

# De consequenties van asexualiteit voor *Leptopilina clavipes* (Hymenoptera: Figitidae)

Ken Kraaijeveld

## TREFWOORDEN

Sluipwesp, *Leptopilina clavipes*, *Wolbachia*, seksuele functionaliteit

Entomologische Berichten 69 (3): 111-115

Populaties van zich asexueel voorplantende dieren en planten komen veel voor. Toch reproduceert de overgrote meerderheid van de organismen seksueel. Op de lange duur is asexuele voorplanting een doodlopende weg. De door een bacteriële (*Wolbachia*) infectie recent asexueel geworden Europese populaties van de sluipwesp *Leptopilina clavipes* bieden een mogelijkheid de veranderingen te bestuderen die optreden nadat een populatie is overgestapt op asexuele reproductie. Mannen uit asexuele populaties blijken minder vruchtbaar dan mannen uit een ongeïnfecteerde seksuele populatie uit Spanje. Asexuele vrouwen zijn minder aantrekkelijk, maar meer ontvankelijk voor paring dan seksuele vrouwen. Het meest in het oog lopende verschil is echter dat de asexuele vrouwen het vermogen tot seksuele reproductie hebben verloren. Wanneer asexuele vrouwen worden genezen van hun *Wolbachia*-infectie, paren ze nog wel, maar zijn niet in staat de eieren te bevruchten. Dit betekent dat asexuele *L. clavipes* afhankelijk zijn van *Wolbachia* voor succesvolle reproductie. Gegeven dat asexuele voorplanting op de lange duur nadelig is, voorspellen we dat deze intieme relatie tussen bacterie en gastheer op den duur zal leiden tot het uitsterven van de asexuele populaties van *L. clavipes*.

## Inleiding

Seks. Voor het overgrote deel van de organismen is dat waarvoor ze op aarde zijn. Zonder seks geen nageslacht en daarom worden kosten noch moeite gespaard om er goed in te zijn. Mannen vechten ervoor of hun leven ervan af hangt, of dossen zich in de meest extravagante pluimage. Vrouwen maken veel werk van het kiezen van de meest geschikte vader voor hun kroost en verdedigen zich tegen al te enthousiaste heren. Het brengt heel wat teweeg, maar in principe is het nergens voor nodig. Er zijn zat planten en dieren die het prima redden zonder mannen. Van de vrouwenmantels in mijn achtertuin tot gecko's in de woestijn van Australië. Ze zijn in de minderheid, maar ze zijn er wel. Wat al deze asexuelen met elkaar gemeen hebben is dat ze afstammen van seksuele voorouders. Ze zijn dus ooit asexueel geworden. Asexueel worden heeft uiteraard nogal wat gevolgen. Ten eerste zijn er geen mannen meer. Dat betekent dat alle 'mannelijke' genen, bijvoorbeeld genen die betrokken zijn bij het produceren van sperma, ongehinderd mutaties kunnen ophopen. Hetzelfde geldt voor vrouwelijke genen die betrokken zijn bij seksuele functies zoals partnerkeuze. Een tweede direct gevolg van asexualiteit is dat er geen genetische uitwisseling tussen individuen meer is. Op het moment dat een populatie asexueel wordt, wordt de aanwezige genetische variatie als het ware bevroren. Hoeveel variatie dat is hangt af van de manier waarop de asexuelen de populatie overnemen. In ieder geval zal een asexuele lijn altijd veel minder nieuwe variatie genereren dan een seksuele lijn. Op de lange termijn is dat waar het evolutionaire voordeel van seks gezocht wordt (Otto & Lenormand 2002). Gebrek aan nieuwe genetische variatie

betekent onder andere dat een klonale lijn een soort 'sitting duck' wordt voor snel evoluerende parasieten. Anderzijds ontbreekt het een asexuele populatie ook aan een manier om zich te ontdoen van ophopende mutaties, transposons en andere genetische rommel.

## Ondergang

Zoals gezegd heeft iedere asexueel een seksuele voorouder. Een recente seksuele voorouder bovendien. Asexuele groepen vinden we vrijwel alleen aan de uiterste twijgjes van de 'tree of life'. Soorten die al miljoenen jaren zonder seks leven zijn extreem zeldzaam (Judson & Normark 1996). Klaarblijkelijk zijn asexuele taxa op evolutionaire tijdschaal geen lang leven beschoren. Datgene wat een populatie tijdens zijn asexuele carrière de das om doet, moet dus relatief snel te werk gaan. Door nu de veranderingen te volgen in recent asexueel geworden populaties is het hopelijk mogelijk meer inzicht te krijgen in de mate waarin de bovengenoemde processen bijdragen aan de teloorgang van een kloon. Sinds enige jaren wordt er aan de vakgroep Dierenecologie van de Universiteit Leiden gewerkt aan een dergelijke inventarisatie in de parasitaire wesp *Leptopilina clavipes* (Hartig) (figuur 1).

*Leptopilina clavipes* is een algemene, zij het onopvallende, verschijning in de bossen van Midden-Europa, inclusief Nederland. De soort parasiteert larven van *Drosophila*-soorten die leven van de gisten in rottende paddestoelen, met name larven van *Drosophila phalerata* Meigen (figuur 2). De beste plek om ze te vinden zijn stikzwammen *Phallus impedicus* (figuur 3).



1. Een vrouwelijke *Leptopilina clavipes*. Foto: Herman Berkhoudt  
1. A female *Leptopilina clavipes*.



2. Een vrouwelijke *Drosophila phalerata*, het belangrijkste slachtoffer van *Leptopilina clavipes*. Foto: Herman Berkhoudt  
2. A female *Drosophila phalerata*, the main host of *Leptopilina clavipes*.

Het is enigszins ironisch dat de *Leptopilina*-dames die daar zo parmantig over een stinkende *Phallus* stappen mannen volledig de deur hebben uitgezet. Alle populaties van *L. clavipes* in Centraal en Noordelijk Europa zijn volledig asexueel. De oorzaak hiervan is dat ze geïnfecteerd zijn met *Wolbachia*, een bacterie die leeft binnenin de cellen van de gastheer (endocellulair). Aangezien spermacellen te weinig cytoplasma bevatten om ruimte te bieden aan bacteriën, kan *Wolbachia* alleen van de ene op de andere wesp-generatie overgedragen worden via dochters. Mannen zijn voor deze bacterie dus van geen enkel nut. Er is *Wolbachia* daarom alles aan gelegen zijn gastheer ertoe te bewegen om zoveel mogelijk dochters te produceren. *Wolbachia* heeft verschillende manieren om dit te bereiken, waaronder het vermoorden van mannelijke nakomelingen en het veranderen van mannen in vrouwen. In *L. clavipes* maakt *Wolbachia* de wesp asexueel en dat werkt uitstekend. In haplodiploïden zoals *L. clavipes* en andere Hymenoptera is het ook niet zo ingewikkeld om dit voor elkaar te krijgen. Haplodiploïden zijn immers al half asexueel: mannen komen voort uit onbevuchte eieren. Normaal zijn deze haploïd (slechts een



3. Stinkzwam *Phallus impedicus*. Foto: Bas Zwaan  
3. Stikhorn fungus *Phallus impedicus*.

kopie van ieder chromosoom). Door nu te voorkomen dat de chromosoom-paren los van elkaar komen tijdens de eerste mitotische deling na de meiose zorgt *Wolbachia* ervoor dat zo'n onbevucht ei toch diploïd wordt en zich dus tot vrouw ontwikkelt (Pannebakker *et al.* 2004b).

### Aseksuele mannen

We beginnen onze inventarisatie van genetische veranderingen als gevolg van asexualiteit daar waar deze het eerste te verwachten zijn: in de seksuele functies van mannen. In de Nederlandse bossen zijn echter geen mannelijke *L. clavipes* te vinden. Omdat asexualiteit bij *L. clavipes* een symptoom is van een bacteriële infectie, kunnen we door een trucje wel weer mannen tevoorschijn laten komen. Met een antibiotica-kuur genezen de aseksuele vrouwen van *Wolbachia*. Zonder *Wolbachia* blijven haploïde eieren haploïd en ontwikkelen zich tot man. Aan deze 'gezezen mannen' kunnen we natuurlijk niet zonder meer zien wat er veranderd is omdat normale mannen niet meer bestaan. Daarvoor hebben we vergelijkingsmateriaal nodig en dat halen we uit Spanje. In een publicatie meldde G. Nordlander twee mannelijke *L. clavipes* uit een duingebied nabij Girona (Nordlander 1980). Bij nadere zoektochten bleek de soort niet zeldzaam langs lommerrijke stroompjes in de heuvels achter de Costa Brava. *Leptopilina clavipes* is hier niet geïnfecteerd met *Wolbachia* en reproduceert via normale seksuele haplodiploïdie. In tegenstelling tot de noord-Europese populaties staan hier mannen iedere generatie bloot aan selectie. Kwakkelende mutante mannen worden genadeloos neergesabeld.

Hoe doen de Nederlandse mannen het nu in vergelijking met hun Spaanse verwanten? Wel, met hun gewilligheid tot



4. Paring tussen een vrouwelijke *Leptopilina clavipes* van een asexuele, door *Wolbachia* geïnfecteerde lijn uit Nederland en een man van een seksuele lijn uit Spanje. Foto: Herman Berkhoudt

4. Mating between a *Wolbachia*-infected parthenogenetic *Leptopilina clavipes* female from the Netherlands and an uninfected, sexual male from Spain.



5. *Asobara japonica*, een Japanse soort waarbij net als bij *Leptopilina clavipes* seksuele en asexuele populaties bestaan. Foto: Herman Berkhoudt

5. *Asobara japonica*, a Japanese species of which some populations are sexual, while others are infected with *Wolbachia* and parthenogenetic, just as with *L. clavipes*.

paren en paargedrag lijkt weinig aan de hand (figuur 4). Anders is het met hun vruchtbaarheid. Nederlandse mannen kunnen Spaanse vrouwen nog bevruchten, maar daar is dan ook alles mee gezegd. Bevruchten Spaanse mannen 80% van een broedsel, de Nederlandse halen nog niet de helft (Pannebakker et al. 2005). Er zijn aanwijzingen dat dit effect in de loop der tijd nog erger wordt. In 2001 vond Bart Pannebakker nog dat genezen mannen gemiddeld zo'n 40% van de eieren van een broedsel bevruchten. Bij experimenten in 2007 kwamen we tot minder dan 10%. Het is echter niet uitgesloten dat dit verschil kwam doordat in 2007 andere lijnen en een iets andere experimentele opzet werden gebruikt. Hoe dan ook, Nederlandse mannen zijn dus niet zo vruchtbaar meer. Waar dit precies door komt is onduidelijk. Spermaproductie is op het oog normaal: de morfologie van de testes was gelijk aan die van de Spaanse mannen en zowel de testes als de zaadblaasjes bevatten levend sperma (Pannebakker et al. 2004a). Natuurlijk is mannelijke vruchtbaarheid een delicaat proces dat op allerlei manieren om zeep geholpen kan worden. De consistentie waarmee de mannelijke vruchtbaarheid is verslechterd in de verschillende asexuele lijnen doet vermoeden dat er misschien iets meer aan de hand is. Mogelijk hebben we te maken met 'seksueel antagonisme'. Een gen dat betrokken is bij mannelijk vruchtbaarheid heeft dan nadelige effecten in vrouwen. Klonen met het allel dat geen nadelige gevolgen in vrouwen veroorzaakt zullen het beter doen dan klonen met het allel dat die gevolgen wel veroorzaakt, met als gevolg dat dit laatste allel verdwijnt.

### Veranderde vrouwen

Terwijl de mannen hun vruchtbaarheid verloren bleven de vrouwen ook niet buiten schot. Bij paringsexperimenten bleken Spaanse mannen minder geïnteresseerd in de asexuele vrouwen dan in hun eigen Spaanse dames. Gaschromatografie liet zien dat de concentratie van een van de 'cuticular hydrocarbons' (dat zijn aan de lichaamsoppervlakte uitgescheiden koolwaterstoffen) veel lager is bij asexuele dan bij seksuele vrouwen. Cuticular hydrocarbons zijn niet-vluchtige feromonen die in veel insecten bij partnerkeuze betrokken zijn. Momenteel

onderzoeken we of dit stofje er inderdaad de oorzaak van is dat de asexuele vrouwen niet aantrekkelijk zijn.

Verrassender is het dat de asexuele vrouwen zelf geen problemen met paren hebben. Ze blijken zelfs sneller tot paren bereid dan de Spaanse vrouwen. Wel paren ze net als de seksuele vrouwen maar één keer (Reumer et al. 2007). Zoals gezegd zijn mutaties in de seksuele functies bij asexuelen selectief neutraal en maakt het in principe niet uit of ze hogere of lagere receptiviteit tot gevolg hebben (zolang ze maar niet gaan zitten wachten op mannen als ze larven zouden kunnen parasiteren). Net als bij de mannelijke vruchtbaarheid zou je echter verwachten dat het makkelijker is om receptiviteit af te breken dan om het te verhogen. Maar misschien is het wel niet zozeer de receptiviteit die is gemuteerd, als wel het vermogen om onderscheid te maken tussen mannen. Met andere woorden, misschien zijn de asexuelen minder kieskeurig in plaats van meer receptief.

Deze verschillen tussen seksuele en asexuele vrouwen vallen in het niet bij wat er is gebeurd met de bevruchtbaarheid. Als een seksuele vrouw paart met een seksuele man, bevrucht ze normaal gesproken zo'n 80% van haar eieren. Laat je een genezen asexuele vrouw paren met een seksuele man dan produceert ze 99% zonen. Ze bevrucht dus zo goed als geen eieren. Het nageslacht van een gepaarde ongenezen asexuele vrouw is weliswaar 100% dochter, maar die blijken allemaal homozygoot. Het genetisch materiaal van de man is niet terug te vinden (Pannebakker et al. 2005). Wil een asexuele *L. clavipes* vrouw dochters produceren (en dat wil ze, want aan mannen alleen heb je niks) dan is ze compleet afhankelijk van *Wolbachia*.

Dit patroon lijkt zich te herhalen in vergelijkbare soorten. In Leiden kweken we tegenwoordig een prachtige Japanse soort, *Asobara japonica* Belokobylskij (figuur 5), eveneens een parasitaire wesp van *Drosophila* larven. Ook hier vinden we seksuele en asexuele populaties, waarbij de asexualiteit veroorzaakt wordt door *Wolbachia*. En ook hier zijn het vooral de vrouwen die door de asexualiteit veranderd zijn. In dit geval zijn de vrouwen zo onaantrekkelijk dat de mannen er niet naar omkijken. Zo zijn er nog enkele voorbeelden (overzicht in Huigens & Stouthamer 2003). Het sneller veranderen van vrouwen dan van mannen in asexuele populaties suggereert dat er actief

selectie plaatsvindt op de kenmerken die we zien veranderen. Dat kan, omdat vrouwelijke seksuele functies iedere generatie 'zichtbaar' zijn voor selectie. Mannelijke functies niet, er zijn immers geen mannen. De selectiedruk die *L. clavipes* vrouwen belet eieren te bevruchten en *A. japonica* vrouwen zo afschuwelijk maakt is waarschijnlijk specifiek voor bacterieel veroorzaakte aseksualiteit. Het idee is dat maagdelijke wespen in de overgang van seksuele naar aseksuele voortplanting een voordeel zouden hebben ten opzichte van gepaarde vrouwen (Groot 2007).

## Klonale variatie

We hebben de hierboven beschreven eigenschappen van aseksuele *L. clavipes* bekeken in een serie van zo'n 25 aseksuele lijnen, elk gestart met een in het veld verzamelde vrouw. Tot nu toe hebben we geen wezenlijke verschillen tussen deze lijnen kunnen vinden. Mannen van alle lijnen zijn weinig vruchtbaar. Alle vrouwen paren, maar bevruchten nauwelijks eieren. De consistentie waarmee de aseksuele lijnen deze kenmerken vertonen suggereert dat alle *L. clavipes* in Nederland tot dezelfde kloon behoren. Niets is echter minder waar. Bij karakterisering van een aantal merkers op het DNA (voor de ingewijden: AFLP en microsattelieten) blijken de lijnen onderling behoorlijk wat variatie te vertonen. Deze variatie valt uiteen in twee groepen verwante lijnen. Opmerkelijk is dat waar we verscheidene vrouwen in hetzelfde stukje bos hadden verzameld, deze vaak genetisch van elkaar verschillen. Zo kan het voorkomen dat twee wespen die op luttele meters van elkaar worden verzameld de twee grote groepen aseksuele lijnen vertegenwoordigen. Hoe deze klonen naast elkaar kunnen bestaan is vooralsnog een raadsel. Normaal gesproken zou je verwachten dat een kloon het beste is aangepast aan de lokale omstandigheden en de hele populatie overneemt. Misschien is dit ook wel aan de gang, maar is de populatie pas zo recent aseksueel geworden dat de beste nog niet heeft gewonnen.

Hoe die genetische variatie behouden blijft is één ding, maar waar ze vandaan komt is eveneens een probleem. Hier kunnen we wel iets meer over zeggen. De genoemde genetische merkers liggen op het nucleaire DNA (het DNA in de celkern). De variatie in het nucleair DNA kan op drie manieren tot stand zijn gekomen. Ten eerste, aangezien de vrouwen in een seksuele populatie nucleair DNA van zowel de moeder als de vader erven, introduceert bevruchting variatie in nucleair DNA. Het kan dus zijn dat de eerste geïnfecteerde vrouwen nog steeds paarden met de zonen van ongeïnfecteerde vrouwen en dat zij hun eieren bevruchtten, voordat ze hun vruchtbaarheid verloren welteverstaan. Dit gebeurt bijvoorbeeld in populaties van sommige *Trichogramma* soorten waarin zowel geïnfecteerde als ongeïnfecteerde wespen voorkomen (Stouthamer & Kazmer 1994). Een tweede mogelijkheid is dat de wespen in het begin elkaar infecteerden met *Wolbachia*. Dit kan bijvoorbeeld gebeuren als een geïnfecteerde en een ongeïnfecteerde vrouw allebei een ei leggen in hetzelfde slachtoffer (Huigens et al. 2000). Op die manier zouden ook genetisch verschillende lijnen kunnen ontstaan. Als laatste is het mogelijk dat *L. clavipes* meerdere malen is geïnfecteerd geraakt, door verschillende bacteriële

stammen. *Leptopilina clavipes* is overigens niet de enige door *Wolbachia* aseksueel gemaakte geleedpotige waarbij klonen genetisch veel van elkaar verschillen. Spintmijten (*Bryobia*) vertonen bijvoorbeeld vergelijkbare patronen (Ros 2008, hoofdstuk 3).

Om met de laatste mogelijkheid te beginnen: we hebben geen variatie gevonden in de DNA sequentie van twee *Wolbachia* genen (*ftsZ* en *wsp*). Naar het zich laat aanzien is *L. clavipes* dus maar door één *Wolbachia* geïnfecteerd. Om onderscheid te maken tussen de twee andere mogelijkheden wenden we ons tot een ander stukje DNA, dat van de mitochondriën. Mitochondriën erven over van moeder op dochter (net als *Wolbachia*). Als er meerdere vrouwelijke lijnen besmet zijn geraakt, zouden we ook meerdere typen mitochondriën moeten kunnen vinden. Seks daarentegen heeft alleen effect op het nucleaire DNA. Of een vrouw nou met man A of man B paart, haar nakomelingen hebben altijd dezelfde mitochondriën. Het mitochondriaal DNA van de aseksuele vrouwen zou ons dus een antwoord kunnen geven op de vraag waar die nucleaire variatie vandaan komt. De daad bij het woord voegend, hebben we de sequentie bepaald van het meest informatieve stukje mitochondriaal DNA (cytochrome oxidase I). Er bleken inderdaad verschillende typen mitochondriën bij de aseksuelen voor te komen. Niet heel veel, maar genoeg om te doen vermoeden dat er overdracht van *Wolbachia* van de ene op de andere wesp heeft plaatsgevonden. Deze conclusie wordt versterkt doordat de variatie in mitochondriaal DNA overlapt met die van het DNA uit de celkern. De twee meest afwijkende mitochondriëntypen waren ook het meeste afwijkend in hun nucleair DNA.

## Vooruitzicht

In een notendop is het verhaal van *L. clavipes* als volgt. Ooit raakte ergens ten oosten van de Pyreneeën een vrouwelijke wesp geïnfecteerd met *Wolbachia*. Door soortgenoten te besmetten en door ze aseksueel te laten reproduceren nam *Wolbachia* uiteindelijk de hele populatie over. Tijdens deze turbulente periode raakten de aseksuele vrouwen hun vruchtbaarheid kwijt doordat er selectie was voor maagdelijkheid. Tegelijkertijd begon een gestage afbreuk van de functies die met seksuele reproductie en mannelijkheid te maken hebben. Dat is inmiddels zo ver gevorderd dat er voor aseksuele *L. clavipes* geen weg terug meer is. Mochten de wespen op de een of andere manier nog van hun bacterie afkomen, dan zijn ze niet meer in staat seksueel te reproduceren. Uiteindelijk zal het de aseksuele *L. clavipes* dan wel net zo vergaan als de meeste andere aseksuelen: ondergang aan opgehoopte genetische troep en gebrek aan nuttige genetische variatie.

## Dankwoord

Dit artikel is voor een groot deel gebaseerd op werk van Bart Pannebakker. Veel studenten zijn bij het project betrokken geweest en voor het hier vermelde werk wil ik vooral Padu Franco and Barbara Reumer bedanken voor hun bijdrage. Jacques van Alphen en Bas Zwaan hebben het project in de loop der jaren overzien.

## Literatuur

- Groot T 2007. Oorzaak en gevolg van haploïde vrouwtjes bij *Brevipalpus*-mijten. *Entomologische berichten* 67: 165-169.
- Huigens ME & Stouthamer R 2003. Parthenogenesis associated with *Wolbachia*. In: *Insect symbiosis* (Bourtzis K & Miller A eds): 247-266. CRC Press.
- Huigens ME, Luck RF, Klaassen RHG, Maas MFP, Timmermans MJTN & Stouthamer R 2000. Infectious parthenogenesis. *Nature* 405: 178-179.
- Judson OP & Normark BB 1996. Ancient asexual scandals. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 41-46.
- Nordlander G 1980. Revision of genus *Leptopilina* Forster 1869, with notes on the status of some other genera (Hymenoptera, Cynipoidea: Eucolidae). *Entomologica Scandinavica* 11: 428-453.
- Otto SP & Lenormand T 2002. Resolving the paradox of sex and recombination. *Nature Reviews Genetics* 3: 252-261.
- Pannebakker BA, Beukeboom LW, Van Alphen

- JJM, Brakefield PM & Zwaan BJ 2004a. The genetic basis of male fertility in relation to haplodiploid reproduction in *Leptopilina clavipes* (Hymenoptera: Figitidae). *Genetics* 168: 341-349.
- Pannebakker BA, Pijnacker LP, Zwaan BJ & Beukeboom LW 2004b. Cytology of *Wolbachia*-induced parthenogenesis in *Leptopilina clavipes* (Hymenoptera: Figitidae). *Genome* 47: 299-303.
- Pannebakker BA, Schidlo NS, Boskamp GJF, Dekker L, Van Dooren TJM, Beukeboom LW, Zwaan BJ, Brakefield PM & Van Alphen JJM 2005. Sexual functionality of *Leptopilina clavipes* (Hymenoptera: Figitidae) after reversing *Wolbachia*-induced parthenogenesis. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1019-1028.
- Reumer BM, Kraaijeveld K & Van Alphen JJM 2007. Selection in the absence of males does not affect male-female conflict in the parasitoid wasp *Leptopilina clavipes* (Hymenoptera: Figitidae). *Journal of Insect Physiology* 53: 994-999.
- Ros VID 2008. Evolutionary consequences of reproductive parasites in spider mites. Proefschrift, Universiteit van Amsterdam.
- Stouthamer R & Kazmer DJ 1994. Cytogenetics of microbe-associated parthenogenesis and its consequences for gene flow in *Trichogramma* wasps. *Heredity* 73: 317-327.

Ontvangen: 30 september 2008  
Geaccepteerd: 15 maart 2009

## Summary

### Consequences of asexuality in the parasitoid wasp *Leptopilina clavipes*

When a population switches from sexual to asexual reproduction, genes involved in sexual functions such as sperm production or mate choice, can accumulate mutations without harming the organism. At the same time, the individuals of such a population stop exchanging genetic material, effectively 'freezing' the standing genetic variation. The wasp *Leptopilina clavipes*, a parasitoid of fungus-breeding *Drosophila* species, is an excellent model to study these processes. Populations of this species in central and northern Europe are infected with parthenogenesis-inducing *Wolbachia* bacteria. Only females are found in the field, but in the lab the females can be induced to produce sons by curing them of their *Wolbachia* infection. These males and asexual females can be compared to sexual males and females from an uninfected Spanish population. The results of such comparisons show that males from the asexual populations have reduced fertility. Asexual females have been affected even stronger, as they have largely lost the ability to fertilise their eggs. The asexuals are thus dependent on *Wolbachia* for successful reproduction. Molecular studies suggest that *Wolbachia* has spread through the wasp populations at least in part by cross-infecting new wasp lineages. This has resulted in substantial genetic variation among the asexual lineages. As asexual lineages tend to be evolutionarily short-lived, we predict that the ever-closer association between *Wolbachia* and *L. clavipes* will eventually result in the demise of the infected populations.



Ken Kraaijeveld

Leiden Universiteit, Dierenecologie  
Postbus 9516  
2300 RA Leiden  
k.kraaijeveld@biology.leidenuniv.nl