

Evolutie van geslachtsbepalingsmechanismen bij insecten

Ook al hebben bijna alle organismen slechts twee geslachten – mannetjes en vrouwtjes – de onderliggende genetica van geslachtsbepaling is zeer divers. Op chromosomaal niveau komen in het insectenrijk vooral mannelijke heterogamie (XY-systeem), vrouwelijke heterogamie (WZ-systeem) en haplodiploidie voor. Op genniveau is er veel minder bekend, maar lijkt er weinig overeenkomst tussen verschillende groepen te bestaan. Voor de opheldering van de evolutionaire krachten achter deze diversiteit moet nog veel onderzoek gedaan worden.

Entomologische Berichten 63 (2): 26-30

Trefwoorden: geslachtsbepaling, heterogamie, XY-systeem, WZ-systeem, haplodiploidie, chromosoom

Inleiding

De meeste organismen planten zich seksueel voort. Dit betekent dat nakomelingen ontstaan door versmelting van een (vrouwelijke) eicel en een (mannelijke) zaadcel. Wat opvalt is dat seksuele organismen slechts twee geslachten hebben, namelijk vrouwtjes en mannetjes. Dit geldt voor eencellige organismen, zoals bijvoorbeeld gist, voor schimmels, vele planten en dieren. Op het eerste gezicht is men geneigd te denken dat de onderliggende genetica van de geslachtsbepaling, dat wil zeggen de genen die coderen voor de mannelijke of vrouwelijke ontwikkeling, daarom wel in alle organismen gelijk zal zijn. Immers, evolutionair oude organismen hadden al twee geslachten (mannetjes en vrouwtjes) en evolutionair jonge organismen, zoals mensen, zullen dus wel dezelfde genen voor de geslachtsbepaling hebben. Het tegenovergestelde blijkt echter waar te zijn: er bestaat een enorme variatie aan geslachtsbepalingsmechanismen en deze mechanismen blijken tijdens de evolutie vaak te veranderen (Bull 1983). Evolutiebiologen proberen te begrijpen hoe deze variatie is ontstaan en in stand blijft.

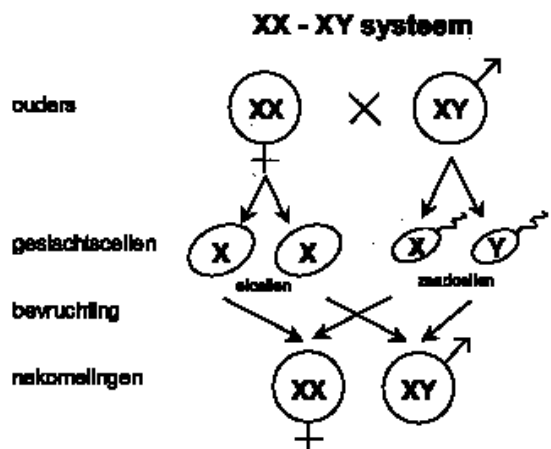
Variatie in geslachtsbepalingsmechanismen

De genetische basis van geslachtsbepaling is zeer variabel. Deze variatie kan beschouwd worden op het niveau van chromosomen of genen. In veel gevallen liggen de genen voor de geslachtsbepaling op specifieke chromosomen, de zogenaamde geslachtschromosomen. Bij insecten komt een aantal systemen voor (Traut 1999; tabel 1). Het meest algemeen is het XY-systeem (net als bij de mens), waarbij vrouwtjes twee X-chromosomen en mannetjes een X- en een Y-

Leo Beukeboom

Evolutionaire Genetica
Rijksuniversiteit Groningen
Biologisch Centrum
Postbus 14
9750 AA Haren
l.w.beukeboom@biol.rug.nl

chromosoom hebben (figuur 1). Dit systeem komt bij de meeste soorten haften (Ephemeroptera), oorwormen (Dermaptera), termieten (Isoptera), wantsen (Hemiptera), kevers (Coleoptera), netvleugeligen (Neuroptera) en vliegen en muggen (Diptera) voor. Het Y-chromosoom is vaak kleiner dan het X-chromosoom en kan op een karyogram (= chromosomenkaart) gemakkelijk herkend worden (figuur 2). De mannetjes worden daarom wel het heterogametische geslacht en de vrouwtjes het homogametische geslacht genoemd. In een aantal groepen met XY-geslachtsbepaling ontbreekt het Y-chromosoom en hebben mannetjes één X- en vrouwtjes twee X-chromosomen. Dit komt vooral voor bij springstaarten (Collembola), libellen (Odonata), steenvliegen



Figuur 1. Geslachtsbepaling volgens het XX-XY-chromosomensysteem. Vrouwtjes hebben twee X-chromosomen en mannetjes één X- en één Y-chromosoom. Op het Y-chromosoom ligt meestal een dominant gen dat voor de mannelijke ontwikkeling zorgt.

Sex determination according to the XX-XY chromosomal system. Females have two X-chromosomes and males one X- and one Y-chromosome. The Y-chromosome usually carries a dominant gene for male development.

Tabel 1. Overzicht van geslachtsbepalingssystemen bij insecten (naar Traut 1999). Per groep wordt aangegeven welk systeem voorkomt, waarbij het meest algemene met •• en minder algemene systemen met • worden aangeduid. Chromosomen worden aangeduid met letters, waarbij X, Y, W en Z geslachtschromosomen zijn en A autosomen.

Overview of sex determination systems in insects. For each group is shown which system occurs; the system most commonly occurring is indicated by ••, less abundant systems by •. Chromosomes are indicated with X, Y, W and Z, which are sex chromosomes, and with A, which are autosomes.

insectengroep	mannelijke heterogamie		
	♂XY ♀XX	♂X ♀XX	meer dan één X
Collembola	•	••	
Ephemeroptera	••	•	
Odonata	•	••	
Plecoptera		••	•
Blattodea		••	
Isoptera	••	•	•
Mantodea		•	•
Dermoptera	••	•	•
Grylloblattodea	••		
Orthoptera	•	••	•
Phasmatodea	•	••	
Embioptera		••	
Psocoptera		••	
Hemiptera	••	•	•
Coleoptera	••	•	•
Megaloptera	••		
Rhaphidioptera	••		
Neuroptera	••		
Mecoptera		•	•
Siphonaptera	•		•
Diptera	••	•	•

	vrouwelijke heterogamie		
	♂ZZ ♀WZ	♂ZZ ♀Z	meer dan één Z
Lepidoptera	••		•
Trichoptera		••	

	haplodiploidie	
	♂A ♀AA	
Hymenoptera	••	
Thysanoptera	••	
Coleoptera	•	

	paternaal genoomverlies	
	♂AA ♀AA	
Homoptera	•	
Diptera	•	

(Plecoptera), sprinkhanen en krekels (Orthoptera), wandelende takken (Phasmatodea), webspinners (Embioptera) en stofluizen (Psocoptera; tabel 1).

Bij een aantal groepen is de situatie andersom: hier zijn het de vrouwtjes die twee verschillende geslachtschromosomen hebben. Ter onderscheid van het XY-systeem worden deze chromosomen aangeduid met W en Z. In dit systeem zijn vrouwtjes dus WZ en mannetjes ZZ. Dit komt voor bij alle vlinders (Lepidoptera) en kokerjuffers (Trichoptera). In feite ontbreekt het W-chromosoom bij alle Trichoptera en sommige Lepidoptera; vrouwtjes hebben één Z-, mannetjes hebben twee Z-chromosomen. Bij sommige groepen, bijvoorbeeld Plecoptera en Diptera, komen afwijkingen van het heterogametische systeem voor, zoals verschillende geslachtschromosomen (meer dan een X met of zonder Y). Ten slotte hebben niet alle insecten heterogametische geslachtsbepaling. Sommige groepen, zoals vliesvleugeligen (Hyme-

Kader 1. Verklarende woordenlijst

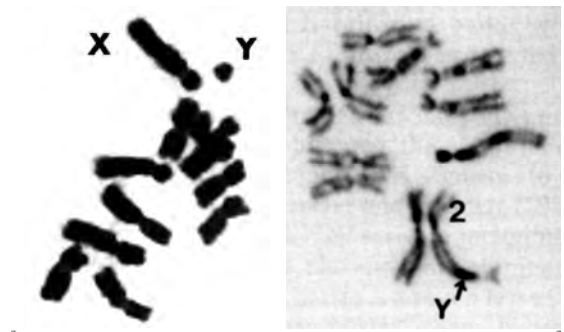
- autosoom** = niet-geslachtschromosoom
- fitness** = maat voor het vermogen om nageslacht te produceren
- gen** = eenheid van erfelijkheid; een gen codeert voor een eigenschap
- geslachtschromosoom** = chromosoom waarop zich het geslachtsbepalingsgen bevindt
- haplodiploidie** = voortplantingswijze waarbij mannetjes haploid zijn en vrouwtjes diploid
- heterogamie** = met twee morfologisch verschillende geslachtschromosomen (bijvoorbeeld XY)
- homogamie** = met twee morfologisch gelijke geslachtschromosomen (bijvoorbeeld XX)
- mutatie** = permanente verandering van het erfelijk materiaal
- parthenogenese** = voortplanting door ontwikkeling van een eicel zonder bevruchting met een zaadcel; ongeslachtelijke voortplanting
- recombinatie** = vorming van nieuwe combinaties van genen
- seksuele voortplanting** = voortplanting door versmelting van een vrouwelijke eicel met een mannelijke zaadcel
- sex ratio** = verhouding van aantal vrouwtjes en mannetjes

noptera) en tripsen (Thysanoptera), alsmede sommige Coleoptera, zijn haplodiploid waarbij mannetjes alle chromosomen in enkelvoud en vrouwtjes in tweevoud hebben. Een variant hierop is paternaal genoomverlies, wat bij sommige 'luizen' (Homoptera) en Diptera voorkomt (zie verder).

Evolutie van geslachtschromosomen

Heterogamie

Niet bij alle organismen verschilt het Y-chromosoom morfologisch van het X-chromosoom. We onderscheiden een aantal fasen in de evolutie van geslachtschromosomen (tabel 2). De eerste fase is het verwerven van een geslachtsbepalingsfunctie door bijvoorbeeld transpositie (= verplaatsing van



Figuur 2. Chromosoomkaart van de Mediterrane fruitvlieg *Ceratitis capitata* met vijf paar autosomen, een X- en een Y-chromosoom. **Links** Het X- en Y-chromosoom zijn duidelijk verschillend in grootte (Kerremans et al. 1992). **Rechts** Verplaatsing van het Y-chromosoom naar chromosoom 2 (Zacharopoulou et al. 1991). *Chromosome map of the Mediterranean fruitfly Ceratitis capitata with five pairs of chromosomes and an X- and a Y- chromosome. Left The X- and Y-chromosomes are clearly different in size (Kerremans et al. 1992). Right Translocation of the Y chromosome to chromosome 2 (Zacharopoulou et al. 1991).*

Tabel 2 Fasen in de evolutie van geslachtschromosomen.
Phases in the evolution of sex chromosomes.

fase	proces
1	verwerven van geslachtsbepalingsfunctie
2	onderdrukken van recombinatie in heterogametische geslacht
3	differentiatie van beide geslachtschromosomen
4	verplaatsen van de geslachtsbepalingsfunctie en eventueel andere essentiële genen naar een ander chromosoom
5	verlies van het heterogametische (Y- of Z-) chromosoom

een geslachtsbepalingsgen naar een ander chromosoom). In dit stadium spreekt men van neo-X- en neo-Y-chromosomen. Na transpositie zijn beide chromosomen nog volledig identiek, met uitzondering van het geslachtsbepalingsgen. Vervolgens ontstaan langzaam verschillen tussen beide homologe chromosomen, doordat er verminderde recombinatie (= uitwisseling) optreedt in het heterogametische (XY-) geslacht. Hoe dit precies in zijn werk gaat is nog onduidelijk. Er bestaan verschillende theorieën over hoe natuurlijke selectie zou kunnen leiden tot verminderde recombinatie. Eén daarvan is dat sommige genen in het mannelijke geslacht een positief fitness-effect en in het vrouwelijke geslacht een negatief fitness-effect hebben. Het is dan voordelig als dergelijke genen op het Y-chromosoom komen te liggen en er geen recombinatie meer optreedt tussen het Y- en X-chromosoom, zodat deze genen altijd alleen bij mannetjes tot uitdrukking komen. Het gevolg is wel dat mutaties op het Y-chromosoom ophopen en niet meer door recombinatie met het corresponderende deel op het X-chromosoom kunnen worden weggewerkt. Hierdoor begint het Y-chromosoom functionele genen te verliezen en ondergaat het morfologische veranderingen. Dit stadium is bij vele organismen zichtbaar als een morfologisch verschil tussen het X- en Y- (of W- en Z-) chromosoom. Als vervolgens het geslachtsbepalings-

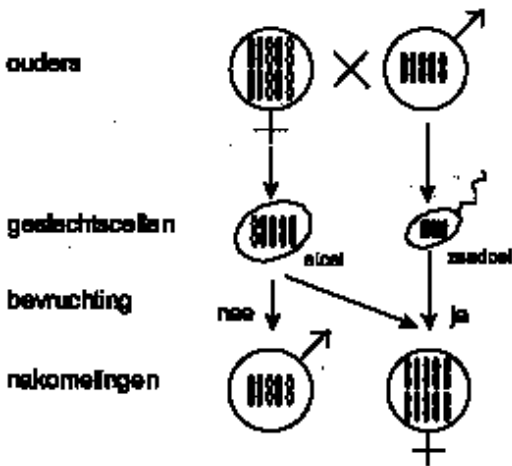
gen en andere essentiële genen zich naar een ander chromosoom verplaatsen zou het Y-chromosoom volledig verloren kunnen gaan. Dit zou kunnen leiden tot het ontstaan van een XX/X- (of ZZ/Z-) systeem. Deze evolutionaire cyclus van geslachtschromosomen kan telkens opnieuw beginnen, bijvoorbeeld door fusie van een geslachtschromosoom met een gewoon chromosoom (autosoom), of door verplaatsing van een geslachtsbepalingsgen van een geslachtschromosoom naar een autosoom. Bewijs voor sommige van deze processen is vooral verkregen uit onderzoek aan Diptera (*Drosophila*-soorten, *Megaselia scalaris* Loew) en Orthoptera.

Variatie op het niveau van genen

Het hebben van een XY-geslachtsbepalingsstelsel betekent gezinszins dat de geslachtsbepaling op één manier plaatsvindt. De aard en regulatie van de genen kan sterk verschillen. In sommige organismen (zoals de mens) ligt op het Y-chromosoom een dominant gen dat zorgt voor de mannelijke ontwikkeling. Embryo's zonder Y-chromosoom ontwikkelen zich tot vrouwtje. Mensen met een XO-systeem – O staat voor afwezigheid van Y – zijn vrouw (= Turner-syndroom), maar mensen met een XXY-systeem zijn man (= Klinefelter-syndroom). Van heel weinig insecten zijn de genen voor de geslachtsbepaling bekend. Bij de veel bestudeerde fruitvlieg *Drosophila melanogaster* zijn de mannetjes XY en de vrouwtjes XX, maar wordt de mannelijke ontwikkeling bepaald door de verhouding tussen het aantal X-chromosomen en het aantal autosomen (= gewone of A-chromosomen). Mannetjes en vrouwtjes zijn diploid, dat wil zeggen dat ze twee sets van drie autosomen hebben, ofwel ieder A-chromosoom in tweevoud (figuur 2; ter vergelijking: mensen hebben twee maal 22 autosomen). Verder geldt dat embryo's met één X-chromosoom en twee sets van drie autosomen zich tot mannetje ontwikkelen en die met twee X-chromosomen en twee sets van drie autosomen tot vrouwtje. Er is dus geen dominant gen op het Y-chromosoom dat de mannelijke ontwikkeling stuurt. XXY-vliegen worden daarom vrouwtje. Ondanks veel onderzoek is nog steeds niet helemaal duidelijk hoe dit vliegje het aantal chromosomen van ieder type 'telt'.

Bij de gewone huisvlieg (*Musca domestica* Linnaeus) is de situatie nog ingewikkelder. Bij dit insect worden verschillende geslachtsbepalingsmechanismen aangetroffen in verschillende Europese populaties. De huisvlieg heeft vijf autosomen in tweevoud. In sommige populaties zijn mannetjes XY en vrouwtjes XX en bevindt zich een dominant gen voor de mannelijke ontwikkeling (*M*) op het Y-chromosoom (vergelijk figuur 1). In andere populaties ligt dit mannelijke gen echter op een van de autosomen. In feite kan *M* op ieder van de vier autosomen aangetroffen worden. In nog weer andere populaties blijkt er een dominant vrouwelijk gen (*F*) aanwezig te zijn. Dit lijken allemaal jonge stadia van geslachtsbepaling te zijn, overeenkomend met fase 1 in tabel 2. Het is nog een raadsel hoe deze verschillende mechanismen van geslachtsbepaling zijn ontstaan en waarom ze gehandhaafd blijven. De frequentie waarmee het *M*-gen op een autosoom voorkomt in plaats van op het Y-chromosoom neemt in Europa toe naarmate men verder naar het zuiden komt. Dit suggereert dat temperatuur hierbij een rol speelt. Bovendien lijkt het *M*-gen weinig overeenkomst in DNA-sequentie te vertonen met geslachtsbepalingsgenen van *Drosophila*.

De *M*-factor van de huisvlieg lijkt zich dus tijdens de evolutie in het genoom verplaatst te hebben. Ook in de phoridae



Figuur 3. Geslachtsbepaling volgens het haplodiploïde systeem. Mannetjes zijn haploid en ontstaan uit onbevruchte eieren, vrouwtjes zijn diploid en ontstaan uit bevruchte eieren. Genetisch gezien hebben zonen alleen een moeder terwijl dochters een vader en een moeder hebben.
Sex determination according to the haplodiploid system. Males are haploid and develop from unfertilized eggs, females are diploid and develop from fertilized eggs. Sons only have a genetic mother whereas daughters have both a father and a mother.

vlieg *Megaselia scalaris* is het gen voor geslachtsbepaling mobiel. De *M*-factor verplaatst zich in het genoom met een frequentie van ongeveer 1/1000 nieuwe individuen, wat betekent dat telkens nieuwe Y-chromosomen ontstaan. Dergelijke mobiele geslachtsbepalingsgenen zijn waarschijnlijk algemener dan tot nu bekend is.

Haplodiploidie

Niet in alle insectengroepen komen specifieke geslachtschromosomen voor. Bij bijen, mieren, wespen en bladwespen (Hymenoptera) hebben beide geslachten precies dezelfde chromosomen, maar de mannetjes hebben alle chromosomen in enkelvoud (haploid) en de vrouwtjes in tweevoud (diploid). Dit wordt haplodiploidie genoemd, ter onderscheid van diploidie, dat verwijst naar organismen waar beide geslachten diploid zijn, dus zowel mannetjes als vrouwtjes alle autosomen in tweevoud hebben. Onder haplodiploidie ontstaan mannetjes uit onbevuchte eieren (waardoor ze slechts één set chromosomen hebben) en vrouwtjes uit bevruchte eieren (met twee sets chromosomen; figuur 3). Veelal kan een vrouwtje zelf bepalen of ze dochters of zonen krijgt. Bij de paring slaat ze het sperma op in een blaasje (spermatheca), dat bij de meeste insecten voorkomt, en wanneer ze vervolgens een ei legt kan ze actief al dan niet een zaadcel toelaten tot het ei. Dit verklaart waarom in populaties van sommige haplodiploïden veel meer vrouwtjes dan mannetjes kunnen voorkomen.

Over het ontstaan van haplodiploidie is nog weinig bekend. Het komt in verschillende insectengroepen voor, zoals schildluizen (Coccidae), trips en *Ambrosia* kevers (tabel 1), maar alleen de orde van vliesvleugelige insecten is volledig haplodiploid. In deze groep komt een aantal economisch belangrijke soorten voor, zoals de honingbij (*Apis mellifera*), diverse soorten sluipwespen voor biologische plaagbestrijding en hommels voor bestuiving in de kasteelt. Ook sommige soorten mijten (Acari) zijn haplodiploid.

Een speciale vorm van haplodiploidie is paternaal genoomverlies. Bij dit systeem zijn de mannelijke embryo's oorspronkelijk diploid (ontstaan uit bevruchte eieren), maar worden de chromosomen die van de vader afkomstig zijn tijdens de ontwikkeling van het embryo geïnactiveerd. Dit systeem komt voor bij de mug *Sciara* en bij diverse soorten schildluizen (Coccidae) en (met name roof)mijten (Phytoseiidae).

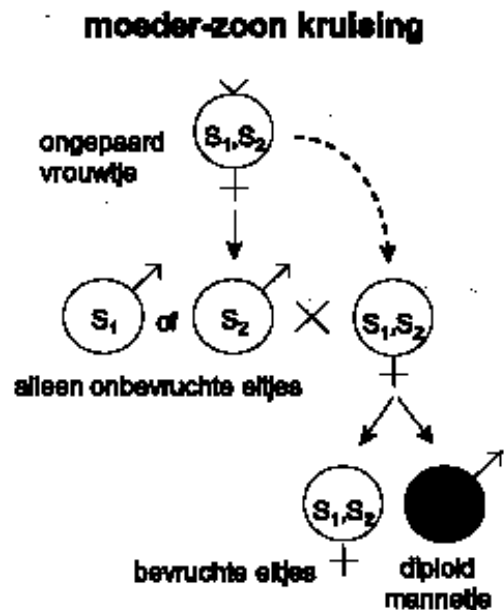
Een haploid mannetje heeft ieder chromosoom in enkelvoud terwijl een vrouwtje ieder chromosoom in tweevoud heeft. Hoe kan een dergelijk verschil in chromosoomaantal tot de ontwikkeling van mannetjes en vrouwtjes leiden? Dit is een van de onderzoeksvragen in mijn groep, maar niet eenvoudig te beantwoorden. Net als bij de bepaling van het aantal X-chromosomen in fruitvliegen vermoeden we dat hier een soort telmechanisme moet bestaan. Immers, mannetjes en vrouwtjes hebben precies dezelfde genen en verschillen alleen in het aantal kopieën (een of twee). Uit onderzoek is bovendien gebleken dat er verschillende genetische mechanismen van haplodiploïde geslachtsbepaling bestaan binnen de Hymenoptera. Deze worden hieronder beschreven.

Geslachtsbepaling binnen de Hymenoptera

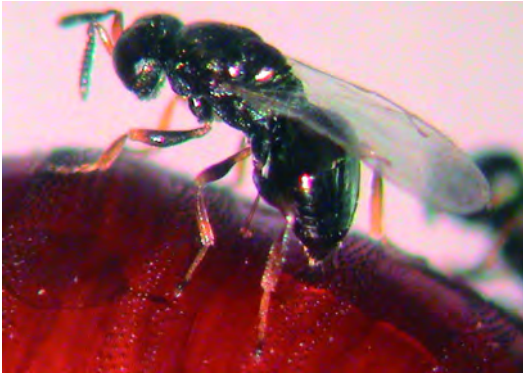
Diploïde mannetjes

Van een aantal soorten bijen, hommels en sluipwespen wordt het geslacht bepaald door één gen, het zogenaamde ge-

slachtsbepalingsgen. Diploïde embryo's hebben twee kopieën van dit gen en wanneer beide kopieën van elkaar verschillen (verschillende allelen hebben) ontwikkelt het embryo zich tot een vrouwtje. Haploïde embryo's hebben altijd maar één gen en dus één allel en ontwikkelen zich tot mannetje. Heterozygotie (= twee verschillende allelen) leidt dus tot vrouwelijke ontwikkeling, homozygotie (= één allel of twee identieke allelen) tot mannetjes. We kunnen deze vorm van geslachtsbepaling betrekkelijk eenvoudig aantonen in het laboratorium met een kruisingsstruc waarbij homozygote diploïde (= met twee identieke allelen) individuen ontstaan (figuur 4). Ongepaarde (maagdelijke) vrouwtjes kunnen uitsluitend onbevuchte eieren leggen waardoor ze alleen zonen krijgen. Het vrouwtje wordt in leven gehouden totdat haar zonen uitkomen. Vervolgens wordt een van de zonen gepaard met zijn moeder, die op haar beurt weer eieren legt. Ze zal opnieuw onbevuchte (haploïde mannetjes) maar nu ook bevruchte eieren leggen. Haar bevruchte eieren hebben dan 50% kans om hetzelfde geslachtsbepalingsallel te dragen. Dit worden diploïde mannetjes, die dus uitzonderingen zijn op de regel van de haplodiploidie. Dergelijke diploïde mannetjes zijn vaak groter dan hun haploïde broertjes, maar kunnen het beste herkend worden met genetische technie-



Figuur 4. Kruising van een moeder met een van haar zonen. *S* is het geslachtsbepalingsgen. Een ongepaard vrouwtje krijgt alleen zonen met het geslachtsbepalingsallel *S*₁ of *S*₂. De moeder paart met een van haar zonen, in dit geval de zoon met *S*₂. Van de bevruchte eitjes wordt 50% heterozygoot en vrouwtje en 50% homozygoot en mannetje. Ook zal het vrouwtje weer *S*₁- en *S*₂-zonen uit onbevuchte eieren produceren (niet weergegeven). *Cross between a mother and one of her sons. S is the sex determining gene. A virgin female only produces sons with the allele S₁ or S₂. The mother mates with one of her sons, in this case the son with S₂. Of the fertilized eggs 50% becomes heterozygous and female, and 50% homozygous and male. The mated female will also produce S₁ and S₂ sons from unfertilized eggs again (not shown).*



Figuur 5. De sluipwesp *Nasonia vitripennis* legthaar eitjes in poppen van vliegen.

The parasitoid wasp Nasonia vitripennis lays her eggs in fly pupae.

ken (DNA-merkers, chromosoomonderzoek). Ze zijn soms niet levensvatbaar en vaak steriel. In mierenkolonies worden ze vaak in lage frequentie aangetroffen, maar bijvoorbeeld bij de honingbij worden ze als larve al herkend en opgegeten door de werksters. Het is nog niet duidelijk in welke groepen dit type van geslachtsbepaling voorkomt. Dit is ook een van de vraagstellingen in ons onderzoek aan haplodiploïden.

Nu is duidelijk hoe een of twee kopieën van een chromosoom een verschillend effect kan hebben op de geslachtsbepaling, namelijk door middel van verschillende allelen op het geslachtsbepalingsgen. Dit betekent echter nog niet dat het moleculaire mechanisme van dit systeem begrepen wordt. Hoe kunnen twee identieke allelen tot mannelijke ontwikkeling leiden en twee verschillende tot vrouwelijke? Om deze vraag te beantwoorden proberen we het geslachtsbepalingsgen op te sporen en de DNA-basenvolgorde te bepalen. Een interessante vraag is of dit gen overeenkomsten vertoont met genen die een rol spelen bij de geslachtsbepaling van het fruitvliegje of zelfs van de mens.

Bij een aantal andere Hymenoptera, zoals de sluipwespengroep Chalcidoidea en de galwespen (Cynipidae), ontstaan geen diploïde mannetjes met behulp van de bovengenoemde inteeltkruisingen. Hier moet dus een ander mechanisme van geslachtsbepaling bestaan. Over dit alternatieve mechanisme is nog heel weinig bekend. In onze onderzoeksgroep proberen we het op te helderen met experimenten aan de sluipwesp *Nasonia vitripennis* (Walker) (figuur 5).

Scheve geslachtsverhoudingen en op drift geraakte geslachtschromosomen

Bij organismen waar het geslacht bepaald wordt door geslachtschromosomen, zoals het XY systeem, produceren mannetjes meestal evenveel spermacellen met het X- als met het Y-chromosoom en hebben beide typen spermacellen een gelijke kans om een ei te bevruchten. Dit heeft tot gevolg dat het aantal mannetjes en vrouwtjes in populaties meestal gelijk is, althans bij de geboorte. Er bestaat echter een aantal systemen waarbij de geslachtsverhouding (= verhouding mannetjes en vrouwtjes) heel scheef kan zijn.

Naast seksuele voortplanting met twee geslachten bestaat er ook parthenogenetische voortplanting. In dit geval zijn er alleen vrouwtjes die vrouwtjes voortbrengen; manne-

tjes ontbreken. Bij sommige insecten wordt dit veroorzaakt door infectie met *Wolbachia*-bacteriën. De evolutie van asekuele voortplanting wordt hier niet verder behandeld.

Zoals boven reeds gezegd hebben bij haplodiploïde insecten de vrouwtjes controle over de bevruchting van hun eieren. Veel populaties van haplodiploïde insecten hebben hierdoor een vrouwtjesoverschot. In sommige diploïde organismen worden op drift geraakte geslachtschromosomen ('meiotic drive seX-chromosomes') aangetroffen, waarbij een van beide geslachtschromosomen in meer dan de helft (meestal >90%) van de geslachtscellen terecht komt. Dit leidt tot een verschuiving van de geslachtsverhouding naar één geslacht, wat zonder tegenselectie kan leiden tot uitsterven van een populatie. Dergelijke op drift geraakte geslachtschromosomen zijn onder andere bekend bij lemmingen, fruitvliegjes, muggen (*Aedes*) en vlinders, maar ze komen waarschijnlijk veel algemener voor dan we denken. Hiervoor moeten veel meer diergroepen onderzocht worden en daar kunnen ook entomologen hun steentje aan bijdragen.

Dankwoord

Met dank aan Hans Breeuwer en een anonieme beoordelaar voor constructieve opmerkingen.

Literatuur

- Bull JJ 1983. Evolution of Sex Determining Mechanisms. Benjamin/Cummings.
- Kerremans Ph, Gencheva E & Franz G 1992. Genetic and cytogenetic analysis of Y-chromosome translocations in the Mediterranean fruitfly, *Ceratitidis capitata*. Genome 35: 264-272.
- Traut W 1999. The evolution of seX-chromosomes in insects: differentiation of seX-chromosomes in flies and moths. European Journal of Entomology 96: 227-235.
- Zacharopoulou A, Riva ME, Malacrida A & Gasperi G 1991. Cytogenetic characterization of a genetic sexing strain in *Ceratitidis capitata*. Genome 34: 606-611.

Geaccepteerd 17 februari 2003.

Summary

Evolution of sex determination systems in insects

Most organisms reproduce sexually by fusion of an egg cell with a sperm cell. Although virtually all sexual organisms have two sexes – males and females – the underlying genetics of sex determination is very diverse. Evolutionary biologists try to identify the selective forces responsible for this diversity. At the chromosomal level, male heterogamy (male XY, female XX), female heterogamy (female WZ, male ZZ) and haplodiploidy (male haploid, female diploid) are most abundant among insects. Five phases are distinguished in the evolution of sex chromosomes: acquisition of a sex determining function, repression of recombination in the heterogametic sex, differentiation of both sex chromosomes, translocation of the sex determining gene to another chromosome, and loss of the heterogametic (Y or Z) chromosome. In some insects driving sex chromosomes are found which can distort the proportion of males and females in a population. In some haplodiploids, sex is determined by the allelic state of a single locus (male homozygous, female heterozygous), but in others another yet unknown mechanism must operate. The little information known about the genetics of sex determination suggests that the actual genes involved show little similarity between insect groups.