

Allochtone biodiversiteit: integratie door evolutie

Menno Schilthuizen

TREFWOORDEN

Aanpassingsvermogen, ecologische interacties, exoten, herbivore insecten, Uyttenboogaart-Eliassen leerstoel

Entomologische Berichten 70 (3): 70-76

Onderzoek heeft aangetoond dat evolutie in de natuur zeer snel kan plaatsvinden. Veel van zulke pijlsnelle evolutionaire veranderingen zijn echter niet permanent, omdat ze één enkel kenmerk betreffen en weer kunnen terugkeren naar de oorspronkelijke toestand wanneer de omgevingsverandering wordt opgeheven. Anders is het met evolutie die het gevolg is van aanpassing aan een verandering in de samenstelling van het ecosysteem: een plantenetend insect dat zich aanpast aan een exotische, door de mens ingevoerde plantensoort, bijvoorbeeld. Doordat daarbij vaak vele erfelijke kenmerken betrokken zijn en doordat plant en dier zich daarbij aan elkaar aanpassen evolueert het duo al snel een onomkeerbare richting op. Met het almaar vaker binnendringen van exoten in ons ecosysteem bestaat de kans dat dit onomkeerbare evolutionaire effecten heeft op de voedselwebben in de Nederlandse natuur. Binnen de nieuwe Uyttenboogaart-Eliassen leerstoel, gevestigd aan de Rijksuniversiteit Groningen, wordt geprobeerd deze processen in kaart te brengen bij Nederlandse herbivore insecten die zich hebben gevestigd op invasieve planten. Deze bijdrage betreft de rede die is uitgesproken bij de aanvaarding van de leerstoel op 7 september 2009.

Door critici van de hedendaagse wijze van wetenschapsfinanciering wordt wel eens gekscherend opgemerkt dat Charles Darwin nooit een onderzoeksvorstel gehonoreerd zou hebben gekregen omdat hij (a) wiskundige modellen schuwde, (b) te weinig publiceerde in tijdschriften met een hoge *impact factor* en (c) geen postdoc in Amerika heeft gedaan. Maar als de talloze interviews, televisieprogramma's, tentoonstellingen en andere evenementen waarmee Darwins 200ste geboortedag dit jaar is gevierd iets hebben aangetoond, dan is het wel dat, in tegenstelling tot veel andere 19e-eeuwse grondleggers van wetenschapsgebieden, Darwin nog altijd een springlevende bron van inspiratie is en een wetenschappelijk ijkpunt voor menige moderne evolutiebioloog. Toen ik als student voor het eerst *The Origin* las, stond ik versteld van de vele plekken in het boek waar Darwin al hypothesen biedt die eerst nu worden getoetst, al dilemma's voorvoelt die vandaag de dag een compleet vakgebied vormen, al antwoorden voorspelt die pas met hedendaagse technieken kunnen worden bevestigd. Het is dan ook om meer dan alleen wetenschapshistorische redenen dat Darwins citatiescore in *Web of Science* (waarin wordt bijgehouden hoe vaak een artikel geciteerd wordt) nog steeds zo'n 500 citaties per jaar bedraagt. Een bibliometrisch wapenfeit waarmee het eenmansonderzoeksinstituut Down House wel degelijk indruk zou maken op hedendaagse visitatiecommissies.

Ik wilde graag deze rede dan ook beginnen met een citaat van Darwin. Maar, het voorgaande niettegenstaande, in dit geval een waarin Darwin naar mijn mening een té bescheiden prognose maakt. In *The Origin* schrijft Darwin over de snelheid van de door hem beargumenteerde evolutionaire veranderingen: 'We see nothing of these slow changes in progress until the hand of time has marked the long lapse of ages'. Met andere

woorden: evolutie door de verandering, generatie na generatie, in de frequenties van erfelijke eigenschappen door relatieve voortplantingsvoor- en nadelen van die eigenschappen (om kort te gaan: natuurlijke selectie) is, zo vermoedde Darwin, een zeer traag verlopend proces waarvan de effecten slechts op een geologische tijdschaal waarneembaar zijn. De wiskundige onderbouwing van Darwins evolutietheorie die, mogelijk gemaakt door de herontdekking van Mendels erfelijkheidswetten, plaatsvond tijdens de neodarwinistische revolutie in de jaren 1930 dankzij theoretici als Ronald Fisher, JBS Haldane en Sewall Wright, liet echter zien dat evolutie helemaal niet zo'n tergend traag proces hoefde te zijn. De neodarwinisten toonden aan dat



Kader 1

Deze tekst is de rede die door Menno Schilthuizen is uitgesproken bij aanvaarding van het ambt van bijzonder hoogleraar in de 'Biodiversiteit van Nederlandse Insecten' aan de Rijksuniversiteit Groningen op maandag 7 september 2009. De leerstoel is ingesteld door de Uyttenboogaart-Eliassenstichting (waarin het bestuur van de Nederlandse Entomologische Vereniging vertegenwoordigd is) teneinde de entomologische wetenschap aan universiteiten te stimuleren, vooral ook in samenwerking met leden van de NEV. De huidige leerstoel, die loopt tot december 2012, is verbonden aan het Centre for Ecological and Evolutionary Studies van de Rijksuniversiteit Groningen. De hoogleraar, evolutiebioloog Menno Schilthuizen, is tevens verbonden als onderzoeker aan het Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis (NCB Naturalis).



Foto: Jan Schilthuizen

een erfelijke mutatie die aan de drager ervan een bescheiden voortplantingsvoordeel van – zeg – 1% geeft, zich in een populatie van 1000 individuen verspreidt volgens een sigmoïde curve van toename, zodat al na 1000 generaties de eigenschap zich in alle individuen heeft genesteld. En in een populatie van een miljoen individuen duurt dit, wederom dankzij het steile verloop van de curve in het middengebied, slechts amper twee keer zo lang.

De neodarwinistische berekeningen toonden aan dat, als selectiecoëfficiënten in het wild inderdaad slechts fracties van procenten van elkaar verschilden, evolutie wel degelijk in het veld waargenomen moest kunnen worden. De generatieduur van veel organismen bedraagt immers veel minder dan een jaar. Toch duurde het tot ver in de tweede helft van de vorige eeuw voordat daadwerkelijke metingen van selectiecoëfficiënten en evolutiesnelheden in de natuur op gang begonnen te komen. De onvolprezen Peter en Rosemary Grant van Princeton University en hun studenten hielden gedurende vele tientallen jaren een burgerlijke stand bij van alle individuele *Geospiza fortis* Gould Darwinvinken op het Galápagoseiland Daphne Major en ontdekten dat de snavelgrootte aan voortdurende en soms sterke verandering onderhevig was, met name tijdens periodes van droogte, wanneer er een hoge evolutionaire premie staat op het hebben van een extra grote snavel om droogtebestendige zaden mee open te breken. Zo zagen de onderzoekers snaveldiepte, waarvan inmiddels bekend is dat deze gecodeerd wordt door het gen *Bmp4*, tijdens de grote droogte van 1977 in één generatie bijna 10% omhoogspringen.

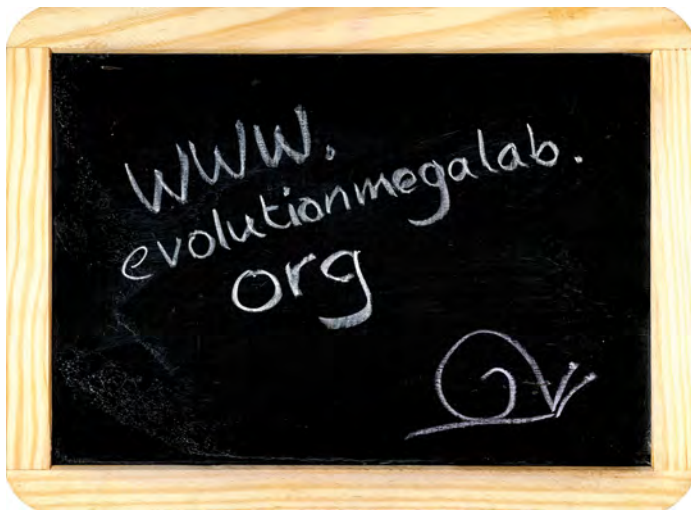
Dichter bij huis: de witgerande tuinslak *Cepaea hortensis* (Müller) is, net als haar zustersoort de gewone tuinslak *Cepaea nemoralis* (Linnaeus), leverbaar in diverse grondkleuren en streppatronen. Dit kleurpolymorfisme, waaraan in de jaren 1960 en 1970 door Henk Wolda van de Rijksuniversiteit Groningen baanbrekend werk verricht is, wordt onder meer beïnvloed door het microklimaat. Zo is bekend dat bij *Cepaea hortensis* geel behuiste slakken beter bestand zijn tegen extreem lage wintertemperaturen dan roze. Dit werd in de jaren 1960 als verklaring aangevoerd voor het feit dat in het Engelse Hertfordshire de frequentie van het gele allel hoger was op plaatsen met een kouder wintermicroklimaat. Inmiddels is het klimaat ook in Engeland veranderd en zijn winterminima met zo'n twee graden Celsius gestegen. Uit recent gepubliceerd onderzoek van Robert Cameron van de Universiteit van Sheffield, die deze populaties toentertijd bemonsterde, is gebleken dat de verschillen in frequenties van het gele allel in de afgelopen 45 jaar inderdaad zijn genivelleerd, vermoedelijk als gevolg van het wegvallen van de selectiedruk.

En voor wie de activiteiten in het Darwinjaar heeft gevolgd, zal *Cepaea* geen onbekende meer zijn. Beide *Cepaea*-soorten spelen de hoofdrol in het door Jonathan Silvertown van de Britse Open University geleide Evolutie-Megalab waar ik de Nederlandse branche van coördineer. Het Megalab is een citizen science project waarbij het grote Europese publiek door het doorgeven van waarnemingen van *Cepaea*-kleurvormen in hun directe omgeving meewerkt aan het betrappen van evolutie in actie. Op het moment van deze rede waren al 6.115 waarnemingen binnen en we hopen binnenkort voldoende gegevens te hebben om te vergelijken met gegevens uit de vorige eeuw en zo patronen van snelle evolutionaire verandering op het spoor te komen.

En zo zijn er nog vele andere gevallen van waarneembare evolutie: bijvoorbeeld de spectaculaire, en door Judith Hooper in haar boek *Of Moths and Men* ten onrechte gebagatelliseerde 19e-eeuwse toename van het *carbonaria*-allel, dat donker gekleurde vleugels veroorzaakt bij de berkenspanner *Biston betularia* (Linnaeus). Deze door camouflage op beroete ondergrond gedreven toename werd gevolgd door een even dramatische afname van hetzelfde allel na het invoeren van luchtverontreinigingswetgeving na de jaren 1960. En een laatste voorbeeld: eerder dit jaar publiceerden Einar Árnason en collegae van de universiteit van IJsland een verrassende ontdekking van evolutie bij het *Pan1*-gen van de kabeljauw, *Gadus morhua*. De allelen A en B van dit gen blijken een cline te vertonen langs de waterkolom, met een frequentie-verandering van zo'n 5% per 10 meter, doordat het A-allel op nog onbekende wijze voordeel oplevert in ondiep water, en het B-allel in dieper water. En omdat kabeljauwvissers hun netten vooral door het ondiepe deel van het water slepen, evolueert de populatie langzaam maar zeker in de richting van het B-allel.

De evolutionaire snelheden in de vier zojuist aangehaalde voorbeelden en in de honderden andere bekende gevallen van waarneembare evolutie, zijn over het algemeen hoog. Snelheden van evolutionaire verandering worden doorgaans weergegeven met de eenheid *haldane*, genoemd naar de boven al ter sprake gekomen Britse populatiegeneticus JBS Haldane. Een evolutiesnelheid van 1 haldane komt overeen met een verschuiving in de frequentieverdeling van een eigenschap van 1 standaard deviatie per generatie en dat is ook ongeveer de maximale waarde van evolutiesnelheden die in de natuur gemeten worden: de snaveldiepte bij *Geospiza fortis* bijvoorbeeld, evolueerde tussen 1976 en 1978 met een snelheid van 1,08 haldane.

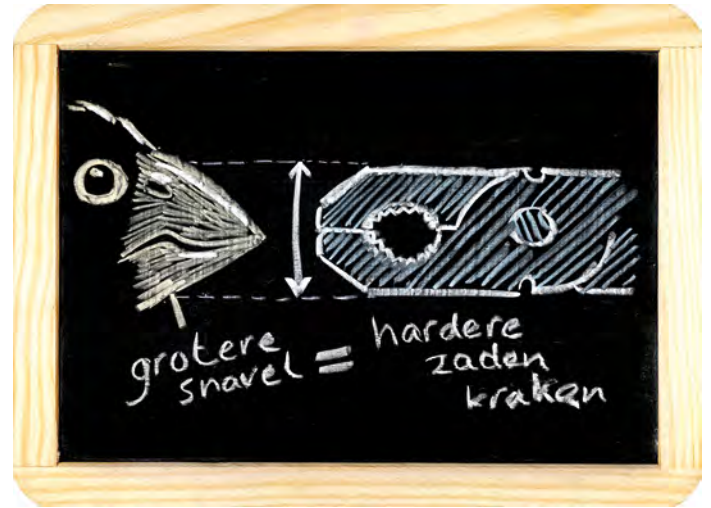
Andrew Hendry van McGill University en Michael Kinnison van de universiteit van Maine wezen al tien jaar geleden op een opvallend en enigszins paradoxaal verschijnsel, namelijk dat waargenomen evolutiesnelheden lager zijn naarmate de tijdschaal waarop wordt gekeken langer is. Zo liggen de gerapporteerde evolutiesnelheden, gemeten over enkele generaties, tussen 0,1 en 1,1 haldane, die gemeten over tientallen generaties tussen de 0,01 en 0,1 haldane, en metingen over honderden generaties meestal rond een millihaldane. Dit levert het verwarrende en ook enigszins ontluisterende beeld op van dramatische evolutionaire veranderingen op zeer korte tijdschalen terwijl we daar op de lange termijn niets van terugvinden.



Deze paradox ontstaat door een tweetal oorzaken. Ten eerste bestaat er bij evolutiebiologen de neiging om bij voorkeur de meer extreme evolutiesnelheden te publiceren. Tijdens het onderzoek aan de snavel­evolutie van *Geospiza fortis* werden twee generaties van hoge evolutiesnelheid expliciet in de literatuur gerapporteerd, terwijl bijna dertig generaties van evenzovele verwaarloosbare evolutionaire veranderingen van soms minder dan een centihaldane het moesten doen zonder speciale vermelding. Bij onderzoek waarbij de meetpunten meer dan één generatie uit elkaar liggen zijn zulke *business-as-usual* generaties automatisch inbegrepen en pakken de eindwaarden dus lager uit. De tweede oorzaak is dat kortstondige evolutie een reactie is op even kortstondige veranderingen in het milieu. Veel van zulke milieu­veranderingen zijn fluctuaties rond een langetermijns­gemiddelde. Om nog even het voorbeeld van de Darwinvinken aan te halen: in 1977 was het extreem droog en werden de snaveltjes in één klap groter. In 1986 was het uitzonderlijk nat en werden de vinkensnaveltjes weer drastisch kleiner. En in de overige jaren varieerde het klimaat tussen die twee uitersten en de vinkensnavels evolueerden mee op en neer. Begin- en eindwaarden van de gehele periode van metingen waren vrijwel gelijk.

Ik haalde eerder quasi-lukraak vier gevallen aan van dieren die zich in rap tempo aanpasten aan een abrupte verandering in hun leefomgeving. Bij de Darwinvinken ging het om een zeer kortstondige verdroging of vernatting van hun eiland waardoor een sprongsgewijze verandering in de morfologie plaatshad. Een geleidelijke opwarming van het klimaat leverde een kleine, maar meetbare 'verkleuring' op van de slakkenhuisjes van *Cepaea hortensis*. De berkenspanners stonden bijna een eeuw lang bloot aan donkerder boomschors en reageerden in een

fraaie sigmoïde curve van toenemende donkerheid, en daalden na het schoner worden van de lucht weer even zo sierlijk neer naar hun uitgangssituatie. En de kabeljauwen rond IJsland, ten slotte, zijn vermoedelijk nog altijd aan het evolueren richting een aan dieper water aangepaste vorm, maar ook dat zal, wanneer de mens vroeg of laat heeft ingezien dat het jagen op wilde dieren een onhoudbaar anachronisme is, weer omkeren.



Ik heb de vier voorbeelden dan ook niet helemaal willekeurig geselecteerd, want in alle genoemde gevallen gaat het dus om een simpele, en in principe omkeerbare, aanpassing – waarbij één of enkele genen betrokken zijn – aan een verandering in een enkel aspect van de leefomgeving waarbij er bovendien geen ecologische wisselwerking tussen de evoluerende populatie en de selectiedruk bestaat: de klimaatsopwarming wordt niet beïnvloed door de geler wordende tuinslak en evenmin zal de pigmentatieverandering van de berkenspanner enig effect hebben op de roetuitstoot door de industrie.

Maar bij andere situaties van snelle evolutionaire verandering is er sprake van een veel complexere aanpassing aan een omgevingsverandering die bovendien wordt veroorzaakt door een levend, meeëvoluerend element: bijvoorbeeld de introductie van een nieuwe soort in een ecosysteem. Neem de Amerikaanse boorvlieg *Rhagoletis pomonella* (Walsh). Deze soort legt van nature haar eieren in de vruchten van de meidoorn, een in Noord-Amerika inheemse struik. Maar na de invoering van de Europese appel, een andere roosachtige die van nature niet voorkomt aan de overzijde van de Atlantische Oceaan, is binnen de laatste 150 jaar een *Rhagoletis pomonella*-populatie geëvolueerd die zich heeft aangepast aan het gebruik van appel als voedselplant en nu op een flink aantal erfelijke eigenschappen afwijkt van de oorspronkelijke populatie. Op zoveel eigenschappen zelfs, zo is gebleken uit onderzoek van de groep van Jeffrey Feder van de Universiteit van Notre Dame, dat we hier moeten spreken van een nieuwe soort. Mannelijke en vrouwelijke appelvliegen worden aangetrokken door de geur van appel en afgestoten door de geur van meidoorn. Bij de meidoornvlieg is dit andersom. En hybriden tussen de twee reageren op geen van beide geuren. Ook hebben de appelvliegen genen die de larvale ontwikkeling zodanig vertragen dat de levenscyclus synchroon loopt met die van de waardplant. En bovendien zijn er verschillende enzym- en DNA-merkers waarvoor beide vliegensoorten verschillen, genetisch gekoppeld aan deze en andere, nog onontdekte eigenschappen.

Dit is evolutie van een heel andere orde dan de eerder genoemde voorbeelden. Doordat boorvliegen hun gehele voortplanting en ontwikkeling op en in de voedselplant volbrengen, staan ze oog in oog met een compleet ander selectielandschap. Het gaat niet om één enkele factor als microklimaat of achtergrondkleur, zoals bij de tuinslak of de berkenspanner, maar om een dramatische ecologische cultuurschok: de appel verspreidt een cocktail van geurstoffen als butyl-butanoaat, propylhexanoaat en pentyl-hexanoaat, terwijl de meidoorn voornamelijk ethylacetaat verspreidt. De oppervlaktestructuur van de appel is ruwer, de schil is dikker en de chemie anders, de fenologie (dat wil zeggen: de timing van vruchtzetting in het jaar), het vochtgehalte en de zuurgraad verschillen en ga zo maar door: de appelvlieg staat bloot aan een set selectiedrukken die zodanig verschilt dat evolutionaire verandering plaatshad op talloze locaties in het genoom en soortvorming binnen 150 vliegengeneraties mogelijk was.



Niet alleen vindt aanpassing van de appelvlieg aan de nieuwe waardplant plaats op vele plekken in het genoom en is zij door de vele evolutionaire contingenties onomkeerbaar, maar bovendien betekent dit het ontstaan van twee nieuwe knooppunten in het Noord-Amerikaanse voedselweb. En dat kan weer evolutionaire repercussies hebben elders in het voedselweb. Eerder dit jaar publiceerde Jeffrey Feders student Andrew Forbes het bewijs dat andere leden van het ecosysteem zich evolutionair inderdaad niet onbetuigd laten. De braconide sluipwesp *Diachasma alloeum* (Muesebeck) legt haar eitjes in de larve van zowel de meidoorn- als de appelvlieg. En een uitgebreid genetisch en ecologisch onderzoek toont aan dat de effecten van de appel-aanpassing zich ook in dit volgende trofisch niveau manifesteren: de appel- en meidoornsluipwesp verschillen op tenminste tien posities in hun DNA. Ze hebben een erfelijk vastgelegde voorkeur voor de geur van de waardplant van hun respectievelijke gastgeer en worden afgestoten door de geur van de alternatieve waardplant. En net als bij hun vliegengastheer is de timing van hun levenscyclus aangepast aan die van de boomsoort waarop ze leven.

Het *Rhagoletis*-systeem is uitzonderlijk goed gedocumenteerd, maar het is vermoedelijk geen uitzondering. Een ander voorbeeld uit een heel ander deel van de wereld hebben we te danken aan Scott Carroll, verbonden aan de Universiteit van Queensland. Hij heeft ontdekt dat in Australië bij de glasvleugelwants *Leptocoris tagalicus* Burmeister een populatie is ontstaan op de in 1965 geïntroduceerde blaasklimop *Cardiospermum*

grandiflorum, die van de oorspronkelijke populatie op wollige ramboetan (*Alectryon tomentosus*) verschilt in het hebben van een 5 tot

10 procent langere zuignuit. (De blaasklimop heeft grotere vruchten dan de wollige ramboetan en de wantsen doorboren met hun zuignuit het kapsel van de vrucht om bij de kern te komen.) Het historische verloop van deze morfologische respons is in de Australische natuurhistorische collecties te traceren: de zuignuiten van alle opgeprikte wantsen verzameld vóór 1965 zijn 6 à 7 mm lang en de meetwaarden van hedendaagse dieren op de inheemse waardplant wollige ramboeten liggen. Maar museumexemplaren van ná 1965 vertonen een grotere spreiding, die oploopt tot 8 mm en het gehele gebied bestrijkt van snuitlengtes die op beide waardplanten worden aangetroffen. En hoewel de museumexemplaren geen waardplant-etiketten droegen, lijkt de conclusie onontkoombaar dat de langsnuitige dieren direct na het introduceren van de blaasklimop in Australië zijn ontstaan. De evolutiesnelheid moet ook hier in de orde van grootte van decihaldanes hebben gelegen. Dit is ook niet verwonderlijk: de lengte van de proboscis bij wantsen heeft een hoge overerfbaarheid en de selectie erop is hoog: Carroll toonde aan dat langsnuitige wantsen tweemaal zo succesvol zijn in het bereiken van de zaadkern van blaasklimop dan kortsnuutige dieren en het is niet ondenkbaar dat de plant in de toekomst hierop zal reageren met de evolutie van zaden met een nog grotere diameter.

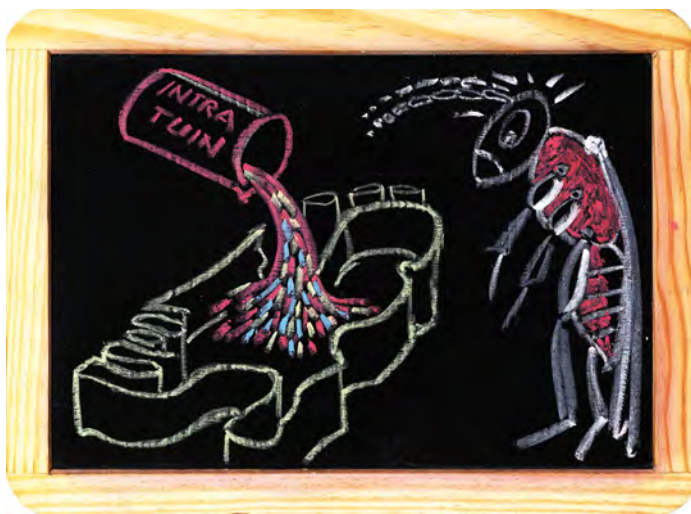
In de literatuur zijn inmiddels vele van dergelijke gevallen te vinden: plantenetende insecten die evolutionaire aanpassing en beginnende soortvorming vertonen als gevolg van het overstappen op een nieuwe, door de mens geïntroduceerde waardplant. En vermoedelijk vormen zij slechts het topje van de ijsberg: er zijn namelijk zeker twee redenen om aan te nemen dat het proces eerder regel dan uitzondering is.



Ten eerste neemt de diversiteit aan potentiële voedselplanten waar inheemse insecten mee geconfronteerd worden almaar toe. In Nederland groeien bijvoorbeeld naar schatting zo'n 15.000 plantensoorten in de buitenlucht en dat aantal stijgt nog steeds. Minder dan 10% daarvan is inheems. De rest is vaak opzettelijk, soms onopzettelijk, door of via de mens geïntroduceerd. Sommige geïntroduceerde soorten zijn genaturaliseerd en worden tot onze flora gerekend: de robinia (*Robinia pseudoacacia*), de Amerikaanse eik (*Quercus rubra*) en de Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*) zijn drie uit Noord-

Amerika afkomstige planten die sinds respectievelijk de 18e, 19e en 20e eeuw dominante en niet weg te denken (of weg te halen) onderdelen vormen van de flora van de Nederlandse bossen. Andere ornamentale soorten verwilderen af en toe, zoals de uit China afkomstige *Forsythia*- en *Cotoneaster*-soorten. En daarnaast zijn er duizenden soorten die aangeplant in tuinen en parken groeien, zoals de hortensia (*Hydrangea macrophylla*), de vuurdoorn (*Pyracantha*-soorten) en de *Magnolia*. Veel van deze soorten zijn afkomstig van andere continenten en behoren tot genera en soms zelfs tot families waar de Nederlandse herbivore insecten niet eerder mee geconfronteerd zijn.

Ten tweede: Samenhangend met de toename aan exotische plantensoorten is de toename aan exotische individuen. Het aantal beschikbare groeiplaatsen voor individuele planten in het Nederlandse vegetatieoppervlak is beperkt. Stephen Hubbell van de universiteit van Georgia heeft aangetoond dat het patroon van relatieve algemeenheid en zeldzaamheid van de aanwezige plantensoorten in een gebied kan worden afgeleid uit de invloed van immigratie in het systeem en de pool van soorten waaruit die immigranten afkomstig zijn. In Nederland zijn deze factoren in toenemende mate afhankelijk van de concentratie en het assortiment van tuincentra en het landoppervlak dat wordt ingenomen door Vinextuintjes. De kans dat een herbivore insect een niet-inheemse plant tegenkomt bij zijn zoektocht naar voedsel neemt dus voortdurend toe en daarmee ook het selectief voordeel van een individu dat in staat is zich met zo'n exoot te voeden.



Rinny Kooi van de universiteit Leiden, een van de deelnemers aan het onderzoeksprogramma aan stippelmotten dat al bijna veertig jaar in Nederland loopt, de laatste twintig jaar onder Steph Menken van de Universiteit van Amsterdam, ontdekte eind jaren 1980 dat de larve van de stippelmot *Yponomeuta evonymella* (Linnaeus) zich in het lab kan voeden met blad van de Amerikaanse vogelkers. Dat dit nog niet geleid heeft tot stippelmotinfestaties op deze allochtone plant in de natuur heeft vermoedelijk te maken met het tot dusver uitblijven van een mutatie die ervoor zorgt dat het volwassen vrouwtje deze plant ook aantrekkelijk vindt om eitjes op te leggen. Maar stelt u zich het fitnessvoordeel van een dergelijke mutant eens voor wanneer deze werkelijk een keer zou ontstaan temidden van een zee onaangeroerd voedsel.

Overal ter wereld worden ecosystemen steeds meer gevuld met zulke allochtone soorten. De baai van San Francisco of het

eiland Ascension bijvoorbeeld, bestaan zelfs vrijwel geheel uit exoten en hebben bijna al hun autochtone soorten verloren. Of we het leuk vinden of niet, de Nederlandse voedselwebben nemen eveneens steeds meer recente indringers in zich op. Dit zal leiden tot een steeds prominentere dynamiek van zeer snelle evolutionaire aanpassing van inheemse soorten die ecologische interacties aangaan met invasieve soorten. En anders dan bij reversibele aanpassing aan ééndimensionale veranderingen zoals bij de berkenspanners of de Darwinvinken is een veel complexer beeld te verwachten. Een invasieve plant, zeker wanneer het een soort is die geen nauwe verwanten in ons land heeft, biedt een geheel nieuwe set van fenologische, chemische en morfologische aangrijpingspunten voor een potentiële herbivore om multidimensionaal evolutionair op te reageren. Maar bovendien zal de invasieve plant zelf ook evolueren in respons op zijn nieuwe omgeving, zeker wanneer hij, zoals veel invasieve planten, een korte generatieduur heeft.



Zodra kolonisatie door herbivoren begint op te treden zet een evolutionaire wapenwedloop zich in gang. En wapenwedlopen, ook evolutionaire, hebben als eigenschap dat ze al vrij snel terecht komen in een toestand die niet meer terug te brengen is tot de uitgangssituatie. Recent werk van Martin Brändle van de universiteit van Marburg laat zien dat naarmate exotische planten langer aanwezig zijn in hun nieuwe thuisland, ze meer herbivore insecten herbergen. Het is bijna ondenkbaar dat dit uitsluitend zou zijn toe te schrijven aan de populatiedynamische traagheid van de insecten, want die voltrekt zich op de schaal van jaren, terwijl de door Brändle gevonden patronen zich uitstrekken over enkele eeuwen – een tijdschaal waarvan we weten dat forse evolutionaire aanpassing bij herbivore insecten mogelijk is.

Ik hoop in de komende jaren inzicht te krijgen in de schaal en fitness van evolutionaire herstructurering van insect-plant interacties in Nederland als gevolg van het binnenkomen van exotische planten. Met name de volgende vragen fascineren me: Wat is de invloed van de mate van verwantschap tussen de exoot en hier al aanwezige planten? Zet een exoot uit een plantenfamilie die in Nederland niet inheems is meer evolutie bij herbivoren in gang dan exoten van genera die al in Nederland vertegenwoordigd zijn? En ook: welke insecten zijn eerder geneigd een evolutionaire respons te vertonen? Zijn dat soorten uit groepen die overwegend oligo- of monofaag zijn of zijn het juist de meer generalistische soorten? Zijn bladeters die de plant uitsluitend als voedselbron gebruiken minder geneigd

zich aan te passen dan bladmineerders die binnenin het plantenweefsel leven en er aan alle kanten mee in aanraking staan? Ook de mate van disruptie van gene-flow is van belang: in veel gevallen zal de mate van aanpassing en de daardoor veroorzaakte beperking van gene-flow onvoldoende zijn om soortvorming te bewerkstelligen en zullen dus min of meer fluïde complexen ontstaan van oorspronkelijke en aan nieuwe waardplanten aangepaste populaties.

Samen met mijn promovendus Kim Meijer en een netwerk van oplettende Nederlandse botanici en entomologen, zowel professioneel als amateurs, ben ik begonnen enkele van deze vragen te beantwoorden. We hebben de afgelopen twee jaar inventarisaties gedaan van inheemse insecten die exotische bomen en struiken als voedselplant gebruiken, hierin bijgestaan door actieve leden van de Nederlandse Entomologische Vereniging zoals Theodoor Heijerman, Willem Ellis, Berend Aukema, Erik van Nieukerken en anderen. Het resultaat is niet mager. Veel allochtone planten blijken aanzienlijke hoeveelheden inheemse herbivoren uit uiteenlopende insectenordes te herbergen, behorend tot zowel polyfage als oligofage soorten.

Een kleine greep uit de oogst tot nu toe: op de Amerikaanse vogelkers *Prunus serotina* hebben zich onder andere gevestigd: het haantje *Gonioctena quinquepunctata* (Fabricius), de boktor *Tetrops praeustus* (Linnaeus), de boorvlieg *Anomoia permunda* (Harris) en een groot aantal vlindersoorten. De vruchten van *Hibiscus syriaca* worden in het oosten des lands gegeten door de vuurwants *Pyrrhocoris apterus* (Linnaeus). En *Buddleja davidii* herbergt onder meer de mineervlieg *Amauromyza verbasci* (Bouché). Of al deze insecten ook genetisch verschillen van de populaties op hun oorspronkelijke waardplanten is de vraag. DNA-barcodering door Frank Stokvis van populaties van de kersenboorvlieg *Rhagoletis cerasi* (Linnaeus) afkomstig van de inheemse rode kamperfoelie *Lonicera xylosteum* en de uitheemse Tartaarse kamperfoelie *Lonicera tatarica* lijken, hoewel beide planten gelijktijdig vrucht dragen, kleine verschillen te vertonen, en het wachten is op voldoende materiaal van een tweede uitheemse waardplant, ontdekt door John Smit van het European Invertebrate Survey, de sneeuwbes (*Symphoricarpos albus*), die een veel latere bloeitijd heeft. Mogelijk heeft dit grotere fenologische verschil sterkere genetische isolatie en sterkere aanpassing tot gevolg gehad.

In het Nationaal Park Zuid-Kennemerland ontdekten we afgelopen voorjaar dat de aantasting van Amerikaanse vogelkers, *Prunus serotina*, door met name diverse soorten rupsen op sommige plaatsen zeer hoog was en niet onderdeel voor die van de gewone vogelkers *Prunus padus*. Hier en daar worden *Prunus serotina*-boompjes zelfs geheel ontbladerd door rupsen. Determinatie en moleculaire analyse van de betreffende herbivoren is momenteel gaande en zal gaan uitwijzen of hier sprake is van de verspreiding van aan Amerikaanse vogelkers aangepaste populaties.

Het binnenkomen van exotische soorten in onze ecosystemen wordt terecht gezien als een groot probleem. De vaak onvoorziene populatie-explosies van deze soorten richten grote economische en esthetische schade aan. Voor het ontwikkelen van beleid om deze problemen het hoofd te bieden is een goed biologisch begrip van de processen die invasie van exoten omringen onontbeerlijk. Helaas gaat het huidige exotenbeleid uit van verkeerde premissen. Het verloop van binnenkomst, verspreiding en vestiging van exoten in Nederland wordt uitsluitend gezien als een populatiedynamisch proces, waarbij de in de ecologische interacties deelnemende soorten beschouwd worden als statisch en onveranderlijk. Voor het beïnvloeden van het proces wordt dan ook zonder uitzondering gekozen voor het manipuleren van de populatiedynamische parameters: kolonisatie voorkomen, verspreiding tegengaan, verwijderen van

individuen.

Maar de literatuur laat overduidelijk zien dat de spelers in dit ecologische schouwspel karakterveranderingen doormaken. Soorten die langer in ons land zijn hebben meer interacties met inheemse soorten en raken hun invasieve karakter gaandeweg kwijt. Dit wijst sterk op snelle evolutionaire verandering. Het incorporeren van evolutionaire principes in het exotenbeleid is daarom cruciaal, zeker omdat dit niet zelden diametraal tegenstaande besluiten kan opleveren. Ik noemde al de Amerikaanse vogelkers. Het huidige beleid concentreert zich op het handmatig verwijderen van volwassen exemplaren. Dit levert op zijn best een tijdelijke uitdunning van de populatie op, maar zal nooit kunnen zorgen voor het op lange termijn beheersen ervan. Tegelijkertijd is het niet ondenkbaar dat een dergelijk beleid averechts werkt, omdat het het contact met inheemse herbivoren vermindert en de mogelijke evolutie van aan Amerikaanse vogelkers aangepaste insectenpopulaties vertraagt.



Ik wilde dan ook beëindigen door te wijzen op een opvallende analogie met de problematiek rond allochtone landgenoten, waarnaar in de titel wordt geknipoogd. Allochtone dier- en plantensoorten kunnen niet worden gezien in isolatie van het ecosysteem waar ze zich in bevinden. Of we het leuk vinden of niet, zij vormen nieuwe knopen in het voedselweb en gaan evolutionaire wisselwerkingen aan met inheemse soorten waarbij beide kanten zich aanpassen. Het is een onomkeerbaar en buitengewoon fascinerend evolutionair proces dat uiteindelijk in veel gevallen zal leiden tot permanente integratie van deze allochtone soorten in onze flora en fauna. Dit is reeds gebeurd met de esdoorn, de fazant en talloze andere soorten die in een ver verleden zijn ingevoerd en die we inmiddels als welkom en volledig ingeburgerd beschouwen. Het is misschien dan ook tijd dat natuurbeherende instanties hun uitzettingsbeleid heroverwegen ten gunste van een integratiebeleid op basis van evolutiebiologische inzichten.

Ik heb gezegd.

Summary

Alien biodiversity: integration through evolution

Studies have shown that evolution in the wild may be very rapid. Many of such rapid evolutionary processes, however, are transient, because they involve only a single trait, and may revert to the original condition when the environmental change that triggered them, is lifted. However, the outcome may be different in cases of adaptation to a change in the food web composition: for example, an herbivorous insect that adapts to an introduced plant species. Because in such cases often many independent traits are involved, and the interacting species will co-evolve, evolution may proceed along an irreversible track. Now that more and more exotic species invade our ecosystems, irreversible evolutionary change in the native species engaged in the affected food webs will become more prevalent. These processes will be studied in native Dutch herbivorous insects that colonize exotic plants, within the framework of the new Uyttenboogaart-Eliassen endowed chair at the University of Groningen. This text is the inaugural lecture as it was read on September 7th, 2009.



Menno Schilthuizen

NCB Naturalis

Postbus 9517

2300 RA Leiden

schilthuizen@naturalis.nl

Rijksuniversiteit Groningen

Centre for Ecological and Evolutionary Studies

Postbus 14

9750 AA Haren