraploidaĵaj formoj, ekz. la karpio kaj karaso /Cyprinus carpio, Carassius carassius / havas duonon de DNA-enhavo de la kromosomoj de mamuloj. Nur kelkaj fiŝaj ordoj / Holostei kaj Dipneusti / havas malmultajn kromosomojn kun grandega enhavo de DNA.

4.6.o. La amfibioj dividiĝas je tri ordoj, je Apoda /senpieduloj/, Urodela aŭ Caudata /vostaj amfibioj / kaj

Anura / senvastaj amfibioj / . La klaso de amfibioj estas tre bone esplorita, tial la analizo de kariologiaj rezultoj estas facila. La rezultoj montras, ke la klaso ne estas homogena.

4.6.1. La ordo Apoda havas la plej multnombrajn specojn. El ili estis studitaj 4 genroj. La specoj apartenas al 2 familioj /Ichthyophidae kaj Caeciliidae /. La nombro de kromosomoj varias de 24 ĝis 42. La Ichthyophis havas 42 kromosomojn kun $NF = 52$, la Uraeotyphlus havas 36 kromosomojn kun $NF = 52$, la Geotrypetes havas 38 kromosomojn, la Caecilia havas 24 kromosomojn kun $NF = 48$.

4.6.2. La ordo Urodela havas grandan signifon por la kariologia komparado. A. Morescalchi, la fama itala kariologo, supozas, ke la evoluado de ordo iris el granda nombro de kromosomoj al malgranda, ĉefe per centromera kunfandiĝo. La plej multajn kromosomojn havas la reprezentantoj de familioj Hynobiidae / $2n = 62, 60, 58, 56$ kaj 40 /, sekvas ilin la familio Cryptobranchidae / $2n = 64, 62$ / kaj la familioj Syremidae / $2n = 46$ /, Proteidae / $2n = 38$ /, Ambytomatidae / $2n = 28$ /, Plethodontidae / $2n = 28$ /, Amphiumidae / $2n = 28$ / kaj Salamandridae / $2n = 24, 22$ /.

4.6.3. La ordo Anura montras similan bildon. La primitivaj specoj havas pli da kromosomoj ol la evoluintaj. La DNA-enhavo de ĉelkernoj estas pli alta ol ĉe la mamuloj. Estas tre interese, ke en kelkaj genroj, la nombro de la kro-

mosomoj estas tre konstanta . La diferenco inter specoj ne dependas de la nombro de la kromosomoj. La gravaj barieroj en la plimultiĝebleco inter specoj estas en diversaj internaj strukturoj de la kromosomoj. Sed ekzistas specoj, kiuj facile kruciĝas unu kun la alia / ekz. *Rana ridibunda* x *R. esculenta* /.

4.7.1. La reptilioj laŭ la kariologia evoluado estas tre heterogena klaso. Estas interese, ke kelkaj ordoj, ekzemple la serpentoj / *Ophidia* / kaj testudoj / *Chelonia* / montras transpaŝon al birdoj. La nombro de la kromosomoj ne estas tre granda, ĝi ŝanĝiĝas inter 20 kaj 66. En la lasta kazo ĉeestas mikrokromosomoj. La praaj formoj ne havas mikrokromosomojn, ekz. la *Rhynchocephaliaj* kaj la lacertoj / *Sauriaj* /. La kromosomoj de la lastaj formoj estas plejparte akrocentraj , speciale ĉe la *Lacertidae*. Kelkaj formoj de la lacertoj estas triploidaj rilate la kromosomojn, kaj ili plimultiĝas per partenogenezo /Darevsky, 1966 /. La krokodiloj havas kariotipon kun 32-42 kromosomoj. La antaŭaj estas rezulto de Robertsona centromera kunfandiĝo. Ili havas malgrandajn kromosomojn, sed ili neniam estas veraj mikrokromosomoj.

4.8.1. La klaso de la birdoj el kariologia vidpunkto estas tre interesa grupo. La kromosoma nombro en la diploidaj ĉeloj egalas al 60-80 kromosomoj, sed el ili nur 6-8 paroĵ estas makrokromosomoj, la restintaj estas mikrokromosomoj. Tial multaj sciencistoj opiniis, ke ne ekzistas

diferenco inter la struto kaj pasero. Poste la esploristoj malkovris diferencojn en la strukturoj de la grandaj kromosomoj de la menciitaj birdoj, kaj opiniis, ke nur ili havas signifon por la evoluo de specoj. Nur Ohno /1962/ kaj malfrue Comings kaj Mattoccia /1970/ montris la pli grandan signifon de la mikrokromosomoj. Estas pruvite, ke la lastaj 12 mikrokromosomoj ludas la gravan rolon, kiel "nucleolus organizator" / nukleetaj organiziloj /. La kromosomoj de la birdoj havas malpli da DNA ol la kromosomoj de aliaj vertebruloj / escepte fiŝojn /. Tial la longeco de birdaj kromosomoj estas tre malgranda. En kariotipoj de birdoj oni povas observi ĉiuspecan ŝanĝiĝadon de la kromosomoj, sed la Robertsona centromera kunfandiĝo ne ludas gravan rolon. Oni povas supozi, ke en la evoluado de birdoj la poliploidio, hiperploidio estis la plej gravaj procezoj.

4.9.o. La mamuloj /Mammalia/ estas unu el la grandegaj klasoj de la vertebruloj. La nuntempaj mamuloj montras tre grandan kariologian heterogenecon. Ekzistas specoj kun multaj kromosomoj en primitivaj taksonoj kaj tiuj en evoluintaj grupoj. Trovi regulojn, validajn por la tuta klaso ne estas ebla. Ŝajnas, ke ĉiu ordo havas proprajn leĝojn de sia kariologia evoluado.

4.9.1. Kelkaj ekzemploj : Ehidno /Tachyglossus / kiu vivas en Aŭstralio , havas 62,63 /♂/ kaj 64 / ♀ / kromosomojn en sia diploida garnituro, la platipo /? / / Ornithorhynchus

anatinus / havas 64 /♀/ kaj 63 /♂/ kromosomojn. Inter la kromosomoj oni ne trovis subtelo - aŭ akrocentrajn. La determinado de seksoj estas tre malsimpla en tiu ĉi kazo.

4.9.2. La unuaj el la veraĵ mamuloj estas la marsupialoj /kangaruzuloj /. Ili estas tre interesaj el kariologia vidpunkto. La nombro de la kromosomoj estas la plej malalta inter ĉiuj vertebruloj. Nur unu speco havas diploidan garnituron kun 32 kromosomoj kaj du kun 24. Ĉiuj aliaj specoj havas kromosomojn inter 12 kaj 22. Pli ol 50 % -oj de la marsupialoj havas 14 kromosomojn, kaj ĉe 20 % -oj havas 22 kromosomojn. La specoj havantaj 22 aŭ pli da kromosomoj , havas nur akrocentrajn kromosomojn. Kontraŭe , ĉe specoj kun 14 aŭ 12 kromosomoj, oni trovis nur metacentrajn aŭ submetacentrajn kromosomojn /B.G. Sharman, 1973 /. La seksa determinado de marsupialoj estas malsimpla.

4.9.3. La placentaj /Eutherian/ mamuloj diferencas unu de la alia el kariologia vidpunkto, pli ol la marsupialoj .Regulojn oni povas observi nur ĉe ordoj. Preskaŭ en ĉiu ordo estas diploida nombro , al kiu apartenas signifa kvanto da specoj. En kelkaj kazoj oni observis ne nur unu nombron, sed du aŭ tri , al kiu apartenas la plimulto de la specoj. Ekzistas la poliploidio aŭ hiperploiploidio en la kariologia evoluo de la mamuloj. La determinado de seksoj okazas pere de la seksaj kromosomoj. Ŝajnas, ke la grava vojo de kariologia evoluo de la mamuloj estas la Robertsona centromera kunfandiĝo. Ekzistas specoj kun kariologia polimorfismo

/ ekz. Spalaksoj, muŝoj ktp. / /Fig. 14. /

4.9.4. La ekzemplo de primatoj /Antropozuloj / montras eb-
lajn vojojn de la kariologia transformado. En ĉiu subordo
de simioj montras similajn bildojn de la kariologia evo-
luado. Ekzemple en la subordo de Prosimii /antaŭsimioj /
mi spertis, ke la primitivaj formoj havas multnombrajn
kromosomojn, kaj ili ĉiuj estas akrocentraj. En la inter-
na ordo de lemuroj / Lemuriformas / ni povas vidi, ke la
numero de la kromosomoj malkreskas sed la indiko de NF
restas preskaŭ la sama. Tute similan bildon ni vidas ĉe
la familio de Galagidae. Ĉe Lorisidae la kromosoma numero
malmultiĝas, sed la NF-indiko plimultiĝas. La larĝnazaj
simioj / Platyrrhini / aŭ simioj de la Nova Mondo, havas
formojn, kiuj havas multnombrajn kromosomojn, ĝis 62 /2n /,
sed ĉe la evoluintaj formoj la numero de kromosomoj malal-
tiĝas ĝis 20, ĝenerale ĝis 34. Ĉe la primitivaj specoj
ĉiu kromosomo estas akrocentra, sed paralele al la evolu-
ado de la interna ordo / infraordo /, la numero de akrocent-
raj kromosomoj malkreskas, kaj aperadas pli ol metacentraj
kaj ĉefe submetacentraj. Estas tre interese ke multe da
simioj de "Ceboidae" havas 46 kromosomojn, same kiel la
homo, sed NF de ĉi tiuj specoj sufiĉe diferencas de tiuj
de la homoj. La simioj de la Malnova Mondo, aŭ mallarĝnazaj
/Catarrhini / montras heterogenan bildon laŭ ilia kario-
tipo. La minimuma numero de ilia diploida garnituro estas
42, la maksimuma 72. Sed estas tre interesa fakto, ke la

indiko de NF estas tre alta, pli alta ol $72 + 4$, kaj atingas maksimume $118 + 4$ branĉojn. La homo kaj la antropomorfaj simioj okupas mezan lokon laŭ la kaŝiotipa evoluado. La plej evoluintaj estas la reprezentantoj de la familio "Papini-onidae". La familio "Cercopithecidae" montras vojon de poliploida evoluado.

BIBLIOGRAFIO

- Berril, N.J., 1950; „The Tunicata“, Roy. Society, London
- Colombero, D., 1973; The chromosomes of lower Vertebrate, (en „Cytotaxonomy and Vertebrate evolution, A.P. London-N-York.) 167-177.
- Comings, D.E. k Mattoccia, E., Studies of mikrochromosomes and a G-C rich DNA satellite in the quail. Chromosoma, Berlin, 30, 202-204.
- Darewsky, J.S., 1966; Ohio Herpetol. (en „Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution“ 1973, p. 419)
- Garstang, W., 1921, J. Linn. Soc. Zool.; 35; 81-392 (en „ Cytotaxonomy and Vertebrate evolution, Colombero, 1973)
- Koulicher, L.; 1973; Common Patters of Chromosome Evolution. (en „Cytotaxonomy and Vertebrate evolution“) pp. 129-164
- Levan, A., Fredga, K., Sandberg, A.A.; 1964; Nomenclature for centromeric position on chromosomes, HEREDITAS, 52, 201-220
- Matthey, R., 1949; Les chromosomes des Vertébrés, Ec. Rouge-Lausanne.
- Morescalchi, A.A., 1973; Amphibia, (en „Cytotaxonomy and Vertebrate evolution“) pp. 238-348
- Ohno, S.; Christian, L.C., Stenius, C., 1962; Nucleolus organizing microchromosomes of Gallus domesticus. Exp. Cell. Res. 612-614
- Ohno, S., 1969; Diploid-tetraploid relationship in Clupeoid and Salmonid fish. Heredity 22, Suppl. Vol. Chrom. Today 2, 139-147.
- Post, A., 1965; Vergleichende Untersuchungen der Chromosomenzahlen bei Süßwasser- Teleosteen. Z. Zool. Syst. Evol. Forsch., 3, (½), 47-93.
- Sharman, G.B., 1973; The chromosomes of Non-Eutherian Mammals. (en „ Cytotaxonomy and Vertebrate evolution“) pp. 384-530.
- Van Name, W.G.; 1921; Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 44, pp. 274-282 (en „ Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution; Colombero, 1973).
- Wahrman, J., Gotein, R., Nevo, E., 1969... (en „Comparative Mammalian Cytogenetics“, (K. Benirschke, ed.), pp. 30-48. Springer Verlag, New York)

E N H A V O

Ĉapitro I. GRAVAJ STRUKTURAJ ELEMENTOJ DE ĈELOJ

1.0.- La ĉelo	2
1.1.- „Organetoj de ĉeloj	2
1.2.- La protoplasmo kaj citoplasmo	2
1.3.- La ĉelkerno	3
1.4.- La ĉelkernoj en interfazo	11

Ĉapitro II. LA STRUKTURO DE MITOZAJ KROMOSOMOJ

2.1.- La ĝenerala strukturo de mitozaj kromosomoj	16
2.2.- Klasifikigo de diversaj kromosomoj	20
2.3.- La kariotipo	21
2.4.- Metodoj de kariotipa analizo	25

Ĉapitro III. UZADO DE KARIOTIPOJ POR LA KLASIFIKO DE BESTOJ

3.1.- Ŝanĝado de kariotipoj	27
3.2.- Gravaj formoj de kariotipa evoluado	27

Ĉapitro IV. TRARIGARDO DE KARIOTIPAJ ŜANĜIGADOJ EN DIVERSAJ KLASOJ DE VERTEBRULOJ

4.1.- Origino de Vertebruloj	32
4.2.- Kariotipoj de Tunikaj (Ascidoj) kaj Kapokorduloj (Cephalochordata)	32
4.3.- Kariotipoj de „Rondo-buŝaj fiŝoj" (Cyclostomaj)	33
4.4.- Kariotipoj de kartilagaj fiŝoj	33
4.5.- Kariotipoj de ostaj fiŝoj	34
4.6.- Kariotipoj de amfibioj	34
4.7.- Kariotipoj de reptilioj	36
4.8.- Kariotipoj de birdoj	36
4.9.- Kariotipoj de mamuloj	37

BIBLIOGRAFIO	41
--------------	----

"SUK-Kursotekstoj" - KT 26

Tiu-ĉi kajero estas eldonita per ofsetado de la
manuskripto liverita de la aŭtoro

La rajto pri kia ajn reprodukto estas rezervita
koncerne ĉiujn ŝtatojn

SOMERAJ UNIVERSITATAJ KURSOJ

Asocio sen profita celo

Association sans but lucratif

Dépôt légal - Laŭleĝe registrita sub la numero:
D / 1977 / 1876 / 2