

DE WETENSCHAP VAN HET LEVEN
OVER EENHEID IN BIOLOGISCHE DIVERSITEIT

De wetenschap van het leven

Over eenheid in biologische diversiteit

Bert De Groef en Peter Roels

Acco Leuven / Den Haag

De auteurs danken voor hun medewerking: Lutgarde Arckens, Johan Billen, Paul Busselen, Steven Dessen, Steven Haenen, Roger Huybrechts, Tom Janssen, Lieve Moons, Ignace Nerinckx, Erik Smets, Robby Stoks, Gert Van den Bergh, Jozef Vanden Broeck, Patrick Van Dijck, André Van Laere, Kaat Vercammen, Peter Verleyen en Filip Volckaert.

Met dank aan het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen en de Nationale Plantentuin.

Eerste druk: 2009

Tweede, herziene editie: 2011

Derde druk: 2012

Gepubliceerd door

Uitgeverij Acco, Blijde Inkomststraat 22, 3000 Leuven (België)

E-mail: uitgeverij@acco.be – Website: www.uitgeverijacco.be

Voor Nederland:

– *Uitlevering:* Centraal Boekhuis bv, Culemborg

– *Correspondentie:* Acco Nederland, Westvlietweg 67 F, 2495 AA Den Haag

Omslagontwerp: www.frisco-ontwerpbureau.be

Tekeningen: Sylvia Grommen

De uitgever heeft ernaar gestreefd de auteursrechten te regelen volgens de wettelijke bepalingen. Degenen die desondanks menen zekere rechten te kunnen doen gelden, kunnen zich vooralsnog tot de uitgever wenden.

© 2011 by Acco (Academische Coöperatieve Vennootschap cvba), Leuven (België)

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

No part of this book may be reproduced in any form, by mimeograph, film or any other means without permission in writing from the publisher.

INHOUD

Proloog	11
Inleiding	13
HOOFDSTUK 1	
Ontstaan van het leven	21
1.1 Een teken van leven	21
1.1.1 Chemische evolutie	21
1.1.2 Compartimentalisering: het ontstaan van de protocel	24
1.1.3 Reproductie	27
1.2 De prokaryote cel	28
1.3 De eukaryote cel	29
HOOFDSTUK 2	
Levensenergie	33
2.1 Het celmetabolisme	33
2.2 Glycolyse en fermentatie, oeroude metabole processen	35
2.3 De elektronentransportketen, een innovatie van formaat	37
2.4 Fotosynthese	39
2.5 Celademhaling	43
2.6 Chemosynthese	46
2.7 Metabolisme en biosfeer	48

HOOFDSTUK 3

Genexpressie	49
3.1 DNA als erfelijk materiaal	49
3.2 Van gen tot proteïne tot kenmerk	52
3.2.1 Transcriptie	53
3.2.2 Translatie en de genetische code	54
3.2.3 Sortering en posttranslationale modificatie van proteïnen	57
3.3 Regulatie van de genexpressie	59
3.3.1 Transcriptionele genregulatie	59
3.3.2 Posttranscriptionele genregulatie	61
3.3.3 Genoom versus proteoom	63
3.4 RNA, manusje-van-alles	65

HOOFDSTUK 4

Multicellulariteit	67
4.1 Celdeling en celgroei	67
4.1.1 De mitose	67
4.1.2 Mitose en ongeslachtelijke voortplanting	69
4.1.3 Mitose en multicellulariteit	69
4.2 Celdifferentiatie	70
4.2.1 Differentiële genexpressie	70
4.2.2 Stamcellen	72
4.3 Morfogenese	73
4.3.1 Morfogenese bij dieren	74
4.3.2 De open ontwikkeling bij planten	76
4.3.3 Cytoplasmatische determinanten en cel-celsignalen	78
4.3.4 Celdood	80
4.4 Het voordeel van multicellulariteit	81

HOOFDSTUK 5

Overleven	83
5.1 De behoeften van het leven	83

5.2	De uitdagingen van het milieu	85
5.2.1	Adaptatie	87
5.2.2	Acclimatisatie	87
5.3	Regelmechanismen en de reactie op stimuli	93
5.3.1	Hormonen en het zenuwstelsel	94
5.3.2	Een voorbeeld van een homeostase: de controle van het zuurstofgehalte bij de mens	95

HOOFDSTUK 6

Voortplanting en erfelijkheid 99

6.1	Meiose en geslachtelijke voortplanting	99
6.2	De overerving van kenmerken: basisprincipes van erfelijkheid	103
6.3	Complexere overervingspatronen	109
6.3.1	Fenotypische variatie en de invloed van het milieu	109
6.3.2	Gekoppelde genen	110
6.3.3	Extranucleaire overerving	111
6.3.4	Epigenetische effecten	112
6.4	Genetische diversiteit	113

HOOFDSTUK 7

Biologische evolutie 115

Luc De Meester en Tom Wenseleers

7.1	Darwin en de evolutietheorie	115
7.2	Observeerbare evolutie	117
7.3	Evolutiemechanismen	123
7.3.1	Immigratie	124
7.3.2	Genetische drift	124
7.3.3	Selectie	124
7.4	Het behoud van genetische diversiteit	130
7.5	Grenzen aan adaptatie	134
7.6	Macro-evolutie en soortvorming	136

HOOFDSTUK 8

Biodiversiteit 141

- 8.1 De ontzaglijke diversiteit van het leven op Aarde 141
- 8.2 Systematiek: orde scheppen in de diversiteit 146
- 8.3 De drie domeinen van het leven 149
 - 8.3.1 Bacteria 151
 - 8.3.2 Archaea 151
 - 8.3.3 Eukarya 152

HOOFDSTUK 9

Interacties 155

Olivier Honnay en Luc De Meester

- 9.1 Interacties tussen individuen van dezelfde soort 156
- 9.2 Interacties tussen individuen van verschillende soorten 160
 - 9.2.1 Interspecifieke competitie 160
 - 9.2.2 Commensalisme en mutualisme 161
 - 9.2.3 Predatie 163
 - 9.2.4 Parasitisme 167
- 9.3 Producenten en consumenten 170
- 9.4 Recyclage van elementen in het ecosysteem 172
- 9.5 De complexiteit van ecosystemen 174

HOOFDSTUK 10

De mens 177

Peter Roels, Tom Wenseleers en Bert De Groef

- 10.1 De mens en zijn nauwste verwanten 177
- 10.2 Mijlpalen in de evolutie van de mensachtigen 181
- 10.3 Out of Africa 189
- 10.4 Menselijk gedrag vanuit evolutionair oogpunt bekeken 192
- 10.5 Is de mens uniek? 195

HOOFDSTUK 11

De biotechnologische (r)evolutie 197

Filip Rolland

11.1	Biotechnologie, al 10.000 jaar	197
11.2	Klonen	198
11.3	Gentechnologie	200
11.3.1	Moleculair klonen	201
11.3.2	Polymerasekettingreactie (polymerase chain reaction of PCR)	203
11.3.3	DNA-sequentiebepaling	205
11.3.4	Genetisch gemodificeerde organismen	208
11.4	Toepassingen van de biotechnologie	209
11.5	Klassieke veredeling versus gentechnologie	212
11.6	Alleen maar positief nieuws?	213

HOOFDSTUK 12

Mens en milieu 215

Luc De Meester, Joachim Mergeay en Olivier Honnay

12.1	Ecosysteemdiensten	216
12.2	De biodiversiteitscrisis	217
12.3	Maakt biodiversiteit een verschil?	218
12.4	Alternatieve evenwichten en catastrofale verschuivingen	220
12.5	Antropogene stress op ecosystemen	221
12.5.1	Habitatverlies en -versnippering	222
12.5.2	Milieuvervuiling	223
12.5.3	Overexploitatie	226
12.5.4	Exoten	227
12.5.5	Klimaatverandering	231

Epiloog 233

APPENDIX A

Iets over thermodynamica	235
--------------------------	-----

APPENDIX B	
Iets over atomen en moleculen	237
APPENDIX C	
Iets over katalyse en enzymen	239
Noten	241
Bibliografie	245
Over de auteurs	249
Index	251

PROLOOG



Op de oever van het Huronmeer in het Awenda National Park te Canada schiet een zijdeplantje op tussen de keien. Een mannelijke monarchvlinder heeft het weten te vinden. Het plantje is voor zijn voortplanting sterk aangewezen op deze vlinders of andere insecten, die zorgen voor de bestuiving. Terwijl de bezoekers zich voeden met de nectar uit de bloemen, dragen ze stuifmeelkorrels over van de ene zijdeplant op de andere. Met beweeglijke insecten als koerier slagen heel wat planten erin de soms grote afstand tussen aparte individuen te overbruggen en elkaar te bevruchten, waarna ze zaden kunnen ontwikkelen en zich voortplan-

ten. Omgekeerd is deze vlinder sterk afhankelijk van het zijdeplantje, omdat het de enige plantensoort is die hij voor zijn voortplanting benut. En hij is er van ver voor gekomen. De monarchvlinders die in de lente voorkomen in Canada, overwinterden in Mexico, meer dan 3000 kilometer naar het zuiden. Dat is de langst gekende afstand waarover insecten migreren. De twee zwarte vlekjes op de achtervleugels van het mannetje produceren geurstoffen die door wijfjes in de omgeving opgepikt worden. Wanneer het mannetje erin slaagt een wijfje te lokken met zijn verleidelijke parfum, komt het allicht tot een paring en zal het wijfje haar bevruchte eitjes afleggen op het zijdeplantje. De vlinders zijn zo kieskeurig omdat zijdeplanten de enige voedselbron voor hun rupsen zijn. Zijdeplantjes produceren gifstoffen waarmee ze planteneters

afweren, maar de rups van de monarchvlinder is er immuun voor. Ze slaat het gif zelfs op in haar lichaam en went het aan in haar voordeel. Eens volgroeid, beschermt het gif de vlinders immers tegen roofvijanden. De vlinders zijn wel zo ‘eerlijk’ om hun toxiciteit aan te kondigen met hun felle oranje-zwarte kleurenpatroon. Een vogel die ooit een monarchvlinder gegeten heeft, wordt daar zo misselijk van dat hij het niet zo snel nog eens zal proberen een gelijkaardige opvallende vlinder te eten! Slimme vogels hebben intussen echter geleerd dat het gif van de vlinder in het achterlijf en de vleugels zit en eten dan ook enkel de niet-giftige delen op. Andere vogels hebben dan weer ontdekt dat niet alle monarchvlinders even giftig zijn. Afhankelijk van de hoeveelheid gif in het zijdeplantje waarop de rups opgroeide, zijn er vlinders met meer of minder gif in hun lichaam. Door snel even te proeven kunnen de vogels er de minst giftige individuen uitpikken. Nog andere vogels zijn immuun geworden voor het gif en kunnen de vlinders zonder problemen opeten. Vlinders die in het begin van de zomer geboren worden, leven ongeveer twee maanden (als ze aan vogels en andere gevaren weten te ontsnappen, uiteraard) en brengen nieuwe generaties voort. De laatste generatie van de zomer is een soort van niet-reproductieve fase die meer dan zeven maanden kan overleven. Het zijn deze dieren die aan het einde van oktober naar het zuiden migreren om er te overwinteren, het voorjaar erop terug naar het noorden trekken en zich dan pas voortplanten. Hoe de vlinders – met verschillende generaties ertussen – erin slagen om elk jaar opnieuw dezelfde overwinteringsplaats terug te vinden, is nog grotendeels een mysterie. De migratieroutes blijken genetisch geprogrammeerd te zijn en worden bepaald door een combinatie van het dag-nachtritme en de plaats van de zon aan de hemel.

INLEIDING

“Nothing in biology makes sense, except in the light of evolution”

Theodosius Dobzhansky, Amerikaans-Oekraïense geneticus en evolutiebioloog (1900-1975)

1. In vogelvlucht van biosfeer tot biomolecule

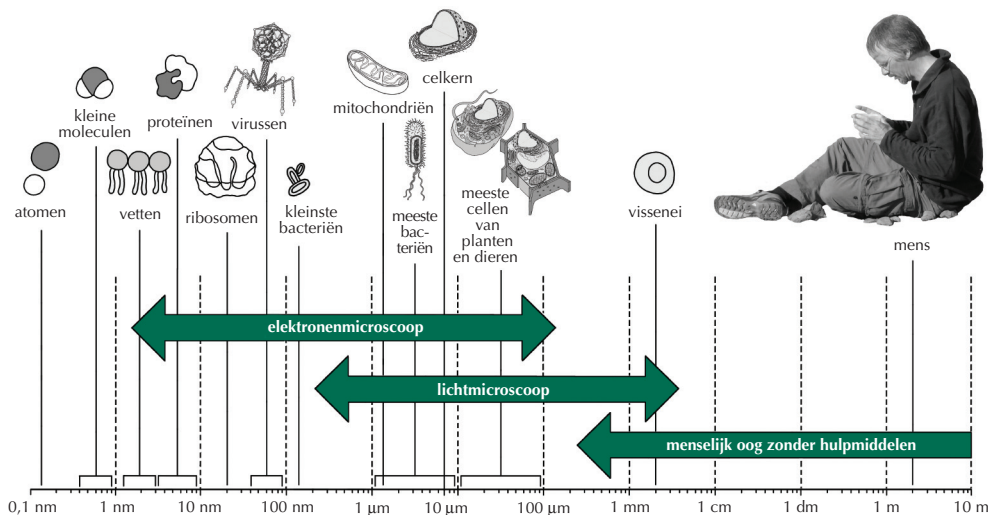
Al zullen er weinig lezers bij stilgestaan hebben, in het verhaal van de proloog komt iets hoogst eigenaardigs voor: *leven*. Voor zover we weten, is onze Aarde de enige planeet in het onmetelijke universum waarop leven bestaat. Toen wetenschappers begonnen in te zien hoe vergaand de effecten van het leven op Aarde zijn, werd de term **biosfeer** (Gr. *bios*: leven) ingevoerd, naar analogie van de andere ‘sferen’ van onze planeet: atmosfeer, hydrosfeer en geosfeer. Onder de biosfeer verstaat men al het leven op Aarde en de locaties waar het voorkomt, van de atmosfeer tot op een hoogte van meerdere kilometers, over het land (wel drie kilometer onder de grond), tot rivieren, meren en de diepte van de oceanen. De biosfeer is dus niet duidelijk afgelijnd, maar met variërende densiteit verdeeld over de andere sferen. Al vanuit de ruimte is zichtbaar dat de Aarde een levende planeet is: grote delen van het land zijn groen gekleurd door de aanwezigheid van planten. In zijn boek *Worms* (1881), dat overigens in die tijd veel vlotter over de toonbank ging dan zijn bekendste boek *On the Origin of Species* over de evolutietheorie, berekende Charles Darwin dat er in 1 acre ($\pm 4047 \text{ m}^2$) Britse bodem zo’n 53.767 regenwormen moesten leven. In die tijd was nog niet geweten dat er in eenzelfde oppervlakte humusrijke bodem ook 4 à 8 miljard rondwormen leven, om nog maar van de aantallen bacteriën en schimmels te zwijgen. Ook een deel van de atmosfeer en het merendeel van de hydrosfeer (oceanen, meren en rivieren) bevatten leven. Denk maar aan de grote troepen migrerende vogels in de lucht of het kleurrijke, uitbundige leven in tropische koraalriffen. De actieve biosfeer beïnvloedt de andere sferen van het systeem Aarde grondig. De minerale samenstelling van de bodem wordt deels bepaald door de levensvormen die erin voorkomen, niet in het minst door de bovenvermelde bacteriën en regenwormen. De zuurstof in de atmosfeer wordt geproduceerd door planten en wieren. Bacteriën die de atmosfeer in worden geblazen door de wind, doen in de wolken dienst als substraat voor ijsvorming en zijn op die manier een sterk miskende factor in het proces van neerslagvorming.

De biologie bestudeert het leven op alle organisatieniveaus, gaande van globale processen die de gehele biosfeer beïnvloeden, tot moleculen en structuren die enkel te zien zijn met behulp van de elektronenmicroscop (fig. 0.1). De biosfeer, het hoogste organisatieniveau, is de verzameling van alle ecosystemen op Aarde. Een **ecosysteem** is het geheel van alle soorten die voorkomen in een bepaalde omgeving, met inbegrip van de abiotische omgevingscomponenten waarmee deze soorten interageren, zoals de bodem, het water, de atmosferische gassen en het beschikbare licht. Een vijver met al zijn bewoners is een voorbeeld van zo'n ecosysteem. Vrijwel alle bekende ecosystemen op Aarde worden aangedreven door zonne-energie. Wieren en planten zijn in staat het zonlicht rechtstreeks als energiebron te benutten dankzij fotosynthese. Hierbij maken ze met eenvoudige stoffen uit hun omgeving complexe organische bestanddelen aan. De meeste andere levensvormen zijn op hun beurt direct of indirect afhankelijk van het geproduceerde organische materiaal dat ze via hun voeding opnemen. Op deze manier gebruiken zij dus onrechtstreeks ook de zon als energiebron. De elementen waaruit de levende wezens zijn opgebouwd, worden in het ecosysteem voortdurend gerecycleerd. Afgestorven organisch materiaal wordt afgebroken door onder meer bacteriën en schimmels, waarna de bestanddelen ervan terug vrijkomen in het milieu en als bouwmaterialen voor nieuw leven dienstdoen. Een ecosysteem wordt bevolkt door verschillende soorten. Individuen die behoren tot dezelfde soort kunnen onderling voortplanten. Elke soort bestaat uit één of meerdere **populaties**, wat lokale groepen zijn die afgebakend kunnen worden binnen de soort. In Europa treffen we bijvoorbeeld verschillende populaties beuken en populaties pimpelmezen aan. De individuen waaruit de populaties bestaan, worden **organismen** genoemd (een enkele beuk, pimpelmees of bodembacterie).

De meer complexe organismen zijn opgebouwd uit verschillende **organen** (zoals hart, darm, hersenen, of blad, stengel, wortel) en elk orgaan bestaat dan weer uit verschillende **weefsels**. Zo bevat de dunne darm onder meer spierweefsel, dekweefsel en bindweefsel. Terwijl organen in veel gevallen nog met het blote oog zichtbaar zijn, moeten we gebruikmaken van de microscoop om weefsels te bestuderen. Wie een weefsel met de microscoop bekijkt, merkt meteen de cellulaire opbouw op: een weefsel is een verzameling van gelijkaardige **cellen** met eenzelfde functie. Cellen zijn in wezen kleine, met een waterige oplossing gevulde zakjes. Chemisch is een cel nog het best te vergelijken met een minuscuul fabriekje waarbij met behulp van de nodige energie voortdurend tal van chemische omzettingen plaatsvinden in het zogenaamde celmetabolisme. De nodige grondstoffen hiervoor worden van buitenaf geïmporteerd en tal van afgewerkte producten worden geëxporteerd of gebruikt door de cel zelf om te groeien. De cel wordt terecht de 'structurele en functionele eenheid

van het leven' genoemd. Elke structuur en elk proces in een organisme vindt zijn oorsprong in cellen, zelfs als het gaat over immens ingewikkelde organen met een nog complexere werking, zoals de hersenen van de mens. Alle functies die onze hersenen uitvoeren – van het coördineren van onze lichaamsbewegingen tot ons bewustzijn en het ervaren van emoties – zijn het resultaat van de communicatie tussen de individuele zenuwcellen.

Ten slotte bestaan cellen uit chemische stoffen. We maken onderscheid tussen anorganische stoffen, zoals water en allerlei minerale zouten, en organische stoffen die het element koolstof als basis hebben en doorgaans ook complexer gebouwd zijn. Proteïnen of eiwitten zijn dé **biomoleculen** bij uitstek die het leven mogelijk maken. Een van de belangrijke functies van proteïnen in de cel is die van biokatalysator of enzym. Elk enzym versnelt specifiek een van de duizenden chemische reacties die letterlijk van levensbelang zijn voor een cel. Een andere belangrijke groep van biomoleculen zijn de nucleïnezuren, waartoe ook het DNA behoort. Het is in het DNA dat de blauwdruk voor de aanmaak van de proteïnen – en dus voor de structuur en werking van de cel – ligt opgeslagen. Elk 'DNA-informatiepakketje' dat de code bevat voor een (deel van een) proteïne, wordt een *gen* genoemd. Het DNA is dus niet alleen van belang om de cel te laten overleven, maar moet ook feilloos gekopieerd en doorgegeven worden bij elke celvermenigvuldiging: het DNA is het erfelijk materiaal.



FIGUUR 0.1. Vergelijking van de grootte van enkele chemische en biologische structuren. Merk op dat de waarden in de schaal telkens met een factor 10 toenemen.

Naarmate we opklimmen in de hiërarchie van de bovenvermelde biologische organisatieniveaus, duiken nieuwe kenmerken op die niet aanwezig zijn op een lager niveau. Dit is een belangrijk gegeven om het leven te begrijpen. Door de wijze waarop de componenten op een organisatieniveau georganiseerd zijn en met elkaar interageren, ontstaan eigenschappen die deze van de individuele componenten overstijgen. Men spreekt van *emergente* eigenschappen. Al zou men alle zenuwcellen van de hersenen in een schaalte kunnen laten groeien, ze zullen nooit de complexe functies kunnen uitvoeren waartoe onze hersenen in staat zijn. Het geheel is met andere woorden meer dan de som van de delen. Om te begrijpen hoe een systeem werkt, is het dan ook onvoldoende om enkel de verschillende componenten te karakteriseren. Men moet ook de talrijke interacties die tussen de componenten optreden, in kaart brengen. Dit is de uitdaging van de systeembioïogie. De resulterende inzichten zijn onder meer belangrijk om te bepalen hoe een bloeddrukverlagend geneesmiddel de werking van de andere organen in het lichaam zal beïnvloeden, of wat het effect zal zijn van een geleidelijk stijgende hoeveelheid koolstofdioxidegas (CO₂) op de biosfeer. Momenteel boekt de systeembioïogie een explosieve vooruitgang op het cellulaire en moleculaire niveau. Dit is mede mogelijk geworden dankzij de ontwikkeling van zeer snelle analyse- en dataverwerkingstechnieken (bio-informatica).

2. Evolutie als basis van eenheid in diversiteit

Zelfs iemand die niet vertrouwd is met de biologie, kan moeilijk naast de **diversiteit** van het leven op Aarde kijken. Er komen levensvormen voor die zo divers zijn als een mens en een bacterie, als een monarchvlinder en een zijdeplantje. Minder zichtbaar is dat de mens, de bacterie, de monarchvlinder en het zijdeplantje ook heel wat kenmerken gemeenschappelijk hebben. Naast de diversiteit van levensvormen enerzijds, is er anderzijds dus ook een verbazingwekkende **uniformiteit** over de levensvormen heen. Zo zijn alle organismen opgebouwd uit cellen, van de kleinste bacterie die uit één enkele cel bestaat, tot de grootste dieren en planten die er miljarden bevatten (hoofdstuk 1). Cellen onderhouden een **metabolisme** (hoofdstuk 2), gebruiken DNA als **erfelijk materiaal**, hanteren dezelfde mechanismen om de chemische boodschap in het DNA over te schrijven en te vertalen naar proteïnen en maken daarbij gebruik van een universele genetische code (hoofdstuk 3). Een stukje menselijk DNA kan dus net zo goed overgeschreven en vertaald worden in een plantencel. Op dit principe berust de genetische modificatie van organismen,

waarbij DNA van de ene soort ingebracht wordt in het DNA van een andere soort (hoofdstuk 11).

Doorgaans worden organismen gekenmerkt door **groei en ontwikkeling** (hoofdstuk 4). Denk maar aan ons eigen, complexe lichaam met miljarden cellen dat zich vormt uit een bevruchte eicel van slechts 0,1 mm groot. Tijdens het ontwikkelingsproces kunnen de cellen van meercellige organismen onderling sterk van elkaar gaan verschillen in functie en uitzicht. Ontwikkelingsprocessen zijn tot op zekere hoogte genetisch bepaald, maar ook de omgeving waarin het organisme leeft, speelt vaak een niet te verwaarlozen rol. Dit is zeker het geval voor planten, waar bijvoorbeeld de lichtintensiteit en de dominante richting waaruit het licht komt, de groei en vorm van de plant sterk zullen beïnvloeden. Omdat een organisme voor wat zijn **overleving** betreft, sterk afhankelijk is van het milieu (hoofdstuk 5), moet het in staat zijn om te reageren op veranderingen in de omgeving. Vele organismen beschikken hiertoe vaak over regelmechanismen die relatief stabiele inwendige condities bewerkstelligen. Eén van de meest spectaculaire voorbeelden is ongetwijfeld het beeld van tientallen mannelijke keizerspinguïns die samentroepen om maandenlang de ongere Antarticische winters met temperaturen tot -40°C en windsnelheden van 144 km/u te trotseren terwijl ze eieren uitbroeden. Zelfs bij een omgevingstemperatuur van -47°C slaagt een keizerspinguïn erin een lichaamstemperatuur tussen $37,6$ en 38°C te behouden! Overleving is belangrijk met het oog op reproductie. De continuïteit van het leven wordt verzekerd door de **voortplanting**, die kenmerkend is voor alle organismen. Omdat bij de voortplanting het erfelijke materiaal naar de volgende generatie wordt overgedragen, zullen de nakomelingen kenmerken van de ouder(s) vertonen (hoofdstuk 6). Dat voortplanting een belangrijk deel uitmaakt van de levenscyclus van elk levend wezen, is duidelijk. Paddenstoelen zijn de opvallende sporenvormende vruchtlichamen van draadvormige organismen die verder een grotendeels onopvallend, ondergronds bestaan leiden. De mooi gekleurde en lekker ruikende bloemen van een plant zijn in feite de voortplantingsorganen. Deze zijn er dus niet om de mens te bekoren, maar lokken bestuivers, die een essentiële schakel zijn in het voortplantingssucces van de plant. Smaken verschillen: sommige bloemen, zoals die van aronskelken, gebruiken vleesvliegen als bestuivers en verspreiden dan ook de geur van rottend vlees om hun bestuivers te lokken. Bepaalde orchideeën geven een geur vrij die lijkt op de geurstoffen die vrouwelijke wespen produceren. Daarmee trekken ze op seks beluste mannelijke wespen aan, die schaamteloos door de orchidee bedrogen en gebruikt worden. Wanneer de mannelijke wespen trachten te paren met de bloemstructuur die lijkt op een vrouwtje van hun eigen soort, zorgen ze voor de bestuiving van de orchidee. Dit voorbeeld illustreert dat ook bij dieren de natuurlijke drang naar voortplanting groot

is. Volgens de theorie van de egoïstische genen, gepopulariseerd door bioloog Richard Dawkins, zijn succesvolle genen diegene die zoveel mogelijk kopieën van zichzelf naar een volgende generatie doorgeven. In deze visie is ons lichaam niet meer dan een vehikel dat de genen daarbij gebruiken.

De dualiteit van het leven – eenheid en diversiteit – kan verklaard worden vanuit de **biologische evolutie**, of zoals Darwin het treffend verwoordde, “afstamming met verandering” (*descent with modification*). Elke soort stamt af van een vroegere soort en uiteindelijk is al het leven op Aarde te herleiden tot één oersoort. De moderne cel is een afstammeling van een oercel die zo’n 3,8 miljard jaar geleden in de oceanen van de relatief jonge Aarde ontstond. De gemeenschappelijke afstamming van eenzelfde vooroudercel verklaart de gelijkenissen (eenheid) tussen soorten. Anderzijds treden er tijdens de evolutie veranderingen op, die uiteindelijk het ontstaan geven aan de diversiteit van het leven. Populaties veranderen in de loop van de tijd. Deze evolutie kan resulteren in adaptatie, het ontwikkelen van kenmerken die het overlevings- en voortplantingssucces van individuen in hun specifieke omgeving bevorderen (hoofdstuk 7). Het vertrekpunt voor deze veranderingen is de aanwezigheid van genetische variatie binnen de populatie. De verschillende verschijningsvormen van een bepaald gen, allelen genoemd, worden bij de voortplanting in de populatie verspreid. Niet alle allelen doen het even goed. Allelen die een individu beter wapenen voor de overlevingsstrijd waarin elk organisme verwickeld is, blijven behouden en verspreiden zich onder de nakomelingen. Allelen die hun drager minder goed aangepast maken aan de omgeving, verdwijnen. Een dergelijke natuurlijke selectie, in combinatie met toevalseffecten, is de drijfveer achter de biologische evolutie. Door natuurlijke selectie van geschikte erfelijke kenmerken geraken organismen in de loop van de evolutie aangepast aan de omgeving waarin ze leven. Wanneer populaties van een soort geïsoleerd van elkaar in verschillende milieucondities leven, kunnen ze in de loop van de tijd onderling verschillen opstapelen en uiteindelijk verschillende soorten worden. Op die manier liggen evolutieprocessen aan de basis van de **biodiversiteit** op onze planeet. De huidige 5 à 30 miljoen soorten organismen zijn allemaal onder te brengen in een van de volgende drie grote domeinen: Bacteria, Archaea of Eukarya (hoofdstuk 8). Regelmatig worden nog nieuwe soorten organismen ontdekt. Het gaat hierbij zeker niet alleen om microscopische levensvormen die gesofisticeerde detectiemethoden vereisen. Een briljantgroene boomkikker met grote zwarte ogen, verschillende springspinnen en een gestreepte gekko zijn maar enkele van de 50 nieuwe diersoorten die in 2009 ontdekt werden in een afgelegen berggebied in Papoea-Nieuw-Guinea. In 1994 werd in Australië, in het Wollemi National Park, een nieuwe naaldbomensoort van

40 meter hoog ontdekt. Deze boom, *Wollemia nobilis*, is de enige nog resterende soort van het geslacht *Wollemia*, dat 91 miljoen jaar geleden al ontstond. Deze soort wordt dan ook terecht een levend fossiel genoemd. Diversiteit heeft niet alleen betrekking op genetische variatie en het aantal verschillende soorten, maar ook op hogere organisatieniveaus (gemeenschappen, ecosystemen, biosfeer) die ontstaan wanneer al die soorten met elkaar en met hun omgeving in **interactie** treden (hoofdstuk 9). Zoals eerder vermeld, resulteren deze interacties in emergente eigenschappen die een hoger niveau van diversiteit creëren. Van complexe voedselwebben tot recyclagecycli van nutriënten, alle ontstaan ze ten gevolge van de verwevenheid van organismen.

Sinds kort is één soort onze planeet gaan domineren: de **mens**. Als we de geologische geschiedenis van onze Aarde zouden samenvatten in één jaar, zou bij dageraad op 31 december nog steeds geen spoor van de mens te bekennen zijn. Pas rond de middag zouden de eerste hominiden of mensachtigen ergens in Afrika een beetje onhandig rechtop beginnen te lopen. Zo'n uur voor het jaareinde verschijnt de neanderthaler en rond 23.30 uur schildert de moderne cromagnonmens zijn bekende rotsschilderingen in de grotten van Lascaux in Frankrijk. Rond 5 voor 12 (!) start de menselijke beschaving. Als bijzondere prismaat ontwikkelden wij, mensen, een unieke combinatie van kenmerken. Ons meest karakteristieke kenmerk is wellicht onze sterk ontwikkelde cultuur. Culturele evolutie verloopt veel sneller dan biologische evolutie (hoofdstuk 10). Dankzij de culturele ontwikkelingen zijn we ook in staat onze omgeving tot op zekere hoogte te controleren en te manipuleren. Dit uit zich bijvoorbeeld in de revolutionaire ontwikkelingen in de **biotechnologie** (hoofdstuk 11), maar jammer genoeg ook in onze verwoestende invloed op het **milieu** (hoofdstuk 12).

3. Over dit boek

Dit boek biedt informatie aan in lagen. De hoofdtekst is op zichzelf te lezen. We starten ons verhaal op het ogenblik dat het laagste biologische organisatieniveau, dat van de moleculen en cellen, ontstond in de geschiedenis van de Aarde en bouwen in de daaropvolgende hoofdstukken de biologische complexiteit geleidelijk op. Tegelijkertijd richten we in de eerste hoofdstukken van het boek (1 t.e.m. 7) onze aandacht op universele fenomenen (uniformiteit) onder organismen, terwijl we in een tweede deel (hoofdstukken 6 t.e.m. 9) dieper ingaan op de diversiteit van het

leven en de processen die daarvoor verantwoordelijk zijn. In een laatste deel (hoofdstukken 10 t.e.m. 12) zetten we de mens en zijn interactie met de natuur centraal. Lezers die zich graag wat meer verdiepen, vinden extra informatie in eindnoten en boxen. In de boxen worden onderwerpen uit de hoofdtekst verder toegelicht of thema's behandeld die aansluiten bij de hoofdtekst, maar die niet essentieel zijn om de rode draad van het boek te volgen. Om dit boek te begrijpen, hoef je overigens geen bioloog te zijn of een andere wetenschappelijke opleiding te hebben genoten. We richten ons tot iedereen met een stevige interesse in de biologische wetenschap. Met dit boek willen we de aandacht vestigen op de fascinerende complexiteit en schijnbare perfectie van het leven, en hoe de biologie deze fenomenen tracht te begrijpen.

De auteurs zijn verheugd de eerste druk van dit boek te kunnen publiceren in 2009, dat uitgeroepen is tot Darwinjaar. In 2009 was het precies 200 jaar geleden dat Darwin geboren werd en 150 jaar geleden dat hij zijn beroemde boek *On the origin of species* uitbracht. Zoals zal blijken, is de inhoud van ons boek, net zoals de hele hedendaagse biologie, doorspekt met de evolutiegedachte, waaruit het historisch belang van Darwins werk blijkt.

Met de code drt028 kun je je via www.uitgeverijacco.be/dewetenschapvanhetleven aanmelden op de website en de figuren in kleur downloaden. 

HOOFDSTUK 1

ONTSTAAN VAN HET LEVEN

“Om van een bacterie naar een mens te gaan is een kleinere stap dan om van een mengsel van aminozuren naar een bacterie te gaan.”
Lynn Margulis, Amerikaanse hoogleraar biologie (°1938)

Zo'n 13,7 miljard jaar geleden ontstond het heelal met de Big Bang. Ons zonnestelsel vormde zich ongeveer 4,6 miljard jaar geleden. Kort daarna kwam over een periode van 100-200 miljoen jaar de planeet Aarde tot stand uit de geleidelijke accumulatie van stof en brokstukken. In het begin kruiste de baan van de jonge Aarde nog heel wat kosmisch puin van het gevormde zonnestelsel. Bij de talrijke botsingen die hiervan het gevolg waren, kwam veel warmte vrij. De Aarde werd een hete, vloeibare bol. Pas toen onze planeet voldoende afgekoeld was, konden de eerste gesteenten gevormd worden, gevolgd door oceanen die vermoedelijk dateren van 4,4 miljard jaar geleden. Precies daar, in de oceanen, zou het leven ontstaan.

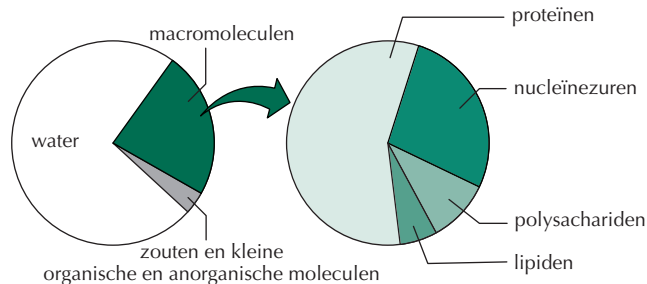
1.1 Een teken van leven

Hoewel directe evidentie van hoe het leven op Aarde ontstond, ontbreekt, kunnen we wel hypothesen formuleren die experimenteel te toetsen zijn. Sporen van leven zijn met zekerheid teruggevonden in gesteenten die 3,5 miljard jaar oud zijn. Isotopische metingen suggereren zelfs dat er al meer dan 3,8 miljard jaar geleden leven op onze planeet aanwezig was!

1.1.1 Chemische evolutie

Alle organismen die we kennen, zijn opgebouwd uit anorganische en organische bestanddelen (fig. 1.1). Tot de organische macromoleculen rekent men de polysachariden (zoals zetmeel), lipiden (vetten) en – veel belangrijker in ons verhaal – proteïnen (eiwitten) en nucleïnezuren (DNA en RNA). Zowel proteïnen als nucleïnezuren zijn ketens, polymeren genoemd, van enkelvoudige bouwstenen of

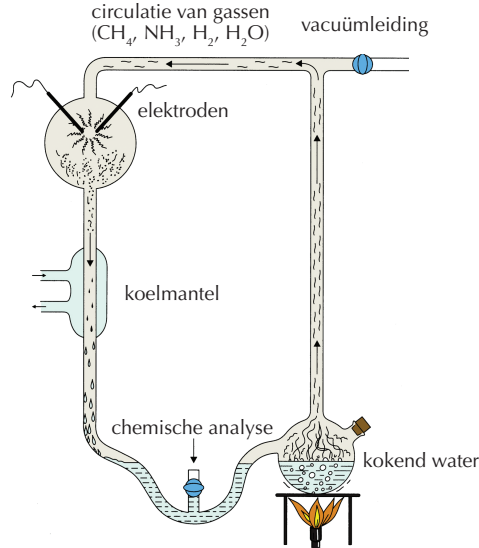
monomeren. Bij proteïnen zijn de monomeren aminozuren; bij nucleïnezuren gaat het om nucleotiden. Het verhaal van het leven zou begonnen zijn met de prebiotische synthese van dergelijke monomeren of onderdelen ervan. Hierover bestaan twee grote hypothesen.



FIGUUR 1.1. De chemische samenstelling van een veralgemeend organisme. Water is een belangrijke bouwstof van alle levende wezens.

Oersoep

In de eerste decennia van de twintigste eeuw al gingen de Schotse bioloog Haldane en de Russische biochemicus Oparin er onafhankelijk van elkaar van uit dat onder de condities die heersten op de primitieve Aarde, eenvoudige organische moleculen langs niet-biologische weg gevormd konden worden. Geïnspireerd door deze opvattingen, verrichtten Miller en Urey in 1953 baanbrekend onderzoek door aan te tonen dat eenvoudige organische moleculen inderdaad spontaan kunnen ontstaan uit de anorganische stoffen die in die tijd verondersteld werden aanwezig te zijn in de oeratmosfeer (fig. 1.2). Intussen zijn onze inzichten in de samenstelling van de primitieve atmosfeer enigszins gewijzigd. Momenteel neemt men aan dat de primitieve atmosfeer voornamelijk bestond uit koolstofdioxidegas (CO_2), stikstofgas (N_2), waterdamp (H_2O) en koolstofmonoxidegas (CO). Dat neemt niet weg dat recentere experimenten, gelijkaardig aan die van Miller en Urey, hebben aangetoond dat organische moleculen gevormd kunnen worden onder diverse omstandigheden, ook met een aangepast gasmengsel. Opvallend is dat de uv-straling van de zon, die zo schadelijk is voor het huidige leven, een bron van energie geweest kan zijn voor deze prebiotische synthesereacties.



FIGUUR 1.2. Het experiment van Miller en Urey (1953). In een gesloten systeem in het laboratorium werden de veronderstelde condities van de primitieve Aarde nagebootst. Een kolf met verwarmd water stelde de oerzee voor; een gasmengsel van waterstofgas (H_2), methaan (CH_4), ammoniakgas (NH_3) en waterdamp (H_2O) deed dienst als oeratmosfeer. Met behulp van elektroden werden elektrische ontladingen veroorzaakt om bliksems te simuleren. Vervolgens werd het gasmengsel afgekoeld en werd de resulterende condens opgevangen in de kolf. In een eerste experiment vonden de onderzoekers HCN en CH_2O , voorlopers van complexere organische moleculen. Deze stoffen vormden ook complexere moleculen, zoals het aminozuur glycine dat deel uitmaakt van proteïnen in levende wezens.

Met gelijkaardige experimenten werden in het laboratorium niet alleen aminozuren gesynthetiseerd, maar ook suikers en basen die deel uitmaken van de nucleotiden in nucleïnezuren. Het is dus niet onwaarschijnlijk dat op een bepaald moment in de Aardse geschiedenis de oceanen of delen ervan een soort van dunne bouillon van organische moleculen vormden, beter bekend als de oersoep. Alleen onder de toen heersende anaerobe (zuurstofarme), atmosferische condities kon deze oersoep blijven bestaan. In de huidige aerobe atmosfeer met 21% zuurstofgas (O_2) naast 78% N_2 is dit niet mogelijk, aangezien zuurstof de organische moleculen zou aantasten.¹ Dat de huidige monomeren de basiscomponenten vormen voor het leven, is dus niet toevallig, maar een gevolg van het feit dat dit de ingrediënten zijn die in het begin wellicht voorhanden waren. Hoewel de experimenten niet bewijzen dat de eerste organische moleculen daadwerkelijk zo gevormd zijn, tonen ze alleszins aan dat dit mogelijk was onder de veronderstelde omstandigheden.²

IJzer-zwavel-wereld

In 1988 schoof de Duitse chemist Wächtershäuser de hypothese naar voren dat de organische moleculen die aan de basis van het leven liggen, ontstaan zouden zijn rond diepzeewaterbronnen. Uit barsten in de aardkorst spuit hier heet water dat verzadigd is met koolstofmonoxide, sulfiden en zware metalen zoals ijzer. Door de zwarte kleur die het vrijkomende water heeft, worden deze hydrothermale bronnen ook wel *black smokers* genoemd. Hier zou organisch materiaal gevormd kunnen worden op het oppervlak van pyriet, een mineraal van ijzersulfide. Het idee dat dit de ‘wiegen van het leven’ kan zijn, is ingegeven door de ontdekking van een waaier van levensvormen rond deze black smokers (zie box 2.2). Problematisch voor de oersoeptheorie is het feit dat de vroege Aarde nog massaal gebombardeerd werd met brokstukken uit de ruimte. Leven dat zich ontwikkeld zou hebben aan de oppervlakte, zou daardoor al snel uitgeroeid worden, terwijl het dieper in de oceanen van deze impact bespaard zou blijven. Doordat bacteriële levensvormen ook in geisers of zelfs diep in de aardkorst zijn aangetroffen, is de lijst met mogelijke locaties voor het ontstaan van het leven de laatste decennia in lengte toegenomen.

Van monomeren tot polymeren

Men gaat er tegenwoordig van uit dat de eenvoudige organische monomeren van de prebiotische synthese de uitgangsstoffen vormden voor bijkomende chemische reacties, polymerisatiereacties, die resulteerden in complexere moleculen. Omdat geweten is dat polymerisatie in water chemisch moeilijk loopt, heeft men de aandacht gericht op specifieke vaste oppervlakken, zoals die van kleimineralen of het mineraal pyriet in de omgeving van de eerder vermelde diepzeewaterbronnen. Van kleimineralen bijvoorbeeld is geweten dat ze monomeren kunnen concentreren. Doordat de monomeren daarbij zo nauw in contact komen met elkaar, verlaagt de energie die nodig is om ze aan elkaar te koppelen ter vorming van polymeren. Metaalionen van ijzer en magnesium, die eveneens voorkomen in klei, kunnen bijkomende reactieversnellende (katalytische) activiteit hebben verleend. Uit experimenten waarbij men monomeren laat polymeriseren, blijkt dat dit proces niet zo willekeurig verloopt als men op het eerste gezicht zou denken. De samenstelling van dergelijke polymeren is meestal niet zomaar een directe afspiegeling van de verhouding van de monomeren in oplossing.

1.1.2 Compartimentalisering: het ontstaan van de protocel

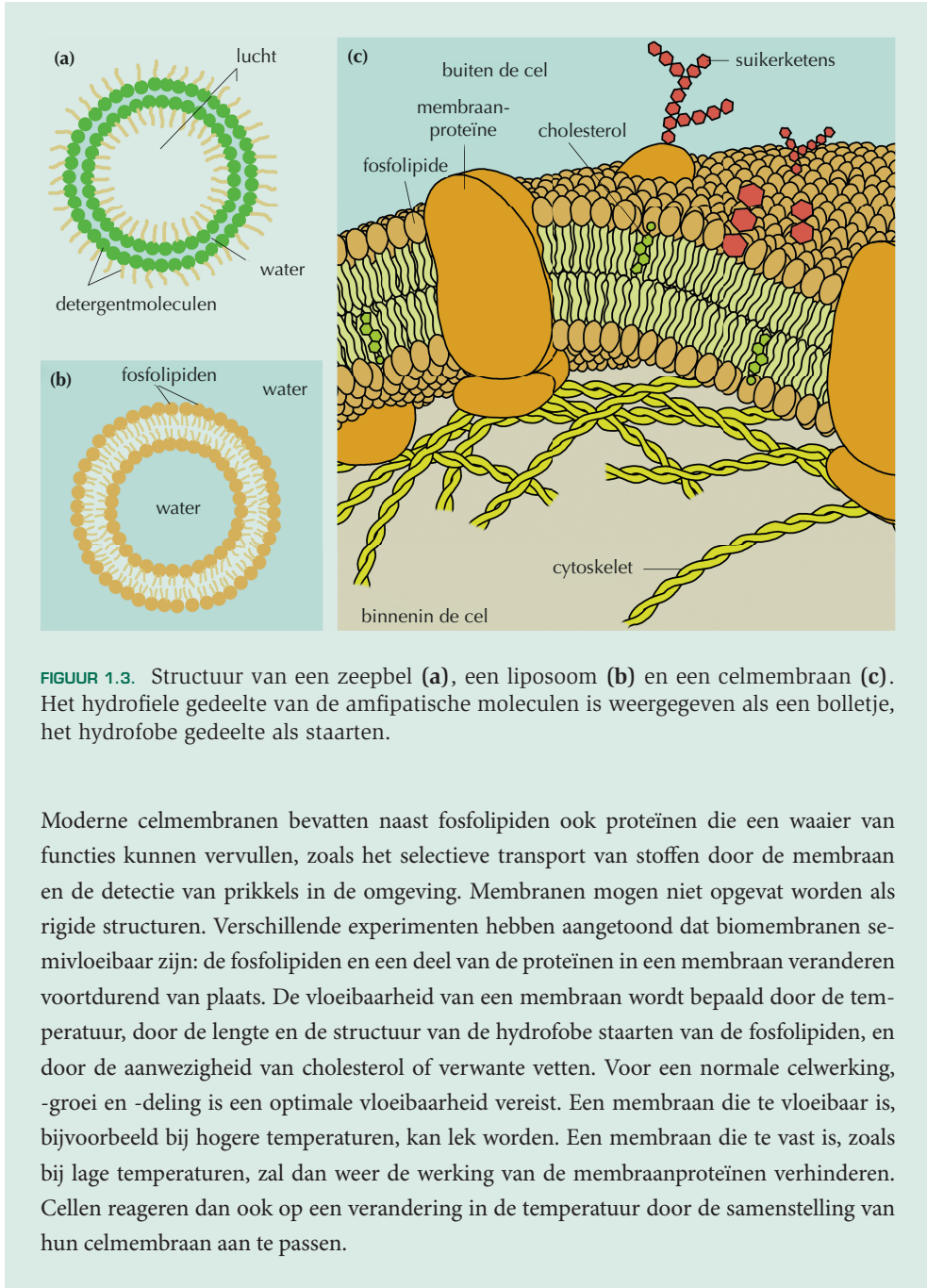
Door fysicochemische interacties tussen de gevormde polymeren konden deze zich onderling organiseren tot protocellen. Dit zijn kleine sferische structuren waarvan

de inhoud op een of andere wijze afgegrensd is van de buitenwereld. In de protocel konden organische moleculen geconcentreerd worden, waardoor de interacties tussen deze moleculen intenser werden. In de afgrenzing van de protocellen moeten openingen gezeten hebben waarlangs de uitwisseling van bepaalde stoffen met de omgeving mogelijk werd. Protocellen zijn de voorbode van de echte cellen waaruit alle huidige organismen zijn opgebouwd. Alle moderne cellen worden afgeschermd van de buitenwereld door middel van een celmembraan (zie box 1.1).

Een studie uit 2003 heeft aangetoond dat klei de vorming van zogenaamde liposomen kan katalyseren. Liposomen zijn vesikels met een waterig midden omgeven door een lipidendubbellaag, vergelijkbaar met de moderne celmembraan (zie box 1.1). Bovendien stelden de onderzoekers vast dat wanneer er nucleïnezuren op de klei aanwezig waren, de liposomen zich rond het nucleïnezuur vormden. Deze experimenten geven aan dat de vorming van membraanvesikels rond nucleïnezuren puur via fysicochemische interacties geleid kan hebben tot het ontstaan van de oer cel. Verder blijkt dat de liposomen niet alleen hun individualiteit lange tijd zouden kunnen behouden (overleven), maar dat ze ook kunnen groeien en zich reproduceren.

BOX 1.1. Biomembranen, een jasje van vet

Biologische membranen bestaan uit fosfolipiden. Lipiden zijn vetachtige stoffen die moeilijk oplossen in water; ze zijn waterafstotend of hydrofoob. Fosfolipiden zijn bijzonder omdat ze bestaan uit twee hydrofobe 'staarten' en een wateroplosbare of hydrofiële 'kop' die een fosfaatgroep bevat, vandaar de naam van deze macromoleculen. Stoffen zoals fosfolipiden worden amfipatisch genoemd: ze zijn zowel hydrofiel als hydrofoob. Wanneer ze op een grenslaag zitten tussen water en een niet-waterig medium zoals olie of lucht, oriënteren ze zich spontaan zó dat de hydrofiële kop in de waterlaag zit en de hydrofobe staart er zo ver mogelijk vanaf steekt (dus in de olie of lucht). Zeepbellen zijn gebaseerd op dit fenomeen. Detergentmoleculen zijn namelijk ook amfipatisch. Het vlies van een zeepbel bestaat uit een dubbellaag van detergentmoleculen waarbij de hydrofiële koppen van beide lagen naar elkaar gericht zijn en een dun waterlaagje vasthouden. De staarten steken in en uit de zeepbel. In levende cellen, waar zich zowel een waterig medium in als buiten de cel bevindt, oriënteren de fosfolipiden zich net omgekeerd: de hydrofiële koppen richten zich naar het waterige medium, terwijl de hydrofobe staarten naar elkaar zitten en een vetachtige tussenlaag vormen (fig. 1.3). Een dergelijke membraan is zelfvormend en ook zelfsluitend.

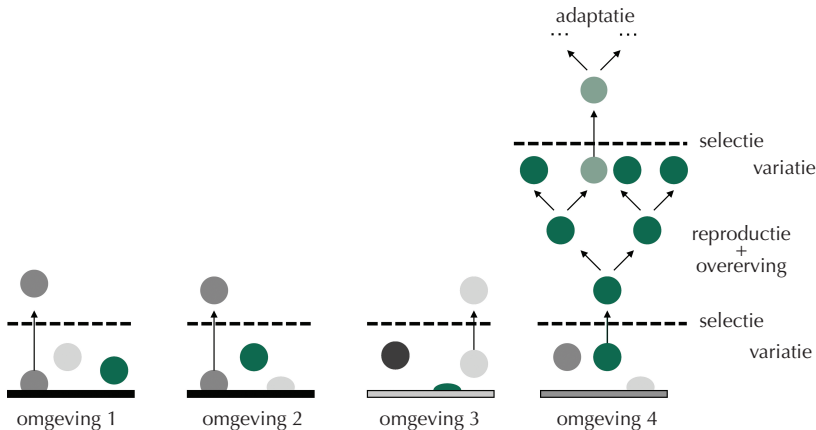


FIGUUR 1.3. Structuur van een zeepbel (a), een liposoom (b) en een celmembraan (c). Het hydrofiële gedeelte van de amfipatische moleculen is weergegeven als een bolletje, het hydrofobe gedeelte als staarten.

Moderne celmembranen bevatten naast fosfolipiden ook proteïnen die een waaier van functies kunnen vervullen, zoals het selectieve transport van stoffen door de membraan en de detectie van prikkels in de omgeving. Membranen mogen niet opgevat worden als rigide structuren. Verschillende experimenten hebben aangetoond dat biomembranen semivloeibaar zijn: de fosfolipiden en een deel van de proteïnen in een membraan veranderen voortdurend van plaats. De vloeibaarheid van een membraan wordt bepaald door de temperatuur, door de lengte en de structuur van de hydrofobe staarten van de fosfolipiden, en door de aanwezigheid van cholesterol of verwante vetten. Voor een normale celwerking, -groei en -deling is een optimale vloeibaarheid vereist. Een membraan die te vloeibaar is, bijvoorbeeld bij hogere temperaturen, kan lek worden. Een membraan die te vast is, zoals bij lage temperaturen, zal dan weer de werking van de membraanproteïnen verhinderen. Cellen reageren dan ook op een verandering in de temperatuur door de samenstelling van hun celmembraan aan te passen.

1.1.3 Reproductie

De eerste protocellen waren wellicht amper of helemaal niet in staat zich te reproduceren. Nieuwe protocellen ontstonden dan ook vooral uit zelforganiserende polymeren. Het is belangrijk te beseffen dat niet alle protocellen onderling identiek waren. Die protocellen die het snelst gevormd werden of het langst hun individualiteit behielden, gingen telkens domineren. Deze chemische selectie leidde echter niet tot grote structurele veranderingen op termijn (omgevingen 1-2-3 in fig. 1.4). Op het moment echter dat protocellen het vermogen ontwikkelden om zichzelf te reproduceren, gingen die protocellen die daarbij accurater hun eigenschappen konden doorgeven aan hun nakomelingen – die met andere woorden *overerving* vertoonden – logischerwijs domineren. Deze nakomelingen vertoonden onderling weer de nodige variatie en vormden het vertrekpunt voor verdere selectie (omgeving 4 in fig. 1.4). Dit proces zou zich keer op keer kunnen herhalen waardoor de evolutie nu een cumulatief karakter krijgt: bepaalde veranderingen zouden zich doorheen de tijd kunnen opstapelen in het erfelijke materiaal dat de accurate overerving mogelijk maakt.

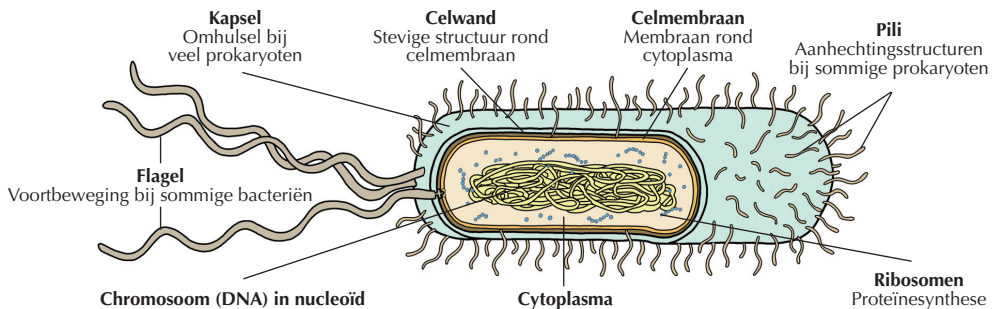


FIGUUR 1.4. Het belang van selectie en overerving voor het ontstaan van het leven. In gelijkaardige omgevingen (zoals 1 en 2) zullen uiteindelijk steeds dezelfde protocellen domineren door chemische selectie. In verschillende omgevingen (zoals 3 en 4) ontstaan andere protocellen of gaan er andere domineren. De groen gekleurde protocol in omgeving 4 kan zich reproduceren en daarbij getrouw zijn eigen kenmerken doorgeven. Door foutjes in de overerving ontstaat echter variatie onder de nakomelingen, waarop opnieuw selectie kan inwerken (natuurlijke selectie). De afloop is in dit voorbeeld positief voor de lichtgroen gekleurde protocol, die een bijkomende gunstige verandering had ondergaan. De gunstige kenmerken kunnen zo cumuleren en op termijn leiden tot aanpassing (adaptatie).

Dit is niets minder dan biologische evolutie door natuurlijke selectie en dit kan leiden tot complexe aanpassingen of adaptaties aan de omgeving (zie hoofdstuk 7). De evolutie kon op deze wijze in een stroomversnelling komen, waardoor het schijnbaar onmogelijke haalbaar wordt. Elke variant met een voordeel, hoe klein ook, kon zich vermeerderen en het uitgangspunt vormen voor bijkomende selectie.

1.2 De prokaryote cel

De eerste cellen waaruit alle andere levensvormen geëvolueerd zijn, waren zogenaamde prokaryote cellen (Gr. *pro*: voor, *karyon*: kern). Dit type van cellen treffen we vandaag de dag vooral nog aan bij bacteriën. De oudste bewijzen van leven op Aarde zijn microscopische fossielen van 3,5 miljard jaar oud die gevonden werden in West-Australië en die sterk gelijken op nu levende cyanobacteriën. Prokaryote cellen zijn gewoonlijk klein (vaak minder dan 2 μm of 0,002 mm in doorsnede) en relatief eenvoudig gebouwd. Ze beschikken evenwel over een ongeëvenaard complexe werking (zie hoofdstuk 2). De cellen bestaan uit een celmembraan die de inhoud van de cel, het cytoplasma, afschermt van de buitenwereld. Prokaryote cellen danken hun naam aan de locatie van het DNA dat gewoonlijk min of meer vrij in het cytoplasma ligt (fig. 1.5). Het gebied in het cytoplasma dat door het DNA wordt ingenomen, wordt de kernzone of nucleoid genoemd. Het cytoplasma bevat verder tot wel 10.000 ribosomen (kleine structuren die betrokken zijn bij de proteïnesynthese, zie hoofdstuk 3) en allerlei inclusies, zoals reserves van voedingsstoffen. Daarnaast kan de cel nog extra verstevigd zijn met een celwand die de celmembraan omgeeft, en kunnen verschillende oppervlaktestructuren voorkomen, zoals flagellen die de cel haar beweeglijkheid verlenen.

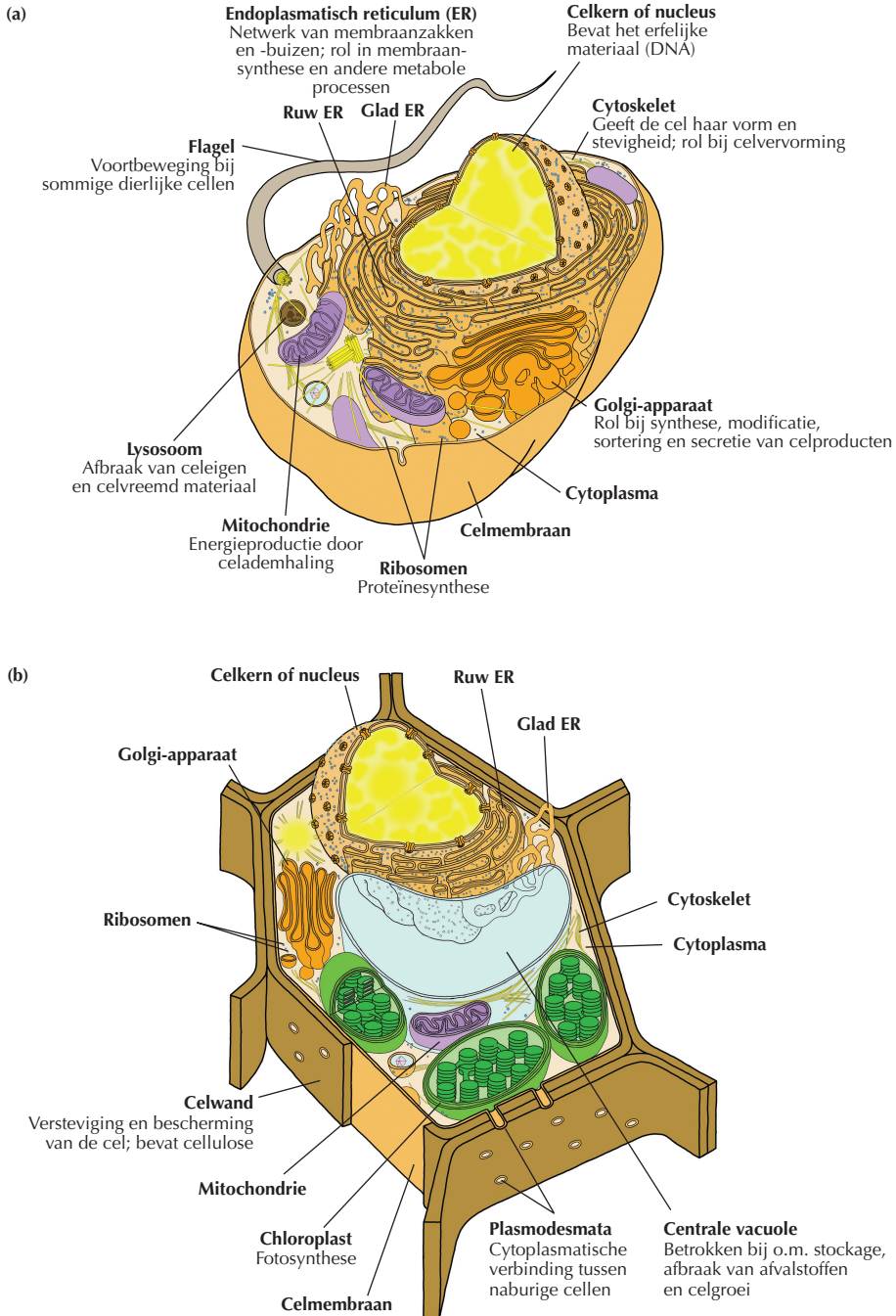


FIGUUR 1.5. Structuur van een veralgemeende prokaryote cel, in dit geval een staafvormige bacterie. Het chromosoom is een cirkelvormige DNA-molecule, die niet afgescheiden is van het cytoplasma.

1.3 De eukaryote cel

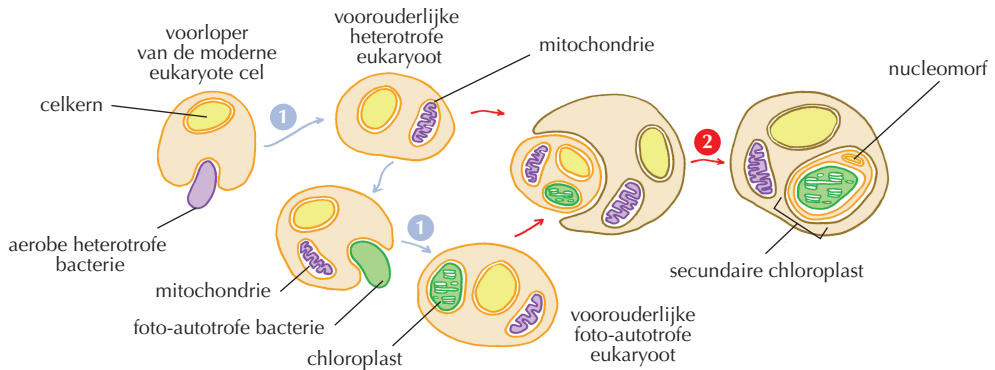
Meer dan 1 miljard jaar lang waren prokaryote cellen de enige levensvormen op Aarde. Zo'n 2 à 2,5 miljard jaar geleden ontstond de grotere en complexere eukaryote cel (Gr. *eu*: wel, *karyon*: kern). Eukaryote cellen komen nu voor bij bepaalde eencellige organismen, schimmels, wieren, planten en dieren, inclusief de mens. Een eerste belangrijk verschil met de prokaryote cel is het voorkomen van een echte celkern of nucleus die het DNA huisvest (fig. 1.6). De celkern is een *organel*, een subcellulaire structuur met een eigen functie die omgeven is door een membraan. Eukaryote cellen bevatten nog andere organellen waarvan de mitochondriën, die in staan voor het grootste deel van de energieproductie, en de chloroplasten, waarin de fotosynthese bij planten en wieren gebeurt, de opvallendste zijn (zie hoofdstuk 2). Het feit dat bij prokaryote cellen een dergelijke cellulaire compartimentalisatie ontbreekt, betekent evenwel niet dat celademhaling en eventueel fotosynthese bij deze organismen niet voorkomen.

Mitochondriën en chloroplasten zouden ontstaan zijn door endosymbiose, het verschijnsel waarbij een organisme opgenomen wordt en leeft binnenin een cel van een ander. Het zouden immers restanten zijn van wat ooit bacteriën waren die binnenin een andere cel leefden (fig. 1.7). We vinden inderdaad verschillende aanwijzingen voor deze op het eerste gezicht merkwaardige hypothese terug. Zo zijn beide organellen in de eukaryote cel afgebakend met een dubbele membraan, waarvan de proteïnen in de binnenste membraan overeenstemmen met degene die aangetroffen worden in de celmembraan van bacteriën.³ Mitochondriën en chloroplasten delen door zich in twee te splitsen, een vermenigvuldigingswijze die sterk lijkt op deze van bacteriecellen. Beide organellen beschikken ook grotendeels over een eigen machinerie voor proteïnesynthese met ribosomen die enkele opvallende gelijkenissen vertonen met deze van bacteriën. Daarnaast bevatten mitochondriën en chloroplasten ook eigen DNA, dat sterke gelijkenissen vertoont met dit van bacteriën. Genetische analyses van het mitochondriale DNA hebben uitgewezen dat mitochondriën ontstaan zijn uit een bacteriesoort die sterk geleet op de moderne α -proteobacteriën, een groep van diverse bacteriën die de reacties kunnen uitvoeren die ook in de mitochondriën verantwoordelijk zijn voor de energieproductie. De chloroplasten van hun kant zijn het resultaat van de endosymbiose tussen een primitieve eukaryote cel en een fotosynthetiserende cyanobacterie. De endosymbiosetheorie wordt kracht bijgezet door de vaststelling dat endosymbiose ook vandaag nog voorkomt.



FIGUUR 1.6. Structuur van veralgemeende eukaryote cellen, bij een dier **(a)** en een plant **(b)**.

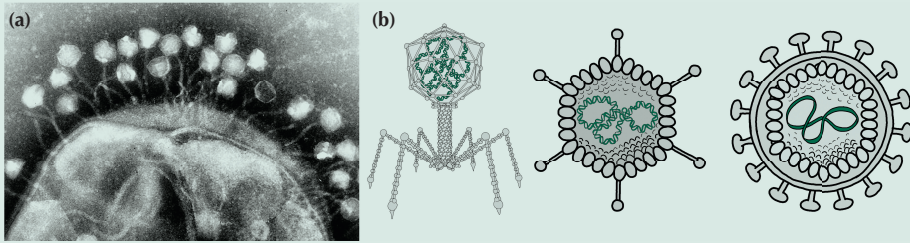
In de verdere evolutie van bepaalde eencellige eukaryoten zouden nog verschillende keren bijkomende vormen van endosymbiose opgetreden zijn. Men spreekt van secundaire endosymbiose. Een bepaalde groep wieren, de Chlorarachniophyta, zou op deze manier in geologische termen vrij recent ontstaan zijn. De chloroplasten van deze wieren zijn gevormd door de opname van een eencellig groenwier door een chloroplastloze eukaryoot. De chloroplasten van Chlorarachniophyta zijn omgeven door vier membranen en bevatten zelfs nog een restant van de celkern (de nucleomorf) van het groenwier!



FIGUUR 1.7. De endosymbiosetheorie. ①: primaire endosymbiose die het ontstaan gaf aan de mitochondriën en chloroplasten in eukaryote cellen; ②: secundaire endosymbiose die het ontstaan gaf aan secundaire chloroplasten bij sommige eukaryoten.

BOX 1.2. Virussen en co: macromoleculen met een eigen willetje

Virussen zijn in essentie nucleïnezuuren (DNA of RNA) verpakt in een proteïneomhulsel (fig. 1.8). Ze verschillen dus fundamenteel qua opbouw van alle levende wezens die een cellulaire organisatie kennen. Het zijn bijzonder kleine structuren, gewoonlijk maar 0,02-0,4 μm in doorsnede (zie fig. 0.1). Virussen zijn bovendien niet in staat zichzelf te vermenigvuldigen. Ze moeten levende cellen enteren en hun viraal genetisch materiaal laten kopiëren door de machinerie van de gastheercel. Deze kenmerken maken dat virussen doorgaans niet beschouwd worden als levende wezens. Alle organismen zijn vatbaar voor virale infecties. Er zijn zelfs virussen die andere virussen infecteren.⁴



FIGUUR 1.8. (a) Bacteriële cel waarop meerdere virussen (bacteriofagen) zich vastgehecht hebben. (b) Afbeeldingen van enkele virussen, (v.l.n.r.) T4-bacteriofaag, adenovirus en influenzavirus. Het erfelijke materiaal van de virussen is aangeduid in het groen.

Subvirale structuren zijn nog eenvoudiger gebouwd dan de virussen. Viroïden zijn plantenziekten die louter bestaan uit een cirkelvormige RNA-molecule van enkele honderden nucleotiden die niet eens door een proteïnemantel omgeven is. Dergelijke viroïden kunnen ernstige schade berokkenen aan economische gewassen; zo werden in Zuidoost-Azië meer dan 20 miljoen kokospalmen gedood door het coconut cadang-cadang viroïd. Prionen bevatten helemaal geen nucleïnezuur. Het zijn foutief opgevouwen proteïnen die door het eten van besmet vlees opgenomen kunnen worden. De foute proteïnen zetten op hun beurt normale varianten van het proteïne aan om zich ook foutief te vouwen. Naarmate de prionziekte vordert, vormen de foute proteïnen dense aggregaten in zenuwcellen, wat de neurodegeneratieve effecten van de prionen verklaart. Kuru is zo'n neurodegeneratieve ziekte die voorkwam bij bepaalde volkeren in Nieuw-Guinea, waar de infectie zich verspreidde via ritueel kannibalisme. Andere bekende voorbeelden zijn de dollekoeyenziekte (BSE) bij runderen en haar menselijke variant, de ziekte van Creutzfeldt-Jakob. Prionen werden ook aangetroffen in schimmels, maar blijken daar niet pathogeen te zijn.