

Parasitisme bij watermijten

De larven van veel watermijten zijn parasitair: zij ontwikkelen een voedselbuis die tot in de weefsels van de gastheer doordringt. In de meeste gevallen is de gastheer een insect en gewoonlijk worden alleen volwassen insecten ge-parasiteerd. Geïnfecteerde insecten produceren minder eieren en leven meestal korter dan ongeïnfecteerde. Larven van enkele watermijtsoorten leven parasitair in zoetwatermossels, waarbij soms territoriumgedrag ontstaat, mogelijk zelfs een haremsysteem. Van sommige watermijtfamilies doorboren de larven de oppervlaktefilm en zoeken hun gastheer op het wateroppervlak; andere hebben zwemmende larven die hun gastheer in de waterkolom zoeken. Enkele watermijtsoorten hebben als larve een landleven. Het gevolg is een ingewikkelde levenscyclus, met geringe overlevingskansen voor de larven. Parasitisme kan zijn geëvolueerd uit een foretische relatie met de gastheer.

Entomologische Berichten 64(2): 51-58

Trefwoorden: gastheerspecificiteit, haremsysteem, stylostoom, waterinsecten, zoetwatermossels

Inleiding

Echte watermijten (Hydrachnidia, Parasitengona) komen in bijna alle zoetwaterhabitats over de gehele wereld voor. Enkele geslachten hebben zich ontwikkeld tot een leven in marien milieu. Er zijn meer dan 5000 soorten beschreven, verdeeld over meer dan 100 families en onderfamilies (Viets 1987).

Bij watermijten onderscheiden we drie opeenvolgende actieve stadia: larve, nimf en adult. Zowel naar vorm als naar levenswijze zijn er grote verschillen tussen larve enerzijds en nimf en adult anderzijds. Van veel soorten zijn de larven parasitair (kader 1), terwijl nimf en adult prederen op zoöplankton of insectenlarven. Bij enkele soorten, onder andere van het genus *Hydrachna*, voeden nimf en adult zich met insecteneieren (figuur 1). Na afloop van de parasitaire fase transformeert de larve na verpopping tot nimf. De nimfen lijken erg veel op het volwassen dier maar zijn seksueel onvolwassen.

De meeste soorten kennen een generatie per jaar (univoltien) en hebben langlevende vrouwtjes. De eieren worden in een serie van legfels geproduceerd over een periode van een aantal weken (iteropaar) of in enkele gevallen in opeenvolgende jaren. *Arrenurus* spp. leven twee à drie jaar (Stech-

C. Davids

Aquatische Ecologie en Ecotoxicologie FNWI
Universiteit van Amsterdam
Postbus 94084
1090 GB Amsterdam
davids@science.uva.nl

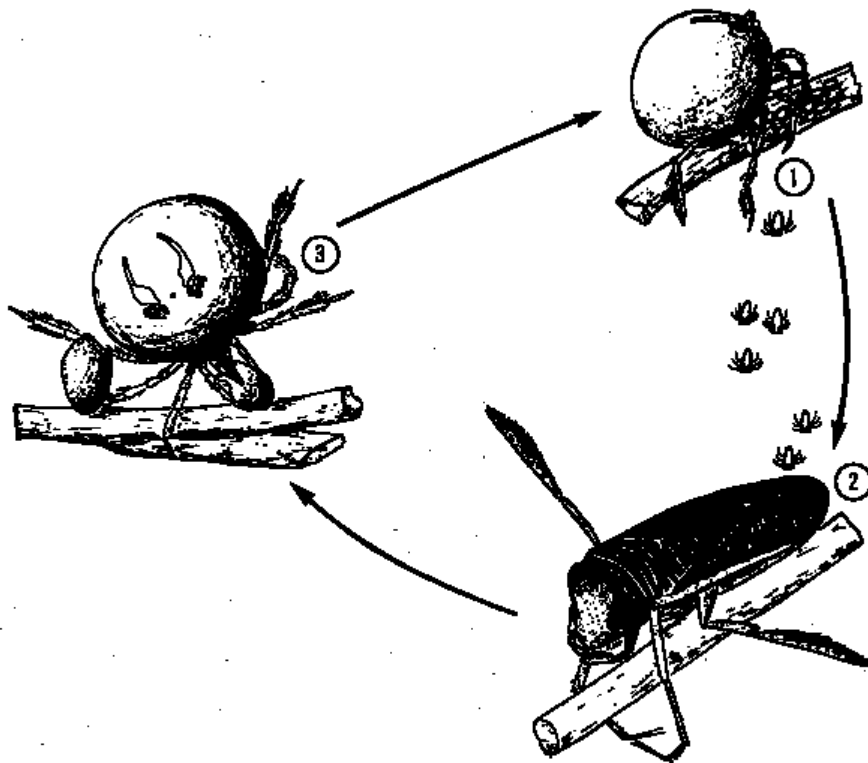


mann 1978). Voltinisme hangt vaak samen met de gemiddelde lengte van het voortplantingsseizoen. In koud-stenotherme bergbekken met temperaturen tussen 4-10 °C leven vrouwtjes van diverse soorten twee à drie jaar (Bader 1980).

De vorming van een voedselbuis

Nadat het ei is verlaten zoekt de larve (200-400 µm lang) een geschikt insect als gastheer. Als ectoparasiet ontwikkelt de larve een voedselbuis, het stylostoom (figuur 2), die tot in de weefsels van de gastheer doordringt. Deze eenvoudige blind eindigende buis komt voor bij een aantal geslachten (onder andere *Arrenurus*) (Redmond & Hochberg 1981). Bij het geslacht *Hydrachna* is het stylostoom vertakt (Davids 1973). De gesloten stylostomen van watermijtlarven verschillen van die van de zogenaamde oogstmijten (Trombiculidae), die parasitair zijn op zoogdieren en vogels. Hier is het kanaal van het stylostoom open en kan het vloeibaar gemaakte gastheerweefsel opgepompt worden (Voigt 1970). Het best onderzocht zijn de stylostomen van *Arrenurus*-larven (Åbro 1982, 1984, 1992).

De watermijtlarve hecht zich door de eindklauwen van de palpen in de gastheer te slaan; vervolgens doorboren de cheliceren de huid door alternerende bewegingen te maken. Intussen injecteert de larve gif in de wond, waarna onder de cuticula van de gastheer een blaasje verschijnt dat een bufferzone vormt waarin het stylostoom wordt gevormd, be-



Figuur 1. Levenscyclus van *Hydrachna conjecta* Koenike. **1** Het vrouwtje legt eieren in de luchtkamers van waterplanten. **2** Zwemmende larven zoeken een waterwants als gastheer (hier *Sigara striata* (Linnaeus)). **3** Nimf en adult voeden zich met wantseneieren. Tekening: C. Davids
Life cycle of Hydrachna conjecta Koenike. **1** Female depositing her eggs in air cavities of an aquatic plant. **2** Swimming larvae searching for a waterbug host (here *Sigara striata* (Linnaeus)). **3** Nymph and adult feed on eggs of waterbugs.

scherm tegen defensieve acties van de gastheer. Opperhuidcellen vervloeien vervolgens tot een abces en het vocht dat daarbij ontstaat dient tot voedsel voor de parasiet. Door verdere afscheiding van stoffen ontstaat een elastische buis die kan uitgroeien tot een lengte van 1 mm (Redmond & Hochberg 1981, Åbro 1982, 1984). Het stylostoom van bijvoorbeeld een *Arrenurus* sp. heeft een constante vorm en voor deze mijt is aangetoond dat het inderdaad door de mijt en niet door de gastheer gevormd is (Åbro 1992). Gastheervloeistof komt binnen door de poreuze wand van het ietwat ballonvormige uiteinde van het stylostoom en wordt door contraherende bewegingen naar de parasiet gebracht (Åbro 1984, 1992). Ongeveer drie uur na vasthechting toont de larve tekenen van expansie (Åbro 1982). Het stylostoom blijft achter als de parasiet de gastheer verlaat.

De vorming van een stylostoom wordt gewoonlijk door de gastheer tegengewerkt door klontering van bloedcellen en de vorming van melanine rondom het stylostoom. De larve doorbreekt dit echter herhaaldelijk. In een enkel geval is de reactie van de gastheer zo sterk dat op het punt van vasthechting een necrotische plek ontstaat, zodat er geen stylostoom gevormd kan worden en de watermijtlarve verdroogt (Davids 1973, Reilly & McCarthy 1991).

Insecten als gastheer

Van een natuurlijke insectenpopulatie kan 10-50% en soms 70-100% met watermijten geïnfecteerd worden. In het algemeen worden alleen de imagines geïnfecteerd. Sommige (water-)insectengroepen worden nauwelijks (kokerjuffers, Trichoptera) tot niet (eendagsvliegen, Ephemeroptera) door watermijtlarven geparasiteerd. Het zijn vooral dansmuggen (Chironomidae) en andere Diptera die door de larven van

een groot aantal watermijtfamilies als gastheer worden uitgekozen. Een beperkt aantal families heeft een associatie met waterwantsen en waterkevers, terwijl de larven van een aantal *Arrenurus*-soorten libellen als gastheer verkiezen.

Kader 1. Komen en gaan van parasitisme

De meeste onderzoekers menen dat de watermijten zich hebben ontwikkeld vanuit één groep (monofyletisch) van terrestrische voorouders. Hun karakteristieke levenscyclus is gelijk aan die van hun terrestrische zustergruppen de Trombidiidae en Johnstoniadiidae (Wohltmann 2000), waarbij de larvale fase parasitair is.

Er is een dertigtal soorten bekend waarvan de parasitaire fase verloren is gegaan. In deze gevallen vervellen de larven al binnen het eipakket of de larven komen vrij en vervellen zeer snel tot nimfen. Dit verlies is verspreid over veertien geslachten in acht families. Het kan algemener zijn dan hier is voorgesteld, omdat slechts van een klein deel van de soorten de levenscyclus bekend is. Waarschijnlijk is dit verschijnsel vele malen onafhankelijk van elkaar (polyfyletisch) ontstaan en evolutionair gezien van recente datum (Smith 1998).

Vaak wordt het aangetroffen bij zeer verwante soorten, een met en een zonder parasitaire larven. Een opvallend voorbeeld is dat van *Hygrobatas nigromaculatus* Lebert, een soort die zowel in stilstaande als in stromende wateren voorkomt. De vorm uit stilstaand water heeft geen parasitair larvaal stadium, die uit stromend water wel (Martin & Davids 2002). Tot nu toe zijn geen morfologische kenmerken gevonden om de adulten van deze tweelingsoorten te onderscheiden. De larven van deze populaties zijn wel morfologisch te onderscheiden. Ook hier zal sprake zijn van 'recente' gebeurtenissen in een voortschrijdend evolutionair proces.

Zeer afwijkend is een Zuid-Amerikaanse watermijt uit warmwaterbronnen, waarvan de larven op padden parasiteren (Martin & Schwoerbel 2002). Er zijn enkele uitzonderlijke voorbeelden bekend van watermijtlarven parasiterend op gewervelde dieren.

Swammerdam (1637-1680) heeft voor het eerst de vastgehechte larve van een watermijt beschreven en daarbij de eerste tekening gemaakt die van een watermijt bekend is (figuur 3). Dit is ongetwijfeld een larve van een *Hydrachna* sp. gehecht op een waterscorpioen (*Nepa* sp.) en hij merkte daarbij op:

'Wat dit voor een Dier is, hoe groot het wort, of van welk soort van Dieren, dat het in de form van een Ey op dese Water-Scorpioen geplaatst wort, om daar syn voetsel ende Volmaking te verkrygen, dat is my onbekent. Maar ik agt deese observatie daar in seer raar, dat men een Ey in de natuur siet, dat allenxkens door ingesooge voetsel grooter wort; tensy dat men het liever een Dierken selve wilde noemen, daar ik niet veel tegen heb, omdat het Ey het Dier selve is, dat daar in alleen sterker wort om daar uyt te breken'.

Swammerdam was een ovulist en vooral de laatste zin geeft aan dat men in die tijd een heel andere idee had van een ei dan tegenwoordig. De werken van Swammerdam zijn in 1737 door Boerhaave uitgegeven.



Figuur 2. *Arrenurus*-larve met stylostoom vastgehecht op de huid van een libel. Foto: Redmond & Hochberg (1981)
Arrenurus larva with stylostome attached to a damselfly.

Het vinden van een gastheer

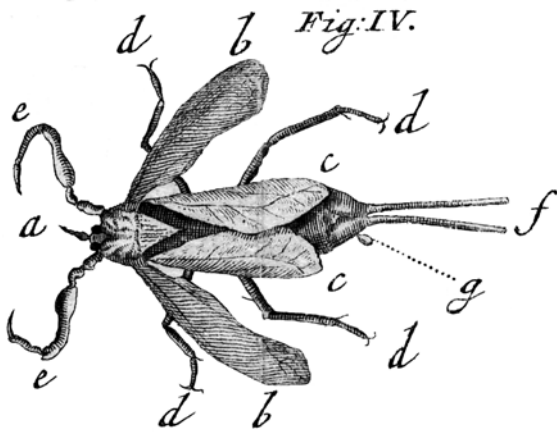
Larven van een aantal watermijtfamilies zoeken hun gastheer rennend over het wateroppervlak, dat zij doorbreken na het verlaten van het ei. Dit gedrag wordt wel gezien als een aanwijzing voor een evolutionair-oorspronkelijk landleven. Op zoek naar een geschikte gastheer springen larven van sommige soorten zelfs enkele centimeters ver (Ullrich 1978). Andere zoeken muggen op die verpoppen aan het wateroppervlak, of vrouwlijke insecten bij het afzetten van eieren. De zich snel bewegende *Eylais*-larven parasiteren op waterwantsen of waterkevers en hechten zich aan hun gastheren als deze aan het wateroppervlak komen om hun luchtbel te vervensen. Larven van andere watermijtfamilies zoeken zwemmend hun gastheer in de waterkolom of bij de bodem. Zwemmende larven die libellen of muggen parasiteren hebben als regel een foretische fase, waarbij zij wachten tot het laatste juveniele stadium van een libel of de pop van een mug zich tot imago vervelt. Zodra de vervelling inzet rennen zij naar het volwassen insect om zich vast te hechten. Foreisie is het proces waarbij een organisme zich vastklampt aan een ander organisme en deze verlaat bij het passeren van een geschikt habitat.

Watermijtlarven moeten, afhankelijk van de temperatuur, binnen een tot twee weken een gastheer vinden, anders zullen zij sterven. De waarschijnlijkheid een geschikte gastheer te vinden is laag. Meyer (1985) berekende een succes van slechts 1,1% bij *Hydrodroma despiciens* (Müller), terwijl Smith & McIver (1984) voor *Arrenurus*-larven op steekmuggen een schatting maakten van minder dan 50%. Mitchell (1998) nam waar hoe watermijtlarven van *Arrenurus* sp. er nauwelijks in slaagden om een geschikte hechtplaats te vinden op muggen van de familie Ceratopogonidae. Deze muggen vervellen in tien seconden, waardoor de larven erg weinig tijd hebben om zich vast te hechten voordat de mug de larven probeert af te wrijven. *Arrenurus*-larven op libellen hebben 10-20 minuten de tijd zich te hechten en kunnen een precieze keuze maken van de plaats van vasthechten. Larven van *Unionicola* spp., *Atractides* spp. en *Hygrobates* spp. laten zich niet afwrijven doordat zij zich door de pophuid van een dansmug vastbijten aan de huid van het imago in wording. Wanneer de mug de pop verlaat worden zij door de pophuid heen getrokken (Hevers 1980). Bij zwaar geïnfecteerde muggen kan het uitkomen van het imago verhinderd worden, doordat het de mug aan kracht ontbreekt de vele mijten door zijn pophuid heen te trekken.

De parasitaire fase duurt op kortlevende gastheren zoals muggen twee tot zeven dagen en op libellen tien dagen (Stechmann 1978). Op langlevende gastheren zoals waterwantsen en waterkevers duurt dit stadium in de zomermaanden twee weken, maar bij overwintering op de gastheer tot tien maanden (Davids 1973).

Gastheer- en plaatskeuze

De larven van veel families hebben niet alleen een grote mate van gastheerspecificiteit, maar ook een sterke voorkeur voor bepaalde hechtplaatsen op het gastheerlichaam (Davids 1973, Stechmann 1980, Bennett & Scudder 1998). Deze voorkeuren illustreren het adaptieve proces waardoor watermijten succesvol hebben kunnen co-evolueren met hun gastheren. Lindquist (1975) vermoedt dat de mijt-insectassociaties wel 100 miljoen jaar oud kunnen zijn. Er is dan ook



Figuur 3. *Hydrachna*-larve (g) op *Nepa* sp.. Naar Swammerdam. © NEV-bibliotheek
Hydrachna larva (g) on *Nepa* sp..

ruim tijd geweest voor co-evolutie van de mijten om strategisch voordeel te verkrijgen van deze associaties en voor gastheren om zich er tegen te verzetten.

Het is mogelijk dat verscheidene soorten mijten op dezelfde gastheer parasiteren omdat zij verschillen in plaatskeuze. Veel larven parasiterend op Diptera zoeken de thorax op (Stechmann 1978), andere prefereren het abdomen. Larven van Eylaidae en enkele *Hydrachna* spp. zoeken plekken op onder de dekschilden van waterkevers en waterwantsen, dus op plaatsen waar zij omgeven zijn door lucht (overblijfsel landleven).

De verschillen in infectiegraad van verwante gastheren worden wel gezien als maat voor gastheerpreferentie. Gastheerpreferentie hangt echter af van een aantal factoren. Verwante gastheersoorten zullen verschillend verspreid zijn in hun habitat - bijvoorbeeld voorkomen op verschillende diepte - en watermijtlarven zullen hun mogelijke gastheer zoeken op een bepaalde diepte. In dat geval zullen de larven



Figuur 4. *Sympetrum meridionale* Selys, op de vleugeladers geïnfecteerd door *Arrenurus papillator* (Müller). Foto: Jaap Tromp
Sympetrum meridionale infested by *Arrenurus papillator*.

sommige gastheren vaker treffen dan andere, wat kan leiden tot verschillen in infectiegraad. Smith & McIver (1984) onderzochten van een aantal *Arrenurus*-soorten de voorkeur voor bepaalde *Aedes*-soorten als gastheer. Het bleek dat de activiteit van de *Aedes*-poppen bij aanraking, de duur van de popstadia (blootstellingstijd) en de overlap van levenscycli de belangrijkste factoren waren waarop de gastheerspecificiteit berust. Bij de diverse soorten van het geslacht *Simulium* (kriebelmuggen) verschillen de kieuwfilamenten van de poppen van vorm. Als gevolg hiervan is het huisje van de pop meer of minder goed toegankelijk voor de larven van de watermijt *Sperchon* spp.. Ook de wijze waarop het pophuisje aan de ondergrond bevestigd is speelt hierbij een rol. Volgens Gledhill *et al.* (1982) is de morfologie van de pop van een kriebelmug dan ook een belangrijke factor bij de gastheerselectie van *Sperchon*-larven. Libellenlarven trachten de mijtenlarven kwijt te raken door met het lichaam te kronkelen en door met de poten het lichaam krachtig af te schuieren (Forbes & Baker 1990). Dergelijke anti-mijtbewegingen kunnen een libellenlarve echter zichtbaarder maken voor vis, waardoor het predatierisico toeneemt (Baker & Smith 1997).

Invloed van parasitisme op gastheer en parasiet

Hoe groot is de energiewinst van de larve door het parasitisme? Afhankelijk van de mijtensoort kan een larve 3-600 maal in volume toenemen. *Eylais*-larven, die parasiteren op kevers of wantsen, groeien in hun parasitaire fase tot 45% van het volwassen lichaamsgewicht. Larven op libellen nemen 80-90 maal in volume toe en er kunnen tot meer dan 50 larven per gastheer gevonden worden (Smith 1988). Muggen hebben niet zoveel ruimte en er wordt hier een maximum van 10-20 parasieten gevonden bij een volumetoename van 7-16 maal (Ellis-Adam & Davids 1970, Ullrich 1978).

De gemiddelde grootte van parasieten wordt gereduceerd door veel exemplaren ervan op dezelfde gastheer, waarschijnlijk als gevolg van competitie om voedsel (Davids 1973, Reilly & McCarthy 1991). Een vergelijkbaar effect wordt verkregen als de mijtlarven gastheren van verschillende grootte infecteren. Individuen levend op de grootste gastheer realiseren een groter percentage van hun totale groeiomvang in de parasitaire fase dan individuen op kleine gastheren (Davids & Schoots 1975, Reilly & McCarthy 1991). *Arrenurus*-larven gehecht op de dunne anale ader van een libellenvleugel blijven in groei achter bij de larven gehecht aan de veel dikkere subcostale ader (Münchberg 1963) (figuur 4).

Watermijtlarven benadelen hun gastheren door een deel van de hun beschikbare energie weg te nemen. Ongeparasiteerde vrouwelijke insecten produceren significant meer eieren en hebben een grotere overlevingskans dan geparasiteerde. Het is aangetoond dat deze effecten evenredig zijn met het aantal parasieten en met het gewicht van de parasiet(en) in verhouding tot het gewicht van de gastheer (Davids & Schoots 1975, Smith & McIver 1984, Rolff 2000).

De mogelijkheden voor de larven om na hun parasitaire fase naar het water terug te keren is bij gastheerlibellen afhankelijk van de activiteit. Wanneer een libel eieren afzet onder het wateroppervlak verlaten meer mijtlarven hun gastheer dan als de eieren op het wateroppervlak worden afgezet (Rolff 1997). Larven op dansmuggen verlaten hun gastheer ongeacht de directe aanwezigheid van water, maar aange-



Figuur 5. Verpoppende nimfen van *Unionicola aculeata* (Koenike) op de instroomopening en kieuwen van *Anodonta anatina* (Linnaeus). De grijze plekken zijn achtergebleven vervellingshuidjes van uitgekomen mijten. Op de achtergrond eieren in het mantelweefsel. Foto: S. van Mechelen *Transformation stages of nymphs of Unionicola aculeata on the inhaled siphon and gills of Anodonta anatina. The grey spots are empty skins of hatched mites. On the background eggs in the mantle tissue.*

zien dansmuggen gewoonlijk in de vegetatie nabij water verblijven komen ze doorgaans dicht bij hun habitat terecht (Ullrich 1978).

Zoetwatermosselen als gastheer

Bij soorten van het geslacht *Unionicola* spelen sponzen en zoetwatermosselen (Unionidae) een belangrijke rol in hun levenscyclus. De mijten leggen eieren in hun weefsels en keren later terug naar de spons of mossel om te vervellen (figuur 5). Sommige watermijtsoorten hebben zich ontwikkeld tot *echte* parasieten en verblijven permanent in mosselen. Enkele soorten parasiteren als larve op dansmuggen (figuur 6), waarna zij een levenslange associatie met een mossel vormen (Hevers 1980).

Bij de totstandkoming van deze associatie tussen mijt en mossel diende vermoedelijk de gastheer oorspronkelijk als een beschermde plek voor de eieren en de verpoppingsstadia. De volgende stap was dat na een vervelling de actieve stadia de mossel niet meer verlieten en een parasitaire levenswijze ontstond. *Unionicola* spp. zijn gastheerspecifiek en vooral te vinden in de mantelholten van mosselen, waar zij

zich verspreiden over tamelijk specifieke regionen, zoals links als rechts van de voet, tussen de kieuwbladen of tussen de mantel en de kieuwbladen, met het gevolg dat meer dan een soort in één mossel kan voorkomen (Mitchell 1965). Voor enkele soorten is aangetoond dat de parasieten zich voeden met gastheerweefsel of haemolymfe (Fisher *et al.* 2000).

Het aantal mijten per mossel kan sterk variëren. Dimock (1985) vond tot meer dan 75 individuen per mossel en meer dan 300 eieren per cm² kieuwweefsel. Het aantal neemt gewoonlijk toe met de grootte van de mossel.

In Noord-Amerika zijn van veel zoetwatermosselsoorten specifieke watermijtparasieten bekend. Sommige van deze soorten onderhouden een territorium. In Europa vertonen mannetjes van *Unionicola ypsilophora* (Bonz) (met als gastheer de zwanemossel, *Anodonta cygnea* (Linnaeus)) territoriaal gedrag; andere mannetjes worden gedood of uit de mossel verjaagd. Elke mossel huisvest dan een mannetje en een aantal vrouwtjes (figuur 7). Op deze manier ontstaat er een haremstelsel (Davids *et al.* 1988). Ook bij enkele Noord-Amerikaanse soorten is dit systeem bekend (Dimock 1985, Edwards & Dimock 1991). *Unionicola ypsilophora* mannetjes zijn niet agressief tegen andersoortige bewoners (bijvoorbeeld *U. intermedia* (Koenike)); een infectie samen met deze soort wordt echter zelden aangetroffen.

Er is weinig bekend over de manier waarop mosselmijtsoorten hun gastheer herkennen. Downes (1989) maakt onderscheid tussen meer en minder gastheerspecifieke mijten. Soorten die weinig gastheerspecifiek zijn kunnen zich makkelijk van gastheer naar gastheer bewegen. Deze soorten kunnen zich minder geavanceerde opsporingstechnieken veroorloven. Andere soorten zijn zeer gastheerspecifiek en zij verspreiden zich moeilijk. Buiten de mossel gebracht vinden zij hun gastheer terug door hun 'reukvermogen'. Dit is de reden waarom mosselmijten zich graag nabij de bodem

Kader 2. Fototactische mosselmijten

De mijten die mosselen slechts gebruiken voor het afzetten van eieren en het doorlopen van vervellingsstadia hebben actieve vrijlevende stadia. Deze behoren tot de zoöplanktongemeenschap, in tegenstelling tot nagenoeg alle andere watermijtsoorten die overof bodembewoners zijn. Met de andere zoöplankters nemen deze mosselmijten deel aan de dagelijkse verticale migratie in de waterkolom (Riessen 1982), waarschijnlijk als een respons op fotodynamische veranderingen in de waterkolom.

Parasitaire mosselmijten in het water gebracht in afwezigheid van gastheermosselen tonen een positieve fototaxis (zwemmen naar het licht toe), maar wanneer de juiste gastheer in het water wordt geplaatst vertoont de mijt gewoonlijk een negatieve fototaxis. Als gevolg hiervan blijven de mijten dicht bij de bodem als de juiste gastheren in de buurt zijn. Er moet dus een relatie zijn tussen fototactische signalen en de chemoreceptoren van sommige *Unionicola* spp..

Dimock & Davids (1985) bepaalden voor vier Europese *Unionicola*-soorten de golflengte van het licht met de grootste fototactische respons. De gevoeligheid voor geel-oranje licht strookte met de ongevoeligheid voor kortere golflengtes die snel worden geabsorbeerd in het water waarin zij voorkomen. Een soort reageerde op twee verschillende golflengtes, wat wijst op twee verschillende fotofysiologische systemen.



Figuur 6. *Stictochironomus sticticus* (Fabricius) geïnfecteerd door larven van *Unionicola aculeata* (Koenike). Foto: S. van Mechelen
Stictochironomus sticticus infested with larvae of *Unionicola aculeata*.

ophouden als de gastheren in de buurt zijn (kader 2). Gegevens over hoe larven of nimfen hun gastheren vinden ontbreken geheel.

Gastheerspecificiteit zal een belangrijk mechanisme zijn bij reproductieve isolatie. Ook verschillen in geografische verspreiding van de mossels kunnen ook leiden tot verschillen in gastheerkeuze (Edwards *et al.* 1998).

Levenscycli en strategieën

Watermijtlarven die een foretische associatie hebben met juveniele insecten in hun laatste vervellingsstadia of met poppen van hun gastheren, worden parasitair op het moment van vervellen naar het volwassen insect. Als het foretische organisme vaak geconfronteerd wordt met één speciale gastheersoort, dan kan deze gastheer een belangrijke selectieve kracht in de evolutie van kenmerken vormen. De vorming van een symbiotische relatie is een logische stap voorafgaand aan parasitisme. In dit geval ontstaat parasitisme als een evolutionair verschijnsel als het foretische organisme zijn afhankelijkheid van de gastheer uitbreidt van afhankelijkheid bij verspreiding naar voedselafhankelijkheid (Athias-Binche 1991, Houck 1994).

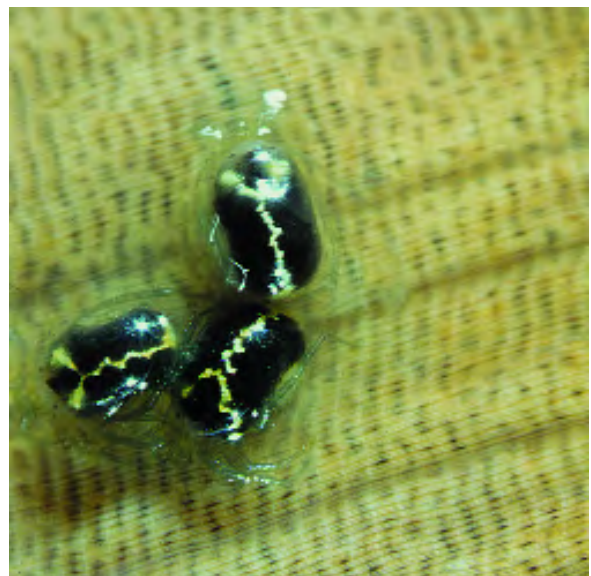
Het voordeel van een parasitaire fase is dat veel energie in korte tijd wordt verkregen, zodat ook de ontwikkelingstijd korter kan worden. Het risico is het niet vinden van een geschikt gastheer en het niet terugkeren naar een geschikt

habitat voor de verdere ontwikkeling. Een ander probleem kan de levenscyclus van de gastheer zijn. Watermijten waarvan de larven niet parasitair zijn, kunnen met hun eiproductie vroeg in het voorjaar starten met het voordeel van een langere voortplantingsperiode (Davids 1997).

De levenscyclus van een organisme kan beschouwd worden als een resultaat van drie biologische processen: onderhoud (dit beïnvloedt de overlevingskans), groei (beïnvloedt de timing van de voortplanting) en voortplanting. Omdat een organisme in de regel beschikt over beperkte energiebronnen en tijd zijn deze processen in onderlinge competitie (Gadgill & Bossert 1970).

Dieren met een geringe voortplantingscapaciteit zullen weinig verlies lijden aan juveniele stadia. Dat parasieten grote aantallen eieren produceren wordt gewoonlijk verklaard als compensatie voor verliezen gedurende hun ingewikkelde levenscycli. De ongelofelijke hoeveelheid eieren die *Eylais*-vrouwtjes produceren (10.000-13.000, Davids 1973) zijn een aanwijzing voor het enorme verlies aan larven in hun preparasitaire periode (Davids 1997). Voor *Eylais* maakt de substantiële parasitaire groei een grote eiproductie als adult mogelijk. *Eylais* en andere watermijtsoorten met 'terrestrisch' levende larven kunnen beschouwd worden als gevangenen van hun evolutionaire verleden (Davids 1997). Dit geldt hier in het bijzonder omdat het terrestrische verleden nog een belangrijke rol speelt en tijdens de levenscyclus twee habitats (terrestrisch en aquatisch) hun specifieke eisen stellen. In tegenstelling tot *Eylais* spp. produceren *Arrenurus* spp. vaak niet meer dan 100 eieren per vrouwtje. Volwassen *Arrenurus* spp. leven twee tot drie jaar. Hun kwetsbaarheid voor predatie neemt af door veel energie te steken in onderhoud: zij hebben een uitermate sterk exoskelet en klieren met een vies smakende afscheiding in de opperhuid (Davids 1997).

Bij een aantal soorten uit diverse geslachten is de parasitaire fase verloren gegaan (kader 1). Soorten die de parasi-



Figuur 7. *Unionicola ypsilophora* (Bonz) vrouwtjes op kieuwweefsel van *Anodonta cygnea* (Linnaeus). Foto: S. van Mechelen
Unionicola ypsilophora females on gill tissue of *Anodonta cygnea* (Linnaeus).

taire voeding overslaan komen uit grote eieren met voldoende voedsel om de larve in staat te stellen direct over te gaan in de nimf. Als gevolg hiervan zal de eiproductie geringer zijn, daar de hoeveelheid meegegeven energie per ei groter wordt. Het verlies van de parasitaire fase heeft zo gevolgen voor het voortplantingsproces (Davids 1997, Smith 1998b).

Literatuur

- Åbro A 1982. The effects of parasitic water mite larvae (*Arrenurus* spp.) on zygopteran imagoes (Odonata). *Journal of Invertebrate Pathology* 39: 373-381.
- Åbro A 1984. The initial stylostome formation by parasitic larvae of the water-mite genus *Arrenurus* on zygopteran imagines. *Acarologia* 25: 33-45.
- Åbro A 1992. On the feeding and stylostome composition of parasitic water mite larvae (*Arrenurus* spp.) on damselflies (Zygoptera, Odonata). *Zoologische Beiträge N.F.* 34: 241-248.
- Athias-Binche F 1991. Ecology and evolution of phoresy in mites. In: *Modern Acarology* (Dusbabek F & Buska V eds.) 1: 27-47. Academia Prague.
- Bader C 1980. Some biological and ecological data on water-mites, mainly some significant data on the life-duration. *International Journal of Acarology* 6: 239-243.
- Baker RL & Smith BP 1997. Conflict between antipredator and anti-parasite behaviour in larval damselflies. *Oecologia* 109: 622-628.
- Bennett AMR & Scudder GGE 1998. Differences in attachment of water mites on water boatmen: further evidence of differential parasitism and possible exclusion of a host from part of its potential range. *Canadian Journal of Zoology* 76: 824-834.
- Davids C 1973. The water mite *Hydrachna conjecta* Koenike, 1895 (Acari, Hydrachnellae) bionomics and relation to species of Corixidae (Hemiptera). *Netherlands Journal of Zoology* 23: 363-429.
- Davids C 1997. The influence of larval parasitism on life history strategies in water mites (Acari, Hydrachnida). *Archiv für Hydrobiologie* 141: 35-43.
- Davids C & Schoots CJ 1975. The influence of the water mite species *Hydrachna conjecta* and *H. cruenta* (Acari, Hydrachnellae) on the egg production of the Corixidae *Sigara striata* and *Cymatia colepstrata* (Hemiptera). *Verhandlungen der Internationale Verein für Limnologie* 10: 3079-3082.
- Davids C, Holtslag, J. & Dimock RV 1988. Competitive exclusion, harem behaviour and host specificity of the water mite *Unionicola ypsilophora* (Hydrachnellae, Acari) inhabiting *Anodonta cygnea* (Unionidae). *Internationale Revue für gesammte Hydrobiologie* 73: 651-657.
- Dimock RV 1985. Population dynamics of *Unionicola formosa* (Acari: Unionicolidae), a water mite with a harem. *American Midland Naturalist* 114: 168-179.
- Dimock RV & Davids C 1985. Spectral sensitivity and photo-behavior of the water mite genus *Unionicola*. *Journal of Experimental Biology* 119: 349-363.
- Downes BJ 1989. Host specificity, host location and dispersal: experimental conclusions from freshwater mites (*Unionicola* spp.) parasitizing unionid mussels. *Parasitology* 98: 189-196.
- Edwards DD & Dimock RV 1991. Relative importance of size versus territorial residency in intraspecific aggression by symbiotic male water mites (Acari: Unionicolidae). *Experimental and Applied Acarology* 12: 61-65.
- Edwards DD, Bogardus R & Wilhite N 1998. Geographic differences in host specialization between the symbiotic water mites *Unionicola formosa* and *Unionicola foili* (Acari: Unionicolidae). *Experimental and Applied Acarology* 22: 683-697.
- Ellis-Adam AC & Davids C 1970. Oviposition and post-embryonic development of the water mite *Piona alpicola* (Neuman, 1880). *Netherlands Journal of Zoology* 20: 122-137.
- Fisher GR, Dimock RV & Kuhn RE 2000. The symbiotic water mite *Unionicola formosa* (Acari: Unionicolidae) ingests mucus and tissue of its molluscan host. *Journal of Parasitology* 86: 1254-1258.
- Forbes MRL & Baker RL 1990. Susceptibility to parasitism: experiments with damselflies *Enallagma ebrium* (Odonata: Coenagrionidae) and larval water mites *Arrenurus* spp. (Acari). *Oikos* 58: 61-66.
- Gadgill M & Bossert WH 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist* 104: 1-24.
- Gledhill T, Cowley J & Gunn RJM 1982. Some aspects of the host-parasite relationships between adult blackflies (Diptera; Simuliidae) and larvae of the water-mite *Sperchon setiger* (Acari; Hydrachnellae) in a small chalk stream in southern England. *Freshwater Biology* 12: 345-357.
- Hevers J 1980. Biologisch-ökologische Untersuchungen zum Entwicklungszyklus der in Deutschland auftretenden *Unionicola*-Arten (Hydrachnellae, Acari). *Archiv für Hydrobiologie Supplement* 57: 324-373.
- Houck MA 1994. Adaptation and transition into parasitism from commensalism: a phoretic model. In: *Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns* (Houck MA ed): 252-281. Chapman & Hall.
- Lindquist EE 1975. Associations between mites and other arthropods in forest floor habitats. *Canadian Entomologist* 107: 425-437.
- Martin P & Davids C 2002. Life history strategies of *Hygrobatas nigromaculatus*, a widespread palaeartic water mite (Acari, Hydrachnida, Hygrobatidae). In: *Acarid phylogeny and evolution. Adaptations in mites and ticks* (Bernini F, Nanelli R, Nuzzacci G & De Lillo E eds): 101-110. Kluwer Publishers.
- Martin P & Schwoerbel J 2002. *Thermacarus andinus* n.sp., a South American water mite (Acari: Hydrachnida: Thermacaridae) with a remarkable host-parasite association. *Zoologische Anzeiger* 241: 67-79.
- Meyer E 1985. Der Entwicklungszyklus von *Hydrodroma despiciens* (O.F. Müller 1776) (Acari: Hydrodromidae). *Archiv für Hydrobiologie Supplement* 66: 321-453.
- Mitchell RD 1965. Population regulation of a water mite parasitic on unionid mussels. *Journal of Parasitology* 51: 990-996.
- Mitchell RD 1998. The behavior of *Arrenurus* larvae (Acari: Hydrachnida) parasitizing Diptera. *Acarologia* 49: 49-55.
- Münchenberg P 1963. Nochmals zur Biologie und Ethologie der Wassermilbe *Arrenurus (A.) papillator* (O.F. Müll.), zugleich kritische Bemerkungen zu einigen durch den Parasitismus der Larven der arrenuri aufgegebenen Problemen (Acari, Hydrachnellae). *Gewässer und Abwässer* 32: 43-78.
- Redmond BL & Hochberg J 1981. The stylostome of *Arrenurus* spp. (Acari: Parasitengona) studied with the scanning electron microscope. *Journal of Parasitology* 67: 308-313.
- Reilly P & McCarthy TK 1991. Watermite parasitism of Corixidae: Infection parameters, larval mite growth, competitive interaction and host response. *Oikos* 60: 137-148.
- Riessen HP 1982. Pelagic water mites: their life history and seasonal distribution in the zooplankton community of a Canadian lake. *Archiv für Hydrobiologie Supplement* 62: 410-439.
- Rolf J 1997. Better host dive: detachment of ectoparasitic water mites (Hydrachnellae: Arrenuridae) from damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Insect Behavior* 10: 819-827.
- Rolf J 2000. Intime Interaktionen: ektoparasitische Wassermilben an Libellen (Hydrachnida; Odonata). *Libellula* 19: 41-52.
- Smith BP 1988. Host-parasite interaction and impact of larval water mites on insects. *Annual Review of Entomology* 33: 487-507.
- Smith BP 1998. Loss of larval parasitism in parasitengonine mites. *Experimental and Applied Acarology* 22: 187-199.
- Smith BP & McIver SB 1984. Factors influencing host selection and successful parasitism of *Aedes* spp. mosquitoes by *Arrenurus* spp. mites. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1114-1120.
- Stechmann DH 1978. Eiablage, Parasitismus und postparasitische Entwicklung von *Arrenurus*-Arten (Hydrachnellae, Acari). *Zeitschrift für Parasitenkunde* 57: 169-188.
- Stechmann DH 1980. Zum Wirtskreis syntopischer *Arrenurus*-Arten (Hydrachnellae, Acari) mit parasitischer Entwicklung an Nematocera (Diptera). *Zeitschrift für Parasitenkunde* 62: 267-283.
- Swammerdam J 1737. *Bybel der natuure, of historie der insecten. Biblia naturae, sive historia insectorum.* Severinus.
- Ullrich F 1978. Biologisch-ökologische Studien an den Larven rhe-

- ophilic Wassermilben (Hydrachnellae, Acari). Archiv für Hydrobiologie Supplement 54: 189-255.
- Viets KO 1987. Die Milben des Süßwassers (Hydrachnellae und Halacaridae [part.], Acari) 2: Katalog. Sonderbände des Naturwissenschaftliche Vereins Hamburg: 1-1082. Parey.
- Voigt B 1970. Histologische Untersuchungen am Stylostom der Trombiculidae (Acari). Zeitschrift für Parasitenkunde 34: 180-197.
- Wohltmann A 2000. The evolution of life histories in Parasitengona (Acari: Prostigmata). Acarologia 41: 145-204.

Geaccepteerd 14 januari 2004.

Summary

Parasitism in water mites

Water mites evolved from terrestrial ancestors. There are three active stages: the larva is generally parasitic, nymphs and adults are predaceous. Often the young larva seeks an insect as a host. The attached larva injects venom into the wound and epidermal cells undergo lysis. Subsequently, the larva ejects a liquid that rapidly gells and forms a feeding device, the stylostome.

Larval water mites regularly parasitize 10-50% in natural populations of aquatic insects, generally only imagines. In a number of families the larvae are aerial, they move to the surface film in search for a host. Other families have swimming larvae. These larvae often exhibit a phoretic association on mature larvae or pupae of their host. They become parasitic at the moment of the imaginal moult of the insect host. Phoresy is a symbiotic process. As a phoretic organism becomes more committed to one particular host species a step towards parasitism is made.

Larvae gain energy through parasitism. A larva may increase its volume 3-600 fold. Specimens living on large hosts realize a greater percentage of their total growth in the parasitic stage than those on smaller hosts.

Species of the genus *Unionicola* include freshwater sponges or molluscs in their life-cycles. These mites use their hosts either temporarily as a site for oviposition and for transformation, or more permanently as parasites. The existence of a female-defence polygeny is observed in *Unionicola ypsilophora*. The males of this species display territorial behaviour.

Animals with a small progeny are adapted to suffer little loss in the juvenile stages. Parasitic growth can be so substantial that a huge number of eggs may be produced, indicative of an enormous loss of larvae in their pre-parasitic period. *Eylais* and other water mite species may be considered as prisoners of their evolutionary past, being a terrestrial parasitic form on an aquatic host.