



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Testing *Drosophila* life-history in the field: local adaptation in body size, development time and starvation resistance

Linde, Kim van der

Citation

Linde, K. van der. (2005, January 12). *Testing Drosophila life-history in the field: local adaptation in body size, development time and starvation resistance*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/572>

Version: Corrected Publisher's Version

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/572>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

In deze Nederlandse samenvatting zal ik proberen mijn promotie onderzoek uit te leggen aan mensen die geen bioloog zijn. Om dat te doen zal ik enerzijds basale begrippen uitleggen die essentieel zijn voor mijn onderzoek, terwijl ik anderzijds veel van de mitsen en maren zal weg laten en me concentreren op de grote lijn van het verhaal. Voor mensen die een gedetailleerder verhaal willen lezen verwijs ik naar de Engelse inleiding in Hoofdstuk 1 in combinatie met de algemene conclusies en discussie in Hoofdstuk 6.

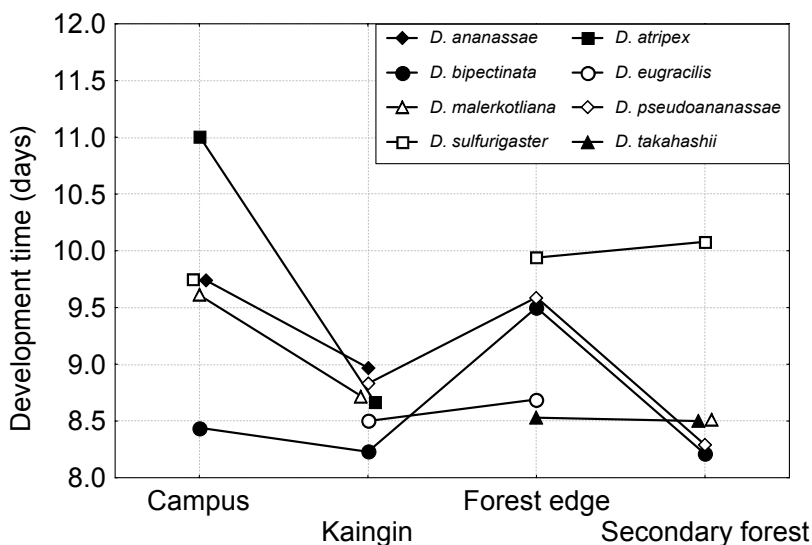
Inleiding

De mens is een zeer succesvolle diersoort en is doorgedrongen in bijna elk ecosysteem van deze aarde. Het neemt daardoor een zeer belangrijke plaats in de natuur van onze aarde. Daarom is het niet meer dan logisch om te kijken wat het effect is van deze uitbreiding expansie op de rest van de natuur. Er is al veel onderzoek gedaan naar de invloed van de mens op de natuur. Voor veel groepen dieren en planten weten we redelijk goed welke soorten problemen hebben met de door ons aangebrachte veranderingen, terwijl we weten dat andere soorten gebruik maken van de antropomorfische (door de mens gemaakte) veranderingen en zich hebben gevestigd in steden, op akkers en langs wegen.

In 1992 heb ik in de Filippijnen een onderzoekje gedaan waarbij ik *Drosophila*'s (fruitvliegjes) verzamelde in verschillende gebieden. Sommige gebieden waren relatief onverstoord door mensen (tropisch oerwoud) terwijl andere gebieden geheel door de mens waren aangepast (grasland voor koeien). Vervolgens heb ik een rangorde gemaakt van onverstoord tot verstoord. Uit het resultaat van mijn onderzoek bleek dat de biodiversiteit (de verscheidenheid aan levensvormen, planten, dieren, schimmels etc) in alle onderzochte gebieden ongeveer gelijk was, of te wel, het aantal soorten *Drosophila* was ongeveer gelijk ongeacht de mate van verstoring. Echter, dit waren niet altijd dezelfde soorten. De overeenkomst in soorten tussen de twee gebieden die het minst op elkaar leken (tropisch oerwoud versus grasland) was slechts 10%. Of te wel, 90% van de *Drosophila*'s uit die gebieden werd niet gevonden in het andere gebied (van der Linde 1997, van der Linde & Sevenster 2002).

Sommige *Drosophila* soorten vond ik alleen in verstoorde gebieden, zoals grasland, terwijl andere soorten enkel en alleen in het tropische oerwoud voorkwamen. Maar er waren ook soorten die in zowel het minst verstoorde en het meest verstoorde gebied voorkwamen. De vraag die daar logisch uit volgde was: "Hoeveel verschil is er tussen individuen van dezelfde soort tussen verschillende gebieden?"

In 1994 ben ik opnieuw naar de Filippijnen geweest, dit keer om *Drosophila*'s te verzamelen in 4 verschillende gebieden, weer van tropische bos tot grasland. Echter, die keer heb ik de vliegjes meegenomen naar Nederland en hier naar het laboratorium gebracht. Van acht soorten had ik vliegjes uit meer dan één gebied. Vervolgens heb ik voor al de populaties twee belangrijke kenmerken gemeten: de ontwikkelingstijd en de hongerresistentie. Deze twee kenmerken zijn belangrijk voor



Figuur 1: Gemiddelde ontwikkelingstijd (in dagen) per soort en verzamellocatie. Overlappende punten van verschillende soorten zijn naast elkaar weer gegeven.

Drosophila's, waarom leg ik verderop in deze samenvatting uit (zie: *Coëxistentie van soorten*).

Drosophila's beginnen hun leven als eitje, dat hun moeder op bijvoorbeeld een stuk rottend fruit legt. Uit het eitje komt een larf die zich te goed doet aan gisten en bacteriën die op het stuk rottend fruit leven. Na enkele dagen, en dit aantal is afhankelijk van de soort, verpopt de larf zich en nog weer enkele dagen later kruipt de volwassen vlieg uit de pop. De ontwikkelingstijd is de tijd tussen het leggen van het eitje en het moment dat de volwassen vlieg uit de pop kruipt. Hongerresistentie is de tijd dat een volwassen vlieg zonder voedsel kan.

Maar nu eerst terug naar het experiment. Het resultaat liet zien dat er grote verschillen waren tussen de verschillende populaties van dezelfde soort (Figuur 1). In figuur één staan langs de onderste horizontale lijn (X-as) de verschillende gebieden. Lang de linker verticale lijn (Y-as) staan getallen die de ontwikkelingstijd aangeven in dagen. De verschillende symbolen in de grafiek geven de verschillende soorten aan. Wat duidelijk wordt is dat de populaties uit het grasland (campus) altijd een langere ontwikkelingstijd hebben dan uit het landbouw gebied (kaingin). Hetzelfde plaatje, maar dan voor honger resistentie (zie hoofdstuk 2, figuur 2) maakt duidelijk dat hongerresistentie slechts een klein beetje verschilde tussen populaties, maar geen consistente patronen liet zien (van der Linde & Sevenster submitted).

Coëxistentie van soorten

De basis idee van competitie is dat de soort die het beste is aangepast aan een specifieke omgeving zal overwinnen en dat de andere soorten zullen verdwijnen (survival of the fittest = overleving van de best aangepaste: Darwin 1859). Echter, vaak leven vele soorten naast elkaar in dezelfde omgeving terwijl ze gebruik maken van de zelfde voedselbronnen. Om dit te verklaren zijn er een heel scala aan coëxistentie modellen ontwikkeld die dit naast elkaar bestaan kunnen verklaren.

Eén zo'n model is ontwikkeld door één van mijn begeleiders (Sevenster & van Alphen 1993a, b). Dit model voorspeld dat twee soorten naast elkaar kunnen bestaan als ze allebei, voor tenminste een deel van het jaar, een relatief voordeel hebben ten opzichte van de andere soort. In dit model is dat gebaseerd op verschillen in levensloopkenmerken¹ en de ecologische relevantie daarvan. In dit model gaat het om kenmerken zoals bijvoorbeeld de ontwikkelingstijd en de hongerresistentie van een vlieg die ik hieronder uitleg.

Fruitbroedende *Drosophila* soorten leggen hun eitjes op rottend fruit en vrouwtjes van meerdere soorten leggen hun eitjes op hetzelfde stuk fruit. Dit heeft als gevolg dat de larven van verschillende soorten *Drosophila* concurreren om hetzelfde voedsel. Hoe sneller je eet, hoe meer kans je hebt om te kunnen verpoppen. Eet je te langzaam, dan heb je pech (eten op) en ga je dood voordat je kunt verpoppen. Of te wel, een korte ontwikkelingstijd is gunstig want je hebt grotere kans om uiteindelijk een volwassen vlieg te worden. Wat verder belangrijk is hier, is te weten dat een kortere ontwikkelingstijd vaak gepaard gaat met een kleinere lichaamsgrootte.

Zodra de volwassen vlieg uit de pop kruipt moet hij of zij een nieuwe plek zien te vinden waar hij kan paren en zij haar eitjes kan leggen. Als er veel fruit aanwezig is, dan zijn de afstanden tussen twee plekjes klein en hebben ze geen probleem een nieuw plekje te vinden. Dit is echter niet het gehele jaar het geval en in sommige periodes is er maar weinig fruit aanwezig. Gedurende die periodes moet een net uitgekomen vlieg een lang stuk vliegen en daarvoor moet de vlieg voldoende energie hebben. Grote vliegen hebben meer vet en daardoor een betere hongerresistentie en kunnen daardoor verder vliegen. Ook blijkt dat grotere vliegen sneller vliegen en dus in dezelfde tijd langere afstanden kunnen afleggen. Kleine vliegen daarentegen redden het niet en gaan dood voordat ze een nieuw plekje kunnen vinden.

Als we nu beide mechanismen met elkaar verbinden, dan zien we dat in een periode met veel fruit om eitjes op te leggen, de kleine vliegjes met een korte

¹ Als je de levensloop van een mens beschrijft, dan wordt die geboren na een zwangerschap van ongeveer negen maanden. Meestal wordt er één kind geboren. Hij of zij doet er dan 12 tot 14 jaar over om de reproductieve leeftijd te bereiken. Gedurende het leven kan een mens een x aantal nakomelingen krijgen. Enzovoort. Kenmerken zoals de 9 maanden zwangerschap, 12-14 jaar tot reproductief worden etc zijn dus levensloopkenmerken.

ontwikkelingstijd en slechte hongerresistentie het 't beste doen. In de periode met weinig fruit is dat net andersom. En op deze manier kunnen de twee soorten naast elkaar bestaan, omdat ze allebei een periode hebben dat ze het 't beste doen.

Een aanname in dit verhaal is dat ontwikkelingstijd en hongerresistentie, de levensloopkenmerken, genetisch met elkaar verbonden zijn. Als dit niet zo is, dan kan een soort zowel een snelle ontwikkelingstijd en een goede hongerresistentie kunnen hebben, en zou die soort onder alle omstandigheden kunnen winnen.

Wat we nu hebben is een systeem waarin twee processen een belangrijke rol spelen. Enerzijds zijn de levensloopkenmerken belangrijk voor de coëxistentie van de soorten. Anderzijds is dit model afhankelijk van de dynamiek in de leefomgeving, namelijk de hoeveelheid fruit die beschikbaar is gedurende het jaar, en met name het patroon daarin gedurende het jaar. Stel nou dat, doordat de mens de omgeving veranderd, dat het patroon in aanwezig fruit gedurende het jaar verandert, bijvoorbeeld dat het fruitaanbod het gehele jaar door zeer constant is, en dat er altijd veel fruit aanwezig is. Dan is alleen nog de ontwikkelingstijd van belang in de concurrentie tussen de soorten en zal de snelste soort winnen.

Nieuwe vragen

Mijn onderzoek met *Drosophila* soorten van de Filippijnen leidde tot nieuwe vragen. We hadden de vliegjes in het wild verzameld, en vervolgens hebben we in het laboratorium gekeken of ze verschillend waren. De vraag die dat opriep was: "Is dit verschil een gevolg van de verschillen in de genen, of een gevolg van de verandering in de omgeving (van veld naar laboratorium)?" En in hoeverre spelen interacties tussen de genen en de omgeving een rol. Verder wisten we niet of de ontwikkelingstijd en de hongerresistentie genetisch met elkaar verbonden waren. En of deze genetische interactie hetzelfde was in alle soorten waar we gegevens over hadden.

Promotie onderzoek

In mijn promotie onderzoek wilde ik twee vragen beantwoorden:

1. Passen *Drosophila* zich genetisch aan, aan hun veranderende omgeving. En zo ja, op welke manier. Gerelateerd hieraan is de vraag welke invloed de omgeving heeft op bijvoorbeeld de ontwikkelingstijd.
2. Zijn ontwikkelingstijd en hongerresistentie genetisch verbonden met elkaar?

Omdat we de experimenten direct in het veld wilden uitvoeren hadden we een gebied nodig waar goede faciliteiten aanwezig waren. Dat bracht me naar Panama, waar het Smithsonian Institute een goed bereikbaar veldstation midden in het oerwoud heeft.

Drosophila zijn, net als alle insecten, koudbloedig. Dat heeft als gevolg dat de omgevingstemperatuur voor een belangrijke mate bepaalt hoe snel ze zich kunnen ontwikkelen. Als een bos wordt gekapt, dan komt al het zonlicht meteen op de grond in plaats van op het bladerdak. Dit zorgt ervoor dat de temperatuur in een rottend stuk fruit hoger zal zijn in het grasland dan onder het bladerdak van het oerwoud. Een verschil in ontwikkelingstijd van vliegjes in het oerwoud en in het grasland kan dus worden veroorzaakt door de verschillen in de omgeving maar kan ook worden veroorzaakt door een verschil in de genen. De vraag is hoe je deze twee kunt onderscheiden.

Eén manier is om vliegjes te verzamelen in zowel het bos als het grasland en ze vervolgens op te kweken in een laboratorium. Ze ervaren dan dezelfde omgeving en verschillen zijn dus een gevolg van het verschil in genen. Maar zo simpel is het helaas niet altijd. Want de genen kunnen geselecteerd zijn om het juist heel goed te doen onder omstandigheden in het oerwoud, maar niet zo goed onder de omstandigheden uit het grasland. Deze interactie tussen genen en omgeving wordt genotype-met-omgeving interactie genoemd (In engels: Genotype-by-Environment interactions: GxE interactions).

Een betere manier om alle drie de effecten, genetisch, omgeving en de interactie te onderzoeken is om *Drosophila*'s te verzamelen in verschillende gebieden. De ouders van elke populatie laat je vervolgens eitjes leggen op kleine stukjes banaan, welke je vervolgens uitkweekt in de verschillende gebieden waar de verschillende populaties waren verzameld. Zo krijg je gegevens over hoe de bos populatie het doet in het bos, het intermediaire gebied en in het grasland. Maar ook hoe de grasland populatie het doet in die zelfde drie gebieden. En natuurlijk ook voor de populaties van de intermediaire gebieden. Met een hoop statistiek kun je dan vervolgens de verschillende componenten, genetisch, omgeving en GxE, uit elkaar halen en krijg je een veel beter inzicht in wat er gebeurt. Om uit te sluiten dat een verschil tussen bos en grasland toevallig was, heb ik het experiment op twee locaties uitgevoerd, op een redelijke afstand (ongeveer 10 kilometer) van elkaar verwijderd. Binnen die twee locaties heb ik een bos gebied, een grasland gebied en een overgangsgebied gekozen, die op slechts enkele kilometers van elkaar weg lagen. Als de beide locaties hetzelfde resultaat opleveren, dan is het veel waarschijnlijker dat het een echt resultaat is en niet toevallig een gelukstreffer.

Omdat dit soort experimenten erg veel werk is, kon het experiment slechts met een beperkt aantal soorten worden uitgevoerd. Daarom heb ik eerst een experiment gedaan waarbij ik de ontwikkelingstijd, lichaamsgrootte en de honger resistentie van alle soorten (12) en alle populaties (4-6 (maximaal 3 populaties per onderzoekslocatie)) in hun eigen omgeving heb gemeten. Vervolgens heb ik een keuze gemaakt voor 4 soorten en die gebruikt in het tweede experiment. Nadat ik in Nederland terug was, heb ik de ontwikkelingstijden, lichaamsgroottes en de hongerresistenties ook nog gemeten in het laboratorium, onder gecontroleerde omstandigheden.

De tweede vraag, of de verschillende kenmerken genetisch met elkaar zijn verbonden vroeg om een heel ander experiment. In dit experiment ben ik alleen geïnteresseerd in de onderliggende genetica van de soorten en daarom heb ik dit onderzoek in het laboratorium uitgevoerd, onder constante omstandigheden zodat de omgeving geen rol speelt. Dit experiment is gebaseerd op het principe dat verwante individuen meer op elkaar lijken dan minder verwante individuen. In dat experiment heb ik individuele vrouwtjes op een klein stukje banaan eitjes laten leggen. Alle vliegjes die dus uit dat stukje banaan komen zijn dus broertjes en zusjes van elkaar. En dus meer met elkaar verwant dan met vliegjes uit andere stukjes banaan waar een ander vrouwtje eitjes heeft gelegd. Omdat de omgeving precies hetzelfde is voor alle families, is het mogelijk om met een hoop statistiek berekenen hoe sterk de verbanden tussen twee kenmerken werden bepaald door de onderliggende genen en welk deel veroorzaakt werd door de variatie in de omgeving.

Resultaten

De resultaten voor de lichaamsgrootte toonden aan dat er geen duidelijk patroon te herkennen in de variatie tussen verschillende omgevingen. Er waren wel verschillen tussen populaties, maar die waren verschillend tussen de verschillende soorten. Het was niet mogelijk een goede verklaring te geven voor de resultaten en het enige dat ik kan zeggen is dat lichaamsgrootte niet in sterke mate lijkt te worden beïnvloed door de verschillen in de omgeving.

Ontwikkelingstijd vertoonde wel een duidelijk patroon, waarin grasland populaties zich sneller ontwikkelden dan bos populaties. En dat patroon was min-of-meer hetzelfde voor alle soorten. Dit was verwacht voor het eerste experiment waarin ik de ontwikkelingstijd had bepaald in hun eigen omgeving. De temperatuur in het grasland is hoger, en dus zullen populaties zich sneller ontwikkelen. Op een genetisch niveau bleek hetzelfde patroon (tussen populaties en tussen soorten) aanwezig te zijn. Ook in het laboratorium ontwikkelden de grasland populaties zich sneller dan de bos populaties. Het coëxistentie model van mijn begeleider (Sevenster & van Alphen 1993a, b) voorspelt dat in verstoorde gebieden het gunstiger is om een korte ontwikkelingstijd te hebben. Dit komt omdat er in het verstoorde grasland gedurende het jaar kleinere verschillen zijn in het fruitaanbod dan in het onverstoorde bos. Dat betekent dat de schaarse periodes minder extreem zijn en dus dat hongerresistentie minder belangrijk wordt. En dat betekent dat de verschillen in ontwikkelingstijd relatief belangrijker worden. En mijn resultaat past dus precies in de voorspelling van dat model.

In het veld hadden de grasland populaties de slechtste (=kortste) hongerresistentie in het grasland, terwijl ze de beste (=langste) hongerresistentie hadden in het bos. De resultaten voor het laboratorium experiment waren precies andersom. De slechtste hongerresistentie vond ik in de bos populaties, en de beste voor de grasland populaties. En dit patroon was ongeveer hetzelfde voor alle soorten.

Dit patroon is als volgt te verklaren. Het grasland is een onaangename plek om te leven dan het bos, met name omdat het er droger en warmer is. *Drosophila* zijn koudbloedig en een warmere omgeving heeft tot gevolg dat hun stofwisseling sneller werkt. Als je stofwisseling sneller is, dan verbruik je meer van je vet reserves in een kortere tijd. En dus kun je korter leven op de vetreserves waarmee je uit het de pop bent gekropen. Het gevolg is een slechtere hongerresistentie. Vliegjes met een relatief goede hongerresistentie zullen dus gemakkelijker overleven in het grasland dan vliegjes met een relatief slechte hongerresistentie. En dus is er selectie voor een betere hongerresistentie in de grasland populaties. In het bos is de selectiedruk minder groot, met als gevolg dat daar ook individuen met een relatief slechte hongerresistentie kunnen overleven. Het feit dat de grasland populaties, die genetisch beter zijn aangepast aan hongerresistentie, het nog steeds slechter doen in het grasland, dan de bos populaties in het bos, geeft wel aan hoeveel slechter het grasland is om in te leven. Blijkbaar heeft de selectie voor beter aangepaste vliegjes in het grasland nog niet alle nadelen van dat zelfde grasland kunnen compenseren.

De resultaten van het genetisch experiment laten zien dat alleen lichaamsgrootte en hongerresistentie genetisch verbonden zijn met elkaar. En dit was consistent voor alle drie de soorten. De andere twee combinaties, namelijk ontwikkelingstijd met hongerresistentie en ontwikkelingstijd met lichaamsgrootte, waren soms wel en soms niet genetisch met elkaar verbonden. Dit verschilde tussen soorten en tussen populaties van verschillende locaties maar binnen dezelfde soort. De aanname in het coëxistentie model klopt blijkbaar dus niet (zie: Conclusies en Discussie). Maar zelfs als ze genetisch met elkaar verbonden zijn, dan is het op een zwakke manier. Dat betekent dus dat selectie zonder problemen op beide kenmerken tegelijkertijd kan inwerken, zonder dat de genetische correlatie een belemmering betekent voor de richting waarin de kenmerken kunnen veranderen.

Conclusies en Discussie

In mijn promotie onderzoek had ik twee vragen gesteld. De eerste vraag was of *Drosophila*'s genetisch aanpast zijn aan hun veranderende omgeving. Het antwoord daarop is duidelijk positief, al zijn er grote verschillen tussen de verschillende levensloopkenmerken waarnaar ik heb gekeken. Lichaamsgrootte lijkt niet consistent te veranderen, terwijl ontwikkelingstijd en hongerresistentie dat wel doen. De tweede vraag was of deze kenmerken genetisch aan elkaar verbonden zijn. Het antwoord daarop is, dat alleen lichaamsgrootte en hongerresistentie genetisch verbonden zijn met elkaar, de andere twee dus niet, althans niet consistent voor alle soorten.

En hoe zit het dan met de aanname in het coëxistentie model dat ontwikkelingstijd en hongerresistentie aan elkaar verbonden moeten zijn om het model te laten werken. Dat kan als volgt verklaard worden, althans voor Panama. Het coëxistentie model wordt gesproken over verschillende soorten. Terwijl we hier hebben gekeken naar het verband binnen soorten. En die twee sluiten elkaar dus niet uit. Langzame

soorten hebben nog steeds een betere hongerresistentie vergeleken met snelle soorten. Het blijkt dat als je wat preciezer naar hoe de verschillende kenmerken aan elkaar verbonden zijn, dat de genen die zorgen voor de verschillen tussen soorten behoren tot een andere groep genen dan die genen die zorgen voor de verschillen tussen de verschillende families uit het genetische experiment.

Nawoord

De vraag die niet-wetenschappers vaak aan me stellen is: "En wat is het maatschappelijke nut hiervan?" Eerlijk gezegd heb ik dit onderzoek in eerste instantie gedaan omdat ik het interessant vond, en omdat er leuke wetenschappelijke vragen aan verbonden waren. Maar ik denk dat mijn onderzoek ook maatschappelijk nuttig is. De mens is in hoog tempo bezig de omgeving van veel dier- en plantensoorten te veranderen. Het gevolg is dat soorten uitsterven, maar andere soorten overleven. En die zullen zich moeten aanpassen aan hun nieuwe omgeving. Als we meer inzicht hebben in hoe goed of slecht dieren en planten zich kunnen aanpassen, dan kunnen we ook beter inschatten wat de gevolgen zijn van ons handelen op die natuur.

Literatuur

Darwin C (1859). *The origin of species by means of natural selection*. 1st ed. John Murray, London.

IUCN, UNEP & WWF (1991). *Caring for the Earth: A Strategy for Sustainable Living*. IUCN,, Gland, Switzerland.

Sevenster JG & van Alphen JJM (1993a). Coexistence in stochastic environments through a life-history trade-off in *Drosophila*. *Lecture Notes in Biomathematics* **98**: 155-172.

Sevenster JG & van Alphen JJM (1993b). A life-history trade-off in *Drosophila* species and community structure in variable environments. *Journal of Animal Ecology* **62**(4): 720-736.

van der Linde K (1997). Exploring the use of the *Drosophila* genus as biodiversity indicator. Research for the Sierra Madre Forest. In: Guzman RS & de Groot WT, Eds. *Proceedings of the second CVPED conference*, 49-54. CVPED, Cabagan, The Philippines.

van der Linde K & Sevenster JG (2002). *Drosophila* diversity over a disturbance gradient. *Proceedings Experimental and Applied Entomology* **13**: 51-56.

van der Linde K & Sevenster JG (submitted). Local adaptation of development time and starvation resistance in eight *Drosophila* species of the Philippines. *Biological Journal of the Linnean Society*.