

Artikelen

Twee gynandromorfen van de rotsbehangersbij (*Megachile pilidens*)

Hans Nieuwenhuijsen

Inleiding

Toen ik voor het maken van de determinatietabel voor de Nederlandse soorten van het genus *Megachile* (Nieuwenhuijsen 2011) materiaal uit de collectie van NCB Naturalis bij elkaar zocht, vond ik twee afwijkende individuen van de rotsbehangersbij *Megachile pilidens*. Het bleken gynandromorfen uit de voormalige collectie van G. van der Zanden, die ze in een artikel zeer beknopt beschrijft (van der Zanden 1997).

Beschrijving

Eén exemplaar is gevangen in Spanje (Fig. 1). Het vindplaatsetiket vermeldt het volgende: "Museum Leiden. Spanje bij Terror, langs N11. 31.VII.1970. E.N.Kuijper". Op het determinatie-etiket staat

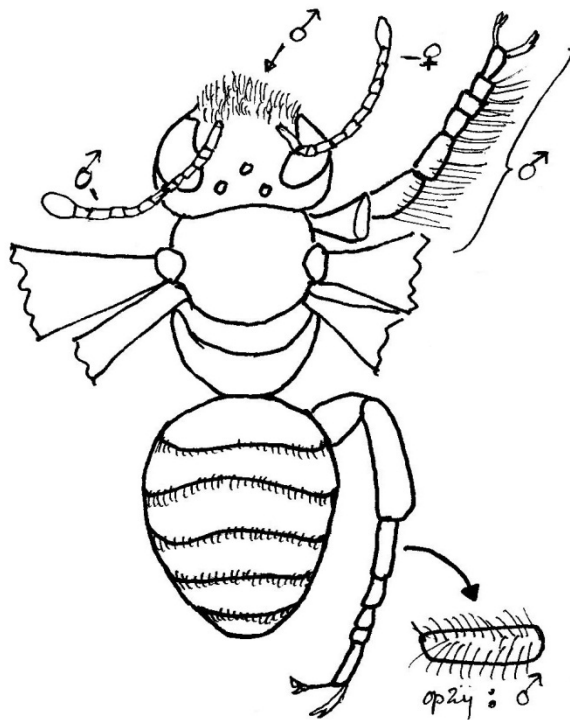


Fig. 1. Gynandromorf *Megachile pilidens*, Spanje.

"Museum Leiden (♂ ♀). *Megachile pilidens* Alf. Det. G. van der Zanden.1981". Op een apart etiket voegt Van der Zanden de volgende opmerkingen toe: "♂ gele lamel voordij, l.ant 13 leden. ♀ r.ant. 12 leden abd. 6 tergieten en 6 vlakke stern. Geen scopa".

Ik vul zijn opmerkingen aan met het volgende. "De clypeus en het gezicht zijn wit behaard (♂), het dier heeft een angel (♀), de tarsen van beide voorpoten zijn afgeplat en gelig en dragen lange haren (♂), de sternieten zijn kaal, de metatarsen zijn niet breed (♂) en de kaken dragen aan de onderkant een tand (♂)".

Uit bovenstaande gegevens trek ik de volgende conclusies. De kop van het dier bestaat uit mannelijke cellen met uitzondering van de rechter antenne, die uit vrouwelijke cellen bestaat. De thorax en de poten zijn mannelijk. Het aantal segmenten en de angel vormen het vrouwelijke deel van het abdomen terwijl het ontbreken van de scopa op mannelijke cellen wijst.

Het andere exemplaar van *Megachile pilidens* is afkomstig uit Turkije (Fig. 2). Het vindplaatsetiket: "Beydaglari 1200 m. Yuzir Gözesi Ant. 10.VII.1991. H. Özbek". Determinatie-etiket: "Museum Leiden. *Megachile pilidens* (♂ ♀). Det. G. van der Zanden 1995". Op een apart etiket schrijft Van der Zanden het volgende. "Voortarsen 2-5 geelwit, gele lamel aan voordijen, r. 13 leden, l. 12 ant.leden. abdomen 6

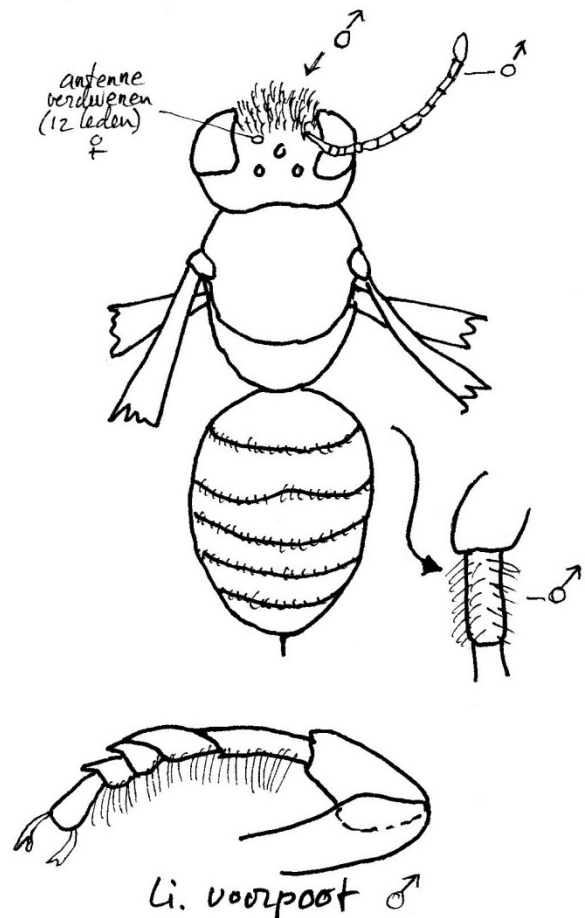


Fig. 2. Gynandromorf *Megachile pilidens*, Turkije.

segmenten, geen scopa, wel angel”.

Ik voeg daar aan toe dat de clypeus en het gezicht wit behaard zijn (♂), de voortarsen lang behaard zijn (♂), de sternieten kaal zijn (♂), de metatars smal is (♂) en de kaak een tand draagt (♂).

De linker antenne ontbreekt.

Ook bij dit dier bestaat de kop uit mannelijke en vrouwelijke cellen, de thorax is mannelijk en het achterlijf is mannelijk en vrouwelijk.

Ontstaan

Net als in 1995 zal ik proberen te verklaren hoe deze gynandromorfen zouden kunnen zijn ontstaan. Gynandromorfen zijn een bijzonder geval van teratogene afwijkingen: dat zijn afwijkingen die tijdens de ontwikkeling zijn ontstaan.

Hoe vindt de normale ontwikkeling plaats? Ik verwijs graag naar het artikel van Ouweneel (1975) waarin uitgebreid de ontwikkeling, in het bijzonder de patroonvorming, van de bananenvlieg *Drosophila melanogaster* behandeld wordt. De determinatie van de cellen van de imaginale ‘schijven’, eigenlijk celgroepen, vinden al tijdens de embryonale ontwikkeling in het ei plaats. In het blastoderm stadium ligt dus het patroon al vast: welke cellen waar de organen van het imago gaan vormen (Fig.3). Het is nog van belang te weten dat de meeste imaginale schijven gepaard worden aangelegd en dat de kop wordt gevormd door drie paar en de thorax door zes paar schijven. Ongepaarde groepen cellen vormen het achterlijf en de genitaliën.

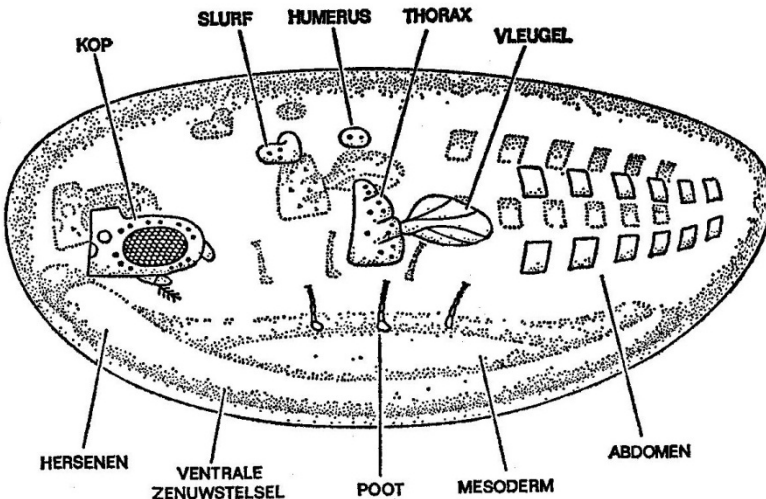


Fig. 3. Schema van een *Drosophila*-blastodermstadium met toekomstige organen, ontleend aan Ouweneel 1975.

De geslachtsbepaling vindt bij *Drosophila* door geslachtschromosomen plaats, XX is een vrouw, XY een man. Verliest een XX-cel, die door delingen een imaginale schijf vormt, een X-chromosoom krijgt dit

orgaan mannelijke eigenschappen, terwijl de rest van het dier een vrouwtje is.

Bij Hymenoptera wordt het geslacht bepaald door het CSD-gen. Is er één CSD-gen in de cel aanwezig dan is de cel mannelijk. Als er twee *verschillende* vormen van het CSD-gen in een cel aanwezig zijn wordt de cel vrouwelijk. (Zijn er twee *dezelfde* vormen van dit gen in één cel dan wordt de cel mannelijk).

Laat ik het bovenstaande eens toepassen op de twee beschreven gynandromorfen. We gaan ervan uit dat de beschreven individuen ontstaan zijn uit een bevruchte eicel, die dus twee verschillende CSD-genen bevat. In de schijven die kop en borststuk gaan vormen is iets mis gegaan: één CSD-gen is verloren gegaan. Dat is niet gebeurd bij de cellen die de rechter antenne gaan vormen bij het Spaanse dier en de linker antenne bij het Turkse dier. Dat de scopa ontbreekt heeft waarschijnlijk te maken met een andere storing in de cellen van het achterlijf, die haren moeten vormen. Je kunt ook proberen vanuit een onbevruchte eicel te redeneren maar dan is het probleem dat als één CSD-gen zich verdubbelt er twee dezelfde CSD-genen ontstaan en de cel toch mannelijk blijft en niet vrouwelijk wordt.

Eigenlijk gaan alle verklaringen over gynandromorfen ervan uit dat de eicel een zaadcel bevat. De kern van de zaadcel kan, in plaats van samen met de eikern te versmelten, een eigen leven gaan leiden en door delingen ontstaan dan mannelijke weefsels.

Het is interessant om mijn verklaring eens te leggen

naast de verklaringen die ik lees in Michez et al (2009) en Witmond et al (2011).

Om met de laatste te beginnen. In dit artikel in EB wordt een vrouwelijke gynandromorf uit de subfamilie Cryptinae beschreven, waarvan de linker antenne een mannelijk aantal leden heeft.

Uitgebreid wordt ingegaan op de verschillende geslachtsbepalingen bij Hymenoptera, maar er wordt geen woord vuil gemaakt aan de patroonvorming in de embryologie. En dat is jammer, want daardoor blijft een vrij simpele verklaring voor deze gynandromorf achterwege. Waarschijnlijk is in de cel, die de imaginale schijf van de linker antenne vormt, door welke oorzaak dan ook het CDS gen (of het hele chromosoom) verloren gegaan of is het gen geblokkeerd. Hierdoor gaat deze antenne uit mannelijke cellen bestaan (Fig. 3).

Het artikel van Michez et al (2009) heeft als belangrijkste verdienste dat een groot aantal gynandromorfen bij bijen uit de literatuur (met uitzondering van de gynandromorfen die in onze

Nieuwsbrief beschreven zijn) samengevat worden. Ook worden er enkele nieuwe gevallen beschreven, zelfs het gedrag van enkele. Bovendien worden de gynandromorfen in één van de drie volgende categorieën geplaatst: transversaal, bilateraal en mozaïekvormig. In de discussie wordt een vage poging gedaan één of meerdere oorzaken voor elk type aan te wijzen en wordt de hoop uitgesproken dat moderne moleculaire technieken in de toekomst opheldering zullen brengen. Elke poging het ontstaan van gynandromorfen langs embryologische weg te verklaren ontbreekt.

Met de laatste opmerking heb ik mijn belangrijkste kritiek op het artikel verwoord. Ik voeg er nog aan toe dat gezien het grote aantal vormen van gynandromorfen die beschreven zijn en het grote aantal imaginaire schijven dat bij de patroonvorming betrokken is, het onderscheiden van slecht drie typen een vergroving van de werkelijkheid is.

Tot slot worden ons hypothesen over het ontstaan van de drie typen gynandromorfen in het vooruitzicht gesteld en de verwachting dat de toepassing van moderne moleculaire technieken het raadsel van de gynandromorfen zal oplossen.

Ik citeer de wijze woorden van het in beide artikelen niet geciteerde artikel van Ouweneel (1975). De schrijver formuleert eerst wat hij noemt het 'centrale dogma' van de ontwikkelingsbiologie: het ontstaan van gedifferentieerde cellen en van de ruimtelijke ordening in het zich ontwikkelende organisme berust op differentiële of selectieve genactivatie. Daarop zal, verwacht hij, zeker kritiek komen van de moleculair biologen.

Maar, gaat hij verder: "Nu moeten moleculair biologen ons dat niet kwalijk nemen, want gedeeltelijk komt dat doordat de studie van *patroonvorming* (cursivering van mij) jarenlang in de schaduw werd gesteld door de opkomst, de populariteit en de sensationele resultaten juist van de moleculaire biologie. Maar even duidelijk is het dat deze resultaten van de moleculaire biologie (tot dusver althans) volslagen onvoldoende zijn om het

ontstaan van ruimtelijke patronen in het organisme te begrijpen".

Bovenstaande artikelen bewijzen, helaas, het gelijk van Ouweneel. Na bijna 35 jaar lukt het veel auteurs over gynandromorfen te schrijven zonder met een woord over de ontwikkeling van het insectenembryo te reppen.

Literatuur

- Michez, D., P. Rasmont, M. Terzo & N.J. Vereecken. 2009. A synthesis of gynandromorphy among wild bees (Hymenoptera: Apoidea) with an annotated description of several new cases. - *Ann. Soc. Entomol. Fr.* (n.s.) 45 (3): 365-375
- Nieuwenhuijsen, H. 1995. Een gynandromorf van *Osmia caerulescens* (L.). - Nieuwsbrief sectie Hymenoptera, Bzzz 2: 12-14.
- Nieuwenhuijsen, H. 2011. Determinatietabel van de bijen van het genus *Megachile* in Nederland. - *HymenoVaria* 3: 59-64.
- Ouweneel, W.J. 1975. Het ontstaan van ruimtelijke ordening tijdens de ontwikkeling van insecten. In: J.Faber & W.L.M. Geilenkirchen (ed). *Ontwikkelingsbiologie*. Wageningen, 245 p.
- Witmond, L., K. Meyer & K. Kraaijeveld. 2011. A case of gynandromorphism in a parasitoid wasp of the subfamily Cryptinae (Ichneumonidae). - *Entomologische Berichten* 71 (1): 2-4.
- Zanden, G. van der. 1997. Teratologie bei einigen Megachilidae (Insecta: Hymenoptera Apoidea, Megachilidae). - *Linzer Biologischer Beiträge* 29.1: 373-376.

Summary

The author describes two gynandromorphs of *Megachile pilidens* from the previous collection of G. van der Zanden, found in the NBC Naturalis in Leiden. He explains the origin of these gynandromorphs based on the information about the sex determination of Hymenoptera and the embryology of insects. He criticizes two recent articles where embryological components are missing in explanations of gynandromorphs.