



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Rapid evolution or preadaptation in invasive *Jacobaea vulgaris*

Doorduyn, L.J.

Citation

Doorduyn, L. J. (2012, June 26). *Rapid evolution or preadaptation in invasive Jacobaea vulgaris*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/19146>

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/1887/19146>

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

Cover Page



Universiteit Leiden



The handle <http://hdl.handle.net/1887/19146> holds various files of this Leiden University dissertation.

Author: Doorduyn, Lena Johanna

Title: Rapid evolution or preadaptation in invasive *Jacobaea vulgaris*

Issue Date: 2012-06-26

De introductie van soorten naar een nieuw gebied is een natuurlijk proces en heeft altijd deel uitgemaakt van de evolutionaire geschiedenis. Echter, het bewuste en onbewuste transport door de mens van plant- en diersoorten hebben de frequentie van nieuwe introducties aanzienlijk verhoogd. Ter illustratie, rond 4000 voor Christus werden gedomesticeerde varkens al geïntroduceerd van Azië in Europa. De toename van migraties en handel door mensen in de 19^{de} eeuw leidde tot de verdere verspreiding van gedomesticeerde soorten zoals graan, rijst en vee en daarnaast ook tot de onbewuste verspreiding van natuurlijke soorten zoals de bruine rat en de zebramossel. Door middel van menselijke activiteiten werden soorten in nieuwe continenten geïntroduceerd, waarbij biogeografische barrières werden overbrugd en veel soorten zich konden handhaven in de nieuwe geïntroduceerde gebieden.

Invasieve planten worden gedefinieerd als soorten die kunnen overleven in het geïntroduceerde gebied, zich verspreiden en uiteindelijk in grote aantallen voor komen. Soorten kunnen een pest status krijgen wanneer zij een negatief effect hebben op de gezondheid van mensen, de groei van landbouw gewassen, op inheemse biodiversiteit of wanneer zij habitat degradatie en verstoring veroorzaken. Naast het ecologische effect, kunnen invasieve soorten op twee manieren een negatief economische effect hebben. Ten eerste kan een invasieve soort een negatief effect hebben op de productie van gewassen en bosbouw en op de begrazingscapaciteit van vee. Ten tweede zijn er de directe kosten om invasies te voorkomen en te beheersen zoals controle en quarantaine maatregelen. Voor de U.S.A. worden de jaarlijkse kosten voor de bestrijding van invasieve soorten (planten, dieren en micro organismen) geschat op 138 miljard dollar.

In dit proefschrift rapporteer ik over mijn studie naar het invasieve karakter van het Jakobskruid (*Jacobaea vulgaris*). Deze soort behoort tot de familie van de samengesteldbloemigen en is inheems in Europa en Azië waar deze soort niet tot grote problemen leidt. Ongeveer 130 jaar geleden is het Jakobskruid geïntroduceerd in Australië, Nieuw Zeeland en Noord Amerika. Daar veroorzaakt deze plantensoort problemen omdat zij hoge dichtheden kan bereiken en (plaatselijk) de biodiversiteit verlaagt. Daarnaast zorgt het Jakobskruid voor problemen doordat het afweerstoffen, pyrrolizidine alkaloiden (PAs) produceert die erg giftig zijn voor vee. Na consumptie van Jakobskruid treedt ernstige lever schade op leidend tot de dood. PAs kunnen via melk en honing ook in de menselijke voedselketen terecht komen.

De PAs die het Jakobskruid produceert dienen als afweerstoffen tegen herbivoren. Echter deze afweerstoffen heeft niet bij elke type herbivoor dezelfde werking.

Generalistische herbivoren, herbivoren die van meer dan 1 plantensoort van verschillende plantenfamilies eten, worden afgeweerd wanneer zij met PAs in aanraking komen. Specialistische

herbivoren, herbivoren die heel specifiek een of een aantal soorten binnen een plantenfamilie eten, zijn daarentegen aangepast aan de afweerstoffen en worden er zelfs vaak door aangetrokken. In het invasieve gebied zijn specialistische herbivoren van het Jakobskruid zoals de larven van de Jakobsvlinder (*Tyria jacobaeae*) en de aardvlo (*Longitarsus jacobaeae*) afwezig.

Een plant die geïntroduceerd wordt in een nieuw gebied heeft het directe voordeel dat zijn specialistische herbivoren meestal niet worden mee geïntroduceerd. De EICA ("Evolution of Increased Competitive Ability") hypothese stelt dat bouwstoffen, in plaats van aan afweer, in invasieve gebieden waar geen specialistische herbivoren zijn, kunnen worden gebruikt voor groei en reproductie. De reallocatie van bouwstoffen naar groei kan leiden tot verhoogde concurrentiekracht in het invasieve gebied wat de kans vergroot dat een soort zich ontwikkelt tot een plaag.

De EICA hypothese gaat voorbij aan het feit dat ook in invasieve gebieden al generalistische herbivoren aanwezig zijn die geïntroduceerde planten kunnen belagen. De "Shifting Defence Hypothesis" (SDH) stelt dat invasieve planten hun kwalitatieve en kwantitatieve afweer gaan aanpassen aan de aanwezigheid van generalistische herbivoren en de afwezigheid van specialistische herbivoren. Kwantitatieve afweer is werkzaam tegen zowel specialistische als generalistische herbivoren. Deze afweer is gebaseerd op hoge concentraties van vaak verteringsremmende stoffen. Kwalitatieve afweer is werkzaam tegen generalistische herbivoren. Deze afweer bestaat vaak uit toxines, zoals pyrrolizidine alkaloiden, die bij lage concentraties werkzaam zijn. Specialistische herbivoren hebben zich vaak aangepast aan de kwalitatieve afweer en gebruiken deze zelfs om hun waardplant te herkennen of als stimulans om te eten en/of eieren te leggen. Bovendien kunnen de toxische stoffen worden opgenomen door de specialistische herbivoren en zo dienen als verdediging tegen de predatoren van de specialistische herbivoren. Deze kwalitatieve afweer is door de aanpassing van de specialistische herbivoren verworden van afweerstof tot een lokstof. In het inheemse gebied is er dus het risico dat bij hoge toxine productie specialistische herbivoren worden aangetrokken. Om toch beschermd te zijn tegen aanvallen van zowel generalistische als specialistische herbivoren zal er in het inheemse gebied selectie plaatsvinden op individuen met een goede balans tussen kwantitatieve en kwalitatieve afweer. Kwantitatieve afweer is kostbaarder voor een plant om te produceren dan kwalitatieve afweer omdat eerstgenoemde in grotere concentratie aanwezig is in de plant. De SDH voerpelt daarom dat in een invasief gebied waar specialisten afwezig zijn, selectie plaatsvindt op plantenindividuen met hoge gehalten aan kwalitatieve afweer omdat deze vorm van afweer minder kostbaar is. De plant is goed beschermd tegen generalistische herbivoren en omdat de specialistische herbivoren afwezig zijn, kan de plant gedijen met een laag gehalte aan kwantitatieve afweer. De kostbare kwantitatieve afweer wordt dus ingeruild voor een minder kostbare kwalitatieve afweer. De bespaarde kosten kunnen worden aangewend voor een snellere groei.

In een eerdere studie waarbij inheemse en invasieve planten van het Jakobskruid in dezelfde omgeving werden geplaatst, bevatten invasieve planten significant meer PAs en waren vatbaarder voor specialisten en minder vatbaar voor generalisten in vergelijking met de inheemse planten. Deze uitkomst komt overeen met de SDH en suggereert dat er snelle evolutie is opgetreden na introductie.

Of een soort in staat is zich aan te passen aan een nieuw gebied is grotendeels afhankelijk van de

hoeveelheid genetische variatie van de geïntroduceerde individuen die een populatie vormen. Bij een grote geïntroduceerde genetische variatie kan er selectie plaatsvinden zonder dat nieuwe mutaties noodzakelijk zijn. Een dergelijke selectie leidt tot genetische verschillen tussen individuen in inheemse gebieden en invasieve gebieden. Deze genetische verschillen kunnen ook ontstaan wanneer meerdere inheemse populaties geïntroduceerd worden in het invasieve gebied waardoor vermenging van populaties kan plaatsvinden. Door vermenging kan de genetische variatie van invasieve populaties groter zijn dan van inheemse populaties. Een alternatieve verklaring voor dergelijke verschillen is, dat door toeval, geïntroduceerde individuen al voor introductie de goede eigenschappen bezaten die nodig waren om zich te handhaven in het nieuwe gebied. Dit noemen we preadaptatie.

Om te achterhalen of het invasieve succes van het Jakobskruid te danken is aan evolutie of preadaptatie is het noodzakelijk om de bronpopulatie(s) in de inheemse gebieden te achterhalen. Wanneer eigenschappen van individuen uit de bronpopulatie afwijken van de eigenschappen van de geïntroduceerde individuen, heeft er evolutie plaatsgevonden. Wanneer er meerdere introducties zijn geweest uit meerdere bronpopulaties, is de kans erg klein dat al deze geïntroduceerde individuen precies die eigenschappen bezaten om zich te handhaven in het nieuwe gebied. Daarom is de aanname dat preadaptatie alleen kan plaatsvinden wanneer er een of weinig succesvolle introducties geweest zijn.

Mijn proefschrift is opgedeeld in twee delen. In het eerste deel (hoofdstuk 2 en 3) ligt de focus vooral op mechanismen gerelateerd aan herbivoren druk die het invasieve karakter van het Jakobskruid mogelijk kunnen verklaren. Het tweede gedeelte (hoofdstuk 4,5 en 6) is gericht op het traceren van (inheemse) bronpopulatie(s) van de Jakobskruid planten in de invasieve gebieden. Het traceren van de bronpopulatie is van belang omdat hiermee onderzocht kan worden in hoeverre het Jakobskruid na introductie zich heeft aangepast. In mijn proefschrift zijn de volgende onderzoeksvragen behandeld:

1. Heeft invasie van het Jakobskruid geleid tot een afname in kostbare kwantitatieve afweer producten en indien ja, heeft dit consequenties voor andere gerelateerde kenmerken?
2. Is de SDH een algemeen fenomeen in invasieve plantensoorten?
3. Wat is/ zijn de bronpopulatie(s) van invasieve individuen van het Jakobskruid?
4. Is de genetische diversiteit en differentiatie snelheid van *J. vulgaris* lager in invasieve populaties in vergelijking tot inheemse populaties en heeft vermenging van populaties plaatsgevonden?
5. Zijn verschillen in kenmerken tussen inheemse en invasieve individuen van het Jakobskruid gedreven door pre-adaptatie of evolutie?

In hoofdstuk 2 is onderzocht of er een verschil is in anatomische, fysiologische- en groeiparameters tussen inheemse en invasieve planten van het Jakobskruid. Aangezien er een verminderde herbivorendruk aanwezig is in het invasieve gebied, is de hypothese dat er minder selectie plaatsvindt op planten met een verhoogde kwantitatieve afweer zoals dikkere celwanden en stuggere bladeren die moeilijker te verteren zijn. Door de afname in kwantitatieve afweer blijft er meer stikstof over in de plant die gebruikt kan worden om de fotosynthese te bevorderen en om zo de concurrentiekracht te verhogen. Uit hoofdstuk 2 is gebleken dat de fotosynthese inderdaad gelijk of hoger is voor invasieve Jakobskruid planten vergeleken met Jakobskruid planten uit de inheemse gebieden. Per

oppervlakte eenheid werd echter geen verschil gevonden tussen inheemse en invasieve planten. Ook werden geen verschillen gevonden tussen inheemse en invasieve Jakobskruid planten in eigenschappen gerelateerd aan kwantitatieve afweer, zoals de hoeveelheid celwand materiaal en droge stof in een blad, de dikte van de celwanden en de sterkte van het blad. Wel werden er andere aanwijzingen gevonden voor een veranderde allocatie van inheemse Jakobskruid planten om met specialistische herbivorendruk om te gaan. De wortel-spruit verhouding was groter voor inheemse Jakobskruid planten. Een grotere investering in wortel massa gaat ten koste van het fotosynthetisch vermogen en resulteert in een lagere groei. Een investering in wortel massa is dus kostbaar. Echter een grotere investering in de wortel is ook positief gecorreleerd met de capaciteit tot hergroei van de spruit na vraat. Inheemse Jakobskruid planten worden regelmatig volledig kaalgevreten door de rupsen van de Jacobsvlinder. Voor inheemse Jakobskruid planten zal er door de herbivorie druk van deze specialistische herbivoren selectie plaatsvinden op planten die relatief meer investeren in wortels, die na vraat snel een nieuwe spruit kunnen vormen. In het invasieve gebied is de Jacobsvlinder niet aanwezig. Door de verminderde herbivorie druk vindt hier, in tegenstelling tot in het inheemse gebied, geen selectie plaats op Jakobskruid planten met een sterke hergroei capaciteit.

In hoofdstuk 3 heb ik aan de hand van een literatuur onderzoek twee voorspellingen van de SDH hypothese getoetst. Hierbij heb ik gebruik gemaakt van een biogeografische benadering, waarbij resultaten van inheemse en invasieve individuen van een zelfde soort zijn vergeleken met experimenten onder dezelfde omstandigheden. Hierbij heb ik getoetst of invasieve planten inderdaad hogere gehalten aan kwalitatieve afweer (toxines) hadden en inheemse planten hogere gehalten aan kwantitatieve afweer (verteringsremmers). Invasieve planten produceerden zoals verwacht hogere concentraties toxines in vergelijking met inheemse planten. Er was echter geen verschil in de hoeveelheid kwantitatieve afweer tussen inheemse en invasieve individuen.

In hoofdstuk 4 heb ik gebruik gemaakt van nucleaire AFLP ("Amplified Fragment Length Polymorphisms") merkers om de bronpopulatie van het Jakobskruid en de route van introductie te achterhalen. Neutrale merkers zoals AFLP merkers zijn erg geschikt voor dit onderzoek omdat er geen selectie plaatsvindt op deze merkers. In totaal zijn 38 inheemse individuen verspreid over 15 populaties en 44 invasieve individuen verspreid over 16 invasieve populaties geanalyseerd. Slechts 10 procent van alle genetische variatie in AFLP merkers werd verklaard door het verschil tussen individuen uit het inheemse en invasieve gebied. Binnen het inheemse gebied verschilden Jakobskruid populaties significant van elkaar in genetische variatie, in tegenstelling tot de invasieve populaties. Ondanks de grote geografische afstand verschilden zelfs populaties uit de verschillende invasieve regio's (Australië, Nieuw Zeeland en Noord Amerika) niet van elkaar in de hoeveelheid genetische variatie. Daarnaast was er geen afname in het aantal polymorfe AFLP merkers, hoewel de allelfrequenties wel verschilden van individuen uit het invasieve gebied ten opzichte van individuen uit het inheemse gebied. Dit suggereert dat er meerdere bronpopulaties geweest zijn. Daarnaast duidt de grote genetische gelijkheid tussen de invasieve regio's erop dat in deze regio's introducties geweest zijn vanuit dezelfde bronpopulaties of op opeenvolgende introducties van de ene regio naar de andere. Door middel van een mathematische toewijzingsmethode werden de populaties uit Ierland, Nederland en het Verenigd Koninkrijk aangewezen als meest aannemelijke bronpopulaties.

Om meer duidelijkheid te krijgen over het introductie proces en de bronpopulatie(s) van het

Jakobskruid was er de behoefte om merkers te ontwikkelen die een hoger oplossend vermogen hebben dan AFLP merkers. Het chloroplast genoom gedraagt zich als 1 locus. Er vindt geen recombinitie plaats en wordt alleen via de moederlijn (zaden) doorgegeven. Door de geringe verspreiding en het ontbreken van recombinitie zijn lijnen makkelijker te herleiden tot bepaalde populaties. In hoofdstuk 5 beschrijf ik hoe er met behulp van nieuwe DNA sequencing technieken het DNA van 17 chloroplast genomen is gesequenced. Twaalf chloroplastgenomen waren afkomstig van inheemse individuen en 5 waren afkomstig van invasieve individuen. Door deze chloroplast genomen met een lengte van circa 150.000 baseparen met elkaar te vergelijken, kon ik 32 SNPs ("Single Nucleotide Polymorphisms") en 34 microsatelliet locaties vinden. Om zoveel mogelijk polymorfe merkers te vinden, waren geselecteerde individuen geografisch zo wijd mogelijk verspreid. Deze merkers kunnen worden gebruikt om de bronpopulaties op te sporen.

Met de chloroplast microsatellieten en SNPs die gevonden werden met behulp van DNA sequencing zijn 8 SNP en 9 microsatelliet merkers geselecteerd om inheemse en invasieve individuen te genotyperen. In hoofdstuk zes zijn er in totaal 90 inheemse en 87 invasieve individuen gegenotypeerd, verspreid over respectievelijk 11 en 29 populaties. De genetische variatie was significant hoger in het inheemse gebied. Dit kwam ook tot uiting in het aantal gevonden allelcombinaties, ook wel haplotypes genoemd. In het inheemse gebied werden 63 haplotypes gevonden tegenover 26 in het invasieve gebied. In overeenstemming met de AFLP studie werd erg weinig genetische variatie gevonden tussen individuen afkomstig uit de invasieve regio's Australië, Nieuw Zeeland, Canada en Noord Amerika. Vier haplotypes uit Europa waren identiek aan invasieve haplotypes. Dit waren twee individuen uit Ierland, een individu uit Noorwegen en het vierde individu was afkomstig uit Zweden. Mogelijk zijn deze populaties dus betrokken geweest bij de introductie van het Jakobskruid in de invasieve gebieden. Dit komt deels overeen met de AFLP studie waarin de meest aannemelijke bronpopulaties ook afkomstig waren uit Noordwest-Europa. In het invasieve gebied waren individuen met gelijke haplotypes vaak afkomstig uit meerdere of alle regio's. Dit in combinatie met de lage genetische variatie tussen regio's duidt wederom op meerdere bronpopulaties vanuit Europa.

Conclusies

Inheemse en invasieve individuen van het Jakobskruid verschillen van elkaar in een aantal eigenschappen gerelateerd aan afweer en groei. Ondanks de sterkere groei van invasieve individuen waren waarden van eigenschappen gerelateerd aan afweer niet lager voor invasieve individuen in vergelijking met inheemse individuen. Deze uitkomst is niet in overeenstemming met de EICA hypothese. De SDH voorspelt dat inheemse individuen meer investeren in kwantitatieve afweer in vergelijking tot invasieve individuen. Er werd echter geen verschil gevonden in relatie tot kwantitatieve afweer. Twee afzonderlijke studies met verschillende merkers en deels ook met verschillende individuen laten zien dat het aannemelijk is dat invasieve individuen van het Jakobskruid afkomstig zijn uit meerdere inheemse bronpopulaties. De kans op pre-adaptatie is klein aangezien het vrijwel uitgesloten is dat al deze afzonderlijke populaties individuen met genotypen leveren, die al aangepast zijn aan het nieuwe gebied. Een alternatieve verklaring voor de aangetoonde verschillen tussen inheemse en invasieve individuen is dat na introductie snelle evolutie is opgetreden. De introductie uit verschillende bronpopulaties en de kruisbestuiving van individuen uit de verschillende populaties heeft waarschijnlijk snelle evolutie bevorderd omdat het heeft geleid tot een grote genetische variatie en recombinitie

van individuen die in de inheemse gebieden geen genetische uitwisseling met elkaar hadden. Het ontstaan van nieuwe genetische combinaties is een goede uitgangspositie voor natuurlijke selectie in de invasieve gebieden.

Het invasieve karakter van het Jakobskruiskruid typeert zich vooral door de productie van een kleinere wortel- spruit verhouding waardoor de kracht om te concurreren met inheemse soorten wordt verhoogd. De veranderde wortel spruit verhouding ten bate van een grotere spruit leidt tot meer fotosynthetische capaciteit en een krachtigere groei. Bovendien is voor het monocarpe Jakobskruiskruid de grootte van de plant positief gecorreleerd met de zaadproductie. Door de productie van meer bovengrondse biomassa wordt dus uiteindelijk meer zaad geproduceerd. Vanzelfsprekend komt dit ook de dichtheid en de verspreiding van het Jakobskruiskruid ten goede.