

Spintmijten leren foerageren

nieuw licht op de evolutie van waardplantspecialisatie en gastheerrasvorming

Het is al lange tijd bekend, in ieder geval bij entomologen, dat de meeste plantenetende geleedpotigen heel kieskeurig zijn in hun voedselkeuze. Terwijl de hele wereld vol staat met allerlei verschillende soorten groene eetbare planten, gaan ze specifiek op zoek naar die ene plantensoort die zo lekker is. Ter vergelijking: het is alsof wij mensen ons hele leven lang alleen maar aardappels zouden eten. Waarom zijn de meeste geleedpotigen zo gespecialiseerd? En onder welke omstandigheden leidt evolutie door natuurlijke selectie tot specialisatie? In dit artikel wordt onderzoek op dit gebied samengevat (recent tevens als proefschrift verschenen), en wordt uitgelegd waarom het vermogen om te leren bij herbivore geleedpotigen kan leiden tot de evolutie van specialisatie en gastheerrasvorming.

Entomologische Berichten 62(3-4): 66-72

Trefwoorden: soortvorming, *Tetranychus urticae*

Inleiding

In mijn proefschrift (Egas 2002) ligt de nadruk op foerageergedrag - hoe goed kun je kiezen wat het beste is om te eten? Stel je voor dat er een doos vol met snoepjes en koekjes voor een proefpersoon staat, allemaal verschillend en sommige natuurlijk lekkerder dan andere. Een waarnemer observeert welke koekjes en snoepjes de proefpersoon uitkiest en kan daarbij verschillende gradaties van selectiviteit vaststellen. Een extreme vorm is niet-selectief foerageren: de proefpersoon pakt willekeurig wat uit de doos. Een andere uiterste is optimaal foerageren. Hierbij weet de proefpersoon perfect hoe lekker het verschillende snoepgoed is, localiseert onmiddellijk het lekkerste en verorbert dat, gevolgd door het op één na lekkerste, enzovoort. Alle vormen van selectiviteit tussen deze twee uitersten behoren natuurlijk tot de mogelijkheden. Iets dergelijks kun je je ook voorstellen bij het foerageergedrag van herbivoren in een vegetatie van verschillende plantensoorten. Sommige soorten herbivoren zijn beter dan andere in staat de plantensoort(en) te selecteren waarop ze het best kunnen leven. Er zijn vrijwel geen soorten die niet-selectief zijn, maar ook vrijwel geen soorten die optimaal kunnen foerageren.

Welke invloed heeft foerageergedrag op de evolutie van

Martijn Egas

Instituut voor Biodiversiteit en
Ecosysteem Dynamica
Universiteit van Amsterdam
Kruislaan 320
1098 SM Amsterdam
egas@science.uva.nl

specialisatie? Het ligt voor de hand dat de mate van selectiviteit een belangrijk aspect kan zijn in dit evolutionaire proces. Immers, een herbivoor die beter onderscheid kan maken tussen verschillende plantensoorten kan het zich ook eerder veroorloven om aangepast te zijn aan het exploiteren van slechts een klein aantal plantensoorten (afgewogen tegen het risico om te verkommeren op de plantensoorten waaraan hij niet is aangepast wanneer hij een verkeerde foerageerbeslissing maakt). Aan de andere kant doet een herbivoor die niet zo goed kan foerageren er misschien beter aan om zijn risico te spreiden en zich aan te passen aan het exploiteren van veel plantensoorten (maar wel minder efficiënt).

Vanuit het ecologisch perspectief is er nog niet veel theorie ontwikkeld over de evolutie van specialisatie. Wel is het zo dat vrijwel alle theorieën uitgaan van een zogeheten 'fitness trade-off'. Trade-off betekent letterlijk ruilhandel en staat voor een situatie waarin de mogelijkheden beperkt zijn. De fitness trade-off voor herbivoren beschrijft een situatie waarin de generalist veel verschillende plantensoorten kan eten maar allemaal niet zo efficiënt, terwijl de specialist zijn voedselplant wel efficiënt exploiteert maar ten koste van zijn prestaties op andere diëten. Naar mijn mening is deze aanname plausibel; diverse artikelen in de literatuur laten zien waarom het niet eenvoudig is zo'n trade-off experimenteel aan te tonen (zie bijvoorbeeld Fry 1993; Joshi & Thompson 1995).

In de evolutionair-ecologische theorie waren tot nu toe alleen voorspellingen beschikbaar voor de evolutie van specialisatie onder niet-selectief of onder optimaal foerageergedrag. Dit is begrijpelijk als je weet dat dit de twee eenvoudigste vormen van foerageergedrag zijn om te analyseren. Maar, zoals hierboven uitgelegd, zijn dit ook de twee uiterste vormen van foerageergedrag en bovendien de minst waarschijnlijke die zullen voorkomen onder herbivore geleedpotigen. De theorie voorspelt dat herbivoren altijd zullen evolueren tot specialisten als ze optimaal kunnen foerageren, maar als ze niet-selectief zijn is voor dezelfde evolutionaire uitkomst een sterke fitness trade-off nodig (zodat een herbivoor die een bepaalde plantensoort beter



Figuur 1. Een spintmijt (volwassen vrouwtje) van de 'rode' vorm (rechts) wordt aangevallen door een volwassen roofmijt (*Phytoseiulus persimilis*). Beide zijn c. 1 mm groot. Foto: Bert Mans.

A spider mite (adult female) of the 'red' type (right) under attack of an adult predatory mite (Phytoseiulus persimilis). Both are approximately 1 mm long.

kan exploiteren zwaar onder de maat presteert op de andere soorten).

Een belangrijke open vraag is dus wat we moeten verwachten voor herbivoren met een foerageerstrategie tussen deze twee extremen in. Om meer inzicht te krijgen in deze vraag heb ik de theorie uitgebreid voor het hele scala van foerageerstrategieën. (Geïnteresseerden kunnen meer lezen over de methode in kader 1). Een algemeen resultaat in mijn modellen is dat evolutie leidt tot een populatie generalistische herbivoren. In de meeste gevallen echter splitst zo'n populatie zich vervolgens op in meer gespecialiseerde subpopulaties. Een herbivore soort hoeft daarvoor niet zo goed te kunnen foerageren (maar moet wel enigszins selectief zijn). De conclusie is dus dat evolutie in veel gevallen leidt tot specialisatie via het opsplitsen van een populatie generalisten.

Leren foerageren

De modellen leveren een voorwaarde voor de evolutie van specialisatie die experimenteel toetsbaar is: een herbivoor moet in staat zijn in zekere mate selectief te foerageren. Deze voorwaarde heb ik onderzocht voor de herbivore mijt *Tetranychus urticae* (figuur 1; letterlijk vertaald de brandnetelspintmijt, maar de gebruikelijke Nederlandse naam is kasspintmijt, onder kamerplantliefhebbers ook bekend als spint). Deze soort is een zegen voor evolutionair-ecologisch onderzoek, want hij is makkelijk te kweken, heeft een korte generatieomloop en is eenvoudig te manipuleren en onder controle te houden. Verder staat de soort te boek als een extreme generalist, waargenomen op meer dan 900 verschillende waardplanten van 124 families (Bolland *et al.* 1998). Aan de andere kant zijn er aanwijzingen dat lokale populaties wel gespecialiseerd zijn op lokaal voorkomende plantensoorten en ook dat dit misschien kan leiden tot soortvorming op verschillende waardplanten (bijvoorbeeld Gotoh *et al.* 1993).

Om in enige mate flexibel te kunnen foerageren moeten herbivore geleedpotigen kunnen leren welke voedselbronnen

Kader 1

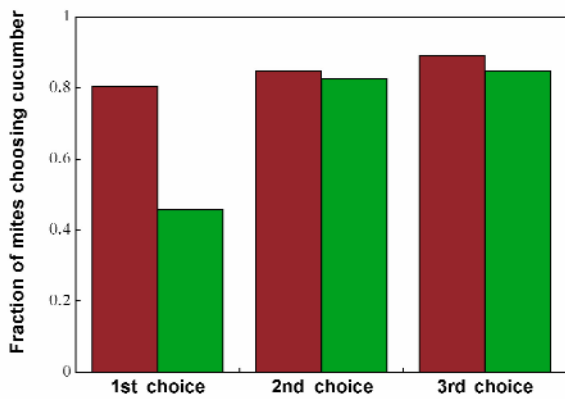
Adaptieve dynamica en soortvorming

Theoretische studies in het vakgebied van de evolutionaire ecologie onderzoeken evolutionaire veranderingen in ecologische kenmerken, uitgaande van voortplanting door middel van klonen. Simpel gesteld gaat een evolutionair-ecologische analyse als volgt: eerst definiëren we de groeiomstandigheden van een populatie van individuen (de 'residenten') die allemaal dezelfde waarde voor het ecologische kenmerk (de 'strategie') hebben. Vervolgens introduceren we een 'mutant' met een afwijkende strategie en bepalen we of de mutant al dan niet in deze door de residenten bepaalde situatie in aantal kan toenemen. In het eerste geval zal de mutant de populatie kunnen overnemen (we noemen dit invasie van de mutant) en heeft er een evolutionaire verandering plaatsgevonden in de populatie. In het laatste geval sterft het mutante type uit en heeft er dus geen evolutionaire verandering plaatsgevonden.

Een beroemd concept dat in dergelijke studies wordt toegepast is dat van de evolutionair stabiele strategie, of ESS. Wanneer alle individuen in de populatie deze strategie hebben maakt dat de populatie immuun voor invasies van zeldzame mutanten met willekeurig welke andere strategie. De ESS kenmerkt zich dus door de situatie dat alle denkbare mutanten een negatieve groeisnelheid hebben en er geen evolutionaire verandering meer kan optreden.

In de laatste 20 jaar zijn evolutionair ecologen zich echter gaan realiseren dat het beschrijven van ESS-en geen volledig beeld geeft van evolutie. Bijvoorbeeld, een ESS is niet noodzakelijkerwijs bereikbaar vanuit een willekeurige beginsituatie via graduele evolutie (de strategie is wel evolutionair stabiel maar niet convergentiestabiel). Een dergelijke situatie wordt 'Hof van Eden'-strategie genoemd: als je eruit wordt gezet kun je er nooit meer in terugkomen. Aan de andere kant hoeft een strategie die via graduele evolutie wel bereikt kan worden niet noodzakelijkerwijs een fitnessmaximum te zijn (de strategie is wel convergentiestabiel maar niet evolutionair stabiel). Er is nu een nieuwe methode ontwikkeld die een volledige beschrijving toelaat van de evolutionaire dynamica in ecologische modellen (zie bijvoorbeeld Dieckmann 1997; Geritz *et al.* 1998). Deze methode is door zijn ontwikkelaars *adaptive dynamics* genoemd.

De beroemdste en meest opwindende karakteristiek van *adaptive dynamics* is dat het een beschrijving toelaat van een proces van evolutionaire vertakking (figuur 1). In deze beschrijving evolueert een monomorfe populatie (een populatie met maar één resident fenotype) naar een waarde voor het ecologische kenmerk die niet evolutionair stabiel is. Dientengevolge verandert het selectieregime van directioneel (evolutie in één richting) naar disruptief (evolutie in twee richtingen tegelijk) wanneer de strategie in de populatie dicht genoeg bij deze waarde is. Mutanten met een kleinere, maar ook met een grotere, waarde voor het ecologische kenmerk kunnen nu binnendringen en - mits de modelomstandigheden het samenleven van twee strategieën toestaan - dit de populatie in twee verschillende 'takken' doen opsplitsen. Deze situatie is een natuurlijke analogo van soortvorming en geeft evolutionair ecologen voor het eerst de mogelijkheid om te onderzoeken onder welke ecologische condities soortvorming kan optreden. Evolutionaire vertakking is dan ook al in gebruik als paradigma voor soortvorming. In dit paradigma leidt 'uiteenscheurende' (disruptive) selectie op een ecologisch kenmerk tot selectie voor reproductieve isolatie, door middel van paring met voorkeur voor een bepaalde partner (assortative mating). Individuen met extreme fenotypen hebben in zo'n situatie de hoogste fitness, maar als ze een willekeurige partner kiezen voor hun voortplanting zal de fitness van hun nakomelingen lager zijn. Het is dan dus voordelig om een voorkeur te ontwikkelen voor paring met individuen met een vergelijkbaar fenotype - assortative mating. Dit geeft de aanzet tot de vorming van twee nieuwe soorten uit de oorspronkelijke soort.



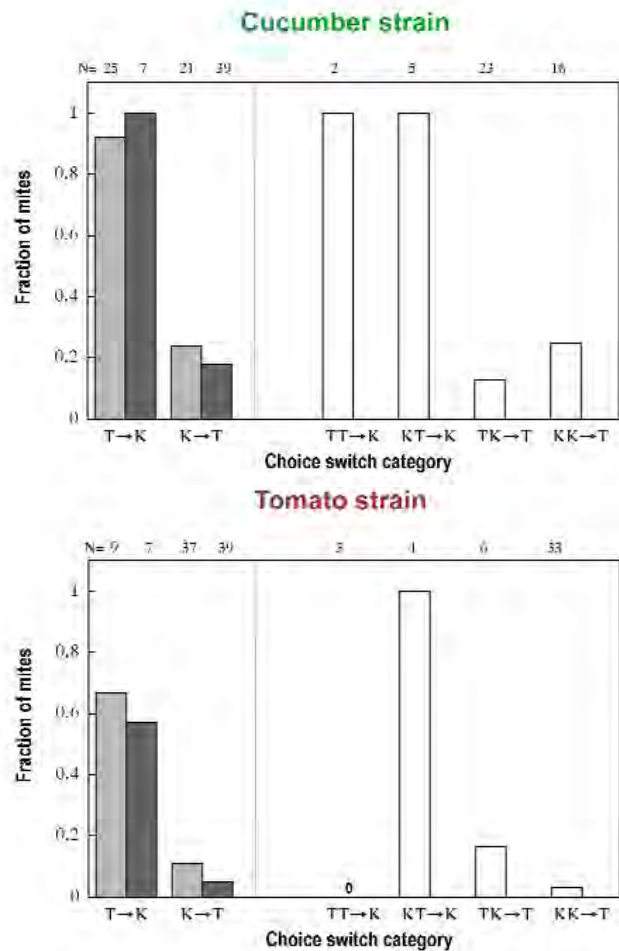
Figuur 2. De fractie mijten die voor komkommer kozen in respectievelijk hun eerste, tweede en derde keuzetoets. Rode balken = mijten van de tomaatstam; groene balken = mijten van de komkommerstam. *The mite fraction choosing cucumber in their first, second and third choice test, respectively. Red bars = mites of the tomato strain; green bars = mites of the cucumber strain.*

beschikbaar zijn in de omgeving, moeten ze kunnen inschatten hoe goed ze presteren op de verschillende voedselbronnen en daarop hun foerageerstrategie baseren. Als zelfs deze kleine mijt (volwassen vrouwtjes zijn ± 1 mm lang), die niet kan vliegen, beperkte waarnemingszintuigen heeft en maar een klein brein, hiertoe in staat is, dan zal dat voor vele andere herbivore geleedpotigen zeker gelden.

In verschillende studies is gebleken dat *T. urticae* inderdaad kan leren: individuen passen hun voedselkeuze aan naarmate ze meer ervaring hebben met het voedsel. Bovendien leidt dat ertoe dat de individuen een grotere voorkeur ontwikkelen voor het voedsel waar ze beter van kunnen leven (dat wil zeggen, meer eieren kunnen produceren, sneller kunnen ontwikkelen en langer kunnen leven). Ik geef daar in de volgende alinea's een paar voorbeelden van.

Adaptief leren van waardplantvoorkeur

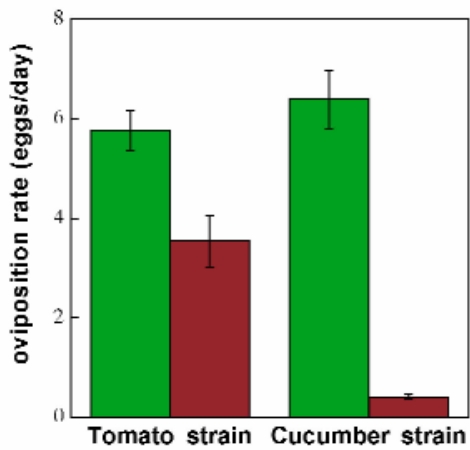
In het eerste voorbeeld (Egas & Sabelis 2001) werd de voorkeur van de spintmijt voor stukjes blad van tomaat of komkommer drie keer achter elkaar getoetst. Volwassen vrouwtjes werden individueel op een speld gezet die onvermijdelijk leidde naar het grensgebied tussen de twee verschillende 'bladschijfjes'. Ze liepen dan een uurtje rond op beide bladsoorten en vestigden zich vervolgens voor de rest van de dag op een van de twee. Dit werd genoteerd als de keuze van de mijt en leidde er tevens toe dat de mijt die dag ervaring opdeed met alleen die plantensoort waarvoor gekozen was. De volgende dag werd een tweede keuzetoets op identieke wijze uitgevoerd en de dag erna een derde. Daarna werd van de volwassen vrouwtjes ook nog een aantal fitnessmaten gemeten (eilegnsnelheid op tomaat of komkommer, sterfte, ontwikkelingssnelheid van de nakomelingen, en sterfte van de nakomelingen) om na te kunnen gaan of de keuzes adaptief waren. Er werden twee stammen gebruikt: een van spintmijten verzameld in een kas waar al meer dan tien jaar komkommer werd gekweekt (de 'komkommerstam'), en een van



Figuur 3. Het patroon van mijten die 'van gedachten veranderen'. In de linkerpanelen staan de mijtenfracties die eerst tomaat hadden gekozen en daarna komkommer (T-->K) of vice versa (K-->T). Lichtgrijze balken zijn mijten die van de eerste naar de tweede toets een andere keuze maakten, donkergrijze balken van de tweede naar de derde toets. In de rechterpanelen staan mijtenfracties die van de tweede naar de derde toets een andere keuze maakten, uitgesplitst voor de keuze in de eerste toets (vergelijk dus TT-->K met KT-->K, en TK-->T met KK-->T). Mijten van a) de komkommerstam, en b) de tomaatstam. Aantallen mijten staan boven de grafieken (N).

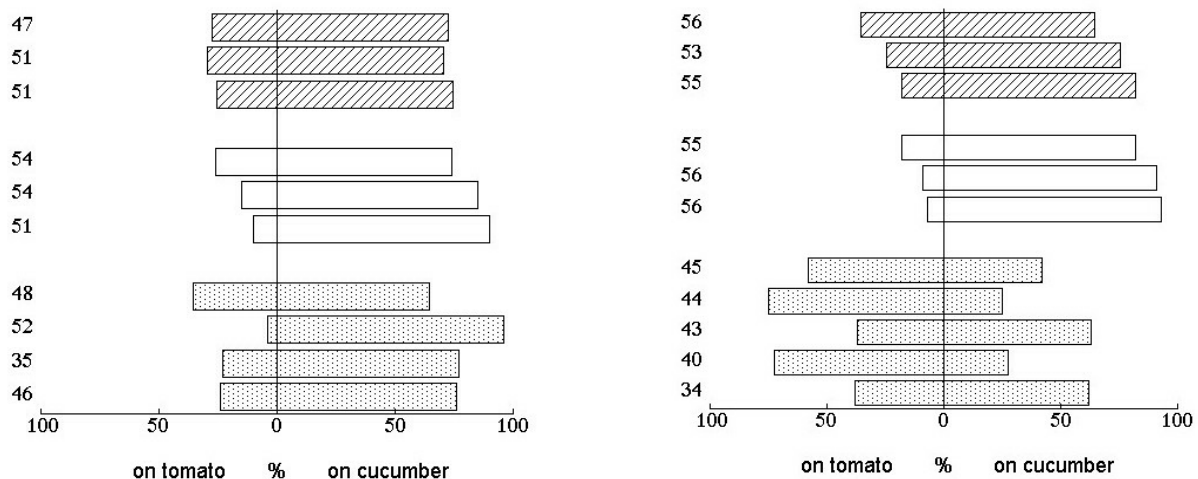
The pattern of mites échanging their mindsí. Left panels: the fraction of mites which first chose tomato and then cucumber (T-->K), or vice versa (K-->T). Light grey bars: mites changing choice from the first to the second test; dark grey bars: mites changing choice from the second to the third test. The right panels are the fractions of mites changing choice from the second to the third test, split up for their choice in the first test (so, compare TT-->K with KT-->K, and TK-->T with KK-->T). Mites are of the cucumber strain (a) or the tomato strain (b). The number of mites is indicated above the graphs (N).

spintmijten verzameld in een kas waar al meer dan tien jaar tomaat werd gekweekt (de 'tomaatstam'). Hier worden de resultaten voor de komkommerstam besproken; de resultaten voor de tomaatstam waren vergelijkbaar maar minder uitgesproken. In figuur 2 is te zien dat door de drie keuzetoetsen heen de voorkeur voor komkommer groeit. We kunnen beter begrijpen waarom als we wat gedetailleerder kijken naar mijten die 'van gedachten veranderen' (figuur 3).



Figuur 4. Eilegnsnelheid (aantal eieren per dag; ± 1 standaardfout) voor mijten van de tomaatstam en de komkommerstam op komkommer (groene balken) en tomaat (rode balken).
Oviposition rate (number of eggs per day; ± 1 s.e.) for mites of the tomato strain and the cucumber strain on cucumber (green bars) and tomato (red bars).

Dit zijn mijten die in de ene toets de ene plant kozen en in de volgende toets de andere plant. Voor de komkommerstam wordt dan duidelijk dat mijten die eerst tomaat hadden gekozen de volgende keer vrijwel allemaal naar komkommer gaan (T-->K; linkerpaneel figuur 3a). Mijten die eerst komkommer kozen daarentegen kiezen de volgende keer vrijwel nooit voor tomaat (KT; linkerpaneel figuur 3a). Dit laat duidelijk zien dat het gedrag van de mijten verandert met de

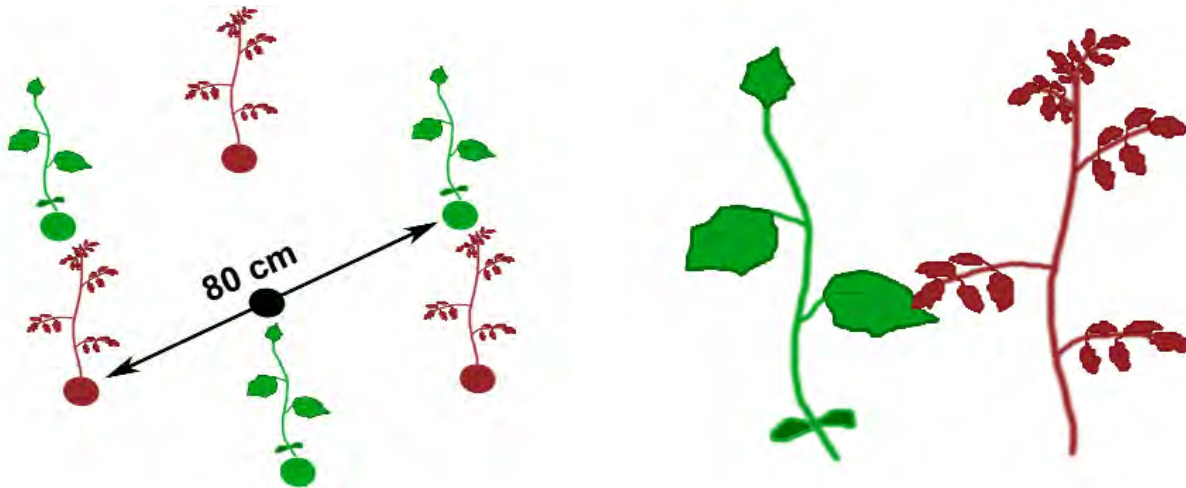


Figuur 5. Variatie in conditionering van voorkeur voor tomaat of komkommer. De onderste balken (grijs) geven de voorkeur weer van onervaren mijten (gekweekt op boon). De middelste balken (wit) geven de voorkeur van mijten, gekweekt op komkommer, en de bovenste balken (gestreept) van mijten, gekweekt op tomaat. Mijten van (a) een komkommerstam uit Nootdorp en (b) van een tomaatstam uit Naaldwijk. Verschillende balken van dezelfde behandeling geven verschillende replicais weer; de getallen links van de balken zijn de aantallen mijten per replica.
Variation in conditioning of preference for tomato or cucumber. The bars at the bottom (grey) show the preference of naive mites (reared on bean). The central bars (white) show the preference of mites reared on cucumber, and the top bars (hatched) of mites reared on tomato. Mites of (a) a cucumber strain from Nootdorp, and (b) of a tomato strain from Naaldwijk. Different bars of the same treatment represent different replicas; the numbers left of the bars are the numbers of mites per replica.

ervaring die ze opbouwen: ze leren een afkeer van tomaat en een voorliefde voor komkommer (een duidelijk geval van 'acquired taste').

Voor de liefhebber: in de rechterpanelen van figuur 3 staan de fracties mijten die van de tweede naar de derde toets een andere keuze maakten, uitgesplitst voor de keuze in de eerste toets (vergelijk dus TT-->K met KT-->K, en ook TK-->T met KK-->T). Hieruit kan worden afgelezen of de ervaring in de eerste keuzetoets nog invloed had op 'van gedachten veranderen' tussen de tweede en de derde keuzetoets. In het algemeen blijkt dit niet zo te zijn: de fracties mijten zijn vergelijkbaar, terwijl ze toch een verschillende eerste keuze hadden gemaakt (uitgezonderd de paar mijten van de tomaatstam die bij de tweede toets tomaat kiezen (TT-->K versus KT-->K; figuur 3b). Dit lijkt erop te wijzen dat spintmijten hun ervaringen niet langer dan een dag onthouden.

Uit alle fitnessmaten bleek overduidelijk dat komkommer een betere voedselplant is dan tomaat. Als voorbeeld staat in figuur 4 de eilegnsnelheid op komkommer en tomaat. De mijten leerden dus niet alleen een voorkeur voor komkommer; deze aangeleerde voorkeur was bovendien adaptief.



Figuur 6. Proefopzet voor keuzeproeven met verschillende ruimtelijke schaal. Bij (a) worden 200 mijten in het midden van de kring planten in pottaarde losgelaten, bij (b) worden 50 mijten losgelaten op het komkommerblad dat de tomatenplant aanraakt, of op het tomatenblad dat de komkommerplant aanraakt.

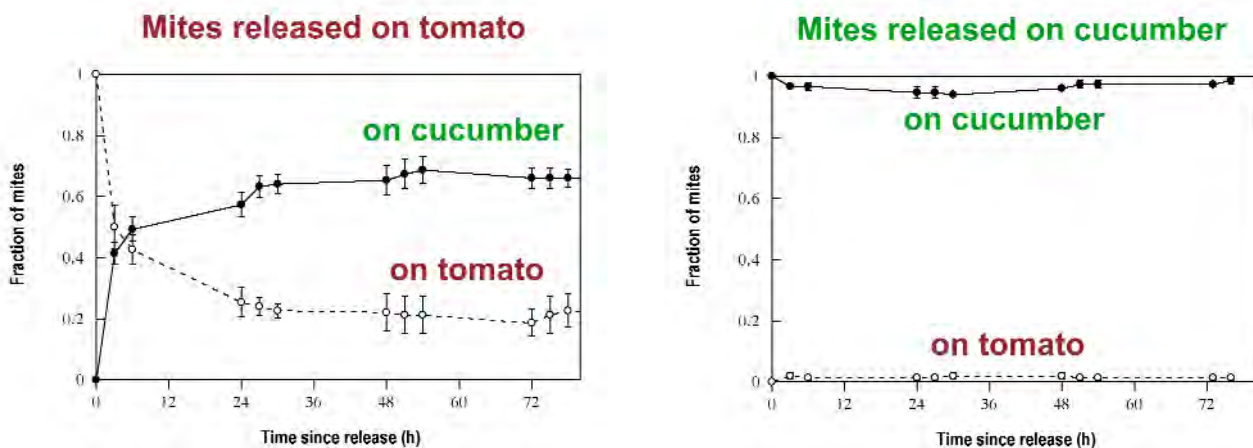
Experimental setup of choice tests with different spatial scale. In (a) 200 mites are released in the centre of a circle of plants in peat soil, in (b) 50 mites are released on either the cucumber leaf touching the tomato plant, or on the tomato leaf touching the cucumber plant.

Geïnduceerde waardplantvoorkeur

Een andere experimentele aanpak van het onderzoeken van effecten van ervaring op gedrag is conditionering. In de literatuur over leren bij herbivore geleedpotigen heeft dit een speciale naam gekregen: 'geïnduceerde voorkeur' (Jermy *et al.* 1968; Szentesi & Jermy 1990). De term geeft aan dat een individu de voedselplant die hij al heeft ervaren verkiest boven een voedselplant die hij niet heeft ervaren: wat de boer niet kent, dat vreet 'ie niet. Dit wordt getoetst door individuen op verschillende voedselplanten te laten opgroeien en vervolgens te bepalen of de voorkeur verschilt. Dit is gedaan bij acht verschillende spintmijtstammen die waren gekweekt op boon, tomaat of komkommer. Als volwassen mijt moes-

ten ze kiezen tussen tomaat en komkommer. De voorkeur van mijten die gekweekt zijn op boon fungeert hier dus als controle waartegen de voorkeur van mijten gekweekt op tomaat of komkommer kan worden afgezet. De acht stammen varieerden in de mate van conditionering tussen 'totaal geen effect' en 'een duidelijke conditionering' (zoals geïllustreerd in figuur 5). Interessant is dat wanneer er een conditioneringseffect was, mijten gekweekt op komkommer altijd een grotere voorkeur voor komkommer vertoonden, terwijl mijten gekweekt op tomaat soms een geringere voorkeur voor komkommer vertoonden en soms een grotere (zoals in figuur 5). Dit laatste duidt dus op een 'geïnduceerde afkeer' van tomaat!

Spintmijten kunnen dus hun waardplantvoorkeur of



Figuur 7. Fracties mijten (± 1 standaardfout) op de komkommerplant en de tomatenplant in de opzet uit figuur 6b, uitgezet tegen de tijd na loslaten van de mijten. Bij (a) zijn de mijten losgelaten op het komkommerblad, bij (b) zijn de mijten losgelaten op het tomatenblad. Gevulde symbolen en getrokken lijnen geven mijten op komkommer weer, de open symbolen en gebroken lijnen de mijten op tomaat.

Fractions of mites (± 1 s.e.) on the cucumber plant and the tomato plant in the setup of figure 6b against the time since release of the mites. In (a) the mites were released on the cucumber leaf, in (b) the mites were released on the tomato leaf. Solid symbols and line represent the mites on cucumber, the open symbols and broken line the mites on tomato.

-afkeer bijstellen aan de hand van hun ervaringen, hetgeen ze de mogelijkheid geeft om hun verdeling over waardplanten (op een adaptieve manier) aan te passen. Of dit daadwerkelijk gebeurt, hangt wel af van de ruimtelijke schaal waarop de waardplanten worden gepresenteerd. Als ze over de grond moeten lopen (zoals in figuur 6a, waar we 200 onervaren mijten op potaarde loslieten in het midden van een kring planten) blijven ze liever op de plant die ze het eerst hebben gevonden. Als de verschillende planten elkaar raken (zoals in figuur 6b) verzamelen de mijten zich vrij gemakkelijk op de 'lekkerste' plant (in deze experimenten komkommer). Een groepje van 50 onervaren mijten werd óf op komkommerblad gezet óf op tomatenblad. In het eerste geval verhuisde vrijwel niemand naar tomaat (figuur 7a), in het tweede geval liepen de meeste mijten vrij snel over naar komkommer (figuur 7b).

Gastheerrassen door reproductieve isolatie

Er zijn verschillende mechanismen die er toe kunnen leiden dat de soortvorming door specialisatie, zoals voorspeld door de modellen in Egas (2002) en onder condities voor foerageren die plausibel blijken voor spintmijten (en waarschijnlijk voor alle herbivore geleedpotigen), daadwerkelijk plaatsvindt. Deze hebben alle te maken met de ontwikkeling van reproductieve isolatie tussen de verschillend gespecialiseerde subpopulaties (zie ook Pappers & Ouborg 2002). Reproductieve isolatie is het kenmerk dat verhindert dat soorten met elkaar 'vermelten'. Denk maar aan de soorten ezel en paard: een kruising tussen die twee levert een muilezel (moeder is een ezel) of een muildier (moeder is een paard). Zowel muilezel als muildier zijn steriel: ze kunnen geen nakomelingen produceren en daarmee is er dus reproductieve isolatie tussen ezel en paard.

Isolatie kan ook voor de bevruchting plaatsvinden (prezygotische isolatie, in tegenstelling tot postzygotische isolatie). Hiervan zijn de vele hondenrassen op de wereld een goed voorbeeld. Een kruising tussen een sint-bernhard en een chihuahua is technisch gesproken vruchtbaar en zou ook door middel van IVF tot stand gebracht kunnen worden, maar onder natuurlijke omstandigheden is zo'n kruising een onmogelijkheid. Belangrijker: er zijn meer en meer aanwijzingen dat potentiële partners fysiek prima kunnen paren (denk bijvoorbeeld aan wolven en herdershonden), maar dat toch niet zo gauw zullen doen. Meestal bestaan er voorkeuren op basis van (soms voor ons onzichtbare) kenmerken, die kunnen afhangen van bijvoorbeeld de conditie van de partner of de context waarin de potentiële partners leven (Egas *et al.* 2002).

Voor geleedpotigen speelt nog een ander opmerkelijk fenomeen een mogelijke rol in reproductieve isolatie. Veel soorten geleedpotigen (waaronder ook *T. urticae*) zijn geïnfecteerd met de bacterie *Wolbachia*, die in de gastheercellen leeft en via de eieren van moeder op nageslacht wordt doorgegeven. Deze bacterie kan echter niet via sperma worden overgebracht. In plaats daarvan komt het vaak voor dat *Wolbachia* het sperma van geïnfecteerde mannetjes 'modificeert'. Wanneer zo'n veranderde spermacel een ongeïnfecteerd eitje bevrucht wordt dit geaborteerd (dit effect heet CI: cytoplasmatische incompatibiliteit). Alleen als de eicel ook geïnfecteerd is met bacteriën van dezelfde *Wolbachia*-stam wordt het sperma 'gered' en ontwikkelt het embryo zich normaal. Voor soortvorming is interessant dat het CI-effect

specifiek is voor elke *Wolbachia*-stam. Twee verschillende *Wolbachia*-stammen kunnen dus wederzijds incompatibel zijn, waardoor instant-reproductieve isolatie een feit is. Dat *Wolbachia* een rol kan spelen in het onderhouden van reproductieve isolatie van zijn gastheren is recent in een aantal studies bevestigd (Huigens *et al.* 2000; Bordenstein *et al.* 2001).

Afsluitend

Voor een beter begrip van de evolutie van waardplantspecialisatie en gastheerrasvorming in herbivore geleedpotigen valt er nog veel te leren van studies die zich richten op de onderwerpen die in dit artikel de revue zijn gepasseerd. Ten eerste is het nog onduidelijk hoe goed herbivore geleedpotigen hun individuele adaptatie aan een waardplant kunnen detecteren en hun ervaringen met waardplanten kunnen vertalen naar een voorkeur voor de waardplant die de hoogste fitness oplevert. De nieuwe theorie maakt in ieder geval duidelijk dat adaptief leren van waardplantvoorkeur de genetische opsplitsing van gastheerrassen bevordert, door de invloed op het foeragegedrag van herbivoren. Ten tweede weten we nog te weinig over de consequenties van waardplantvoorkeur voor partnerkeuze in een populatie herbivore geleedpotigen. Onderzoek naar partnerkeuze laat wel zien dat vrouwtjes goed op de hoogte lijken te zijn van verschillen tussen mannetjes en adaptief kiezen met wie ze paren, gebaseerd op de context waarin ze leven. Dit kan een sterke factor zijn in het ontstaan van gastheerrassen. Ten derde is er nog veel te ontdekken over de mogelijke rol van *Wolbachia* in het ontstaan en onderhouden van reproductieve isolatie in geleedpotigen. Samenvattend: zowel prezygotische isolatie door het adaptief leren van de kwaliteit van waardplanten en adaptieve partnerkeuze als en postzygotische isolatie door *Wolbachia*-geïnduceerde incompatibiliteit kunnen zeker een belangrijke rol spelen in het ontstaan van nieuwe, gespecialiseerde gastheerrassen - of zelfs nieuwe soorten - in geleedpotige plaagorganismen van landbouwgewassen zoals de spintmijt, maar ook in geleedpotige herbivoren onder natuurlijke omstandigheden.

Literatuur

- Bolland HR, Gutierrez J & Flechtmann CHW 1998. World catalogue of the spider mite family. Brill.
- Bordenstein S, O'Hara FP & Werren JH 2001. *Wolbachia*-induced incompatibility precedes other hybrid incompatibilities in *Nasonia*. *Nature* 409: 707-710.
- Dieckmann U 1997. Can adaptive dynamics invade? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 128-131.
- Egas M 2002. Foraging behaviour and the evolution of specialisation in herbivorous arthropods. Proefschrift Universiteit van Amsterdam.
- Egas M & Sabelis MW 2001. Adaptive learning of host preference in a herbivorous arthropod. *Ecology Letters* 4: 190-195.
- Egas M, Sabelis MW, Lesna I & Vala F 2002. Adaptive speciation in agricultural pests. In: Adaptive speciation (Dieckmann U, Doebeli M, Metz JAJ & Tautz D, eds.). Cambridge University Press.
- Fry JD 1993. The 'general vigor' problem: can antagonistic pleiotropy be detected when genetic covariances are positive? *Evolution* 47: 327-333.
- Geritz SAH, Metz JAJ, Kisdi É & Meszéna G 1998. Evolutionary singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* 12: 35-57.
- Gotoh T, Bruin J, Sabelis MW & Menken SBJ 1993. Host race formation in *Tetranychus urticae*: genetic differentiation, host plant preference and mate choice in a tomato and a cucumber strain. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 68: 171-178.
- Huigens ME, Luck RF, Klaassen RHG, Maas MFPM, Timmermans MJTN & Stouthamer R 2000. Infectious parthenogenesis. *Nature* 405: 178-179.
- Jermy T, Hanson FE & Dethier V 1968. Induction of specific food preference in lepidopterous larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 11: 211-230.
- Joshi A & Thompson JN 1995. Trade-offs and the evolution of host specialization. *Evolutionary Ecology* 9: 82-92.
- Pappers SM & Ouborg NJ 2002. Evolutie in actie: het ontstaan van nieuwe soorten insecten via gastheerrasvorming. *Entomologische Berichten* 62: 43-47.
- Szentesi A & Jermy T 1990. The role of experience in host plant choice by phytophagous insects. In: *Insect-plant interactions*, Vol. II (Bernays EA ed.): 39-74. CRC Press.

Geaccepteerd 20 mei 2002.

Summary

Spider mites learning to feed - new insights in the evolution of host plant speciation and host race formation

It is well known, at least among entomologists, that most herbivorous arthropods are very picky in their food choice. Whereas the entire world is riddled with all kinds of green edible plants, they are specifically searching for the one plant species which tastes so good. For comparison: think of yourself eating nothing but potatoes for your entire life. Why are most herbivorous arthropods so specialised? And under which conditions does evolution by natural selection lead to specialisation? In this article the answers are summarised, and an explanation is given on how the ability of herbivorous arthropods learning to feed can lead to the evolution of specialisation and host race formation. Since no theory was available on how adaptive foraging behaviour affects the evolution of specialisation, models were developed. From these models it becomes clear that even a low level of adaptive foraging promotes specialisation via evolutionary branching (see figure 1 in Box 1). I used the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* to test the assumption on flexible foraging behaviour: depending on the available resources and the number of competitors on each resource, consumers decide where they feed. This implies that they learn which resources are available, and that they assess their performance on a resource. Several experimental studies show that *T. urticae* is able to learn: it changes behaviour with experience (figures 3-6). Moreover, the results are consistent with the idea that foraging decisions of individuals are based on performance, and that the distribution of individuals over host plants reflects differences in performance (if the spatial scale is not too large, figure 8). Adaptive learning of host plant quality may well play a major role in the emergence of novel host races among arthropod pests in agriculture (such as *T. urticae*), but also among herbivorous arthropods under natural conditions.