

TOEGEPASTE DIERKUNDE:

INVERTEBRATEN

Prof. dr. ir. Luc Tirry

Bachelor of Science in de bio-ingenieurswetenschappen
Academiejaar 2019 – 2020



Inhoudstafel – beknopt

1. Inleiding
2. De wetenschap zoölogie
3. Diversiteit, eenheid en evolutie

I. Basisbegrippen

1. De dierlijke cel en celdeling
2. Reproductie en ontwikkeling
3. Dierlijke weefsels
 - 3.1. Biotische hiërarchie
 - 3.2. Epitheelweefsels
 - 3.3. Bindweefsels
 - 3.4. Spierweefsels
 - 3.5. Vasculair weefsel: bloed en lymfe
 - 3.6. Zenuwweefsels

II. Systematisch overzicht van het dierenrijk

III.0 Grote onderverdelingen en indeling van het dierenrijk

1. Een poging tot indeling
2. Unicellulaire of multicellulaire organisatie
3. Lichaamssymmetrie
4. Spijsvertering
5. Zenuwstelsel en skeletvorming
6. Lichaamsholten
7. Wijzen van coeloomvorming
8. Nieuwigheden in vergelijking met vorige versie
9. Indeling van het dierenrijk: een overzicht

III.1 Protozoa – eencellige eukaryote organismen

1. Dieren?
2. Algemene kenmerken
3. Enkele morfologische en fysiologische aspecten
4. Reproductie
5. Classificatie Protozoa
6. Typevoorbeelden

III.2 Metazoa

1. Algemeenheden
2. Fylum Porifera
3. Fylum Cnidaria
4. Fylum Ctenophora
5. Fylum Plathelminthes
 - Turbellaria
 - Trematoda
 - Monogenea
 - Cestoda
6. Fylum Nematoda
7. Fylum Rotifera
8. Overige pseudocoelomate fyla
9. Fylum Mollusca
 - Gastropoda
 - Cephalopoda
 - Bivalvia
10. Fylum Annelida
11. Fylum Arthropoda
 - Chelicerata
 - Crustacea
 - Uniramia
12. Insecta
13. Enkele kleinere invertebrate fyla

2. REPRODUCTIE EN ONTWIKKELING

2.1. INLEIDING

Protozoa bestaan uit 1 cel die alle functies zelf vervult. Bij de meercellige dieren (Metazoa) is er een duidelijke werkverdeling tussen de verschillende cellen waaruit een organisme bestaat. Een klassiek voorbeeld van een dergelijke werkverdeling is de vorming van cellen waarvan de enige functie het voortbrengen van gameten (geslachtscellen: eicellen, spermatozoïden) is; dit zijn de *kiemcellen*.

De andere cellen van een organisme, die geen gameten voortbrengen, noemt men de *somatische of lichaamscellen*.

In dit deel concentreren we ons op enkele aspecten die te maken hebben met de vorming van gameten, met bevruchting, en met de eerste stappen van de embryogenese. In het volgend deel (dierlijke weefsels) zullen we het vooral hebben over somatische cellen.

Reeds zeer vroeg in de embryogenese zet het ontwikkelende embryo een reeks oerkiemcellen (soms noemt men deze kiemplasma, als onderdeel van het cytoplasma van de eicel, of kiemepitheel) opzij; deze cellen zijn bestemd voor de gametenproductie voor de volgende generatie. De rest van de cellen van het embryo zal zich ontwikkelen en differentiëren tot lichaamscellen (somatoplasma). Je zou dus kunnen stellen, zoals August Weismann deed eind 19^{de} eeuw, dat het somatoplasma alleen maar de behuizing levert voor het kiemplasma; het beschermt en voedt het, en zorgt ervoor dat het kiemplasma in staat wordt gesteld om een nieuwe generatie voort te brengen.

De vorming van de oerkiemcellen en van de geslachtsorganen zijn twee totaal verschillende processen die in den beginne niets met elkaar te maken hebben. Bij het menselijk embryo zijn de oerkiemcellen reeds in de derde week van de embryogenese gevormd. Ze liggen dan in de wand van de dooierblaas (of navelblaas). De geslachtsorganen beginnen zich te ontwikkelen in de 4^{de} week, op een totaal andere plaats dan de oerkiemcellen. Door amoëboïde bewegingen migreren de oerkiemcellen dan naar de ontwikkelende geslachtsorganen, waar zij bij het begin van de 5^{de} week aankomen en zich erin integreren.

Het traject dat de oerkiemcellen afleggen is bij bepaalde dieren zeer complex.

2.2. REPRODUCTIETYPES

ONGESLACHTELIJKE REPRODUCTIE

Ongeslachtelijke, agametogene of aseksuele voortplanting is de ontwikkeling van een nieuw individu, zonder deelname van de geslachtscellen: het individu ontstaat uit diploïde somatische cellen.

Bij de Protozoa is dit een veel gebruikt reproductietype: ze planten zich voort door te delen in 2 dochtercellen van gelijke of ongelijke grootte. In sommige gevallen kan een individu veel sporen voortbrengen die elk tot individu uitgroeien (bvb. bij Apicomplexa).

Bij de Metazoa is de ongeslachtelijke voortplanting niet zo populair. Hier kunnen soms nieuwe organismen ontstaan uit een klein gedeelte van de ouders: knopvorming bij zoetwaterpoliepen, splijting bij anemonen en wormen, regeneratie, vorming van gemmulae bij sponsen; hoe verder Metazoa evolueren, hoe minder ze aan ongeslachtelijke voortplanting gaan doen.

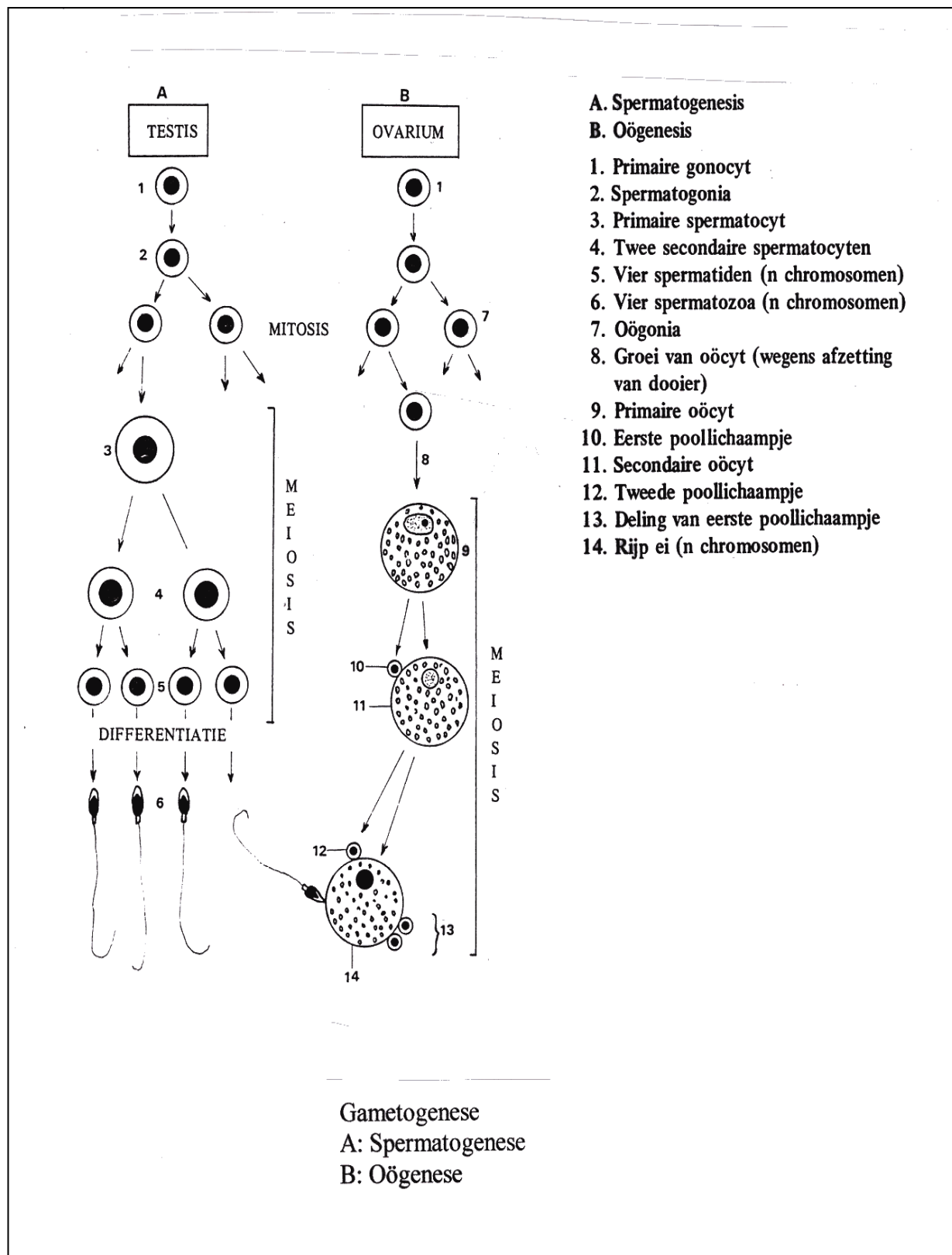
Ongeslachtelijke voortplanting heeft voordelen. Dieren kunnen geïsoleerd of sessiel leven, zonder partner, en toch voor nageslacht zorgen. Het stelt hen ook in staat om in korte tijd grote hoeveelheden nageslacht te produceren, om op die manier nieuwe biotopen sneller te koloniseren. In een stabiele omgeving is ongeslachtelijke voortplanting voordeliger, omdat succesvolle genotypes blijvend profiteren van deze omgeving. Bij veranderende omgevingsfactoren is geslachtelijke voortplanting interessanter, omdat zo variabiliteit gecreëerd wordt. Een deel van de nieuwe geno- of fenotypes kan beter aangepast zijn aan het nieuwe milieu.

GESLACHTELIJKE REPRODUCTIE

Geslachtelijke, seksuele of gametogene voortplanting is de ontwikkeling van een nieuw individu door versmelting van haploïde gameten van verschillend geslacht (op deze definitie bestaan enkele variaties).

Dit proces komt zowel bij de Protozoa als bij de Metazoa voor. Er zijn echter wel verschillen tussen deze 2 groepen. Bij bepaalde pantoffeldiertjes (Ciliophora) treedt soms conjugatie op; dit proces vertoont wel een zekere analogie met de seksuele reproductie, maar is toch op bepaalde punten fundamenteel verschillend. Ook bij de Apicomplexa ziet men vormen die lijken op geslachtelijke voortplanting; hier zijn het echter steeds hele organismen die zich ombouwen tot micro- of macrogameet.

Bij de Metazoa (Animalia) is geslachtelijke reproductie de 'normale' reproductiemaniër. Geslachtscellen of gameten worden geproduceerd in gonaden. Mannelijke gameten noemt men zaadcellen, spermatozoa of spermatozoiden. Vrouwelijke gameten noemt men eicellen, eitjes of ova. Bevruchting is het versmelten van (de kernen van) 2 gameten van verschillend geslacht, met vorming van een diploïde zygote. De ontwikkeling van de zygote tot een leefbaar organisme is de



embryogenese. De gametogenese is het proces van de vorming van haploïde gameten, uitgaande van diploïde kiemcellen.

Geslachtelijke voortplanting verhoogt de genetische variabiliteit van het nageslacht; de recombinatie tijdens de meiose genereert unieke combinaties van de genen die van de ouders geërfd worden. Deze variabiliteit schept betere kansen voor het overleven van een deel van het nageslacht bij veranderende omgevingsfactoren.

2.3. GAMETOGENESE (GAMETENVORMING)

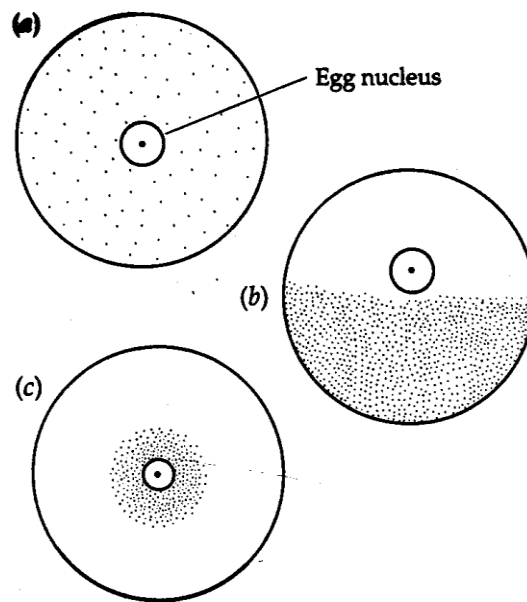
2.3.1. OÖGENESE - VORMING VAN DE VROUWELIJKE GAMETEN

De vrouwelijke gameten worden gevormd in het ovarium (soms verdeeld in germarium en vitellarium of dooierklier, zoals bij de meeste platwormen); bij lagere Metazoa (Porifera, Coelenterata) is er nog geen echt ovarium ontwikkeld. Het ovarium wordt opgebouwd door een aantal onrijpe cellen met $2n$ chromosomen: de oögonia. Deze ontwikkelen zich uit het éénlagig kiemepitheel (kiemplasma) dat het ovarium begrenst, en dat de primaire gonocyten levert waaruit de oögonia ontstaan. Deze oögonia delen zich mitotisch en vormen zo nieuwe oögonia (**multiplicatiefase**); dit kan gedurende het ganse leven gebeuren (invertebraten, lagere vertebraten) of vroegtijdig stopgezet worden (hogere vertebraten; bij de mens reeds in de 15de week van de embryonale ontwikkeling).

Deze oögonia gaan zich, tijdens een **groefase**, op een bepaald ogenblik omvormen tot oöcyten I (primaire oöcyten), die ofwel direct meiose ondergaan ofwel wachten tot wanneer het individu geslachtsrijp is.

Via meiose vormt een oöcyte I eerst een oöcyte II (secundaire oöcyt), die bijna al het cytoplasma krijgt, en een poollichaampje, dat er bijna geen krijgt. De kern is in beide gevallen even groot maar de hoeveelheid cytoplasma verschilt (**asymmetrische cytokinese**). Na de tweede deling van de meiose ontstaat uit oöcyte II een grote cel, het ovum of rijpe eicel, en een tweede kleine poollichaampje. Het eerste poollichaampje kan zich ook nog delen zodat er in totaal drie poollichaampjes naast het ovum kunnen gevonden worden. Eindresultaat: 1 functionele eicel en 2 of 3 niet functionele poollichaampjes. De vorming van de poollichaampjes is te wijten aan de excentrische spoelfiguur, daardoor gaat slechts een miniem deel cytoplasma verloren.

Onafhankelijk van deze rijpingsdelingen (meiose gebeurt soms na de bevruchting) gaat de eicel groeien waarbij kernplasma en cytoplasma toenemen, maar waarbij vooral voedselreserves worden aangelegd: dooier of vitellus. De eiwitten, suikers, vetten, enz. in een dooier zijn niet in oplossing, maar komen voor onder de vorm van partikels. Het dooiermateriaal kan afkomstig zijn van omringende voedingscellen (follikelcellen) of van cellen uit aparte organen (vitellariumcellen). Bij Reptilia, Amphibia en Aves speelt de lever een grote rol bij de productie van dooiermateriaal. Het dooiermateriaal wordt dan selectief uit het bloed opgenomen door de eicellen.



Eitypes

(a): isolecitaal ei: weinig dooier homogeen verspreid

(b): telolecitaal ei: dooier geconcentreerd aan de vegetatieve pool

(c): centrolecitaal ei: dooier geconcentreerd in het centrum

Al naargelang de hoeveelheid en de verdeling van dooier en cytoplasma kan men de eieren onderverdelen in:

- **oligolecitale eieren** (= weinig dooier) of **isolecitale eieren** (= dooier gelijk verdeeld): kleinere eieren die typisch zijn voor Mammalia maar ook bij andere groepen voorkomen.
- **mesolecitale** eieren: meer dooier die ongelijk verdeeld is waardoor het ei een polarisatie vertoont: de pool met overwegend dooier noemt men de vegetatieve pool, de pool met overwegend cytoplasma de animale pool; de kern ligt dicht bij de animale pool. Typisch ei van de meeste Mollusca, Annelida, Teleostei en Amphibia.
- **teleolecitale** eieren: dikwijls grote eieren; op de grote dooiermassa ligt aan de animale pool een klein schijfje cytoplasma waarin de kern gelegen is: o.a. eieren van Selachii, Aves en Reptilia.
- **centrolecitale** eieren: kleine eitjes; in het midden ligt de kern omringd door een klein beetje cytoplasma, rondom omgeven door veel dooier; aan de buitenzijde vindt men de rest van het cytoplasma, dat dooierarm is. Typisch ei van Arthropoda.

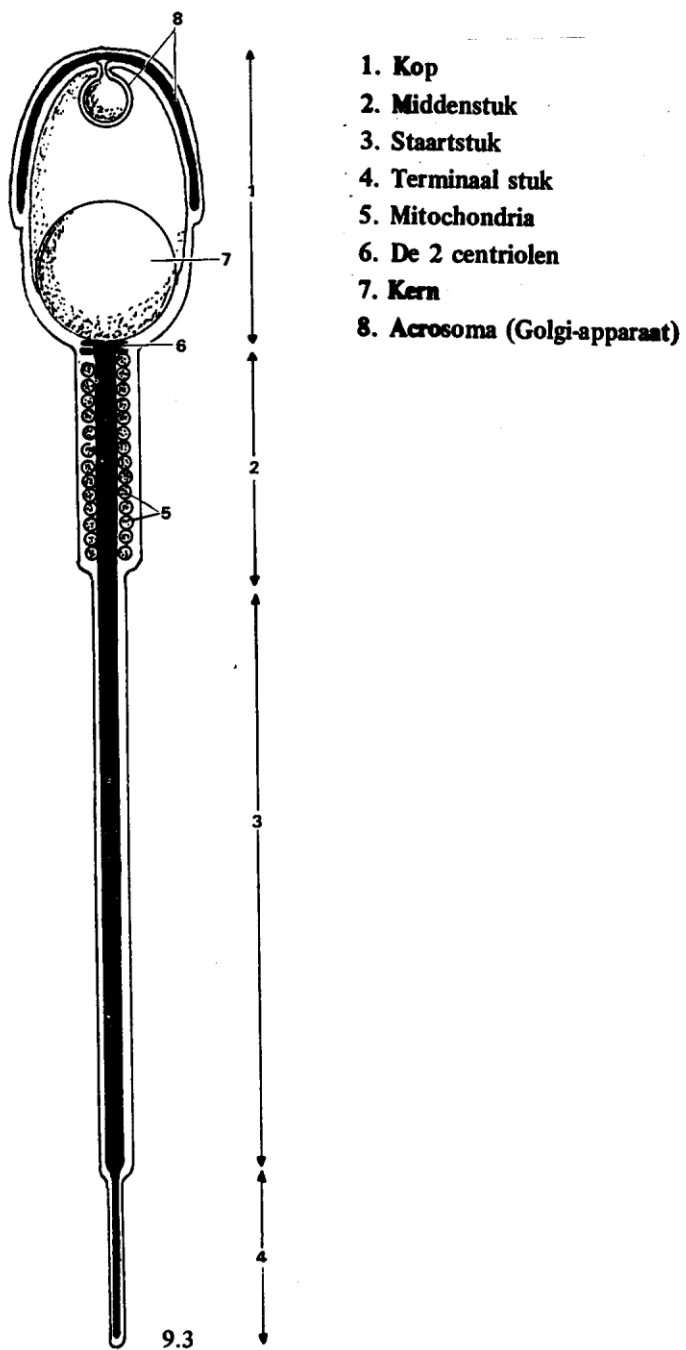
Tussen de drie eerst genoemde types bestaan talrijke overgangen. Hoe meer dooier een ei draagt, hoe verder de embryonale ontwikkeling binnen de eischal kan plaatsgrijpen.

2.3.2. SPERMATOGENESE - VORMING MANNELIJKE GAMETEN

Het orgaan waarin de vorming gebeurt, noemt men de testis; bij lagere Metazoa is de testis nog niet als orgaan ontwikkeld. De onrijpe cellen met $2n$ chromosomen die ontstaan uit de primaire gonocyten van het kiemepitheel noemt men de spermatogonia; deze delen zich mitotisch (**multiplicatiefase**). Bij het inzetten van de seksuele rijpheid ondergaan ze een spermatogenese. Daarbij ontstaat eerst een spermatocyt I (primaire spermatocyt) die na een eerste meiotische deling (verdeling en halvering van de chromosomen) twee spermatocyt II (secundaire spermatocyt) geeft en vervolgens, na de tweede meiotische deling, vier spermatiden (n).

Deze vier spermatiden transformeren zich dan tot spermatozoa (**spermiogenese**).

De spermiogenese bij zoogdieren verloopt als volgt. Een spermatide heeft aanvankelijk een grote kern, een Golgi-complex, dat dicht tegen de kern aanligt, en een groot aantal mitochondriën. Bij het begin van de spermiogenese zien we dat het Golgi-complex één of meer korrels gaat vormen (de acrosomale korrels) die omringd worden door een membraan en een voorste kap vormen: het acrosoom of kernkapje (bevat enzymen). Eén van de centriolen van het centrosoom van de spermatide gaat aan de tegenovergestelde pool van het acrosoma in een uitholling van de kern liggen; d.i. de proximale centriool. De andere (de distale centriool) ligt daar dicht tegen en vormt een flagel (undulipodium). De mitochondriën gaan zich dan rangschikken rondom de basis van deze flagel, dikwijls in spiraalvormige banden. Dit is het halsgedeelte van het undulipodium. De ring van Jensen duidt het einde aan van deze mitochondriën-verzameling. Verder gebeurt dan nog de uitgroei van de flagel (het staartgedeelte) en de afsplitsing van het overtollig cytoplasma. De flagel heeft de



Spermatozoïde van een zoogdier

typische (9+2)-undulpodium-bouw. Bij de zoogdieren worden rond de microtubuli van de flagel nog negen eiwitfibrillen (steunfibrillen) gevormd. Bij de beëindiging van dit proces is de spermatide omgebouwd naar een spermatozoïde.

De spermatogenese gebeurt groepsgewijs. De cellen van een groep zijn met elkaar verbonden door weefselbruggen, die pas verdwijnen tijdens de spermiogenese bij de afsplitsing van het overtollig cytoplasma.

Aan de typische zoogdier-spermatozoïden kunnen we de volgende delen onderscheiden: kop met kern en acrosoma, hals met centriolen en mitochondriën rondom de basis van de flagel en een staart met eiwitmantel (ontbreekt terminaal) rondom flagel.

Vrijgekomen spermatozoïden hebben slechts een beperkte levensduur aangezien ze nauwelijks cytoplasma meedragen.

De meeste spermatozoïden in het dierenrijk zijn te vergelijken met die van de zoogdieren: klein, kern met acrosoma vooraan, en mitochondriën rondom flagel. Bij Nematoda echter vinden we amoëboïde spermatozoïden, zonder flagel.

Spermatozoïden hebben een dubbele functie:

- initiëren van de ontwikkeling door het eitje waarin zij penetreren te activeren.
- het leveren van de haploïde nucleus aan het eitje.

Beide functies worden uitgevoerd door het kopgedeelte dat de kern en het acrosoom bevat.

2.4. BEVRUCHTING

2.4.1. DEFINITIES

Het samensmelten van de kernen van eicel en spermatozoïde noemt men de bevruchting; het resultaat van het samensmelten is de zygote.

De bevruchting kan buiten de dieren gebeuren die de gameten geproduceerd hebben: **de uitwendige bevruchting**. Hierbij komen de geslachtscellen min of meer gelijktijdig in de buitenwereld terecht, meestal in *waterig* milieu (dit vereist een zekere coördinatie tussen de productie en de vrijstelling van de 2 gametentypes). Meestal zal het mannelijk dier zijn spermatozoa uitstorten in de onmiddellijke omgeving van de nog onbevuchte eicellen. De spermatozoa zwemmen vrij rond tot ze in contact komen met de passieve eicellen. Klassiek bij veel waterbewoners: het uitwendig bevruchte ei moet zich kunnen ontwikkelen zonder uit te drogen. Er bestaan toch terrestrische varianten: de regenworm (o.a. *Lumbricus terrestris*) is een hermafrodit, die zowel spermatozoa als eicellen produceert. Bij de copulatie worden er zaadcellen uitgewisseld, maar is er nog geen bevruchting. Die gebeurt pas

wanneer de cocon met eicellen voorbij de opslagplaats van de zaadcellen (zaadtasjes) schuift. Dit is ook een uitwendige bevruchting.

Bij **de inwendige bevruchting** worden de zaadcellen in het lichaam (geslachtswegen of in de buurt) van het wijfje gebracht, waar ze de eicellen bevruchten. Deze fertilisatiemethode wordt niet enkel aangetroffen bij alle landbewonende dieren, maar ook nog bij veel waterorganismen. Interne bevruchting kan gebeuren op twee manieren: door **spermatoforen** of door **copulatie**.

Spermatoforen zijn kleine spermapakketjes die het mannelijk dier deponeert in de buitenwereld, waar ze opgenomen worden door de wijfjes, die ze in een daartoe bestemd receptaculum stoppen (schorpioenen, sommige mijten,...).

Bij copulatie brengt het mannetje zijn spermatozoa, die zich in suspensie bevinden in een vloeibaar medium, rechtstreeks in het geslachtskanaal van het wijfje (bij Nematoda, Arthropoda, Reptilia, Aves, Mammalia). Het vocht is belangrijk voor de overleving van de zaadcellen. Bij de mens maken de spermatozoïden ongeveer 10 % van het geëjaculeerde vocht (semen, zaad) uit. Per ml (semen) telt men ongeveer 100 miljoen zaadcellen. Lagere aantallen bemoeilijken de bevruchting; vanaf 20 miljoen wordt de bevruchting zeer moeilijk.

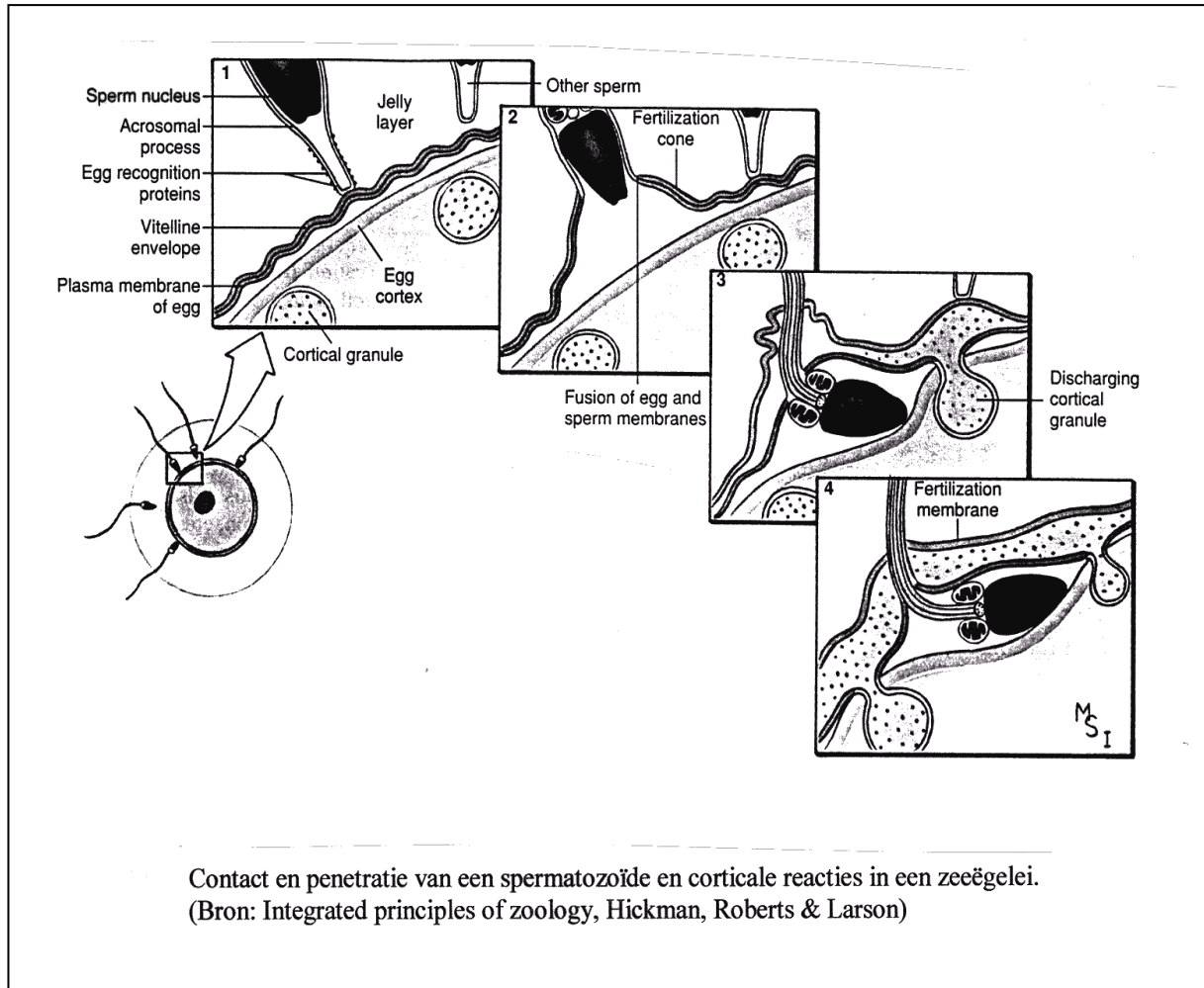
2.4.2. CONTACT EN PENETRATIE

Het samenkomen van eicel en spermatozoïde wordt mogelijk gemaakt door de uitscheiding en inwerking van allerlei chemische stoffen. Zo produceert de eicel stoffen (meestal peptiden) die de spermatozoïden aanlokken (chemoattractantia) en in leven houden. Andere stoffen maken specifieke (d.i. soorteigen) reacties mogelijk (gebaseerd op o.a. signatuurproteïnen).

Nadat de eicel "herkend" werd door de spermatozoïde treden er veranderingen op bij eicel en spermatozoïde die de penetratie van de eicelwand mogelijk maken.

Bij contact laat het acrosoma van de spermatozoïde via exocytose hydrolytische enzymen vrij die zich een weg boren doorheen de geleimantel (dit is een extra wand die bij de meeste eieren buiten de plasmamembraan aanwezig is en afgescheiden wordt door het cytoplasma van de eicel). Eenmaal door de gelei, wordt het acrosoma gewoonlijk verlengd door gepolymeriseerde actinemoleculen: zo wordt het *acrosomale uitsteeksel* gevormd dat uiteindelijk contact maakt met de vitelliene membraan. Deze membraan ligt rond de plasmamembraan van de eicel en werd al aangemaakt in het ovarium. Het acrosomale uitsteeksel draagt soortspecifieke proteïnen die specifiek binden met receptoren op de membranen van eicellen van de eigen soort (en niet met die van andere soorten).

Na contact tussen vitelliene membraan en acrosomale uitsteeksel wordt de vitelliene membraan op de contactplaats geopend; de eicel stuurt dan een cytoplasmatische bevruchtingskegel naar de zaadcel. Direct daarna versmelten de membranen van de zaadcel en de eicel en worden de cytoplasma's van de 2 gameten 1 geheel. De kern en de proximale centriole van de zaadcel migreren naar de eicel. De staart en het halsgedeelte (met de meeste mitochondriën) blijven buiten. De 2



nuclei bewegen zich naar elkaar toe en de kernmembranen versmelten. De kern is dan weer diploïd: de zygote is een feit.

2.4.3. CORTICALE REACTIES

Van zodra één spermatozoön binnengedrongen is, zal de eicel, door twee opeenvolgende reacties, het verder binnendringen van andere spermatozoa verhinderen. De eerste reactie is een verandering in membraanpermeabiliteit direct nadat de eerste zaadcel in contact is gekomen met de eicel; dit resulteert in het plots binnenstromen van Na^+ in de eicel; dit verandert de membraanpolariteit en verhindert binding met andere spermatozoïden.

De tweede reactie gebeurt slechts nadat de spermatozoïde reeds binnengedrongen is. De eicel wordt, zoals hierboven vermeld, gewoonlijk wordt omringd door twee membranen: de plasmamembraan en de vitelliene membraan.

Juist onder de plasmamembraan bevindt zich de cortex of schorslaag van de eicel, waarin talrijke korrels voorkomen: de *corticale korrels*. Na het binnendringen van de spermatozoïde gaan vanuit de penetratieplaats de corticale korrels hun inhoud uitstorten tussen de twee genoemde membranen in; deze uitstorting spreidt zich dan als een vloedgolf verder uit over de gehele eicel (bij een zeeëgelei duurt dit 20 seconden). Het openbarsten van de corticale granules wordt geïnduceerd door het loslaten van Ca^{2+} , dat in het SER van de eicel zat opgestapeld; dit proces wordt op zijn beurt geïnduceerd door het contact met de zaadcel.

Tussen het materiaal dat in de korrels zat bevinden zich een reeks enzymen; sommige van deze enzymen tasten de membraaneiwwitten aan zodat de vasthechtingsplaatsen voor de spermatozoïden verloren gaan; andere enzymen tasten de verbindingen tussen beide membranen aan zodat er een ruimte ontstaat, die dan met water gevuld wordt onder invloed van mucopolysacchariden uit de korrels die via osmose water aantrekken. Een laatste groep enzymen uit de corticale granules vormen dan de vitelliene membraan om tot een stevige bevruchtingsmembraan (fertilisatiemembraan).

Deze reacties verhinderen meestal dat meer dan één spermatozoïde in de eicel binnendringt.

Wanneer er toch verschillende spermatozoïden binnengeraakt zijn (polyspermie) kan het, afhankelijk van de diersoort, gebeuren dat er toch slechts één spermatozoïde voor de bevruchting in aanmerking komt en dat de andere degenereren (b.v. salamander) of dat de verschillende (of enkele) genomen met elkaar versmelten wat een vroegtijdige stopzetting van de ontwikkeling met zich meebrengt: letale polyspermie.

2.4.4. FUSIE VAN DE GENOMEN

De spermatozoïde laat zijn staart gewoonlijk achter op de eicelwand; indien de staart toch binnengeraakt wordt hij gewoon afgeworpen.

Wat uiteindelijk overblijft, is de kern en de proximale centriool of beide centriolen (en soms enkele mitochondriën). Dit centriool helpt mee bij de vorming van de eerste spoelfiguur.

De nog compacte kern zal nu opzwellen en de mannelijke pronucleus vormen; idem voor de eicelkern: de vrouwelijke pronucleus.

Beide pronuclei kunnen nu ofwel eerst met elkaar versmelten ofwel direct delen; bij directe deling ziet men na het samenkomen van de kernen, het verdwijnen van de kernmembranen en het oriënteren van de chromosomen in het equatoriaal vlak (metafase) waarna de chromosomen uit elkaar gaan en de eerste celdeling optreedt; de zygote is een feit.

2.4.5. ACTIVATIE

De sterke toename van Ca^{2+} in het cytosol van de eicel zorgt niet alleen voor de corticale reactie, maar stimuleert ook een reeks metabolische veranderingen in de eicel. De onbevuchte eicel heeft een zeer traag metabolisme; enkele minuten na de bevruchting nemen de celademhaling en de eiwitsynthese sterk toe. Het ei is geactiveerd. Men vermoedt dat Ca^{2+} een invloed heeft op de RNA-moleculen die geïnactiveerd in het cytoplasma lagen; deze zouden terug geactiveerd worden door het verwijderen van inhiberende eiwitten. Dat RNA is uiteraard nog afkomstig van de eicelkern en in het begin van de ontwikkeling worden dan ook alleen maar maternale eiwitten aangemaakt. De spermatozoïde speelt geen unieke rol bij de activering. Een eicel kan zonder bevruchting geactiveerd worden door injectie van Ca, of door een hiteschok (zie parthenogenese).

De fusie van de genomen heeft plaats tijdens de activering van de eicel.

2.4.6. START EMBRYOGENESE

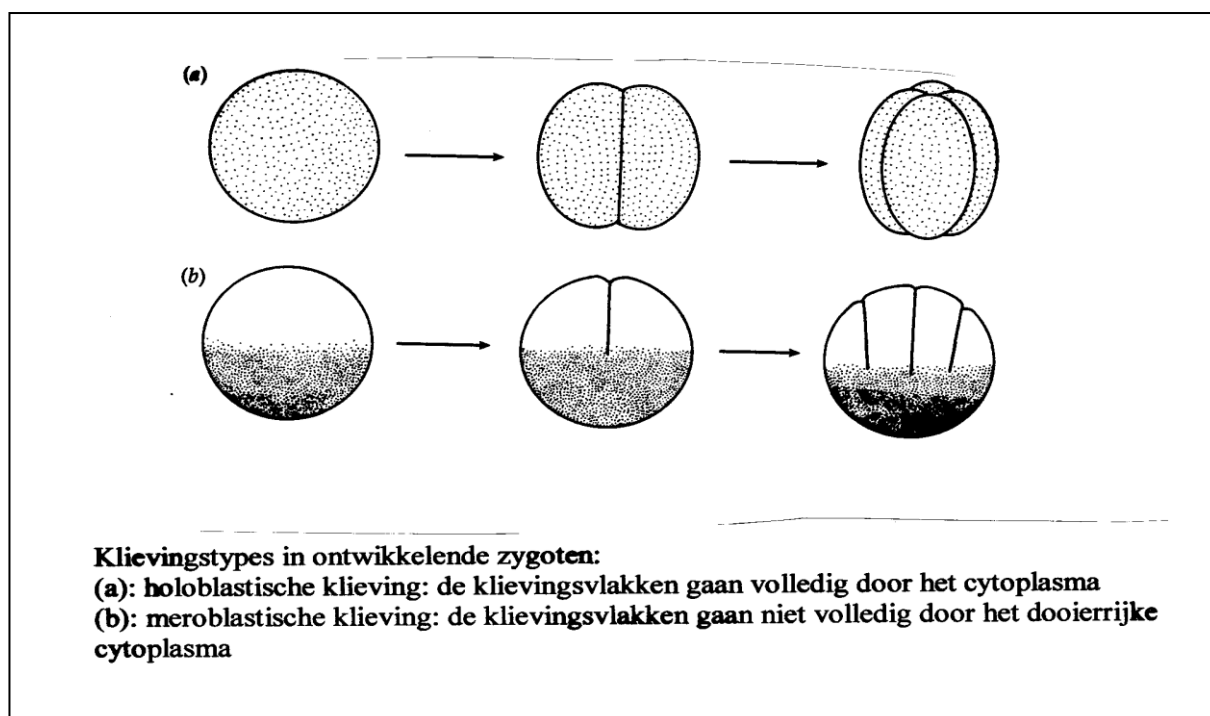
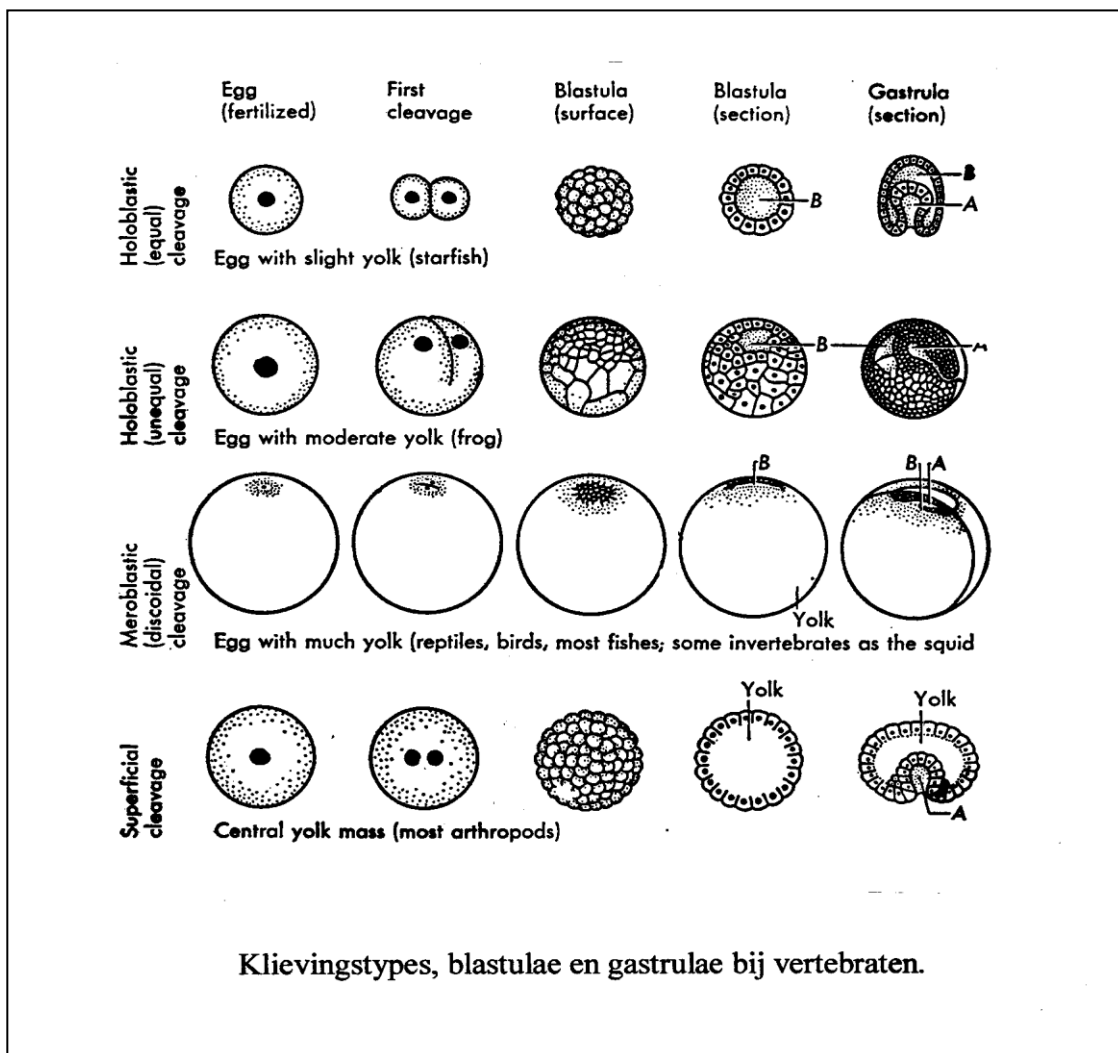
Na de vorming en activatie van de zygote kan de embryogenese beginnen. Dit is de ontwikkeling van het bevruchte ei (of in geval van parthenogenese: het onbevuchte ei, zie later) tot aan de lichaamsvorm die goed lijkt op die van het volwassen dier. Bij zoogdieren loopt de embryogenese tot aan de geboorte, bij vogels tot aan het uitkomen van het ei.

Men onderscheidt 3 fasen:

In de eerste fase ondergaat de zygote **klievingen** (een speciaal type celdeling), met een multicellulair embryo (de blastula) als resultaat.

In de tweede fase treedt de **gastrulatie** op, met vorming van een driebladig embryo.

In de derde fase, de **organogenese**, worden rudimentaire organen aangemaakt, die later uitgroeien tot de adulte organen.



2.5. KLIEVINGEN

2.5.1. ALGEMEEN

De zygote deelt volgens een voor de diersoort karakteristiek differentiatiepatroon door opeenvolgende mitotische delingen, **klievingen** genoemd. De resulterende cellen noemt men **blastomeren**; deze blijven bij elkaar.

Een eicel is veel groter dan een gewone cel, ook de verhouding kern/cytoplasma is fel verschoven ten gunste van het cytoplasma. De delingen zullen uiteindelijk resulteren in cellen van normale grootte en met normale verhoudingen. De zygote ondergaat deze mitotische delingen zonder dat het volume toeneemt; dit is mogelijk omdat de 'gap'-fasen, en vooral de G_1 vrij kort gehouden worden. Tijdens de gap-fasen groeit de cel normaal aan, wat hier niet het geval is. Hier wordt het cytoplasma van een kanjer van een eicel ingedeeld in blastomeren. Het uiteindelijk blastulastadium is even groot als de zygote.

De nucleus van de zygote ligt meestal excentrisch, aan 1 kant van de cel, op de plaats waar de poollichaampjes zullen gevormd worden. Het echte cytoplasma (zonder dooier) ligt ook aan deze kant: dit noemt men de animale pool. Het grootste deel van de dooiersubstantie ligt aan de andere kant, de vegetatieve pool.

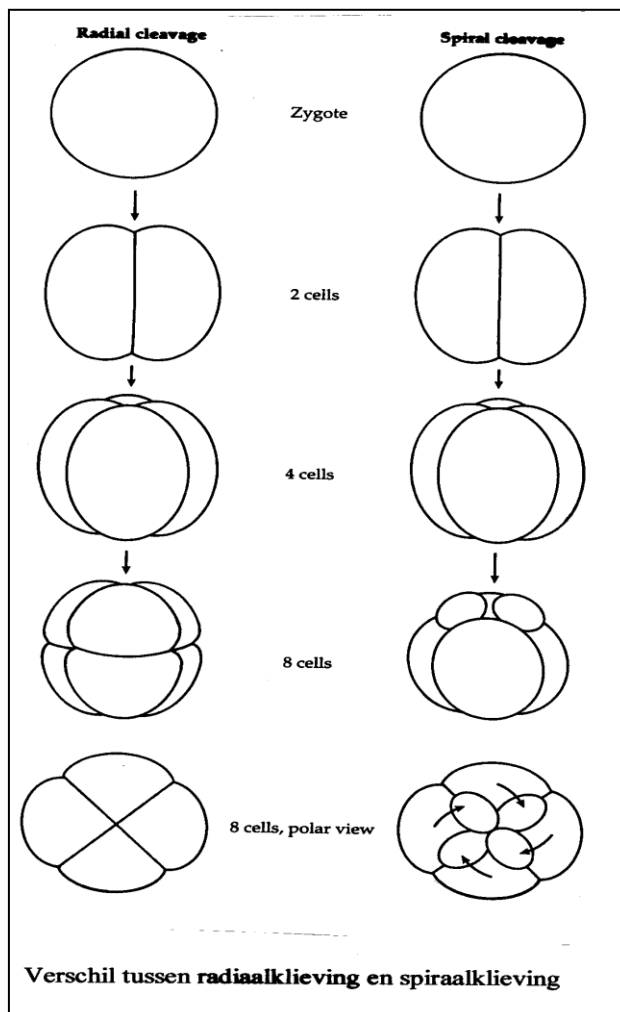
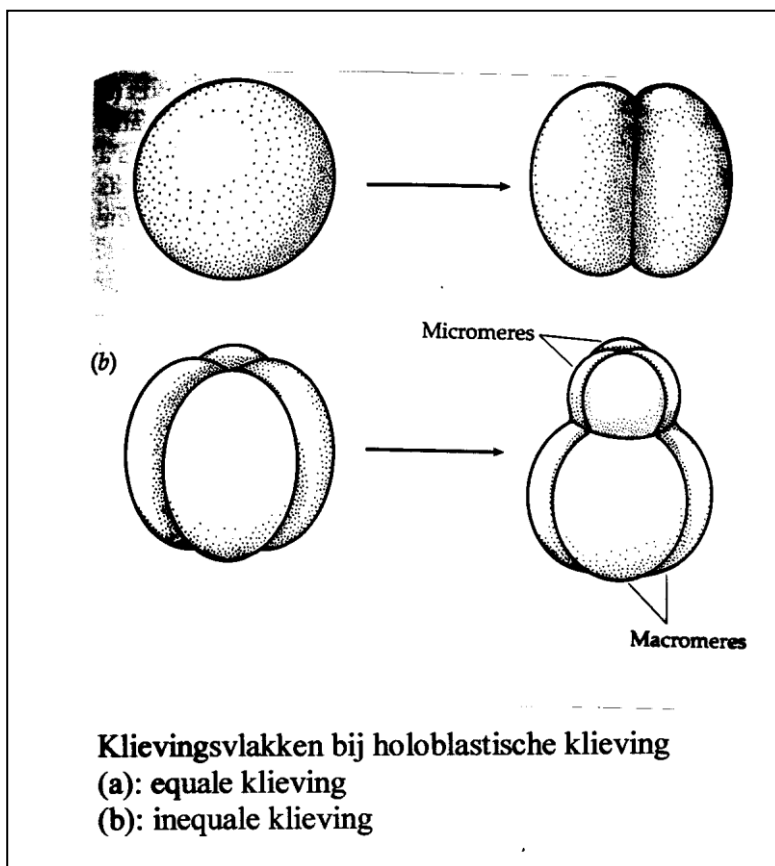
De resulterende cellen worden telkens in 2 gedeeld: we krijgen dus 2-, 4-, 8-, 16-, 32-,...cellige stadia. Vanaf het 16-cel-stadium ziet men een kleine compacte celmassa, gelijkend op een moerbeï, de **morula**. In deze morula ontstaat, door verdere deling en migratie, een centrale holte die vergroot. De cellen gaan zich zodanig rangschikken dat ze een bolletje vormen bestaand uit één cellaag (blastomeren) rondom een centrale holte (**blastoceel**): de **blastula**. Het blastoceel is gevuld met vocht afkomstig van de eicel. Bij de zoogdieren noemt men dit stadium een blastocyst. De blastula is een zeer belangrijk ontwikkelingsstadium: het embryo organiseert zich als een epitheel.

De manier waarop de eerste klievingen gebeuren hangt af van het soort ei en van de diergroep.

De afhankelijkheid van de eivorm is hoofdzakelijk terug te brengen tot de afhankelijkheid van de hoeveelheid dooier; dooier vertraagt namelijk de celdeling. De afhankelijkheid van de diergroep slaat op het feit dat vele groepen invertebraten spiraalklieving kennen terwijl bij andere invertebraten en bij de vertebraten radiaalklieving optreedt.

2.5.2. TOTALE (HOLOBLASTISCHE), RADIALE KLIEVING

Deze klieving treedt op bij oligo- en mesolecitale eieren. De eerste deling gaat door animale en vegetatieve pool (2-cellig stadium), de tweede deling gaat eveneens door beide polen maar in een vlak recht op de eerste deling (4-cellig stadium). Het derde delingsvlak maakt een hoek van 90° met beide eerste delingen (spoelfiguur evenwijdig met as door animale/vegetatieve pool) en scheidt



animale pool van vegetatieve pool; dit vlak ligt ongeveer tussen beide polen in bij de oligo- of isolecitale eieren (**equale of subequale** klieving) of ligt dichterbij de animale pool toe bij mesolecitale eieren (**inequale** klieving). Vooral in dit laatste geval krijgen we een duidelijk onderscheid in celgrootte: aan de vegetatieve pool vinden we de grote, dooierrijke macromeren; aan de animale pool vinden we de kleine, dooierarme micromeren. Dit verschil is eerder beperkt bij de equale deling.

2.5.3. TOTALE (HOLOBLASTISCHE) SPIRAALKLIEVING

De spiraalklieving is, zoals de radiale klieving, een totale (holoblastische) klieving. De eerste twee klievingvlakken lopen ook doorheen animale en vegetatieve pool. Bij de derde klieving liggen de spoelfiguren echter schuin ten opzichte van de as animale/vegetatieve pool; het resultaat is dat iedere micromeer tussen en boven twee macromeren komt te liggen (en niet meer boven de macromeer waaruit hij ontstaan is, zoals bij de radiale klieving). Bij de volgende deling ligt de spoelfiguur eveneens schuin maar nu in de andere richting; deze richtingswijziging treedt ook bij de volgende delingen op. Vanaf het 64-, 128-, of meer-cellig stadium treedt de blastula-vorm op.

2.5.4. PARTIËLE (MEROBLASTISCHE), DISCOÏDALE KLIEVING

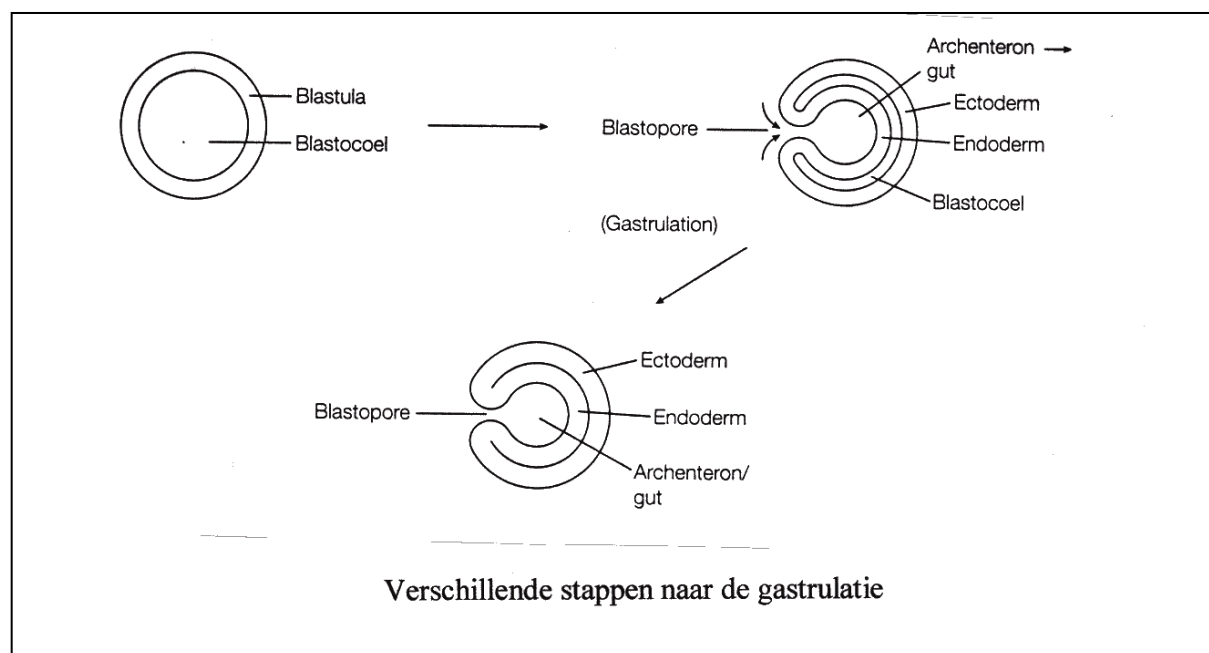
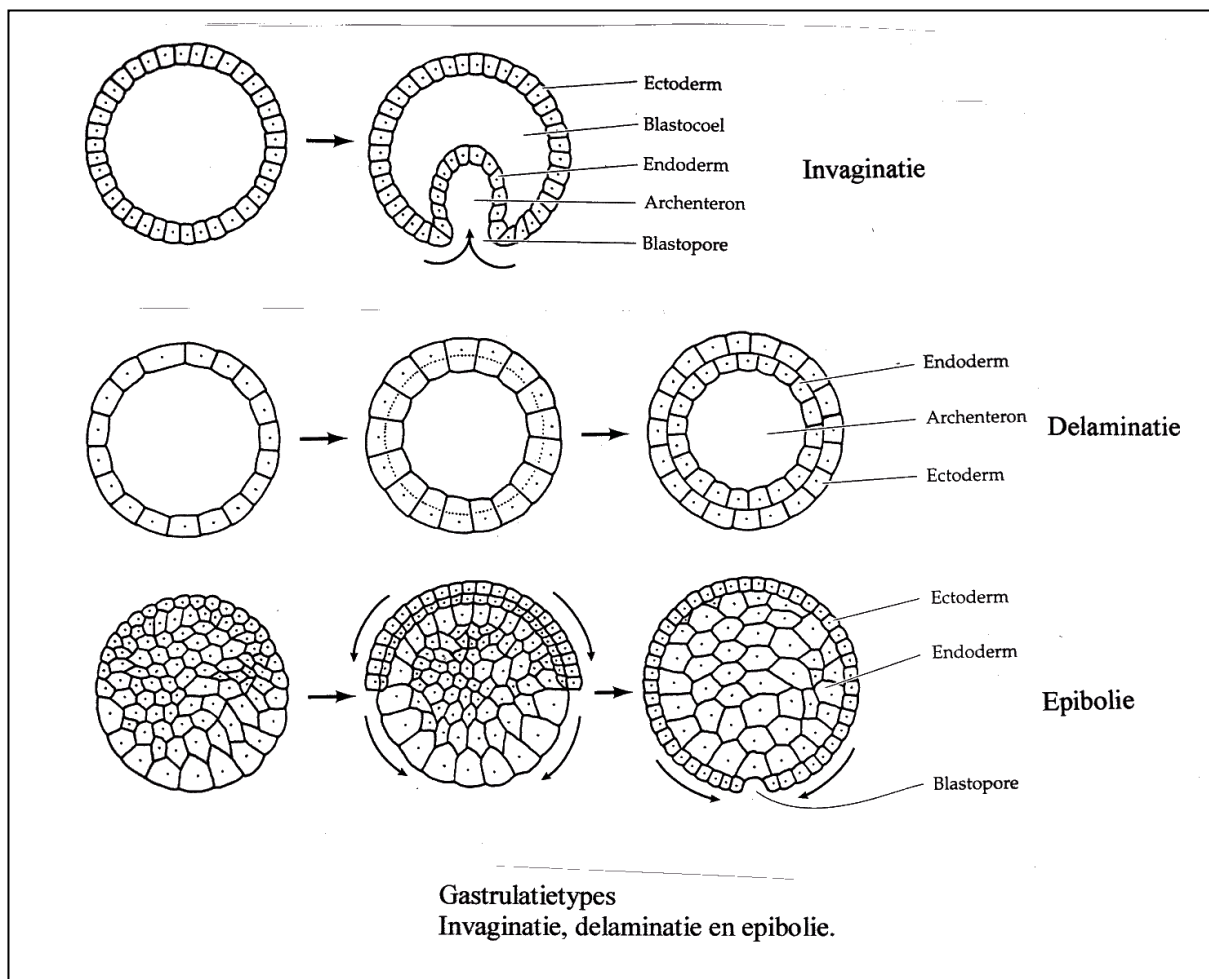
Treedt op bij het telolecitale ei. Daarbij blijven de eerste celdelingen beperkt tot het cytoplasma dat op de dooier ligt; na herhaalde delingen ontstaat aldus een schijfje (kiemschijf) dat oorspronkelijk één cellaag dik is.

2.5.5. PARTIËLE (MEROBLASTISCHE), SUPERFICIËLE KLIEVING

Treedt op bij het centrolecitale ei. De centrale kern deelt zich herhaalde malen; de aldus ontstane kernen migreren doorheen de dooier naar de uitwendige cytoplasmalaag, dicht bij de plasmamembraan. Daar aangekomen start de cytokinese en vormen ze een éénlagig epitheel (indeling in cellen) dat eerst niet en daarna wel afgescheiden is van de onderliggende dooier.

2.6. GASTRULATIE EN KIEMBLADVORMING

De blastula is het resultaat van celdelingen; deze delingen blijven nog steeds verder gaan. Bij de verdere embryogenese worden 2 aspecten steeds belangrijker: celdifferentiatie en morfogenese.



2.6.1. TYPES - DEFINITIES

Nadat de cellen in het blastulastadium de normale kern/cytoplasma-verhouding bereikt hebben, en een eerste epitheel gevormd hebben, gaan deze cellen ten opzichte van elkaar verschuiven. Het is de bedoeling dat de verschillende celgroepen, die later door differentiatie de verschillende weefsels (functies) en orgaanstelsels zullen vormen, door morfogenetische bewegingen op hun plaats worden gebracht. Bij deze bewegingen spelen verschillende factoren een rol: celbeweging, vormverandering van cellen en veranderingen in celverbindingen en in verbindingen aan de extracellulaire matrix. Deze reorganisatie van de blastula noemt men de gastrulatie, de resulterende structuur het gastrulastadium.

Het begin van de differentiatie (het specialiseren van de cellen en hun nakomelingen) speelt zich af tijdens de gastrulatie. De morfogenese (letterlijk: een vorm scheppen) is dan al begonnen, tijdens de blastulavorming.

Het uiteindelijk resultaat van de gastrulatie is in de meeste gevallen dat sommige cellen die aan de buitenkant van de blastula lagen gaan verschuiven naar een meer inwendige positie.

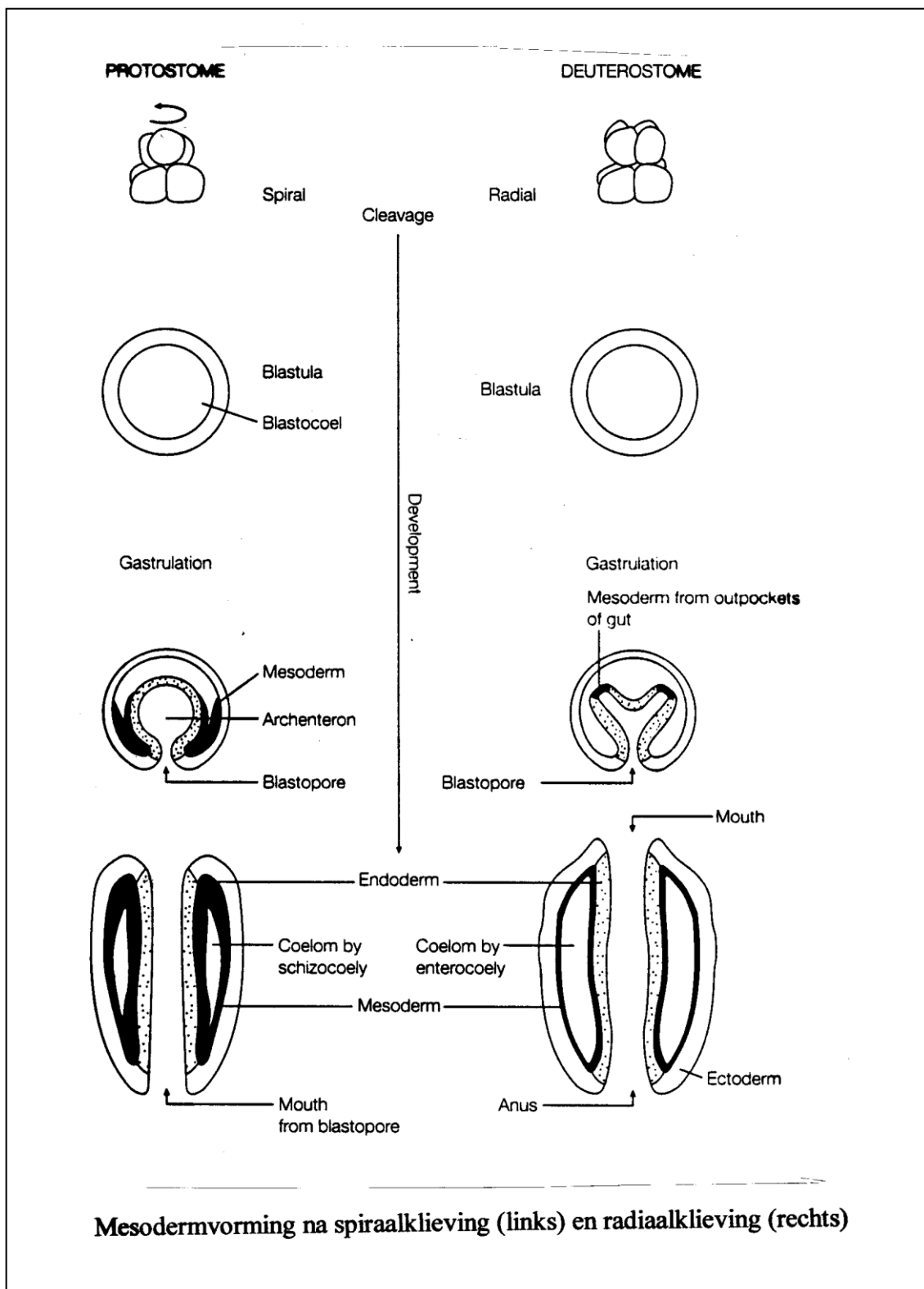
Aanvankelijk kan men twee weefseltypes (kiembladen) onderscheiden.

Ectoderm (ectoblast): de actief delende micromeren gaan de buitenlaag vormen, deze laag dient niet alleen voor de bescherming maar ook voor prikkelwaarneming en prikkelgeleiding. De zintuigen die voor de prikkelwaarneming instaan blijven aan het oppervlak, maar het centraal zenuwstelsel dat voor de prikkelgeleiding en prikkelgewaarwording zorgt zal inzakken (neuraalplooi, neuraalbuis). Uit dit buitenste kiemblad ontstaan dus later het integument (epidermis of opperhuid, haar, huidklieren,...), het zenuwstelsel,

Endoderm (entoblast): de met dooier beladen macromeren zullen ook later hun functie van voedsel verwerkende cellen vervullen; ze zullen voornamelijk het spijsverteringsstelsel vormen (bij de vertebraten ook het ademhalingsstelsel); deze cellen moeten dan ook binnenin de gastrula komen te liggen.

Het **mesoderm**, een derde kiemblad, ontwikkelt zich later tussen ecto- en endoderm en geeft tijdens de verdere embryogenese aanleiding tot het spierstelsel, delen van het bloedvatenstelsel, excretiestelsel en geslachtsstelsel en het inwendig skelet van vertebraten.

De vorming van de gastrula (als 2-lagig organisme) gebeurt op verschillende manieren; het is echter telkens de bedoeling dat de toekomstige endodermcellen (en mesodermcellen) binnen de toekomstige ectodermcellen komen te liggen. De daarvoor noodzakelijke celverschuivingen worden vergemakkelijkt doordat vanaf het blastulastadium, het organisme begint te groeien (hetzij door



voedselopname uit de buitenwereld, hetzij door verwerking van dooiermateriaal). Het organisme wordt dan uiteindelijk groter dan de zygote.

De celverschavingen kunnen, grosso modo, op drie verschillende manieren gebeuren:

- **Invaginatie:** het naar binnenschuiven van de macromeren. Treedt bijvoorbeeld op na de equale of subequale klieving van het oligolecitale ei.
- **Epibolie:** het overgroeien van de macromeren door de snel delende micromeren. Treedt bijvoorbeeld op na de inequale klieving van het mesolecitale ei.
- **Delaminatie:** door delingen loodrecht op het oppervlak ontstaat uit één oppervlakkige laag twee boven elkaar liggende lagen. Treedt bijvoorbeeld op na de discoïdale klieving van het telolecitale ei.

Door de gastrulatie is het oorspronkelijk blastoceel of primaire lichaamsholte geheel of gedeeltelijk verdwenen; de holte die wordt omsloten door de endodermcellen noemt men het **archenteron** of oerdarm en de verbinding ervan met de buitenwereld, de **blastoporus** (oermond).

Enkele primitieve Metazoa blijven in dit tweebladig (diblastisch) stadium: Porifera, Cnidaria, enkele Ctenophora.

Bij de hoger ontwikkelde Metazoa wordt echter nog het mesoderm als derde kiemblad bijgevormd. De wijze waarop dit gebeurt, is verschillend bij spiraal- en radiaalklievers.

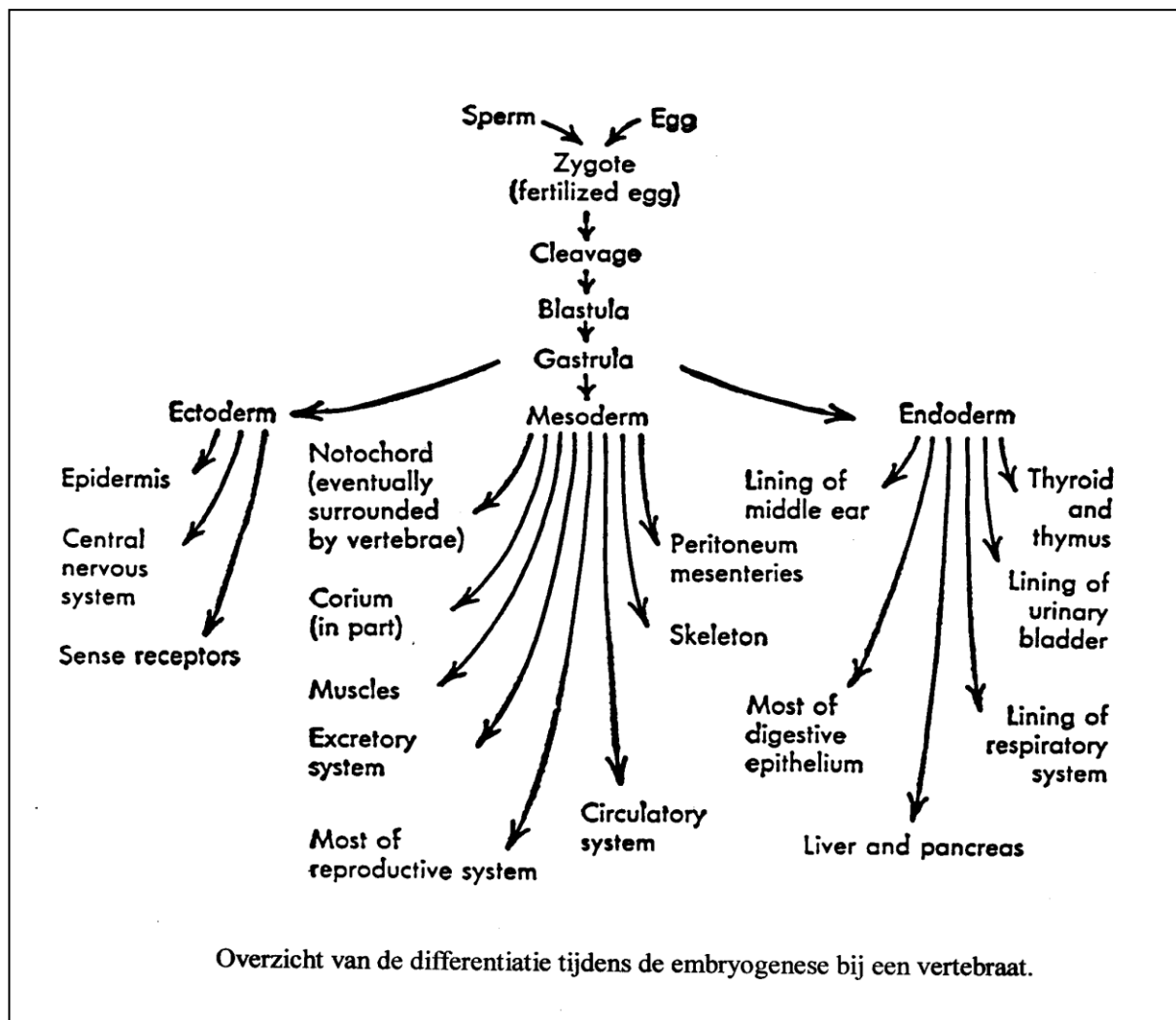
2.6.2. MESODERMVORMING NA SPIRAALKLIEVING

Na gastrulatie gaat uit één van de macromeren (endoderm) die aan de blastoporus gelegen is een mesodermcel ontstaan die zich splitst in een linker- en rechtercel (mesoteloblasten) waaruit een linker- en rechtermesodermstreng gaat groeien. Deze mesodermstrengen gaan zich naar voren toe tussen ecto- en endoderm vestigen en de primaire lichaamsholte verdringen. De blastoporus vormt zich later om tot mond.

Alle dieren waarbij de blastoporus de uiteindelijke mond wordt, rekent men tot de **Protostomia**; de meeste invertebraten behoren er toe.

De Protostomia die aan spiraalklieving doen, worden gegroepeerd in de groep van de Lophotrochozoa – organismen die beschikken over een lophofoor of tentakelkrans of over een trochophora-larve. Tot deze groep behoren o.a. de Plathelminthes, de Rotifera, de Mollusca en de Annelida.

Niet alle klievingpatronen van de Protostomia zijn tot het spiraaltype terug te voeren. Men kan echter veronderstellen dat de andere klievingpatronen bij de Protostomia, zoals de superficiële klieving, secundair ontstaan zijn. De Protostomia die geen duidelijke spiraalklieving hebben, worden gebundeld in de Edysozoa, organismen die vervellen, zoals de Arthropoda en de Nematoda.



2.6.3. MESODERMVORMING NA RADIAALKLIEVING

Uit het endoderm, dat na gastrulatie ontstaan is, gaat links en rechts, over de ganse lengte, een groep cellen zich afsplitsen. Het zijn de mesodermcellen die door verdere groei naar de dorsale en ventrale zijde de oorspronkelijke lichaamsholte gaan verdringen.

De blastoporus vormt zich om tot anus; de mond is een nieuwvorming.

Alle dieren waarbij de mond niet uit de blastoporus ontstaat, rekent men tot de **Deuterostomia**; de chordaten en enkele invertebratengroepen (o.a. Echinodermata) behoren er toe.

Alhoewel het hier om een vergaande vereenvoudiging gaat denkt men toch dat de ontwikkeling van de meeste Metazoa terug te voeren is tot twee hoofdrichtingen: de Protostomia (uit de Lophotrochozoa) met spiraalklieving en de Deuterostomia met radiaalklieving.

2.6.4. VORMING VAN HET COELOOM (SECUNDAIRE LICHAAMSHOLTE)

In het meest primitieve geval gaat het mesoderm het hele blastoceleel opvullen. In dit geval wordt geen secundaire lichaamsholte gevormd; dit is het geval bij de platwormen.

De prolifererende mesodermcellen kunnen ook een relatief dunne laag vormen die tegen het ectoderm aan gaat liggen. Tussen die mesoderm laag en het daaronder gelegen endoderm blijft een holte bestaan. Men spreekt van een vals coeloom of een **pseudocoeloom**. Deze holte komt goed overeen met het blastoceleel. Komt voor bij Nematoda en Rotifera.

De mesodermcellen kunnen echter ook 2 lagen vormen, een buitenste of somatische laag (somatopleura), die tegen het ectoderm aanligt, en een binnenste of splanchnische laag (splanchnopleura), die tegen het endoderm aanligt. De ruimte binnen deze twee lagen is dus volledig begrensd door mesoderm (en niet slechts langs 1 zijde zoals een pseudocoeloom). Dit is een echt **coeloom**. Dit komt voor vanaf de Annelida. Het coeloom kan door tussenschotten onderverdeeld worden: een gesegmenteerd coeloom.

De vorming van een coeloom kan gebeuren op 2 manieren (zie later bij de indeling van het dierenrijk).

2.6.5. ORGANOGENESE

De vorming van organen of de organogenese begint al tijdens de gastrulatie met de kiembladvorming. Zij gaat door tot het bereiken van de volwassen lichaamsvorm. Nog even recapituleren:

Uit het **ectoderm** ontstaan de epidermis (o.a. opperhuid), het zenuwstelsel (met zintuigen), de begrenzing (het epitheel) van mond en rectum, het bijniermerg, het tandglazuur en het epitheel van de pineaalklier en de hypofyse.

Uit het **endoderm** ontstaat de begrenzing (het epitheel) van het spijsverteringskanaal (behalve mond en rectum) en zijn aanhangsels (bv. longen, lever, pancreas, schildklieren, bijschildklieren, urethra, urineblaas), en het epitheel van de geslachtskanalen.

Uit het **mesoderm** ontstaan de spieren, het endoskelet, hart en bloedvaten, lymfevaten, nieren, gonaden, spier- en bindweefsellagen van het spijsverteringsstelsel en zijn aanhangsels, de dermis (onderhuid) en de bijnierschors.

Bij de vertebraten zien we eerst het verschijnen van de notochorda (uit het mesoderm), de neuraalbuis (uit het ectoderm) en de somieten (uit mesoderm, metameer gerangschikt). Naarmate de organogenese vordert zullen de celdifferentiatie en de morfogenese de vorming van weefsels en organen verder verfijnen.

2.7. CELDIFFERENTIATIE EN MORFOGENESE

Vanaf de gastrulatie merkt men duidelijk dat cellen in een bepaalde richting gaan differentiëren. Vanuit de zygote ziet men een vrij grove kiembladindeling (ecto-, endo- en mesoderm) ontstaan die dan geleidelijk overgaat naar specifieke cellen zoals zenuwcellen, darmepitheel en spiercellen. Deze gedifferentieerde cellen worden gekenmerkt door de productie van een reeks specifieke eiwitten.

Toch blijken alle somatische cellen over dezelfde genetische informatie te beschikken. Men moet er dus van uit gaan dat in de verschillende celtypes de genomen differentieel tot expressie komen.

Daar de genomen in praktisch alle delingsproducten van de zygote hetzelfde zijn, kan men veronderstellen dat de differentiële expressie van het genoom een gevolg is van een verschillende beïnvloeding vanuit het cytoplasma. Dit is vrij logisch te verklaren. In de eerste plaats wordt de expressie van een genoom mee bepaald door de genproducten, o.a. de proteïnen (vooral de enzymen). Deze kunnen interfereren met de verschillende stappen van de eiwitsynthese. In de tweede plaats bepalen de condities in het cytoplasma of bepaalde eiwitten al dan niet aangemaakt kunnen worden, en in welke concentratie.

De differentiatie van cellen zou dus vooral te maken hebben met verschillen in de samenstelling van het cytoplasma die op hun beurt de expressie van het genoom verschillend sturen.

Het cytoplasma is inderdaad niet perfect homogeen:

- Een normale zygote is in de eerste plaats al gepolariseerd in een animale en een vegetatieve pool; dit is een eerste vorm van asymmetrie. De differentiatie start dus al heel vroeg in de ontwikkeling.
- Bij sommige dieren kan men in de bevruchte eicel zones afbakenen die later aanleiding zullen geven tot welbepaalde celtypes met welbepaalde functies: zo'n ei wordt soms een **mozaiek-ei** genoemd. Hierbij zijn de orgaanvormende gebieden in het cytoplasma van de zygote *rigide gedetermineerd* (men noemt ze *cytoplasmatische determinanten*). Wanneer men in 2- of 4-cellig

- stadium de samenstellende cellen gaat scheiden, dan sterven ze af. Dit fenomeen is typerend voor organismen met spiraalklieving.
- Bij andere dieren wordt de ontwikkeling niet van in de bevruchte eicel vastgelegd maar pas later, na enkele klievingen; zo'n ei wordt soms een **regulatie-ei** genoemd. De orgaanvormende gebieden zijn hier *presumptief gedetermineerd*. Wanneer men hier de cellen van een bv. een tweecellig stadium scheidt, ontstaan uit de 2 cellen 2 nieuwe organismen. Elk blastomeer in het vroege embryo kan zijn ontwikkeling aanpassen of reguleren om toch nog een volledig embryo te vormen. Dit is karakteristiek voor organismen die aan radiaalklieving doen. Bij zygoten met spiraalklieving treedt dus een vroegere differentiatie op dan bij eieren met radiale klieving.
- Een eicel beschikt over een reeks van eiwitten (transporteiwitten, ionenpompen, enzymen) die in het cytoplasma en op de membranen op een asymmetrische manier verspreid liggen. Bij de bevruchting treedt een verstoring en herschikking op van een aantal eiwitten in de membraan. Bij de eerste deling gaan de cytoplasmatische eiwitten (en zeker de membraaneiwitten) dus asymmetrisch verdeeld worden over de twee blastomeren (dit is zeker het geval bij micro- en macromeren). Deze blastomeren hebben dus wel een zelfde kern maar verschillende cytoplasmatische en membraaneigenschappen, die de cel in een bepaalde richting kunnen laten evolueren door het feit dat ze het genoom, meer bepaald de expressie van bepaalde delen ervan, gaan beïnvloeden.

De differentiërende delingsproducten van de zygote moeten binnen het ontwikkelende embryo op de juiste plaats terecht komen, via morfogenese. Verplaatsing van cellen kan gebeuren door deling, door vormverandering of door echte migratie. Drie eigenschappen van cellen spelen hierbij een rol: extensie (strekking), contractie en adhesie (vasthechting).

Vormverandering gebeurt door reorganisatie van het cytoskelet (vnl. microfilamenten). Door verkorting of verlenging van de microfilamenten die vastzitten op de eiwitten in de plasmamembraan, worden de cellen in een bepaalde richting verlengd of verkort. Amoëboïde beweging van cellen is gebaseerd op hetzelfde principe. Stoffen in de extracellulaire matrix (zoals *fibronectines*, een type glycoproteïne) en signaleiwitten op andere cellen gidsen deze beweging of verankeren de cellen tijdelijk. Receptoren op de buitenkant van de cellen zoeken continu naar stoffen uit de directe omgeving die hun kunnen geleiden; contact van deze stoffen met de receptoren resulteert in verandering in het cytoskelet zodat de cel de juiste weg opgaat. Ook de *CAMs* (cel adhesie moleculen, glycoproteïnen op de buitenkant van de cellen) spelen bij de migratie een rol. *Cadherines* zijn kleefmoleculen die Ca nodig hebben om hun functie uit te oefenen: het samenkleven en op hun plaats houden van cellen.

De morfogenese zorgt ervoor dat bepaalde cellen dichter bij elkaar komen te liggen. De cellen zijn nu reeds volop begonnen aan hun eiwitproductie; ze kunnen door afgifte van bepaalde stoffen, *inductoren*, naburige cellen gaan beïnvloeden (om zich bv. om te bouwen tot een bepaald weefseltype) die dan weer op hun beurt andere cellen gaan beïnvloeden. De cellen die de

mogelijkheid tot induceren bezitten noemt men *organisatoren*; cellen die door zo'n organisator werden geïnduceerd kunnen dus op hun beurt als organisator (van 2de orde, 3de orde,...) optreden. Al deze inductieprocessen zijn irreversibel. Men weet ook dat deze inducties veroorzaakt worden door allerlei chemische stoffen, die door de ene cel (organisator) worden afgescheiden en op andere cellen zeer specifiek inwerken. Volgende chemische stoffen spelen daarbij een rol:

- enzymen: zowel het produceren als het niet meer produceren kan veranderingen teweegbrengen.
- hormonen: voornamelijk steroïden.
- vitamines: o.a. vitamine A.
- andere, nog niet bekende stoffen (vnl. eiwitten).

De productie van deze verschillende stoffen gebeurt uiteraard onder invloed van het DNA uit de kern, dat dan weer gestuurd wordt door de aanwezigheid van andere inductoren.

2.9. VARIATIES OP SEKSUELE REPRODUCTIE

2.9.1. PARTHENOGENESE

Wanneer een onbevruucht ei tot ontwikkeling komt spreekt men van *parthenogenese* of maagdelijke voortplanting. Bepaalde eicellen kunnen niet alleen geactiveerd worden door een binnendringende zaadcel maar ook door één of andere prikkel (prikken met een naald, temperatuurschok, toevoeging van chemische stof, pH-wijziging,...: factoren die waarschijnlijk veranderingen induceren in de membraanpermeabiliteit).

Is dit geslachtelijke of ongeslachtelijke voortplanting? De meningen zijn verdeeld. Het is niet echt ongeslachtelijke voortplanting omdat het gameten zijn die verder ontwikkelen, en geen somatische cellen. Het is ook niet echt geslachtelijke voortplanting, omdat er geen fusie van gameten optreedt, en omdat in sommige gevallen de gameten geen meiose ondergaan hebben.

In deze cursus kiezen we: parthenogenese is afwijkende vorm van geslachtelijke voortplanting.

Er zijn verschillende vormen van parthenogenese.

Bij ***ameiotische parthenogenese*** treedt er bij de oögenese geen meiose op; de eicel wordt gevormd door mitotische delingen en blijft dus diploïd. Deze vorm van parthenogenese komt voor bij enkele platwormen, rotiferen, crustaceeën en insecten. Het nageslacht zijn eigenlijk klonen van de ouders: er is geen crossing over geweest.

Bij ***meiotische parthenogenese*** wordt de haploïde eicel wel gevormd via meiose. Er kunnen echter toch diploïde eitjes ontstaan doordat het poollichaampje niet afgesplitst wordt of doordat het poollichaampje terug opgenomen wordt.

In sommige gevallen is bij meiotische parthenogenese een bijna-bevruchting nodig om de embryogenese op te starten. De zaadcellen dienen echter alleen om de eicel te activeren; ze worden

meestal afgestoten vooraleer ze de eicel kunnen penetreren (dit is het geval bij sommige vissen en roofmijten).

Bij sommige platwormen, rotiferen, anneliden, mijten, insecten, vissen, amfibieën en hagedissen begint de haploïde eicel zich spontaan te delen. Er is geen mannelijke prikkel vereist om de embryogenese op te starten. De organismen worden weer diploïd door chromosoomduplicatie.

Bij sociale insecten ontstaan de wijfjes uit bevruchte eitjes en de mannetjes uit niet bevruchte eitjes. Darren zijn dus haploïd.

Parthenogenese komt veel voor in het dierenrijk. Het is waarschijnlijk geïnduceerd door te lage populatiedensiteiten bij bepaalde soorten, waardoor de geslachten elkaar niet vonden. Door het gebrek aan crossing over zijn parthenogenetische populaties slechter in staat om op veranderende omstandigheden te anticiperen.

2.9.2. HERMAFRODITISME

Eenzelfde individu brengt zowel zaadcellen als eicellen voort. Worden de eicellen bevrucht door zaadcellen van hetzelfde dier, dan spreekt men van zelfbevruchting. Meestal treedt echter kruisbevruchting op. Men vindt hermafrodieten bij platwormen, zeepokken, ringwormen, longslakken. Bij de vertebraten zijn slechts enkele vissen hermafrodiet. Bij deze laatste gaat het dan meestal over sequentieel hermafroditisme: ze ondergaan een geslachtsverandering gedurende hun leven.

Belangrijkste voordeel van hermafroditisme: elk individu kan in principe eicellen produceren waardoor ze dus dubbel zo snel hun populatie kunnen opbouwen.

2.9.3. PAEDOGENESE

Wanneer een dier zich reeds voortplant in het larvaal stadium, spreekt men over paedogenese. Dit treedt op bij enkele amfibieën, bvb. de axolotl.