



Vanwege de kwetsbaarheid van bosmieren is poppenroof verboden. Enkele jaren geleden is de politie in Noord-Brabant erin geslaagd een poppenrover aan te houden wegens 'stropen'. Hoewel de overtreding zwaar kan worden bestraft, nemen sommigen het risico van een hoge boete om mierenpoppen te kunnen gebruiken of verhandelen. Om poppenroof zo veel mogelijk tegen te gaan, is het van belang nestvernietigingen zo snel mogelijk te melden bij de betreffende terreinbeheerder.

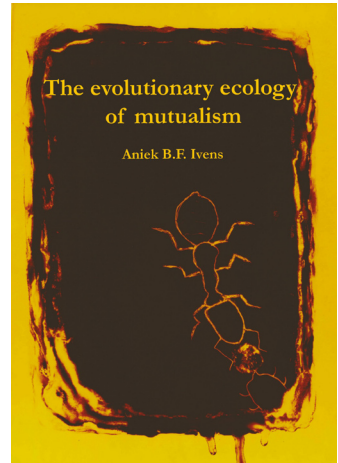
**Bram (A.A.) Mabelis, Ds. Keppellaan 36, 3958 JC Amerongen,  
a.a.mabelis@zonnet.nl**

## **Proefschrift over mutualisme van onder andere gele weidemier en wortelbladluizen**

*Aniek B.F. Ivens*

**Aniek B.F. Ivens** 2012 The evolutionary ecology of mutualism. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.

Beschikbaar op: [www.rug.nl/research/theoretical-biology/publications/\\_pdf/thesis\\_ivens\\_12.pdf](http://www.rug.nl/research/theoretical-biology/publications/_pdf/thesis_ivens_12.pdf)



Mutualisme, een interactie tussen organismen die tot verschillende soorten behoren en waarvan beide 'partners' profijt hebben, komt veel voor in de natuur. We kunnen zelfs stellen dat mutualismen het leven op aarde zoals we dat kennen over miljoenen jaren hebben beïnvloed en ook nu nog steeds beïnvloeden. Zo wordt bijvoorbeeld de energievoorziening in de cellen van de meeste organismen verzorgd door mitochondriën, die lang geleden nog onafhankelijke, mutualistische bacteriën waren. Mutualismen in allerlei vormen en maten zijn ook belangrijk voor de stabiliteit van ecosystemen in onze veranderende wereld; denk aan planten en hun bestuivende insecten en de verspreiding van zaden door vogels en knaagdieren. Andere mutualismen die iedere dag weer van



invloed zijn op ons leven zijn de interacties tussen ons en ons vee en onze gewassen, maar ook bijvoorbeeld onze ‘samenwerking’ met de bacteriën in onze darmen: zij helpen de vertering van ons voedsel in ruil voor veilige ‘woonruimte’ en continue aanvoer van hun eigen nutriënten.

Ondanks het overduidelijke belang van mutualisme voor het leven op onze planeet is dit proces historisch onderbelicht gebleven in de evolutiebiologie; traditioneel kregen processen als competitie en gastheer-parasietinteracties meer aandacht. Pas sinds de laatste twee decennia beseffen evolutiebiologen dat het ontstaan van mutualismen en hun stabiliteit over evolutionaire tijd niet vanzelfsprekend zijn en tot op heden onbegrepen zijn gebleven.

Het doel van dit proefschrift was om meer inzicht te krijgen in de evolutie en ecologie van mutualismen. Om deze inzichten te krijgen, maakte ik gebruik van twee complementaire invalshoeken. Allereerst deed ik empirisch, (moleculair) ecologisch onderzoek aan één specifiek mutualisme, dat tussen de gele weidemier *Lasius flavus* en de wortelbladluizen in haar nest. Ten tweede combineerde ik dit met theoretisch onderzoek in de vorm van simulatiemodellen die de evolutie van samenwerking binnen en tussen soorten nabootsen.

## **De puzzel die de evolutie van samenwerking heet**

De evolutie van samenwerking is een van de grootste vraagstukken binnen de evolutietheorie. Natuurlijke selectie is immers gebaseerd op competitie om voortplanting en overleving. Hoe hebben deze concurrerende organismen dan toch het vermogen ontwikkeld elkaar te helpen, terwijl ze vaak meer voordeel zouden kunnen behalen wanneer ze alleen van anderen zouden profiteren zonder zelf te investeren?

### ***Samenwerking binnen soorten***

Dit probleem is zeer uitgebreid onderzocht voor het geval van samenwerking tussen soortgenoten (‘binnen soorten’). De belangrijkste mechanismen die tot de evolutie van samenwerking kunnen leiden kunnen worden onderverdeeld in twee categorieën. De eerste categorie bestaat uit mechanismen die ervoor zorgen dat potentiële samenwerkingspartners niet willekeurig bij elkaar komen. Een voorbeeld van een dergelijk mechanisme is de zogeheten ‘kin selection’, waarbij samenwerking tussen familieleden als bijkomend voordeel heeft dat gemeenschappelijke genen worden doorgegeven. Een ander voorbeeld is samenwerking die kan ontstaan wanneer individuele organismen, die de neiging hebben tot helpen, bij elkaar in de



buurt blijven, bijvoorbeeld omdat ze zich zelden verspreiden. De tweede categorie bevat mechanismen die de investering in samenwerking af laten hangen van de acties van anderen of van omgevingskenmerken. Een voorbeeld hiervan is 'tit-for-tat', oftewel 'voor wat, hoort wat'.

### ***Samenwerking tussen soorten***

'Kin selection' bleek een van de beste verklaringen te zijn voor samenwerking tussen soortgenoten. Voor mutualisme, de samenwerking tussen organismen van verschillende soorten ('tussen soorten'), kan 'kin selection' echter geen rol spelen: verschillende soorten delen hun genen per definitie niet. Het bestaan van mutualisme is daarom tot nu toe onverklaard gebleven en wordt gezien als een van de grote onopgeloste vraagstukken binnen de evolutiebiologie. Dit vraagstuk is tweeledig. Ten eerste is het onduidelijk hoe mutualismen kunnen ontstaan. Ten tweede is het onduidelijk hoe mutualismen als zodanig in stand blijven. Dit laatste kan namelijk problematisch zijn, omdat natuurlijke selectie altijd op beide partners apart van toepassing zal zijn en niet op de interactie als geheel. Dat betekent dat partners door natuurlijke selectie zullen worden geselecteerd om zoveel mogelijk van de interactie te profiteren en er zelf zo weinig mogelijk in te investeren. Met andere woorden: theoretisch zouden mutualisten door natuurlijke selectie moeten worden gedreven tot het parasiteren van hun partner. Toch wijst het wijdverbreid voorkomen van mutualismen erop dat een mutualistische interactie niet zomaar een parasitaire interactie wordt. Welke mechanismen zorgen ervoor dat dit gebeurt? En welke mechanismen zorgen er eigenlijk voor dat die mutualismen überhaupt vanuit het niets kunnen ontstaan? Hieronder zal ik de voornaamste theoretische ideeën over het ontstaan en in stand blijven van mutualismen behandelen.

**(1)** Dit eerste idee betreft voornamelijk het ontstaan van mutualismen. Veel mutualismen komen waarschijnlijk voort uit bijproductinteracties. Dit zijn interacties waarbij er bij een handeling van de ene soort een bijproduct ontstaat dat van waarde is voor een andere soort. Belangrijke voorbeelden hiervan zijn honingdauwmutualismen. Hierbij scheiden insecten die leven van plantensappen (bijvoorbeeld bladluizen) een suikerachtig goedje uit (honingdauw) als uitwerpselen. Deze honingdauw wordt dan weer opgegeten door bijvoorbeeld mieren, die in ruil daarvoor goed voor de bladluizen zorgen. In zulke gevallen is de verhouding tussen kosten en baten van de interactie voor de producent van het bijproduct laag: de luizen maken de honingdauw vrijwel gratis en krijgen er



waardevolle bescherming voor terug.

(2) Het tweede idee heeft voornamelijk betrekking op het in stand blijven van mutualismen. Dit betreft twee mechanismen die te maken hebben met wederkerigheid van gedrag tussen de partners. Deze mechanismen zijn de betrouwbaarheid van een partner over tijd, en partnerkeuze en sancties tegen partners die niet samenwerken. Met betrouwbaarheid wordt bedoeld dat de ene partner er voldoende op kan rekenen dat de andere partner bij de volgende gelegenheid tot interactie ook weer beschikbaar is. Als deze betrouwbaarheid hoog is, kunnen partners op elkaar rekenen en is er een goede basis voor mutualistische samenwerking in de toekomst. In de natuur komt een dergelijke hoge betrouwbaarheid voor wanneer twee samenwerkende soorten zich na voortplanting samen verspreiden, zoals bijvoorbeeld bacteriën die in het lichaam van insecten leven en zich tegelijkertijd voortplanten met deze insecten. Partnerkeuze en sancties zorgen ervoor dat partners actief kunnen kiezen samen te werken met 'goede' partners en 'slechte' partners kunnen vermijden. Ook op deze manier ontstaat er een goede basis voor samenwerking. Een voorbeeld van partnerkeuze en sancties in de natuur is de interactie tussen planten en bacteriën die stikstof voor hen fixeren in ruil voor voedingsstoffen: deze planten geven alleen voedingsstoffen aan de bacteriën die het best presteren.

## **Het 'kweekmutualisme' tussen de gele weidemier en wortelbladluizen**

### ***Kweekmutualismen***

Het empirische deel van dit proefschrift staat in het teken van één specifieke mutualistische interactie: die tussen de gele weidemier en meerdere soorten wortelbladluizen die door deze mier in haar nest worden gehouden. Deze interactie vertegenwoordigt een bepaalde groep van mutualismen: de zogeheten 'kweekmutualismen'. In dergelijke interacties bevordert de ene soort, de 'kweker', de groei van de andere soort, de 'symbiont', van wie de kweker afhankelijk is voor de voedselvoorziening. Kweekmutualismen komen in allerlei vormen en maten voor: Er zijn mieren en termieten die schimmels kweken in hun nest, in de zee houden bepaalde vissen keurige algentuintjes bij en er zijn zelfs eencellige amoeben bekend die bacteriën kweken.

### ***De gele weidemier en haar wortelbladluizen***

Het systeem dat ik hier bestudeerde is een voorbeeld van veehouderij in de natuur: de gele weidemier bouwt in haar ondergrondse nesten kleine kamertjes die een



beschermde omgeving vormen waar de wortelbladluizen rustig van plantenwortels kunnen drinken. De gele weidemier is afhankelijk van de luizen voor zowel suiker als eiwit: de mieren ‘melken’ de luizen voor het suikerachtige goedje honingdauw en ‘slachten’ hun vee ook af en toe voor hun stikstofvoorziening. Andersom zijn ook de luizen afhankelijk geworden van deze interactie: de lichaamsbouw van de luizen is volledig aangepast aan het leven bij de mieren, waardoor ze niet meer onafhankelijk kunnen overleven. Er kunnen meer dan dertien verschillende soorten luizen in de mierennesten voorkomen. De gele weidemieren en hun wortelbladluizen zijn op meerdere plekken in Noordwest-Europa te vinden. Slechts onder zeer specifieke ecologische omstandigheden maken ze hun grote karakteristieke mierenbulten. De kwelder van Schiermonnikoog is een dergelijke locatie en het meeste veldwerk voor dit proefschrift heeft dan ook daar plaatsgevonden.

### ***Mogelijke conflicten tussen de partners***

De insteek van dit gedetailleerde onderzoek naar de evolutionaire ecologie van de gele weidemier-interactie was om de inzichten over dit kweekmutualisme te vergelijken met gegevens van andere dergelijke interacties om op deze manier nieuwe algemene inzichten over de ecologie en evolutie van kweekmutualismen te krijgen. De achtergrondgedachte hierbij is dat in dergelijke interacties beide partners er altijd een eigen agenda op zullen nahouden. Voor de kweker is het bijvoorbeeld van belang dat hij erop kan rekenen dat de symbiont zoveel mogelijk in de buurt blijft en zoveel mogelijk energie investeert in het produceren van voedsel, terwijl de symbiont misschien ook energie wil investeren in onafhankelijke verspreiding of seksuele voortplanting (in plaats van bijvoorbeeld klonale voortplanting). Deze eigen agenda's zouden mogelijk tot evolutionaire conflicten kunnen leiden tussen de beide partners. In het onderzoek van dit proefschrift stonden drie mogelijke conflicten tussen kweker en symbiont centraal: de potentiële conflicten over **(1)** de voortplantingswijze van de symbiont (seksueel of aseksueel/klonaal), **(2)** de mate van verspreiding van de symbiont (veel of weinig) en **(3)** de (genetische) diversiteit van de symbiontenpopulatie (mengcultuur of monocultuur).

### **Resultaten van de empirische studies**

In één studie richtte ik me op de wijze van voortplanting en mate van verspreiding van de vier meest voorkomende wortelbladluisoorten in de nesten van *Lasius flavus* (Ivens et al. 2012a). Ik verzamelde wortelbladluizen uit mierenbulten op de kwelder van Schiermonnikoog. Door middel van een populatiegenetische analyse



toonde ik aan dat alle vier de luizensoorten zich voornamelijk (en mogelijk alleen maar) klonaal voortplanten in deze eilandpopulatie. Luizenmoeders produceren dus enkel dochters die exacte kopieën zijn van haarzelf. Ook toonde ik aan dat de luizen zich maar zelden verspreiden vanuit de mierennesten. Over het algemeen komen specifieke klonen slechts zeer lokaal voor. Deze bevinding werd verder ondersteund door de waarneming dat gevleugelde luizen zeer zeldzaam zijn. Interessant genoeg komt deze combinatie van klonale voortplanting en weinig verspreiding ook veel voor in andere kweekmutualismen. Ook de schimmel van schimmelkwekende mieren plant zich enkel klonaal voort en verspreiding die onafhankelijk van de verspreiding van mieren is, komt maar zelden voor.

De diversiteit aan luizensoorten en luizenklonen in de mierenbulten bracht ik ook verder in kaart. Een andere studie laat zien dat in de meerderheid van de mierenbulten slechts één luizensoort voorkomt en dat er binnen die soort vaak maar één enkele kloon per mierennest voorkomt (Ivens et al. 2012b). Wanneer er meerdere soorten en/of klonen in een nest voorkomen, leven deze vaak gescheiden in aparte luizenkamers. Op bultniveau is er dus soms sprake van mengculturen, maar op luizenkamerniveau komen er bijna uitsluitend monoculturen voor. Deze vinding van monoculturen is in lijn met andere kweekmutualismen, zoals bijvoorbeeld de vissen met hun algentuinen die vaak slechts één soort alg kweken. Verder kon worden aangetoond dat het aannemelijk is dat de mieren voornamelijk jonge luizen opeten voor hun eiwitvoorziening en een beperkter aantal luizen (ongeveer 70) per bult bewaren voor de honingdauwvoorziening. Een pilotstudie laat zien dat mieren in keuze-experimenten geen voorkeur hebben voor luizen van verschillende soort of herkomst. Deze resultaten suggereren dat er wellicht geen actieve partnerkeuze door mieren aan deze lage diversiteit ten grondslag ligt. In plaats daarvan kan deze lage diversiteit verklaard worden uit de klonale voortplanting van de luizen en beperkte verspreiding die daarop volgt.

### **Computermodellen**

Naast deze empirische studies deed ik ook theoretisch onderzoek. In dit deel van mijn promotieproject bootste ik de evolutie van samenwerking na met behulp van computermodellen. Dergelijke simulatiestudies helpen ons evolutie van complexe processen beter te begrijpen. Ik heb in dit onderzoek gekeken naar zowel samenwerking binnen één soort als tussen twee soorten. Deze modellen toonden aan dat coöperatief gedrag beter kan evolueren onder bepaalde omstandigheden waarin partners kunnen kiezen met wie ze samenwerken. Dit geldt voor zowel



samenwerking binnen één soort als voor mutualisme. Verder toonde het mutualismemodel ook aan dat mutualisme alleen maar kan evolueren als de kosten heel laag zijn in vergelijking met de baten, kortom, als het heel 'goedkoop' is om samen te werken.

### **Conclusies**

De empirische resultaten geven aan dat het voor de evolutie van mutualisme van belang is dat (generaties van) partners gedurende langere tijdsspanne op elkaar kunnen rekenen (betrouwbaarheid). In de interactie van de gele weidemier met haar wortelbladluizen komt dit sterk naar voren in de vorm van weinig verspreiding en weinig genetische diversiteit: de mieren kunnen dus min of meer rekenen op constante aanwezigheid van min of meer dezelfde luizen. Anderzijds geven aanpassingen in lichaamsbouw van de luizen en het opgeven van seksuele reproductie aan dat ook de luizen in de loop van de tijd zijn gaan 'rekenen' op de aanwezigheid van de mieren.

De theoretische resultaten wijzen er echter op dat deze dynamiek van op elkaar kunnen rekenen alleen van toepassing is onder specifieke populatiekenmerken: als partners zich pas verspreiden na de vruchten te hebben geplukt van de samenwerking kan het evolutionair ook voordelig zijn juist bij goede partners weg te gaan.

Zowel de empirische als de theoretische resultaten wijzen erop dat het aannemelijk is dat relatief lage kosten ten op zichte van de baten ten grondslag liggen aan de evolutie van mutualismen (zogeheten bijproductmutualismen). Het is aannemelijk dat het honingdauwmutualisme tussen mieren en luizen ooit ontstaan is vanuit mieren die de uitwerpselen van luizen als voedselbron gingen benutten. Vanuit deze – voor de luizen – gratis interactie kon het systeem zich verder ontwikkelen tot de huidige vorm van onderlinge afhankelijkheid van de mieren en de luizen. Deze bevinding wordt onderschreven door de resultaten van de simulatiemodellen: samenwerking in de natuur kan enkel van de grond komen als de voordelen aanzienlijk groter zijn dan de gevestigde investering.

### **Verwijzingen**

**Ivens, A.B.F., D.J.C. Kronauer, I. Pen, F.J. Weissing & J.J. Boomsma** 2012a. Reproduction and dispersal in an ant-associated root aphid community. *Molecular Ecology* 21: 4257-4269.

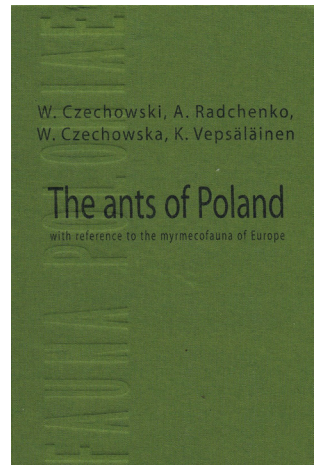


Ivens, A.B.F., D.J.C. Kronauer, I. Pen, F.J. Weissing & J.J. Boomsma 2012b. Ants farm subterranean aphids mostly in single clone groups – an example of prudent husbandry for carbohydrates and proteins? *BMC Evolutionary Biology* 12: 106.

**Aniek B.F. Ivens, Folkingestraat 30 D, 9711 JX Groningen,  
aniekivens@gmail.com**

## Boekbespreking

**W. Czechowski, A. Radchenko, W. Czechowska & K. Vepsäläinen** 2012. The ants of Poland, with reference to the myrmecofauna of Europe. *Fauna Polski, Nowa seria, vol. 4.* Museum and Institute of Zoology of the Polish Academy of Sciences & Natura optima dux Foundation, Warszawa. 496 pp. ISBN 978-83-930773-4-2. € 95,00.



Onlangs is een indrukwekkend boek verschenen over de mieren van Polen. De auteurs zijn mierenonderzoekers uit Polen, Finland en Oekraïne. Zij hebben het boek gepresenteerd als een huldebetuinging aan Prof. Bohdan Pisarski, de voormalig directeur van het Zoölogisch Instituut in Warschau, die veel heeft bijgedragen aan de samenwerking tussen mierenonderzoekers van Oost- en West-Europa. Pisarski overleed in 1992 tijdens veldwerk in Finland.

Het boek van bijna 500 pagina's bevat slechts enkele hoofdstukken. In de inleiding wordt eerst een overzicht gegeven van algemene trends in het mierenonderzoek, zowel wereldwijd, als in Polen. Door gebruik te maken van de 'Web of Science' kon worden vastgesteld dat het aantal publicaties over mieren van 1945 tot 2010 sterk is gestegen. Bovendien is de diversiteit van de onderwerpen toegenomen (diversiteitsindex H steeg in die periode van 1,46 tot 3,77). Veel onderwerpen gaan over taxonomie, communicatie, ecologie en de laatste decennia ook over biogeografie, kinselectie, soortvorming en invasieve soorten. Het eerste hoofdstuk geeft een systematische lijst van mieren van Europa. Het betreft negen