



3

DE CELSTRUCTUUR EN FUNCTIE

HOOFDSTUKOVERZICHT

- 3.1 **Het bestuderen van cellen vormt de basis voor inzicht in de fysiologie van de mens 4**
 - Het bestuderen van cellen 4
 - Een overzicht van celanatomie 4
- 3.2 **De plasmamembraan scheidt de cel van zijn uitwendig milieu en vervult verschillende functies 7**
 - Membraanlipiden 7
 - Membraaneiwitten 7
 - Membraankoolhydraten 8
- 3.3 **Diffusie en filtratie zijn passieve transportmechanismen die bijdragen aan het membraantransport 8**
 - Diffusie 9
 - Filtratie 11
- 3.4 **Door dragerstoffen gemedieerd transport en vesiculair transport dragen ook bij aan het membraantransport 12**
 - Door dragerstoffen gemedieerd transport 12
 - Vesiculair transport 13
- 3.5 **Organellen in het cytoplasma vervullen specifieke functies 14**
 - Het cytosol 15
 - De organellen 15
- 3.6 **De celkern bevat DNA en enzymen die noodzakelijk zijn om processen in de cel aan te sturen 20**
 - Structuur en inhoud van de celkern 20
 - Informatieopslag in de celkern 21
- 3.7 **DNA stuurt de eiwitsynthese en de celstructuur en -functie 22**
 - Transcriptie 22
 - Translatie 23
- 3.8 **De levenscyclus van de cel bestaat uit de interfase, de mitose en de cytokinese 24**
 - Interfase 25
 - Mitose 25
 - Cytokinese 26
- 3.9 **Tumoren en kanker worden gekenmerkt door afwijkende celgroei en celdeling 26**
- 3.10 **Differentiatie is specialisatie van cellen als gevolg van de activering of onderdrukking van genen 27**

LEERDOELEN

Als je dit hoofdstuk hebt doorgenomen, zou je over de volgende vaardigheden moeten beschikken:

- 3.1 De belangrijkste aspecten van de celtheorie bespreken.
- 3.2 De functies van de plasmamembraan beschrijven en de structuren bespreken waardoor de plasmamembraan deze functies kan uitvoeren.
- 3.3 De processen diffusie, osmose en filtratie in cellen beschrijven en de fysiologische rol van deze processen verklaren.
- 3.4 Het door dragermoleculen gemedieerde transport en vesiculair transport beschrijven en de functionele rol van deze processen in cellen verklaren.
- 3.5 De organellen van een gemiddelde cel beschrijven en de specifieke functies van deze organellen aangeven.
- 3.6 De functies van de celkern verklaren.
- 3.7 Het proces van de eiwitsynthese samenvatten.
- 3.8 De stadia van de celcyclus beschrijven, met inbegrip van mitose, interfase en cytokinese en het belang van deze stadia verklaren.
- 3.9 De relatie tussen celdeling en kanker beschrijven.
- 3.10 Differentiatie verklaren en het belang ervan verduidelijken.

TERMINOLOGIE

aer- lucht; *aeroob*
 ana- apart; *anafase*
 chondrion korrel; *mitochondrion*
 chroma kleur; *chromosoom*
 cyto- cel; *cytoplasma*
 endo- binnen; *endocytose*

exo- buiten; *exocytose*
 hemo- bloed; *hemolyse*
 hyper- boven; *hypertonisch*
 hypo- onder; *hypotonisch*
 inter- tussen; *interfase*
 interstitium iets dat zich ergens

tussen bevindt; *interstitiële vloeistof*
 iso- gelijk; *isotonisch*
 kinese beweging; *cytokinese*
 meta- na; *metafase*
 micro- klein; *microtubuli*
 mitos draad; *mitose*

osmos druk; *osmose*
phagein eten; *fagocytose*
pinein drinken; *pinocytose*
podon voet; *pseudopodium*

pro- voor; *profase*
pseudo- vals; *pseudopodium*
ptosis wegvallen; *apoptose*
reticulum netwerk;

endoplasmatisch reticulum
soma lichaam; *lysosoom*
telos einde; *telofase*
tonos spanning; *isotonisch*

3.1 Het bestuderen van cellen vormt de basis voor inzicht in de fysiologie van de mens

Zoals atomen de bouwstenen van moleculen zijn, zijn **cellen** de bouwstenen van het menselijk lichaam. In de loop van de tijd hebben biologen de **celtheorie** ontwikkeld die uit de volgende vier basale concepten bestaat:

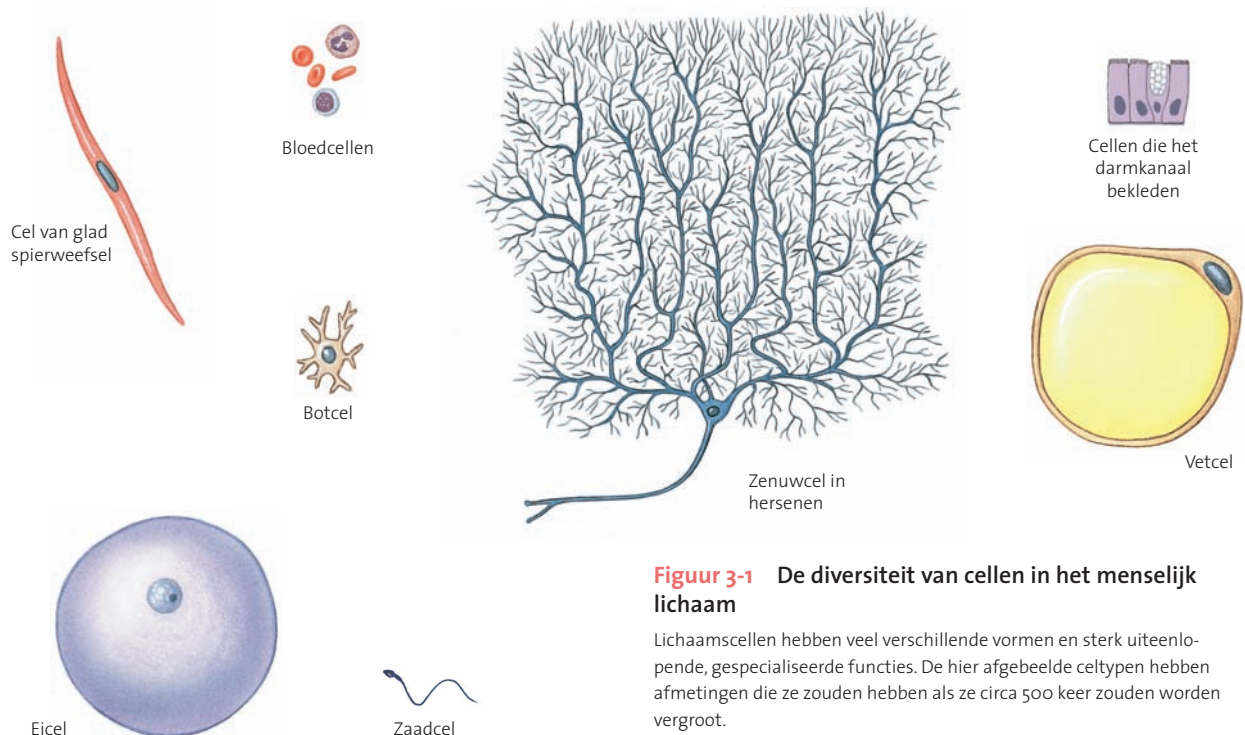
1. Cellen zijn de bouwstenen van alle planten en dieren.
2. Cellen zijn de kleinste functionerende eenheden van leven.
3. Cellen worden gevormd door de deling van eerder bestaande cellen.
4. In elke cel wordt de homeostase gehandhaafd.

In afzonderlijke organismen kan homeostase alleen worden gehandhaafd dankzij de gecombineerde en gecoördineerde activiteiten van veel verschillende typen cellen. In figuur 3-1 zijn enkele van de celtypen uit het menselijk lichaam afgebeeld; de cellen verschillen wat betreft omvang en vorm.

De miljarden cellen uit het menselijk lichaam vormen en onderhouden anatomische structuren en maken sterk uiteenlopende fysiologische functies mogelijk, zoals hardlopen en denken. Voor inzicht in het functioneren van het menselijk lichaam is het dus nodig vertrouwd te zijn met de aard van cellen.

3.1.1 Het bestuderen van cellen

Het bestuderen van de structuur en functie van cellen wordt **celleer** of **cytologie** genoemd (*cyto*, cel + *logos*, leer). De ontdekkingen na 1950 hebben nieuwe



Figuur 3-1 De diversiteit van cellen in het menselijk lichaam

Lichaamscellen hebben veel verschillende vormen en sterk uiteenlopende, gespecialiseerde functies. De hier afgebeelde celtypen hebben afmetingen die ze zouden hebben als ze circa 500 keer zouden worden vergroot.

inzichten opgeleverd in de celfysiologie en in de wijze waarop cellen tot homeostatische regulering in staat zijn. Deze kennis is voortgekomen uit verbeterde instrumenten om cellen te bekijken en uit nieuwe experimentele technieken, niet alleen in de biologie, maar ook in de scheikunde en de natuurkunde.

De twee meest gebruikte methoden voor het bestuderen van cel- en weefselstructuur zijn lichtmicroscopie en elektronenmicroscopie. Voor 1950 werden cellen door een lichtmicroscop bekeken. Met een reeks glazen lenzen kunnen celstructuren met een *lichtmicroscop* circa 1000 keer worden vergroot. Bij lichtmicroscopie worden meestal dunne plakjes bekeken die uit een groter stuk weefsel zijn gesneden. Een foto die door een lichtmicroscop wordt gemaakt, wordt een *microfoto* (LM) genoemd.

Veel fijne details van de intracellulaire structuur zijn te klein om met een lichtmicroscop te bekijken. Deze details bleven een mysterie tot celbiologen *elektronenmicroscopie* gingen gebruiken, een techniek waarbij het licht door een gerichte elektronenbundel werd vervangen. *Transmissie elektronenmicrofoto's* (TEM's) zijn foto's van zeer dunne plakjes waarin fijne details van celmembranen en intracellulaire structuren zichtbaar zijn. *Scanning elektronenmicrofoto's* (SEM's) geven een kleinere vergroting, maar daarmee kan de driedimensionale aard van celstructuren zichtbaar worden gemaakt. Met een SEM wordt een oppervlakteaanzicht van een cel of extracellulaire structuur verkregen in plaats van een gedetailleerd aanzicht op doorsnede.

In dit hoofdstuk zijn voorbeelden van foto's met de lichtmicroscop en met beide soorten elektronenmicroscop te vinden. De afkortingen LM, TEM en SEM worden gevolgd door een getal dat de totale vergroting van de afbeelding aangeeft. LM x 160 geeft bijvoorbeeld aan dat de structuur in een lichtmicroscopfoto 160 maal is vergroot.

3.1.2 Een overzicht van celanatomie

De 'typische' cel is net als de 'gemiddelde' mens: bij dergelijke beschrijvingen worden enorme individuele variaties verdoezeld. Onze modelcel (of representatieve cel) heeft kenmerken gemeenschappelijk met de meeste cellen van het lichaam, maar is niet identiek aan een specifiek celtype. In figuur 3-2 ● staat een samenvatting van de structuren en functies van de onderdelen van cellen.

We beginnen onze bespreking van de cel met de plasmamembraan of celmembraan, die de celinhoud, het cytoplasma, scheidt van zijn waterige omgeving. Vervolgens bekijken we enkele van de manieren waarop de cel met zijn externe omgeving communiceert. Daarna bestuderen we de activiteiten van gespecialiseerde celstructuren en tot slot hebben we het over de celdeling.

INZICHTVRAGEN

- 1 De celtheorie werd gedurende veel jaren ontwikkeld. Wat zijn de vier elementaire begrippen van deze theorie?
- 2 Het bestuderen van cellen wordt _____ genoemd. De antwoorden zijn te vinden in bijlage 1 achter in het boek.

3.2 De plasmamembraan scheidt de cel van zijn uitwendig milieu en vervult verschillende functies

We beginnen zoals gezegd met het bestuderen van de celmembraan of *plasmamembraan*. Algemene functies van de plasmamembraan zijn onder meer:

- *Fysieke isolatie*. De plasmamembraan vormt een fysieke barrière die de binnenkant van de cel scheidt van de omringende extracellulaire vloeistof. De omstandigheden binnen en buiten de cel zijn sterk verschillend; deze verschillen moeten in stand blijven om de homeostase te handhaven.
- *Reguleren van de uitwisseling met de omgeving*. De plasmamembraan reguleert het binnenkomen van ionen en voedingsstoffen, het verwijderen van afvalstoffen en het afgeven van klierproducten.
- *Gevoeligheid voor de omgeving*. De plasmamembraan is het eerste deel van de cel dat door veranderingen van de extracellulaire vloeistof wordt beïnvloed. De plasmamembraan bevat ook verschillende receptoren waarmee de cel specifieke moleculen kan herkennen en op deze moleculen kan reageren.
- *Structurele stabiliteit*. Door gespecialiseerde verbindingen tussen celmembranen, of tussen membranen

SPOTLIGHT

Figuur 3-2
ANATOMIE VAN EEN MODELCEL

In onze modelcel scheidt de plasmamembraan de celinhoud, cytoplasma genoemd, van de omgeving. Het cytoplasma bestaat uit het cytosol, of intracellulaire vloeistof, en intracellulaire structuren die met de verzamelnaam organellen worden aangeduid. Organellen zijn structuren die zich in het cytosol bevinden en specifieke functies vervullen. Sommige organellen zijn omgeven door een membraan, andere niet. Cellen zijn omgeven door een waterig medium, de extracellulaire vloeistof. In de meeste weefsels wordt deze vloeistof interstitiële vloeistof of kortweg interstitium genoemd.

MICROVILLI

Uitstulpingen van de membraan die microfilamenten bevatten

Functies

Vergroting van het celoppervlak waardoor absorptie van extracellulaire stoffen beter verloopt



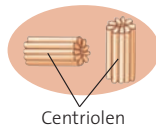
- Plasmamembraan
- Organellen niet omgeven door een membraan
- Organellen omgeven door een membraan

CENTRIOLEN

Het cytoplasma bevat twee centriolen die haaks op elkaar staan; elk centriool bestaat uit microtubuli (9 tripletten) in een 9+0-ordening

Functies

Essentieel voor beweging van chromosomen tijdens de celdeling; organisatie van microtubuli in het celskelet

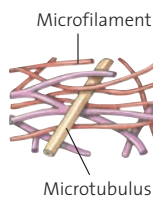


CELSKELET

Proteïnen die tot fijne filamenten of dunne buisjes zijn gegroepeerd

Functies

Stevigheid en steun; beweging van cellulaire structuren en stoffen

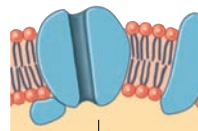


PLASMAMEMBRAAN

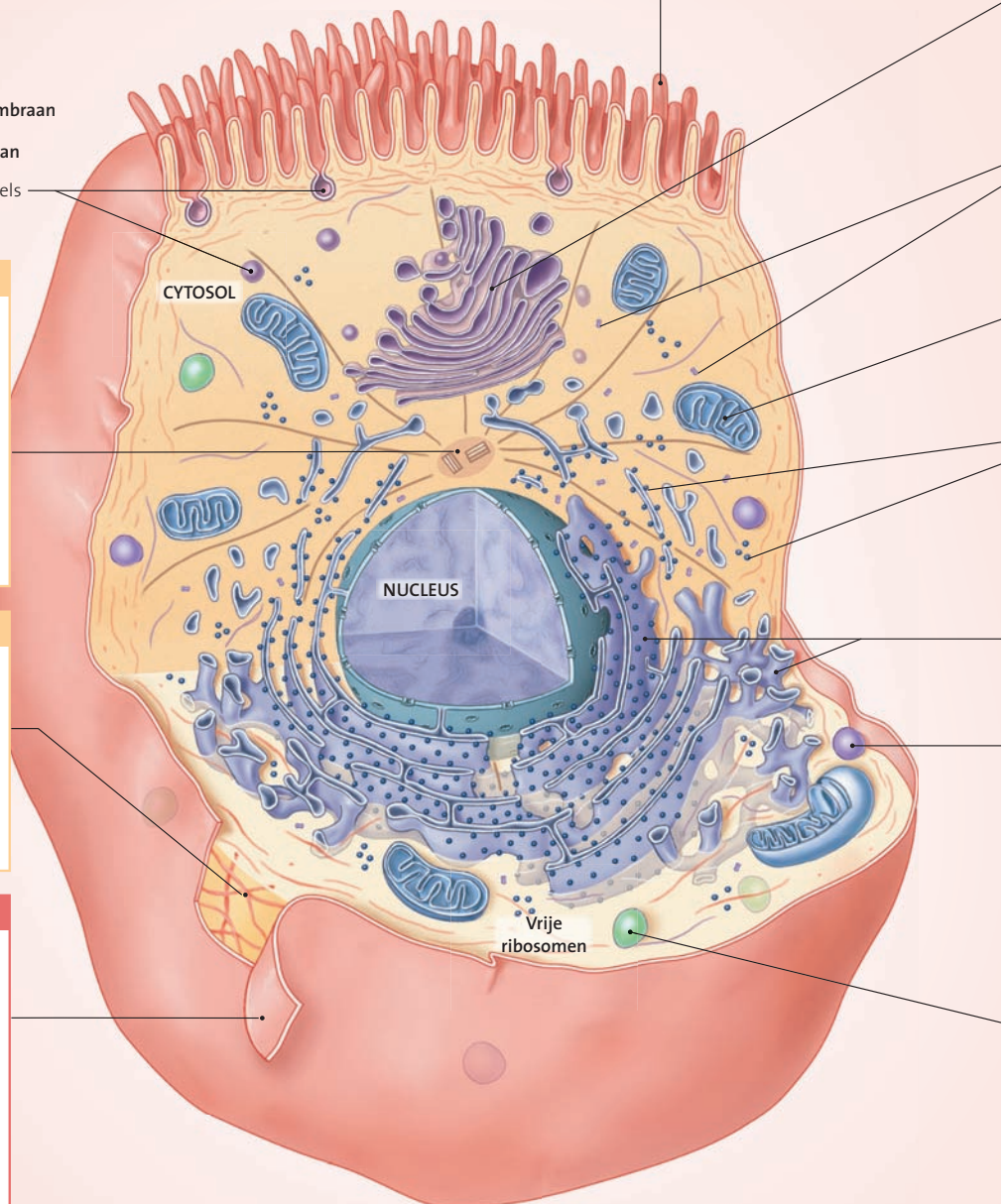
Dubbellaag van lipiden, waarin fosfolipiden, proteïnen en koolhydraten zich bevinden

Functies

Isolatie; bescherming; gevoeligheid; regelt het in- en uitgaan van stoffen



Cytosol (verdeelt stoffen door middel van diffusie)



CILIA

Lange uitsteeksels die doubletten van microtubuli bevatten in een 9 + 2-ordering (niet afgebeeld in de modelcel)

Functie
Beweging van stoffen over het celoppervlak

**GOLGI-APPARAAT**

Gestapelde platte membranen met holten (cisternae)

Functies
Opslag, wijziging en verpakking van secretieproducten en lysosomale enzymen

**PROTEASOMEN**

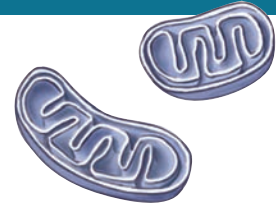
Holle cilinders van proteolytische enzymen met regulerende proteïnen aan hun uiteinden

Functies
Afbraak en recycling van beschadigde of abnormale intracellulaire proteïnen

**MITOCHONDRIA**

Een dubbelmembraan met inwendige plooien (cristae) die belangrijke metabole enzymen bevatten

Functie
Produceren 95% van de benodigde ATP voor de cel

**RIBOSOMEN**

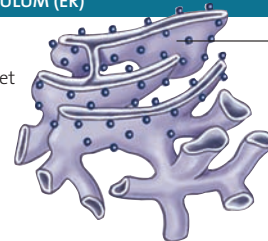
RNA + proteïnen; vaste ribosomen zijn gebonden aan ruw endoplasmatisch reticulum, vrije ribosomen zijn verspreid over het cytoplasma

Functie
Proteïnesynthese

**ENDOPLASMATISCH RETICULUM (ER)**

Netwerk van kanalen, omgeven door een membraan, die zich over het hele cytoplasma uitstrekt

Functies
Synthese van secretieproducten; intracellulaire opslag en transport



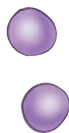
Ruw ER modificeert en verpakt nieuw gesynthetiseerde proteïnen

Glad ER synthetiseert lipiden en koolhydraten

PEROXISOMEN

Vesikels (blaasjes) met enzymen voor afbraak van stoffen

Functies
Katabolisme van vetzuren en andere organische verbindingen en neutralisatie van daarbij ontstane toxische verbindingen

**LYSOSOMEN**

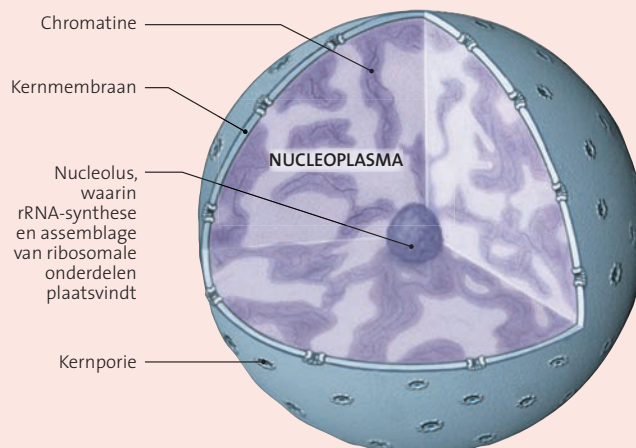
Vesikels (blaasjes) met spijsverteringsenzymen

Functies
Intracellulaire verwijdering van beschadigde organellen of pathogene micro-organismen

**NUCLEUS**

Nucleoplasma bevat nucleotide, enzymen, nucleoproteïnen en chromatine; omgeven door een dubbele membraan, de kernmembraan

Functies
Regulatie van het metabolisme; opslag en verwerking van genetische informatie; regulatie van proteïnesynthese



en extracellulaire stoffen, krijgen weefsels een stabiele structuur.

De plasmamembraan is buitengewoon dun (6 à 10 nm) en bevat vetten, eiwitten en koolhydraten (figuur 3-3●).

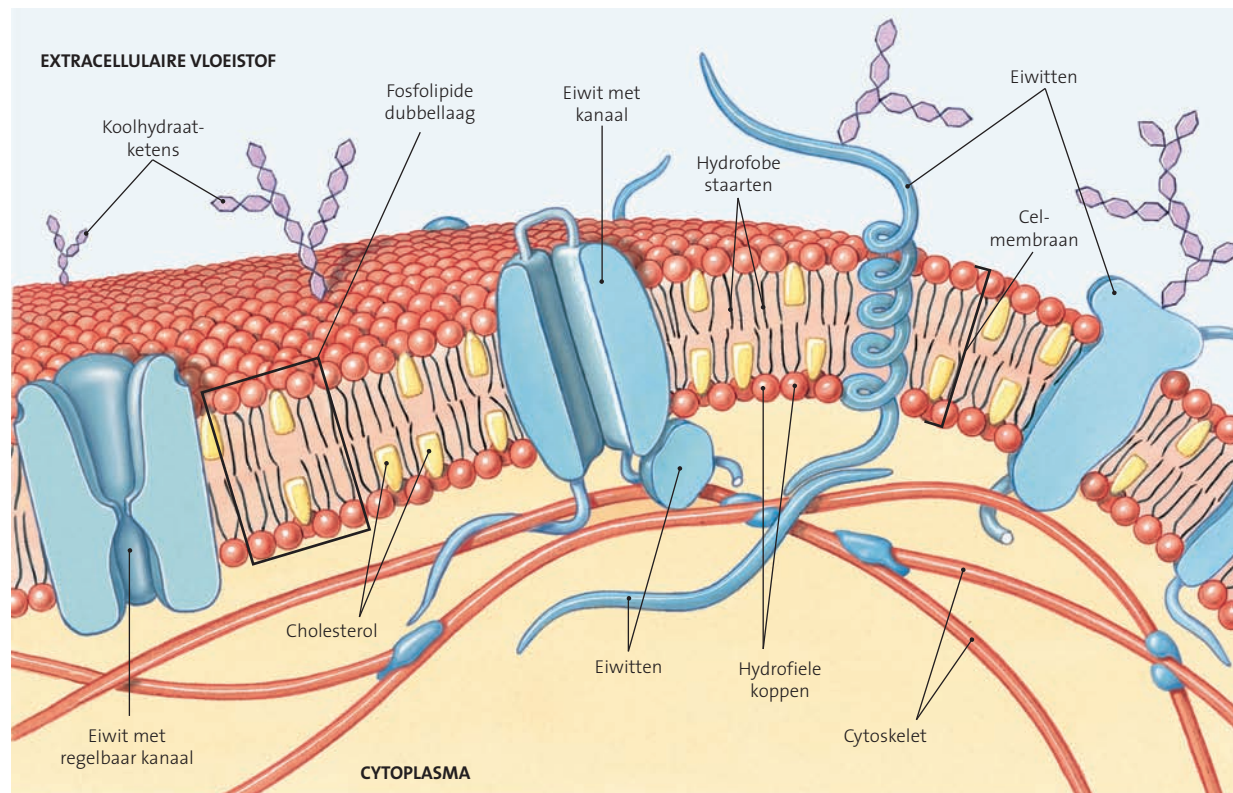
3.2.1 Membraanlipiden

Fosfolipiden vormen een belangrijke component van celmembranen, zie pagina XXX. In een fosfolipide dient een fosfaatgroep (PO_4^{3-}) als verbinding tussen een diglyceride (een glycerolmolecuul waaraan twee 'vetzuurstaarten' zijn gebonden) en een niet-lipide 'kop'. De fosfolipiden in een plasmamembraan liggen in twee afzonderlijke lagen, waarbij de **hydrofiële** (*hydro*, water + *philos*, minnen) (oplosbaar in water) koppen aan de buitenzijde en de **hydrofobe** (*hydro*, water + *phobos*, angst) (onoplosbaar in water) staarten aan de binnenzijde liggen. Om deze reden wordt de plasmamembraan vaak een **fosfolipide dubbellaag** genoemd (zie figuur 3-3●). Tussen de vetzuurstaarten liggen chole-

terolmoleculen en kleine hoeveelheden andere vetten. De hydrofobe vetstaarten zullen zich niet met water of geladen moleculen mengen; dankzij deze kenmerken kan de plasmamembraan als een selectieve fysieke barrière werken. In vet oplosbare moleculen en stoffen als zuurstof en kooldioxide kunnen het vetgedeelte van een plasmamembraan passeren, maar ionen en in water oplosbare verbindingen niet. Daardoor isoleert de plasmamembraan het cytoplasma van de omringende extracellulaire vloeistof.

3.2.2 Membraaneiwitten

In de plasmamembraan komen verschillende typen eiwitten voor. De meest voorkomende van deze membraaneiwitten overspannen de breedte van de plasmamembraan één of enkele malen en worden daarom *transmembraaneiwitten* genoemd. Andere membraaneiwitten zijn hetzij gedeeltelijk in de fosfolipide dubbellaag van de membraan ingebed of losjes aan het binnen- of buitenoppervlak ervan gebonden. Membraaneiwitten kunnen fungeren als *receptoren*, *kanalen*



Figuur 3-3 De plasmamembraan

(kanaaleiwitten), dragerstoffen (dragereiwitten), enzymen, verankering of als herkenning. In tabel 3-1 staat een functionele beschrijving en een voorbeeld van elk van de groepen membraaneiwitten.

Celmembranen zijn niet stijf en wat betreft bouw verschilt het binnenste oppervlak van het buitenste oppervlak. Hoewel enkele ingebedde eiwitten altijd beperkt zijn tot specifieke gedeelten van de membraan, drijven andere van de ene naar de andere plaats langs het oppervlak, zoals ijsblokjes in een glas. Bovendien kan de samenstelling van de plasmamembraan in de loop van de tijd worden gewijzigd, doordat onderdelen van de membraan worden toegevoegd of verwijderd.

3.2.3 Membraankoolhydraten

Koolhydraten vormen complexe moleculen met eiwitten of vetten aan het buitenste oppervlak van de membraan. De koolhydraatgedeelten van moleculen, zoals *glycoproteïnen* en *glycolipiden*, fungeren als smeermiddel of kleefmiddel voor de cel, ze werken als receptor voor extracellulaire verbindingen en maken deel uit van een

herkenningsstelsel waarmee wordt voorkomen dat het immuunsysteem de lichaamseigen cellen en weefsels aanvalt.

INZICHTVRAGEN

- 3 Noem de algemene functies van de plasmamembraan.
- 4 Welk onderdeel van de plasmamembraan is vooral verantwoordelijk voor zijn vermogen om een fysieke barrière te vormen tussen het inwendige en het uitwendige milieu van de cel?
- 5 Dankzij welke functionele groep membraaneiwitten kunnen water en kleine ionen de plasmamembraan passeren?

De antwoorden zijn te vinden in bijlage 1 achter in het boek.

Tabel 3-1 Typen membraaneiwitten

GROEP	FUNCTIE	VOORBEELD
RECEPTOREIWITTEN	Gevoelig voor specifieke extracellulaire stoffen die zich aan de eiwitten binden, waardoor de activiteiten van de cel worden gewijzigd	Door binding van het hormoon insuline gaan cellen meer glucosemoleculen per tijdseenheid opnemen
KANAALEIWITTEN	Centrale porie, of kanaal, maakt het mogelijk dat water, ionen en andere opgeloste stoffen het vetgedeelte van de membraan kunnen omzeilen	Verplaatsing calciumionen door kanalen is noodzakelijk voor spiersamentrekking en voortgeleiding zenuwimpulsen
DRAGEREIWITTEN	Binden zich aan opgeloste stoffen en vervoeren deze door de plasmamembraan heen. Voor dit proces is soms wel en soms geen energie nodig	Dragereiwitten brengen glucose het cytoplasma binnen en transporteren ook natrium-, kalium- en calciumionen de cel in en uit
ENZYMEN	Katalyseren reacties in de extracellulaire vloeistof of in het cytosol (intracellulaire vloeistof).	Enzymen op de buitenmembranen van de cellen die het darmkanaal bekleden, breken dipeptiden af tot aminozuren
VERANKERINGSEIWITTEN	Hechten de plasmamembraan aan andere structuren vast en stabiliseren de positie van de cel	Binnen de cel binden verankeringsiwitten zich aan het cytoskelet (netwerk van verstevigende filamenten). Buiten de cel hechten verankeringsiwitten de cel aan extracellulaire eiwitvezels of aan andere cellen
HERKENNINGSEIWITTEN	Maken aan het immuunsysteem kenbaar of de cel al dan niet lichaamseigen is en of deze afwijkend of gezond is	Een groep van dergelijke herkenningseiwitten is het major histocompatibility complex (MHC), (dat in hoofdstuk 14 wordt besproken)

3.3 Diffusie en filtratie zijn passieve transportmechanismen die bijdragen aan het membraantransport

De doorlaatbaarheid of **permeabiliteit** van de plasmamembraan is de eigenschap waardoor precies wordt bepaald welke stoffen het cytoplasma in of uit kunnen gaan. Als er niets door een membraan heen kan, wordt deze **impermeabel** genoemd. Als alle stoffen de membraan zonder problemen kunnen passeren, is deze membraan **volledig permeabel**. Plasmamembranen zijn **selectief permeabel**; daardoor kunnen sommige stoffen vrij passeren en worden andere stoffen tegengehouden. Of een stof al dan niet door een plasmamembraan heen kan, wordt bepaald door de omvang, de elektrische lading, de vorm van het molecuul en de oplosbaarheid van de stof in vet of door een combinatie van deze factoren.

De verplaatsing van een stof door een membraan kan passief of actief zijn. Bij **passieve processen** worden ionen of moleculen door de plasmamembraan getransporteerd zonder dat dit de cel energie kost. **Actief transport** kost de cel energie, meestal in de vorm van adenosinetrifosfaat (ATP).

In deze paragraaf zullen we eerst twee typen passieve processen bestuderen: (1) *diffusie*, waaronder een speciale vorm van diffusie, de zogenoemde *osmose*; en (2)

filtratie. Daarna gaan we enkele typen van transport onderzoeken die door *dragerstoffen* worden *gemedieerd*. Dit kunnen zowel actieve als passieve processen zijn. We zullen de *gefaciliteerde diffusie* onderzoeken, een passief proces waarbij een dragerstof een rol speelt. Ook gaan we kijken naar *actief transport*, een actief proces waarbij een dragerstof een rol speelt. Ten slotte onderzoeken we twee actieve processen die vormen zijn van *vesiculair transport*: endocytose en exocytose.

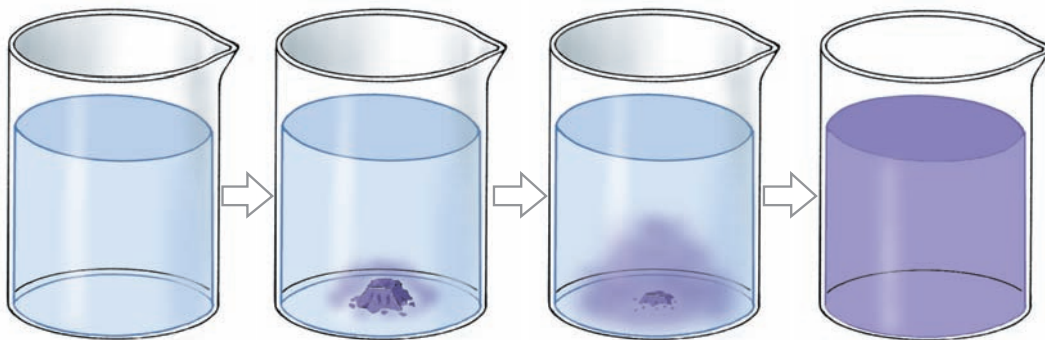
3.3.1 Diffusie

Ionen en moleculen zijn voortdurend in beweging: op hun weg botsen ze willekeurig tegen elkaar en tegen obstakels die ze tegenkomen. Het resultaat van dit bewegen is dat de moleculen zich gelijkmatig over een bepaalde ruimte zullen verspreiden en verdelen. **Diffusie** is de nettoverplaatsing van moleculen van een plaats met relatief hoge concentratie (veel botsingen) naar een gebied met een relatief lage concentratie (minder botsingen). Het verschil tussen de hoge en lage concentratie betekent dat er een **concentratieverschil** (concentratiegradiënt) is en diffusie wordt vaak omschreven als een verplaatsing 'met het concentratieverschil mee', of 'bergafwaarts'. Als gevolg van het diffusieproces raken de moleculen uiteindelijk gelijkmatig verdeeld en wordt het concentratieverschil opgeheven. Diffusie in lucht en water verloopt traag en speelt een belangrijke rol voor transport over zeer kleine afstanden. Met behulp van een voorbeeld uit het dagelijks



Figuur 3-4 Diffusie

Als een gekleurd suikerklontje in een beekerglas met water oplost, verspreiden de suiker- en kleurstofmoleculen zich vanaf een plaats waar ze een hoge concentratie hebben naar een plaats waar deze concentratie lager (of nul) is. Uiteindelijk worden de moleculen gelijkmatig verdeeld en zijn de concentraties overal gelijk.

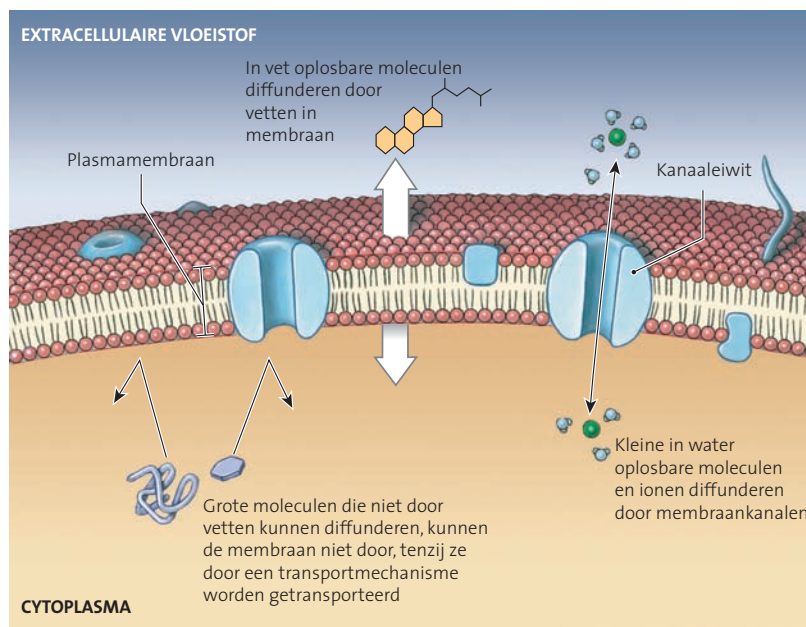


leven krijg je een idee van de werking van diffusie. Denk aan een suikerklontje dat in een bekeerglas met water wordt gegooit (figuur 3-4●). Naarmate het klontje oplost, ontstaat door de suiker- en de kleurstofmoleculen een groot concentratieverschil met het omringende kleurloze water. Uiteindelijk verspreiden opgeloste moleculen van beide typen zich door het water totdat ze gelijkmatig zijn verdeeld. Een beker water is echter van enorme afmetingen vergeleken met een cel. Bij de verdeling van een kleurstof over afstanden van centimeters, in tegenstelling tot micrometers, zijn echter additionele factoren in het spel die we hier buiten beschouwing laten.

Diffusie is belangrijk bij lichaamsvloeistoffen, omdat hierdoor plaatselijke concentratieverschillen worden opgeheven. Elke cel in het lichaam vormt bijvoorbeeld kooldioxide – de concentratie van dit gas binnen de cel (intracellulaire concentratie) is relatief hoog. De kooldioxideconcentratie is lager in de omringende extracellulaire vloeistof en nog lager in het stromende bloed. Doordat celmembranen vrij doorlaatbaar zijn voor kooldioxide, kan dit gas zijn concentratiegradiënt volgen; daardoor verspreidt het zich van de binnenkant van de cel naar de extracellulaire vloeistof en verplaatst het zich van daaruit naar het bloed. Het bloed brengt het gas naar de longen, waar het wordt verwijderd.

Diffusie door plasmamembranen

In extracellulaire vloeistoffen van het lichaam vindt vrije diffusie plaats van water en opgeloste stoffen. Een plasmamembraan werkt echter als barrière die de diffusie op selectieve wijze beperkt. Sommige stoffen kunnen gemakkelijk passeren, terwijl andere helemaal niet door de membraan heen kunnen. Een ion of molecuul kan onafhankelijk door een plasmamembraan diffunderen op een van de volgende twee manieren: (1) door verplaatsing door het vetgedeelte van de membraan; (2) door zich via een kanaaleiwit van de membraan te verplaatsen. De belangrijkste factoren die bepalen of



Figuur 3-5 Diffusie door plasmamembranen

De route die een stof neemt bij het passeren van een plasmamembraan, hangt af van de omvang van de stof en van zijn oplosbaarheid in vet.

een stof door een plasmamembraan kan diffunderen, zijn dus: de mate waarin de stof in vet oplost en de omvang van de stof ten opzichte van de membraankanalen (figuur 3-5●).

Alcohol, vetzuren en steroïden kunnen de cel gemakkelijk binnengaan, doordat ze door de vetgedeelten van de membraan kunnen diffunderen. Opgeloste gassen zoals zuurstof en kooldioxide kunnen cellen eveneens in en uit via diffusie door de dubbele fosfolipidenlaag. Ionen en de meeste in water oplosbare verbindingen zijn niet in vetten oplosbaar, dus deze moeten membraankanalen passeren om het cytoplasma binnen te komen. Deze kanalen zijn zeer klein; hun diameter is circa 0,8 nm. Watermoleculen kunnen vrij naar binnen en naar buiten, evenals ionen zoals natrium en kalium, maar zelfs een klein organisch molecuul, zoals glucose, is te groot en kan niet door de kanalen heen. Watermoleculen kunnen het cytoplasma binnenkomen of verlaten via waterkanaaltjes, aquaporinen genoemd.

Osmose: een speciaal type diffusie

De diffusie van water door een semipermeabele membraan wordt **osmose** genoemd (*osmos*, druk). Zowel intracellulaire als extracellulaire vloeistoffen zijn oplossingen met verschillende **opgeloste stoffen**. Elke

opgeloste stof heeft de neiging te diffunderen alsof er geen andere stoffen in de oplossing aanwezig waren. Daarom hebben veranderingen van de concentratie van bijvoorbeeld kaliumionen geen invloed op de diffusiesnelheid of -richting van natriumionen. Enkele ionen en moleculen (opgeloste stoffen) diffunderen het cytoplasma binnen, andere diffunderen naar buiten en enkele, zoals eiwitten, kunnen niet door een plasmamembraan diffunderen. Maar als we de afzonderlijke moleculen negeren en eenvoudig de opgeloste ionen en moleculen tellen, blijkt dat de totale concentratie van opgeloste ionen en moleculen binnen de plasmamembraan gelijk is aan de totale concentratie opgeloste deeltjes buiten de membraan.

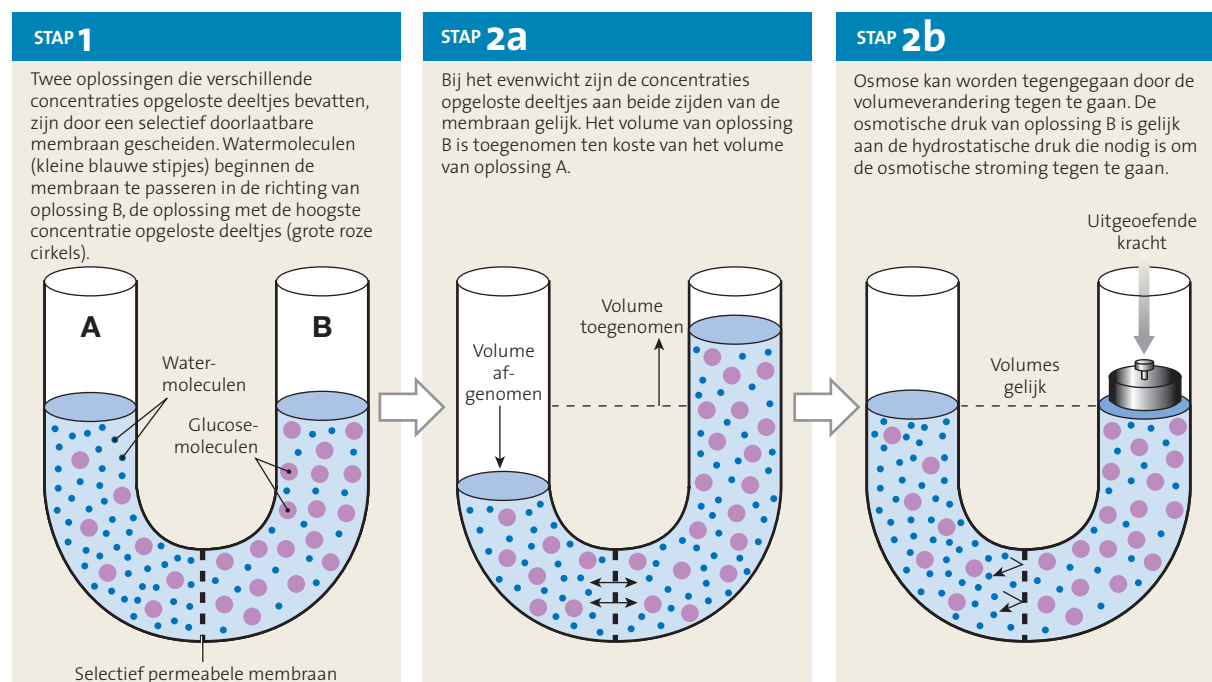
Deze evenwichtstoestand van het totaal aantal opgeloste deeltjes blijft behouden, doordat de plasmamembraan vrij doorlaatbaar is voor water. Telkens wanneer zich een verschil in de concentratie van opgeloste deeltjes voordoet aan weerszijden van een plasmamembraan, bestaat er eveneens een concentratieverschil voor water. Doordat de opgeloste deeltjes ruimte innemen die anders door watermoleculen zouden worden ingenomen, geldt: hoe hoger de concentratie opgeloste deeltjes, hoe

lager de concentratie water. Als gevolg daarvan hebben watermoleculen de neiging door een membraan te stromen in de richting van de oplossing die de hoogste concentratie opgeloste stoffen heeft; de waterverplaatsing volgt namelijk de concentratiegradiënt van water. De waterverplaatsing gaat zo lang door tot de waterconcentratie, en daarmee de totale concentratie opgeloste stoffen, aan beide zijden van de membraan gelijk is.

Drie kenmerken van osmose zijn belangrijk om te onthouden:

1. Osmose is de diffusie van water door een semipermeabele membraan.
2. Osmose treedt op door een selectief permeabele membraan die vrij doorlaatbaar is voor water, maar niet voor opgeloste deeltjes.
3. Bij osmose stroomt water door een semipermeabele membraan naar de oplossing die de hoogste concentratie opgeloste deeltjes heeft, doordat daar de concentratie van water lager is.

Osmose en osmotische druk In figuur 3-6 is het proces van osmose schematisch afgebeeld. In stap 1 zijn de twee oplossingen (A en B) met verschillende concen-



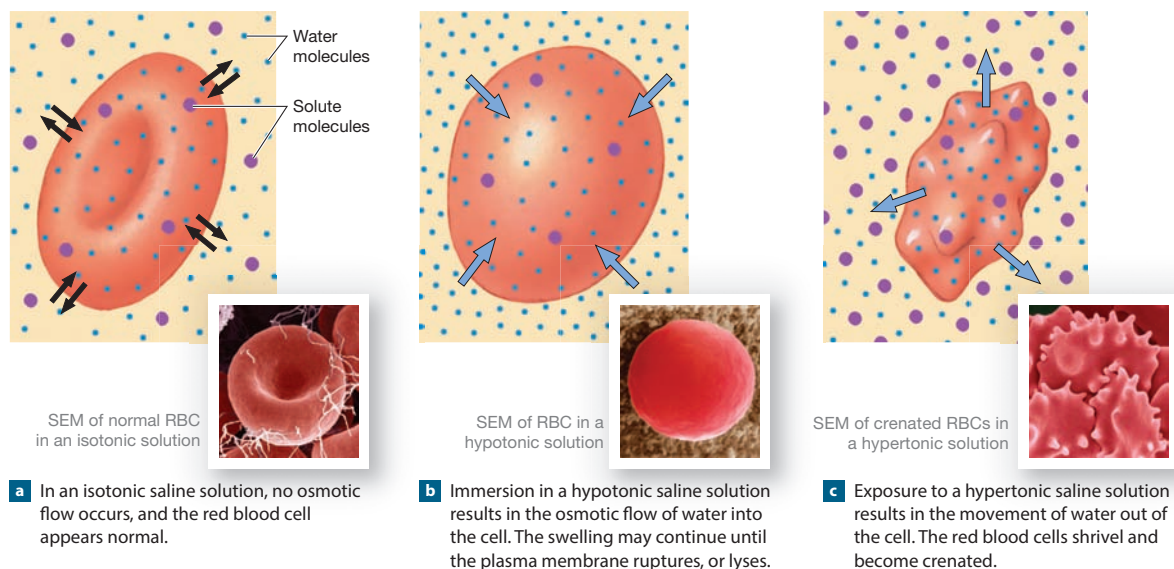
Figuur 3-6 Osmose

Door de osmotische stroming van water kan een osmotische druk ontstaan aan beide zijden van een semipermeabele membraan. De osmotische druk van oplossing B is gelijk aan de hydrostatische druk die nodig is om de osmotische stroming te stoppen.

traties opgeloste stoffen te zien, deze zijn gescheiden door een selectief permeabele membraan. Als er osmose plaatsvindt, passeren watermoleculen door de membraan tot de twee oplossingen een gelijke concentratie opgeloste deeltjes hebben (stap 2a). Daardoor neemt het volume van oplossing B toe, ten koste van het volume van oplossing A. Hoe groter het aanvankelijke verschil in concentraties opgeloste deeltjes, hoe sterker de osmotische stroom is. De **osmotische druk** van een oplossing is een indicatie voor de kracht van de waterbeweging *naar die oplossing toe* als gevolg van de concentratie opgeloste deeltjes. Naarmate de concentratie opgeloste deeltjes van een oplossing toeneemt, neemt ook de osmotische druk toe. Osmotische druk kan op verschillende manieren worden gemeten. Door een voldoende grote tegengestelde kracht kan bijvoorbeeld worden verhinderd dat watermoleculen binnenkomen. Door druk tegen een vloeistof ontstaat een *hydrostatische druk*. Bij stap 2b is de hydrostatische druk tegengesteld aan de osmotische druk van oplossing B, dus er treedt netto geen osmotische stroming meer op. Oplossingen met verschillende concentraties opgeloste deeltjes worden *isotoon*, *hypotoon* of *hypertoon* genoemd

met betrekking tot hun effect op de vorm en de spanning van de plasmamembraan van levende cellen. Hoewel de effecten van verschillende osmotische oplossingen in de meeste weefsels moeilijk te zien zijn, zijn ze bij erythrocyten (figuur 3-7●) gemakkelijk waarneembaar.

In een isotone oplossing (iso, gelijk en tonos, spanning) – een oplossing die geen netto watertransport in of uit de cel veroorzaakt – behouden erythrocyten hun normale uiterlijk (figuur 3-7a●). In dit geval bestaat er een evenwicht en terwijl er één watermolecuul de cel uitgaat, gaat er een ander molecuul de cel binnen om deze te vervangen. Als een erythrocyt in een hypotone oplossing wordt gelegd (*hypo*-, lager), gaat water de cel in, waardoor de cel opzwellt als een ballon (figuur 3-7b●). Uiteindelijk kan de cel ontploffen, of lyseert hij. In het geval van erythrocyten wordt dit hemolyse genoemd (*hemo*-, bloed en *lysis*, oplossing). Erythrocyten in een hypertone oplossing (*hyper*, boven) zullen via osmose water verliezen. Als gevolg daarvan krimpen ze en drogen ze uit. Het krimpen van erythrocyten wordt crenatie genoemd (figuur 3-7c●).



Figuur 3-7 Osmotische stroming door een plasmamembraan

Zwarte pijlen geven een evenwicht weer zonder netto waterverplaatsing. Blauwe pijlen geven de richting aan van de netto osmotische waterverplaatsing. **(a)** In een isotone zoutoplossing treedt geen osmotische stroming op en heeft de erythrocyt een normaal uiterlijk. **(b)** Onderdompeling in een hypotone zoutoplossing leidt tot een osmotische waterstroming in de cellen. Soms gaat de zwelling door totdat de plasmamembraan scheurt, oftewel lyseert. **(c)** Blootstelling aan een hypertone zoutoplossing resulteert in een verplaatsing van water uit de cellen. De erythrocyten krimpen en ondergaan crenatie (karteling). (SEM's $\times 833$).

Vaak is het noodzakelijk patiënten na ernstig bloedverlies of bij uitdroging grote hoeveelheden vocht toe te dienen. Een vloeistof die vaak wordt toegediend, is een 0,9 procent (0,9 g/dl) oplossing van natriumchloride (NaCl). Deze oplossing, waarvan de concentratie de normale *osmotische concentratie* (totale concentratie opgeloste deeltjes) van lichaamsvloeistoffen benadert, wordt een *fysiologische zoutoplossing* genoemd. Deze oplossing wordt gebruikt, omdat natrium en chloride de meest voorkomende ionen zijn in de extracellulaire vloeistof van het lichaam. Doordat de nettoverplaatsing van beide typen ionen door de plasmamembraan vrijwel nul is, is een fysiologische zoutoplossing vrijwel isotonisch ten opzichte van de lichaamscellen.

INZICHTVRAGEN

- 6 Wat wordt bedoeld met 'semipermeabel' in de context van plasmamembranen?
- 7 Geef een definitie van diffusie.
- 8 Welke invloed heeft een afname van de zuurstofconcentratie in de longen op de diffusie van zuurstof naar het bloed?
- 9 Geef een definitie van osmose.
- 10 Ten opzichte van een hypertone oplossing is het cytosol van een erythrocyt _____.
De antwoorden zijn te vinden in bijlage 1 achter in het boek.

BELANGRIJK

In de natuur wordt naar evenwicht gestreefd, tenzij iets, bijvoorbeeld een plasmamembraan, dit in de weg staat. In afwezigheid van een plasmamembraan of bij een vrij doorlaatbaar membraan zullen concentratieverschillen al snel door diffusie worden opgeheven. Osmose probeert de concentratieverschillen op te heffen die heersen aan beide zijden van een membraan dat doorlaatbaar is voor water, maar niet voor de opgeloste deeltjes in de oplossing.

3.3.2 Filtratie

Bij het passieve proces dat **filtratie** wordt genoemd, wordt water als gevolg van de hydrostatische druk door een membraan geperst. Als de moleculen van de opgeloste stof zo klein zijn dat ze door de poriën in de

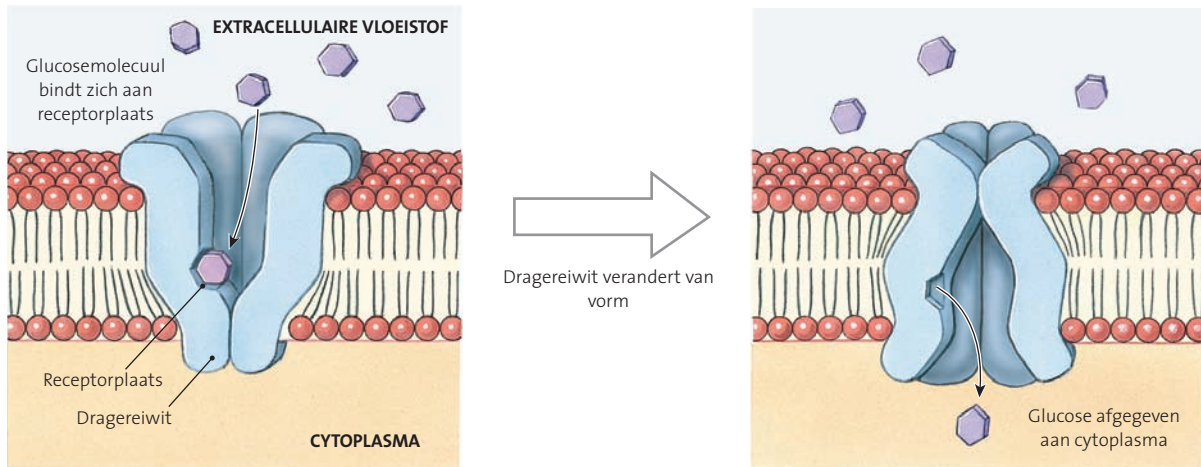
membraan heen kunnen, zullen ze door het water worden meegevoerd. In het lichaam pompt het hart bloed door het bloedvaatstelsel, waardoor het een hydrostatische druk, of *bloeddruk* genereert. Filtratie treedt op door de wanden van kleine bloedvaten, waardoor water en opgeloste voedingsstoffen in de weefsels van het lichaam worden geperst. Filtratie door gespecialiseerde bloedvaten in de nieren is een noodzakelijke stap bij de vorming van urine.

3.4 Door dragerstoffen gemedieerd transport en vesiculair transport dragen ook bij aan het membraantransport

Bij door *dragerstoffen gemedieerd transport* zijn gespecialiseerde membraaneiwitten noodzakelijk. Dit transport kan actief of passief gebeuren, afhankelijk van de te vervoeren component en het transportmechanisme. Bij *vesiculair transport* worden stoffen in membraanblaasjes verpakt en in of uit de cel verplaatst. Vesiculair transport is altijd een actief proces.

3.4.1 Door dragerstoffen gemedieerd transport

Bij **door dragerstoffen gemedieerd transport** binden membraaneiwitten zich aan specifieke ionen of organische substraten en vervoeren deze door de plasmamembraan heen. Deze eiwitten hebben een aantal eigenschappen gemeenschappelijk met enzymen. Ze kunnen steeds opnieuw worden gebruikt en ze kunnen zich alleen aan een specifiek substraat binden. De dragereiwitten die glucose transporteren, zullen bijvoorbeeld geen andere enkelvoudige suikers vervoeren. Door dragerstoffen gemedieerd transport kan passief zijn (geen ATP nodig) of actief (ATP noodzakelijk). Bij *passief transport* worden opgeloste stoffen meestal vervoerd van een gebied met een hoge concentratie naar een gebied met een lage concentratie. Mechanismen van *actief transport* kunnen een bestaande concentratiegradiënt volgen, of er tegenin gaan. Veel dragereiwitten vervoeren één ion of molecuul tegelijk, maar sommige vervoeren twee opgeloste stoffen tegelijkertijd. Bij *co-transport* vervoert de dragerstof tegelijkertijd twee opgeloste stoffen in dezelfde rich-



Figuur 3-8 Gefaciliteerde diffusie

Bij gefaciliteerde diffusie bindt een extracellulair molecuul zoals glucose zich aan een receptorplaats op een dragereiwit. Deze binding stelt het molecuul in staat door de membraan te diffunderen.

ting, hetzij de cel in of uit. Bij *contratransport* wordt de ene stof in de cel binnen gebracht, terwijl de andere naar buiten wordt vervoerd. Hierna worden twee belangrijke voorbeelden van door dragerstoffen gemedieerd transport besproken: *gefaciliteerde diffusie* en *actief transport*.

Gefaciliteerde diffusie

Veel essentiële voedingsstoffen, waaronder glucose en aminozuren, zijn onoplosbaar in vetten en te groot om door de membraankanalen heen te kunnen. Deze verbindingen kunnen echter passief door dragereiwitten door de membraan worden getransporteerd bij een proces dat **gefaciliteerde diffusie** wordt genoemd (figuur 3-8●). Eerst bindt het te transporteren molecuul zich aan een **receptorplaats** op het dragereiwit. Daarna verandert de vorm van het eiwit, waardoor het molecuul naar de binnenkant van de plasmamembraan wordt verplaatst, waar het in het cytoplasma wordt afgegeven.

Evenals bij eenvoudige diffusie wordt bij gefaciliteerde diffusie geen ATP verbruikt en de moleculen verplaatsen zich van een gebied met hogere concentratie naar een gebied met lagere concentratie. Gefaciliteerde diffusie verschilt echter van eenvoudige diffusie, doordat de snelheid van het transport niet oneindig kan toenemen; er is slechts een beperkt aantal dragereiwitten beschikbaar in de membraan. Zodra deze allemaal actief bezig zijn met transport, zal elke verdere toename van

de concentratie opgeloste stoffen in de extracellulaire vloeistof geen effect meer hebben op de snelheid van het transport.

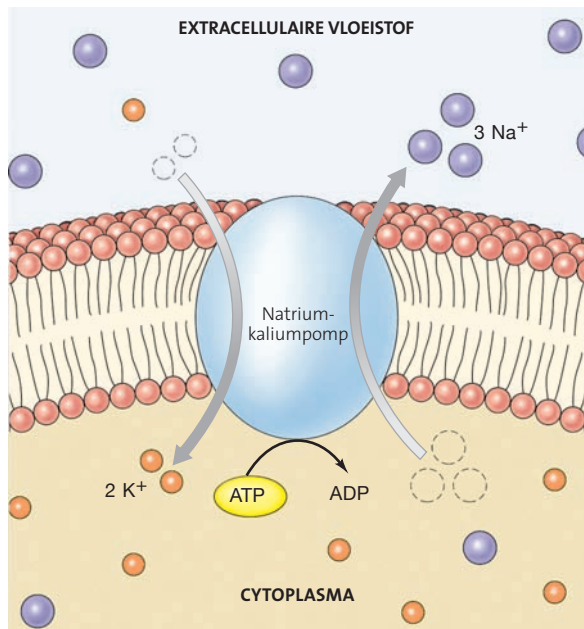
Actief transport

Bij **actief transport** levert de energierijke verbinding in ATP de energie die nodig is om ionen of moleculen door de membraan heen te verplaatsen. Hoewel actief transport energie kost, heeft dit proces een groot voordeel: deze vorm van transport is niet afhankelijk van een concentratiegradiënt. Dit betekent dat de cel specifieke stoffen kan opnemen of afgeven *ongeacht de concentratie binnen of buiten de cel*.

Alle cellen bevatten dragereiwitten die **ionenpompen** worden genoemd; deze vervoeren de kationen natrium (Na^+), kalium (K^+), calcium (Ca^{2+}) en magnesium (Mg^{2+}) actief door celmembranen heen. Gespecialiseerde cellen kunnen andere ionen transporteren, waaronder jodide (I^-), chloride (Cl^-), en ijzer (Fe^{2+}). Veel van deze dragereiwitten vervoeren een specifiek kation of anion uitsluitend in één richting: hetzij de cel in of de cel uit. In enkele gevallen kan één dragereiwit meer dan één ion tegelijkertijd vervoeren. Als één soort ion zich in de ene richting verplaatst en het andere verplaatst zich in tegengestelde richting (contratransport), wordt het dragereiwit een **uitwisselingspomp** genoemd.

Een belangrijke functie van uitwisselingspompen is het behoud van de homeostase in de cel. Natrium- en kaliumionen zijn de belangrijkste kationen in de lichaams-

vloeistoffen. In de extracellulaire vloeistof is de concentratie natriumionen hoog, maar in het cytoplasma laag. Voor de verdeling van kalium in het lichaam geldt het tegenovergestelde: laag in de extracellulaire vloeistof, en hoog in het cytoplasma. Doordat in de membraan kanaaleiwitten aanwezig zijn die altijd open staan, (zogenoemde *lekkanalen*), diffunderen natriumionen langzaam de cel binnen en diffunderen kaliumionen naar buiten.



Figuur 3-9 De natrium-kalium-ATPase-pomp

De werking van de natrium-kalium-ATPase-pomp is een voorbeeld van actief transport. Elk tot ADP omgezet molecuul ATP zorgt voor het transport van drie Na^+ uit de cel en twee K^+ in de cel.

De homeostase binnen de cel is afhankelijk van het handhaven van de concentratiegradiënt van natrium- en kaliumionen tussen cel en extracellulaire vloeistof. De **natrium-kalium-ATPase-pomp** handhaaft deze gradiënt door natriumionen naar buiten te pompen en verloren gegane kaliumionen terug op te nemen. Per verbruikt ATP-molecuul worden drie natriumionen naar buiten verplaatst en twee kaliumionen opnieuw door de cel opgenomen (figuur 3-9●). De energiebehoefte is indrukwekkend. De natrium-kalium-ATPase-pomp kan wel 40 procent verbruiken van het ATP dat een cel in rust produceert.

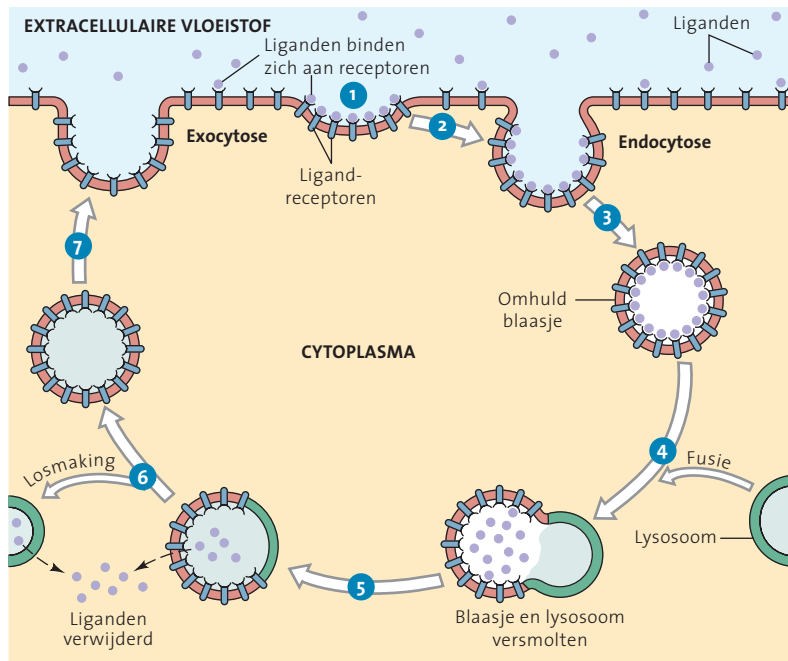
3.4.2 Vesiculair transport

Bij **vesiculair transport** worden stoffen in blaasjes verpakt en in of uit de cel verplaatst. Deze kleine vliezige blaasjes zijn ontstaan bij de plasmamembraan of versmelten met deze membraan. De twee belangrijkste groepen vesiculair transport zijn *endocytose* en *exocytose*.

Endocytose

Het proces dat **endocytose** wordt genoemd (*endo*-, binnen + *cyte*, cel) is het verpakken van extracellulair materiaal in een blaasje bij het celoppervlak voor transport in de cel. Relatief grote hoeveelheden extracellulair materiaal kunnen hierbij zijn betrokken. Er zijn drie belangrijke typen endocytose: *receptorgemedieerde endocytose*, *pinocytose* en *fagocytose*. Al deze processen zijn vormen van actief transport waarvoor ATP of energie in een andere vorm nodig is.

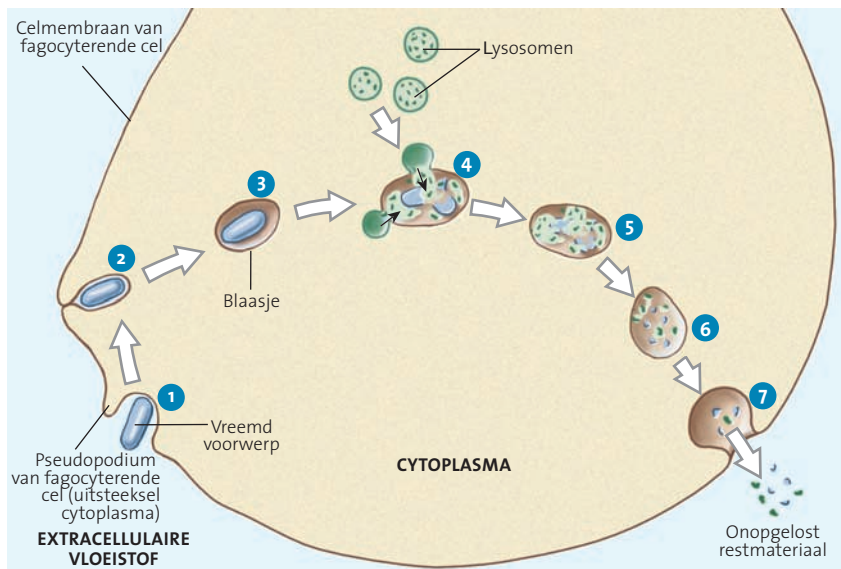
- **Receptorgemedieerde endocytose** produceert vesikels met hoge concentraties van een specifiek doelmolecuul. Receptorgemedieerde endocytose begint wanneer moleculen in de extracellulaire vloeistof zich aan receptoren op het plasmamembraan binden (figuur 3-10●). De receptoren binden zich aan specifieke doelmoleculen (target moleculen), de zogenoemde *liganden*, zoals een transporteiwit of hormoon en groeperen zich dan samen op de plasmamembraan. Het gebied van de membraan waar de receptoren aan het doelmolecuul zijn gebonden, vormt een groeve of instulping die zich afsnoert, zodat een blaasje ontstaat. Het vesikel is omgeven door een stukje van de binnenste laag van het plasmamembraan. Veel belangrijke stoffen zoals cholesterol en ijzerionen (Fe^{2+}) zijn tijdens het transport door het lichaam aan speciale transporteiwitten gebonden. Deze transporteiwitten zijn te groot om door membraankanalen te kunnen passeren, maar ze kunnen via receptorgemedieerde endocytose de cel binnenkomen.
- **Pinocytose** (*pinein*, drinken) of 'drinken door de cel' is de vorming van kleine blaasjes die met extracellulaire vloeistof zijn gevuld. Bij dit proces, dat bij alle cellen voorkomt, ontstaat een diepe groeve of instulping in de plasmamembraan die zich vervolgens afsnoert. Omdat hier geen receptoreiwitten bij zijn betrokken, is pinocytose niet zo'n selectief proces als receptorgemedieerde endocytose.



Receptor-gemedieerde endocytose

- 1 Liganden (doelmoleculen) binden zich aan receptoren in celmembraan.
- 2 Gebieden die met liganden zijn bedekt, vormen diepe instulpingen in het oppervlak van de membraan.
- 3 Instulpingen snoeren zich af en vormen blaasjes.
- 4 Blaasjes versmelten met lysosomen.
- 5 Liganden worden verwijderd en in het cytoplasma opgenomen.
- 6 De membraan die het receptor-molecuul bevat, scheidt zich van het lysosoom.
- 7 Het blaasje keert terug naar het oppervlak.

Figuur 3-10 Receptorgemedieerde endocytose



Fagocytose

- 1 Een fagocyt komt in contact met het vreemde voorwerp en stulpt zich eromheen met pseudopodia (uitsteeksels van het cytoplasma).
- 2 De pseudopodia bewegen zich naar elkaar toe en versmelten, zodat het materiaal in het blaasje gevangen raakt.
- 3 Het blaasje verplaatst zich in het cytoplasma.
- 4 Lysosomen versmelten met het blaasje.
- 5 Door deze versmelting worden verteringsenzymen geactiveerd.
- 6 De enzymen breken het gefagocyteerde materiaal af.
- 7 Daarna wordt het restmateriaal via exocytose de cel uit getransporteerd.

Figuur 3-11 Fagocytose

- Bij **fagocytose** (*phagein*, eten) of 'eten door de cel' worden blaasjes gevormd met daarin vaste voorwerpen die even groot kunnen zijn als de cel zelf (figuur 3-11●). Uitstulpingen van het cytoplasma, zogenoemde **pseudopodia** (*pseudo-*, vals + *podon*, voet), omsluiten het voorwerp en de membranen versmelten, zodat een blaasje ontstaat. Dit blaasje versmelt vervolgens met verscheidene *lysosomen* en de inhoud van het blaasje wordt door de verterings-enzymen van het lysosoom afgebroken.

De meeste cellen vertonen pinocytose; fagocytose komt echter alleen voor bij gespecialiseerde cellen die weefsels beschermen door bacteriën, celfragmenten en andere afwijkende stoffen in te sluiten. (Fagocyterende

cellen zullen worden besproken wanneer de bloedcellen (hoofdstuk 11) en de immuunreactie (hoofdstuk 14) worden behandeld.)

Exocytose

Het proces dat **exocytose** wordt genoemd (*exo-*, buiten), is wat werking betreft het omgekeerde van endocytose. Bij exocytose versmelt een blaasje dat in de cel is ontstaan, met de plasmamembraan en geeft zijn inhoud aan de extracellulaire omgeving af. Het afgegeven materiaal kan een klierproduct zijn, zoals een *hormoon* (een stof die in het bloed circuleert en die cellen in andere delen van het lichaam beïnvloedt), slijm of afvalstoffen die overblijven van het hergebruik van beschadigde organellen (figuur 3-11●).

Tabel 3-2 Een samenvatting van de mechanismen die zijn betrokken bij verplaatsing door plasmamembranen

MECHANISME	PROCES	FACTOREN DIE DE TRANSPORTSNELHEID BEÏNVLOEDEN	STOFFEN DIE WORDEN GETRANSPORTEERD
DIFFUSIE	Verplaatsing moleculen van opgeloste stoffen; richting bepaald door verschillen in concentraties	Concentratieverschil; omvang moleculen; elektrische lading, oplosbaarheid in vet; temperatuur en de aanwezigheid van waterkanaaltjes	Kleine anorganische ionen; de meeste gassen en in vet oplosbare stoffen (alle cellen)
OSMOSE	Verplaatsing van watermoleculen in de richting van de oplossing die een relatief hogere concentratie opgeloste deeltjes bevat, door een semipermeabele membraan	Concentratieverschil; tegen-gestelde osmotische of hydrostatische druk	Alleen water (alle cellen)
FILTRATIE	Verplaatsing van water, meestal met opgeloste stoffen via hydrostatische druk; is filtratiemembraan voor nodig	Hoeveelheid druk, omvang van poriën in filtratiemembraan	Water en kleine ionen (bloedvaten)
DRAGERGEMEDIEERD TRANSPORT Gefaciliteerde diffusie	Dragereiwitten vervoeren passief opgeloste stoffen in de richting van het concentratieverschil	Omvang concentratieverschil en beschikbaarheid van dragereiwitten	Glucose en aminozuren (alle cellen)
Actief transport	Dragereiwitten vervoeren actief opgeloste stoffen, ongeacht het concentratieverschil	Beschikbaarheid van dragereiwitten, substraat, en ATP	Na ⁺ , K ⁺ , Ca ²⁺ , Mg ²⁺ (alle cellen, andere opgeloste stoffen door gespecialiseerde cellen)
VESICULAIR TRANSPORT Endocytose	Vorming van blaasjes omgeven door membranen die vloeibaar of vast materiaal bevatten	Mechanisme afhankelijk van de stof die in de cel wordt opgenomen; ATP nodig	Vloeistoffen, voedingsstoffen (alle cellen); celfragmenten, ziekteverwekkers (gespecialiseerde cellen)
Exocytose	Blaasjes die intracellulaire vloeibare of vaste stoffen bevatten, versmelten met de plasmamembraan	Mechanisme afhankelijk van getransporteerde stof; ATP nodig	Vloeistoffen, celfragmenten (alle cellen)

Op ieder willekeurig moment worden stoffen door verschillende transportmechanismen binnen of buiten de cel gebracht. Deze mechanismen zijn in tabel 3-2 samengevat.

INZICHTVRAGEN

- 11 Wat is het verschil tussen actieve en passieve transportprocessen?
- 12 Tijdens de vertering in de maag wordt de concentratie waterstofionen (H^+ -ionen) vele malen hoger dan de concentratie in de maagwandcellen. Welk type transportproces zou dit resultaat teweeg kunnen brengen?
- 13 Wanneer bepaalde typen witte bloedcellen bacteriën tegenkomen, kunnen ze deze geheel bedekken en in zich opnemen. Hoe heet dit proces?

De antwoorden zijn te vinden in bijlage 1 achter in het boek.

3.5 Organellen in het cytoplasma vervullen specifieke functies

Cytoplasma is een algemene term voor de stoffen in de cel, vanaf de plasmamembraan tot aan de celkern. Het cytoplasma bevat cytosol en organellen.

3.5.1 Het cytosol

Het **cytosol** is de intracellulaire vloeistof die opgeloste voedingsstoffen, ionen, oplosbare en onoplosbare eiwitten en afvalstoffen bevat. De samenstelling van het cytosol vertoont de volgende verschillen met de extracellulaire vloeistof die zich rond de meeste cellen in het lichaam bevindt:

- Het cytosol heeft een hogere concentratie kaliumionen en een lagere concentratie natriumionen, terwijl de extracellulaire vloeistof een hogere concentratie natriumionen en een lagere concentratie kaliumionen heeft.
- Het cytosol heeft een hoge concentratie opgeloste eiwitten; veel van deze eiwitten zijn enzymen die stofwisselingsactiviteiten reguleren. Deze eiwitten geven het cytosol een consistentie die het midden houdt tussen die van dunne stroop en bijna gestolde gelatine.

- Het cytosol bevat meestal kleine hoeveelheden koolhydraten en kleine reserves aminozuren en vetten. De koolhydraten worden afgebroken om energie te leveren en de aminozuren worden benut om eiwitten te vormen. De vetten worden vooral als energiebron gebruikt wanneer er geen koolhydraten beschikbaar zijn.

Het cytosol kan ook onoplosbare stoffen bevatten, de zogenoemde **inclusies**. Voorbeelden zijn onder meer voedingsstoffen (zoals glycogeenkorrels in spier- en levercellen) en vetdruppels (in vetcellen).

3.5.2 De organellen

Organellen (kleine organen) zijn interne structuren die specifieke functies uitvoeren die noodzakelijk zijn voor een normale bouw, onderhoud en stofwisseling van de cel (figuur 3-2●, pp. 58–59). Organellen die door membranen zijn omgeven, zijn onder meer: de *celkern*, de *mitochondriën*, het *endoplasmatisch reticulum*, het *Golgi-apparaat*, de *lysosomen* en de *peroxisomen*. Door de membraan wordt het organel van het cytosol geïsoleerd, zodat klierproducten, enzymen of gifstoffen, die schadelijk kunnen zijn voor de cel, in het organel kunnen worden opgeslagen. Het *cytoskelet*, de *microvilli*, *centriolen*, *trilharen*, *zweepharen*, *ribosomen* en *proteasomen* zijn organellen die niet door een membraan zijn omgeven. Doordat deze organellen niet door een membraan zijn omgeven, staan hun onderdelen in direct contact met het cytosol.

Het cytoskelet

Het **cytoskelet** is een inwendig raamwerk van eiwitten met draadvormige filamenten en holle buisjes, dat het cytoplasma stevigheid en buigzaamheid verleent (figuur 3-12●). De belangrijkste elementen van het cytoskelet in de meeste cellen zijn microfilamenten, intermediaire filamenten en microtubuli. Dikke filamenten zijn alleen in spiercellen te vinden.

Microfilamenten De dunste strengen van het cytoskelet zijn de **microfilamenten**, die meestal uit het eiwit **actine** bestaan. In de meeste cellen vormen ze een dikke laag, juist onder de plasmamembraan. De microfilamenten binden de plasmamembraan aan het onderliggende cytoplasma door het vormen van verbindingen met eiwitten uit de plasmamembraan. In

spiercellen reageren microfilamenten van actine met **dikke filamenten** die uit het eiwit **myosine** bestaan. Daardoor zijn krachtige samentrekkingen mogelijk.

Intermediaire filamenten De omvang van deze filamenten van het cytoskelet ligt tussen die van de microfilamenten en de dikke filamenten van spiercellen in. De eiwitsamenstelling kan verschillen, afhankelijk van het celtype. Intermediaire filamenten verstevigen de cel en stabiliseren de positie van de cel ten opzichte van de omringende cellen via gespecialiseerde hech-

tingen aan de plasmamembraan. Veel cellen bevatten gespecialiseerde intermediaire filamenten met unieke functies. Keratinevezels in de bovenste huidlagen zijn een voorbeeld van intermediaire filamenten; door deze vezels zijn de huidlagen stevig en verzetten ze zich tegen uitrekking.

Microtubuli Alle lichaamscellen bevatten **microtubuli**, holle buisjes die uit het globulaire eiwit **tubuline** bestaan. Microtubuli vormen de belangrijkste componenten van het cytoskelet, die de cel sterkte en stevigheid geven en die de belangrijke organellen verankeren.

Tijdens de celdeling vormen microtubuli de *spoelfiguur*, die de gedupliceerde chromosomen naar tegenovergestelde uiteinden van de delende cel geleiden. Dit proces zal in een latere paragraaf worden behandeld.

Microvilli

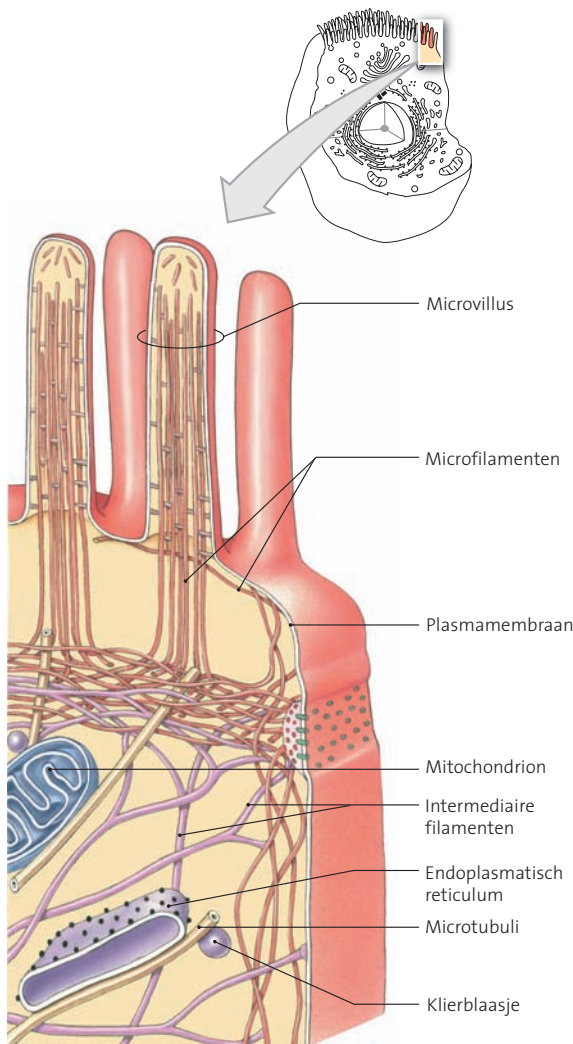
Microvilli zijn kleine, vingervormige uitstulpingen van de plasmamembraan op het buitenste oppervlak van vele cellen (zie figuur 3-2●). Een inwendige kern van microfilamenten ondersteunt de microvilli en verbindt ze met het cytoskelet (figuur 3-12●). Doordat ze het oppervlakte van de membraan vergroten, komen microvilli veel voor bij cellen die actief betrokken zijn bij het opnemen van stoffen uit de extracellulaire vloeistof, zoals cellen van het darmkanaal en de nieren.

Centriolen, cilia en flagella

Behalve dat microtubuli een afzonderlijke functie hebben in het cytoskelet, zijn ze soms tot complexere structuren met elkaar verbonden, de zogenoemde *centriolen*, *cilia* (*trilharen*) en *flagella* (*zweepharen*).

Centriolen Een **centriole** is een cilindrische structuur die uit 9 tripletten van microtubuli bestaat (zie figuur 3-2●). Alle dierlijke cellen die tot celdeling in staat zijn, hebben een paar centriolen die loodrecht op elkaar staan. De centriolen vormen de spoelfiguur die de DNA-strengen tijdens de celdeling verplaatsen. Centriolen ontbreken in volwassen erythrocyten, skeletspiercellen, hartspiercellen en in de meeste neuronen. Als gevolg daarvan kunnen deze cellen zich niet delen.

Trilharen (*cilia*, enkelvoud *cilium*) zijn betrekkelijk lange, dunne uitstulpingen van de plasmamembraan



Figuur 3-12 Het cytoskelet

Het cytoskelet biedt stevigheid en structurele ondersteuning voor de cel en zijn organellen. Interacties tussen onderdelen van het cytoskelet zijn ook van belang bij de verplaatsing van organellen en bij vormveranderingen van de cel.

(zie figuur 3-2●). Ze worden intern ondersteund door een cilinder van paren van microtubuli. Trilharen bewegen zich actief; hiervoor is energie nodig die door ATP wordt geleverd. Door hun gecoördineerde acties verplaatsen de trilharen vloeistoffen of klierproducten langs het celoppervlak. Trilharen die de binnenkant van de luchtwegen bekleden, vertonen een gesynchroniseerde beweging; daardoor verplaatsen ze kleverig slijm en daarin gevangen stofdeeltjes in de richting van de keel, zodat deze niet in de kwetsbare ademhalingsorganen terechtkomen. Als deze trilharen beschadigd zijn of zoals bij zware rokers of door stofwisselingsproblemen onbeweeglijk zijn geworden, gaat het reinigend vermogen verloren en worden de irriterende stoffen niet langer verwijderd. Als gevolg daarvan ontstaan chronische hoest en infecties van de ademhalingsorganen.

Zweepharen Organellen die **zweepharen** (*flagella*, enkelvoud *flagellum*, zweep) worden genoemd, lijken op trilharen, maar zijn veel langer. Door zweepharen wordt niet de omringende vloeistof langs de stilstaande cel verplaatst, maar wordt een cel door de omringende vloeistof voortbewogen. Spermacellen zijn de enige cellen bij de mens die een zweephaar hebben. Als de zweephaar van een spermacel verlamd is of anderszins afwijkt, zal de betrokkene onvruchtbaar zijn, doordat onbeweeglijke spermacellen niet tot bevruchting in staat zijn.

Ribosomen

Ribosomen zijn organellen die eiwitten maken; hierbij maken ze gebruik van informatie die in het DNA van de kern ligt opgeslagen. Elk ribosoom bestaat uit een kleine en een grote subeenheid die uit ribosomaal RNA en eiwitten bestaat. Ribosomen worden in alle cellen aangetroffen, maar het aantal verschilt, afhankelijk van het type cel en de activiteiten van die cel. Levercellen, die de bloedeiwitten aanmaken, hebben bijvoorbeeld veel meer ribosomen dan vetcellen waar triglyceriden worden gemaakt.

Er zijn twee belangrijke typen ribosomen: vrije ribosomen en gebonden ribosomen. **Vrije ribosomen** liggen overal door het cytoplasma verspreid en de eiwitten die zij maken, komen het cytosol binnen. **Gebonden ribosomen** zijn aan het *endoplasmatisch reticulum* (ER) vastgehecht; het endoplasmatisch reticulum is een or-

ganel dat met een membraan is omgeven. Eiwitten die door gebonden ribosomen worden gevormd, gaan het endoplasmatisch reticulum binnen, waar ze worden omgezet en verpakt voor transport.

Proteasomen

Vrije ribosomen maken eiwitten binnen het cytoplasma en proteasomen breken eiwitten af. **Proteasomen** zijn organellen die verschillende eiwitplitsende enzymen of *proteasen* bevatten. Proteasomen zijn verantwoordelijk voor de verwijdering en het hergebruik van beschadigde of gedenatureerde eiwitten. Dergelijke eiwitten ontstaan bijvoorbeeld in cellen die door virussen zijn geïnfecteerd.

Het endoplasmatisch reticulum

Het **endoplasmatisch reticulum** (*reticulum*, netwerk) of ER is een netwerk van intracellulaire membranen die zijn verbonden met de *kernmembraan* die de celkern omgeeft (zie figuur 3-2●). Het ER heeft vier belangrijke functies:

1. *Synthese*. Gespecialiseerde gebieden van het ER vormen eiwitten, koolhydraten en vetten.
2. *Opslag*. Het ER kan gesynthetiseerde moleculen of stoffen die uit het cytosol zijn opgenomen, opslaan zonder dat deze stoffen invloed hebben op andere celactiviteiten.
3. *Transport*. Stoffen kunnen door het ER van de ene plaats naar de andere worden vervoerd.
4. *Detoxificatie*. Geneesmiddelen en gifstoffen kunnen door het ER worden opgenomen en door de daarin aanwezige enzymen worden geneutraliseerd.

Er zijn twee soorten endoplasmatisch reticulum: **glad endoplasmatisch reticulum** en **ruw endoplasmatisch reticulum (RER)** (figuur 3-13●). De term *glad* betekent dat er geen ribosomen aan het glad endoplasmatisch reticulum zijn gebonden. In het glad endoplasmatisch reticulum worden vetten en koolhydraten gevormd. De membranen van het RER bevatten gebonden ribosomen, waardoor het RER een bobbelig of ruw uiterlijk krijgt. De ribosomen nemen deel aan de eiwitsynthese.

Functies van het glad endoplasmatisch reticulum zijn onder meer (1) de synthese van de fosfolipiden en cholesterol, stoffen die nodig zijn voor onderhoud en groei van de plasmamembraan, het ER, de kernmembraan,

en het Golgi-apparaat in alle cellen; (2) de synthese van steroïde hormonen zoals *testosteron* en *oestrogeen* (geslachtshormonen) in cellen van de voortplantingsorganen; (3) de synthese en opslag van glyceriden, vooral triglyceriden, in levercellen en vetcellen; en (4) de synthese en opslag van glycogeen in skeletspiercellen en levercellen.

Het **ruw endoplasmatisch reticulum (RER)** fungeert als een combinatie van een werkplaats en transport-depot. De gebonden ribosomen op het buitenste oppervlak van het RER geven nieuw gevormde eiwitten af die in compartimenten, de cisternae, van het RER terechtkomen. Enkele eiwitten blijven in het RER achter en fungeren als enzymen. Andere worden chemisch gemodificeerd en verpakt in kleine membraanpakjes die zich van de bovenkant van het ER afsnoeren. Deze pakjes, zogenoemde *transportblaasjes*, leveren de eiwitten af aan het Golgi-apparaat, een ander organel dat met een membraan is omgeven. In het Golgi-apparaat worden de eiwitten verder verwerkt.

De hoeveelheid endoplasmatisch reticulum en de verhouding van ruw tegenover glad endoplasmatisch reticulum is afhankelijk van het type cel en van de

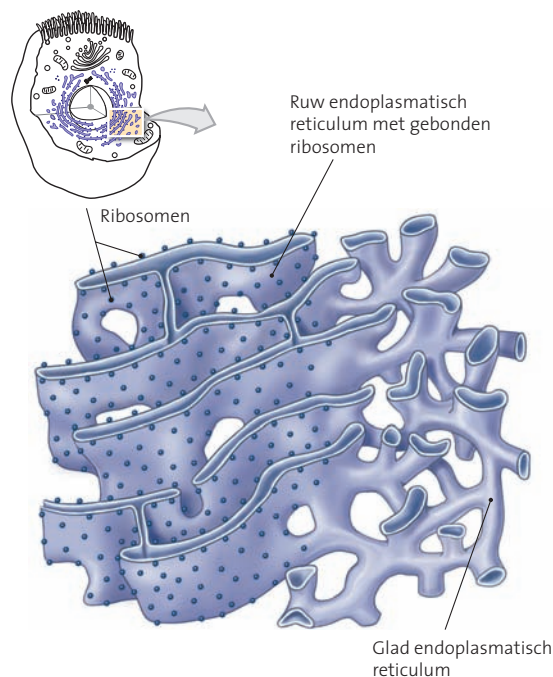
activiteiten van de cel. Pancreascellen, die spijsverteringsenzymen maken, bevatten bijvoorbeeld veel RER en het glad endoplasmatisch reticulum is relatief klein. In cellen van het voortplantingsstelsel, waar steroïde hormonen worden gesynthetiseerd, is deze verhouding precies andersom.

Het Golgi-apparaat

Het **Golgi-apparaat** (ook wel aangeduid als Golgi-complex) bestaat uit een verzameling van vijf tot zes afgevlakte schijfjes die met membranen zijn omgeven (cisternae). Een afzonderlijke cel kan verschillende verzamelingen bevatten, die elk lijken op een stapel borden (zie figuur 3-2●). De belangrijkste functies van het Golgi-apparaat zijn (1) de modificatie en het verpakken van klierproducten, zoals hormonen en enzymen; (2) de vernieuwing of modificatie van de plasmamembraan; en (3) het verpakken van speciale enzymen voor gebruik in het cytosol.

De verschillende verpakkingsfuncties van het Golgi-apparaat zijn in figuur 3-14● op pp. XXX schematisch afgebeeld. De synthese van eiwitten en andere stoffen vindt plaats in het RER. Daarna worden deze producten door transportblaasjes naar het Golgi-apparaat verplaatst. Enzymen in het Golgi-apparaat modificeren de nieuw aangekomen moleculen, terwijl andere blaasjes deze via opeenvolgende cisternae dichter naar het celoppervlak verplaatsen. Uiteindelijk worden de gemodificeerde stoffen opnieuw in blaasjes verpakt die het Golgi-apparaat verlaten.

Het Golgi-apparaat vormt drie typen blaasjes, elk met een eigen bestemming. Het eerste type, het zogenoemde *lysosoom*, bevat verteringsenzymen. Deze blaasjes blijven in het cytoplasma. Een tweede type, het **klierblaasje**, bevat klierproducten die buiten de cel worden afgegeven. De afgifte vindt plaats via exocytose aan het celoppervlak (figuur 3-14●). Een derde type blaasje versmelt met het oppervlak van de cel om nieuwe vetten en eiwitten aan de plasmamembraan toe te voegen. Tegelijkertijd worden andere gedeelten van de plasmamembraan verwijderd en opnieuw gebruikt. Door dergelijke activiteiten kan het Golgi-apparaat de eigenschappen van de plasmamembraan in de loop van de tijd wijzigen. Zo kunnen bijvoorbeeld receptoren worden toegevoegd of verwijderd, waardoor de cel meer of minder gevoelig wordt voor bepaalde prikkels.



Figuur 3-13 Het endoplasmatisch reticulum

Op deze schematische driedimensionale tekening zijn de relaties te zien tussen het ruwe en het gladde endoplasmatisch reticulum.

Lysosomen

Zoals zojuist is opgemerkt, zijn **lysosomen** (*lyso*, afbraak + *soma*, lichaam) blaasjes die met verteringsenzymen zijn gevuld. Lysosomen zorgen voor het opruimen en hergebruiken van stoffen binnen de cel. Hun enzymen worden geactiveerd wanneer ze versmelten met de membranen van beschadigde organellen, zoals mitochondriën of met fragmenten van het endoplasmatisch reticulum. Daarna breken de enzymen de inhoud van de lysosomen af. Voedingsstoffen komen het cytosol binnen via passieve of actieve transportprocessen en het overblijvende materiaal wordt via exocytose verwijderd.

Lysosomen functioneren ook als verdediging tegen ziekten. Door endocytose kunnen cellen van het immuunsysteem bacteriën, vloeistoffen en organisch afvalmateriaal in hun omgeving insluiten en deze in blaasjes isoleren, zie pagina XXX. Lysosomen versmelten met blaasjes die op deze wijze zijn gevormd; daarna breken de verteringsenzymen de inhoud af en geven bruikbare stoffen, zoals suikers of aminozuren, af aan het cytoplasma.

Lysosomen verrichten belangrijke recyclagefuncties binnen de cel. Wanneer spiercellen bijvoorbeeld inactief zijn, worden hun contractiele eiwitten door lysosomen geleidelijk afgebroken; zodra deze cellen opnieuw actief worden, stopt deze afbraak. Bij beschadigde of dode cellen vallen de membranen van de lysosomen echter uiteen, waardoor actieve enzymen in het cytosol vrijkomen. Deze enzymen breken de eiwitten en organellen van de cel snel af, een proces dat **autolyse** (*auto*, zelf) wordt genoemd. Omdat een cel wordt vernietigd wanneer de membranen van lysosomen worden afgebroken, worden lysosomen wel 'zelfmoordpakketjes' genoemd. Het is nog onbekend hoe de activiteiten van lysosomen worden gereguleerd, of waarom de ingesloten enzymen de membranen van de lysosomen alleen afbreken als de cel beschadigd is.

Peroxisomen

Peroxisomen zijn kleiner dan lysosomen en bevatten een andere groep enzymen. In tegenstelling tot lysosomen, die in het Golgi-apparaat worden gevormd, ontstaan nieuwe peroxisomen door de groei en deling van bestaande peroxisomen. Peroxisomen nemen vetzuren en andere organische verbindingen op en breken deze af. Bij deze afbraakreacties vormen ze waterstofperoxi-

de (H_2O_2), een mogelijk gevaarlijk vrij *radicaal*. **Vrije radicalen** zijn ionen of moleculen die ongepaarde elektronen bevatten. Ze zijn zeer reactief en nemen deel aan reacties waarbij belangrijke verbindingen zoals eiwitten, kunnen worden afgebroken. Andere enzymen in peroxisomen breken waterstofperoxide af tot zuurstof en water, waardoor de cel wordt beschermd tegen de schadelijke effecten van vrije radicalen die tijdens katabole reacties worden gevormd. Peroxisomen komen in alle cellen voor, maar ze zijn het meest talrijk in cellen met een actieve stofwisseling, zoals levercellen.

BELANGRIJK

Cellen zijn de elementaire structurele en functionele eenheden van het leven. Ze reageren direct op de omgeving en dragen bij tot het handhaven van de homeostase. In de loop van de tijd kunnen ze hun inwendige structuur en fysiologische functies wijzigen.

Mitochondriën

Mitochondriën (enkelvoud: *mitochondrion*, *mitos*, draad + *chondrion*, korrel) zijn kleine organellen die energie leveren voor de cel. Het aantal mitochondriën in een cel is afhankelijk van de energiebehoefte van de cel. Erytrocyten hebben bijvoorbeeld geen mitochondriën, terwijl 30 procent van het volume van een hartspiercel uit deze organellen bestaat.

Mitochondriën hebben een ongewone dubbele membraan (figuur 3-15●, p. XXX). De buitenste membraan omgeeft het gehele organel, het binnenste membraan bevat talrijke plooien, de zogenoemde *cristae*. Door de *cristae* wordt het oppervlak dat in contact staat met de vloeibare inhoud, ofwel de *matrix*, vergroot. Stofwisselingsenzymen in de matrix katalyseren reacties waarbij energie vrijkomt.

De meeste chemische reacties waarbij energie vrijkomt, vinden in deze mitochondriën plaats, maar de meeste activiteiten van de cel die energie kosten, vinden in het omringende cytoplasma plaats. Daarom moeten cellen energie opslaan in een vorm die van de ene naar de andere plaats kan worden getransporteerd. Energie wordt opgeslagen en vervoerd in de energierijke verbinding van ATP, zoals in hoofdstuk 2 is besproken, zie pagina XXX. Levende cellen breken de energierijke fosfaatbinding onder gereguleerde omstandigheden af, waardoor

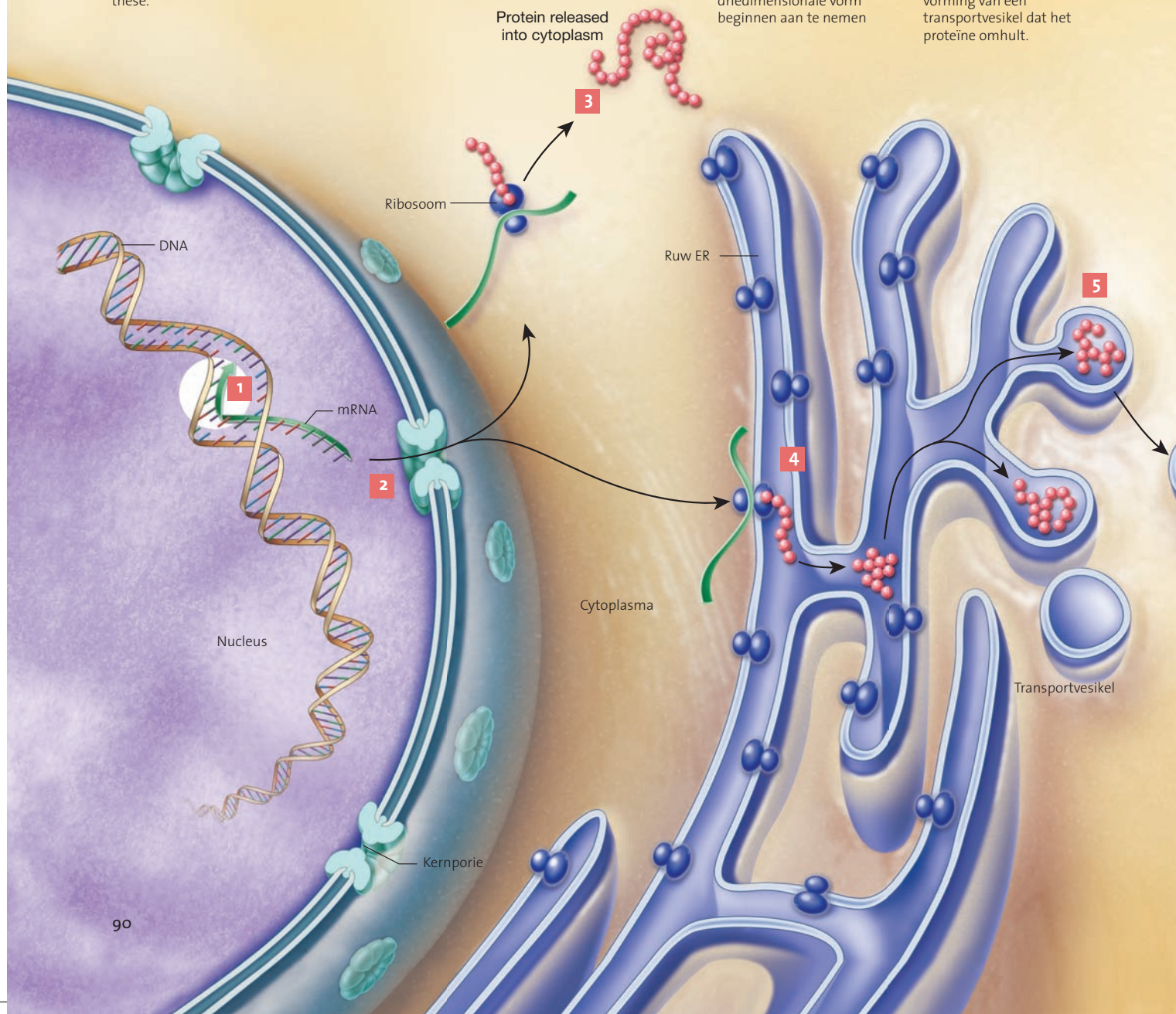
SPOTLIGHT

Figuur 3-14

SYNTHESE EN VERPAKKING VAN PROTEÏNEN

Het Golgi-apparaat speelt een belangrijke rol bij het modifieren en verpakken van nieuw gesynthetiseerde proteïnen. Een aantal proteïnen en glycoproteïnen dat door het ruw endoplasmatisch reticulum (RER) wordt gesynthetiseerd, wordt in transportvesikels afgeleverd bij het Golgi-apparaat. We vatten dit proces hieronder samen, te beginnen bij het DNA.

- 1** Proteïnesynthese begint wanneer een gen op het DNA een boodschapper-RNA (mRNA) maakt, dat als mal fungeert voor de proteïnesynthese.
- 2** Het mRNA verlaat de kern en bindt zich of aan een vrij ribosoom in het cytoplasma, of aan een vast ribosoom op het RER.
- 3** Op de vrije ribosomen gesynthetiseerde proteïnen worden aan het cytoplasma afgegeven en dienen voor intern gebruik in de cel.
- 4** Op de vaste ribosomen gesynthetiseerde proteïnen worden afgegeven in de holle buizen van het RER, waar ze zich opvouwen en hun driedimensionale vorm beginnen aan te nemen.
- 5** De proteïnen worden vervolgens gemodificeerd in de holle buizen van het RER. Vervolgens splitst zich een stukje van het RER af, onder vorming van een transportvesikel dat het proteïne omhult.





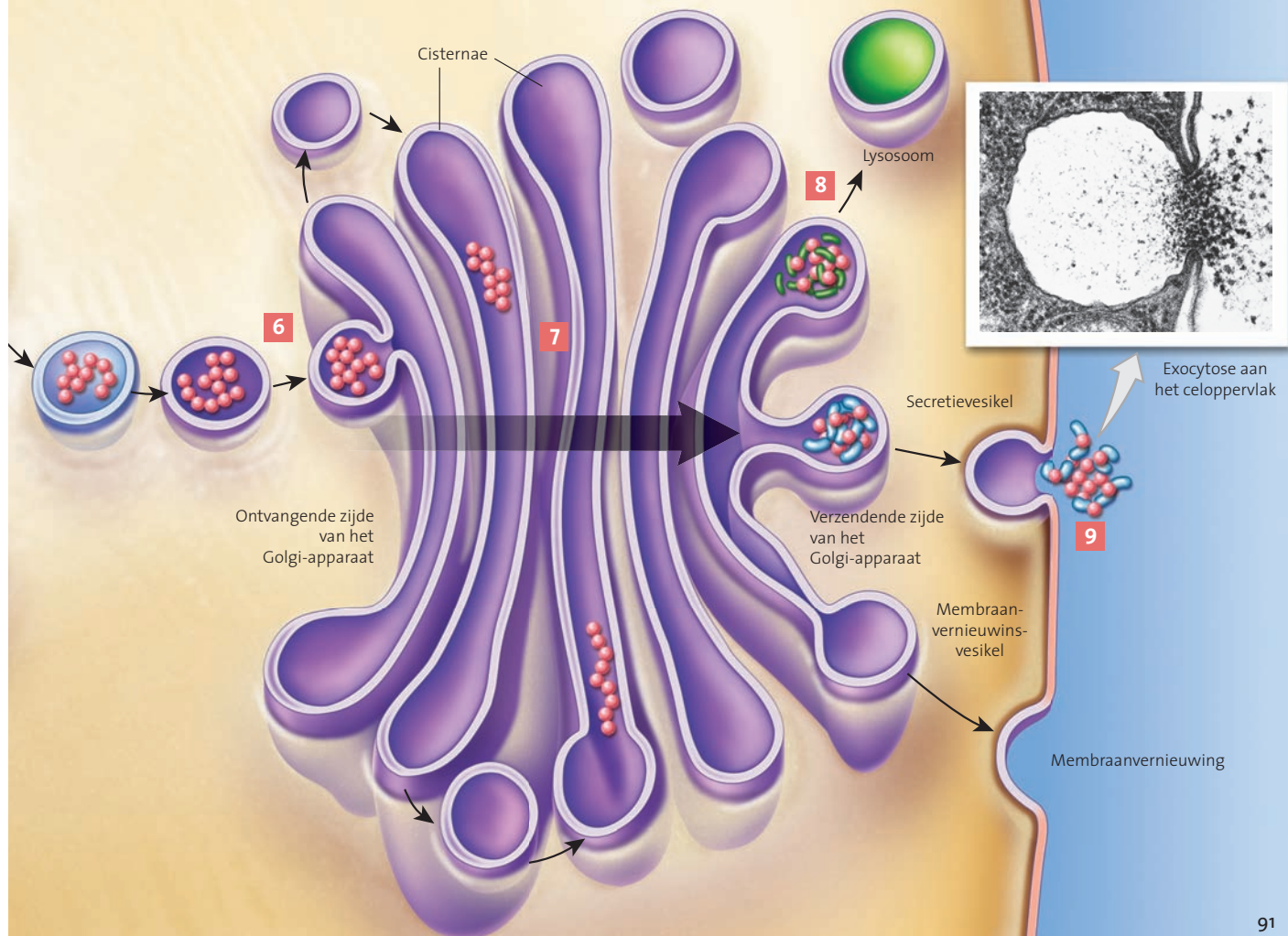
De transportvesikels verplaatsen de in het RER gemaakte proteïnen naar de ontvangende zijde van het Golgi-apparaat en fuseren dan met het Golgi-apparaat, waarbij ze hun inhoud afgeven aan de platte holten, de cisternae.

Verschillende transportvesikels sluiten zich aaneen onder vorming van cisternae op de ontvangende zijde. Verdere modificatie en verpakking vindt plaats naarmate de cisternae zich verplaatsen naar de zijde van verzending, die meestal naar de plasmamembraan is gericht.

Aan de zijde van de verzending snoeren zich verschillende typen vesikels af met daarin de gemodificeerde proteïnen. Eén type vesikel wordt lysosoom, dat spijsverteringsenzymen bevat



Twee andere typen vesikels gaan door naar het plasmamembraan: vesikels voor secretie en vesikels voor vernieuwing van de membraan. Secretievesikels fuseren met de plasmamembraan en ledigen hun inhoud naar buiten door exocytose. Membraanvernieuwingsvesikels voegen nieuwe lipiden en proteïnen toe aan de plasmamembraan.



ATP weer wordt omgezet in ADP; hierbij komt energie vrij die de cel kan gebruiken.

Energieproductie in mitochondriën De meeste cellen vormen ATP en andere energierijke verbindingen via de afbraak van koolhydraten, met name glucose. Hoewel het grootste deel van de energieproductie binnen de mitochondriën plaatsvindt, worden de eerste stappen in het cytosol uitgevoerd. Bij deze reactieketen, de zogenoemde *glycolyse*, wordt glucose, met zes koolstofatomen, afgebroken tot pyruvaat, met drie koolstofatomen. Het pyruvaat wordt vervolgens door de mitochondriën opgenomen. Als er geen glucose of andere koolhydraten beschikbaar zijn, kunnen mitochondriën kleine koolstofketens opnemen en benutten; deze ketens zijn bij de afbraak van eiwitten of vetten vrijgekomen. Zo lang er zuurstof aanwezig is, worden deze moleculen afgebroken tot kooldioxide dat uit de cel diffundeert. Ook komen waterstofatomen vrij die deelnemen aan een reactieketen waarbij energie vrijkomt die wordt benut om ADP met behulp van enzymen in ATP om te zetten. Zie pagina XXX.

Omdat bij de belangrijkste reacties die deel uitmaken van de activiteit van de mitochondriën, zuurstof wordt gebruikt, wordt het proces van energieproductie in de mitochondriën **aerobe** (*aero-*, lucht + *bios*, leven) **dissimilatie** of *celademhaling* genoemd. Bij de aerobe dissimilatie in de mitochondriën wordt circa 95 procent van de energie geproduceerd die een cel nodig heeft om in leven te blijven. (Aerobe dissimilatie wordt nader besproken in de hoofdstukken 7 en 17.)

Verschillende erfelijke aandoeningen zijn het gevolg van afwijkende activiteit van de mitochondriën. De betrokken mitochondriën hebben afwijkende enzymen, waardoor ze minder ATP kunnen vormen. Cellen in het hele lichaam kunnen daardoor negatief worden beïnvloed, maar de symptomen komen vooral voor in spiercellen, zenuwcellen en de lichtgevoelige cellen in het oog, doordat deze cellen een grote energiebehoefte hebben.

BELANGRIJK

Mitochondriën leveren het grootste gedeelte van de energie die nodig is om de cellen (en de mens) in leven te houden. Ze hebben zuurstof en een organisch substraat nodig en vormen koolstofdioxide en ATP.

INZICHTVRAGEN

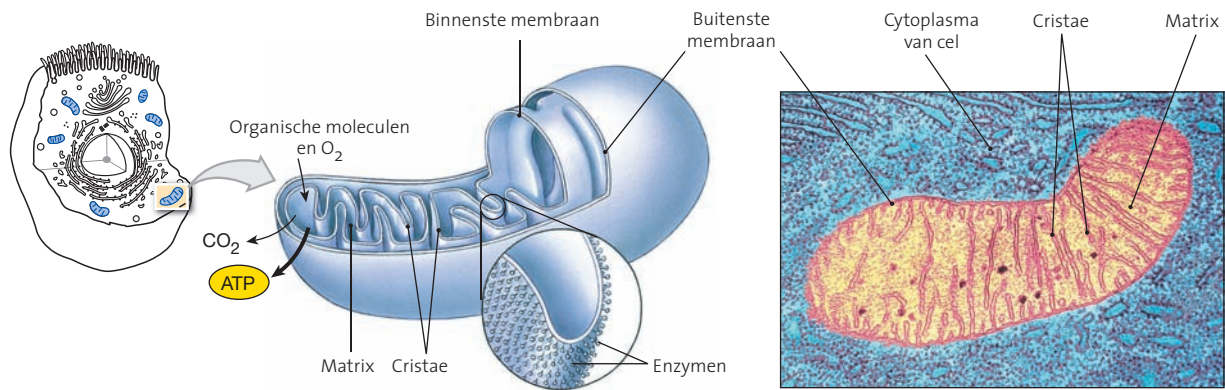
- 14 Beschrijf het verschil tussen het cytoplasma en het cytosol.
- 15 Noem de organellen die met een membraan zijn omgeven en vermeld de functies van deze organellen.
- 16 Cellen die de dunne darm bekleden, hebben talrijke vingervormige uitsteeksels op hun vrije oppervlak. Hoe heten deze structuren en wat is hun functie?
- 17 Welke invloed heeft de afwezigheid van centriolen op een cel?
- 18 Waarom bevatten bepaalde cellen in de eierstokken en testes grote hoeveelheden glad endoplasmatisch reticulum?
- 19 Wat zegt de aanwezigheid van vele mitochondriën over de energiebehoefte van een cel?
De antwoorden zijn te vinden in bijlage 1 achter in het boek.

3.6 De celkern bevat DNA en enzymen die noodzakelijk zijn om processen in de cel aan te sturen

De **celkern** is meestal de grootste en meest opvallende structuur in een cel. Dit is het besturingscentrum voor de celactiviteiten. In een kern is alle informatie opgeslagen die nodig is voor het aansturen van de synthese van de meer dan 100.000 verschillende eiwitten in het menselijk lichaam. De celkern bepaalt zowel de structuur van de cel als de functies die deze kan verrichten; de kern bepaalt namelijk welke eiwitten worden gesynthetiseerd, onder welke omstandigheden en in welke hoeveelheden.

3.6.1 Structuur en inhoud van de celkern

De meeste cellen bevatten een kern, maar er zijn uitzonderingen. Skeletspiercellen hebben vele kernen en volwassen erythrocyten hebben geen celkern. In figuur 3-16● is de structuur van een typische kern te zien. Een **kernmembraan**, die uit een dubbele membraan bestaat, omgeeft de kern en vormt de scheiding tussen de vloeibare inhoud, het **kernplasma** (*nucleoplasma*) en het cytosol. Het kernplasma bevat ionen, enzymen, nucleotiden van RNA en DNA, eiwitten, en kleine hoeveelheden RNA en DNA.



Figuur 3-15 Mitochondriën

Hier zijn de driedimensionale structuur van een typisch mitochondrion en een gekleurde TEM van een mitochondrion op doorsnede te zien (TEM x 46.332). Mitochondriën nemen korte koolstofketens en zuurstof op en vormen kooldioxide en ATP.

Chemische communicatie tussen de kern en het cytosol vindt plaats via de **pориën in de kernmembraan**. Deze poriën zijn zo groot dat ze ionen en kleine moleculen doorlaten, maar zo klein dat het transport van eiwitten en RNA wordt gereguleerd.

De meeste kernen bevatten verschillende **kernlichaampjes** (nucleoli, enkelvoud *nucleolus*). Kernlichaampjes zijn organellen waar **ribosomaal RNA (rRNA)** wordt gesynthetiseerd en waar de subeenheden van de ribosomen tot functionele ribosomen worden opgebouwd. Om deze reden zijn ze het meest opvallend in cellen die grote hoeveelheden eiwitten produceren, zoals spier- en levercellen.

In het DNA in de celkern liggen de instructies voor de eiwitsynthese opgeslagen; het DNA bevindt zich in de **chromosomen** (*chroma*, kleur). De kernen van de lichaamscellen van de mens bevatten 23 paar chromosomen. Van elk paar is één exemplaar afkomstig van de moeder en één van de vader. De structuur van een karakteristiek chromosoom is in figuur 3-17● te zien. Elk chromosoom bevat DNA-strengen die rond eiwitten zijn gewikkeld, de zogenoemde *histonen*. Op intervallen vormen het DNA en de histonen een complex dat nucleosoom genoemd wordt. De mate waarin het DNA stevig is opgerold, bepaalt of het chromosoom lang en dun is, of kort en dik. In cellen die zich niet delen zijn de nucleosomen losjes opgerold en vormen ze een kluwen van fijne filamenten die chromatine wordt genoemd. Chromosomen in een delende cel be-

vatten heel compact opgerold DNA, en zijn onder de lichtmicroscop of elektronenmicroscop duidelijk als afzonderlijke structuren zichtbaar.

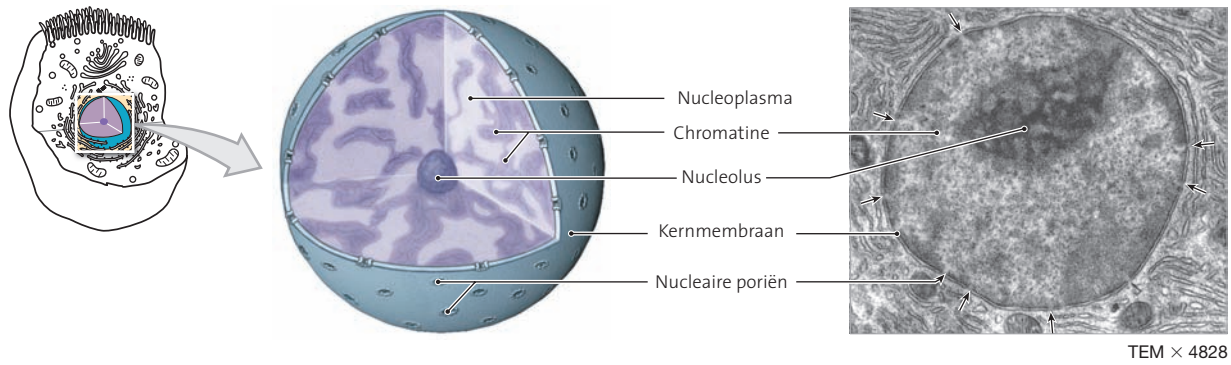
BELANGRIJK

De kern bevat de genetische instructies die nodig zijn om de eiwitten te synthetiseren, die bepalend zijn voor de structuur en functie van de cel. Deze informatie ligt opgeslagen in de chromosomen die uit DNA en verschillende eiwitten bestaan; de eiwitten zijn betrokken bij het reguleren en ontsluiten van de erfelijke informatie.

3.6.2 Informatieopslag in de celkern

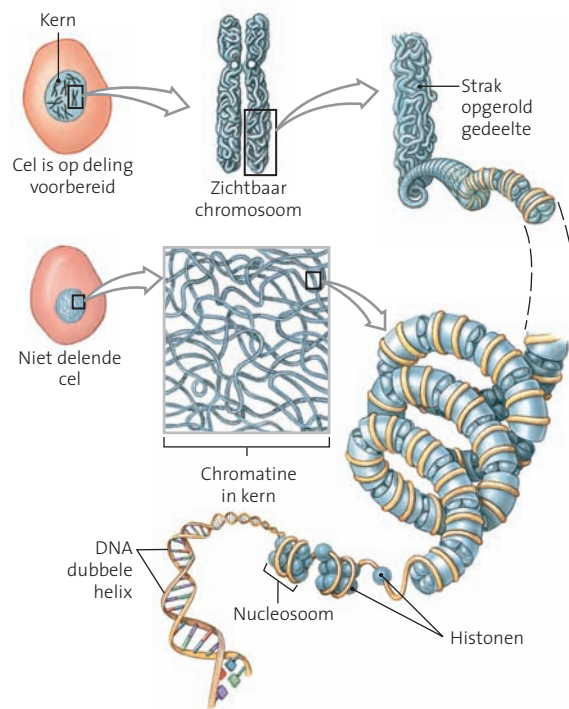
Elk eiwitmolecuul bestaat uit een unieke volgorde van aminozuren, zie pagina XXX. Daarom moeten de instructies voor de vorming van eiwitten, informatie bevatten omtrent deze aminozuurvolgorde. Deze informatie is opgeslagen in de chemische structuur van de DNA-strengen in de kern. De chemische 'taal' die de cel gebruikt, wordt de **genetische code** genoemd. Door inzicht in de genetische code kunnen we bepalen op welke wijze cellen eiwitten opbouwen en hoe verschillende structurele en functionele kenmerken, zoals haarkleur of bloedgroep van de ene op de andere generatie worden overgeërfd.

Bestudeer nogmaals de basisstructuur van de nucleoti-



Figuur 3-16 De celkern

Op de elektronenmicroscopfoto en de schematische afbeelding zijn de belangrijke kernstructuren te zien. De pijlen geven de kernporiën aan.



Figuur 3-17 De structuur van DNA en chromosomen

DNA-strengen die rond histonen zijn gewikkeld (onderaan), vormen spiralen die strak of losjes opgevouwen kunnen zijn. In cellen die zich niet delen, is het DNA losjes gewikkeld, en vormt het een netwerk dat chromatine wordt genoemd. Als de chromatinedraad zich strakker oploft, zoals in voorbereiding op een celdeling gebeurt, wordt het DNA zichtbaar en vormt duidelijk te onderscheiden structuren, de zogenoemde chromosomen.

bij elkaar wordt gehouden. De informatie ligt in de lengterichting van de DNA-strengen opgeslagen in de volgorde van de stikstofhoudende basen (adenine, A; thymine, T; cytosine, G; en guanine, G).

De genetische code wordt een *tripletcode* genoemd, omdat de identiteit van één enkel aminozuur door een volgorde van drie stikstofhoudende basen wordt bepaald. Het DNA-triplet adenine-cytosine-adenine (ACA) codeert bijvoorbeeld voor het aminozuur cysteïne.

Een **gen** is de functionele eenheid van erfelijkheid. Elk gen bestaat uit alle tripletten die nodig zijn voor de vorming van een specifiek eiwit. Het aantal tripletten varieert van gen tot gen, afhankelijk van de omvang van het eiwit dat zal worden geproduceerd. Elk gen bevat eveneens speciale segmenten die verantwoordelijk zijn voor het reguleren van zijn eigen activiteit. In feite zeggen deze tripletten 'Lees dit bericht' (of 'lees dit bericht niet'), 'Bericht begint hier', of 'Bericht eindigt hier'. De signalen aan het begin van elk gen die zeggen: 'Lees mij', 'Lees mij niet', en 'Start' vormen een speciaal gedeelte van het DNA dat de *promotor*, of het *regulerende segment* wordt genoemd. Elk gen eindigt met een 'stop'-signaal (terminator). Niet alle genen coderen voor eiwitten. Sommige genen bevatten instructies voor de synthese van transfer-RNA of ribosomaal RNA, sommige reguleren andere genen en andere genen hebben geen duidelijke functie.

den (hoofdstuk 2, p. XXX). Een DNA-molecuul bestaat uit één paar DNA-strengen die door waterstofbruggen tussen complementaire stikstofhoudende basen

KLINISCHE AANTEKENING**DNA-vingerafdruk**

Elke lichaamscel met een celkern heeft een set van 46 chromosomen die gelijk is aan de set chromosomen in de cel die bij de bevruchting is ontstaan. Niet alle DNA van deze chromosomen codeert echter voor eiwitten en lange gedeelten van het DNA hebben geen bekende functie. Enkele van de 'nutteloze' segmenten bevatten dezelfde nucleotidenvolgorde die steeds opnieuw worden herhaald. Het aantal segmenten en het aantal herhalingen per segment verschillen van persoon tot persoon. De kans dat twee mensen hetzelfde patroon hebben, is kleiner dan 1 op 9 miljard (behalve bij een-eiige tweelingen).

Daarom kunnen mensen worden geïdentificeerd op basis van een analyse van het DNA-patroon, op dezelfde wijze als bij een vingerafdruk. Huidschilfers, bloed, sperma, haren of andere weefsels kunnen als monster worden gebruikt. Informatie uit een **DNA-vingerafdruk** wordt gebruikt om mensen te veroordelen (of vrij te spreken) die van gewelddadige misdaden zoals verkrachting of moord worden verdacht. De moleculaire biologie heeft dus een nuttige bijdrage geleverd tot het instrumentarium van de misdaadbestrijding.

INZICHTVRAGEN

20 Beschrijf de inhoud en de structuur van de celkern.

21 Wat is een gen?

De antwoorden zijn te vinden in bijlage 1 achter in het boek.

3.7 DNA stuurt de eiwitsynthese en de celstructuur en -functie

Elk DNA-molecuul bevat duizenden genen waarin de informatie is opgeslagen die nodig is voor de synthese van duizenden eiwitten. Deze genen zijn normaal strak opgerold en aan histonen gebonden. Histonen verhinderen dat ze worden geactiveerd, waardoor de synthese van eiwitten wordt tegengegaan. Voordat een bepaald gen kan worden geactiveerd, moeten enzymen tijdelijk de zwakke bindingen tussen de stikstofhoudende

basen verbreken en het histon verwijderen waarmee het promotorsegment aan het begin van elk gen wordt geblokkeerd. Het proces van de **eiwitsynthese** wordt verdeeld in *transcriptie*, de productie van RNA aan de hand van een enkele streng DNA en *translatie*, de vorming van een eiwit door ribosomen, aan de hand van de informatie die door het RNA-molecuul wordt overgebracht. Transcriptie vindt plaats in de celkern en translatie in het cytoplasma.

3.7.1 Transcriptie

Ribosomen, de organellen waar de eiwitsynthese plaatsvindt, bevinden zich in het cytoplasma, terwijl de genen in de celkern opgesloten liggen. Deze scheiding tussen de plaats waar de eiwitten worden gevormd en de plaats waar zich de blauwdruk van het eiwit in het DNA bevindt, is een probleem dat wordt opgelost door middel van een moleculaire boodschapper, een enkele streng RNA die het **messenger RNA (mRNA, boodschapper-RNA)** wordt genoemd. Het proces waarbij mRNA wordt gevormd, wordt **transcriptie** genoemd (figuur 3-18●). Transcriptie betekent kopiëren, een toepasselijke term, omdat het nieuw gevormde mRNA een kopie is van de informatie die in het gen besloten ligt. De informatie die wordt gekopieerd, is de sequentie van nucleotiden in het gen.

Transcriptie begint wanneer een enzym, het **RNA-polymerase**, zich aan het 'startsignaal' (promotor) van een gen bindt (zie Stap 1 in figuur 3-18●). Dit enzym bevordert de synthese van een mRNA-streng, waarbij nucleotiden worden gebruikt die complementair zijn aan die in het gen (Stap 2). De betrokken nucleotiden zijn kenmerkend voor RNA, niet voor DNA; RNA-polymerase kan adenine, guanine, cytosine of uracil (U) binden, maar thymine nooit. Telkens wanneer in de DNA-streng een A voorkomt, bindt RNA-polymerase daarom een U en geen T. De resulterende mRNA-streng bevat nu een reeks nucleotiden die complementair zijn aan die van het gen. Een reeks van drie stikstofhoudende basen langs de nieuwe mRNA-streng vormt een **codon** dat complementair is aan het corresponderende triplet uit het gen (Stap 3). Bij het 'stopsignaal' (terminator) van het DNA maken het enzym en de mRNA-streng zich los en de complementaire DNA-strengen binden zich opnieuw.

Het mRNA dat op deze wijze is gevormd, kan worden gewijzigd voordat het de kern verlaat. Enkele gebie-

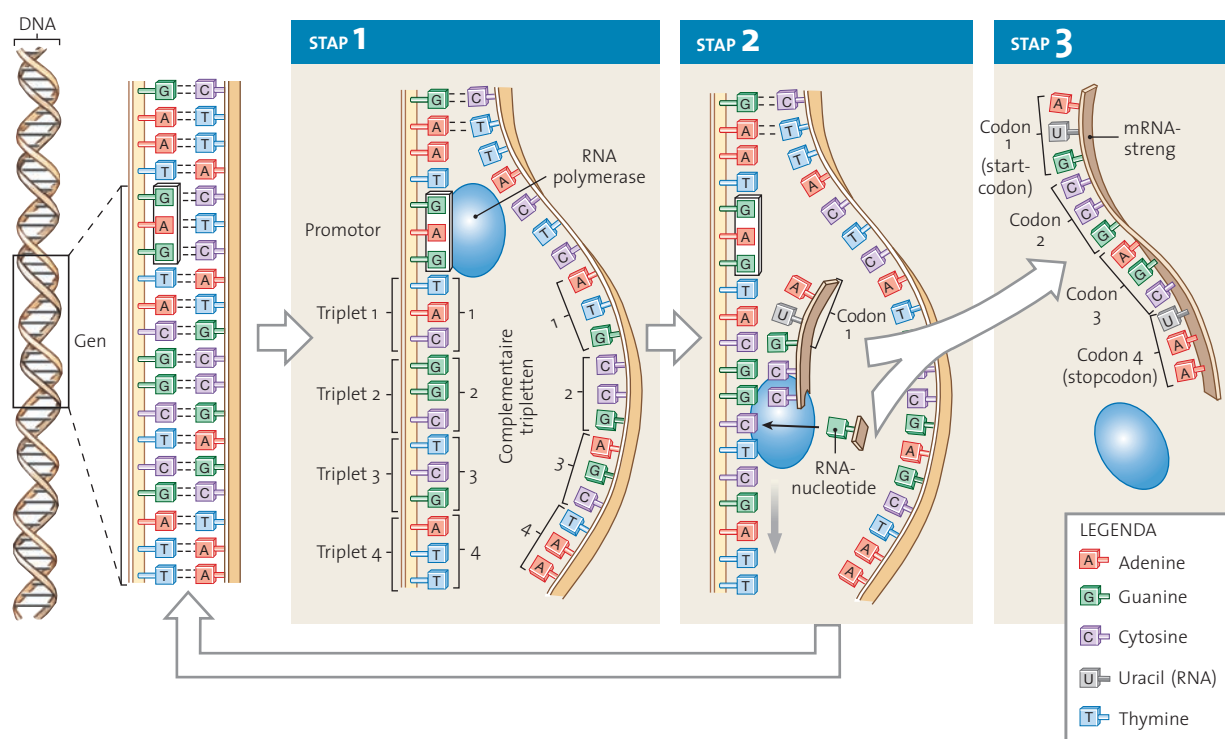
den (zogenoemde *intronen*) kunnen bijvoorbeeld worden verwijderd en daarna verbinden de overblijvende segmenten (zogenoemde *exonen*) zich aan elkaar. Door deze modificatie ontstaat een kortere, functionele mRNA-streng die het cytoplasma binnenkomt door een van de poriën in de kernmembraan. Door het verwijderen van verschillende intronen kan één enkel gen dus verschillende mRNAs vormen die voor verschillende eiwitten coderen. Hoe dergelijke wijzigingen worden gereguleerd, blijft een mysterie.

3.7.2 Translatie

Translatie is de synthese van een eiwit waarbij gebruik wordt gemaakt van de informatie in de opeenvolgende codons langs de mRNA-streng. Elk aminozuur heeft minstens één uniek en specifiek codon; in tabel 3-3 staan enkele voorbeelden vermeld. Tijdens de translatie bepaalt de volgorde van de codons de aminozuurvolgorde in het eiwit.

Tabel 3-3 Voorbeelden van de tripletcode

DNA TRI- PLET	CODON mRNA	ANTICO- DON tRNA	AMINOZUUR (EN OF INSTRUCTIE)
AAA	UUU	AAA	Fenylalanine
AAT	UUA	AAU	Leucine
ACA	UGU	ACA	Cysteïne
CAA	GUU	CAA	Valine
GGG	CCC	GGG	Proline
CGA	GCU	CGA	Alanine
TAC	AUG	UAC	Methionine; start- codon
ATT	UAA	(geen)	Stopcodon



Figuur 3-18 Transcriptie

In deze figuur wordt de transcriptie voorgesteld van een klein gedeelte van een enkel DNA-molecuul dat één enkel gen bevat. **Stap 1:** De twee DNA-strengen gaan uiteen en RNA-polymerase bindt zich aan het 'startsignaal' (promotor) van dat gen. **Stap 2:** Het RNA-polymerase verplaatst zich van het ene nucleotide naar het volgende in de lengterichting van het gen. Bij elke plaats vormen complementaire RNA-nucleotiden waterstofbruggen met de DNA-nucleotiden van het gen. Daarna bindt het RNA-polymerase de aangekomen nucleotiden aan elkaar tot een streng van RNA. **Stap 3:** Bij het bereiken van het 'stopsignaal' (terminator) aan het einde van het gen, laten het RNA-polymerase en de mRNA-streng los en de twee DNA-strengen binden zich opnieuw aan elkaar.

Translatie begint wanneer het nieuw gevormde mRNA de celkern verlaat en zich bindt aan een ribosoom in het cytoplasma. Moleculen **transfer-RNA (tRNA)** voeren vervolgens aminozuren aan die door het ribosoom worden gebruikt om een eiwit te vormen. Er zijn meer dan 20 verschillende typen transfer-RNA, minstens één voor elk aminozuur dat bij de eiwitsynthese wordt gebruikt. Elk tRNA-molecuul bevat een complementair triplet van stikstofhoudende basen, een zogenoemd **anticodon**, dat zich bindt aan een specifiek codon op het mRNA.

Het translatieproces is in figuur 3-19● afgebeeld:

Stap 1: Translatie begint bij het startcodon van de mRNA-streng wanneer het mRNA zich bindt aan de kleine subeenheid van het ribosoom en wanneer het eerste tRNA aankomt. Dat tRNA voert een bepaald aminozuur aan. Het eerste codon van de mRNA-streng heeft altijd de basevolgorde AUG, die voor het aminozuur methionine codeert. (Dit eerste methionine wordt later van het voltooide eiwit afgesplitst.)

Stap 2: De kleine en grote subeenheid van het ribosoom binden zich aan elkaar en sluiten het mRNA in.

Stap 3: Daarna komt een tweede tRNA aan, dat een ander aminozuur aanvoert en zijn anticodon bindt zich aan het tweede codon van de mRNA-streng. Nu splitsen enzymen uit het ribosoom aminozuur 1 van het eerste tRNA af en binden dit via een peptidenbinding aan aminozuur 2. Zie pagina XXX.

Stap 4: Daarna maakt het eerste tRNA zich los van het ribosoom en gaat terug naar het cytosol, waar het een ander aminozuurmolecuul oppikt en het proces herhaalt. Nu verplaatst het ribosoom zich één codon verder langs de mRNA-streng en een derde tRNA komt aan, gekoppeld aan aminozuur 3.

Stap 5: Steeds worden op deze wijze nieuwe aminozuren aan het groeiende eiwit gekoppeld, totdat het ribosoom het stopcodon bereikt, aan het einde van het mRNA-molecuul. Daarna maken de subeenheden van het ribosoom zich los, waardoor een intacte mRNA-streng en een voltooid polypeptide overblijven.

In hoofdstuk 2 hebben we gezien dat een eiwit een polypeptide is met honderd of meer aminozuren, zie pagina XXX. Translatie vindt snel plaats, waardoor een

eiwit (circa duizend aminozuren) gemiddeld in ongeveer twintig seconden wordt geproduceerd. Het eiwit begint als een eenvoudige rechte streng, maar naarmate het langer wordt, ontstaat een complexere structuur.

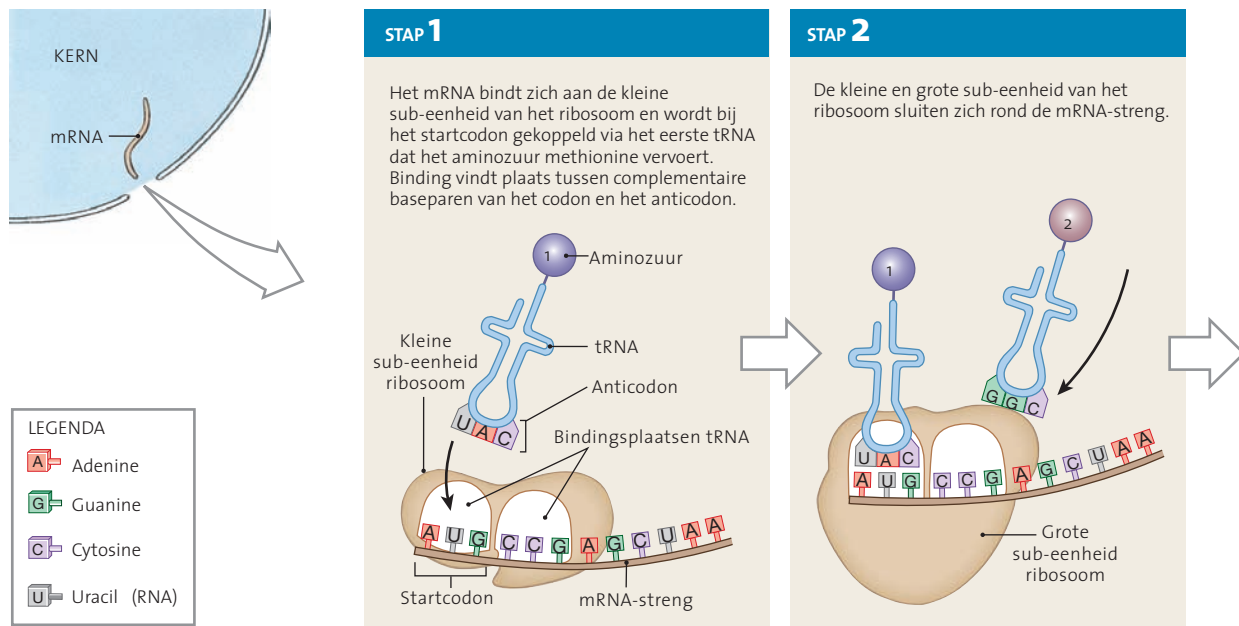
BELANGRIJK

Genen zijn de functionele eenheden van DNA die de instructies bevatten voor het maken van één of meer eiwitten. Bij de vorming van specifieke eiwitten zijn verschillende enzymen en drie typen RNA betrokken.

KLINISCHE AANTEKENING

Mutaties

Mutaties zijn blijvende veranderingen in het DNA van een cel, waardoor de nucleotidenvolgorde in één of meer genen wordt verstoord. De eenvoudigste mutatie wordt een *puntmutatie* genoemd, een verandering van een nucleotide, waardoor één codon wordt gewijzigd. Met grofweg drie miljard paren nucleotiden in het DNA van een menselijke cel lijkt één enkele vergissing vrij onbelangrijk. Maar meer dan honderd erfelijke aandoeningen zijn terug te voeren op afwijkingen in enzym- of eiwitstructuur die het gevolg zijn van eenvoudige veranderingen van de nucleotidenvolgorde. Een enkele verandering in de aminozuurvolgorde van een structureel eiwit of enzym kan fataal blijken. Verschillende typen kanker en twee mogelijk dodelijke bloedziekten: *thalassemie* en *sikkelcelanemie* zijn bijvoorbeeld het gevolg van wijzigingen van een enkel nucleotide. Andere mutaties, die het resultaat zijn van de toevoeging of deletie van nucleotiden, kunnen invloed hebben op verscheidene codons in één gen, op verscheidene naburige genen of op de structuur van één of meer chromosomen. De meeste mutaties treden op tijdens de replicatie van DNA, wanneer cellen zich voorbereiden op deling. Een enkele cel of een groep dochtercellen kan daardoor negatief worden beïnvloed. Als de mutaties vroeg tijdens de ontwikkeling optreden, is het mogelijk dat elke cel in het lichaam is aangedaan. Een mutatie die het DNA van iemands geslachtscellen beïnvloedt, kan bijvoorbeeld worden doorgegeven aan de kinderen van die persoon. Dankzij ons toenemend inzicht in de genetische structuur is het mogelijk enkele van deze problemen te diagnosticeren en te corrigeren.



Figuur 3-19 Translatie

Zodra de transcriptie is voltooid, diffundeert het mRNA naar het cytoplasma waar het met het ribosoom reageert om een proteïne of polypeptide te vormen.

INZICHTVRAGEN

- 22 Op welke wijze reguleert de kern de activiteiten van een cel?
- 23 Welk proces zou negatief worden beïnvloed wanneer het enzym RNA-polymerase zou ontbreken?
- 24 Tijdens het transcriptieproces werd één nucleotide verwijderd uit een mRNA dat voor een eiwit codeert. Welk effect zou deze verwijdering hebben op de aminozuurvolgorde van het eiwit?

De antwoorden zijn te vinden in bijlage 1 achter in het boek.

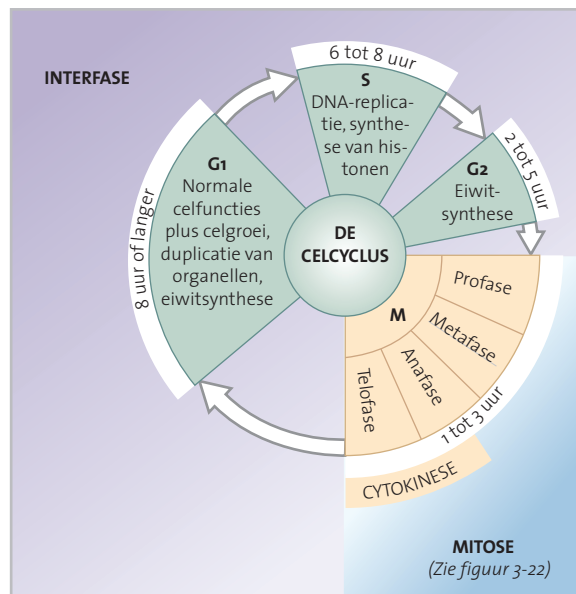
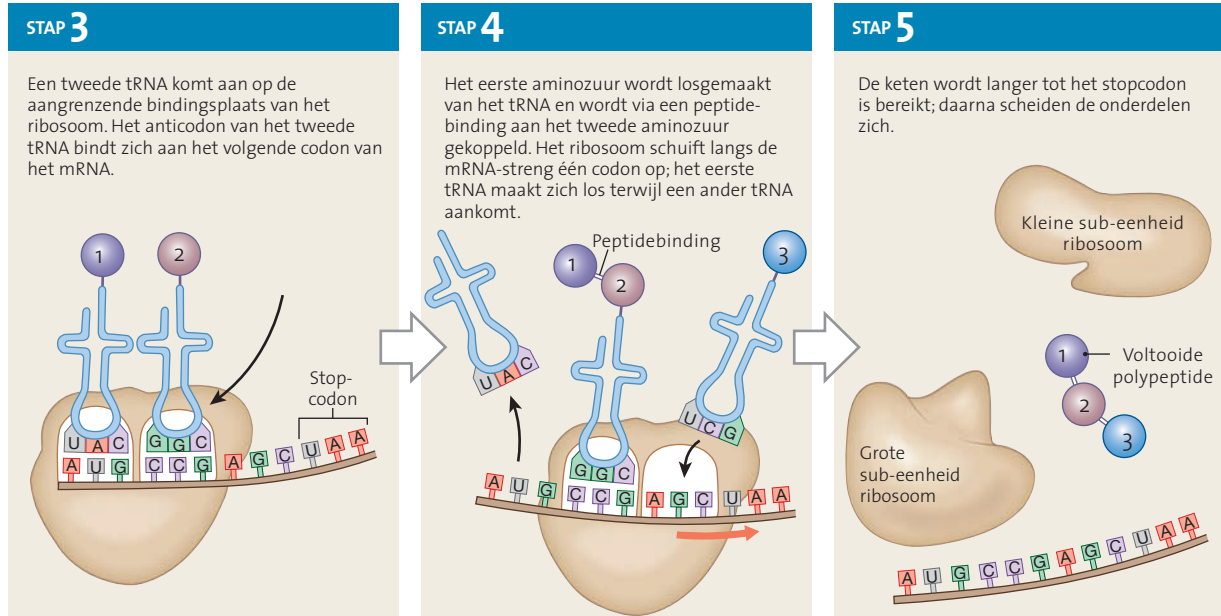
3.8 De levenscyclus van de cel bestaat uit de interfase, de mitose en de cytokinese

Gedurende de tijd tussen de bevruchting en de lichamelijke volwassenheid, neemt het aantal cellen waaruit een mens bestaat toe van één cel tot circa 75 triljoen cellen. Deze verbazingwekkende toename van het aantal vindt plaats door een vorm van cellulaire voortplan-

ting die **celdeling** wordt genoemd. Zelfs als de ontwikkeling is voltooid, blijft celdeling noodzakelijk voor het overleven, doordat bij dit proces oude en beschadigde cellen worden vervangen.

Voor een geslaagde celdeling moet het erfelijk materiaal in de kern nauwkeurig worden gedupliceerd en elk van beide dochtercellen moet een volledige kopie van dit materiaal ontvangen. De duplicatie van het erfelijk materiaal van een cel wordt **DNA-replicatie** genoemd, en kerndeling wordt **mitose** genoemd. Mitose treedt op tijdens de deling van **lichaamscellen** (of somatische cellen; *soma* = lichaam); dit is de grote meerderheid van de cellen in het lichaam. Geslachtscellen, zaadcellen en eicellen, worden via een andere vorm van celdeling geproduceerd, de zogenoemde **meiose**. Deze wordt in hoofdstuk 19 besproken.

In figuur 3-20 staat de levenscyclus van een gemiddelde cel afgebeeld. De meeste cellen besteden slechts een klein gedeelte van hun leven aan celdeling of mitose. Gedurende het grootste deel van hun leven verkeren cellen in de **interfase**, een tijdsperiode tussen celdelingen waarbij cellen hun normale functies verrichten.



Figuur 3-20 De stadia van de levenscyclus van een cel

3.8.1 Interfase

Verschillende typen lichaamscellen brengen een verschillende hoeveelheid tijd in de interfase door en on-

dergaan een verschillend aantal celdelingen. Stamcellen delen zich bijvoorbeeld herhaaldelijk en hebben een zeer korte interfase. Volwassen skeletspiercellen en de meeste zenuwcellen ondergaan daarentegen nooit mitose of celdeling. Bepaalde andere cellen lijken zo te zijn geprogrammeerd dat ze niet delen, maar dat ze zichzelf vernietigen wanneer zogenoemde 'zelfmoordgenen' worden geactiveerd. Het genetisch gereguleerde afsterven van cellen wordt **apoptose** genoemd (*ptosis*, vallen). Apoptose is een belangrijk proces bij de homeostase. Tijdens een afweerreactie bijvoorbeeld, activeren bepaalde typen witte bloedcellen genen in afwijkende of geïnfecteerde cellen; deze genen geven de cel de opdracht af te sterven.

Een cel die klaar is om zich te delen, gaat eerst de G₁-fase in. Tijdens deze fase maakt de cel genoeg organellen en cytosol voor twee functionele cellen. Deze voorbereidingen kunnen ongeveer acht uur in beslag nemen: dit is het geval bij cellen die zich snel delen. Ook kunnen deze voorbereidingen dagen of weken duren, afhankelijk van het celtype en de situatie. Bepaalde cellen in de bekleding van het spijsverteringskanaal delen zich bijvoorbeeld elke paar dagen tijdens het gehele leven, terwijl gespecialiseerde cellen in andere weefsels

zich slechts onder bepaalde omstandigheden delen, bijvoorbeeld na een verwonding.

Zodra deze voorbereidingen zijn voltooid, begint de cel aan de S-fase en wordt het DNA in de kern gedupliceerd, een proces dat zes tot acht uur in beslag neemt. Het doel van de **DNA-replicatie** is de genetische informatie in de celkern te kopiëren, zodat aan elk van de twee te vormen cellen één set dochterchromosomen kan worden gegeven.

DNA-replicatie begint wanneer de complementaire strengen zich gaan scheiden en ontrollen (figuur 3-21●). Moleculen van het enzym *DNA-polymerase* binden zich vervolgens aan de ongebonden stikstofhoudende basen. Als gevolg daarvan hechten complementaire nucleotiden uit het kernplasma zich aan de ongebonden stikstofhoudende basen van de DNA-streng, waardoor één paar identieke DNA-moleculen wordt gevormd. Kort na de DNA-replicatie volgt een korte G_2 -fase voor eiwitsynthese en voor het voltooien van de replicatie van de centriolen. De cel begint daarna met de mitose.

3.8.2 Mitose

Mitose is een proces waarbij de chromosomen (die bestaan uit twee zusterchromatiden) van de oorspronkelijke cel worden gescheiden en met een kernmembraan worden omgeven, zodat twee identieke kernen ontstaan met elk één set dochterchromosomen. Deling van het cytoplasma, zodat twee afzonderlijke cellen ontstaan, omvat een afzonderlijk, maar verwant proces, dat **cytokinese** wordt genoemd (*cyto*-, cel + *kinesis*, beweging). De mitose wordt in vier stadia verdeeld: *profase*, *metafase*, *anafase* en *telofase* (figuur 3-22●).

Fase 1: Profase

Profase: (*pro*-, voor) begint wanneer het DNA zo strak is opgerold dat de chromosomen met een lichtmicroscop als afzonderlijke structuren zichtbaar zijn. Als gevolg van DNA-replicatie zijn er nu twee exemplaren van elk chromosoom aanwezig. Elk exemplaar, een zogenoemd **chromatide of zusterchromatide**, is op één enkel punt, het **centromeer**, met zijn kopie verbonden.

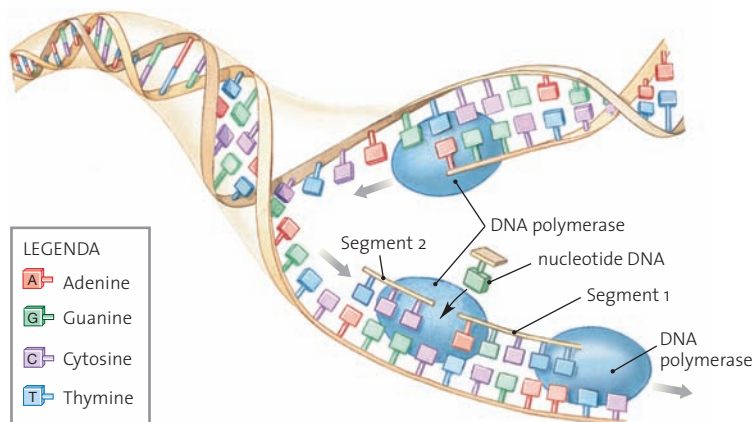
Terwijl de chromosomen zichtbaar worden, verdwijnen de kernlichaampjes en beginnen de twee paren centriolen zich te verplaatsen naar de tegenovergelegen polen van de cel. Een groep microtubuli, de zogenoemde **spoeldraden**, loopt van het ene naar het andere centriolenpaar. Tegen het einde van de profase verdwijnt de kernmembraan en hechten de chromatiden zich aan de spoeldraden.

Fase 2: Metafase

Metafase: (*meta*-, na) begint als de chromosomen zich naar een smalle, centrale zone, het zogenoemde **equatorvlak**, verplaatsen. De metafase eindigt wanneer alle chromosomen in het equatorvlak liggen. Elk chromosoom bestaat in deze fase nog steeds uit twee chromatiden.

Fase 3: Anafase

Anafase: (*ana*-, apart) begint wanneer het centromeer van elk zusterchromatidenpaar zich splitst en de zusterchromatiden van elkaar worden gescheiden. De twee resulterende **dochterchromosomen** worden nu naar de tegenovergelegen uiteinden van de cel getrokken. De anafase eindigt wanneer de dochterchromoso-



Figuur 3-21 DNA-replicatie

Bij replicatie ontrollen de DNA-strengen zich en DNA-polymerase begint complementaire DNA-nucleotiden langs elk van beide strengen te koppelen. Van een van de oorspronkelijke strengen wordt de complementaire kopie in de vorm van een doorlopende streng gevormd. De andere kopie wordt gevormd in de vorm van korte segmenten die later aan elkaar worden verbonden. Het eindresultaat is dat er twee identieke kopieën van het oorspronkelijke DNA-molecuul ontstaan.

men bij de centriolen aankomen die aan de tegenover elkaar gelegen uiteinden van de cel liggen.

Fase 4: Telofase

Tijdens de **telofase** (*telos*-, einde) bereidt de cel zich voor op een terugkeer naar de interfase. De kernmembranen worden opnieuw gevormd, de kernen worden groter en het DNA van de chromosomen ontrolt zich geleidelijk. Zodra de fijne filamenten van het chromatine zichtbaar worden, verschijnen de kernlichaampjes weer en zien de kernen er net zo uit als tijdens de interfase.

BELANGRIJK

De celdeling bestaat onder meer uit de mitose, het scheiden en omhullen van chromosomen in twee celkernen en de cytokinese, de verdeling van cytoplasma over twee dochtercellen.

3.8.3 Cytokinese

De telofase markeert in principe het einde van de mitose, maar de dochtercellen moeten nog fysiek van elkaar worden gescheiden. **Cytokinese**, de deling van het cytoplasma van de dochtercellen, begint meestal tijdens de late anafase (zie figuur 3-20●). Als de dochterchromosomen bij de uiteinden van de spoeldraden aankomen, trekt het cytoplasma zich bij het equatorvlak samen, waardoor een *klievingsgroeve* ontstaat. Dit proces gaat tijdens de gehele telofase door en is meestal voltooid nadat rond de beide dochtercellen nieuwe kernmembranen zijn ontstaan. De voltooiing van de cytokinese markeert het einde van de celdeling.

INZICHTVRAGEN

- 25 Geef de biologische termen voor (a) celreproductie en (b) celdood.
- 26 Beschrijf de interfase en noem de stadia waaruit deze fase bestaat.
- 27 Geef een definitie van mitose en noem de vier fasen van dit proces.
- 28 Wat zou er gebeuren als er in een cel tijdens de mitose geen spoeldraden zouden worden gevormd?
De antwoorden zijn te vinden in bijlage 1 achter in het boek.

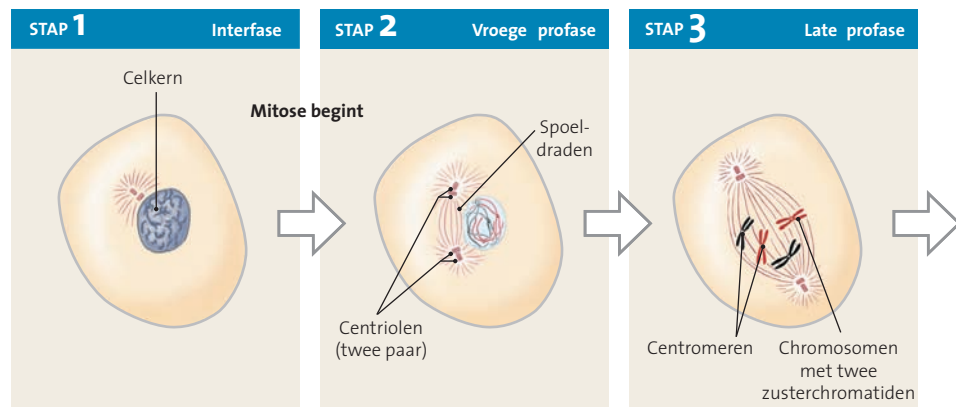
3.9 Tumoren en kanker worden gekenmerkt door afwijkende celgroei en celdeling

Als cellen zich sneller delen en groeien dan dat ze afsterven, begint een weefsel groter te worden. Een **tumor** of *neoplasma* is een gezwel dat als gevolg van afwijkende celgroei en celdeling is ontstaan. Bij een **goedaardige tumor** (benigne tumor) blijven de cellen doorgaans op één plaats binnen het epitheel (een van de vier primaire weefseltypen) of een bindweefselkapsel. Een dergelijke tumor is zelden levensbedreigend en kan meestal chirurgisch worden verwijderd als de omvang of plaats ervan het functioneren van weefsels verstoort.

Cellen in een **kwaadaardige tumor** (maligne tumor) reageren niet langer op normale reguleringsmechanismen. Deze cellen blijven niet langer in het epitheel of door een bindweefselkapsel begrensd, maar verspreiden zich naar de omringende weefsels. De oorspronkelijke tumor wordt de *primaire tumor* (of *primair neoplasma*) genoemd en het verspreidingsproces wordt **invasie** genoemd. Kwaadaardige cellen kunnen eveneens naar verder weg gelegen weefsels en organen reizen en *secundaire tumoren* veroorzaken. Deze migratie, of **metastase** (**meta, na + stasis, stilstand**), is moeilijk te reguleren.

Kanker is een ziekte die het gevolg is van de effecten van kwaadaardige cellen. Dergelijke kankercellen lijken niet langer op normale cellen. De secundaire tumoren die uit deze cellen bestaan, hebben een zeer actieve stofwisseling, en hun aanwezigheid stimuleert de groei van bloedvaten naar het gebied. Door de toegenomen bloedtoevoer worden extra voedingsstoffen naar de kankercellen toegevoerd, waardoor de tumorgroei en metastase nog verder wordt versneld.

Naarmate kwaadaardige tumoren groeien, begint de orgaanfunctie te verslechteren. De kwaadaardige cellen verrichten hun oorspronkelijke functies niet langer of ze vertonen een afwijkende functie. Kankercellen maken niet erg efficiënt gebruik van energie: ze groeien en delen ten koste van gezonde weefsels, waarbij ze met de gezonde cellen concurreren om ruimte en voedingsstoffen. Deze concurrentie verklaart het uitgemergelde uiterlijk van vele patiënten in de late stadia van kanker. De dood kan optreden wanneer vitale organen beknelde



Figuur 3-22 In-terfase, mitose en cytokinese

raken of wanneer niet-functionele tumorcellen de gezonde cellen in deze organen hebben gedood of vervangen of wanneer de tumorcellen de gezonde weefsels van essentiële voedingsstoffen beroven.

BELANGRIJK

Kanker is het gevolg van mutaties die het normale mechanisme verstoren dat de groei en deling van cellen reguleert. Tumoren beginnen meestal daar waar cellen zich snel delen, doordat de kans op fouten toeneemt naarmate chromosomen vaker worden gekopieerd.

INZICHTVRAGEN

- 29 Een ziekte die wordt gekenmerkt door mutaties waardoor normale regelmechanismen worden verstoord en waarbij mogelijk kwaadaardige cellen ontstaan, wordt _____ genoemd.

- 30 Geef een definitie van metastase.

De antwoorden zijn te vinden in bijlage 1 achter in het boek.

3.10 Differentiatie is specialisatie van cellen als gevolg van de activering of onderdrukking van genen

Alle lichaamscellen waaruit een mens bestaat, hebben dezelfde chromosomen en genen, maar levercellen,

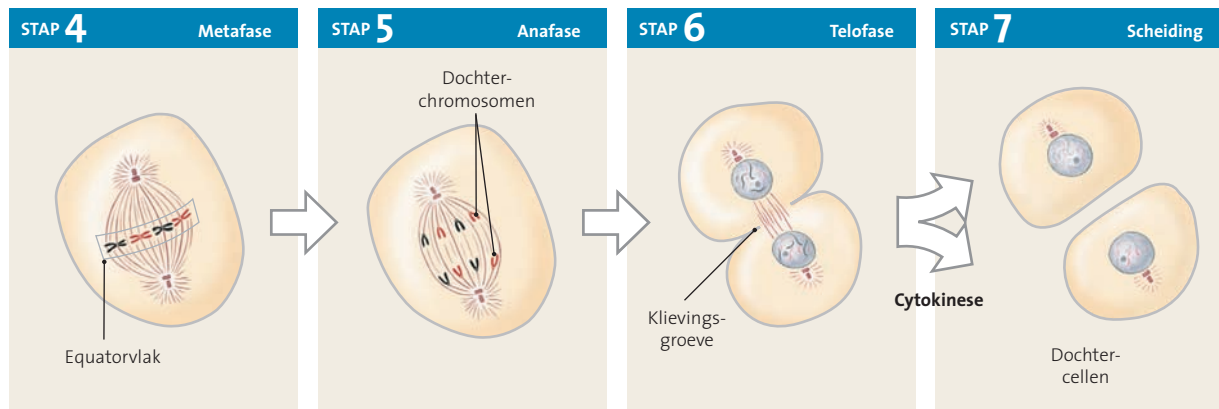
vetcellen en zenuwcellen verschillen sterk van elkaar wat betreft uiterlijk en functie. Deze verschillen zijn ontstaan doordat in elk van deze gevallen een andere groep genen is *uitgeschakeld*. Met andere woorden, deze cellen verschillen doordat in levercellen een andere groep genen toegankelijk is voor transcriptie dan in vetcellen. Als een gen wordt geïnactiveerd, verliest de cel het vermogen een bepaald eiwit te vormen en daardoor is de cel niet in staat de functies te verrichten waarbij dat eiwit betrokken is. Naarmate meer genen worden uitgeschakeld, worden de functies van een cel verder beperkt en gespecialiseerd. Dit specialisatieproces wordt **differentiatie** genoemd.

Bij de bevruchting ontstaat een cel waarin het gehele genetisch potentieel aanwezig is. Daarna volgt een periode van herhaalde celdelingen en de differentiatie begint wanneer het aantal cellen toeneemt. Bij differentiatie ontstaan gespecialiseerde cellen met beperkte vermogens. Deze cellen vormen georganiseerde groepen die *weefsels* worden genoemd, elk met een andere functie. (In het volgende hoofdstuk worden de structuur en de functies van de verschillende weefsels onderzocht; ook wordt bekeken welke interacties weefsels vertonen bij het handhaven van de homeostase.)

INZICHTVRAAG

- 31 Geef een definitie van differentiatie.

De antwoorden zijn te vinden in bijlage 1 achter in het boek.



HOOFDSTUKOVERZICHT

BELANGRIJKE TERMEN

actief transport XXX
celkern XXX
cellen XXX
chromosoom XXX
cytoplasma XXX
cytosol XXX
diffusie XXX
eiwitsynthese XXX

endocytose XXX
endoplasmatisch reticulum XXX
exocytose XXX
plasmamembraan XXX
gen XXX
Golgi-apparaat XXX
mitochondriën XXX
mitose XXX

organellen XXX
osmose XXX
ribosoom XXX
translatie XXX
transcriptie XXX
tumor XXX

VERWANTE KLINISCHE TERMEN

carcinogeen: Kankerveroorzakende factor.
DNA-vingerafdruk: Een techniek om mensen te identificeren op basis van zich herhalende nucleotidenvolgorde in zijn of haar DNA.
fysiologische zoutoplossing: Een oplossing waarvan de normale osmotische concentratie vrijwel gelijk is aan die in de extracellulaire vloeistoffen.
goedaardige tumor: Een gezwell waarin de cellen meestal blijvend zijn ingekapseld door epitheel of bindweefsel; zelden levensbedreigend.
kanker: Een ziekte die wordt gekenmerkt door genmutaties die leiden tot de vorming van kwaadaardige tumoren die zich uitzaaien.
genetische modificatie: Onderzoek naar, en

technieken voor het veranderen van de genetische eigenschappen (DNA) van een organisme.

kwaadaardige tumor: Een gezwel waarin de cellen niet langer reageren op normale controlemechanismen, maar zich snel delen en verspreiden.

metastase: De verspreiding van kwaadaardige cellen naar veraf gelegen weefsels en organen waarbij vervolgens secundaire tumoren ontstaan.

primaire tumor (primair neoplasma): Een afwijkend gezwel waarin de eerste kankercellen zijn ontstaan en de bron van een secundaire tumor.

recombinant DNA: DNA dat is gevormd door een bepaald gen van het ene organisme in te brengen in

het DNA van een ander organisme. Het inbrengen van vreemd DNA wordt ook wel recombinant DNA technologie genoemd.

secundaire tumor: Een groep tumorcellen die ontstaan is door metastase.

tumor (neoplasma): Een gezwel dat is ontstaan door afwijkende celdgroei en -deling.

SAMENVATTING

3.1 Het bestuderen van cellen vormt de basis voor inzicht in de fysiologie van de mens p. XXX

1. De moderne **celtheorie** omvat verschillende basale concepten: (1) **Cellen** zijn de bouwstenen van alle planten en dieren; (2) cellen zijn de kleinste functionele eenheden van het leven; (3) cellen ontstaan door de deling van al eerder bestaande cellen; en (4) elke cel handhaaft homeostase (figuur 3-1).
2. Licht- en elektronenmicroscopen zijn belangrijke instrumenten die bij de **cytologie** worden gebruikt; cytologie is het bestuderen van de structuur en functie van cellen.
3. Een cel is omgeven door **extracellulaire vloeistof**. De buitenste begrenzing van de cel, de plasmamembraan (celmembraan), vormt de scheiding tussen het **cytoplasma**, de inhoud van de cel, en de extracellulaire vloeistof (figuur 3-2).

3.2 De plasmamembraan scheidt de cel van zijn uitwendige milieu en vervult verschillende functies p. XXX

4. De functies van de plasmamembraan zijn (1) fysieke isolatie; (2) reguleren van de uitwisseling van stoffen met de omgeving van de cel; (3) gevoeligheid; en (4) stevigheid.
5. De plasmamembraan of celmembraan bevat vetten, eiwitten en koolhydraten. De belangrijkste onderdelen, de vetmoleculen, vormen een **fosfolipide dubbellaag** (figuur 3-3).
6. Membraaneiwitten kunnen functioneren als receptoren, kanalen, dragerstoffen, of voor verankering of herkenning (tabel 3-1).

3.3 Diffusie en filtratie zijn passieve transportmechanismen die bijdragen aan het membraantransport p. XXX

7. Celmembranen zijn **selectief doorlaatbaar**.
8. **Diffusie** is de verplaatsing van stoffen vanuit een gebied waar de concentratie relatief hoog is naar een gebied waar de concentratie lager is. Diffusie vindt plaats tot het **concentratieverschil** is opgeheven (figuur 3-4, 3-5).
9. **Osmose** is de diffusie van water door een membraan als reactie op concentratieverschillen. De kracht die de verplaatste watermassa uitoefent, is de osmotische druk (figuur 3-6, 3-7).

3.4 Door dragerstoffen gemedieerd transport en vesiculair transport dragen ook bij aan het membraantransport p. XXX

10. Bij **filtratie** wordt water door middel van een hydrostatische druk door een membraan geperst. Als de membraanporiën groot genoeg zijn, zullen moleculen van opgeloste stoffen met het water worden meegevoerd.
11. **Gefaciliteerde diffusie** is een type transport dat door **dragerstoffen wordt gemedieerd**; hiervoor is de aanwezigheid van dragereiwitten in de membraan nodig (figuur 3-8).
12. Bij mechanismen voor **actief transport** wordt ATP verbruikt; dit transport is onafhankelijk van concentratieverschillen. Enkele **ionenpompen** zijn **uitwisselingspompen** (figuur 3-9).
13. Bij **vesiculair transport** verplaatst materiaal zich in of uit een cel, in de vorm van blaasjes die in membranen zijn verpakt. Verplaatsing in de cel gebeurt via **endocytose**, een vorm van actief transport. Er zijn verschillende vormen van vesiculair transport:

receptorgemedieerde endocytose, pinocytose ('drinken door de cel') en fagocytose ('eten door de cel'). Verplaatsing uit de cel vindt plaats via exocytose (figuur 3-10, 3-11; tabel 3-2).

3.5 Organellen in het cytoplasma vervullen specifieke functies p. XXX

14. Het cytoplasma omgeeft de celkern en bevat een vloeistof die **cytosol** wordt genoemd. De structuren in de cel zijn de zogenoemde *organellen*.
15. Het **cytosol** verschilt in samenstelling van de extracellulaire vloeistof die de meeste cellen van ons lichaam omgeeft.
16. **Organellen** die door een membraan zijn omsloten, zijn van het cytosol geïsoleerd door membranen die uit lipiden bestaan. Voorbeelden van organen die door een membraan zijn omsloten, zijn: het endoplasmatisch reticulum, de celkern, het Golgi-apparaat, lysosomen en mitochondriën (figuur 3-2).
17. Organellen die niet door een membraan zijn omgeven, staan altijd in contact met het cytosol. Voorbeelden van deze organellen zijn: cytoskelet, microvilli, centriolen, trilharen, zweepharen, proteasomen en ribosomen (figuur 3-2).
18. Het **cytoskelet** geeft het cytoplasma sterkte en buigzaamheid. De belangrijkste onderdelen zijn **microfilamenten**, **intermediaire filamenten** en **microtubuli** (figuur 3-12).
19. **Microvilli** zijn kleine uitstulpingen van de plasmamembraan waardoor het oppervlak dat aan de omgeving buiten de cel is blootgesteld, wordt vergroot (figuur 3-12).
20. **Centriolen** sturen de dochterchromosomen tijdens de celdeling naar beide uiteinden van de cel.
21. **Trilharen** bewegen ritmisch, zodat vloeistoffen of klierproducten langs het oppervlak van de cel worden verplaatst.
22. Met **zweepharen** verplaatst een cel zich door een omringende vloeistof.
23. Een **ribosoom** produceert proteïnen. Vrije ribosomen bevinden zich in het cytoplasma en **gebonden ribosomen** zijn aan het endoplasmatisch reticulum gehecht.
24. **Proteasomen** verwijderen beschadigde of afwijkende eiwitten en breken deze af.
25. Het **endoplasmatisch reticulum (ER)** is een net-

werk van intracellulaire membranen. **Ruw endoplasmatisch reticulum (RER)** bevat ribosomen en speelt een rol bij de eiwitsynthese. **Glad endoplasmatisch reticulum** bevat geen ribosomen; het is betrokken bij de synthese van vetten en koolhydraten (figuren 3-13 en 3-14).

26. Het **Golgi-apparaat** vormt **klierblaasjes** en nieuwe membraanonderdelen en het vormt ook de *lysosomen*. Klierproducten worden via exocytose uit de cel afgescheiden (figuren 3-2 en 3-14).
27. **Lysosomen** zijn blaasjes die met verteringsenzymen zijn gevuld. Zij hebben onder andere de functie de cel van bacteriën en celfragmenten te ontdoen.
28. **Mitochondriën** zijn verantwoordelijk voor 95 procent van de ATP-productie in een gemiddelde cel. De **matrix** of vloeibare inhoud van een mitochondrion ligt binnen **cristae**; dit zijn plooien van de binnenste membraan van het mitochondrion (figuur 3-15).

3.6 De celkern bevat DNA en enzymen die noodzakelijk zijn om processen in de cel aan te sturen p. XXX

29. De **celkern** is het besturingscentrum voor de activiteiten van de cel. Hij is omgeven door een **kernmembraan**; de celkern staat via **kernporiën** in contact met het cytosol (figuur 3-16).
30. De celkern reguleert de cel door het aansturen van de synthese van specifieke eiwitten aan de hand van informatie die in het DNA van de **chromosomen** is opgeslagen (figuur 3-17).
31. Het systeem waarin in de cel informatie is opgeslagen, de **genetische code**, wordt een *tripletcode* genoemd, omdat een volgorde van drie stikstofhoudende basen bepalend is voor één enkel aminozuur. Elk **gen** bestaat uit alle tripletten die nodig zijn om een bepaald eiwit te vormen (tabel 3-3).

3.7 DNA stuurt de eiwitsynthese en de structuur en functie van de cellen p. XXX

32. De **eiwitsynthese** bestaat uit *transcriptie*, die in de celkern plaatsvindt en *translatie* die in het cytoplasma plaatsvindt.
33. Tijdens **transcriptie** wordt een streng **messenger RNA (mRNA)** gevormd die de instructies voor de

eiwitsynthese vanuit de celkern naar het cytoplasma vervoert (figuur 3-18).

34. Tijdens **translatie** wordt een functioneel eiwit gevormd aan de hand van de informatie in de mRNA-streng. Elk triplet van stikstofhoudende basen in een mRNA-streng is een **codon**; de volgorde van de codons is bepalend voor de volgorde van de aminozuren in het eiwit (figuur 3-19).

35. Moleculen **transport RNA (tRNA)** voeren aminozuren naar het ribosoom dat bij de translatie is betrokken (figuur 3-19).

3.8 De levenscyclus van de cel bestaat uit de interfase, de mitose en de cytokinese p. XXX

36. **Celdeling** is de voortplanting van cellen. **Apoptose** is het genetisch gereguleerde afsterven van cellen. **Mitose** is de kerndeling van **lichaamscellen**.

37. De meeste lichaamscellen verkeren het grootste deel van de tijd in de **interfase**. Cellen die zich op mitose voorbereiden, ondergaan tijdens deze fase **DNA-replicatie** (figuur 3-20, 3-21).

38. Mitose verloopt in vier stadia: **profase**, **metafase**, **anafase**, en **telofase** (figuur 3-22).

39. Tijdens de **cytokinese** wordt het cytoplasma verdeeld, waardoor twee identieke dochtercellen ontstaan.

3.9 Tumoren en kanker worden gekenmerkt door afwijkende celgroei en celdeling p. XXX

40. Door afwijkende celgroei en -deling ontstaan **tumoren** die ofwel **goedaardig** (niet metastaserend) zijn of **kwaadaardig** (in staat andere weefsels binnen te dringen, metastaserend). **Kanker** is een ziekte die wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van kwaadaardige tumoren; in de loop van de tijd verspreiden kankercellen zich naar andere delen van het lichaam.

3.10 Differentiatie is specialisatie van cellen als gevolg van de activering of onderdrukking van genen p. XXX

41. **Differentiatie** is de specialisatie waarbij cellen met beperkte vermogens ontstaan. Deze gespecialiseerde cellen zijn in groepen georganiseerd, de zogenoemde **weefsels**. Elk weefsel heeft een gespecialiseerde taak.

HERHALINGSVRAGEN

Niveau 1: Feiten en termen herhalen

Combineer elk van de woorden in kolom A op juiste wijze met de term uit kolom B die daar het beste bij past. Plaats de letters voor het antwoord in de geboden ruimte.

Kolom A	Kolom B
— 1. filtratie	a. maakt dat water de cel uitgaat
— 2. osmose	b. passief, door dragerstoffen gemedieerd transport
— 3. hypotonische oplossing	c. endocytose, exocytose
— 4. hypertone oplossing	d. diffusie van water door een semipermeabele membraan
— 5. isotone oplossing	e. hydrostatische druk
— 6. gefaciliteerde diffusie	f. bijvoorbeeld een fysiologische zoutoplossing
— 7. dragereiwitten	g. ionenpomp
— 8. vesiculair transport	h. maakt dat water de cel ingaat
— 9. cytosol	i. vormen eiwitten
— 10. cytoskelet	j. verteringsenzymen
— 11. microvilli	k. inwendig raamwerk van eiwitten
— 12. ribosomen	l. besturingscentrum voor activiteiten cel
— 13. mitochondriën	m. intracellulaire vloeistof
— 14. lysosomen	n. DNA-strengen
— 15. celkern	o. cristae
— 16. chromosomen	p. synthetiseren onderdelen van ribosomen
— 17. kernlichaampjes	q. vergroten oppervlak cel

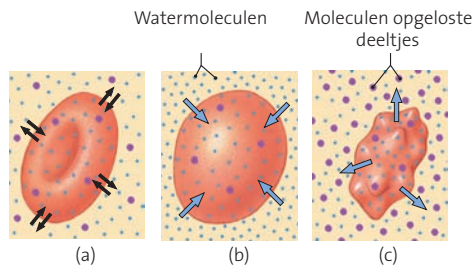
18. Hoe wordt het bestuderen van de structuur en de functie van cellen genoemd?

- (a) histologie
- (b) cytologie
- (c) fysiologie
- (d) biologie

19. Welke functies kunnen de eiwitten in de plasmamembraan hebben?

- (a) receptoren en kanalen
- (b) dragerstoffen en enzymen
- (c) verankering en herkenning
- (d) a, b en c zijn juist.

20. Vermeld in het volgende diagram het type oplossing (hypertoon, hypotoon of isotoon), waarin elke erythrocyt wordt ondergedompeld.



- (a) _____
 (b) _____
 (c) _____
21. Alle volgende mechanismen voor membraantransport zijn passieve processen, *behalve*
- diffusie
 - gefaciliteerde diffusie
 - vesiculair transport
 - filtratie
22. De concentratie van _____ ionen is hoog in de extracellulaire vloeistof en de concentratie van _____ ionen is hoog in het cytoplasma.
- calcium, magnesium
 - chloride, natrium
 - kalium, natrium
 - natrium, kalium
23. Structuren die specifieke functies verrichten binnen de cel, zijn
- organen
 - organismen
 - organellen
 - chromosomen
24. De synthese van een functioneel eiwit aan de hand van de informatie die door een mRNA-streng wordt geleverd, is
- translatie
 - transcriptie
 - replicatie
 - genactivering
25. Onder de term *differentiatie* wordt verstaan
- het verlies van genen uit cellen
 - het verwerven van nieuwe functionele vermogens door cellen
 - de vorming van functioneel gespecialiseerde cellen
 - de verdeling van genen tussen verschillende celtypen

26. Wat zijn de vier algemene functies van de plasmamembraan?
27. Door welke vier belangrijke transportmechanismen komen stoffen in en uit cellen?
28. Wat zijn de vier belangrijke functies van het endoplasmatisch reticulum?

Niveau 2: Begrippen herhalen

29. Diffusie is belangrijk in lichaamsvloeistoffen, omdat bij dit proces:
- plaatselijke concentratieverschillen toenemen
 - plaatselijke concentratieverschillen worden opgeheven
 - stoffen tegen het concentratieverschil in worden verplaatst
 - concentratieverschillen ontstaan
30. Wanneer een cel in een _____ oplossing wordt gelegd, zal de cel water verliezen via osmose. Het proces resulteert in de _____ van erythrocyten.
- hypotonisch, crenatie
 - hypertonisch, crenatie
 - isotonisch, hemolyse
 - hypotonisch, hemolyse
31. Stel dat een DNA-segment de volgende nucleotidenvolgorde heeft: CTC ATA CGA TTC AAG TTA. Welke van de volgende nucleotidenvolgorden zou dan in de complementaire mRNA-streng worden aangetroffen?
- GAG UAU GAU AAC UUG AAU
 - GAG TAT GCT AAG TTC AAT
 - GAG UAU GCU AAG UUC AAU
 - GUG UAU GGA UUG AAC GGU
32. Hoeveel aminozuren worden gecodeerd door het DNA-segment uit de vorige vraag?
- 18
 - 9
 - 6
 - 3
33. Maak een eenvoudige tabel met de overeenkomsten en verschillen tussen gefaciliteerde diffusie en actief transport.
34. Welke verschillen in samenstelling bestaan er tussen het cytosol en de extracellulaire vloeistof?
35. Wat zijn de verschillen tussen transcriptie en translatie?

36. Noem de fasen van de mitose en beschrijf kort wat er bij elk van deze fasen gebeurt.
37. Wat is cytokinese en welke rol speelt dit proces bij de celcyclus?

Niveau 3: Kritisch denken en klinische toepassing

38. Uit experimentele gegevens blijkt dat het transport van een bepaald molecuul de volgende kenmerken heeft: (1) het molecuul verplaatst zich in de richting van het concentratieverschil; (2) bij concentraties boven een bepaald niveau neemt de transportsnelheid niet toe; en (3) de cel hoeft voor deze vorm van transport geen energie te leveren. Welk type transportproces is dit?
39. Twee oplossingen A en B zijn door een selectief doorlaatbare membraan gescheiden. Gedurende een bepaalde tijdsperiode stijgt het vloeistofniveau aan kant A. Welke oplossing had aanvankelijk de hoogste concentratie opgeloste stoffen?

MyLab | Nederlandstalig

Op www.pearsonmylab.nl vind je studiemateriaal en de eText om je begrip en kennis van dit hoofdstuk uit te breiden en te oefenen.

