

Cover Page



Universiteit Leiden



The handle <http://hdl.handle.net/1887/29935> holds various files of this Leiden University dissertation

Author: Jacobs, Chris G.C.

Title: Surviving embryogenesis : the extraembryonic serosa protects the insect egg against desiccation and infection

Issue Date: 2014-12-04

Chapter 8

Nederlandse samenvatting - Summary in Dutch

De meest soortenrijke groep op aarde zijn de insecten. Ongeveer driekwart van de ongeveer anderhalf miljoen beschreven soorten zijn insecten (Figuur 1-1). Er zijn veel ideeën over waarom insecten zo ontzettend succesvol zijn. Zo kunnen ze bijvoorbeeld heel makkelijk op nieuwe plekken komen doordat ze kunnen vliegen, maar ook co-evolutie met de planten zou een grote rol hebben gespeeld. Zo zijn er nog veel meer aspecten van insecten die in meer of mindere mate hebben bijgedragen aan de enorme soortenrijkdom van de insecten. De rol van de eieren van insecten in hun succes heeft echter weinig aandacht gekregen. Dit komt waarschijnlijk omdat het insectenei doorgaans gezien wordt als een weerloos stadium van ontwikkeling. Zonder de mogelijkheid om zichzelf te beschermen zijn ze afhankelijk van de verscheidene mechanismes van de moeder om het ei te beschermen. Dit kan door de productie van een stevige eischaal door de moeder, door de uitscheiding van beschermende stoffen op het ei door de moeder en ook door de actieve bescherming van de eieren door de ouders. Veel onderzoekers hebben zich verdiept in deze manieren van bescherming. In dit proefschrift laat ik zien dat hoewel sommige insecteneieren behoorlijk weerloos zijn, zijn andere insecteneieren lang niet zo weerloos zijn als gedacht.

De serosa

Bijna alle insecteneieren ontwikkelen een cellaag rondom het ei, genaamd de serosa (Figuur 1-2). Deze laag wordt door het ei zelf gemaakt en niet door de moeder en bevindt zich onder de eierschaal die gemaakt is door de moeder. In veel insecten wordt meer dan de helft van de allereerste cellen in het ei gebruikt om de serosa te maken (Figuur 1-3). Dat zoveel van deze eerste cellen gebruikt worden om de serosa te maken i.p.v. het embryo zelf, geeft aan dat deze laag een belangrijke rol in de ontwikkeling moet vervullen. In sommige soorten is het bekend dat de serosa een harde chitinaalag (waar het exoskelet van insecten van gemaakt wordt) uitscheidt. Hierdoor werd het al langer gedacht dat de serosa een beschermende functie vervult, het is echter nog niet eerder gelukt om dit experimenteel te testen. In de kastanjebruine rijstmeelkever (*Tribolium castaneum*) is het mogelijk om de ontwikkeling van de serosa te voorkomen door een gen (*Tc-zen1*) uit te schakelen. Dit geeft ons de perfecte mogelijkheid om te testen of de serosa daadwerkelijk een beschermende functie heeft.





De kastanjebruine rijstmeelkever- *Tribolium castaneum*

De serosa als bescherming tegen uitdroging

Eén van de gevaren die insecten eieren lopen is uitdroging. Anders dan eieren van de kreeftachtigen (*Crustacea*), die in het water worden gelegd, worden insecteneieren vaak op droge plekken gelegd. In hoofdstuk 2 laat ik zien dat de serosa in de meelkever ook een chitinelaaag uitscheidt. De eieren van deze meelkever kunnen zowel in extreem droge als erg natte omgevingen overleven. Echter wanneer we de ontwikkeling van de serosa voorkomen, overleven eieren het een stuk minder goed in droge omgevingen. Om er zeker van te zijn dat het de chitinelaaag is die deze bescherming biedt, heb ik ook het eiwit dat chitine maakt (*chitine synthase*) uitgeschakeld. Wanneer de serosa er wel is, maar de chitinelaaag niet, overleven eieren droge omstandigheden ook niet. In hoofdstuk 3 laat ik vervolgens zien dat de structuur van deze chitinelaaag ook belangrijk is voor de overleving van eieren in droge omgevingen. Wanneer deze structuur verloren is, overleven eieren slechter als het droog is. Deze data laten zien dat de serosa inderdaad bescherming biedt tegen uitdroging. Deze beschermende functie was waarschijnlijk erg belangrijk toen insecten op het land gingen leven.

De serosa als bescherming tegen infectie

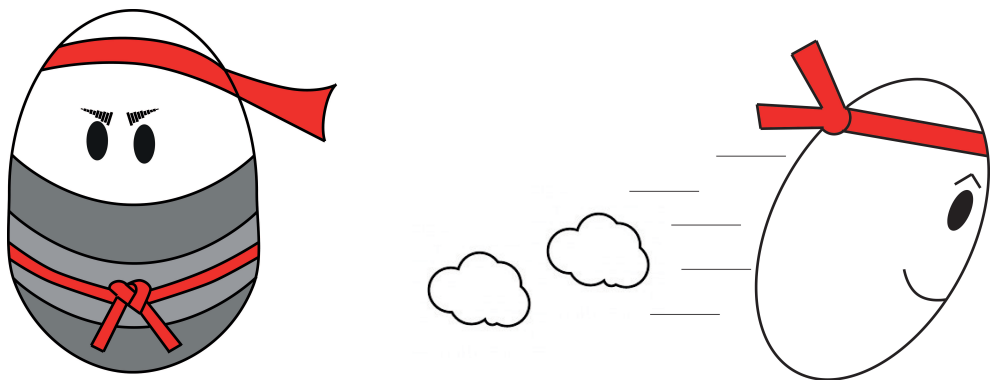
Uitdroging is niet het enige gevaar dat insecteneieren lopen. Bacteriën zijn overal en insecteneieren zitten vol met voedingsstoffen. Volwassen insecten hebben een uitgebreid afweersysteem om zichzelf te beschermen tegen infecties. Een heel scala van antimicrobiële stoffes voorkomt dat insecten ten onder gaan aan infecties. Van insecteneieren was echter niet bekend of ze zichzelf konden beschermen of dat ze voor bescherming ook afhankelijk zijn van de moeder. Sommige insecteneieren worden wel bedekt met antimicrobiële stoffes door de moeder, maar dit geldt niet voor alle soorten. Door eieren te prikken met een naald met bacteriën laat ik in hoofdstuk 4 zien dat de eieren van de meelkever zeker in staat zijn om op infectie te reageren. De genen die coderen voor antimicrobiële stoffes verhogen de activiteit tot wel duizend maal het niveau zonder infectie. De eieren van de fruitvlieg (*Drosophila melanogaster*) ontwikkelen geen serosa. Wanneer ik deze eieren infecteer met bacteriën reageren de genen voor antimicrobiële stoffes niet. Door weer de ontwikkeling van de serosa in de meelkever te voorkomen ontdekte ik dat deze immuunreactie in het ei volledig afhankelijk is van de serosa. Genen die in gewone eieren wel reageren doen weinig in eieren zonder serosa.



In hoofdstuk 5 ga ik dieper in op de immuunreactie van het meelkever ei. Eerst keek ik naar de groei van bacteriën in het ei. Bacteriën in eieren zonder serosa groeien twee keer zo snel als bacteriën in normale eieren met serosa. Door te kijken naar alle genen tegelijk kwam ik erachter dat het ei net zo'n uitgebreid scala aan immuunogenen gebruikt als de volwassen kever. Verder ontdekte ik dat deze reactie volledig verdween wanneer de serosa er niet was. Vervolgens kon ik laten zien dat de immuunogenen ook daadwerkelijk in de cellen van de serosa actief waren. Al met al laat dit onderzoek zien dat de eieren van de meelkever dankzij de serosa alles behalve weerloos zijn tegen infectie.

Eieren van de doosgraver zijn wel weerloos

De meelkever is niet het enige insect dat bestaat, dus heb ik in hoofdstuk 6 gekeken naar de eieren van een andere keversoort, de doosgraver (*Nicrophorus vespilloides*). Deze kevers brengen de larven groot op een lijkje van een muis of ander klein dier. Anders dan veel andere insecten vertonen deze kevers broedzorg. Ze begraven het lijkje, houden het schoon en verzorgen de larven. De moeder legt de eieren in de aarde rondom het lijkje. Eieren in de buurt van een lijkje staan bloot aan veel bacteriën, dus verwachtte ik dat deze eieren een goede immuunreactie nodig hadden. De waarheid was echter heel anders. Ik vond dat eieren in de buurt van een rottend lijkje inderdaad minder goed overleefden en dat dit kwam door de aanwezigheid van bacteriën. Echter, de eieren vertonen geen immuunreactie na infectie met bacteriën. Verder kunnen ze ook bijzonder slecht tegen uitdroging. Toch ontwikkelen deze eieren wel een serosa. Dit verrassend resultaat is logisch als we kijken naar de manier van leven van dit insect. Wanneer moeder een lijkje vindt gaat ze deze begraven en eieren leggen. Het lijkje blijft echter niet eeuwig daar liggen. De eieren moeten uitkomen en zich vol eten in het lijkje voordat het lijkje weg is. De eieren van deze soort ontwikkelen dan ook bijzonder snel; slechts 2.5 dag hebben ze nodig. Zodra larfjes uit de eieren komen, kunnen ze zichzelf wel beschermen tegen infectie. Ik denk dan ook dat deze eieren geen energie investeren om zichzelf als ei te beschermen, maar deze energie gebruiken om zo snel mogelijk te ontwikkelen zodat ze naar het lijkje kunnen. Een kort eistadium geeft waarschijnlijk ook een minder grote kans op infectie. Er valt nog veel te leren over de relatie tussen snel ontwikkelen en een goed beschermd ei. De toekomst zal uitwijzen hoe sterk deze relatie is.



Een zelf verdedigend ei of een supersnel ei?



Conclusie

Lang werd gedacht dat insecteneieren weerloos waren. In dit proefschrift laat ik zien dat dat niet altijd opgaat. Eieren van de meelkever kunnen zichzelf heel goed beschermen tegen zowel uitdroging als infectie met behulp van de serosa. Niet alle eieren zijn echter zo goed in zelfverdediging, sommige (zoals die van de fruitvlieg en de doodsgrieter) zijn liever snel dan veilig. Toekomstig onderzoek zal uitwijzen hoe algemeen een goed beschermd ei is in de insecten wereld.

