

De evolutionaire stamboom van het stippelmottengeslacht *Yponomeuta* (Lepidoptera: Yponomeutidae)

Hubert Turner

TREFWOORDEN

Biogeografie, Celastraceae, gastheerwisseling, Rosaceae

Entomologische Berichten 71 (6): 146-153

Het geslacht *Yponomeuta* (stippelmotten) wordt al zeer lang gebruikt als een modelsysteem om de evolutie van de relatie van insecten met hun waardplanten te bestuderen. Om de observaties van het gedrag van de motten – met name hun gebruik van waardplanten – en hun verspreiding juist te kunnen interpreteren, is een evolutionaire stamboom essentieel. Daar zo'n stamboom tot nu toe niet beschikbaar was, werd deze met behulp van moleculaire technieken gereconstrueerd. Dit gebeurde voor zo veel mogelijk soorten, waaronder alle West-Europese. Uit deze stamboom blijkt dat de gemeenschappelijke voorouder van de stippelmotten planten uit de kardinaalsmutsfamilie (Celastraceae) als waardplant benutte. De meeste *Yponomeuta*-soorten leven nog steeds op deze familie, maar een voornamelijk in Europa voorkomende groep heeft de overstap gemaakt naar de rozenfamilie (Rosaceae). Sommige Europese soorten vormen ook grote losse nesten van spinsel als fourageerplaats, maar omdat het gedrag van de niet-Europese soorten veelal onbekend is, kan over het ontstaan hiervan geen uitspraak worden gedaan. Ook de oorsprong van het geslacht is nog onzeker: Europa en Noord-Amerika zijn waarschijnlijk door migratie vanuit centraal- of Oost-Azië bereikt, maar of het geslacht ook daadwerkelijk hier is ontstaan en niet in bijvoorbeeld Afrika, is niet duidelijk.

Inleiding

Het geslacht *Yponomeuta* (stippelmotten – figuur 1) wordt al zeer lang gebruikt als een modelsysteem om de evolutie van de relatie van insecten met hun waardplanten te bestuderen (Menken et al. 1992, Bakker et al. 2008 en referenties daarin). Omdat er nog geen gedegen moleculair-evolutionair scenario voor *Yponomeuta* voorhanden was, konden waarnemingen omtrent het gebruik van de waardplanten, de verspreiding van de soorten, hun gedrag, en de resultaten van experimenten niet goed geduid worden. Derhalve werd besloten om een evolutionaire stamboom (een fylogenie) te reconstrueren voor zo veel mogelijk beschikbare soorten. Nadat Gershenson & Ulenberg (1998) hun revisie van de familie Yponomeutidae hadden gepubliceerd, begon Ulenberg een studie naar de stamboom met behulp van de reeds bekende morfologische gegevens (Ulenberg 2009). Daarnaast deed Niek Lieshout hetzelfde op basis van DNA-sequenties, waarbij mijn hulp werd gevraagd bij de analyses (Turner et al. 2010).

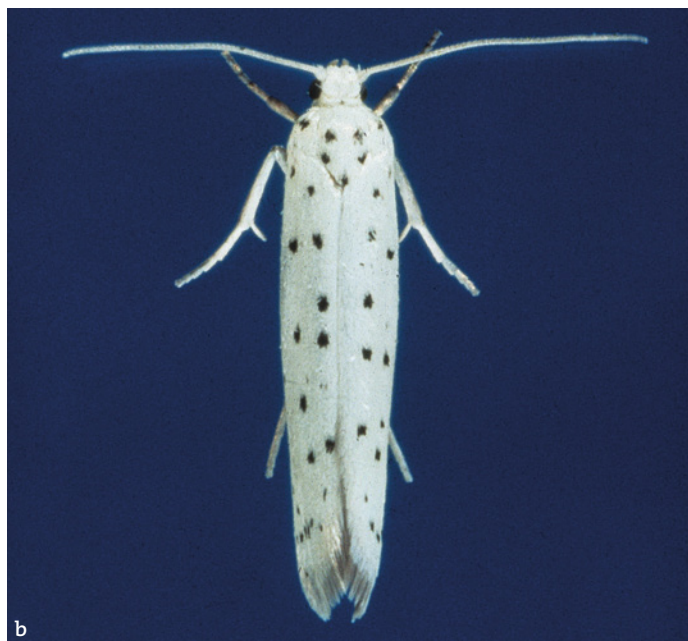
Achtergrond

De circa tachtig soorten in het genus zijn wereldwijd verspreid in de oude wereld, van Japan in het oosten tot West-Europa en de Canarische Eilanden in het westen. Het geslacht is ook inheems in Afrika, Zuidoost-Azië, Australië en Nieuw-Zeeland. In Noord-

Amerika is *Y. multipunctellus* Clemens endemisch. In Nederland komen de volgende soorten voor: de meidoornstippelmot (*Y. padellus* (Linnaeus)), de kardinaalsmutsstippelmot (*Y. cagnagellus* (Hübner)), de appelstippelmot (*Y. malinellus* Zeller), de vogelkersstippelmot (*Y. evonymellus* (Linnaeus)), de wilgenstippelmot (*Y. rorrellus* Hübner), de grootvlekstippelmot (*Y. plumbellus* (Denis & Schiffermüller)), de waasjesstippelmot (*Y. irrorellus* (Hübner)), en de hemelsleutelstippelmot (*Y. sedellus* Treitschke).

De meeste soorten leggen hun eieren en fourageren als larve op planten van de kardinaalsmutsfamilie (Celastraceae). Ulenberg toonde aan dat deze familie al door de gemeenschappelijke voorouder van alle *Yponomeuta*'s gebruikt werd (Gershenson & Ulenberg 1998, Ulenberg 2009). Er zijn echter ook soorten, waaronder de meeste in West- en Centraal-Europa, die waardplanten uit andere families gebruiken. De meeste stippelmotten zijn monofaag (gebruiken waardplanten uit één plantengeslacht), maar *Y. padellus* is oligofaag (gebruikt waardplanten uit meerdere geslachten van dezelfde familie).

Het voortplantingsgedrag van deze motten is ook tamelijk uniform: de vrouwtjes leggen hun eieren op twijgen van de waardplant, of in enkele soorten aan de onderzijde van de bladeren of in spleten in de schors. De meeste soorten leggen 20–50 eitjes, in meerdere afzetsels. Meestal worden de eieren bedekt met een schildje van slijm. Stippelmotten overwinteren als eerste- of tweede-stadium rups, en komen te voorschijn als



1. *Yponomeuta cagnagellus*: a) larven; b) volwassen exemplaar. Fotos: A. 't Hooft
1. *Yponomeuta cagnagellus*: a) larvae; b) adult.



2. *Yponomeuta evonymellus* in een gemeenschappelijk nest. Foto: R.E. Kooi
2. The gregarious *Yponomeuta evonymellus* in a communal nest.

in het voorjaar de knoppen van de waardplant uitbotten, zodat ze op het jonge loof kunnen fourageren. De rupsen construeren een groot, losjes geweven nest van spinsel uit speciale klieren. De meeste soorten zijn solitair, maar sommige (*Y. malinellus*, *Y. padellus*, *Y. cagnagellus*) komen bij elkaar in verzamelnesten, die flink uit kunnen groeien en gehele bomen of hagen kunnen bedekken (figuur 2). Als de waardplant volledig is kaalgegeten migreren ze naar de volgende plant, waarbij ze de grond (en andere obstakels zoals auto's) met spinsel overdekken. De waardplanten schijnen niet erg te lijden onder de vraat, daar de rupsen eind juni verpoppen en begin juli uitvliegen, zodat de planten met het sint-janslot de aangerichte schade kunnen wegwerken. De appelstippelmot (*Y. malinellus*) is één van de weinige ernstige plagen in het genus. Deze soort kan in zijn verzamelnesten de appelbomen waarop hij leeft ernstig ontbladeren, waardoor het jonge fruit zich niet kan ontwikkelen en vroegtijdig afvalt.

De reconstructie van de stamboom

De evolutionaire stamboom van de stippelmotten kon slechts voor een deel van de soorten gereconstrueerd worden, namelijk diegene voor welke materiaal beschikbaar was (Turner et al. 2010). Dit waren alle Europese soorten (inclusief de soort van de Canarische Eilanden), de inheemse Noord-Amerikaanse soort, en een aantal Japanse soorten dat door Steph Menken in 1994 gemonsterd was. Gelukkig bevatte de bemonstering wel alle soorten die in eerder evolutieonderzoek gebruikt waren. Om de wortel van de stamboom te bepalen werden twee nauw verwante Japanse soorten gebruikt, namelijk *Xyrosaris lichenuta* Meyrick and *Euhyponomeutoides trachydeltus* (Meyrick). De analyse werd gedaan met behulp van DNA-sequenties uit het nucleaire (ITS-1) en het mitochondriale genoom (COII en 16S). Drie analysemethoden werden gebruikt, namelijk (a) parsimonie-analyse, (b) waarschijnlijkheidsrekening en (c) Bayesiaanse statistiek (zie kader 1 voor verklaring van de verschillende analysetechnieken).

Kader 1

Analysemethodes voor de reconstructie van stamboom

Parsimonieanalyse reconstrueert het patroon van soortsplittingen op basis van 'gedeelde afgeleide kenmerktoestanden', d.w.z. toestanden van kenmerken die zijn geëvolueerd ten opzichte van de vooroudertoestand. Hierbij wordt alleen het patroon van de verdeling van kenmerktoestanden in beschouwing genomen, zonder in aanmerking te nemen hoe de toestanden uit elkaar zijn ontstaan. Indien in een monofyletische groep (een groep soorten, bijv. een geslacht of een familie, die alle uit één voorouder zijn geëvolueerd) een kenmerk in twee toestanden voorkomt (bijv. larven solitair levend of in verzamelnesten), dan wordt de toestand die ook buiten de groep voorkomt verondersteld de voorouderlijke toestand (plesiomorf) te zijn, en de toestand die alleen binnen de groep wordt gevonden, is dan de afgeleide toestand (apomorf). De soorten die de afgeleide toestand dragen, hebben die dan geërfd van een gemeenschappelijke vooroudersoort, en zijn dus nauwer aan elkaar verwant dan aan enige andere soort, oftewel ze vormen binnen de monofyletische groep een kleinere monofyletische groep. De bomen die met het kleinste aantal evolutionaire veranderingen het verdelingspatroon van kenmerktoestanden kan verklaren (de zuinigste, oftewel meest parsimone boom) worden als mogelijke oplossingen geaccepteerd. Deze verzameling wordt meestal samengevat in een meerderheidsboom (majority-rule tree), d.w.z. een boom waarvan elke splitsing in meer dan de helft van de bomen voorkomt.

Waarschijnlijkheidsrekening neemt de kans in beschouwing dat een kenmerk van de ene naar een volgende toestand evolueert. Zo zal, gegeven dat er voldoende tijd voorbijgaat, een afgeleide kenmerktoestand tweemaal, op verschillende takken van de stamboom, kunnen ontstaan. Het vóórkomen van een afgeleide kenmerktoestand in twee soorten is dus niet noodzakelijkerwijs een aanwijzing voor een gedeelde afstamming, zoals in parsimonieanalyse. Waarschijnlijkheidsrekening moet derhalve ook de lengte van een tak tussen twee splitsingsmomenten inschatten. De boom (met taklengtes) waarop de som van de waarschijnlijkheden van alle veranderingen in kenmerktoestanden maximaal is, is de beste verklaring voor het geobserveerde patroon van kenmerktoestanden.

Net als waarschijnlijkheidsrekening houdt Bayesiaanse statistiek rekening met de kans op verandering van kenmerktoestand. In plaats van de boom met de hoogste gezamenlijke waarschijnlijkheid berekent Bayesiaanse analyse de waarschijnlijkheid dat een boom (met gegeven splitsingen en taklengtes) onder een aangenomen model van verandering in kenmerktoestanden het gevonden patroon van toestanden oplevert (Huelsenbeck et al. 2002). Het resultaat is niet één optimale boom (de meest waarschijnlijke boom, al kan die wel uit de berekeningen afgeleid worden), maar de deelverzameling van alle bomen (verschillend in topologie en/of taklengtes) met een waarschijnlijkheid van meer dan 95% dat ze leiden tot het gevonden patroon. Net als in parsimonieanalyse wordt deze verzameling bomen samengevat in een meerderheidsboom. Het resultaat van Bayesiaanse analyse is afhankelijk van voorkennis, in dit geval het vertrouwen dat je hebt (zonder verdere kennis) in de juistheid van de gebruikte boomtopologieën. Omdat er in de meeste gevallen geen redenen zijn om bepaalde topologieën uit te sluiten, wordt deze voorkennis altijd uitgedrukt als een vlakke a-prioriverdeling, waarin elke topologie dezelfde waarschijnlijkheid heeft om het geobserveerde patroon te genereren.

Bij de parsimonie- en waarschijnlijkheidsberekeningen wordt het vertrouwen in de juistheid van iedere splitsing berekend met behulp van de zogenaamde bootstrapmethode (schoenvetermethode, naar het verhaal van baron Von Münchhausen die zich aan zijn eigen schoenveters uit het moeras omhoog trok). Hiertoe wordt de dataset duizend maal opnieuw gerepliceerd, waarbij de kenmerken blind gemonsterd worden (met teruglegging) uit de oorspronkelijke set, zodat de replicaten even groot zijn. Sommige kenmerken (beter gezegd verdelingen van kenmerktoestanden) kunnen in een replicaat meerdere malen aanwezig zijn, terwijl andere geheel ontbreken. Alle replicaten worden opnieuw geanalyseerd, en van alle gevonden bomen tesamen wordt een meerderheidsboom berekend. De frequentie van elke splitsing is dan een maat voor het vertrouwen. Splitsingen met een bootstrapwaarde groter dan 70% werden als goed ondersteund beschouwd. Voor de Bayesiaanse analyse wordt het vertrouwen afgemeten aan de frequentie waarin elke splitsing voorkomt in de 95%-zone (de clade confidence).

Dataset

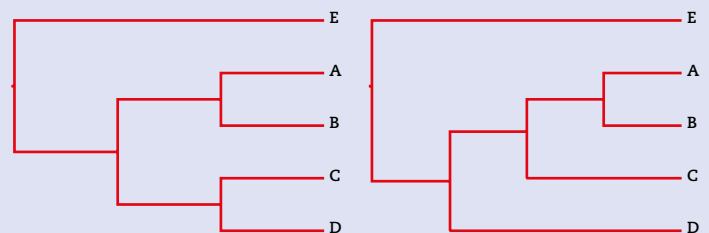
A	A	A	T	C	T	C	G	A
B	A	A	T	C	A	G	G	A
C	T	C	T	C	A	C	C	A
D	T	C	T	G	A	C	G	T
E	T	A	A	G	A	C	G	A

Parsimonie:

Gegeven: een waarschijnlijk monofyletische groep ABCD; een daaraan nauw verwant soort E, en een dataset (meestal wordt hier een DNA-sequentie gebruikt, met voor elke positie één van de vier basen A, C, G of T).

Analyse: kenmerk 1 zegt dat A & B nauw verwant zijn, kenmerk 2 zegt C & D nauw verwant, kenmerk 3 ABCD nauw verwant, kenmerk 4 ABCD nauw verwant. Kenmerken 5 t/m 8 zijn unieke veranderingen voor verschillende soorten en geven geen informatie over verwantschappen.

Conclusie: evolutionaire boom is ofwel boom 1 (dan kenmerk 4 tweemaal veranderd: tweemaal van 0 naar 1 in AB en in C, of van 0 naar 1 in ABCD en in D weer terug), ofwel boom 2 (dan kenmerk 2 tweemaal veranderd). Beide bomen vereisen vijf veranderingen (en elke boom kan op twee manieren verklaren hoe de veranderingen verdeeld zijn).

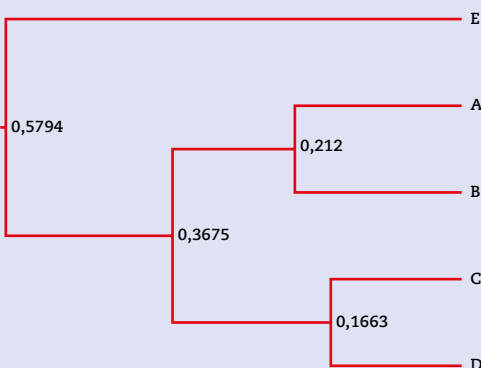


Parsimonie – Bomen 1 & 2

Waarschijnlijkheidsrekening:

Gegeven: de groep ABCD en de soort E, de dataset, en een vooraf gekozen model voor toestandsverandering (hoe groot is de kans dat een bepaalde base in een gen per tijdseenheid (bijv. per miljoen generaties) muteert naar één van de drie andere basen; zijn de kansen allemaal verschillend of allemaal hetzelfde?)

Analyse: Als de tak voor AB relatief lang is, is de kans dat er twee mutaties op plaatsvinden groot. Maar ook geldt, dat als de kans dat A naar T verandert groter is dan de kans dat A naar C of G verandert, groep CD waarschijnlijker is dan ABC, en dan is boom 1 waarschijnlijker dan boom 2. De bootstrapwaarden bij de splitsingen zijn een voorbeeld, en hangen af van het model.

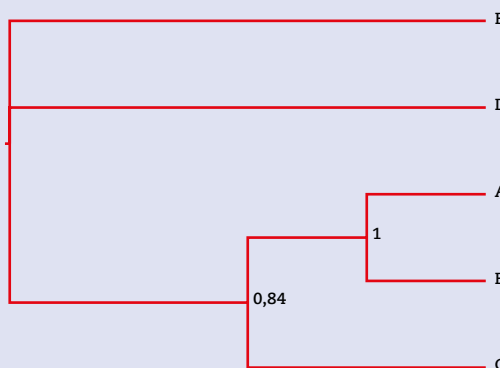


Waarschijnlijkheidsrekening

Bayesiaanse statistiek:

Gegeven: de groep ABCD en de soort E, de dataset en een model voor toestandsverandering.

Analyse: De methode is vergelijkbaar met waarschijnlijkheidsrekening, maar berekent niet de waarschijnlijkheid van elke boom gegeven de dataset, maar de totale kansverdeling van alle variabelen. Deze kansverdeling wordt meestal weergegeven als de meerderheidsboom van de beste 5% van alle mogelijke bomen. De waarden zijn de clade confidence waarden. Omdat de groep ABCD per definitie correct is, wordt hier geen waarde aan gegeven.



Bayesiaanse statistiek

De dataset bestond uit 24 soorten (waarvan één met twee exemplaren) en 576 kenmerken (basen in de volgorde van baseparen) uit de 16S-sequentie, 1015 kenmerken uit COII en 863 kenmerken uit ITS-1. Om te beginnen werd elke sequentie afzonderlijk geanalyseerd met elk van de drie technieken. De technieken leverden per sequentie goed overeenkomende resultaten op. Hierbij bleven de verschillen beperkt tot splitsingen waarvoor het vertrouwen in de afzonderlijke analyses laag bleef. De *Incongruence Length Difference* test (ILD, zie Farris et al. 1994) schat de kans in dat verschillende datasets dezelfde historie weerspiegelen. Het mitochondriale genoom (dat alleen via de vrouwelijke lijn wordt doorgegeven) en het nucleaire genoom (dat via beide ouders overerft) hoeven niet exact hetzelfde patroon te geven. De test werd alleen toegepast op de resultaten van de parsimonieanalyses. De beide mitochondriale sequenties gaven gelijkvormige (congruente) resultaten, maar de ITS-1 boom was significant verschillend. In de literatuur is echter verschil van mening over de kracht van deze test, in het bijzonder wanneer de sequenties onder verschillende modellen evolueren (Darlu & Lecointre 2002), of wanneer de twee datasets verschillend van grootte zijn (Dowton & Austin 2002). Nucleaire genen en mitochondriale genen kunnen heel goed verschillende evolutie-modellen hebben. Het verschil tussen de drie sequenties werd daarom genegeerd en de data werden samengevoegd tot één grote matrix, die ook met elk van de drie methoden werd geanalyseerd. Wederom kwamen de resultaten goed overeen, en verschillen alleen in de slecht ondersteunde splitsingen. De waarschijnlijkheids- en Bayesiaanse resultaten waren zelfs identiek.

Biogeografie en het gebruik van waardplanten

Het gebruik van waardplanten

De biogeografische geschiedenis (de herkomst en verspreiding van de soorten) en de ontwikkeling in het gebruik van verschillende waardplanten kunnen met behulp van de gevonden stamboom worden gereconstrueerd. Zoals gezegd liet de fylogenie-reconstructie van Ulenberg (2009) voor de hele familie der stippelmotten (Yponomeutidae) zien dat de gemeenschappelijke voorouder reeds leefde op Celastraceeën. Het geslacht *Yponomeuta* is hierop geen uitzondering, en de meeste soorten waarvoor dit bekend is, hebben een soort uit deze familie als waardplant. Er hebben slechts enkele verschuivingen naar andere families plaatsgevonden. De belangrijkste overstap was die naar Rosaceeën.

In mijn dataset zijn er vier soorten die op deze familie leven (Tabel 1): *Y. evonymellus* (*Prunus* spp., *Sorbus aucuparia*), *Y. padellus* (*Amelanchier lamarkii*, *Cotoneaster* spp., *Crataegus monogyna*, *Cydonia oblonga*, *Malus* spp., *Prunus* spp., *Pyrus* spp., *Sorbus aucuparia*), *Y. mahalebella* (*Prunus* spp.), en *Y. malinellus* (*Malus sylvestris*). Alle vier maken ze deel uit van de *cagnagellus-irrorellus* monofyletische groep (figuur 3). Van de voorouder van deze groep is niet zeker dat hij ook op Rosaceeën leefde: de overstap zou ook tweemaal onafhankelijk van elkaar kunnen zijn gemaakt, éénmaal in *Y. evonymellus* en éénmaal in de voorouder van de andere drie soorten. De laatste gemeenschappelijke voorouder van *Y. rorrellus* en *Y. gigas* maakte nogmaals een overstap, ditmaal naar wilgen (*Salicaceae*).

Ulenbergs resultaten (figuur 4) plaatsten één van de soorten die op Rosaceeën leeft, *Y. meridionalis* Gershenson, in een monofyletische groep met *Y. evonymellus*, *malinellus* en *padellus*, en de

Species	Waardplanten	Verspreiding
<i>Y. cagnagellus</i>	Celastraceae	Kaukasus, Europa
<i>Y. eurinellus</i>	Celastraceae	China, Japan, Russia
<i>Y. evonymellus</i>	Rosaceae	Palaarctisch
<i>Y. gigas</i>	Salicaceae	Canarische Eilanden
<i>Y. griseatus</i>	Celastraceae	Japan
<i>Y. irrorellus</i>	Celastraceae	Kaukasus, Europa
<i>Y. kanaellus</i>	Celastraceae	Japan
<i>Y. mahalebells</i>	Rosaceae	Europa
<i>Y. malinellus</i>	Rosaceae	Kaukasus, Europa
<i>Y. meguronis</i>	Celastraceae	Japan
<i>Y. menkeni</i>	Celastraceae	Japan
<i>Y. multipunctellus</i>	Celastraceae	Noord-Amerika
<i>Y. padellus</i>	Rosaceae	Kaukasus, Europa, Midden-Oosten
<i>Y. plumbellus</i>	Celastraceae	Anatolië, Kaukasus, Europa
<i>Y. polystictus</i>	Celastraceae	China, Japan, Rusland
<i>Y. polystigmellus</i>	Celastraceae	China, Japan, Rusland
<i>Y. rorrellus</i>	Salicaceae	Kaukasus, Europa
<i>Y. sedellus</i>	Crassulaceae	Palaarctisch
<i>Y. sociatus</i>	Celastraceae	Japan
<i>Y. spodocrossus</i>	Celastraceae	Japan
<i>Y. tokyonellus</i>	Celastraceae	China, Japan
<i>Y. yanagawanus</i>	Celastraceae	Japan

Tabel 1. Waardplanten en verspreiding van de *Yponomeuta*-soorten die gebruikt zijn in deze studie.

Table 1. Host plant use and distribution of the *Yponomeuta* species that were used in this study.

andere, *Y. orientalis* Zagulajev, dichtbij *Y. irrorellus*. Waarschijnlijk heeft er bij *Y. cagnagellus* een stap in de andere richting plaatsgevonden, van Rosaceeën naar Celastraceeën. Dit kan worden afgeleid uit de observatie dat *Y. cagnagellus* de stof benzaldehyde kan 'proeven' — een stof die aanwezig is in Rosaceeën (en Salicaceeën), maar niet in Celastraceeën. Andere soorten die op Celastraceeën leven zijn niet in staat deze stof waar te nemen (Roessingh et al. 2007). Helaas is het vermogen van *Y. irrorellus* (in mijn stamboom de zustersoort van *Y. evonymellus*) om deze stof te detecteren nooit onderzocht. Andere soorten leven op weer andere plantenfamilies. *Yponomeuta sedellus* leeft op de hemelsleutel (*Sedum telephium*, Crassulaceae), *Y. rhamnellus*, een Aziatische soort die soms als een synoniem van *Y. padellus* wordt gezien, leeft op soorten van vuilboom (*Rhamnus*, Rhamnaceae).

Afgezien van vele soorten in Azië en Australië en *Y. multipunctellus* uit Noord-Amerika die op Celastraceeën leven, zijn de waardplanten van de meeste soorten stippelmot, waaronder bijna alle Afrikaanse soorten, onbekend. *Yponomeuta gigas* van de Canarische Eilanden en *Y. albonigratus* (Tadzjikistan, Oezbekistan, Kirgizië, ook bekend uit de Levant) leven op *Salix*; *Y. orientalis* uit het Verre Oosten op Rosaceeën.

Biogeografie

Ook de biogeografie, oftewel de geschiedenis van de verspreiding, van *Yponomeuta* kan op de stamboom gevolgd worden. De meest recente voorouder van de soorten in mijn onderzoek kwam waarschijnlijk voor in het Verre Oosten, maar de voorouder van alle *Yponomeuta*'s hoeft hier niet oorspronkelijk vandaan te komen. Ulenbergs resultaten suggereren een vroege radiatie vanuit de gebieden waar de meest verwante andere genera voorkomen, dat wil zeggen Afrika, Australië, Zuidoost-Azië en het Verre Oosten. De bootstrapwaarden op de eerste splitsingen zijn echter relatief laag, waardoor deze uitkomst nog erg onzeker is. Veel duidelijker is de verspreiding van het genus in westelijke richting. Dit vond plaats in de groep die op Rosaceeën ging leven, al staat nog niet precies vast om welke voorouder(s) het ging. Verscheidene soorten van deze monofyletische groep leven namelijk nog steeds in Azië, zoals *Y. evonymellus* (die wereldwijd is) en *Y. griseatus*. Het is nog niet duidelijk of deze soorten altijd in Azië aanwezig zijn geweest, of dat ze daarheen zijn teruggemigreerd vanuit het westen. In elk geval vond er een

tweede verspreiding plaats door *Y. sedellus*, die wijdverspreid is vanaf Japan tot in West-Europa. Ook het voorkomen van *Y. gigas* op de Canarische Eilanden is waarschijnlijk het resultaat van een migratie, in dit geval vanuit Europa door de voorouder die deze soort deelt met *Y. rorrellus*.

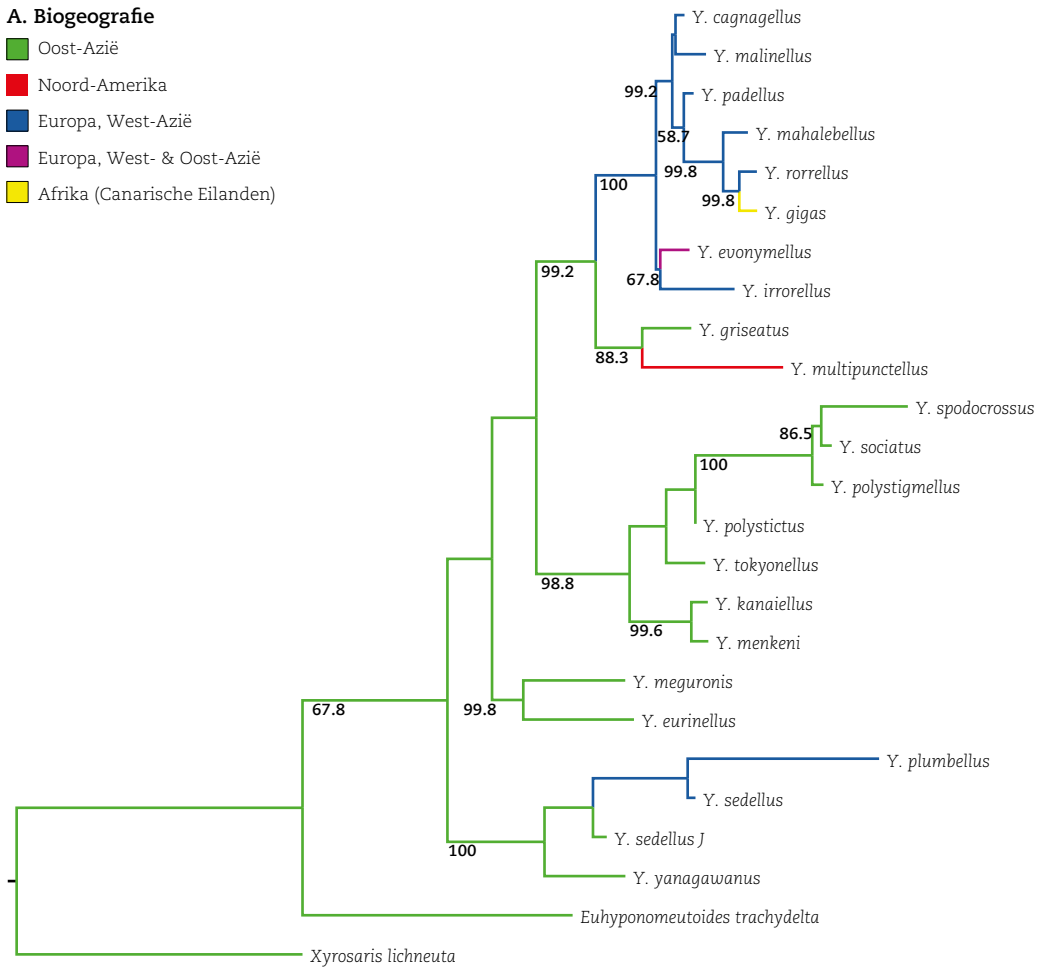
Nieuwe vragen

Door dit onderzoek zijn er natuurlijk nieuwe vragen gerezen die nadere bestudering zullen vergen. Bijvoorbeeld de plaats van de overige soorten van *Yponomeuta* op de stamboom. Vrijwel alle soorten zijn weliswaar beschikbaar in de collectie van NCB Naturalis (Leiden), maar voor moleculair onderzoek zoals hier beschreven is bij voorkeur vers materiaal nodig. Gelukkig beschikt NCB Naturalis over een uitgebreid netwerk van contacten die tijdens hun veldwerk materiaal zouden kunnen verzamelen. Om meer zekerheid te krijgen over de splitsingen die na dit onderzoek nog weinig ondersteuning kregen, zouden meer DNA-sequenties afgelezen en geanalyseerd kunnen worden. Andere vragen zijn de herkomst van de gemeenschappelijke voorouder van het geslacht en hoe de huidige verspreiding tot stand is gekomen. Kwam de voorouder uit het Verre Oosten, uit Afrika, of nog ergens anders vandaan? En waarvandaan kwam de eerste *Yponomeuta* naar Australië, Nieuw-Zeeland of Noord-Amerika (als de gemeenschappelijke voorouder daar al niet aanwezig was)? Werd elk nieuw gebied éénmaal gekoloniseerd, waarna er lokaal differentiatie plaatsvond, of waren er meerdere immigratiegolven?

Een andere kwestie is of de verschuiving naar Rosaceeën als waardplant tegelijk met de gebiedsuitbreiding naar Europa plaatsvond. Als dit zo was, en niet pas later plaatsvond, zou deze verandering in het diëet heel goed de aanleiding kunnen zijn geweest voor de gebiedsuitbreiding. Ook de verdere verschuiving naar wilgen is nog niet verklaard (anders dan dat ook in deze familie benzaldehyde wordt aangemaakt), evenmin als de verschuiving naar vetplanten door *Y. sedellus*. Vragen die evolutiebiologen al lange tijd bezig houden maar nog altijd niet zijn beantwoord, zijn hoe de gastheerrassen van *Y. padellus* met elkaar verwant zijn, wat hun oorspronkelijke waardplant was en waarom deze soort zijn keuze aan waardplanten heeft uitgebreid. Een andere vraag is de oorsprong van het nestgedrag van de soorten die verzamelnesten vormen. Helaas is voor de

A. Biogeografie

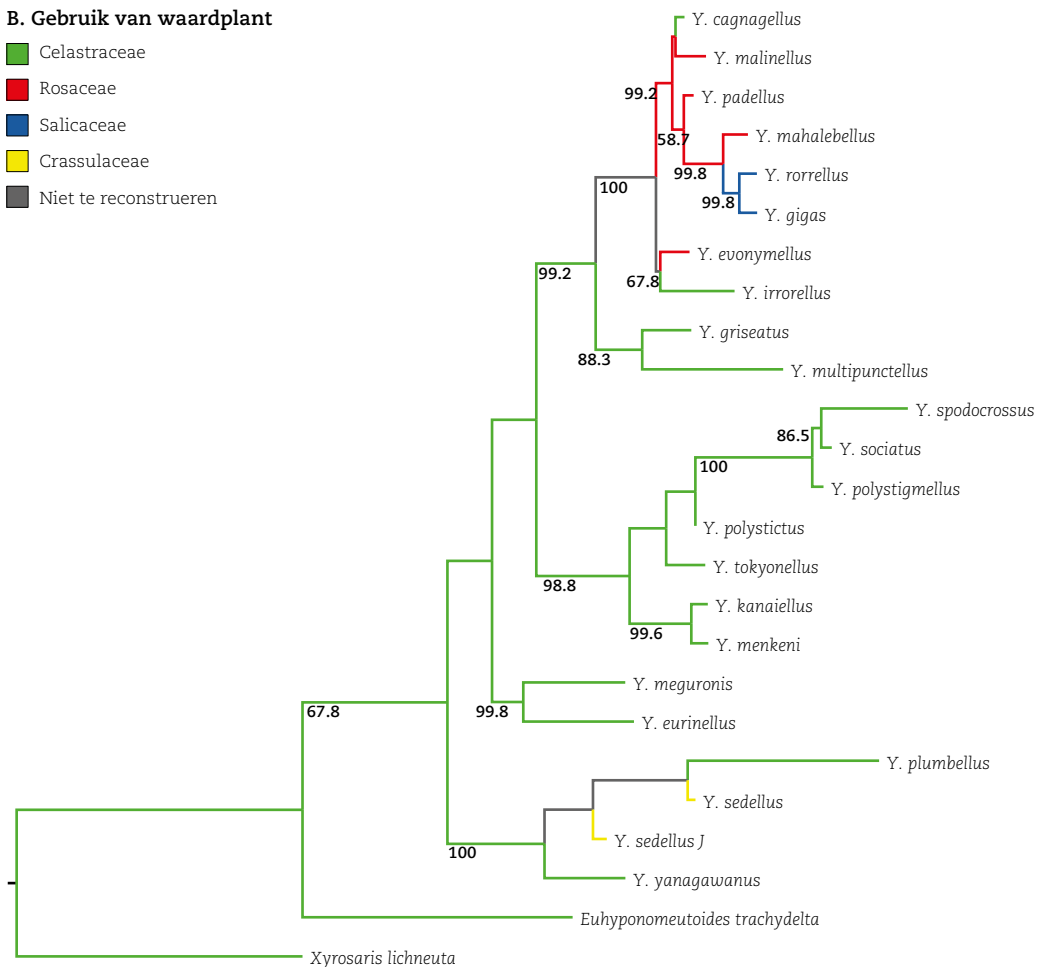
- Oost-Azië
- Noord-Amerika
- Europa, West-Azië
- Europa, West- & Oost-Azië
- Afrika (Ganarische Eilanden)

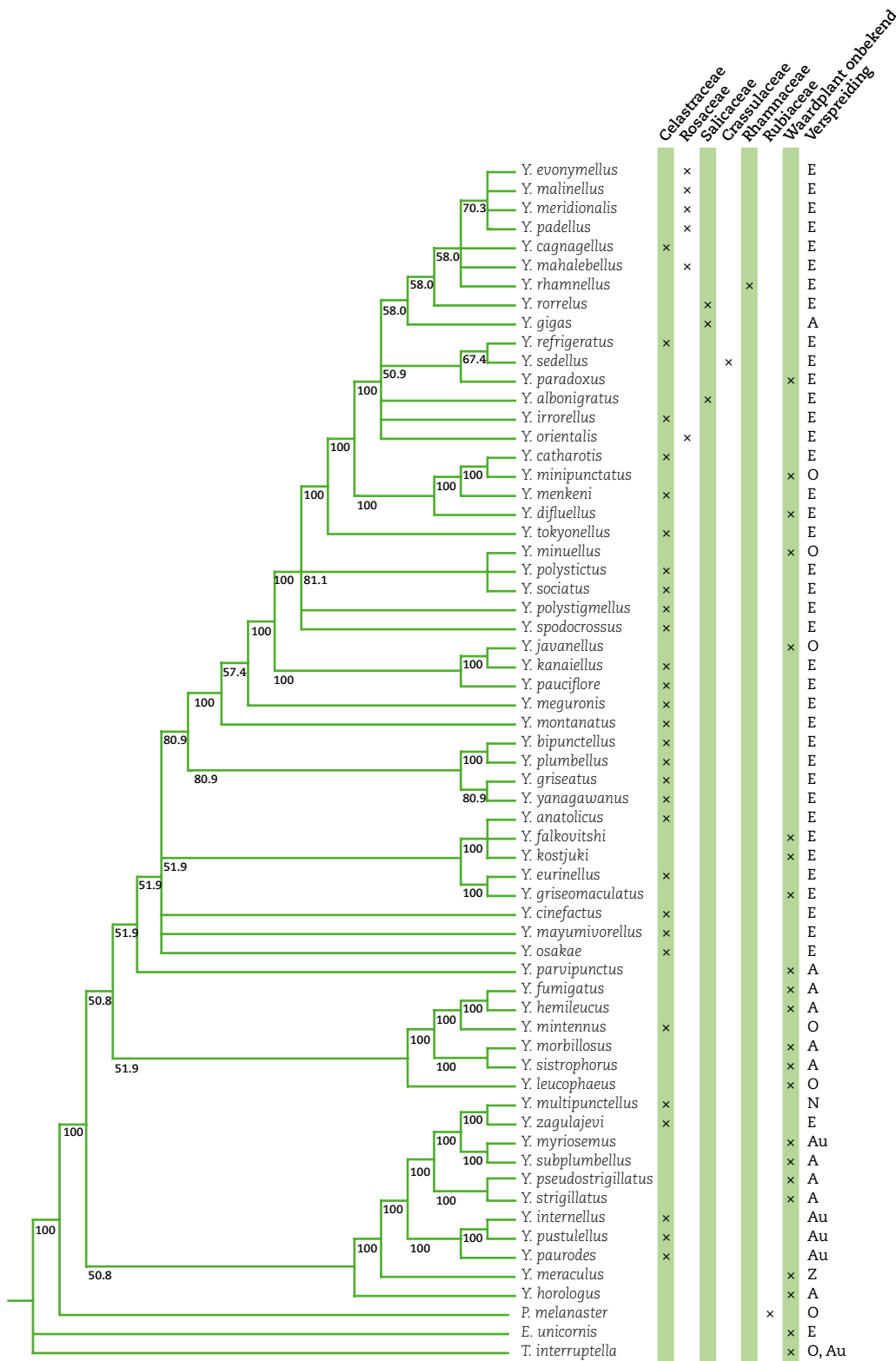


3. Stamboom van de beschikbare *Yponomeuta*-soorten gereconstrueerd met behulp van waarschijnlijkheidsberekening. De betrouwbaarheid van splitsingen die groter zijn dan 50% is vermeld. A) Biogeografie; B) Waardplanten. **3.** Maximum-likelihood phylogenetic tree of the *Yponomeuta* species available for analysis. Bootstrap values >50% are given. A) Biogeography; B) Host plant use.

B. Gebruik van waardplant

- Celastraceae
- Rosaceae
- Salicaceae
- Crassulaceae
- Niet te reconstrueren





4. Resultaten van Ulenberg van een parsimonie-analyse van het geslacht op basis van morfologische kenmerken. Verspreiding: A = Afrika, Au = Australië, E = Eurazië, N = Noord-Amerika, O = Verre Oosten, Z = Nieuw-Zeeland. Bron: Ulenberg 2009

4. Ulenberg's results of a parsimony analysis of the genus on morphological data. Distribution: A = African, Au = Australian, E = Eurasian, nN = North American, O = Oriental, Z = New Zealand. Source: Ulenberg 2009

meeste niet-Europese soorten het nestgedrag niet bekend, evenmin als de waardplant. Kortom, ook nu we met dit resultaat een redelijk beeld hebben gekregen van de stamboom van de Europese *Yponomeuta*-soorten, blijft er nog genoeg plezier te beleven aan het onderzoek naar de evolutie van deze groep.

Dankwoord

Ik bedank Wil van Ginkel en Niek Lieshout (IBED, Universiteit van Amsterdam) voor het aflezen van de DNA-sequenties van *Yponomeuta*, Steph Menken (IBED, Universiteit van Amsterdam) en Sandrine Ulenberg (NCB Naturalis) voor hun hulp bij dit onderzoek en voor het kritisch doorlezen van een eerdere versie van dit artikel, en Rinny E. Kooi (Instituut Biologie Leiden, Universiteit Leiden) voor haar uitnodiging om voor Entomologische Berichten over dit onderwerp te schrijven.

Literatuur

- Bakker AC, Roessingh P & Menken SBJ 2008. Sympatric speciation in *Yponomeuta*: no evidence for host plant fidelity. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128: 240-247.
- Darlu P & Lecointre G 2002. When does the incongruence length difference test fail? *Molecular Biology and Evolution* 19: 432-437.
- Dowton M & Austin AD 2002. Increased congruence does not necessarily indicate increased phylogenetic accuracy: the behavior of the incongruence length difference test in mixed-model analyses. *Systematic Biology* 51: 19-31.
- Farris JS, Källersjö M, Kluge AG & Bult C 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- Gershenson ZS & Ulenberg SA 1998. The Yponomeutidae (Lepidoptera) of the World Exclusive of the Americas. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen.
- Huelsensbeck, JP, B Larget, R. E. Miller & F. Ronquist. 2002. Potential applications and pitfalls of Bayesian inference of phylogeny. *Systematic Biology* 51: 673-688.
- Menken SBJ, Herrebout WM & Wiebes JT 1992. Small ermine moths (*Yponomeuta*) – Their host relations and evolution. *Annual Review of Entomology* 37: 41-66.
- Roessingh P, Sen Xu & Menken SBJ 2007. Olfactory receptors on the maxillary palps of small ermine moth larvae: evolutionary history of benzaldehyde sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A* 193: 635-647.
- Turner H, Lieshout N, Van Ginkel WE & Menken SBJ 2010. Molecular phylogeny of the small ermine moth genus *Yponomeuta* (Lepidoptera, Yponomeutidae) in the Palearctic. *PLoS ONE* 5: e9933. doi:10.1371/journal.pone.0009933.
- Ulenberg SA 2009. Phylogeny of the *Yponomeuta* species (Lepidoptera, Yponomeutidae) and the history of their host plant associations. *Tijdschrift voor Entomologie* 152: 187-207 .

Geaccepteerd: 3 oktober 2011

Summary

Phylogeny of the small ermine moth genus *Yponomeuta* (Lepidoptera: Yponomeutidae)

Small ermine moths of the genus *Yponomeuta* have long been used as a model system for the evolution of insect-plant associations. To properly interpret the behaviour of these moths, their host use and their distribution, an evolutionary tree (a phylogeny) is essential. This phylogeny was reconstructed using molecular methods, employing as many species as were available, including all western European ones. The resulting tree shows that the common ancestor of the genus *Yponomeuta* lived on members of the staff vine family (Celastraceae – also known as spindle tree or bittersweet family). Most species of *Yponomeuta* still live on this family, but a mainly western European group switched to Rosaceae. Several European species make large loosely woven nests of silk to forage in. As the behaviour of the non-European species is in most cases unknown, the origin of this character cannot yet be traced on the phylogenetic tree. The region where the genus originated is also still uncertain: both Europa and North America were probably invaded from central or East Asia, but if the genus really originated there and not for example in Africa, is not yet clear.



Hubert Turner

NCB Naturalis (sectie Nationaal Herbarium Nederland)

Postbus 9514

2300 RA Leiden

hubert.turner@ncbnaturalis.nl