

# evolutie in actie

veranderende populaties door de tijd



Evolution  
MegaLab  
Org



museum • **naturalis**





## Hoofdstuk 1 Soortvorming bij cichliden

De belangrijkste vragen die je aan het eind van dit hoofdstuk zou moeten kunnen beantwoorden:

1. Wat is een populatie?
2. Wat is een soort?
3. Wat is allopatrische soortvorming?
4. Wat is sympatrische soortvorming?
5. Wat is een genen-poel?
6. Wat is een selectiedruk?
7. Wat is natuurlijke selectie?
8. Wat is seksuele selectie?
9. Wat is micro-evolutie?
10. Wat is macro-evolutie?
11. Wat is een Hardy-Weinberg evenwicht?



Je gaat dadelijk een film bekijken waarin evolutiebioloog Saskia Marijnissen uitlegt waarom ze haar onderzoek zo fascinerend vindt. Saskia Marijnissen is geïnteresseerd in de evolutie van cichliden, kleine baarsachtige zoetwatervissen die leven in de meren van Oostelijk Afrika. Het wonderlijke aan de cichliden in die meren is dat er zoveel verschillende soorten naast elkaar leven. Zo leven er in het Victoriameer bijvoorbeeld wel 500 verschillende cichlidensoorten. Ter vergelijking: in de Nederlandse wateren leven nog geen 200 verschillende vissen.

### Bron 1: Filmpje SchoolTV

Bekijk het filmpje van SchoolTV Biobits Afl 96. Argumenten voor evolutie (<http://player.omroep.nl/?afID=4370022>).



## Evolutie van cichliden

Saskia Marijnissen aan het werk  
in het Tanganyikameer.



- Op de vraag "wat trekt je aan, in jouw onderzoek?" antwoordt Saskia dat ze ooggetuige is van de evolutie zodra ze gaat duiken. Ze is dan getuige van de immense diversiteit aan cichliden. Ook zegt ze dat de soorten zich heel snel ontwikkelen, veel sneller dan iemand ooit had gedacht.

*Leg in eigen woorden uit waarom Saskia vindt dat ze getuige is van evolutie zodra ze gaat duiken en al die verschillende soorten cichliden ziet.*

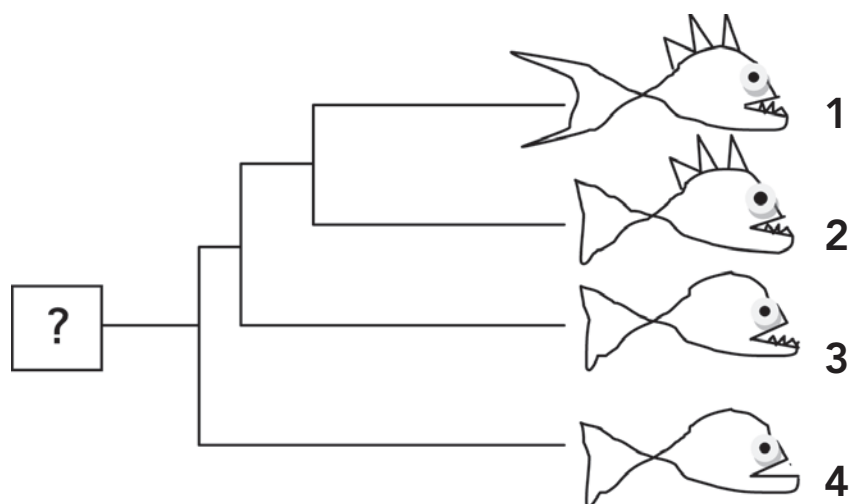
- Darwin heeft het in de film over micro-evolutie en macro-evolutie. De diversiteit en de ontwikkeling van het leven op aarde is te vergelijken met een boom. De groei van de takken van de boom is als de geleidelijke verandering van soorten en de splitsing van takken is de verandering van één soort in twee soorten.

*Wat is nu micro-evolutie en wat macro-evolutie?*

Saskia is benieuwd naar het ontstaan van de soortenrijkdom van de cichliden. In haar onderzoek kijkt ze naar de overeenkomsten en verschillen tussen soorten. Ze maakt als het ware een reconstructie van hoe deze soorten zijn geëvolueerd uit vooroudersoorten. Ze gebruikt uiterlijke kenmerken maar ook kijkt ze of het DNA van de verschillende vissen op elkaar lijkt. Met deze kenmerken maakt ze een stamboom.

- Hieronder staat een stukje van de stamboom. Teken zelf een reconstructie van hoe de voorouder vis er uit heeft gezien.

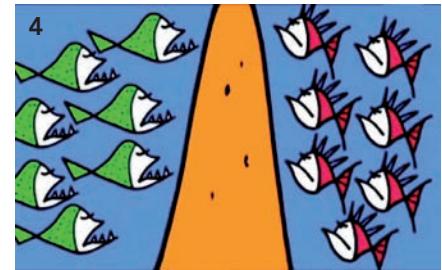
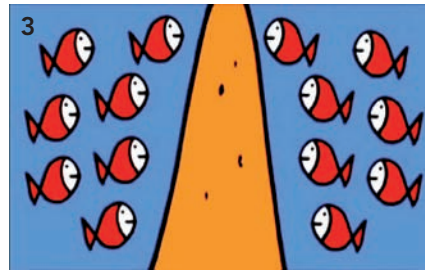
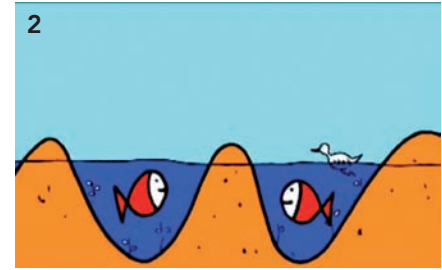
Schematische weergave van een stamboom met vier verschillende cichlidensoorten.



- Geef in de tekening aan met een pijl waar de gemeenschappelijke voorouder van vissen 1, 2 en 3 zich bevindt.
- Hoe weet Saskia hoe een voorouder eruit heeft gezien?

### Het allopatrisch model van soortvorming samengevat.

1. Tanganyikameer heel lang geleden.
2. Door klimaatverandering daalt het waterpeil in het meer en wordt de populatie vissen opgesplitst in twee kleinere meren.
3. De populaties passen zich geleidelijk aan aan de omstandigheden in beide meren.
4. Hierdoor ontstaan verschillende cichliden.
5. Na lange tijd stijgt het waterpeil weer en de twee meren worden weer één groot meer. Zodoende komen de populaties cichliden elkaar ook weer tegen. De verschillende vormen zijn zo veranderd dat ze onderling niet meer voortplanten. Er zijn twee nieuwe soorten ontstaan.



### Soortvorming: klaar terwijl u wacht?

**Een van de belangrijkste onderzoeksvragen waar evolutiebiologen over de hele wereld aan werken is soortvorming. Want wat zorgt ervoor dat één soort zich opsplijt in twee of meer nieuwe soorten? Daar gaat het in de rest van de lessen over.**

6. Hoe ontstaan nieuwe soorten? Om dat te begrijpen is het eerst nodig om beter te kijken naar het begrip soort. Bas Haring noemt in het laatste deel van de film een tijger en een leeuw wel aparte soorten en een sint-bernard en een pekinnees niet. Leg uit wat een soort is. En leg ook uit of jij vindt dat een sint-bernard en pekinnees geen verschillende soorten zijn en een tijger en een leeuw wel.
7. Terug naar het allopatrische model van soortvorming. Bekijk nu plaatje 2. Wat klopt er niet aan?
8. Bekijk plaatje 3. Plaatje 3 klopt al beter dan plaatje 2, want er is een groep vissen getekend. Maar in het plaatje zijn alle vissen hetzelfde. Is het waarschijnlijk dat alle vissen hetzelfde zijn?
9. Een populatie bestaat dus uit een groep vissen die allemaal een beetje anders zijn. Hoe komt dat?
10. Zijn alle individuen even goed aangepast aan de omgeving en denk je dat alle vissen evenveel nakomelingen krijgen?
11. Vat nog eens in eigen woorden samen wat de kenmerken zijn van een populatie.

12. Bekijk plaatje 4. Zou het kunnen dat de omgeving in het linker meertje anders is dan in het rechter meertje? Leg je antwoord uit.
13. Geef een mogelijke beschrijving van de leefomgeving van de vissen in het linker meer en die van het rechter meer en breng dat in verband met het uiterlijk van de twee populaties. De vissen links zijn groen en hebben scherpe tanden in de onderkaak. De vissen rechts zijn rood en hebben stekels op de rug.
14. Wat is de invloed van selectiedruk op de variatie in een populatie?
15. Levert dit selectieproces voldoende verklaring op voor evolutie?
16. Denk je dat mutaties altijd gunstig zijn voor de fitness van een individu?
17. Leg uit of een bepaalde eigenschap voor iedere omgeving gunstig is.
18. Is het ook mogelijk dat de populaties in het linker en rechter meertje veranderen zonder dat de omgeving is veranderd? Dus als de selectiedrukken links en rechts min of meer hetzelfde zijn.
19. Vat in 100 woorden het model voor allopatrische soortvorming nog eens samen met als voorbeeld cichliden.

## Veranderende populaties en het Hardy-Weinberg evenwicht

Om het mechanisme te achterhalen van soortvorming is het handig om de situatie in de natuur wat te vereenvoudigen. Daarom wordt er vaak een model gehanteerd. Een model is een vereenvoudiging van de werkelijkheid. Maar een model heeft wel voorspellende waarde. Twee onderzoekers uit de vorige eeuw ontdekten dat, zonder selectie, allelfrequenties in een populatie dankzij de Mendelse wetten van genetische overerving niet veranderen. Als je de allelfrequenties van alle individuen uit een populatie bij elkaar optelt dan verandert er generatie na generatie niets. Kijk maar naar het voorbeeld op de volgende pagina.

De populatie bloemen verandert niet meer, dus er vindt geen evolutie meer plaats. Een dergelijke populatie is dan in een zogenoemd Hardy-Weinberg evenwicht, vernoemd naar de Engelse natuurkundige Godfrey Hardy en de Duitse wiskundige Wilhelm Weinberg die deze wiskundige wetmatigheid in 1908 publiceerden.

De vijf voorwaarden voor een Hardy-Weinberg evenwicht:

- 1 Een erg grote populatie
- 2 Populatie is geïsoleerd van andere populaties
- 3 Geen mutaties
- 4 Willekeurige seks
- 5 Geen natuurlijke selectie

20. Bekijk de afbeelding hiernaast. Er staat een genenpoel van een fictieve populatie bloempjes getekend. Beschrijf in eigen woorden wat een genenpoel is.
21. Bekijk de vijf voorwaarden voor een Hardy-Weinberg evenwicht. Bespreek of deze voorwaarden stuk voor stuk in de natuur gelden.
22. Kijk nog eens naar het stamboomonderzoek van Saskia Marijnissen. Ze probeert een reconstructie te maken op basis van overeenkomsten in kenmerken. Je kunt dat vergelijken met het maken van een foto. Op dat moment bevries je de evolutie en ga je kijken welke soorten het meest met

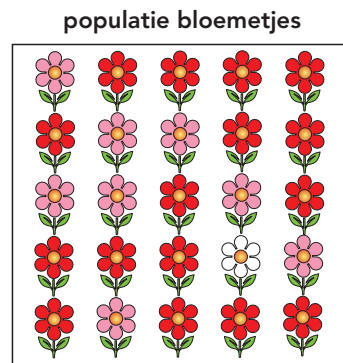
Saskia Marijnissen vergelijkt twee soorten cichliden op uiterlijke kenmerken.



elkaar verwant zijn. Maar hoe het komt dat soorten opsplitsen weet Saskia niet. Iemand die juist onderzoek doet naar het mechanisme achter macro-evolutie, dus hoe een populatie kan opsplitsen in twee populaties en uiteindelijk twee nieuwe soorten vormt, is evolutiebioloog Martine Maan. Zij bestudeert de evolutie in actie bij twee nauw verwante cichliden in het Victoriameer: *Pundamilia nyererei* en *Pundamilia pundamilia*. De ene soort heeft rode mannetjes en de andere soort heeft blauwe mannetjes. Beide hebben grijze vrouwtjes. Ze vraagt zich af hoe deze soorten zijn ontstaan. Evolutiebiologen zoals Martine Maan gebruiken het Hardy-Weinberg evenwicht vaak als nul-hypothese. Door te kijken hoe de situatie in de natuur afwijkt van de nul-hypothese kan ze voorspellingen doen over de afwijkende situatie in de natuur en uiteindelijk het mechanisme achter veranderende populaties beter begrijpen.

23. Lees bron 2 en beantwoord de volgende vraag voordat je aan de hoofdopdracht begint. Laat de 5 aannames van Hardy-Weinberg los op de twee populaties *Pundamilia*'s van Martine Maan. In hoeverre wijken de waarnemingen van Martine af van de nul-hypothese van Hardy-Weinberg?

Schematische weergave van een fictieve populatie bloemetjes met twee allelen voor het gen dat een rode kleur veroorzaakt. Let op dat er drie fenotypes zijn. Bij heterozygoten komt er minder rode kleurstof tot expressie waardoor deze bloemen roze zijn.

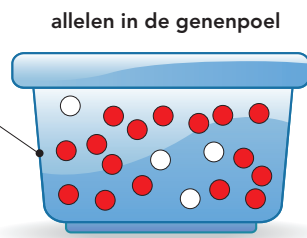


1. De allelfrequentie van het dominante allel is 0,8 (80%), die van het recessieve allel is 0,2 (20%).

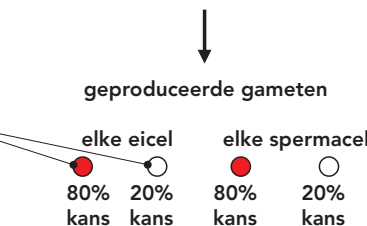
allelfrequenties

- $p = \text{frequentie van } C^R \text{ allel } \bullet = 0,8$
- $q = \text{frequentie van } C^W \text{ allel } \circ = 0,2$

2. Beschouw de genenpool als een bak met knikkers (allelen), dan is 80%  $C^R$  en 20%  $C^W$ .

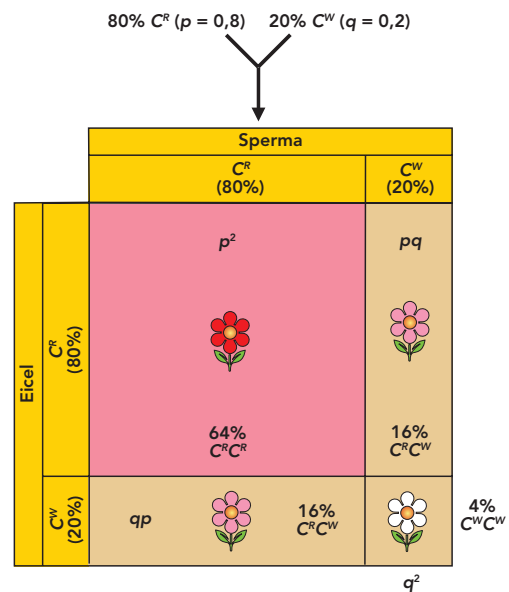


3. We nemen aan dat er willekeurige seks is en gameten random met elkaar versmelten, dan is er 80% kans dat een eikel het  $C^R$  allel heeft en 20% kans op een  $C^W$  allel.



4. Op dezelfde wijze heeft iedere spermacel 80% kans op het krijgen van het  $C^R$  allel en een kans van 20% op een  $C^W$  allel.

De gameten (knikkers) worden elke generatie random getrokken uit de genenpool van de vorige generatie:



Omdat de gameten willekeurig met elkaar versmelten zijn de genotypefrequenties van deze generatie in een Hardy-Weinberg evenwicht:

64%  $C^R C^R$ , 32%  $C^R C^W$  en 4%  $C^W C^W$

Gameten van deze generatie:

64%  $C^R$  van  $C^R C^R$  homozygoten + 16%  $C^R$  van  $C^R C^W$  heterozygoten = 80%  $C^R = 0,8 = p$

4%  $C^W$  van  $C^W C^W$  homozygoten + 16%  $C^W$  van  $C^R C^W$  heterozygoten = 20%  $C^W = 0,2 = q$

Bij willekeurige seks, versmelten de gameten at random en ontstaat dezelfde mix aan genotypen in de volgende generatie:



## 24. Hoofdopdracht: Maak zelf een reconstructie

De opdracht luidt: maak een filmpje/storyboard/powerpointpresentatie/strip waarin je duidelijk uitlegt hoe de soorten van Martine Maan zijn ontstaan. Let er hierbij op dat je zorgvuldig te werk gaat en er niet, zoals in het filmpje van SchoolTV, slordigheden in stopt zoals dat je maar één vis afbeeldt als je een populatie bedoelt. Zorg ook dat uiterlijke variatie goed naar voren komt als dat nodig is. Het filmpje moet het mechanisme laten zien hoe de *Pundamilia*'s zijn opgesplitst uit één voorouder. Voordat je het storyboard kunt maken moet je eerst op een rijtje zetten wat Martine Maan allemaal onderzocht heeft en welke conclusies ze daar uit kan trekken. Kijk ook nog eens naar je antwoord bij vraag 23. Hieronder staan alvast een observatie en een gedachte van Martine.

1. Martine weet dat het Victoriameer veel jonger is dan het Tanganyikameer.
2. De populaties *Pundamilia*'s leven langs de rotsachtige kust van kleine eilandjes.
3. Martine denkt dat die soortvorming wel eens te maken kan hebben met seksuele selectie.

## Bron 2. Soortvorming bij cichliden

Door: Martine Maan en haar collega's Machteld Verzijden en Inke van der Sluijs

### Geschiedenis Afrikaanse meren

Het Tanganyikameer is het oudste meer van de drie grote meren in Oostelijk Afrika. Het is tussen de 9 en 12 miljoen jaar oud en bevat 180 soorten cichliden uit de haplochrominen-groep.

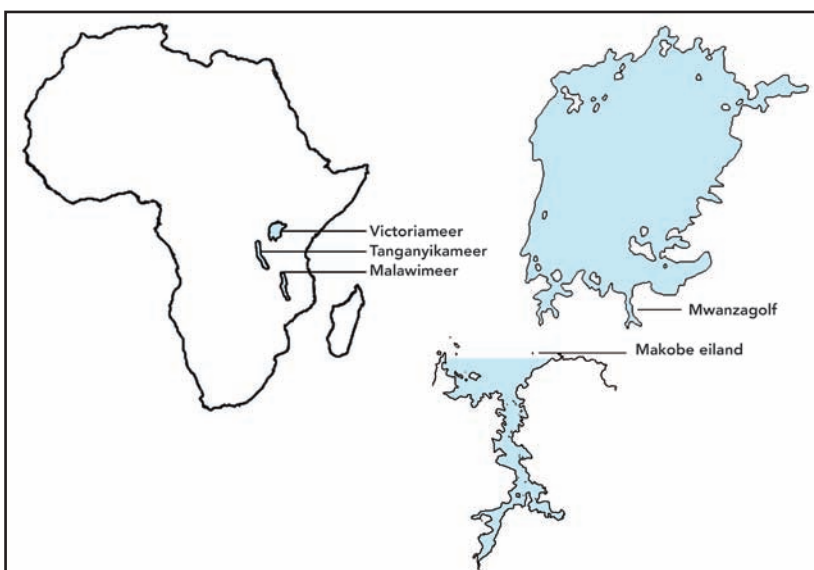
Het Victoriameer is veel jonger, maar wel veel groter. Het is het op een na grootste meer van de wereld. Het meer is waarschijnlijk 400.000 jaar geleden gevormd en is tussentijds een aantal keer opgedroogd. Ongeveer vijftien-duizend jaar geleden is het meer opnieuw gevuld met water. Het meer bevat

500 soorten haplochromine cichliden.

### Seksuele selectie en soortvorming

Biologen voeren nog altijd heftige discussie over de evolutionaire geschiedenis van de cichliden. Ze zijn het er wél over eens dat een bijzonder grote hoeveelheid soorten in extreem korte tijd is ontstaan. Verschillende kenmerken van deze vissen spelen een rol bij hun snelle evolutie, zoals de bouw van hun kaken, die ervoor zorgt dat ze zich snel kunnen aanpassen aan verschillende voedseltypen. Verder zijn de cichliden muilbroeders (zie foto hiernaast) en

Kaart van Afrika met Tanganyikameer en Victoriameer. Daarnaast de onderzoeksplekken zoals Makobe eiland in de Mwanza golf.





zorgt alleen het vrouwtje voor de jongen. Die exclusieve broedzorg door vrouwtjes maakt ze kieskeurig bij het uitzoeken van een mannetje. De investering van het vrouwtje in de jongen is aanzienlijk: allereerst de kostbare productie van de eieren zelf, die net als bij andere muilbroeders relatief groot en voedselrijk zijn. Vervolgens houdt ze die, afhankelijk van de soort, twee tot drie weken in de bek. In deze periode kan ze niet eten, en ze moet dus in goede conditie zijn om dat te kunnen volhouden. Tenslotte volgt een periode waarin ze de jongen bewaakt en zelfs weer terug in de bek neemt bij dreigend gevaar.



*Pundamilia* vrouwtje beschermt haar broed in haar bek.

Foto: Kees Hofker.

Mannetjes investeren helemaal niets in de broedzorg, hun enige bijdrage aan de jongen is hun genetisch (erfelijk) materiaal. Om ervoor te zorgen dat hun jongen gezond en fit zijn, willen vrouwtjes daarom alleen maar paren met mannetjes van hoge erfelijke kwaliteit. Deze kieskeurigheid van vrouwtjes is een vorm van zgn. 'seksuele selectie'. Mannetjes laten hun kwaliteit op verschillende manieren zien: een groot territorium, prachtige balts, en vooral: mooie kleuren. Bij het onderzoek naar de stamboom van de haplochrominen-groep is verschillende onderzoekers opgevallen

dat nauwverwante soorten, die morfologisch erg op elkaar lijken, vaak verschillen in kleur. Zo zijn er veel voorbeelden van zustersoorten waarvan de één blauwe mannetjes heeft, en de ander rode of gele. Omdat deze kleuren een rol spelen bij de partnerkeuze, leidde deze observatie tot de theorie dat de kieskeurigheid van vrouwtjes misschien iets te maken heeft met het ontstaan van nieuwe soorten. Deze theorie hebben we onderzocht tijdens ons promotie-onderzoek aan de Universiteit van Leiden.

### Kleur en partnerkeuze

Allereerst hebben we onderzocht in hoeverre de felle kleuren van haplochrominen een rol spelen bij de partnerkeuze van vrouwtjes. Dat hebben we bekeken bij *Pundamilia nyererei* en *Pundamilia pundamilia*, twee nauw verwante soorten.

*Pundamilia pundamilia* met blauwe mannetjes en *Pundamilia nyererei* met rode mannetjes.



In de aquaria in Leiden hebben we partnerkeuze-experimenten uitgevoerd. Daarbij worden twee mannetjes aan weerszijden van een drie meter grote bak in plexiglas containers gezet. We geven ze een paar stenen, zodat ze zich snel thuis voelen en territoriaal worden. Na een paar dagen zijn de mannetjes mooi opgekleurd en kan het experiment beginnen. We laten een vrouwtje los in de grote bak, en registreren haar gedrag nauwkeurig. Als het goed gaat, baltsen beide mannetjes vol

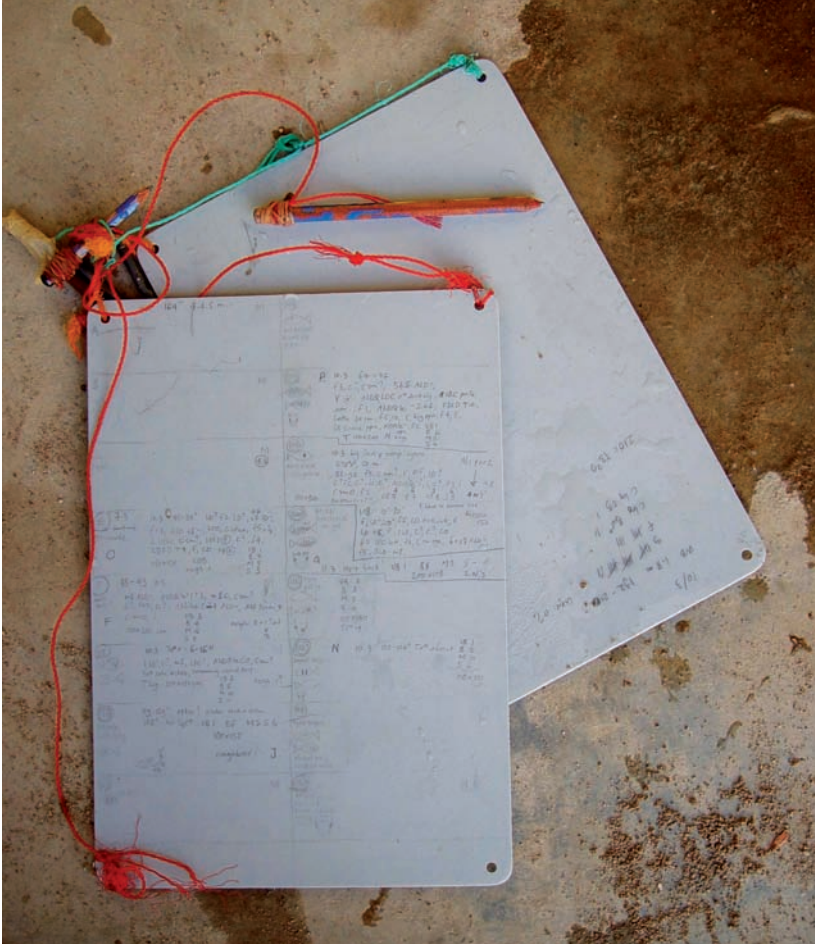
overgave, en kunnen we aan de respons van het vrouwtje zien welk van beide mannetjes ze het meest aantrekkelijk vindt. Meestal duurt een dergelijk experiment 30 tot 60 minuten, daarna volgt het onvermijdelijke waterballet om het vrouwtje uit die enorme bak te vissen. Dan wachten we een uur of twee voordat het volgende vrouwtje kan worden losgelaten.

Op deze manier hebben we vastgesteld dat vrouwtjes van *P. pundamilia* en *P.*

*nyererei* allebei een voorkeur hebben voor soorteigen mannetjes. Bovendien weten we dat ze hun keuze baseren op de kleur van de mannetjes: wanneer de bak zo wordt verlicht dat de kleuren niet goed te onderscheiden zijn, verdwijnt hun voorkeur.

Vervolgens hebben we onderzocht of kleuren ook binnen een soort een rol spelen bij partnerkeuze. Zo weten we inmiddels dat vrouwtjes van *P. nyererei* de rode kleur van mannetjes niet alleen gebruiken voor het herkennen van hun eigen soort, maar dat ze ook een voorkeur hebben voor mannetjes die heel felrood zijn. Rozerood of oranje-rood hebben duidelijk niet hun voorkeur.

We onderzoeken de vissen niet alleen in aquaria, maar ook in hun natuurlijke omgeving. Het Victoriameer is vrij troebel, maar op sommige plekken is het water helder genoeg om te kunnen duiken. We hebben bijvoorbeeld bij Makobe Eiland, in het zuidoosten van het meer, onderwater observaties kunnen doen aan *P. nyererei*. Manne-



Plastic schrijfborden voor het noteren van observaties onder water.

tjes van deze soort verdedigen territoria van ongeveer 2 tot 4 vierkante meter op rotsige bodems op 4 tot 7 meter diepte. Mannetjes blijven wekenlang op dezelfde plek, zodat we ze dagelijks kunnen observeren. Tijdens observaties van 10 minuten schrijven we alles op wat er gebeurt: territoriale conflicten tussen buurmannen, maar vooral ook de interacties met vrouwtjes. Aan het einde van een serie observaties, zo'n twee tot drie weken voor elk mannetje, vangen we de mannetjes. Dat kan met netten, maar vaak is het handiger om te hengelen: we hebben speciale onderwaterhengels in elkaar geknutseld van ijzerdraad. Als aas nemen we wormen mee onder water – en dat is het moeilijkste onderdeel: onder water een kronkelend stukje worm aan de haak prikken. Als het bewuste mannetje gevangen is, doen we 'm in een plastic zakje en dat nemen we voorzichtig mee naar boven. Langzaam, want de vissen moeten zich aanpassen aan het drukverschil. Eenmaal boven worden de vissen gefotografeerd, zodat we later de kleuren kunnen analyseren. Op deze manier konden we de resultaten van de laboratoriumexperimenten bevestigen: ook in de natuur krijgen de mooiste mannetjes de meeste aandacht van vrouwtjes. Bovendien bleek uit onze observaties dat vrouwtjes een voorkeur hebben voor mannetjes

die een groot territorium verdedigen, en dat vrouwtjes de eieren van één nestje bij twee of drie verschillende mannetjes leggen.

### **Hoe ontstaat kleurvariatie?**

Bij ons werk onderzoeken we de hypothese dat kleurvariatie binnen soorten uiteindelijk leidt tot het ontstaan van kleurtypen die niet meer met elkaar willen paren, en dus aparte soorten zijn geworden. Daarom kijken we naar soorten die misschien aan het begin van dit proces staan, en nu binnen de soort kleurvariatie vertonen. We proberen te achterhalen hoe deze variatie ontstaat, en of ze erfelijk bepaald is. Uit kruisingsproeven is gebleken dat de kleurvariatie erfelijk is. Genetisch onderzoek heeft uitgewezen dat er waarschijnlijk niet meer dan vier genen verantwoordelijk zijn voor de rode kleur van *Pundamilia nyererei*.

Peter Dijkstra, onze collega uit Groningen, heeft een *P. nyererei* mannetje gevangen.



Martine fotografeert de vissen bij Makobe eiland. (Foto: M. Haesler)



### **Hoe ontstaat voorkeur?**

Waarom vinden vrouwtjes de kleuren van een mannetje zo belangrijk? Wij onderzoeken verschillende soorten antwoorden op deze vraag. Ten eerste vragen we ons af wat het vrouwtjes oplevert om zo kieskeurig te zijn. Daarover bestaan verschillende biologische theorieën. Soms zegt de kleur van een mannetje iets over zijn kwaliteit. Kleuren zijn kostbaar omdat ze energie vergen en omdat ze het risico op predatie vergroten, want felle kleuren vallen meer op voor predatoren dan camouflagekleuren. Mannetjes die felle kleuren hebben zijn zichtbaar in goede conditie. Deze theorie wordt ook wel 'handicap selectie' genoemd. Er zijn veel voorbeelden van, bij allerlei diersoorten. Zoals de enorme pauwenstaart, die natuurlijk ontzettend onhandig is, maar superaantrekkelijk voor vrouwtjes. Verder onderzochten we hoe het komt dat sommige vrouwtjes een voorkeur hebben voor de ene kleur, terwijl andere vrouwtjes een voorkeur hebben voor een andere kleur.

### **Onder water zien**

Om op een efficiënte manier voedsel te zoeken, predatoren op te merken en soortgenoten te vinden moeten dieren goede ogen hebben. Wat goede ogen zijn is per omgeving weer anders. Natuurlijke selectie zorgt ervoor dat de ogen aangepast raken aan de omgeving waar de vissen leven. Het Victoriameer is troebel, dus neemt de lichtintensiteit snel af met de diepte. Bovendien absor-

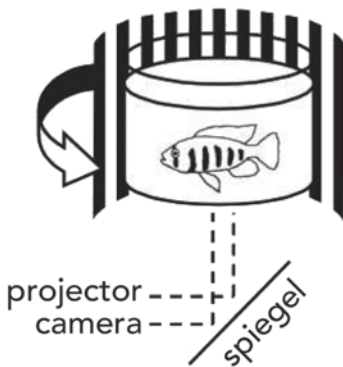


Veldassistenten Mhoja Kayeba, Mohammed Haluna en Marcel Haesler proberen de vissen in goede conditie uit de kieuwnetten te peuteren.



beren de algen en andere organische deeltjes in het water vooral blauw licht (korte golflengtes), terwijl groen, geel en rood licht verder in het water doordringen (langere golflengtes). Dat betekent dat vissen die in diep water leven, voor hun visuele waarneming afhankelijk zijn van de langere golflengtes. Voor hen heeft het geen zin om heel gevoelig te zijn voor blauw licht, want dat komen ze nooit tegen. Op deze manier zouden tussen soorten verschillen kunnen ontstaan in de manier waarop ze kleuren zien, en dat zou gevolgen kunnen hebben voor hun partnerkeuze. Bij *P. pundamilia* en *P. nyererei* hebben we deze hypothese onderzocht in een zogeheten 'optomotor' experiment. Daarbij

wordt een vis losgelaten in een ronde glazen bak, waar een streep patroon omheen draait. De kamer is volledig donker, maar het patroon wordt verlicht. Als het patroon draait, zal de vis erachteraan gaan zwemmen. Maar wanneer de vis het patroon niet meer ziet omdat het te donker is, houdt hij daarmee op. We bieden bijvoorbeeld rood licht aan dat steeds zwakker wordt, en noteren bij welke lichtintensiteit de vis stopt met zwemmen. Hetzelfde doen we met blauw licht. Op die manier kunnen we vaststellen hoe gevoelig een vis is voor bepaalde kleuren licht. Bij de *Pundamilia*'s vonden we duidelijke verschillen: *P. pundamilia* was gevoeliger voor



Het optomotorexperiment. Een *Pundamilia* vrouwtje zwemt achter strepen rood of blauw licht aan dat steeds zwakker wordt. Zodra ze stopt, kan ze blijkbaar de kleur niet meer waarnemen.

blauw licht, en *P. nyererei* was gevoeliger voor rood licht. Dat verschil correspondeert met de kleuren van de mannetjes en met de natuurlijke habitat van de soorten: *P. pundamilia* leeft ondiep (tot 2 meter), waar alle golflengtes nog in het spectrum zitten en blauwe kleuren goed zichtbaar zijn. *P. nyererei* daarentegen leeft in een omgeving (4-7 meter) waar alleen nog de langere golflengtes in het spectrum zitten, en vooral rode en oranje objecten goed zichtbaar zijn. We denken dat dit mechanisme het ontwikkelen van kleur en van kleurvoorkeur heeft beïnvloed: in diep water moet je je specialiseren op het waarnemen van lange golflengtes, en als gevolg worden rode en gele objecten als opvallend ervaren. Mannetjes die willen opvallen, doen er dus goed aan om rode en gele kleuren te laten zien.

### Genen of leren?

Hoe komt het dat een *Pundamilia* vrouwtje dat nog nooit gepaard heeft een voorkeur heeft voor blauwe of rode mannetjes? Zo'n vrouwtje is ooit uit de bek van haar moeder gezwommen, en opgegroeid. In de tussentijd heeft ze rond gezworven, soms in scholen met andere vrouwtjes, soms alleen. Dan komt het moment dat ze voor het eerst gaat paren. Maar hoe weet ze eigenlijk welke man ze wil?

Hebben vrouwtjes een gen voor de voorkeur voor de juiste man? Zo simpel is het meestal niet. Vaak worden zulke eigenschappen door een hele set van genen bepaald, net zoals de kleur van de mannetjes. En die genen kunnen in principe over alle chromosomen verspreid zitten. De helft komt van moeders-



Motorpech: Martine Maan, Kees Hofker, Mhoja Kayeba, Brechtje Eshuis en Marcel Haesler wachten op hulp en fotograferen intussen de vangst.



kant, de andere helft van vaderskant. In het geval van onze cichliden verwachten we dat de genen die de kleur van het mannetje bepalen dicht bij die van de voorkeur van het vrouwtje zitten. Dit verwachten we omdat deze cichliden zo uitzonderlijk snel nieuwe soorten kunnen vormen. Als de genen van kleur en voorkeur dicht bij elkaar op één chromosoom zitten, zullen deze eigenschappen vrijwel altijd samen overerven, waardoor de dochters van rode ouders een voorkeur voor rode mannetjes zullen hebben. Op deze manier worden de genen erg weinig gemengd tussen verschillende groepen vissen, en kunnen snel soorten ontstaan. Om uit te zoeken of het bij de *Pundamilia*'s inderdaad

zo werkt, hebben we hybriden gekweekt tussen *P. pundamilia* en *P. nyererei*. Met deze hybriden doen we weer diverse voorkeurstesten met de vrouwtjes, waarna we, afhankelijk van de voorkeur, die vrouwtjes weer verder kruisen met mannetjes van de 'pure' soort. Op die manier hebben collega's van ons gevonden dat ook de partnervoorkeur op slechts een paar genen zit.



Hengelen voor *Pundamilia*'s.

## Hoofdstuk 2 Micro-evolutie bij tuinslakken

De belangrijkste vragen die je aan het eind van dit hoofdstuk zou moeten kunnen beantwoorden:

1. Wat is een populatie?
2. Wat is een soort?
3. Wat is allopatrische soortvorming?
4. Wat is sympatrische soortvorming?
5. Wat is een genen-poel?
6. Wat is een selectiedruk?
7. Wat is natuurlijke selectie?
8. Wat is seksuele selectie?
9. Wat is micro-evolutie?
10. Wat is macro-evolutie?
11. Wat is een Hardy-Weinberg evenwicht?



### Evolutie, ontdek het zelf!

Je gaat de komende lessen meedoen aan een echt wetenschappelijk onderzoek dat in heel Europa wordt uitgevoerd. Doel van het onderzoek is om getuige te worden van evolutie in actie. Normaal gesproken is het namelijk heel lastig om de evolutie te betrappen. Een nieuwe soort ontstaat meestal niet in een paar generaties. Toch kun je evolutie best waarnemen. Zeker de micro-evolutie: het veranderen van allelfrequenties van de ene generatie op de volgende.

In het vorige hoofdstuk stonden de cichliden centraal. Maar dichterbij huis kun je ook heel mooi onderzoek doen aan evolutie. Namelijk aan de tuinslak *Cepaea*. De Nederlandse ecooloog Henk Wolda heeft in de jaren 60 en 70 van de vorige eeuw baanbrekend onderzoek verricht. Hij vond dat slakkenpopulaties vaak over heel korte afstanden sterk kunnen verschillen in hun kleurpatronen. De oorzaak was soms natuurlijke selectie door predatoren, soms door microklimatologische verschillen, maar soms was de oorzaak onduidelijk.

De tuinslak bestaat uit twee nauw verwante soorten, *Cepaea nemoralis* en *Cepaea hortensis* (respectievelijk de gewone tuinslak en de witgerande tuinslak). Beide zijn algemene soorten in heel Europa. Ze zijn tamelijk groot en opvallend gekleurd en getekend.

Het kleurpolymorfisme wordt al sinds de jaren '40 van de vorige eeuw intensief bestudeerd door ecologen, genetici en evolutiebiologen. Inmiddels heeft dat ertoe geleid dat we de genetica van de kleurvormen precies kennen; zo weten we dat geel, roze en bruin drie allelen zijn op het gen voor grondkleur en dat de donkere kleur dominant is over de lichtere kleur.

Een tweede gen codeert voor het al dan niet gebandeerd zijn van het huisje, waarbij ongebandeerd dominant is over gebandeerd. Andere genen coderen voor de afwezigheid van bepaalde banden.

Op de volgende pagina zijn de verschillende fenotypes te zien en welke allelen daarbij horen.

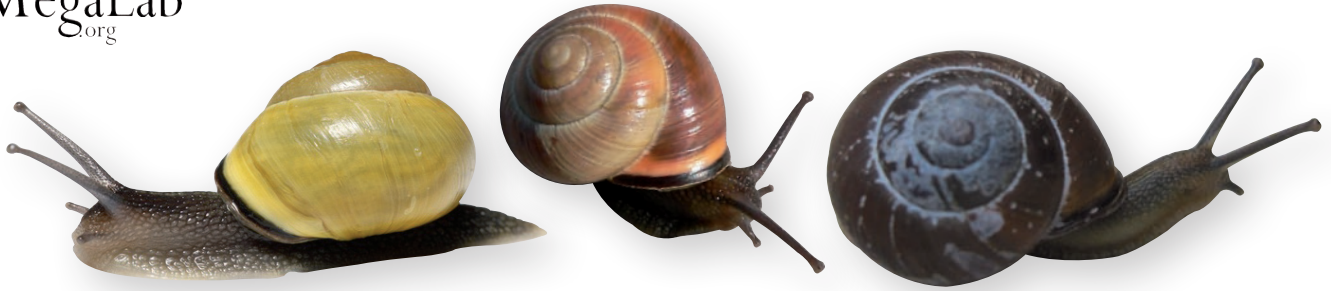


**Boven:** Gewone tuinslak, *Cepaea nemoralis*. Foto: Peter Skelton.

**Rechts:** Witgerande tuinslak, *Cepaea hortensis*. Foto: Mike Dodd.

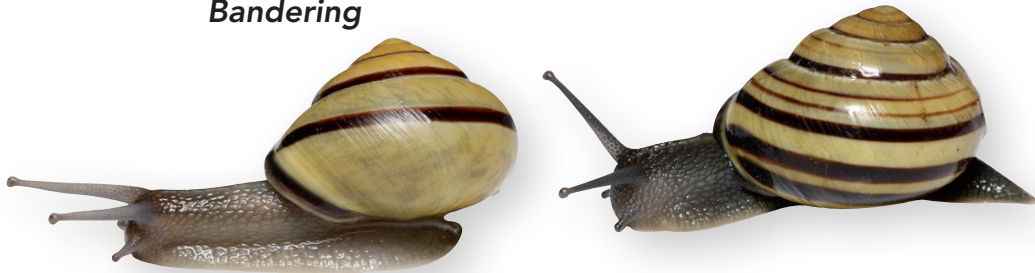


### Kleurpolymorfisme



Er zijn drie grondkleuren: geel, roze en bruin. De kleur wordt bepaald door één gen met drie allelen: bruin  $C^B$ , roze  $C^P$ , en geel  $C^Y$ . Dominantie  $C^B > C^P > C^Y$ .

### Banding



Huisjes kunnen gebandeerd of ongebandeerd zijn. Banding wordt bepaald door één gen met twee allelen: ongebandeerd  $B^0$  en gebandeerd  $B^B$ . Dominantie  $B^0 > B^B$ . Gebandeerde slakken kunnen één band hebben of meer en maximaal vijf. Als een huisje banden heeft (dus genotype  $B^B B^B$ ) gaat het U-gen een rol spelen. Het allel  $U^3$  van dit gen zorgt er voor dat alle banden, behalve de middelste "verdwijnt" zodat er een 1-band slak ontstaat. Dit allel is dominant over het allel  $U^5$  dat vijf bandjes veroorzaakt.

### Vragen

1. Bekijk de kleurtypen van de slak. Welk genotype kan een bruine slak hebben? En hoe ziet het genotype van een gele slak eruit? En die van een roze?
2. Stel, een bruine slak paart met een gele slak. Hoe zien dan de nakomelingen eruit? Beantwoord de vraag met onderstaande kruisingschema's:

		Bruin	
		allel:	allel:
Geel	allel:		
	allel:		

		Bruin	
		allel:	allel:
Geel	allel:		
	allel:		



3. Bekijk nu de banderingspatronen met bijbehorende genetica. Krijgen twee gebandeerde slakken altijd nakomelingen met bandjes? Beantwoord weer je vraag met behulp van een kruisingsschema.

		Gebandeerd	
		allel:	allel:
Gebandeerd	allel:		
	allel:		

4. Wat is het genotype van de gebandeerde tuinslakken (zie afbeelding hier-naast)? Denk daarbij aan het U-gen.

### Camouflage tegen predatie

Camouflage en predatie spelen een belangrijke rol. De voornaamste natuurlijke vijand van de landslakken is de zanglijster. Zanglijsters verorberen enorme hoeveelheden *Cepaea*-slakken, vooral wanneer wormen (die ze eigenlijk liever lusten) schaars zijn. De meeste slakken die ze buitmaken brengen ze naar een favoriete steen toe en daar meppen ze de slakkenhuisjes op aan stukken, waarna ze de bewoners opeten. Vaak is de grond rond zo'n "smidse" bezaaid met fragmenten van slakkenhuizen, waar precies aan te zien is hoe goed lijsters in staat zijn de diverse kleurvormen in een bepaald habitat op te sporen.

**Links:** De zanglijster, *Turdus philomelos*.

Foto: Lenie van Hulst

**Rechts:** Een smidse, rondom het "aambeeld" liggen tientallen kapotte slakkenhuisjes.

Foto: Patrick Roper.



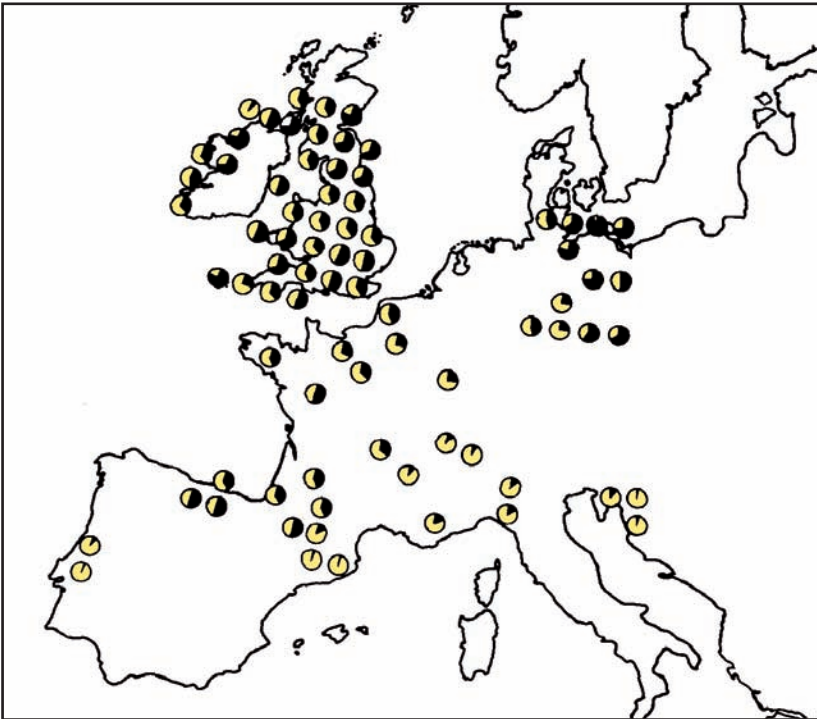
In bosgebied blijken de lijsters relatief veel van de aanwezige gele en gestreepte slakken te vinden. In grasland daarentegen, waar de geel-gestreepte vormen beter gecamoufleerd zijn, eten de lijsters relatief veel effen bruine en roze exemplaren.

5. Stel je gaat in het bos slakken zoeken. Welke kleurvormen verwacht je dan met name te vinden? Leg je antwoord uit.

Niet alleen lijsters oefenen een selectiedruk uit. Op een grotere ruimtelijke schaal oefent bovendien het klimaat invloed uit. Bekijk de afbeelding op de volgende pagina.

6. Welke kleurvorm wordt met name in het zuiden aangetroffen? En welke vorm in het noorden? Geef een verklaring waarin je uitlegt op welke manier het klimaat zorgt voor een selectiedruk op een lichte of juist donkere kleur.

7. Noem nog twee invloeden van de mens op de mogelijke verandering in frequentie van een bepaald slakkenuiterlijk.



Verspreiding van gele en bruine slakken in West-Europa.

Geel = percentage gele slakken.

Zwart = percentage bruine en roze slakken samen.

## 8. Hoofdopdracht: zelf onderzoek doen

In het midden van de 20e eeuw zijn door verschillende wetenschappers tellingen gedaan van slakken. Ze hielden precies bij waar populaties tuinslakken leefden en in welke kleurvorm ze voorkwamen. Henk Wolda heeft dat gedaan voor Nederland. Begin april 2009 is met het aanbreken van het slakkenseizoen een Europees onderzoek begonnen waar jij ook aan mee gaat doen. Je gaat met de klas tuinslakken zoeken en daarna verdelen over 9 verschillende vormen. Gebruik de zoekkaart (hiernaast afgebeeld) om de goede slakken te vinden.

Maar voor het zo ver is moet je eerst een onderzoeksvraag hebben. Formuleer ook een hypothese (verwachting) op de manier van "als...dan...". Belangrijk is dat je ook goed kijkt naar de habitat waar je slakken gaat zoeken. Is het bos of grasland? Welke kleurvarianten verwacht je voornamelijk te vinden? Licht je hypothese toe.

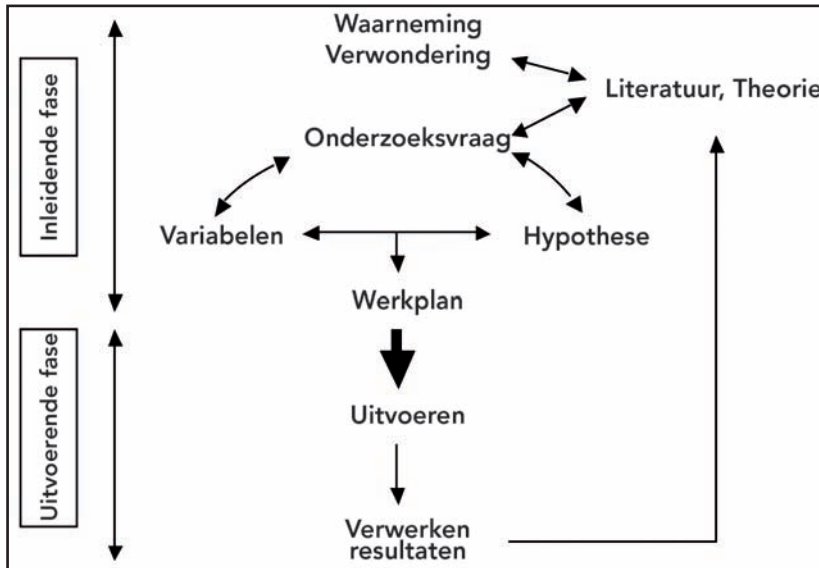
Maak ook een werkplan. Let nog even op de stappen in het figuur op de volgende pagina. Schrijf op hoe je gaat zoeken, waar je gaat zoeken en hoe je de data gaat verzamelen. Ga je bijvoorbeeld eerst alle slakken in een gebied verzamelen en later pas tellen? Of scoor je de data meteen terwijl je zoekt?

### Analyse van de data

9. Bekijk of het landschap in de buurt van jouw school is veranderd in de afgelopen 40 jaar. Misschien kan je een luchtfoto of een oude topografische kaart van de gemeente krijgen en deze vergelijken met Google maps of Google Earth.

- Bereken de genfrequentie met behulp van de regel van Hardy-Weinberg. Hiervoor heb je het fenotype nodig dat homozygoot recessief is. Leg uit waarom. Geef ook aan welk fenotype (kleur en bandering) daarbij hoort.
- Bereken voor jullie schoolpopulatie de allelfrequenties van het banderingsgen  $B^0$  en  $B^B$ . Hier de formule  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$  die je nodig hebt.
- Vergelijk de 5 regels van Hardy-Weinberg nog eens met de situatie in de natuur wat betreft de evolutie van de populaties tuinslakken.
- Vind je een verband tussen het voorkomen van kleur en gestreeptheid?

Stroomdiagram van wetenschappelijk onderzoek doen (Bron: www.ecent.nl).



Zouden deze eigenschappen gekoppeld kunnen zijn?

Na het invoeren van de data in [www.evolutionmegalab.org/nl](http://www.evolutionmegalab.org/nl) kun je jouw data vergelijken met data uit het verleden. Als er geen gegevens uit het verleden zijn, dan moet je data uit het verleden pakken, afkomstig van een locatie die qua habitat het meeste lijkt op de habitat van de slakken van je school.

## Zoekkaart tuinslakken - goed

**Gewone tuinslak (*Cepaea nemoralis*)**

	Geel	Roze	Bruin
Geen banden			
1 band			
Meer dan 1 band			

Gewone tuinslakken herken je aan de donkere lip

**Witgerande tuinslak (*Cepaea hortensis*)**

	Geel	Roze	Bruin
Geen banden			
1 band			
Meer dan 1 band			

Witgerande tuinslakken herken je aan de witte lip

De MegaLab tuinslakken-zoekkaart met daarop de 2 x 9 verschijningsvormen die meedoen met het onderzoek.



14. De verschillende kleurvormen paren ondeling gewoon met elkaar. Het is dus maar één soort. Maar stel dat in de toekomst de gele variant reproductief geïsoleerd raakt van de rest. Dan kan er soortvorming optreden. Net als bij de cichliden van Martine Maan. Beschrijf in max. 100 woorden een situatie waarbij de gele variant zich sympatrisch afsplitst van de bruine en roze variant.



De meeste slakkenhuisjes zijn rechtsom gewonden (linker slak). Heel soms wordt er door een mutatie een slak geboren met een spiegelbeeldig, linksom gewonden huisje (rechter slak).

### **Slakken doen het rechtsom**

Misschien is het je al opgevallen dat alle slakken rechtsom gewonden zijn. Als je van bovenaf kijkt dan draaien de windingen met de klok mee rechtsom. Heel af en toe ontstaat er door een mutatie een slak die zijn huisje linksom heeft. Een spiegelbeeld zeg maar. Onderzoekers hebben ontdekt dat deze linksom gewonden slakken niet kunnen paren met rechtsom gewonden slakken.

15. Linksom gewonden slakken zijn reproductief geïsoleerd van gewone 'rechtsdraaiende' slakken. Kan er op deze manier soortvorming optreden? En is deze vorm van soortvorming dan allopatrisch of sympatrisch? Leg je antwoord uit.

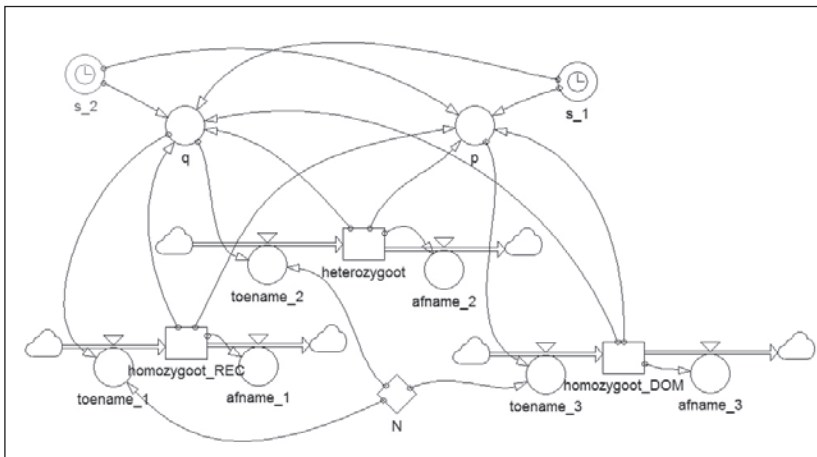
### **Vind een linksdraaiende slak en win een prijs**

De persoon die een linksom gewonden slak vindt tijdens het veldwerk heeft geluk. Je moet het beestje dan levend bewaren en je vondst doorgeven aan evolutiebioloog Menno Schilthuizen die bij Naturalis werkt (schilthuizen@naturalis.nl). De geluksvogel krijgt een leuke prijs.



## Hoofdstuk 3 Modelleren met Powersim

In de vorige lessen heb je kennis gemaakt met het Hardy-Weinberg evenwicht. Wetenschappers gebruiken de Hardy-Weinberg regels om de situatie in de natuur mee te vergelijken. In deze lessen gaan we de slakken-data die jullie verzameld hebben in een computermodel stoppen dat rekent met de formule van Hardy-Weinberg. Het mooie van het computermodel is dat je hier evolutie mee kunt simuleren. Je kunt de computer met gemak laten uitrekenen wat er met een populatie van 1000 slakken gebeurt als je deze 50 generaties door laat kruisen. Dat kost de computer nog geen seconde. Ga maar eens na. Als je 10 slakken met elkaar wilt laten kruisen en door wilt fokken met de nakomelingen van de nakomelingen, van de nakomelingen van de nakomelingen enzovoort, ben je jaren verder. Het computermodel is een vereenvoudiging



van de werkelijkheid, maar stelt ons wel in staat om te kijken wat er gebeurt bij bepaalde aannames. Je kunt de computer bijvoorbeeld vragen wat er gebeurt als een slakkenpopulatie te maken krijgt met een steeds warmer wordend klimaat. Op deze manier kun je voorspellingen doen over hoe de situatie in de natuur zou kunnen veranderen. Vandaar dat evolutiebiologen, ecologen en ook milieubiologen dagelijks computermodellen gebruiken.

1. Bekijk bovenstaande afbeelding van het model. De constante N (staat voor number) stelt de populatiegrootte voor. Deze is voor het gemak vastgesteld op 1000 slakken. Wat betekent het als een populatie jaar in jaar uit bestaat uit duizend slakken?
2. Ga na of een slakkenpopulatie van 1000 realistisch is door gebruik te maken van de eigen data. Bedenk een manier om een goede schatting te maken van de slakkenpopulatie die jij hebt onderzocht. Wijkt jouw schatting veel of weinig af van 1000?
3. Het model is gebaseerd op de formule van Hardy-Weinberg  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ . Bekijk waar je deze formule in terugvindt in het model door op de drie toename-iconen te klikken. Zo wordt het aantal heterozygoten onder andere bepaald door de formule  $2 \cdot q \cdot (1-q) \cdot N$ . Leg deze formule in eigen woorden uit.

In het model staan ook nog twee variabelen  $s_1$  en  $s_2$ . Deze zogenoemde selectiecoëfficiënten beïnvloeden de drie verschillende genotypenfrequenties in de populatie. Deze variabelen kunnen waarden hebben tussen de 0 en de 1. Om het model te vullen gebruik je de data van evolutiebioloog Menno Schilthuizen. Menno verzamelde in 2008 in het Arboretum in Groningen 70 gewone tuinslakken. In onderstaande tabel staan de aantallen die hij vond.

	0-band	1-band	Veelband
<b>Geel</b>	5	3	17
<b>Roze</b>	15	6	14
<b>Bruin</b>	9	1	0

4. Het model kan rekenen met een gen met twee allelen. Het kleurgene C bestaat echter uit drie allelen:  $C^B$  (bruin),  $C^P$  (roze) en  $C^Y$  (geel). Daarom stoppen we voor het gemak alle roze en bruine slakken bij elkaar. Gebandeerd en ongebandeerd laten we even buiten beschouwing. Vul nu onderstaande tabel in met de samengevoegde waarden.

	Aantal	Percentage
<b>Geel</b>		
<b>Roze + bruin</b>		
<b>Totaal</b>	70	100%

5. Bereken met de formule  $p^2+2pq+q^2=1$  de allelfrequentie van  $p$  ( $C^{BP}$ ) en  $q$  ( $C^Y$ ). Hint: je weet het genotype van geel, dus je weet wat  $q^2$  is.
6. Onderzoek wat de selectiecoëfficiënten  $s_1$  en  $s_2$  doen in het model door ze allebei op 0 te zetten en dan op 1. Gebruik voor  $N$  het getal van 1000 of de schatting van je eigen populatiegrootte (zie antwoord vraag 2).
7. Welke waarden moeten de selectiecoëfficiënten  $s_1$  en  $s_2$  hebben, zodat de populatie niet meer verandert door de tijd? Kortom, de populatie is dan in een Hardy-Weinberg evenwicht.
8. Zet  $s_1$  op 0.3 en  $s_2$  op 0 en bekijk wat er gebeurt met de allelfrequenties en de frequentie van de drie genotypen en dus de fenotypen. Wordt het aantal gele slakken in de loop van de tijd meer of minder? Leg dan nu in eigen woorden uit wat deze variabelen voorstellen in de natuur.
9. Pak nu je eigen data erbij en vul daarmee onderstaande tabel.

	0-band	1-band	Veelband
<b>Geel</b>			
<b>Roze</b>			
<b>Bruin</b>			

10. Voeg weer alle bruine + roze exemplaren bij elkaar en vul onderstaande tabel. Bereken vervolgens de percentages genotypen en vul deze ook in.

	Aantal	Percentage	Percentage x 10
<b>Geel</b>			
<b>Roze + bruin</b>			
<b>Totaal</b>		100%	1000

11. Bereken de allelfrequentie  $p$  ( $C^{PB}$ ) en  $q$  ( $C^Y$ ).
12. Doe hetzelfde voor het banderingsgen  $B^0$  en  $B^B$ . Voor het gemak gooien we veelbanden en 1-band bij elkaar. Het allel  $B^0$  is dominant over  $B^B$ .

	Aantal	Percentage	Percentage x 10
<b>Ongebandeerd</b>			
<b>Gebandeerd</b>			
<b>Totaal</b>		100%	1000

13. In het vorige hoofdstuk heb je jouw data vergeleken met data uit het verleden. Vul de data uit het verleden in onderstaande tabel in, en ook je eigen data, zodat je de eventuele verschillen in fenotype-frequentie goed met elkaar kunt vergelijken.

	0-band (oud)	0-band (eigen)	1-band (oud)	1-band (eigen)	Veelband (eigen)	Veelband (oud)
<b>Geel</b>						
<b>Roze</b>						
<b>Bruin</b>						

14. Bereken net als hierboven de allelfrequenties voor het C-gen en het B-gen. Zie je verschillen? Breng de verschillen in verband met veranderende selectiedrukken.
15. Voer de allelfrequenties van de oude situatie in het model in en zoek uit hoe groot de selectiecoëfficiënten  $s_1$  en  $s_2$  moeten zijn om na 50 generaties de allelfrequenties te krijgen die bij de situatie van nu horen.
16. Als het goed is beschrijft het model nu de waarden van je eigen populatie. Wat gebeurt er als het klimaat de komende 30 jaar warmer wordt? Schrijf je verwachting op ten aanzien van de allelfrequentie voor de banderingsallelen en de kleurallelen.
17. Wat moet je doen met de selectiecoëfficiënten om je verwachting te simuleren?
18. Stel dat over tien jaar de zanglijsterpopulatie enorm toegenomen is. Hoe moet je dit dan in het model aanpassen? Hint: denk na welk fenotype het best gecamoufleerd is voor de predator. Wat verwacht je dat er met de allelfrequentie gebeurt voor het banderingsgen B?
19. Vanwege de ecologische hoofdstructuur moet er rondom jullie school bos aangelegd worden als dat er nog niet is. Hierdoor wordt het aantal gele slakken in de omgeving weer minder ondanks de klimaatverandering die is opgetreden. Stel  $S_1$  en  $S_2$  zo in dat het aantal gele slakken daalt tot 5 procent. Welk percentage heterozygoten hoort daar bij?
20. Verwacht je dat het aantal gele slakken helemaal weggeselecteerd kan worden? Leg je antwoord uit.
21. Hoe zou je in het model het effect van een mutatie op een van de genen die het uiterlijk beïnvloeden kunnen stoppen?

## Mijn Begrippenlijst

Schrijf achter elk begrip een definitie in eigen woorden.

- Soort .....
- Populatie .....
- Allopatrische soortvorming .....
- Sympatrische soortvorming .....
- Genen-poel .....
- Gene-flow .....
- Gen .....
- Genetische variatie .....
- Allel .....
- Allelfrequentie .....
- Hardy-Weinberg Evenwicht .....
- Natuurlijke selectie .....
- Seksuele selectie .....
- Survival of the fittest .....
- Selectiedruk .....
- Fitness .....
- Micro-evolutie .....
- Macro-evolutie .....