

ROGER HUYBRECHTS



VERGELIJKENDE
BIOLOGIE
VOOR DE MEDISCHE
EN BIOMEDISCHE
WETENSCHAPPEN

acco

Inhoud

Proloog. De oorsprong van de aarde en het ontstaan van leven	13
1. Inleiding	17
2. De cel: morfologische en functionele eenheid van leven	25
2.1 Observeerbaarheid, organisatie en eigenschappen van het plasmalemma	25
2.2 Intracellulaire organisatie van eukaryote cellen	29
2.3 Unicellulaire levensvormen: de cel als functionele eenheid van leven	30
2.3.1 Beweeglijkheid	32
2.3.2 Voedselopname en intracellulaire vertering	32
2.4 Metabolisme	33
2.4.1 Cellulaire ademhaling of de ombouw van stockeerbare chemische energie naar een voor de cel bruikbare energievorm: glycolyse, oxidatieve fosforylatie en ATP-productie	35
2.4.2 De volledige afbraak van glucose als energiesubstraat vereist vijf opeenvolgende stadia, verdeeld over anaerobe en aerobe series van reacties	36
2.4.2.1 Stadium I van de ademhaling: het anaerobe deel of glycolyse, dat zich afspeelt in het cytoplasma van de cellen	36
2.4.2.2 Stadium II van de ademhaling of oxidatie van pyrodruivenzuur tot acetyl-co-enzym A heeft plaats in het binnencompartiment van de mitochondriën	36
2.4.2.3 Stadium III van de ademhaling: de Krebs-citroenzuurcyclus	41
2.4.2.4 Stadium IV van de ademhaling: de ademhalingselektronentransportketen	41
2.4.2.5 Stadium V van de ademhaling: de chemiosmotische synthese van ATP	41
2.4.3 Fotosynthese of de ombouw van zonlichtenergie naar stockeerbare chemische energie door groen-purperbacteriën, cyanobacteriën, algae, wieren en groene planten	42
2.4.3.1 Lichtreacties	42
• Fotosysteem I kent zowel een cyclisch als een acyclisch verloop	42
• Fotosysteem II: water als finale elektronendonor met vrijstelling van O ₂	43
2.4.3.2 De donkerreacties van de fotosynthese of licht onafhankelijke reacties: koolstofassimilatiereacties of Calvin-Bensoncyclus	43
2.4.4 Osmoregulatie en excretie: waterhuishouding en verwijdering van metabolische afvalstoffen	46
2.4.5 Gasuitwisseling	47
2.4.6 Prikkelbaarheid en reactievermogen van cellen	47

2.5	Groei en reproductie van cellen: de celcyclus	49
2.5.1	De celcyclus	49
2.5.2	Mitose of uitsplitsing van de twee identieke chromosoomsets, oorspronkelijk vereenzelvigd in dochter- of zusterchromatiden	51
3.	Metazoa of meercellig georganiseerde dieren	55
	Inleiding	55
	• Koloniehypothese	55
	• Syncytiumhypothese	55
3.1	Vroege embryonale ontwikkeling: ontstaan van het ectoderm en het endoderm	55
3.2	Vorming van het mesoderm of derde kiemblad	57
3.3	Bestemming van de respectieve kiembladen: organogenese	57
	• Het endoderm	57
	• Het ectoderm	57
	• Het mesoderm	57
3.4	Primaire lichaamsbouw bij de diverse Metazoa	59
3.5	Algemeen bouwplan van een schizocoelomaat	61
	• Het ontstaan van segmentatie of metamerisatie	61
3.6	Algemeen bouwplan van een chordaat-enterocoelomaat	63
3.6.1	Dwarse of transversale doorsnede	63
3.6.2	Overlangse of longitudinale doorsnede (sagittaal)	63
3.7	De embryonale lichaamsbouw levert ons een makkelijk uitgangspunt om de evolutieve stamboom van het dierenrijk toe te lichten	63
4.	Diversiteit bij dieren	65
4.1	Phylum Porifera of sponsdieren	65
4.2	Phyla Cnidaria en Ctenophora	67
4.3	De fylogenetische lijn van de Protostomia	72
4.3.1	Phylum Platyhelminthes: introductie van het derde kiemblad of mesoderm, bilaterale symmetrie en cephalisatie	72
4.3.2	Phylum Annelida	75
4.3.3	Phylum Mollusca of weekdieren	75
4.3.4	Phylum Nematoda	77
	• Addendum: <i>Caenorhabditis elegans</i> (<i>C. elegans</i>), het eerste diertje met volledig gekend genoom	79
4.3.5	Phylum Arthropoda	79
4.4	Het ontstaan en de evolutie van Deuterostomia	82
4.4.1	Het ontstaan van enterocoeloom – Deuterostomia	82
4.4.2	Phylum Echinodermata of stekelhuidigen	83
	• Diversiteit bij de Echinodermata	84
4.4.3	Phylum Hemichordata of eikelwormen	85
4.4.4	De oorsprong van de Chordata: Annelida- versus Echinodermata-hypothese	85
4.4.5	Inzicht in de ontogenese en organisatie van Echinodermata als oudste gekende Deuterostomia-enterocoelomata deed Romer een meer plausible hypothese formuleren	87
4.4.6	Phylum Chordata	87
4.4.6.1	De Agnatha, prikken of kaakloze ‘vissen’	88

4.4.6.2	De klasse van de Chondrichthyes of de kraakbeenvissen	88
4.4.6.3	De klasse van de Osteichthyes of de beenvissen	92
4.4.6.4	De overgang naar het land: de Tetrapoda	94
4.4.6.5	De klasse van de Amphibia	94
4.4.6.6	De klasse van de Reptilia	95
	• Het cleidoïsche ei en de ontwikkeling van extra-embryonale vliezen: een noodzakelijke gebeurtenis om reproductie op het land mogelijk te maken	95
4.4.6.7	Ontstaan van het fenomeen homeothermie	100
4.4.6.8	De klasse van de Aves	100
4.4.6.9	De klasse van de Mammalia of zoogdieren	103
5.	Weefseldifferentiatie en differentiële genexpressie	105
5.1	Differentiatie	105
	• Chromosoomdiminutietheorie	105
	• Determinatieve klievingstheorie	105
	• Differentiatie door chemische inductie	107
5.2	Informatieflow van DNA over RNA naar eiwit	109
5.3	DNA, de cellulaire database	110
5.4	Drie typen genen, drie RNA-typen, drie functies tijdens translatie	113
5.4.1	Boodschapper-RNA of mRNA	113
5.4.2	Ribosomaal RNA	113
5.4.3	Transfer-RNA	113
5.5	Translatie: een kwestie van initiatie, elongatie, terminatie en energiebeschikbaarheid	114
5.6	Translatie van eiwitten bestemd voor secretie, een taak voor het ruwe endoplasmatische reticulum	117
5.7	Universaliteit van de genetische code en principes van de eiwitsynthese openen de weg naar de recombinant-DNA-technologie	118
	• Addendum: klonering en expressie van een humaan eiwit in bacteriën met behulp van plasmiden	120
5.8	Differentiatiefinaliteiten en weefseltypen bij vertebraten	121
5.8.1	Epitheelweefsel is opgebouwd uit hecht verbonden cellen met weinig intercellulair materiaal en bijna geen intercellulaire ruimten	123
5.8.2	Steunweefsel dient om de verschillende lichaamsdelen te ondersteunen en samen te houden	123
5.8.2.1	Bindweefsel	123
5.8.2.2	Kraakbeenweefsel	124
5.8.2.3	Beenweefsel	124
5.8.2.4	Vetweefsel	124
5.8.3	Spierweefsel	124
5.8.3.1	Glad spierweefsel	124
5.8.3.2	Gestreept spierweefsel	125
5.8.3.3	Hartspierweefsel	125
5.8.4	In het zenuwweefsel zijn er sensorische, motorische en interneuronen en ook twee typen isolerende cellen, de Schwann- en de gliacellen	125
5.8.4.1	Sensorisch of afferent neuron	128
5.8.4.2	Interneuron	129
5.8.4.3	Motorisch of efferent neuron	129
5.8.5	Het vasculaire weefsel: bloed en lymfe kunnen beschouwd worden als een vorm van bindweefsel met een vloeibare matrix	130

5.8.5.1	Plasma en serum: samenstelling	130
5.8.5.2	De gefigureerde elementen	131
	• Rode bloedcellen of erythrocyten	131
	• Witte bloedcellen of leukocyten	133
	• Bloedplaatjes	133
5.8.5.3	Bloedgroepen	134
5.9	Reproductie via specifieke voortplantingscellen of gameten	135
5.9.1	Vorming van de voortplantingscellen of gameten	136
5.9.2	De meiotische delingen	137
5.9.2.1	Eerste meiotische deling	139
	• Profase I	139
	• Metafase I	139
	• Anafase I	139
	• Telofase I	139
5.9.2.2	Tweede meiotische deling	139
	• Profase 2	139
	• Metafase 2	140
	• Anafase 2	140
	• Telofase 2	140
5.9.3	Oögenese versus spermatogenese	140
5.9.3.1	Spermatogenese en spermiogenese	140
5.9.3.2	Oögenese	143
5.9.4	Bevruchting en zygotevorming	146
5.9.5	Heterogametische geslachtsbepaling	147
6.	Evolutieve opbouw van de mens: een exemplarische benadering	149
	Inleiding	149
6.1	Het spijsverteringsstelsel	149
6.1.1	Definities van enkele termen: voeding, voedsel, voedingsbestanddelen en voedingsstof	149
6.1.2	De hoofdbestanddelen uit het voedsel voor heterotrofen zijn: water, polysacchariden, proteïnen, lipiden, mineralen of zouten en vitaminen	150
6.1.2.1	Polysacchariden	150
6.1.2.2	Proteïnen of eiwitten	151
6.1.2.3	Vetten of lipiden	151
6.1.2.4	Vitaminen	152
6.1.2.5	Anorganische zouten en sporenelementen	152
6.1.2.6	Vezels	152
6.1.3	De vervanging van strikt intracellulaire vertering door extracellulaire vertering: een eerste adaptatie die de aanzet leverde voor tal van latere optimalisaties	153
6.1.4	Anatomisch-fysiologisch overzicht van het spijsverteringsstelsel bij de mens	155
6.1.4.1	De progressieve afbraak van voedsel begint meestal in de mond	155
6.1.4.2	Eenmaal in de maag aangekomen, wordt het voedsel verder verteerd door maagzuur en maagzymen	155
6.1.4.3	De maagsecretie wordt gereguleerd door zenuwimpulsen en door hormonen	155
6.1.4.4	De vertering wordt voortgezet in het eerste deel van de dunne darm, het duodenum, waar pancreasenzymen en gal van de lever toegevoegd worden	155
6.1.4.5	Eenmaal afgebroken tot kleine moleculen worden de meeste voedingsstoffen geabsorbeerd door epitheelcellen van de dunne darm	156
6.1.4.6	Water en zouten worden geabsorbeerd in de dikke darm	157

6.2	Het excretiestelsel	157
6.2.1	Excretie is het verwijderen uit de cel of uit het lichaam van niet meer bruikbare of toxische afvalstoffen van het metabolisme	157
6.2.2	Diversiteit en universaliteit qua excretiemechanismen	159
6.2.3	De nieren zijn de belangrijkste excretieorganen bij de Vertebrata	161
6.3	Het gasuitwisselings- en circulatiestelsel	165
6.3.1	Ademhaling in termen van gasuitwisseling is het proces waarbij cellen een voldoende hoeveelheid O ₂ krijgen, vooral om glucose te verbranden, met vorming van H ₂ O en CO ₂ , dat geëlimineerd moet worden	165
6.3.1.1	Kieuwademhaling	165
6.3.1.2	Longademhaling	168
6.3.2	De aanwezigheid van O ₂ -overdragende moleculen in het bloed laat toe de hoeveelheid O ₂ die getransporteerd kan worden, sterk op te drijven	169
6.3.3	Het ademhalingsstelsel bij zoogdieren is aangepast aan leven op het land	169
6.3.4	Evolutie van hart en bloedsomloop bij gewervelde dieren	169
6.3.5	De bloeddruk en het ontstaan van lymfe	173
6.3.6	Finetuning van de gasuitwisseling ter hoogte van actief ademende weefsels	176
6.4	Afweersystemen: het immuunstelsel	177
6.4.1	De aangeboren immuunrespons	179
6.4.2	De adaptieve of specifieke immuunrespons van vertebraten	179
6.4.3	Het belang van T- en B-lymfocyten	181
6.4.4	Het specifieke karakter van het immuunsysteem: klonale selectietheorie	182
6.4.5	Preventie van infectieziekten via vaccinatie	183
6.4.6	Polyklonale versus monoklonale antilichamen	184
6.4.7	Toepassing op de kennis van het adaptieve immuunsysteem	186
6.4.7.1	Immunocytochemische lokalisatie van een antigeen op weefselcoupes	186
6.4.7.2	Gebruik van antilichamen voor diagnostische doeleinden zoals zwangerschapsbepaling op basis van aan- of afwezigheid van het zwangerschapshormoon hcg in de ochtendurine van de vrouw	187
6.4.7.3	Antilichamen als dosagemethode: RIA of radio-immunoassay	187
6.5	Het hormonale of endocriene stelsel	188
6.5.1	Hormonen worden aangemaakt ofwel in gespecialiseerde individuele cellen ofwel in klieren zonder afvoergang, endocriene klieren genoemd	188
6.5.2	De chemische aard van hormonen is variabel: gewijzigde enkelvoudige aminozuren, ketens van aminozuren (peptiden en proteïnen), steroïden en prostaglandines zijn de meest voorkomende	188
6.5.3	Recent werden opvallende gelijkenissen aangetoond tussen een aantal hormonen van vertebraten en invertebraten	189
6.5.4	De hersenen zijn zowel bij invertebraten als bij vertebraten de belangrijkste endocriene klier	191
6.5.5	De hypofyse, een aanhangsel aan de basis van de hersenen, bestaat uit verschillende gedeelten en geeft meerdere hormonen af aan het bloed	193
6.5.5.1	Adenohypofyse	193
6.5.5.2	Neurohypofyse	194
6.5.6	De thyroïdea of schildklier produceert jodiumhoudende hormonen, die vooral het metabolisme stimuleren, en ook calcitonine	194
6.5.7	De parathyroïdea scheidt het parathormoon af dat de concentratie van Ca ⁺⁺ in het bloed verhoogt en deze van fosfaat vermindert	194
6.5.8	De thymus of zwezerik produceert T-lymfocyten en het hormoon thymosine	195
6.5.9	Het hart produceert ANF en ook de longen blijken endocriene organen te vertegenwoordigen	195

6.5.10	Het spijsverteringsstelsel en zijn aanhangsels produceren een groot aantal hormonen, die vooral betrokken zijn bij verschillende deelaspecten van de spijsvertering	195
6.5.11	De endocriene pancreas scheidt vooral insuline en glucagon af	196
6.5.12	Het renine-angiotensinesysteem is betrokken bij de regulatie van de bloeddruk	196
6.5.13	De nieren produceren erythropoëtine, dat de aanmaak van nieuwe rode bloedcellen in het beendermerg stimuleert	196
6.5.14	De cortex van de bijnieren of adrenes is een belangrijke syntheseplaats van steroïdhormonen terwijl in de medulla adrenaline en noradrenaline gemaakt worden	196
6.5.15	De gonaden produceren vooral oestrogenen en androgenen	197
6.5.16	Vooraf de daglengte bepaalt de hoeveelheid melatonine, die door het pineale orgaan aan het bloed afgegeven wordt en waardoor sommige biologische ritmen tot stand komen	197
6.5.17	Prostaglandines, ook weefselhormonen genoemd, worden soms in het bloed afgescheiden maar hebben meestal een lokale werking	198
6.5.18	Een deel van instinctmatig gedrag kan verklaard worden door de werking van hormonen	199
6.5.19	Om een invloed te kunnen uitoefenen moeten hormonen eerst binden aan hun receptor op de targetcel	200
6.6	Het zenuwstelsel	200
6.6.1	Het zenuwstelsel coördineert de werking van alle andere stelsels en verheft het geheel tot een eenheid van hogere orde, het individu	200
6.6.2	Het zenuwstelsel van de vertebraten bestaat uit enerzijds het centrale zenuwstelsel, namelijk de hersenen en het ruggenmerg, en anderzijds het perifere zenuwstelsel	201
6.6.3	Terminologie	202
6.6.4	Het opwekken en voortgeleiden van een impuls in het zenuwstelsel gaan gepaard met potentiaalwijzigingen die zich afspelen aan de plasmamembraan van de neuronen	203
6.6.4.1	Rustpotentiaal van een neuron	203
6.6.4.2	Ontstaan van de zenuwimpuls	203
6.6.4.3	Voortgeleiding van de zenuwimpuls	206
6.6.4.4	Optimalisatie van het neuronale transport: myelinisatie en insnoeringen van Ranvier	206
6.6.5	Neuronen zijn onderling en met spiercellen verbonden door synapsen. Er zijn twee typen synapsen: elektrotonische en chemische	207
6.6.6	De functionele contactplaats tussen een motorisch neuron en een spiercel is de motorische eindplaat of neuromusculaire synaps	208
6.6.7	Bij de mens kan iedere zenuwcel van de hersenen met 50.000 andere neuronen in verbinding staan	209
6.6.8	Het autonome of vegetatieve zenuwstelsel staat niet onder invloed van de wil en is vooral betrokken bij vecht- en vluchtsituaties	213
7.	Endocriene verstoorders	215
	Inleiding	215
7.1	Chemische samenstelling en oorsprong van endocriene verstoorders	215
7.2	Biologische effecten van endocriene verstoorders	216
7.3	Werkingsmechanisme van endocriene verstoorders	218
7.4	Testmethoden als monitoring tool	220

8. Modelorganismen	223
Inleiding	223
8.1 <i>Saccharomyces cerevisiae</i> , bakkersgist of brouwersgist	224
• Hoe gist bijdroeg tot het begrijpen van het werkingsmechanisme van het immunosuppressieve agens cyclosporine	224
8.2 <i>C. elegans</i> , de worm met een zeer beperkt aantal cellen	224
8.3 <i>Drosophila</i> of het fruitvliegje: een beperkt aantal chromosomen en een enorme verscheidenheid van mutanten als voornaamste troeven	225
8.4 Genetics, genomics en lipidomics in de zebravis, <i>Danio rerio</i>	226
8.5 Muis en rat, de geliefkoosde modelsystemen van biomedici	227
9. De impact van genomics en postgenomics op het biomedisch onderzoek	229
Opzet en mijlpalen	229
9.1 Wat leert ons deze humaan genoominformatie?	229
9.2 Welke uitdagingen moeten in de toekomst aangepakt worden?	230
9.3 Te verwachten meerwaarde van het genomisch onderzoek	230
9.4 Rol van DNA-technologie en genomics voor de mens in zijn milieu met de hem omringende biodiversiteit	231
10. De biologische evolutie	233
10.1 Alle disciplines van de biologie leveren gegevens en indicaties ter staving van het evolutiepostulaat	233
10.1.1 Gegevens uit de paleontologie	233
10.1.2 Gegevens uit de vergelijkende anatomie en morfologie	233
10.1.3 Gegevens uit de vergelijkende embryologie	237
10.1.4 Gegevens uit de vergelijkende fysiologie en biochemie	237
10.1.5 Gegevens gesteund op de geografische verspreiding van dieren	237
10.2 Theorieën ter verklaring van het evolutiemechanisme	238
10.2.1 Historiek	238
10.2.2 Variatie	240
10.2.3 Natuurlijke selectie	241
10.2.4 De wet van Hardy en Weinberg	242
10.2.4.1 Eerste voorwaarde: voldoende grote populatie	242
10.2.4.2 Tweede voorwaarde: toevallige partnerkeuze	242
10.2.5 Samenvatting	243
10.3 Bedenkingen bij de macro-evolutie of het ontstaan van de verschillende fyla	243
11. Biologische situering van het fenomeen mens	245
11.1 De mens als recente soort biologisch superieur ten opzichte van de andere vertegenwoordigers van het dierenrijk?	245
11.2 Taxonomische situering van de mens	245
11.3 Hoe is de mens geëvolueerd?	246
11.4 Evolutie van de humane populatie	247

Proloog

De oorsprong van de aarde en het ontstaan van leven

De geschiedenis van het leven hangt nauw samen met het ontstaan van het heelal, dat volgens de Leuvense professor Georges Lemaitre ongeveer 13 miljard jaar geleden ontstaan zou zijn volgens de 'big bang'-theorie. Deze oerknal dient niet strikt genoteerd te worden als een ontploffing maar veeleer als een uitdeinende materie. Materie is een geconcentreerde vorm van energie onder vele vormen als warmte, chemische, stralings- en elektrische energie (zie de relativiteitstheorie van Einstein: $E = mc^2$).

Op het moment van de big bang is een blijkbaar nooit eindigende ketting van energieomzettingen begonnen. Levende materie is hierbij een specialist in energieconversies (cf. fotosynthese, cf. cellulaire ademhaling).

Het resultaat van de big bang was het ontstaan van de chemische elementen met als eerste het eenvoudige waterstofatoom met atoomgetal 1. Alle chemische elementen, nu gerangschikt in de tabel van Mendeljev, zijn eigenlijk meer- of veelvoudigen van deze universele bouwsteen. Het ontstaan van de elementen wordt verklaard door kernfusies in de sterren die eigenlijk grote gaswolken zijn. Bij deze elementen waren in oorsprong ook veel radioactieve elementen (bijvoorbeeld: H^3 , C^{14} , isotopen van respectievelijk waterstof en koolstof). Belangrijk is te weten dat de elementen nodig voor het ontstaan van leven (H, O, C, N, P, S) al vroeg tijdens de vorming van het heelal aanwezig waren, nog voor het ontstaan van de aarde.

De ouderdom van de aarde wordt geschat op 4,6 miljard jaar. Planeten zoals de Aarde, Mars en Venus zijn geen opgebrande sterren maar aggregaten van brokstukken die door exploderende sterren in de interstellaire ruimte werden geslingerd. Onder invloed van de zwaartekracht gingen de brokstukken aggregaten. Telkens als er dan een brokstuk op een planeet in viel, kwam er impactwarmte vrij. Deze meteorenregen waaraan de jonge aarde gedurende miljoenen jaren heeft blootgestaan, deed de temperatuur zo hoog oplopen dat het geheel een gloeiende bol werd. Pas toen de meteorenregen sterk verminderde, kon de afkoeling beginnen. Men schat dat het zo ongeveer 700-800 miljoen jaar duurde voor het oppervlak van de aarde voldoende was afgekoeld zodat water een rol kon gaan spelen. Dit water zou op de Aarde terechtgekomen zijn door de inslag van twee grote ijsmeteorieten.

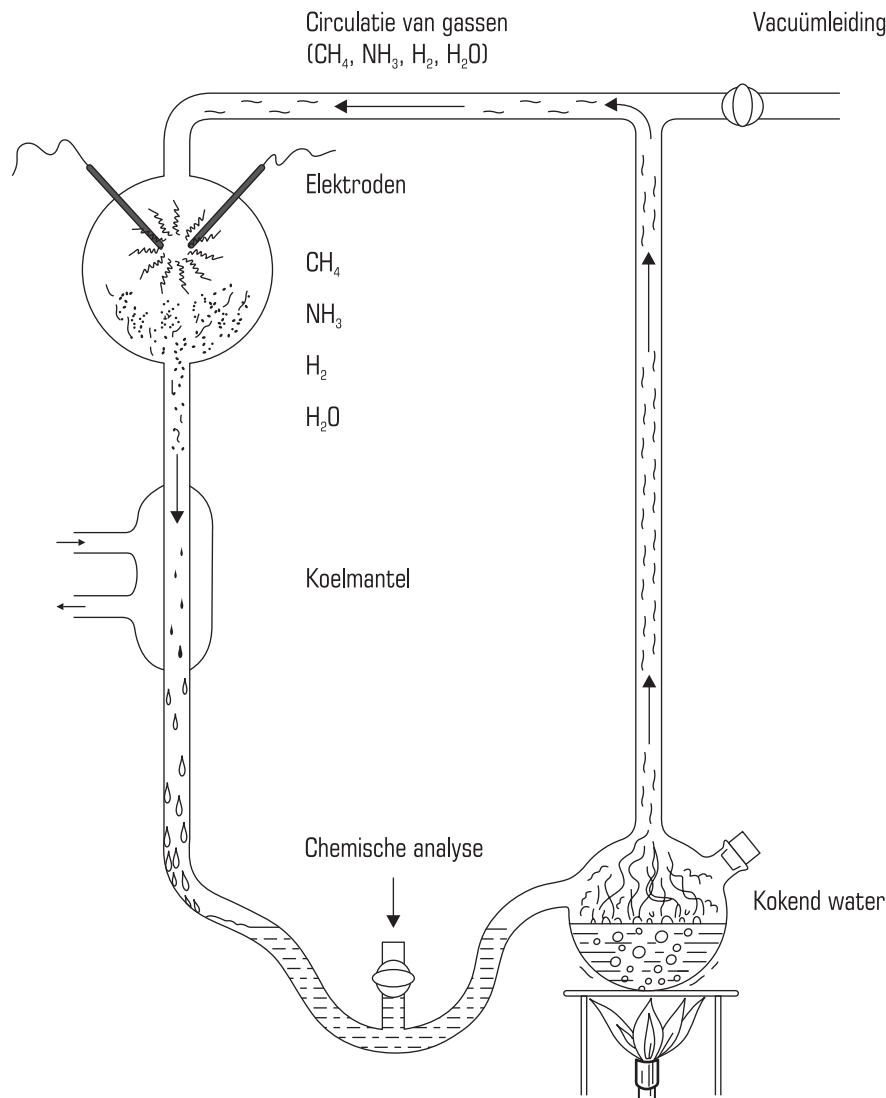
Zeker even belangrijk is het ontstaan van onze aardse atmosfeer met het daarin alomtegenwoordige CO_2 . Dankzij deze koolstofdioxidemantel heeft het aardoppervlak zich verder kunnen opwarmen door het capteren van zonnearmte. In oorsprong was dit CO_2 vooral afkomstig van het gloeiende magma en continue vulkaanuitbarstingen.

Pas vanaf het moment dat water op aarde vloeibaar werd en niet alleen meer als waterdamp aanwezig was, is de aanzet naar leven kunnen starten. In oorsprong was het aardoppervlak één grote watermassa, land ontstond pas veel later als gevolg van bewegingen van het aardoppervlak. De diverse continenten dreven geleidelijk naar elkaar toe ter vorming van één grote aardplaat, 'Pangea', die zich later opnieuw opsplijste in de deelcontinenten, die enerzijds van elkaar wegdreven en anderzijds tegen elkaar opbotsten met aardbevingen en het ontstaan van gebergten als gevolg. De Alpen, de Andes, de Himalaya... deze gebergten zouden maar twee miljoen jaar geleden ontstaan zijn.

In tegenstelling tot atomaire zuurstof ontbrak zuurstofgas in oorsprong volledig in onze atmosfeer. Zuurstofgas is pas veel later verschenen en is nu uiteraard onontbeerlijk voor alle aerobe organismen. Voor de eerste anaerobe organismen moet deze zuurstof, afkomstig van fotosynthese, het eerste polluerende gas geweest zijn.

De organische bouwstenen van de levende materie

Hoewel de atomaire bouwstenen van de levende materie niet verschillen van die van de niet-levende materie, is er toch een belangrijk verschil. De levende materie gebruikt niet alle beschikbare elementen maar beperkt zich tot een relatief klein aantal om daar organische moleculen mee te maken. Die elementen zijn C, H, O, N, S en P, met daarnaast de noodzaak van enkele andere elementen zoals I, Zn, Fe, Cu, Mg en Mn om organische moleculen functioneel te maken. De belangrijkste molecuulfamilies aanwezig in levende materie zijn nucleïnezuuren (DNA en RNA), proteïnen of eiwitten, polysacchariden of koolhydraten en vetten (lipiden).



1

Het Miller-experiment ter illustratie van het ontstaan van organische moleculen in de veronderstelde oersoep.

De cruciale vraag betreffende het ontstaan van leven is: hoe zijn deze organische moleculen ontstaan? Miller (Illustratie 1) toonde met zijn beroemde experiment, waarbij hij in het laboratorium de

oorspronkelijke situatie op aarde trachtte na te bootsen (de zogenaamde oersoep), aan dat in de toen heersende omstandigheden inderdaad eenvoudige organische moleculen gevormd konden worden. Maar organische moleculen op zich vormen nog geen leven. Deze bouwstenen moeten aan elkaar gelinkt worden om functionele moleculen te vormen (nucleotiden vormen nucleïnezuren, aminozuren vormen proteïnes...). Dan nog moeten deze moleculefamilies aggregeren en een functionerend geheel vormen, waarbij metabolisme en reproductie intrinsiek als kenmerken ingebakken dienen te zijn in het geheel. Kleipartikeltjes (coacervaten) zouden een belangrijke rol gespeeld hebben in deze aggregatiefenomenen. In oorsprong mag men verwachten dat deze prebiotische aggregaten een eenvoudig metabolisme hadden, daar zij als heterotrofen steeds *de novo* ontstane materie als 'voedsel' konden consumeren. Eens de levenscheppende voorwaarden ophielden, dienden zij in hun eigen energievoorziening en moleculeconversies te voorzien.

Biologen spreken pas van leven als er sprake is van een cellulaire organisatie of, met andere woorden, pas vanaf het moment dat een plasmalemma het intracellulaire afschermd van het extracellulaire en communicatie en interactie tussen beide compartimenten mogelijk werden. De eerste levensvormen leken wellicht het best op wat wij nu kennen als kernloze eencellige prokaryoten en dan nog vooral de archaebacteria, die onder extreme levensomstandigheden overleven (zie Methanocreatrices en Halofielen).

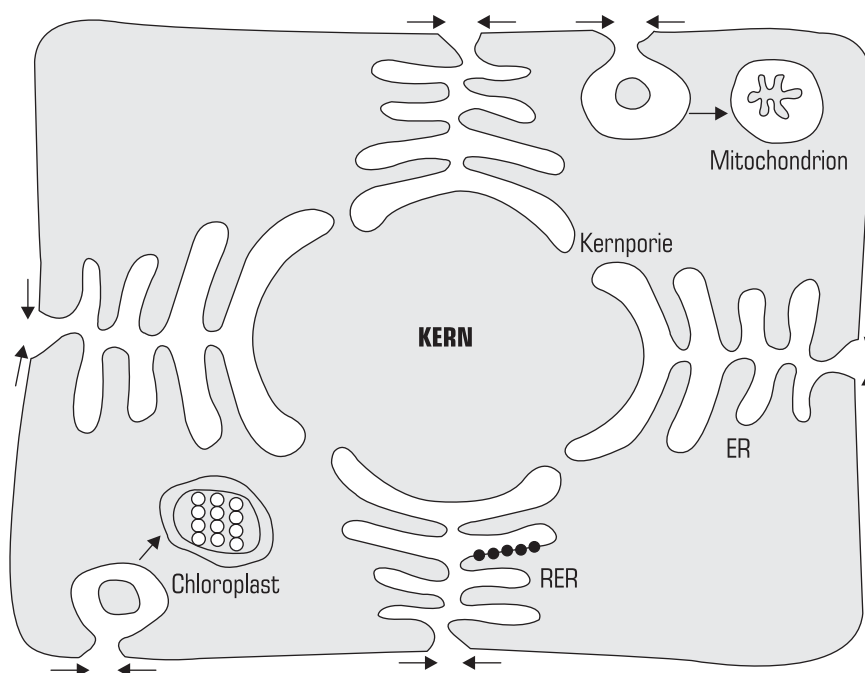
Er stelt zich nu een eerste cruciale vraag

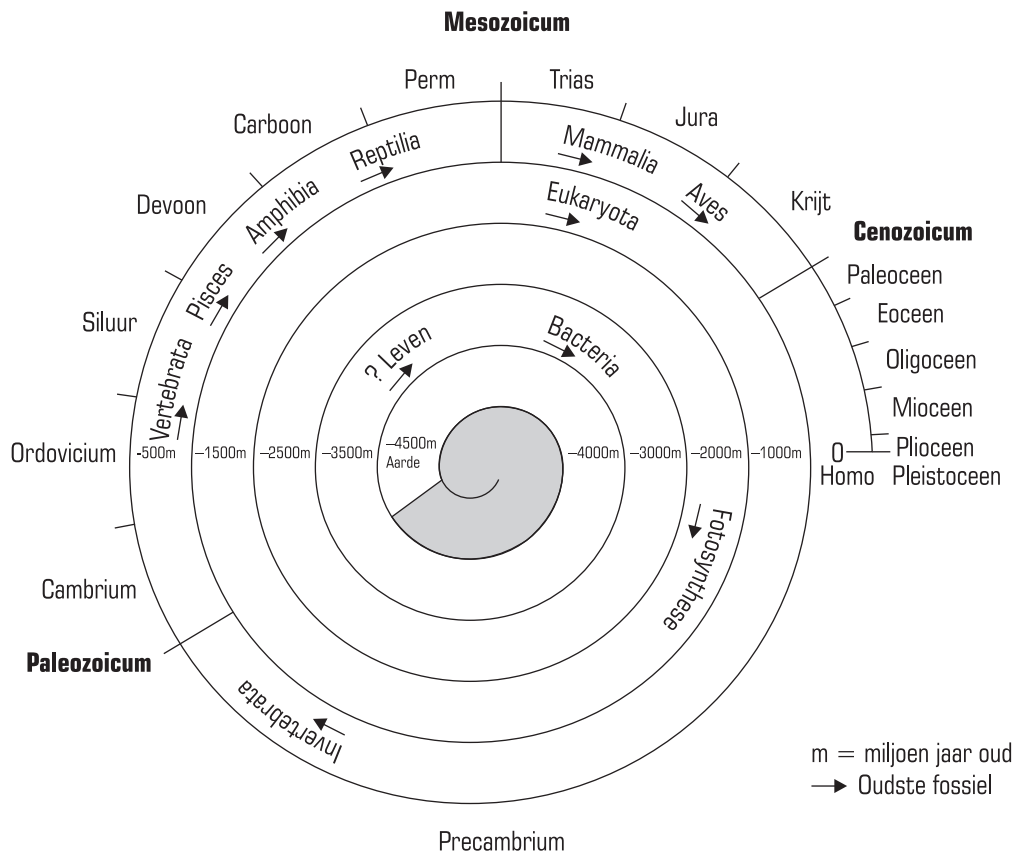
Celdelingen in opeenvolgende celcycli dienen voorafgegaan te worden door een S-fase of replicatiefase waarbij DNA-verdubbeling optreedt. Deze verdubbeling is nodig om de kenmerken van een soort over de generaties heen constant te houden. Maar voor DNA-replicatie is het enzym DNA-polymerase vereist. Dit enzym is een katalytisch eiwit en wordt dus logischerwijs gecodeerd door een gen (DNA). We zitten hier dus met een kip-eiprobleem waarvoor lange tijd geen antwoord beschikbaar was. Een mogelijk antwoord kwam er met de ontdekking van ribozymen (Carl Woese, Francis Crick, Leslie Orgel). Deze ribozymen zijn katalytische RNA's die niet alleen de fosfodiesterbinding van nucleïnezuren kunnen knippen maar ook op de ribosomen de aminotransferase-activiteit kunnen vertonen (= translatieverzekering). Bovendien kunnen deze ribozymen zoals een RNA-polymerase instaan voor hun eigen synthese. Dit alles is suggestief voor het gegeven dat het genoom van de eerste levende organismen bestond uit RNA en niet uit DNA, zoals dat nu bij alle gekende levende wezens het geval is. Bovendien hebben verdere inzichten in de integratiemechanismen van retrovirussen (cf. herpes, aids) aangetoond dat het uiteindelijk niet zo moeilijk geweest moet zijn om over te stappen van de RNA-wereld naar de meer stabiele DNA-wereld. Inderdaad, retrovirussen schrijven voor chromosomale integratie hun RNA-genoom om in dubbelstrengs DNA met behulp van hun enzym reverse transcriptase. Moleculair biologen maken vandaag nog veelvuldig gebruik van dit enzym om mRNA over te schrijven naar het intronloze cDNA (copy of complementair DNA).

1. Inleiding

Wanneer we aannemen dat de eerste organismen prokaryoten waren, stelt zich nu de vraag hoe uit prokaryote voorouders een nieuwe generatie organismen ontstaan is, namelijk de eukaryoten, die naast een kernmembraan hun genoom verdeeld hebben over draad/staafvormige chromosomen en ook in het cytoplasma door membranen omgeven celorganellen bezitten (Illustratie 2). Lynn Margulis leverde ons de verklaring voor het ontstaan van mitochondriën en chloroplasten op basis van haar endosymbiosetheorie: prokaryoten met de noodzakelijke infrastructuur om hetzij cellulaire ademhaling hetzij fotosynthese te voltrekken zouden 'gefagocyteerd' zijn door de progenoot zonder evenwel binnen te treden in de cellulaire verteringspathway (lysosoomactie). De gegrondheid van deze hypothese is onderbouwd met de vaststelling dat beide organellen omgeven zijn door een dubbel plasmalemma en zelfs deels nog beschikken over eigen genen.

De oorsprong van de dubbele nucleaire membraan met kernporiën en de membraan aansluitend op de membranen van het endoplasmatische reticulum is meer omstrede. Hierbij neemt men aan dat invaginaties van het plasmalemma met zakvormige uitstulpingen in het cytoplasma zowel het ontstaan kunnen verklaren van ER en van de nucleaire membraan (Illustratie 2). Voor het ontstaan van Golgi (afsplitsing ER?) of centrosoom zijn er voorlopig geen afdoende verklaringen voorhanden.



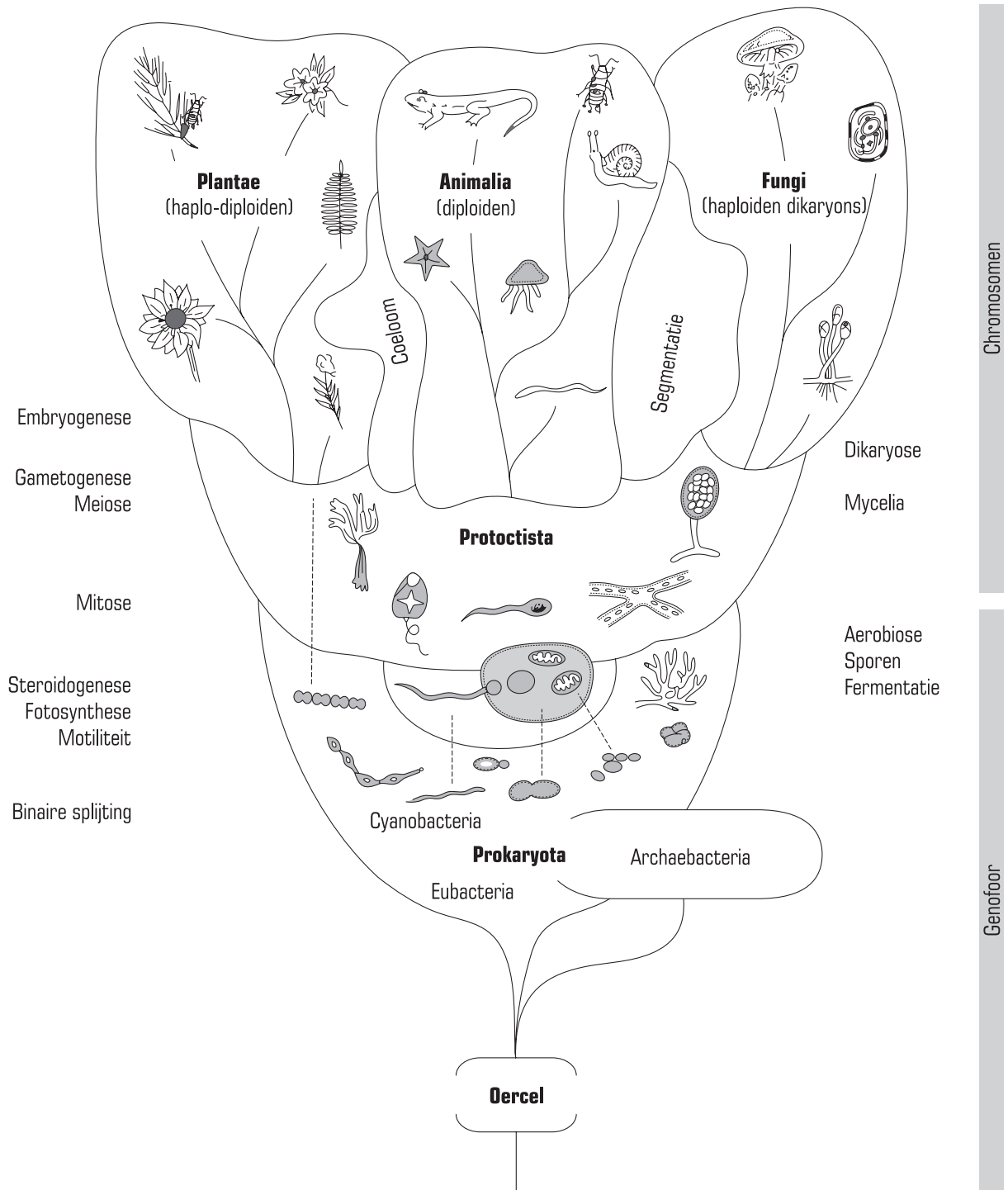


3 Tijdsspiraal met aanduiding van tijdstip van verschijnen op aarde van de belangrijkste diergroepen.

Era	Periode	Ouderdom
Mesozoïcum	Trias	jonger
Paleozoïcum	Perm	251,0-299,0
	Carboon	299,0-359,2
	Devoon	359,2-416,0
	Siluur	416,0-443,7
	Ordovicium	443,7-488,3
	Cambrium	488,3-542,0
Neoproterozoïcum	Ediacarium	ouder
Indeling van het Paleozoïcum		

4 Datering Paleozoïcum, uitgedrukt in miljoen jaren.

Wanneer we nu kijken naar de tijdsspiraal van de evolutie van het leven op aarde (Illustraties 3, 4), zien we dat autotrofe fotosynthetiserende prokaryoten verschenen ongeveer 2 miljard jaar geleden. De eenvoudigste unicellulaire eukaryoten zouden slechts 1 miljard jaar oud zijn. De meercellige Protostomia (± equivalent aan invertebraten) verschenen 600 miljoen jaar geleden zowel op land als in zoet en zout water. De chordaten en de daaruit voortvloeiende vertebraten (vissen, amfibieën, reptielen, vogels en zoogdieren) verschenen sequentieel vanaf 500 miljoen jaar geleden, de eerste echte landdieren (cleidisch ei dat reproductie op land toeliet en voor het eerst verscheen bij reptielen) zijn slechts 300 miljoen

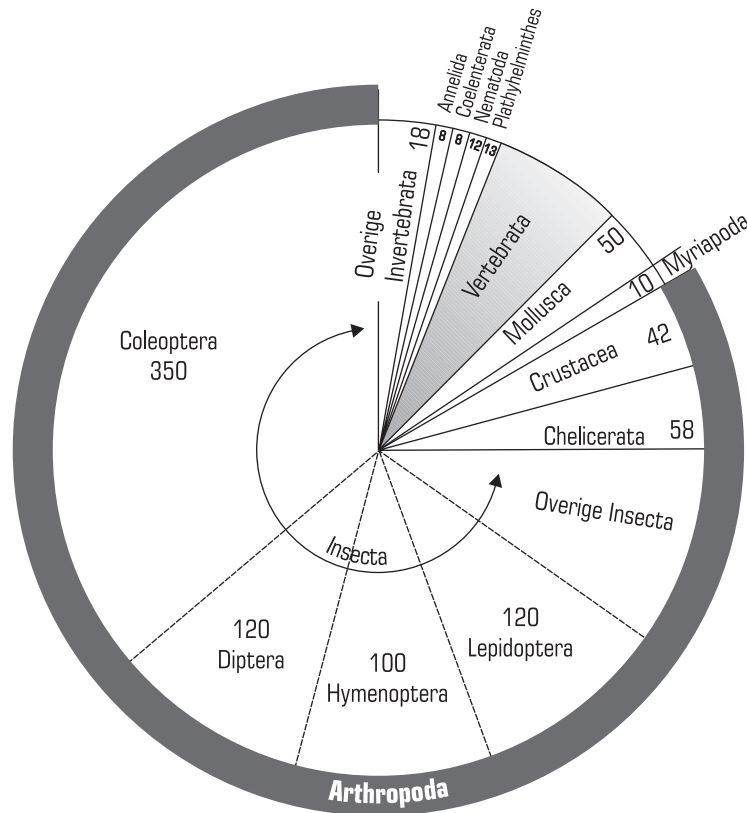


5

Stamboom van de op aarde aangetroffen levende organismen ingedeeld volgens het vijf-regna-systeem van Whittaker.

jaar geleden te situeren. De zoogdieren en vogels, beide ontstaan uit verschillende Reptilia-voorouders, zijn van een nog jongere leeftijd (200-100 miljoen jaar geleden). De mens is biologisch gesproken een zeer recent fenomeen van de laatste 2 miljoen jaar en zijn oorsprong situeert zich in Afrika.

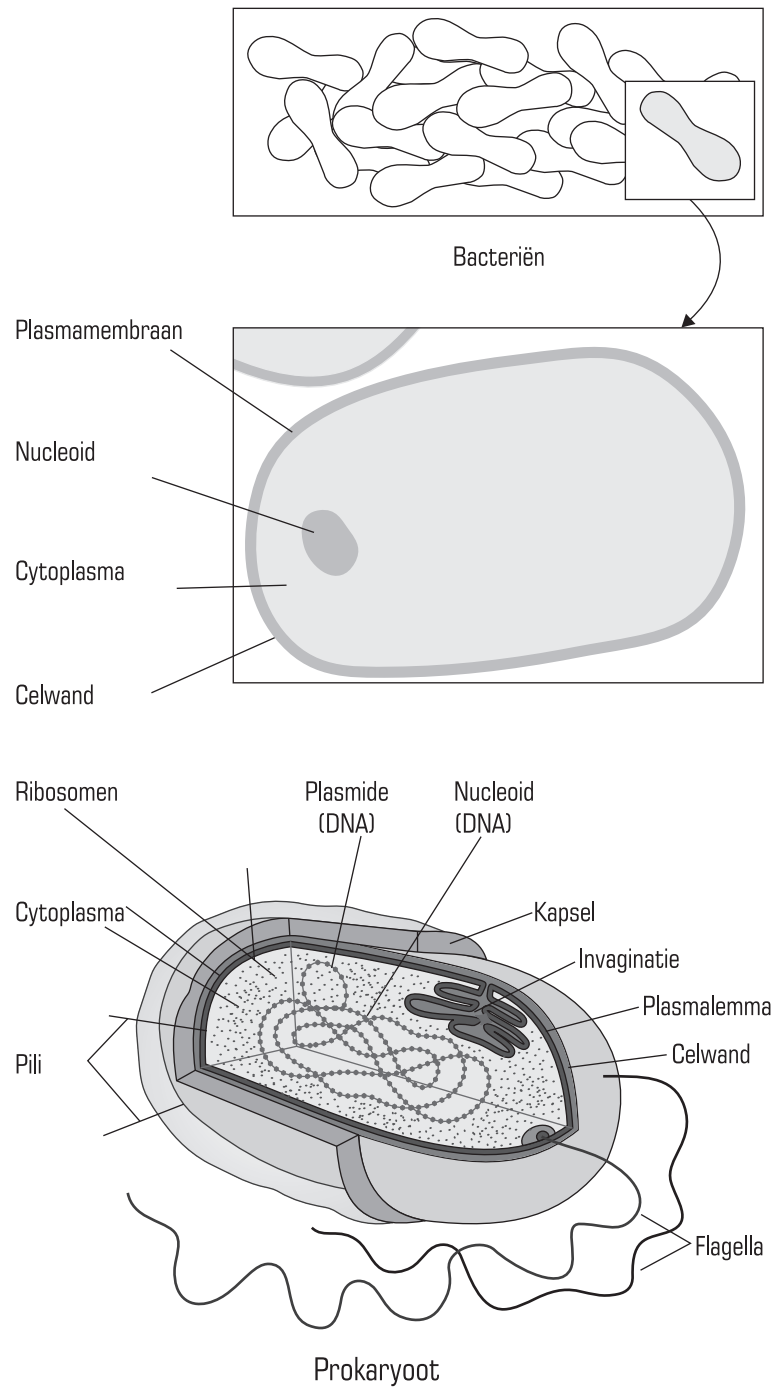
Gezien de enorme diversiteit van levensvormen moeten we een minimale systematische situering of groepering van organismen op basis van gemeenschappelijke kenmerken naar voren schuiven (Illustraties 5-6). Hoewel de fylogenetische levensboom, gebaseerd op al onze huidige moleculair



6

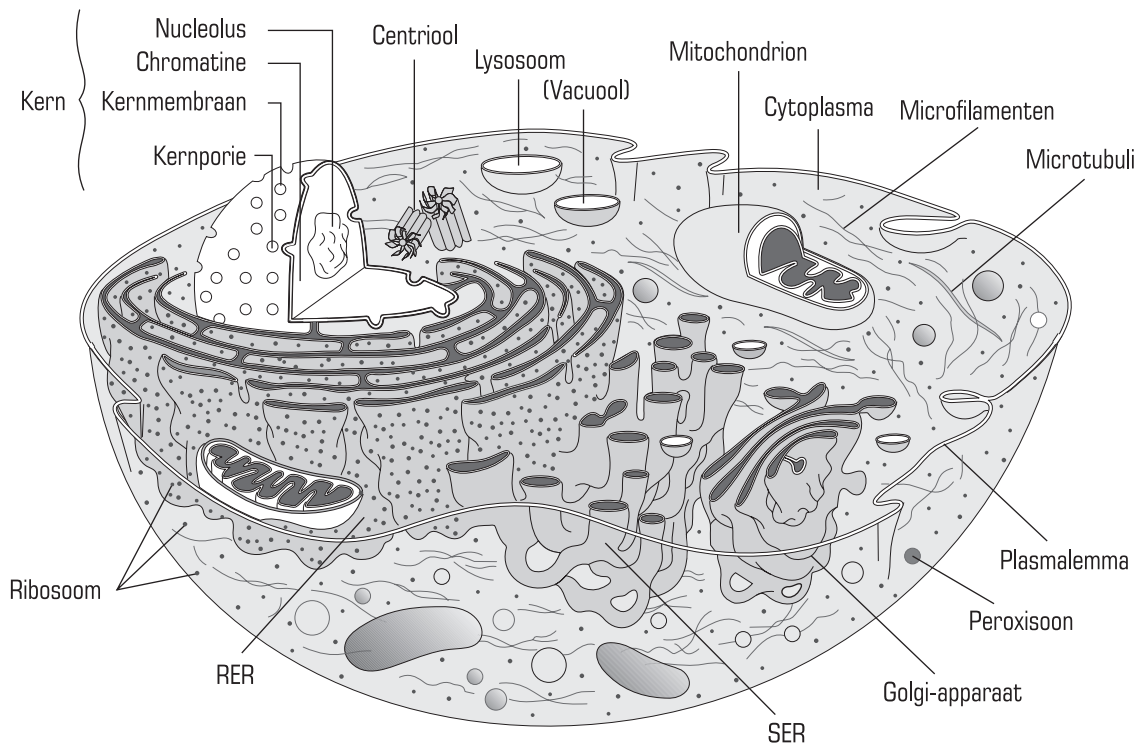
Illustratie van de soortenrijkdom binnen het Regnum Animalia. De getallen, na vermenigvuldiging met 10^3 , geven een benaderend aantal van de beschreven soorten. Men veronderstelt dat het aantal nog nooit beschreven soorten deze aantallen ruim overtreft.

genetische kennis, veel informatiever en correcter is, houden wij het eenvoudig bij het vijf-regna-systeem van Whittaker (Illustratie 5). Twee eerder vermelde grote groepen worden onderscheiden: de **Prokaryota** met Archaeobacteria, Eubacteria (Illustratie 7) en fotosynthetiserende Cyanobacteria staan tegenover de vier andere regna met alle een eukaryote cel als basis: naast de autotrofe **Plantae** en de heterotrofe **Animalia** (Illustratie 8) zijn er nog de hyphae-vormende **Fungi** bestaande uit schimmels en de eencellige gisten (Illustratie 9). Naast deze groepen blijft er nog een scala van organismen die niet echt passen bij de bovenvermelde regna en daarom samengezet worden in een apart regnum, de **Protoctista**: zij herbergen de eencellige algen, de Protozoa (Illustratie 11), de meercellige wieren en ook de waterschimmels en slijmzwammen.

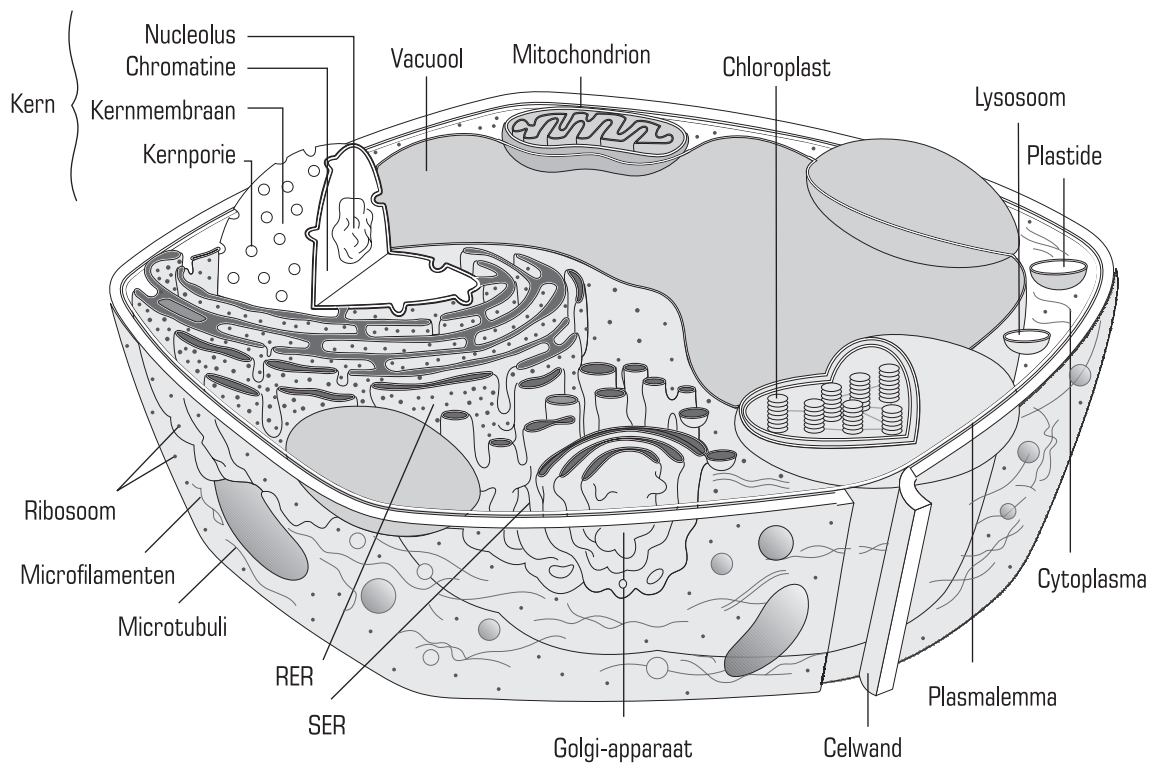


7

Algemene organisatie van een bacterie als voorbeeld van het prokaryote celttype.

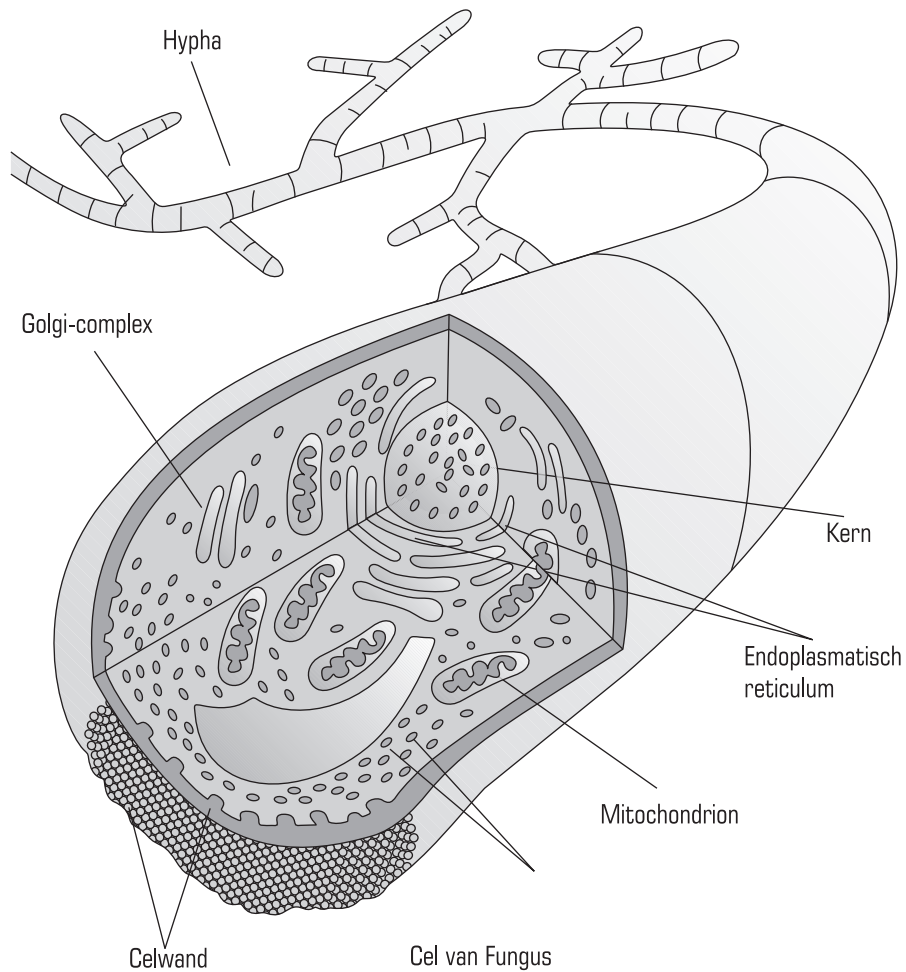


Dierlijke cel



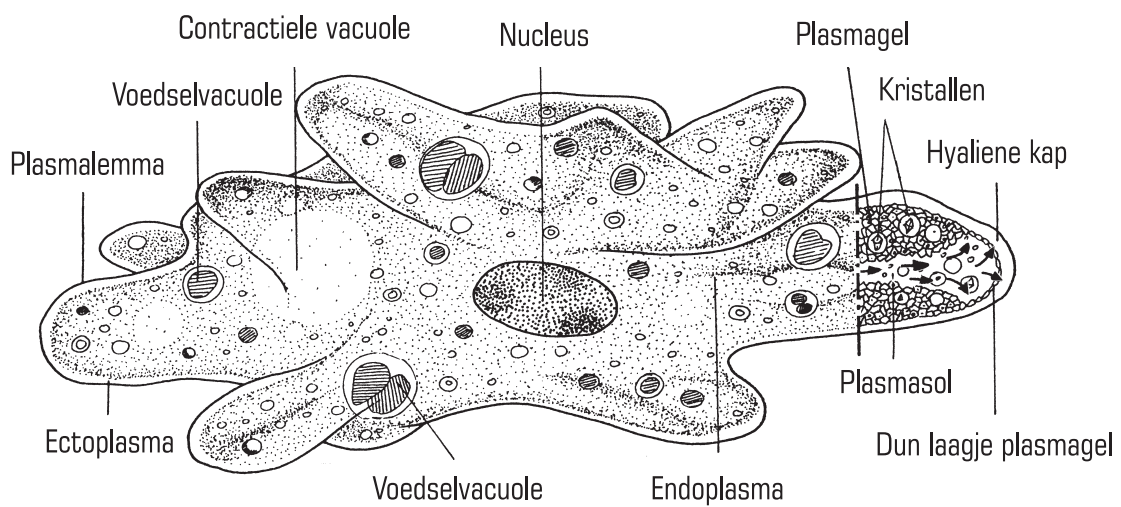
Plantencel

8 Eukaryote celorganisatie bij dier- en plantencellen. Noteer de wezenlijke verschillen op het niveau van celbegrenzing, aan- of afwezigheid van chloroplasten en van het belang van de vacuole(s).



9

Algemene organisatie van een Fungus met duidelijke illustratie van de opbouw van hyphae op basis van het eukaryote celtipe. Zowel monokaryon- als dikaryonsituaties in combinatie met hetzij afgezonderde celcompartimenten, hetzij een syncytiale organisatie zijn mogelijk.



10

Schematische voorstelling van een amoebe als vertegenwoordiger van de Protocista die eveneens als Eukaryota bestempeld dienen te worden.

[Dit boek is online te koop \(klik hier\)](#)



In **Vergelijkende biologie voor de medische en biomedische wetenschappen** wordt, vertrekkende van de cel als structurele en functionele eenheid van leven, de biologische opbouw van de mens in evolutieve context beschreven.

In dit handboek wordt in elf hoofdstukken het ontstaan, het functioneren en de evolutie van dierlijk leven uitgelegd, voornamelijk aan de hand van de fylogenetische stamboom die de verschillende ontwikkelingsstadia van dieren aangeeft. Die fylogenetische stamboom wordt verder uitgewerkt als 'virtueel museum' op de bijhorende website.

Dit handboek is bedoeld voor de medische en biomedische opleidingen aan hogescholen en universiteiten, die een inleidend college 'Vergelijkende biologie' aanbieden.

Roger Huybrechts is gewoon hoogleraar in de biologie aan de Katholieke Universiteit Leuven.

