

Gallen en schimmeltuintjes

Galvormers komen binnen tenminste zeven insectenorden voor. De waardplantspectra zijn echter heel verschillend: terwijl van galmuggen binnen praktisch alle plantenfamilies gallen bekend zijn is de verspreiding van bijvoorbeeld galwespen of galvormende bladluizen slechts tot een paar families beperkt.

Binnen de Cecidomyiidae, waartoe de galvormende muggen behoren, komt ook een breed scala aan voedingswijzen voor. Behalve de oorspronkelijke vertegenwoordigers die van schimmels leven zijn er uiteraard de bekende galmuggen, en ook galvormers die weer in symbiose met schimmels leven. De verschillende evolutiescenario's van voedingswijzen worden besproken en op twee associaties tussen galmug, waardplant en schimmel wordt nader ingegaan.

Entomologische Berichten 63(5): 117-122

Trefwoorden: Diptera, Cecidomyiidae, *Asphondylia*, *Lasioptera*, galmuggen, voedselkeuze, waardplantassociatie, symbiose, ambrosiagallen

Wat zijn galinsecten?

Gal insecten houden er binnen de planteneters een zeer specialistische levenswijze op na: zij bewerken hun waardplanten dusdanig dat deze bijzonder - en vooral eiwitrijk - voedsel voor hen produceren. Bovendien leven de larven ingekapseld in de gallen waardoor de waardplant ze bescherming biedt. Galwespen en galvormende bladwespen prikken met hun legboor in het plantenweefsel en zetten zo de eieren af. Vaak gaat een druppeltje vloeistof mee waarmee de galvorming begint. Galmuggen doen het anders: zij hebben doorgaans een soepele legbuis waarmee eieren op de plant of tussen knopschubben worden gelegd. Van galvorming door het eileggende vrouwtje is hier geen sprake. De jonge larfjes bijten de waardplantcellen aan en kruipen de plant binnen. Soms worden ook beschadigingen die door eerdere planteneters zijn veroorzaakt gebruikt om in het plantenweefsel door te dringen. De larven ontwikkelen zich niet alleen in de planten maar prikkelen deze tot het vormen van gezwellen, of gallen. Omdat zich in die gallen zogenaamde voedingsweefsels met snel delende kernen bevinden hebben ze een voor planten zeer hoog eiwitgehalte.

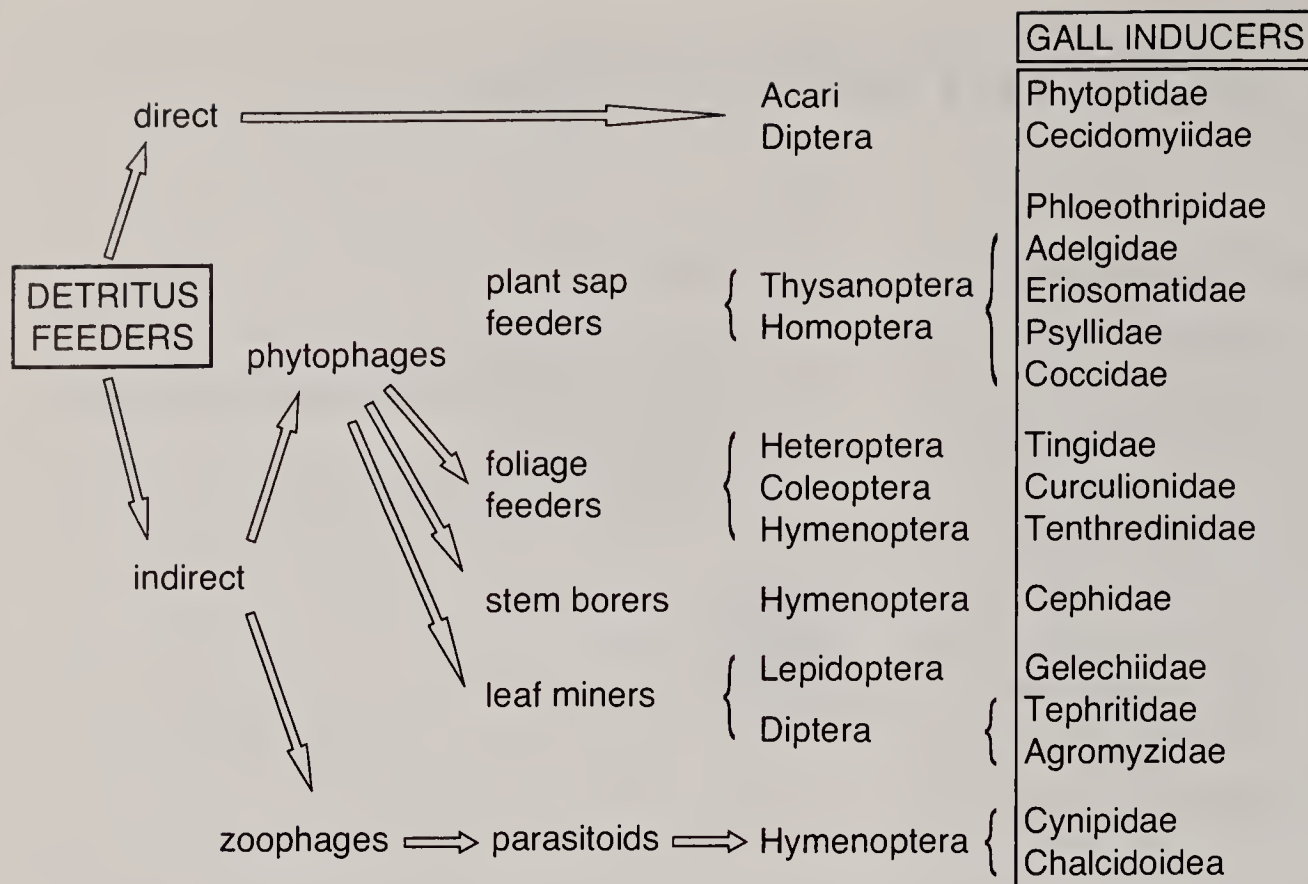
Er bestaat een grote rijkdom aan galvormen. Sommige gallen zijn eenvoudige plooiingen van een bladrand, maar andere zijn heel gecompliceerd gebouwd. Dikke lagen van steencellen kunnen de larf tegen belagers beschermen.

Hans Roskam

Sectie Evolutiebiologie
Instituut Biologie Universiteit Leiden (IBL)
Postbus 9516
2300 RA Leiden
Roskam@rulsfb.leidenuniv.nl



Soms hebben gallen zelfs een deurtje dat openklapt als het volwassen insect naar buiten komt. Probeer zo'n 'dienstbeetoon' van de waardplant maar eens volgens Darwin via variatie en selectie te verklaren! De kunstig gevormde beschermingslagen helpen trouwens het galinsect niet echt. Galinsecten worden doorgaans zwaar geparasiteerd en situaties waar zo'n 95% van de gallen niet de galvormer maar een van zijn parasieten oplevert zijn zeker geen uitzondering. Het blijft tevens verbazingwekkend dat praktisch alle celtypen die een plant in staat is te maken ook door een galinsect kunnen worden gestimuleerd. Voor morfogenetici, die de differentiatie van plantenweefsels bestuderen, een intrigerend studieobject. Galinsecten weten dus hun waardplanten uitermate listig te manipuleren. Zo'n fijnafstemming tussen galinsect en waardplant heeft ook een prijs: het overgrote deel van de soorten is slechts in staat om in bepaalde delen van een paar plantensoorten gallen te maken. Dat heeft voor een onderzoeker zeer aantrekkelijke kanten, want als je onderzoek doet naar soortvormingspatronen kun je nogal eens situaties aantreffen waarin co-speciatie heeft plaatsgevonden. De stamboom van de waardplant is in veel opzichten dan gelijkvormig aan die van het galinsect: evolutionair verwante galinsecten zitten op verwante plantensoorten en worden belaagd door een waaier van sluipwespen, waarvan de verwantschapspatronen op hun beurt ook weer sterk op die van hun gastheren, de galinsecten, lijken. Zo was het mogelijk om een cladogram of verwantschapshypothese voor berken te maken doordat eerder zo'n hypothese voor de berkenzaadgalmug *Semudobia* was opgesteld (Roskam 1985).



Figuur 1. Evolutionaire routes van voedingswijzen bij galinsecten inclusief galmijten. De directe routes hebben geresulteerd in galvormers met een brede verspreiding over de bloemplanten, de indirecte routes leverden galvormers op met beperkte waardplantspectra. *Evolutionary routes of feeding modes in gall inducers (both insects and mites). The direct routes resulted in gall-making groups over a wide range of flowering plants, whereas indirect routes resulted in gall-making groups with restricted host plant ranges.*

Gallen komen voor bij zeer verschillende insectengroepen: we kennen naast muggen- en galwespgallen ook gallen die door bladluizen, kevers, bladwespen en vlinders worden veroorzaakt. Voor de volledigheid: zelfs onder schimmels en virussen komen de nodige galverwekkers voor - denk aan wortelknolletjes en heksenbezems. Galmijten (geen insecten) en galmuggen zijn echter het talrijkst en hebben een grote verscheidenheid aan waardplanten. Galwespen en galvormende bladwespen blijven beperkt tot slechts een paar plantenfamilies. Voor dit verschil in radiatiepatronen is een historische verklaring mogelijk. Als de voorouder van een bepaalde groep van galinsecten een primitieve of oorspronkelijke, fungivore, voedingswijze heeft, of fungivore vertegenwoordigers nog steeds binnen zo'n groep voorkomen, dan blijken dergelijke galinsecten een breed waardplantspectrum te vertonen. Zij zijn lang (c. 50 miljoen jaar) geleden als het ware samen met de bloemplanten geëvolueerd. Stammen anderzijds galinsecten, zoals galwespen, van een voorouder af die zelf al een moderne of afgeleide voedingswijze had dan is het vermogen om gallen te vormen kennelijk pas laat in de evolutie tot stand gekomen, toen de radiatie van de bloemplanten grotendeels al zijn beslag had gekregen (zo'n 10 miljoen jaar geleden, figuur 1). Galwespen stammen af van sluipwespen. Zij komen bijvoorbeeld vooral op eiken en roosachtigen voor. Galvormende bladwespen, afkomstig van bladvretende bladwespen, vind je weer vaak op wilgen. Eigenlijk behoren alle voorouders van kleinere galvormende groepen tot insecten met afgeleide voedingswijzen: sapzuigers bij wantsen en bladluizen, en bladmineerders bij vlinders (Dreger-Jauffret & Shorthouse 1992, Roskam 1992).

Galmuggen

De familie van de galmuggen, of Cecidomyiidae, orde Diptera, bestaat slechts ten dele uit echte galvormers. Traditioneel worden drie subfamilies onderscheiden waarvan slechts een, de Cecidomyiinae en tevens de meest geavanceerde, galvormers herbergt. Binnen de Cecidomyiinae komen nog fungivore en prederende vertegenwoordigers voor, maar de over-

grote meerderheid maakt gallen. Wel is het weer zo dat de fungivore soorten, zoals te verwachten valt, de meeste oorspronkelijke kenmerken bezitten. Alle rovers worden tot twee verwante tribi gerekend. Hoewel de adulten van roofmuggen er heel gewoon uitzien kun je de larven gemakkelijk herkennen aan hun lange antennen. Galinsecten, zowel muggen als wespen, kennen inquilinen of voedselparasieten. Systematisch behoren inquilinen tot galinsecten, maar - contradictio in terminis - ze hebben het vermogen om gallen te vormen verloren. Inquilinen leven van het galweefsel dat door activiteiten van andere galinsecten is ontstaan. Soms heeft de echte galvormer daar geen last van, maar in andere gevallen groeit de inquiline sneller dan het galinsect en gaat de laatste dood of wordt het uiteindelijk door de inquiline opgepeuzeld.

Hoe ontstaan muggengallen? Om dit te begrijpen moeten we de voedingswijze van de Cecidomyiiden nader bekijken. De larven van Cecidomyiiden (ik gebruik met nadruk niet de Nederlandse naam 'galmuggen' omdat in dit verhaal de niet-galvormende vertegenwoordigers minstens zo essentieel zijn) hebben doorgaans sterk gereduceerde zuigende monddelen. Zij bijten een cel van plant, schimmel, of andere larf aan en zuigen deze leeg. Het merkwaardige is dat het opgezogen voedsel na enige tijd samen met verteringsenzymen wordt uitgespuugd en vervolgens buiten de larf een soort van voorvertering doormaakt. Na enige tijd wordt zo'n half verteerd druppeltje weer opgezogen en verder verteerd. We noemen dit extra-intestinale vertering - vertering buiten de darm dus (Mamaev 1975, Roskam 1992). Injecteert een galmuglarf half afgebroken eiwitten terug in een waardplant dan reageert de waardplant met tumorvorming: de bekende plantengal. De differentiaties van galweefsel (zoals de eerder genoemde steencellen) kunnen het gevolg zijn van het variëren van de samenstelling van het halfverteerde voedsel door het insect, of van diffusiegradiënten binnen de gal. Hier moet echter nog uitvoerig onderzoek aan gedaan worden. Hoewel de overstap van schimmelhyfen naar plantencellen gecompliceerd is is de overheersende mening bij specialisten toch dat deze overstap een aantal keren in de evolutie moet zijn

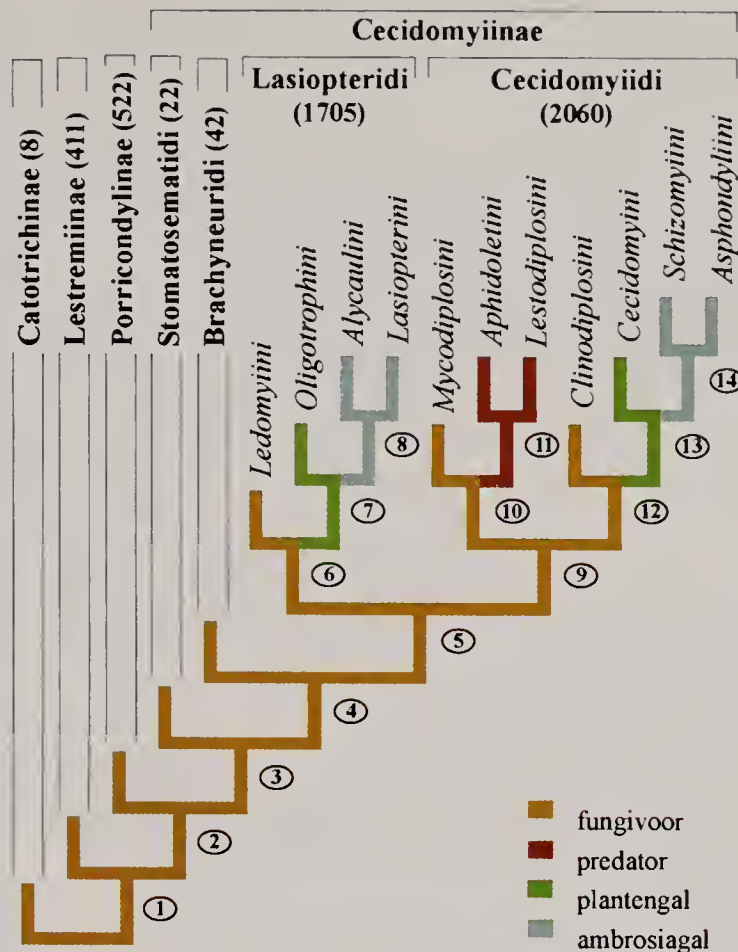
gemaakt. Aan de basis van iedere hoofdcategorie binnen de Cecidomyiiden staan fungivore taxa (figuur 2). Vanuit fungivore clades (takken van het cladogram) hebben zich bij clade 10 predatormuggen ontwikkeld en bij de clades 6 en 12, in totaal verschillende groepen dus, de echte galvormers. Volgens deze hypothese evolueerden ambrosiamuggen uit galvormende muggen bij de clades 7 en 13. De ambrosiamuggen van de Alycaulini en Lasiopterini zijn nauwer verwant aan de fungivore Oligotrophini, terwijl de ambrosiamuggen van de Schizomyiini en Asphondyliini nauwer verwant zijn aan de fungivore Cecidomyiini.

Ambrosiagallen: schimmeltuintjes in plaats van voedingscellen

We hebben het eerder over de kieskeurigheid van galinsecten gehad: Door de hoge mate van fysiologische fijnafstemming tussen galinsect en waardplant zijn dergelijke associaties bijzonder hecht. Galinsecten kunnen heel slecht op andere waardplanten overstappen. Met dit in het achterhoofd is het denkbaar dat de overstap van de oorspronkelijk fungivore naar een fytofage voedingswijze moeilijk is geweest. Rottend, door schimmels en bacteriën als het ware voorverteerd plantenweefsel laat zich nu eenmaal gemakkelijker verteren dan gezond weefsel. Als er bovendien associaties tussen planten en insecten voorkomen waarbij schimmels een intermediaire rol spelen dan herinnert zo'n situatie aan de oorspronkelijke fungivore voedingswijze. Net zoals mieren en termieten zijn er galmuggen die er schimmeltuintjes op nahouden: de galmugvrouwtjes hebben op hun legbuis ingenieuze aanpassingen waarmee ze in staat zijn tegelijkertijd met de eieren schimmelsporen of schimmelhyfen op de nieuwe waardplant af te zetten. De schimmels trekken samen op met de jonge galmuglarven en bekleden uiteindelijk de binnenwand van de gal. In deze gallen ontbreekt doorgaans de laag van gedifferentieerde voedingscellen; de larven zuigen de schimmelhyfen leeg en komen zo aan de bouwstoffen die eerder door de schimmel aan de waardplant zijn onttrokken (Rohfritsch 1992, 1997). Neger (1908, 1913) ontdekte dit verschijnsel eerst bij kevers en later bij galmuggen. Van hem komt de term ambrosia, naar de godenspijs in de Griekse mythologie. Ook was hij de eerste die de schimmel op naam bracht.

Galmuggen die met schimmels en waardplanten in symbiose leven blijken vooral onder warmere klimaatomstandigheden aanmerkelijk bredere waardplantspectra te hebben dan de echte galmuggen. Kennelijk maakt de schimmel als intermediair de galmug veel minder kieskeurig. Dit heeft een groot voordeel. Immers, gewone galmuggen ontwikkelen zich in hoge mate gesynchroniseerd met hun waardplant. Zij kunnen daardoor maar een of hooguit twee generaties per jaar produceren. Ambrosiamuggen wisselen, net als bladluizen, van waardplant en maken zo vele generaties per jaar. De verschillende waardplanten zijn meestal niet verwant (Orphanides 1975, Yukawa 1980, Gagné & Hawkins 1983, Yukawa & Ohsaki 1988).

Eerder is aannemelijk gemaakt dat het vermogen om ambrosiagallen te veroorzaken minstens twee maal binnen de galmuggen is ontstaan. De symbiose met zowel een schimmel als een groene plant komt binnen verschillende afstamingslijnen bij galmuggen verschillend tot stand. Ik wil dit aan de hand van twee galmuggen nader toelichten, namelijk *Lasioptera* als vertegenwoordiger van de Lasiopterini en *Asphondylia* als representant van de Asphondyliini.



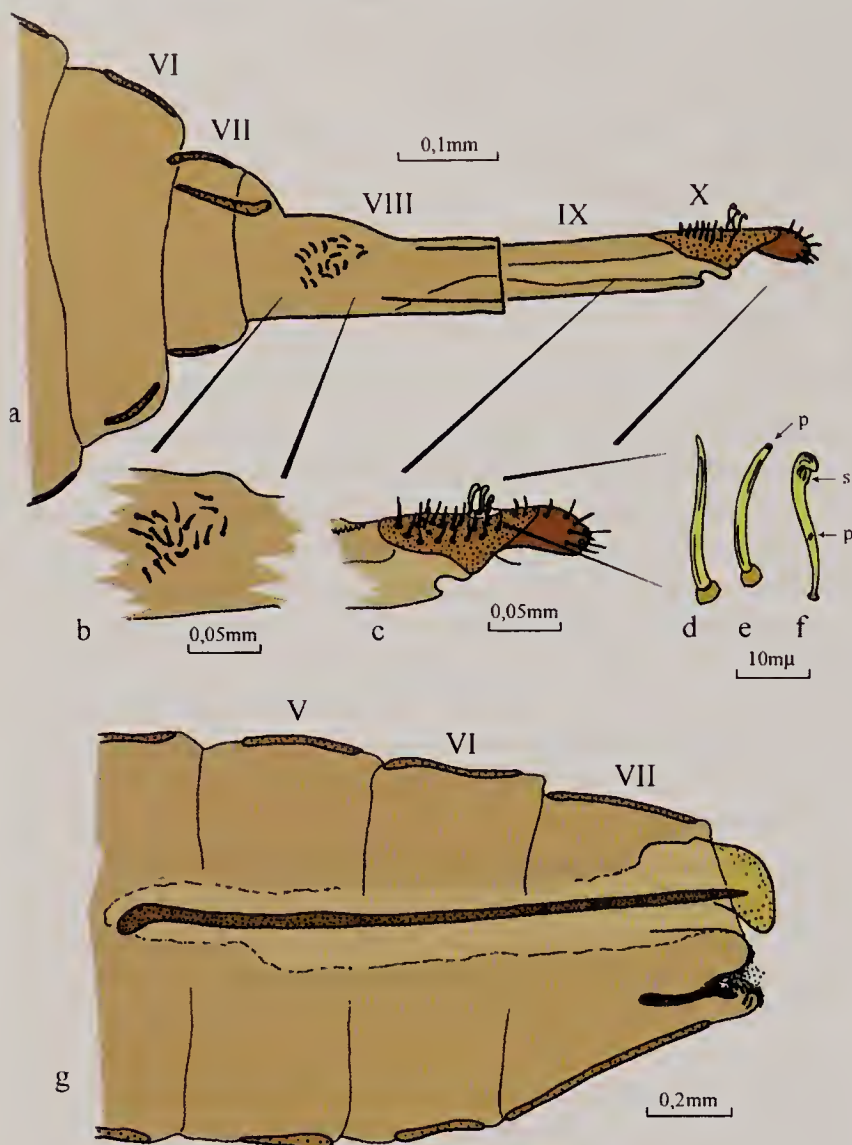
Figuur 2. Afstammingshypothese voor de Cecidomyiidae (Gagné 1994, Roskam in druk). Verschillend gekleurde takken van het cladogram geven de verschillende voedingswijzen aan. Tussen haakjes staan de aantallen beschreven soorten (Skuhrová 1986). Catotrichinae is een recent beschreven kleine subfamilie, waarmee het mogelijk werd om de Lestremiinae als monofyletisch te beschouwen (Jaschhof 2000). *Phylogenetic hypothesis for Cecidomyiidae (Gagné 1994, Roskam in press). Differently coloured clades indicate the various feeding modes. Species numbers between brackets follow Skuhrová (1986). Catotrichinae are a recently erected small subfamily, rendering Lestremiinae monophyletic (Jaschhof 2000).*

Lasioptera

Lasioptera is een groot genus met zo'n 90 beschreven soorten in het Euraziatische gebied en ongeveer 35 soorten in Noord-Amerika. De larven verpoppen in gallen. Doorgaans worden de gallen in stengels van waardplanten gemaakt en is er sprake van een schimmelsymbiont. Docters van Leeuwen (1982) noemt voor Nederland slechts drie soorten die gallen maken op braam, populier en schermbloemigen. *Lasioptera rubi* (Schrank), bekend van stengelgallen op braam, kan ook schade veroorzaken op kruisbes en zwarte bes (Barnes 1948). Bramen horen tot de roosachtigen (Rosaceae), zwarte bessen en kruisbessen tot de ribesachtigen (Grossulariaceae). Dit past in de eerdere bewering dat ambrosiamuggen veel bredere waardplantspectra hebben dan galmuggen. Overigens kun je bramen met zwarte bessen kruisen, dus genetisch en fytochemisch zal het verschil tussen deze waardplanten niet zo groot zijn. *Lasioptera carophila* Löw en *Kiefferia pimpinellae* Loew (= *K. pericarpiicola* (Bremi); deze laatste behoort ook tot de Lasiopterini) worden als plaag van karwij en peen gemeld (Barnes 1946). Twee andere soorten (in Docters van Leeuwen (1982) onder *Thomasiella*, nu een synoniem van *Lasioptera*) maken stengelgallen op riet.

Omdat riet veel voor dakbedekking werd gebruikt is veel onderzoek naar de schade van *L. arundinis* Schiner gedaan (Skuhrová & Skuhrový 1981, 1992, Rohfritsch 1997).

Lasioptera-soorten zetten de eieren samen met de schimmel op stengels van de waardplant af. Soms wordt in gangen en op vraatplekken van andere insecten gelegd. De legbuis is in uitgestrekte toestand even lang als de rest van het vrouwtje (c. 2 mm) en vanwege de grote buigzaamheid kan deze niet in de waardplant worden geprikt. Aan de basis en vlak voor het uiteinde van de legbuis bevinden zich twee plekjes met merkwaardige borstel- en lepelvormige zintuigjes waarmee het vrouwtje schimmelsporen verzamelt door het door schimmelplekjes op het waardplantoppervlak heen af te tasten (Tastás-Duque & Sylvén 1989, figuur 3a-d). Hoewel spo-



Figuur 3. Legbuizen van ambrosiamuggen. Romeinse cijfers geven de achterlijfssegmenten aan. a-f is *Lasioptera rubi* (Schrank). a. Legbuis in uitgestulpte toestand. b. Detail van achterlijfssegment VIII met porieloze zintuigborstels. c. Detail van segment X met drie typen zintuigborstels. d. Porië zintuigborstel. e. Zintuigborstel met terminale porië (p). f. Lepelvormige zintuigborstel met spleet (s) en porië (p). g. Achterlijf van *Asphondylia sarothamni* (Loew) met ingetrokken naaldvormige legbuis. Let op het verlengde sterniet van segment VII met daarboven, gestippeld, het mycangium. d-f naar Tastás-Duque & Sylvén (1989).

Ambrosia midge ovipositors. Roman numerals indicate abdominal segments. a-f refers to *Lasioptera rubi* (Schrank). a. Exposed ovipositor. b. Detail of abdominal segment VII with non-porous bristles. c. Detail of segment X with three different kinds of sensory bristles. d. Non-porous bristle. e. Uniporous bristle with terminal pore (p). f. Scoop-like sensilla with slit (s) and pore (p). g. *Asphondylia sarothamni* (Loew), abdomen with intruded needle-shaped ovipositor. Note the enlarged sternite VII covering the mycangium (stippled). d-f after Tastás-Duque & Sylvén (1989).

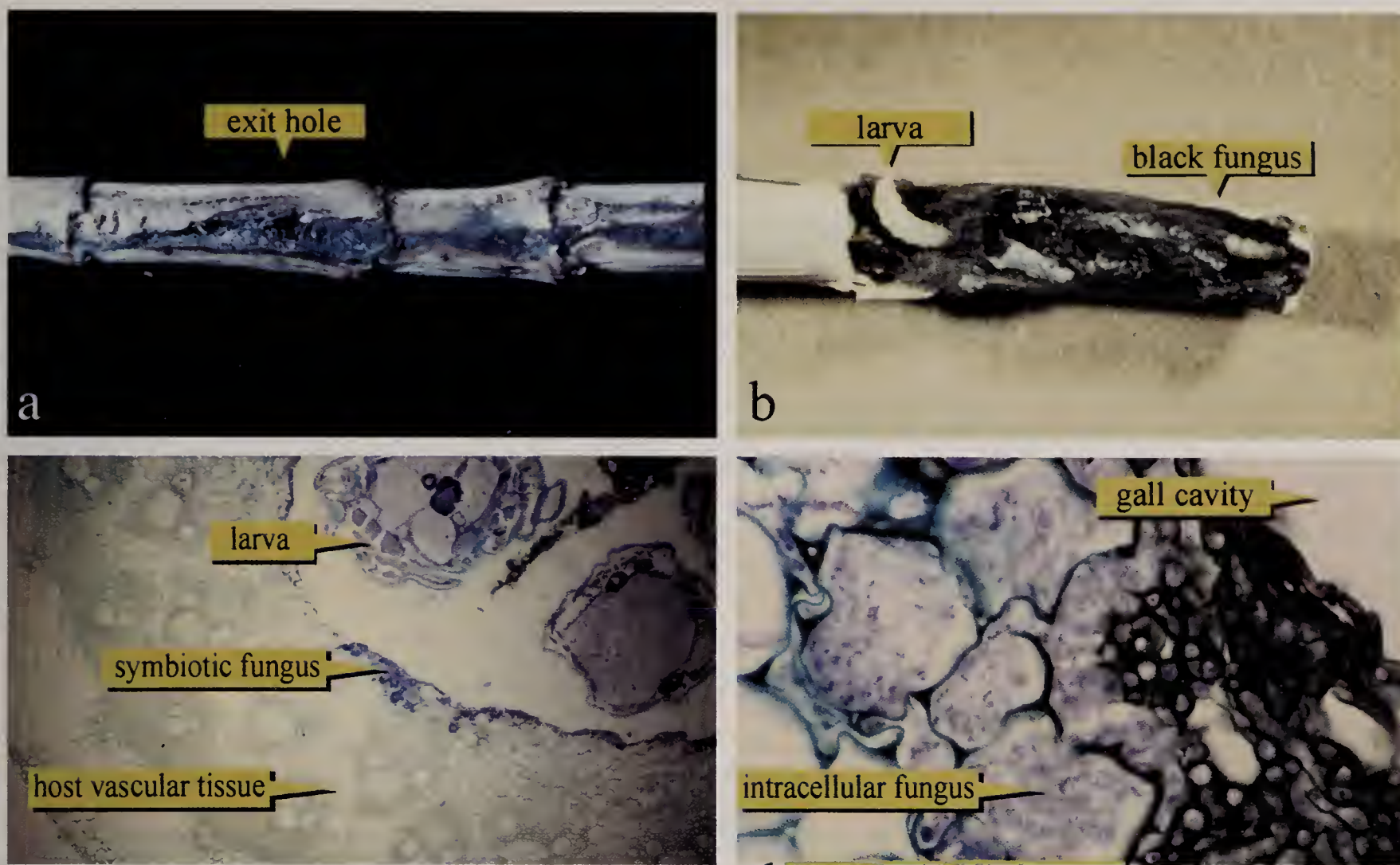
ren van tenminste vier verschillende schimmels voorkomen verzamelt de mug slechts de sporen van schimmels die tot de symbiose behoren. Hoe het selectieproces werkt is onbekend. Vermoedelijk correspondeert de lengte van de borstel-tjes en lepeltjes met die van de geschikte sporen. De sporen verhuizen van de lepeltjes naar twee mycangia, zakjes die zich ter weerszijden van het oviduct bevinden. Tegelijkertijd met de eieren worden de schimmelsporen op de waardplant afgezet (Rohfritsch 1997). De sporen zijn ongeslachtelijke conidiosporen van een *Macrophoma*-achtige coelomyceet. De symbiose tussen galmug en schimmel doet aan die tussen vijgen en vijgenwespen (Agaonidae) denken. Ook de vijgenwespjes verzamelen actief het stuifmeel van de vijgenbloemen, dat ze in speciale gleuven op hun borststuk stoppen om het er later weer uit te halen en de stijlen van de volgende generatie vijgenbloemen te bevruchten.

Nadat de larfjes zijn uitgekomen kruipen zij langs de stengel een eindje naar boven. Ook de larfjes zijn met borstels bezet; met deze borstels vervoeren zij de schimmelsporen. Terwijl de larfjes langs de stengel kruipen bijten zij deze aan. Uit de schimmelspore kiemt de hyfe, die door de wondjes die de larfjes hebben gemaakt de waardplant binnenkruipt. De larfjes maken op hun beurt gebruik van de weg die door de schimmelhyfen wordt gebaad. Uiteindelijk arriveren schimmel en galmuglarfjes in het centrale merg van de waardplantstengel, waar zowel schimmel als galmuglarf de galvorming bewerkstelligen en de galmuglarf omgeven wordt door een laag van schimmelhyfen (figuur 4). In het vroege voorjaar boren de volgroeide larfjes vlieggaten in de waardplantstengel en vliegen uit. Op het schimmelweefsel dat de galwand bekleedt worden geen sporen gevormd en wanneer de vrouwtjes uitvliegen zijn zij nog vrij van schimmels. Schimmelhyfen en sporen worden pas later actief verzameld (Rohfritsch 1997).

Asphondylia

Ook *Asphondylia* behoort met 247 beschreven soorten tot de grotere galmuggen. Docters van Leeuwen (1982) noemt onder *Asphondylia* en het synoniem *Ischonyx* zeven soorten voor Nederland. De meeste hebben vlinderbloemigen (Leguminosae) als waardplant. Dit geldt niet wereldwijd: behalve van soja (ook een vlinderbloemige) wordt door *Asphondylia* veroorzaakte schade gerapporteerd van bijvoorbeeld aubergine (een nachtschade), vlier en azalea. Vooral de knoppen, bloemen en vruchten worden aangetast. De aantasting van soja is het best onderzocht en kan oplopen tot 30% van de peulen (Yukawa & Yamashita 1982). Pas na jaren van intensief onderzoek werd onlangs de levensloop van deze economisch belangrijke galmug voldoende opgehelderd en was het verantwoord een formele beschrijving te maken (Yukawa et al. 2003). De sojagalmug bleek voor zijn voorjaarsgeneratie van een *Prunus* (Rosaceae) gebruik te maken.

Asphondylia's hebben net als galwespen een lange naaldvormige legbuis waarmee ze in plantenweefsel kunnen prikken. Sterniet 7 is sterk verlengd waardoor er, wanneer de legbuis is ingetrokken, een zakvormige holte tussen legbuis en sterniet 7 ontstaat die als mycangium dient (figuur 3c, Bissett & Borkent 1988). In dit mycangium kunnen 50-140 conidiosporen worden aangetroffen. Onduidelijk is echter hoe de sporen en/of hyfen van de juiste schimmel worden verzameld en geselecteerd en uiteindelijk met de eieren op de toekomstige waardplant worden afgezet. Op het moment van uitkomen van de vrouwtjes bevinden zich geen sporen in



Figuur 4. *Lasioptera arundinis* Schiner op riet *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Staud. **a.** Stengelgal. **b.** Overlangs doorgesneden gal met witte vol-groeide larven en donkergrijs schimmelweefsel. **c.** Dwarsdoorsnede van de stengelgal. **d.** Detail van dwarsdoorsnede. Foto's: Odette Rohfritsch. *Lasioptera arundinis* Schiner on reed *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Staud. **a.** Stem gall. **b.** Longitudinal section with white mature midge larvae and dark grey fungal tissue. **c.** Cross-section of stem gall. **d.** Detail of cross-section.

de gal; bovendien verpoppen sommige soorten in de bodem zodat zij daar hun sporen zouden kunnen verzamelen (Yukawa & Rohfritsch in druk).

Asphondylia sarothamni (Loew), die voorkomt op brem, is een relatief goed bestudeerde galmug (Richter-Vollert 1964). De muggen vliegen in twee generaties, waarbij de eerste generatie in bloemknoppen en de tweede generatie in vegetatieve knoppen galletjes maakt. De galmug prikt diep - over de gehele lengte van de legbuis - in het plantenweefsel waarbij tegelijkertijd met de eieren de schimmel in de waardplant wordt afgezet. De plant reageert echter pas op de uitgekomen larfjes en niet, zoals bij galvormende bladwespen, op de ovipositie zelf. De jonge larfjes ontwikkelen zich in een natuurlijke holte in de knoppen en voeden zich in eerste instantie met eiwitrijk zich nog delend waardplantweefsel. Tegelijkertijd ontwikkelt zich, vooral in de vegetatieve knoppen, wit schimmelweefsel tegen de binnenwand van de galkamer. De galmuglarven worden nu geheel door eiwitrijke schimmelhyfen omgeven. De kenmerkende haustoriacellen, waarmee de schimmel voedsel aan de waardplant onttrekt, ontbreken echter. Wel woekeren de schimmelhyfen tussen de waardplantcellen en bereiken uiteindelijk de vaatbundels. Ook deze schimmel zou tot *Macrophoma* behoren (Bisset & Borkent 1988).

Ambrosiagallen: een vergelijking

Lasioptera en *Asphondylia* behoren tot twee niet nauw verwante tribi binnen de galmuggen. Zij verschillen in de bouw van de legbuis en de mycangia. Ook wordt de waardplant

anders geïnfecteerd: bij *Lasioptera* lift de galmug als het ware met de schimmel mee. De galmug maakt immers gebruik van de plekjes waar de schimmel de waardplant penetreert - nadat overigens de schimmel een tijdje met de galmuglarfjes is vervoerd en de larfjes de waardplantepidermis aanbijten. *Asphondylia* prikt met de legbuis in het waardplantweefsel en zet tegelijkertijd met de eieren de schimmelsporen af. Hierdoor is het aannemelijk dat schimmelgallen tenminste twee keer en onafhankelijk van elkaar in de evolutie zijn ontstaan.

Binnen zowel *Asphondylia* als *Lasioptera* ontwikkelen zich de opeenvolgende generaties muggen op verschillende en niet verwante waardplanten. In beide groepen parasiteert de schimmel de eiwitrijke plantendelen en voeden de galmuglarfjes zich met de schimmel. Ook lijkt het erop dat de schimmellaag een extra bescherming biedt tegen sluipwesp-parasieten. Als je bijvoorbeeld ambrosiagallen op riet vergelijkt met rietgallen die door gewone galmuggen worden veroorzaakt, dan worden bij ambrosiamuggen alleen de eieren geparasiteerd en bij galmuggen zonder schimmelsymbiont alle larvale stadia. Niet dat *Lasioptera* geen aanzienlijke mortaliteit kent: hier zijn het vogels die de gallen openpikken, waartegen geen kruid gewassen is (Skuhrová & Skuhrová 1981). Zowel waardplantwisseling als betere bescherming tegen sluipwespen zijn unieke eigenschappen van ambrosiamuggen. Beide zouden selectieve voordelen kunnen zijn die tot een hernieuwde associatie met een schimmel hebben geleid.

Dankwoord

In het bijzonder wil ik Odette Rohfritsch (Straatsburg) bedanken voor de welwillend beschikbaar gestelde dia's. Marten Brittijn maakte de tekeningen. Piet Kuijten en Kees Koops gaven commentaar op eerdere versies van het manuscript.

Literatuur

- Barnes HF 1946. Gall midges of economic importance. Volume 1: Gall midges of root and vegetable crops. Crosby Lockwood & Son.
- Barnes HF 1948. Gall midges of economic importance. Volume 3: Fruit. Crosby Lockwood & Son.
- Bissett J & Borkent A 1988. Ambrosia galls: the significance of fungal nutrition in the evolution of the Cecidomyiidae (Diptera). In: Co-evolution of plants and animals (Pirozynski PA & Hawksworth DA eds): 203-225. Academic Press.
- Docters van Leeuwen WM 1982. Gallenboek. Derde editie, herzien en bewerkt door Wiebes-Rijks AA en Houtman G. Thieme & Cie.
- Dreger-Jauffret F & Shorthouse JD 1992. Diversity of gall inducing insects. In: Biology of insect-induced galls (Shorthouse JD & Rohfritsch O eds): 8-33. Oxford University Press.
- Gagné RJ 1994. The gall midges of the neotropical region. Cornell University Press.
- Gagné RJ & Hawkins BA 1983. Biosystematics of the Lasiopterini (Diptera: Cecidomyiidae: Cecidomyiinae) associated with *Atriplex* spp. (Chenopodiaceae) in Southern California. *Annals of the Entomological Society of America* 76: 379-383.
- Jaschhof M 2000. Catotrichinae subfam. n.: a re-examination of higher classification in gall midges (Diptera: Cecidomyiidae). *Entomological Science* 3: 639-652.
- Mamaev BM 1975. Evolution of gall forming insects - gall midges. Wetherby, the British Library, lending division.
- Neger FW 1908. Ambrosiapilze, I. Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft 26a: 735.
- Neger FW 1913. Ambrosiagallen. *Biologie der Pflanzen*. Leipzig: 511.
- Orphanides GM 1975. Biology of the carob midge complex *Asphondylia* spp. (Diptera, Cecidomyiidae) in Cyprus. *Bulletin of Entomological Research* 65: 381-390.
- Richter-Vollert I 1964. Untersuchungen zur Morphologie und Ökologie von *Asphondylia sarothamni* H. Lw. *Zoologica* 40 Heft 112: 1-54.
- Rohfritsch O 1992. A fungus-associated gall midge, *Lasioptera arundinis* (Schiner), on *Phragmites australis* (Cav.) Trin.. *Société Botanique de France*. 139 lettres botanique 1: 45-59.
- Rohfritsch O 1997. Morphological and behavioural adaptations of the gall midge *Lasioptera arundinis* (Schiner) (Diptera, Cecidomyiidae) to collect and transport conidia of its fungal symbiont. *Tijdschrift voor Entomologie* 140: 59-66.
- Roskam JC 1985. Evolutionary patterns in gall midge - host plant associations (Diptera, Cecidomyiidae). *Tijdschrift voor Entomologie* 128: 193-213.
- Roskam JC 1992. Evolution of the gall inducing guild. In: Biology of insect-induced galls (Shorthouse JD & Rohfritsch O eds): 34-49. Oxford University Press.
- Roskam JC in druk. Recent phylogenetic advances in Cecidomyiidae research. In: Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods (Raman A, Schaefer CW & Withers TM eds).
- Skuhřavá M 1986. Family Cecidomyiidae. In: *Catalogue of Palaearctic Diptera* 4. (Soós & Papp L eds): 72-297. Elsevier.
- Skuhřavá M & Skuhřavy V 1981. Die Gallmücken (Cecidomyiidae, Diptera) des Schilfes (*Phragmites communis* Trin.). *Studie Česko-slovensk Akademie Ved* 3: 1-150.
- Skuhřavá M & Skuhřavy V 1981. Biology of gall midges on common reed in Czechoslovakia. In: Biology of insect-induced galls (Shorthouse JD & Rohfritsch D eds): 8-33. Oxford University Press.
- Tastás-Duque R & Sylvén E 1989. Sensilla and cuticular appendages on the female abdomen of *Lasioptera rubi* (Schrank) (Diptera, Cecidomyiidae). *Acta Zoologica* 70: 163-174.
- Yukawa J 1980. [Life histories and host plants of the genus *Asphondylia* (Diptera: Cecidomyiidae) in Japan.] *Proceedings of the Association for Plant Protection of Kyushu* 26: 125-127.

- Yukawa J & Ohsaki 1988. Separation of the aucuba fruit midge, *Asphondylia aucubae* sp. nov. from the ampelopsis fruit midge, *Asphondylia baca* Monzen (Diptera, Cecidomyiidae). *Kontyû* 56: 365-376.
- Yukawa J & Rohfritsch O in druk. Ecological aspects of galling cecidomyiids (Diptera, Cecidomyiidae). In: Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods (Raman A, Schaefer CW & Withers TM eds).
- Yukawa J, Uechi N, Horikiri M & Tuda M 2003. Description of the gall midge, *Asphondylia yushimai* sp. n. (Diptera: Cecidomyiidae), a major pest of soybean and findings of host alternation. *Bulletin of Entomological Research* 93: 73-86.
- Yukawa J & Yamashita Y 1982. [Suitable sampling stage of pods for proper evaluation of the rate of beans infested by the soybean pod gall midge.] *Proceedings of the association for Plant Protection of Kyushu* 28: 169-173.

Geaccepteerd 1 juli 2003.

Summary

Galls and fungus gardens

Gall-inducing insects belong to at least seven different orders. Host plant ranges, however, are very different: gall midges Cecidomyiidae induce galls in hosts of almost every plant family whereas gall wasps and gall-inducing aphids are restricted to only a few families. Historical ecology offers an explanation for this phenomenon.

Cecidomyiids display a variety of feeding modes: fungivory, gall-induction and predation. Furthermore, the ambrosia gall midges live in symbiosis with flowering plants and fungi. Although host plant ranges are narrow at the species level, it is remarkable that ambrosia midge species may shift to host plants which belong to distant families. The evolutionary scenarios of feeding modes in general, and the profits of being an ambrosia midge are discussed.

A parallel transfer from fungivory to gall induction occurred several times during gall midge evolution. A parallel shift from gall induction to ambrosia gall making evolved in several cecidomyiid tribes. The symbiosis of ambrosia gallers of different tribes are compared.

OPROEP

Gallen zijn heel geschikte indicatoren bij de beoordeling van de verandering van de biodiversiteit. Onlangs is bij European Invertebrate Survey (E.I.S.) - Nederland een gallenwerkgroep opgericht met als doel door het maken van een nieuwe inventarisatieronde van gallen een beter beeld te krijgen van de veranderingen die sedert de eerste editie van het Gallenboek van Docters van Leeuwen, nu alweer vijftig jaar geleden, zijn opgetreden. Het materiaal waarop het Gallenboek is gebaseerd bevindt zich in de Leidse vestiging van het Nationaal Herbarium Nederland. De documentatie van dit materiaal, waarop meer dan 500 scans van de gal-mug- en galwespgallen staan, zijn op CD-rom verkrijgbaar. Voor meer informatie kunt u contact opnemen met de auteur van dit artikel.