

Evolutie in actie: het ontstaan van nieuwe soorten insecten via gastheerrasvorming

Wereldwijd sterven er jaarlijks vele soorten uit, maar er komen ook steeds nieuwe (insecten-) soorten bij! Dit artikel beschrijft het ontstaan van soorten via gastheerrasvorming. Gastheerrassen ontstaan doordat herbivore insecten zich aanpassen aan verschillende waardplanten (gastheren). Dit proces wordt uitgebreid toegelicht aan de hand van het waterleliehaantje (*Galerucella nymphaeae*, Coleoptera: Chrysomelidae). Tenslotte worden kort enkele andere mogelijkheden voor het ontstaan van soorten besproken.

Entomologische Berichten 62(2): 43-47

Trefwoorden: *Galerucella nymphaeae*, Chrysomelidae, soortvorming

Inleiding

Tegenwoordig wordt er veel aandacht geschonken aan biodiversiteit en dan met name aan het verdwijnen ervan. Wereldwijd sterven er jaarlijks vele soorten uit, door onder andere habitatvernietiging en versnippering. Veel minder aandacht is er echter voor het ontstaan van nieuwe soorten. Vaak wordt gedacht dat het ontstaan van soorten een zeer langdurige zaak is, maar juist bij insecten kan het in sommige gevallen heel snel gaan. Hoe en wanneer dat kan wordt hieronder beschreven.

Het ontstaan van soorten

De cruciale stap bij het ontstaan van soorten is het optreden van reproductieve isolatie. Theorieën over soortvorming verschillen in de manier waarop dergelijke isolatie wordt bereikt: ofwel door een externe barrière ofwel door een interne barrière.

In het klassieke model van soortvorming is reproductieve isolatie het directe gevolg van een fysieke barrière, zoals een berg of een rivier. Door deze externe barrière wordt een wijd verspreide soort in twee subpopulaties gesplitst. De barrière verhindert genetische uitwisseling tussen de twee dochterpopulaties. Na verloop van (veel) tijd ontstaan er verschillen als gevolg van willekeurige mutaties en verschillende selectiedrukken aan weerszijden van de barrière. Mayr (1942) noemde dit proces allopatrische soort-

Stephanie Pappers & Joop Ouborg

Aquatische Ecologie en Milieubiologie
Universiteit van Nijmegen
Toernooiveld 1
6525 ED Nijmegen
e-mail: pappers@sci.kun.nl

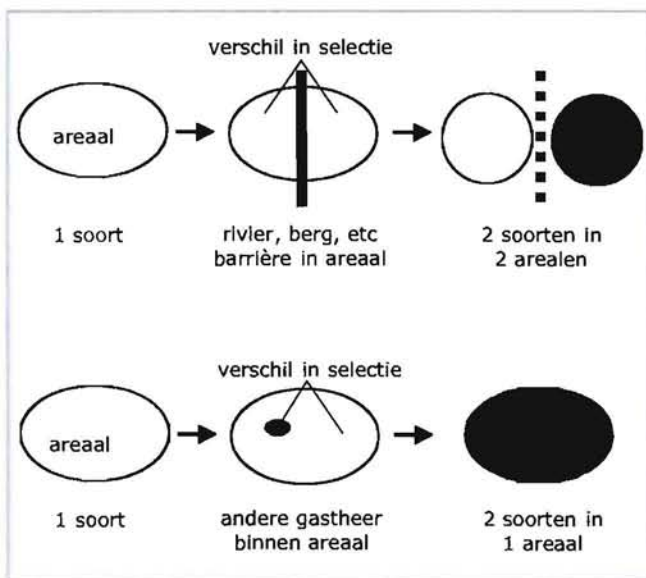


vorming (Grieks: *allos* = apart, *patria* = vaderland, zie ook figuur 1).

Lange tijd werd gedacht dat een fysieke barrière noodzakelijk was voor het ontstaan van nieuwe soorten. Mayr (1942) beweerde dat zonder een fysieke scheiding er altijd genetische uitwisseling zou plaatsvinden tussen de dochterpopulaties; dit zou de differentiatie tussen de twee populaties tegengaan. Het lijkt onwaarschijnlijk dat de meer dan een miljoen beschreven soorten insecten allemaal ontstaan zijn door splitsing als gevolg van fysieke barrières. In de tweede helft van de 20^e eeuw suggereerde Bush (1975) een soortvormingsproces zonder fysieke barrière: sympatrische soortvorming (Grieks: *sym* = samen, zie ook figuur 1). Hierbij evolueren dochterpopulaties binnen één areaal, dat wil zeggen zonder externe barrière. De dochterpopulaties raken reproductief gescheiden door een interne barrière die genetische uitwisseling voorkomt. Bush (1975) dacht dan bijvoorbeeld aan specialistische herbivore of parasitaire insecten. Als een deel van een populatie overstapt op een andere waardplant of gastheer kunnen er onder bepaalde omstandigheden zogenaamde gastheerrassen ontstaan.

Gastheerrasvorming

Een gastheerras is een populatie van een soort die gedeeltelijk reproductief gescheiden is van andere populaties als een direct gevolg van adaptatie aan een bepaalde waardplant (Diehl & Bush 1984). Gastheerrassen worden vaak beschouwd als de eerste stap op weg naar aparte (sympatrische) soorten. Er zijn verschillende eisen waaraan moet worden voldaan voordat er sympatrische soortvorming via gastheerrasvorming kan plaatsvinden (Jaenike 1981, Johnson *et al.* 1996, Kondrashov & Mina 1986):



Figuur 1. Schematische weergave van allopatrische soortvorming (met geografische barrière, boven) en sympatrische soortvorming (zonder geografische barrière, onder).

Schematic overview of allopatric speciation (with geographic barrier, above) and sympatric speciation (without geographic barrier, below).

- 1 de oorspronkelijke en de nieuwe waardplant moeten samen voorkomen, anders wordt een overstap naar de nieuwe gastheer wel heel moeilijk. Bovendien zou er anders ook sprake zijn van een fysieke barrière, namelijk afstand, die voor reproductieve isolatie zorgt, en zou er dus geen sprake zijn van sympatrische soortvorming;
- 2 individuen die leven op verschillende gastheren moeten een verschillend fenotype hebben, bijvoorbeeld een andere kleur vleugels of verschillende lengtes van de ovipositor. Volgens Maynard Smith (1966) is de cruciale stap in gastheerrasvorming het ontstaan van een (deels genetisch bepaalde) polymorfie. Zonder zo'n polymorfie heeft natuurlijke selectie geen aangrijpingspunt en is er geen basis voor adaptatie aan een bepaalde gastheer;
- 3 er moet sprake zijn van gastheervoorkeur of -trouw. Verschil in voorkeur is vaak de eerste stap van gastheerrasvorming doordat het de genetische uitwisseling tussen populaties die leven op verschillende waardplanten beperkt;
- 4 er moet een verschil in fitness verbonden zijn aan het verschil in gastheervoorkeur, met andere woorden iedere populatie moet het op 'zijn eigen' waardplant beter doen dan op de andere waardplant. Dit verschil zorgt voor een natuurlijke selectie en gaat ook weer genetische uitwisseling tussen de twee populaties tegen;
- 5 individuen moeten assortatief paren, dit wil zeggen dat een individu het liefst paart met een individu met een zelfde fenotype, bijvoorbeeld een donkere kever met een donkere, en een lichte kever met een lichte. Assortatieve paring is een verdere belemmering voor genetische uitwisseling tussen de twee populaties. Als de herbivoren in kwestie zijn gastheer ook gebruikt als ontmoetingsplaats voor een partner leidt gastheervoorkeur (voorwaarde 3) zeer waarschijnlijk tot assortatief paren.

Kortom, doordat sommige individuen alleen van gastheer A eten, daarop beter overleven én daarop paren, terwijl andere individuen alleen op gastheer B leven, zullen deze individuen elkaar toch niet tegenkomen. Hierdoor is er een (ecologische) barrière tegen genetische uitwisseling tussen beide gastheerrassen ontstaan en kunnen beide rassen zich onafhankelijk van elkaar verder ontwikkelen. Door het verschil in selectiedruk op de verschillende waardplanten en door toevallige mutaties zullen de populaties nog verder van elkaar differentiëren totdat het twee aparte soorten zijn geworden.

Voorbeeld van gastheerrasvorming: waterleliehaantjes

Sympatrie

Het waterleliehaantje (*Galerucella nymphaeae*, Coleoptera: Chrysomelidae) leeft zowel op de bladeren van waterlelie (*Nymphaea alba*) en gele plomp (*Nuphar lutea*; beide familie van de waterlelie-achtigen Nymphaeaceae) als op de bladeren van waterzuring (*Rumex hydrolapathum*) en veenwortel (*Polygonum amphibium*; beide familie van de duizendknoopachtigen Polygonaceae). Allevier deze planten komen van nature voor in heel West-Europa, vaak zelfs samen in één plas (voorwaarde 1).

Verschillend fenotype

Kevers die leven van waterlelie en gele plomp zijn groter en hebben bredere kaken dan kevers die leven op waterzuring en veenwortel. Ook de kopkapselbreedte van eerste-stadium larven is groter bij larven van waterlelie en gele plomp dan bij larven die op de andere twee gastheren leven. Verder zijn kevers op de waterlelie-achtigen donkerder van kleur dan die op de duizendknoopachtigen. Tenslotte leggen kevers van waterlelie en gele plomp grotere eitjes, maar wel minder per pakket (Pappers *et al.* 2001).

Deze resultaten lijken al te duiden op aanpassing aan de gastheer, maar dat hoeft niet zo te zijn. Waterlelie en gele plomp hebben weliswaar taaier bladeren, maar de grotere kaakbreedte van de kevers die hierop leven kan ook ontstaan zijn door dit taaier dieet. De kevers 'trainen' als het ware hun kaken door de harde bladeren te eten, vergelijkbaar met de brede schouders die een gewichtheffer ontwikkelt in de sportschool. Ook de lengte van de kever kan door zijn dieet worden beïnvloed, bijvoorbeeld door een verschil in de hoeveelheid calorieën. Van gastheerrasvorming is alleen sprake als de verschillen in uiterlijk niet alleen door dergelijke omgevingsfactoren worden beïnvloed maar een genetische basis hebben.

Om te onderzoeken of de gevonden verschillen een genetische basis hebben werden kruisingsexperimenten gedaan en werden de morfologische kenmerken van de ouders vergeleken met die van hun nakomelingen die een ander dieet kregen. Zo kan het effect van de genen gescheiden worden van dat van de omgeving. Als bijvoorbeeld de broers van de gewichtheffer uit het voorbeeld hierboven ook brede schouders hebben, net als hun vader, terwijl deze niet trainen is het waarschijnlijk dat brede schouders 'in de familie' zitten. Waterleliehaantjes erven, in ieder geval voor een deel, hun lengte en kaakbreedte van hun ouders. De rest wordt bepaald door het dieet dat ze krijgen (Pappers *et al.* in press). Met andere woorden, variatie in kaakbreedte en



Figuur 2. *Galerucella nymphaeae* op gele plomp (links) en op veenwortel (rechts).
Galerucella nymphaeae on Yellow Waterlily (left) and on Amphibious Bistort (right). Foto: R. Beenen.

lichaamslengte heeft een genetische basis waarop natuurlijke selectie kan inwerken (voorwaarde 2).

Gastheervoorkeur

Volwassen kevers uit het veld werd de keuze gegeven uit stukjes blad van de vier gastheerplanten. Uit deze test bleek dat volwassen kevers de voorkeur geven aan de planten van hun 'eigen' gastheerfamilie: kevers van de waterlelie-achtigen eten het liefst waterlelie-achtigen kevers van duizendknoopachtigen eten bij voorkeur duizendknoopachtigen (figuur 3). Uit hetzelfde experiment bleek ook dat vrouwtjeskevers hun eieren het liefst leggen op bladeren van hun eigen gastheerfamilie. Er is dus sprake van zowel een voedselvoorkeur als een ovipositievoorkeur. Ook van de nakomelingen uit het kruisingsexperiment werd de voedselvoorkeur bepaald. Hiervoor werd een deel van de eipakketten in het midden van een bakje met stukjes blad van alle vier de gastheren gelegd. Zelfs de larfjes die net uit het ei kruipen, en dus nog geen ervaring hebben met een bepaalde plant, hebben een duidelijke voedselvoorkeur voor bladeren van de soort waar hun ouders op leefden. Larven waarvan de ouders ouders op twee verschillende plantenfamilies leefden hebben niet een echt uitgesproken voorkeur maar lijken de slappere bladeren van de duizendknoopachtigen te verkiezen boven de hardere bladeren van waterlelie en gele plomp (Pappers *et al.* in press).

Fitnessverschillen

Het kruisingsexperiment leverde nog meer op, want behalve in het voedselkeuze-experiment werden nakomelingen ook gekweekt in een situatie waarin ze géén keus hadden en dus moesten 'eten wat de pot schaft'. Larven met ouders van waterzuring en veenwortel overleefden slecht op waterlelie en gele plomp, waarschijnlijk omdat hun kaakjes de taaie bladeren niet aankonden. Ook kevers afkomstig van ouders van waterlelie en gele plomp overleefden slechter op de andere gastheer. Hierbij spelen waarschijnlijk specifieke afweerstoffen van de planten een belangrijke rol. Niet alleen de overleving is slechter, ook de ontwikkeling van larve tot adult duurt langer op de 'verkeerde' gastheer. Of omgekeerd: larven overleven en ontwikkelen zich het beste op de waardplant van hun ouders; aan die plant zijn ze aan aangepast (Pappers *et al.* 2002, in press).

Assortatief paren

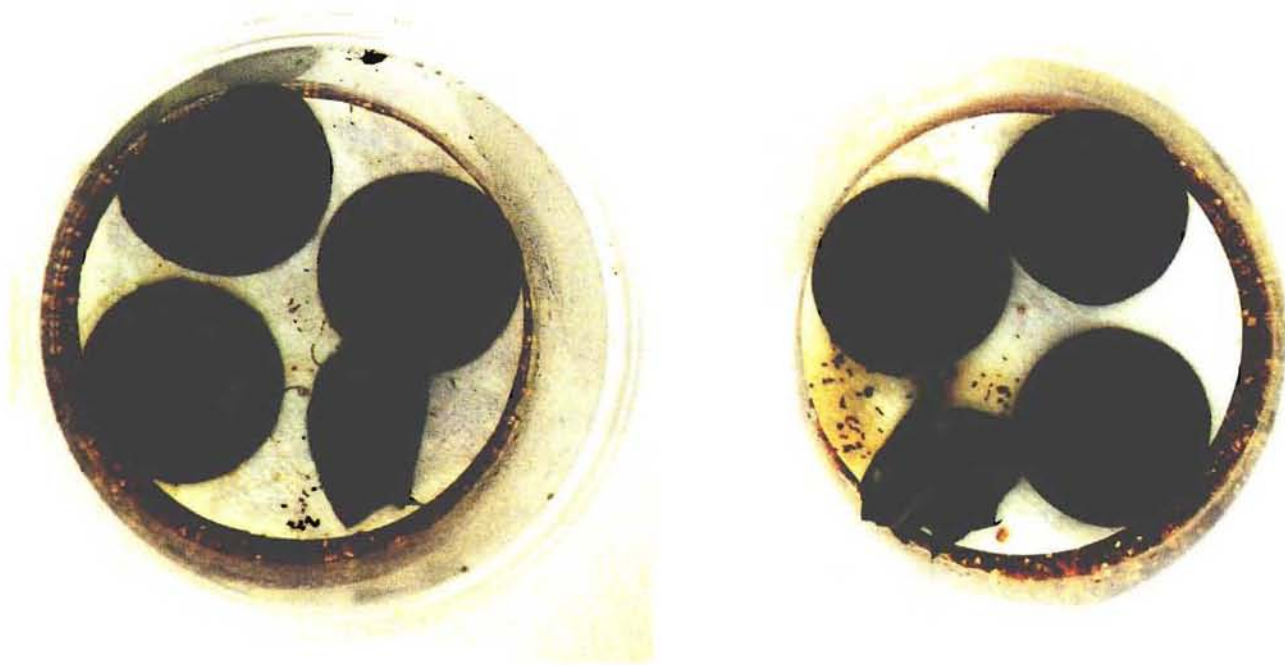
Uit het kruisingsexperiment is al bekend dat de verschillende kevers in het laboratorium onderling kunnen paren en vruchtbare nakomelingen kunnen produceren. Het was echter de vraag of ze dat ook in de natuur doen. Zoals hierboven al gezegd paren waterleliehaantjes op de plant waar ze van eten én hebben ze een duidelijke voedselvoorkeur (figuur 4). Het lijkt dus vanzelfsprekend dat kevers met een 'waterlelie-achtig' fenotype (donker, groot, brede kaken) vooral zullen paren met kevers met hetzelfde fenotype en dit geldt ook voor kevers met een 'duizendknoopachtig' fenotype (licht, klein, minder brede kaken).

In de natuur is dit onderzocht door na te gaan hoeveel uitwisseling van genetisch materiaal er eigenlijk plaatsvindt tussen keverpopulaties die leven op verschillende gastheerplanten. Daartoe werd DNA van enkele honderden kevers verzameld. In een eerste experiment werden willekeurige stukken DNA vermeerderd met speciale enzymen. Deze stukken werden vervolgens gescheiden, waarna er een karakteristiek bandenpatroon onstond: een soort DNA-streepjescode. Aan de hand hiervan kon worden uitgerekend wat de erfelijke verwantschap was tussen de kevers. Hieruit bleek dat er heel weinig uitwisseling van erfelijk materiaal was tussen de populaties op de verschillende gastheren: de populaties paren in de natuur dus inderdaad nauwelijks met elkaar, hoewel ze naast elkaar voorkomen in één en dezelfde plas (Pappers 2001).

Uit de experimenten bleek dus dat er bij het waterleliehaantje sprake is van twee gastheerrassen: een ras dat leeft op waterlelie en gele plomp en een ander ras dat leeft op waterzuring en veenwortel. Deze rassen vormen de eerste stap op weg naar nieuwe soorten. Of het voor het waterleliehaantje ooit zover komt moet de toekomst uitwijzen.

Andere voorbeelden van gastheerrasvorming

Naast het hierboven beschreven voorbeeld zijn er nog vele andere voorbeelden van gastheerrasvorming, onder andere bij andere bladhaantjes (*Chrysosus* spp.), boorvliegen (*Rhagoletis pomonella*, *Eurosta solidaginis*), stippelmotten (*Yponomeuta* spp.), de bladluis *Acyrtosiphon pisum*, cicades (*Enchenopa binotata*, *Nilaparvata lugens*) en schildwespen (*Asobara* spp.). De bekendste hiervan is waarschijnlijk de ap-



Figuur 3. Vraatpatroon in een bakje met twee kevers van Nymphaeaceae waardplanten (links) en met twee kevers van Polygonaceae waardplanten (rechts).

Feeding pattern of two beetles from the Nymphaeaceae (left) and of two beetles from the Polygonaceae (right).

pelboorvlieg (*Rhagoletis pomonella*). Deze vlieg stapte in Amerika over van eenstijlige meidoorn (*Crataegus monogyna*) naar de geïntroduceerde appelboom. De vliegen op meidoorn en appel verschillen onder andere in de lengte van hun legboor (deze is afgestemd op de grootte van de vruchten) en hun fenologie. Verder werden ook opmerkelijke verschillen gevonden in het DNA van de vliegen. Omdat bekend is dat de appel pas rond 1840 in Amerika werd geïntroduceerd moeten al deze verschillen ontstaan zijn in minder dan 150 jaar (Feder 1998)! Daarmee laat de appelboorvlieg zien dat rasvorming heel snel kan gaan.

Andere voorbeelden van sympatrische soortvorming

Hoewel dit artikel vooral ingaat op sympatrische soortvorming via gastheerrasvorming zijn er nog twee andere mogelijkheden voor (snelle) sympatrische soortvorming die wij graag kort willen toelichten.

De eerste is hybridisatie en/of polyploidisatie, waarbij het aantal chromosomen verdubbelt. Hierdoor is de nieuwe soort direct reproductief geïsoleerd van de oudersoorten, omdat de nieuwe soort $4n$ chromosomen heeft en de oudersoorten $2n$. Beide processen zijn vooral bekend van planten, maar hybridisatie leidend tot soortvorming komt ook bij insecten voor, onder andere bij veldsprinkhanen (*Colella* spp.) en fruitvliegen (*Drosophila* spp.; Arnold & Emms 1998).

De tweede is een infectie met een parasiet zoals de bacterie *Wolbachia*. Deze bacterie veroorzaakt incompatibiliteit tussen dragers en niet-dragers of tussen dragers van verschillende stammen. In andere gevallen leidt een infectie met *Wolbachia* tot ongeslachtelijke voortplanting (parthenogenese) of het omvormen van een mannetje tot een vrouwtje

(feminisatie). Bij het ontstaan van verschillende soortcomplexen wordt een rol gezien voor *Wolbachia*, onder andere bij fruitvliegen (*Drosophila* spp.), sluipwespen (*Nasonia* spp.), de rijstklander (*Sitophilus oryzae*) en krekels (*Gryllus* spp.; Werren 1998).

Conclusies

De voorbeelden in dit artikel tonen aan dat soortvorming ook kan plaatsvinden zonder fysieke barrière en dat dit soms heel snel kan gaan, zelfs binnen 150 jaar!. Naast aandacht voor het verlies van biodiversiteit zou er ook meer aandacht moeten komen voor het ontstaan van biodiversiteit. Met name bij herbivore insecten kunnen via gastheerrasvorming snel nieuwe soorten ontstaan. In de toekomst zal dit waarschijnlijk vaker gebeuren, omdat er meer exotische planten worden geïntroduceerd. Deze exoten worden hier veelal in eerste instantie niet gegeten en kunnen dus dienst doen als alternatieve voedselbron voor inheemse insecten. Net als bij de appelboorvlieg zal dat vaak leiden tot gastheerrasvorming en het ontstaan van nieuwe soorten insecten.

Dankwoord

De auteurs bedanken Rinny Kooi, Jan Bruin en een anonieme referent voor hun commentaar op een eerdere versie van dit artikel. Ron Beenen wordt bedankt voor het beschikbaar stellen van de dia's. Dit artikel is CWE publicatie nr. 281.



Figuur 4. Parende kevers op een stukje *Rumex* blad met duidelijk zichtbaar de vraatsporen en een eipakket.
Mating beetles on a Rumex leaf disc, feeding pattern and an egg clutch are clearly visible.

Literatuur

- Arnold ML & Emms SK 1998. Paradigm lost: natural hybridisation and evolutionary innovations. In: Endless forms, species and speciation Howard DJ & Berlocher SH (eds): 379-389. Oxford University Press.
- Bush GL 1975. Modes of animal speciation. *Annual review of Ecology & Systematics* 6: 339-364.
- Diehl SR & Bush GL 1984. An evolutionary and applied perspective of insect biotypes. *Annual Review of Entomology* 29: 471-504.
- Feder JL 1998. The Apple Maggot fly, *Rhagoletis pomonella*. Flies in the face of conventional wisdom about speciation? In: Howard DJ & Berlocher SH (eds). *Endless forms, species and speciation*: 130-144. Oxford.

- Jaenike J 1981. Criteria for ascertaining the existence of host races. *American Naturalist* 117: 830-834.
- Johnson PA, Hoppensteadt FC, Smith JJ & Bush GL 1996. Conditions for sympatric speciation: a diploid model incorporating habitat fidelity and non-habitat assortative mating. *Evolutionary Ecology* 10: 187-205.
- Kondrashov AS & Mina MV 1986. Sympatric speciation: when is it possible? *Biological Journal of the Linnean Society* 27: 201-223.
- Maynard Smith J 1966. Sympatric speciation. *American Naturalist* 100: 637-650.
- Mayr E 1942. *Systematics and the origin of species*. Harvard University Press.
- Pappers SM 2001. Evolution in action: host race formation in *Galerucella nymphaeae*. PhD-thesis, Rijksuniversiteit Leiden.
- Pappers SM, Dommelen H van, Velde G van der & Ouborg NJ 2001. Differences in morphology and reproductive traits of *Galerucella nymphaeae* from four host plant species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99: 183-191.
- Pappers SM, Velde G van der & Ouborg NJ 2002. Host preference and larval performance suggest host race formation in *Galerucella nymphaeae*. *Oecologia* 130: 440
- Pappers SM, Velde G van der, Ouborg NJ & Groenendaal, J van. In press. Genetically based polymorphisms in morphology and life history associated with putative host races of the water lily leaf beetle *Galerucella nymphaeae*. *Evolution*.
- Werren JH 1998. *Wolbachia* and speciation. In: *Endless forms, species and speciation*. (Howard DJ & Berlocher SH eds.): 245-260. Oxford University Press.

Geaccepteerd 6.v.2002.

Summary

Evolution in action: the development of new species of insects through host race formation

Worldwide, biodiversity is declining as a result of habitat destruction and fragmentation. However, also new species develop, for instance via host race formation. A host race is a group of individuals which is reproductively isolated from other groups of conspecifics as a direct consequence of adaptation to different host species. Host race formation can occur only under certain conditions, e.g. the herbivores should have a strong host preference accompanied with fitness effects. The waterlily leaf beetle *Galerucella nymphaeae* provides a good example of host race formation. This beetle lives on hosts of two different plant families (Nymphaeaceae and Polygonaceae) which both occur naturally in western Europe. Beetles living on either host family differ in morphology, reproductive traits, host preference and host-based survival. Breeding experiments showed that they can easily interbreed in captivity. DNA analysis however showed that they hardly do so in the field.

The waterlily leaf beetle is not the only example of host race formation; the phenomenon occurs in a wide variety of herbivorous insects. The introduction of exotic weeds seems to facilitate host race formation and will probably occur more frequently in the future. Therefore, attention should be given not only to the