

Promoties

Parasitism and the evolutionary loss of lipogenesis

Bertanne Visser, Vrije Universiteit Amsterdam, promotiedatum 25 januari 2012

Het verlies van eigenschappen is een belangrijk proces dat bijdraagt aan evolutionaire veranderingen van organismen. Desondanks krijgt onderzoek op dit gebied relatief weinig aandacht en wordt het belang van verloren eigenschappen vaak over het hoofd gezien. Een eigenschap kan als verloren worden beschouwd als er – onder bepaalde omgevingscondities – geen expressie optreedt naar het fenotype, ondanks dat deze eigenschap wel tot expressie kwam in de gemeenschappelijke voorouder. Zo'n situatie kan ontstaan als eigenschappen ongebruikt blijven of als selectie tegen een eigenschap optreedt met een negatief effect op de fitness. Het kan ook voorkomen dat essentiële eigenschappen verloren gaan. In zo'n geval is er vaak sprake van compensatie door een interactiepartner (zoals bij organismen die in symbiose leven) waarbij een bepaalde stof of functie geleverd wordt door een ander organisme. Eén zo'n voorbeeld kan gevonden worden in parasitoïden. Deze insecten parasiteren als larven andere insecten en zijn voor hun vetvoorraden volledig afhankelijk van de gastheer, omdat de volwassenen zelf geen vetten aan kunnen maken. In dit proefschrift werd gekeken naar het evolutionaire verlies van vetaanmaak in parasitoïden, met daarbij twee hoofdvragen: (i) heeft co-evolutie tussen gastheer en sluipwesp geleidt tot het verlies van vetaanmaak? en (ii) welke mechanismen liggen ten grondslag aan het verlies van deze essentiële eigenschap?



Om een antwoord te vinden op de eerste vraag is gekeken naar het verband tussen de parasitaire levensstijl en het verlies van vetaanmaak door middel van een fylogenetisch analyse. Hierbij werd de vetaanmaak van 24 parasitoïden onderzocht en data voor 70 andere insecten verkregen uit de literatuur. De vetaanmaak is tijdens de evolutie verloren gegaan in drie verschillende orden binnen de insecten die elk een parasitaire levensstijl hebben aangenomen. Daarnaast heeft dit onderzoek laten zien dat de aanmaak van vetten herevolueerde in drie groepen sluipwespen gekarakteriseerd door de brede verscheidenheid aan gastheren die zij parasiteren, ofwel generalisten. Compensatie van de vetreserves door de gastheer heeft geleidt tot het evolutionaire verlies van vetaanmaak in het overgrote deel van de parasitoïden. De herevolutie van vetaanmaak in sommige sluipwespen komt waarschijnlijk door een gebrek aan gastheermanipulatie, waarbij een functionele vetaanmaak genoodzaakt blijft.

Veel onderzoekers zijn momenteel geïnteresseerd in het ontstaan van nieuwe eigenschappen en welke mechanismen daaraan ten grondslag liggen. Terwijl onderzoek naar het verlies van eigenschappen in opkomst is, zijn de mechanismen daarachter vrijwel onbekend gebleven. Het tweede deel van dit onderzoek was erop gericht uit te vinden of veranderingen in genexpressie ten grondslag liggen aan het verlies van vetaanmaak in parasitoïden. Hierbij werd gebruik gemaakt van een bekend modelorganisme voor genomisch onderzoek: de sluipwesp *Nasonia vitripennis*. Vrouw-tjes van deze soort werden onderworpen aan verschillende behandelingen, waarbij zij toegang kregen tot voedsel of werden gehongerd. Hierna werd gekeken naar expressiepatronen van 28 belangrijke genen betrokken bij het suiker- en vetmetabolisme. Deze studie liet zien dat een vergelijking tussen expressiepatronen van gevoerde en gehongerde sluipwespen sterk afwijkt van patronen gevonden in andere dieren. Essentiële genen betrokken bij de aanmaak van vetten komen nauwelijks tot expressie in de sluipwesp, terwijl deze juist wél een hoge expressie laten zien in bijvoorbeeld de fruitvlieg, *Drosophila melanogaster*.

Het verlies van vetaanmaak in sluipwespen en andere parasitoïden is opmerkelijk omdat alle dieren suikers om kunnen zetten in vetten. Toch hebben parasitoïden een manier gevonden om de kostbare aanmaak van vetten te omzeilen door optimaal gebruik te maken van hun gastheer. De vraag blijft hoe zo'n gebrek aan vetaanmaak van invloed is op andere eigenschappen en onder welke condities we zouden verwachten dat een soort overschakelt van een inactieve naar een actieve vetaanmaak en vice versa. Daarnaast kunnen we nu met een verfijnder

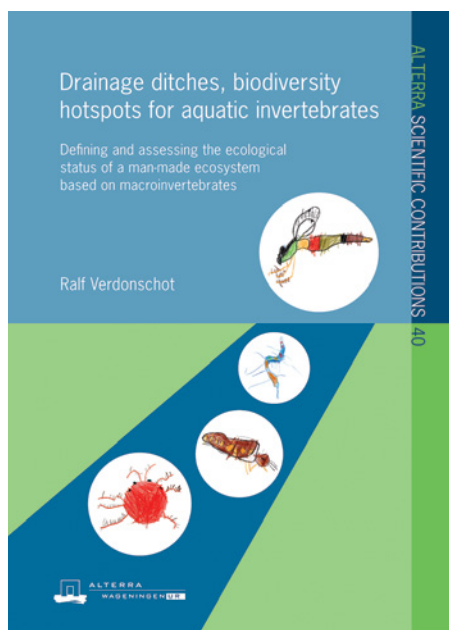
oog gaan kijken naar het precieze genetische mechanisme verantwoordelijk voor het verlies van vetaanmaak in parasitoïden. Kortom, dit proefschrift heeft een aantal belangrijke vragen beantwoordt omtrent het verlies van vetaanmaak in sluipwespen, maar zoals het de wetenschap betaamt blijven er nog genoeg vragen over wat betreft het hoe en waarom bij deze bijzondere dieren de vetaanmaak verloren is gegaan.

Drainage ditches, biodiversity hotspots for aquatic invertebrates. Defining and assessing the ecological status of a man-made ecosystem based on macroinvertebrates

Ralf Verdonchot, Radboud Universiteit Nijmegen, promotiedatum 28 juni 2012

Sloten zijn één van de meest voorkomende zoetwaterecosystemen in Nederland. Ondanks dat deze wateren niet uitsluitend in Nederland te vinden zijn, is het Nederlandse polderlandschap met zijn uitgebreide netwerken van sloten uniek op wereldschaal. Desalniettemin is de ongewerveldenfauna van sloten erg slecht bekend. Het geringe aantal studies dat tot nu toe in sloten is uitgevoerd, geeft aan dat sloten een hoge soortenrijkdom kunnen herbergen en kunnen worden beschouwd als belangrijke bronnen van biodiversiteit in het agrarisch gebied. Dit is verrassend voor een kunstmatig, intensief beheerd systeem met als belangrijkste functie hydrologische infrastructuur ter ondersteuning van de landbouw. Tegelijkertijd maakt de positionering in het agrarisch landschap sloten uitermate kwetsbaar voor verstoringen in de nutriënten- en organische stofhuishouding. Deze verstoringen kunnen resulteren in een verandering van een systeem met een gevarieerde flora en fauna naar een hypertroof, polysaproob systeem gedomineerd door algen, cyanobacteriën of kroos.

De effecten van extreme eutrofiëring en organische belasting op de macrofauna in sloten zijn goed bekend. De kennis van de sturende factoren die de samenstelling van de fauna in de 'standaard poldersloot' (de eutrofe, vegetatierijke sloot) bepalen, is echter beperkt. Deze kennishiaten, in combinatie met het feit dat er geen goed beeld bestaat van het maximaal ecologisch potentieel van sloten, maakt het moeilijk beheersplannen op te stellen om sloten dusdanig te beheeren dat de hydrologische functie van de sloot gecombineerd kan worden met een ecologische functie. In dit proefschrift is beschreven hoe de ruimtelijke configuratie



van habitats en de daar heersende milieufactoren op verschillende hiërarchische schaalniveaus binnen een landschap de samenstelling van macrofaunalevensgemeenschappen beïnvloeden. Verder is beschreven hoe deze kennis kan worden geïntegreerd in de monitoring van macrofauna en beoordeling van de ecologische kwaliteit van sloten.

De macrofauna van agrarische sloten in laagveengebieden werd vergeleken met die van semi-natuurlijke petgaten in nabijgelegen natuurgebieden. Ook werden de belangrijkste (a)biotische factoren vergeleken. De verschillen in deze factoren tussen sloten en petgaten waren groot: sloten bevatten een veel kleiner watervolume, de vegetatie was veel minder gevarieerd, er traden grotere schommelingen in nutriëntenconcentraties op en ze werden regelmatig onderhouden in de vorm van maaien en baggeren. Desondanks was het totaal aantal macrofaunataxa per taxonomische hoofdgroep en het aantal vrij tot zeer zeldzame taxa vergelijkbaar met dat van petgaten. Ook wat betreft functionele eigenschappen van de aanwezige taxa waren de verschillen tussen beide watertypen gering. Verreweg het grootste verschil tussen petgaten en sloten was de grote onderlinge variatie in taxonsamenstelling tussen individuele sloten.

Hoe relevant is de plantensoortensamenstelling van de sloot? Zijn het de kenmerken van de vegetatie zelf – de bouw van de plant – die de samenstelling van de macrofauna op microhabitaatschaal bepalen, of zijn factoren die op een hoger schaalniveau spelen belangrijker, zoals de nutriëntenhuishouding. Dit werd onderzocht met behulp van

kunstmatige substraten waarmee verschillende groeivormen werden nagebootst. In een aantal in milieuomstandigheden variërende sloten werden series substraten geplaatst, waarna de macrofauna twee maanden de tijd had deze te koloniseren. Zowel de taxonomische samenstelling als de functionele samenstelling van de kolonisten (voedingsgroepen, bewegingsgroepen) werden onderzocht. Het bleek dat de intrinsieke slootfactoren, zoals de fysisch-chemische samenstelling van het slootwater en de samenstelling van de vegetatie rondom de kunstplanten voor een groot deel de taxonomische en de functionele samenstelling van de op de substraten aangetroffen levensgemeenschap bepaalden. De directe rol van de groeivorm van de plant was klein. Toch werkten de op een hogere schaal structurerende factoren door op microhabitatschaal via de samenstelling van het epifyton op de structuren. Er was sprake van een interactie-complex waarbij de wisselwerking tussen voedingsstoffen, waterplanten en algen uiteindelijk invloed uitoefende op de faunasamenstelling.

Vervolgens werd onderzocht wat de rol van dispersie is voor de soortensamenstelling van de levensgemeenschappen in sloten. Variatie in soorteigenschappen, zoals de grootte van de vleugel, kunnen van invloed zijn op de mogelijkheid tot verspreiding en daarmee het koloniseren van geschikte habitats. Er is onderzocht of patronen in soortensamenstelling niet alleen variëren langs milieugradiënten, maar ook of deze een functie zijn van de geografische afstand tussen monsterlocaties. Als dit laatste het geval is, dan speelt de ruimtelijke configuratie een rol in het structureren van macrofaunalevensgemeenschappen. Dit zou betekenen dat dispersiecapaciteit een belangrijke factor is in het genereren van patronen in soortensamenstelling. Om te testen of het effect van de ruimtelijke configuratie van locaties op de soortensamenstelling gerelateerd was aan het potentiële dispersievermogen, zijn voor aquatische insecten de vleugeloppervlaktes bepaald als een proxy voor dispersiecapaciteit. Deze zijn vervolgens geaggregeerd tot klassen, waarna geanalyseerd of er een relatie was voor deze verschillende klassen tussen dissimilariteit in taxonsamenstelling, milieuomstandigheden en geografische afstand. Het bleek dat zowel de milieuomstandigheden als afstand een rol speelden, maar het relatieve belang varieerde tussen de vleugelgrootteklassen. Dit geeft aan dat de heterogeniteit tussen individuele sloten niet eenzijdig gegenereerd wordt door de variatie in milieuomstandigheden,

met andere woorden door deterministische factoren. Een deel van de variatie is het gevolg van het onvermogen van macrovertebraten potentieel geschikte plekken te (her)koloniseren.

Er werd een 'multimetric' index ontwikkeld om de ecologische kwaliteit van de Nederlandse sloten te bepalen. Door deze benadering wordt de nadruk niet alleen gelegd op de specifieke soortensamenstelling, maar ook op meer generieke indicatoren zoals diversiteit, verhoudingen tussen soorten, tolerantie voor bepaalde stressoren en functionele eigenschappen van de levensgemeenschap. Aan de hand van een grote dataset met slootmonsters van waterbeheerders, welke routinematig de macrofauna van sloten bemonsteren in combinatie met diverse (a)biotische factoren, is een degradatiegradiënt opgesteld. In totaal werden hiervoor 223 monsters gebruikt, die representatief waren voor de invloed van de gecombineerde stressoren eutrofiëring, organische belasting en een verhoging van de saliniteit. Stapsgewijs werd het onderscheidend vermogen van een groot aantal metrics getest met betrekking tot hun relatie met de degradatiegradiënt. Vijf metrics werden uiteindelijk geselecteerd en geïntegreerd in een multimetric index: het aantal kokerjufferfamilies, het aandeel slakkenfamilies, het aandeel taxa met een voorkeur voor zoet water, de Nederlandse saprobie-index en het aandeel predatortaxa in de levensgemeenschap. In theorie is dit instrument beter in staat om te gaan met de enorme variatie in soortensamenstelling die slootmonsters kenmerkt in vergelijking met bijvoorbeeld het gebruik van alleen indicatorsoorten.

Verspreidingspatronen van macrofaunasoorten kunnen zeer onregelmatig zijn. Dit is bijvoorbeeld het gevolg van kleinschalige, maar frequente verande-

ringen in milieufactoren en het resultaat van verschillen in dispersiecapaciteit.

Wanneer macrofauna bemonsterd wordt voor beoordelingsdoeleinden of het vaststellen van langetermijntrends, wordt hiervoor vaak data van één locatie in een polder gebruikt. Het is echter twijfelachtig of monitoringsgegevens die verzameld zijn op één plek wel een goed beeld geven van de aanwezige slootfauna. Eén van de manieren waarop dit probleem aangepakt kan worden, is het opschalen van de bemonstering van een sloot naar de complete polder. Om dit te bereiken – gegeven de beperkte beschikbaarheid van middelen voor routinematige monitoring – moet de gehanteerde methode gemakkelijk en snel toe te passen zijn. Hiervoor wordt een efficiënte en kosteneffectieve methode beschreven: het gebruik van macrofaunafuikjes voor de bemonstering van de slootfauna. Dit is een passieve vangtechniek. De fuikjes worden in de waterkolom of op de bodem geplaatst met de opening horizontaal of verticaal gericht en daar achtergelaten voor een bepaalde tijdsperiode. Dieren die zich actief door de waterkolom of over de bodem bewegen worden gevangen wanneer ze in de fuik terecht komen. Vanwege hun gebruiksgemak en een hoge mate van standaardisatie zijn de macrofaunafuikjes een waardevol bemonsteringsinstrument. Grootschalige toepassing van deze techniek kan belangrijke inzichten opleveren in de verdeling van organismen binnen een telkens verschuivend mozaïek van verschillende habitats. Dit geeft inzicht in de kwaliteit van de hele polder in plaats van die van één sloot.

Op basis van de inzichten die verkregen zijn in de verschillende onderzoeken, worden uiteindelijk de mechanismen beschreven die ten grondslag liggen aan het waargenomen biodiversiteitspatroon in

sloten: een hoge soortenrijkdom in sloten in het algemeen, maar met relatief grote verschillen in soortensamenstelling wanneer individuele sloten vergeleken worden. De hoge productiviteit in meso- tot eutrofe sloten leidt voor veel soorten tot de aanwezigheid van voldoende voedsel en andere habitatcomponenten om levensvatbare populaties te kunnen opbouwen en voldoende heterogeniteit waardoor al deze soorten naast elkaar kunnen voorkomen. Desalniettemin, het regelmatig en onverwacht optreden van verstoringen – met name als gevolg van landbouwactiviteiten en waterbeheer – leidt er ook toe dat de omstandigheden in de sloot frequent wisselen. Een polder kan dan ook het beste gezien worden als een telkens verschuivend mozaïek van verschillende habitats. Wanneer deze verschuivingen als gevolg van verstoringen in balans zijn met de herstelsnelheid van populaties van de soorten waaruit de levensgemeenschap bestaat en/of de kolonisationsnelheid vanuit onverstoorde populaties in balans is met het verdwijnen van verstoorde populaties, kan er een hoge biodiversiteit aanwezig zijn in een polder. Echter, als gevolg van deze processen zijn de individuele soorten vaak sterk verspreid aanwezig over de sloten binnen de polder. Welke soorten precies gevonden kunnen worden, hangt af van de verstoringshistorie van de plek, de eigenschappen die de soorten die aanwezig zijn hebben en de stochasticiteit die samenhangt met dispersie. Er kan dan ook geconcludeerd worden dat naast de in een sloot heersende milieumomstandigheden ook de ruimtelijke configuratie en de veranderingen die in de tijd zijn opgetreden essentieel zijn voor het begripen van de mechanismen die ten grondslag liggen aan de soortensamenstelling die je in een sloot aantreft.