

# Wat maagdelijke mijten weten van evolutie

Nico M. van Straalen

## TREFWOORDEN

Bodem, evolutie, Oribatida, parthenogenese, reproductie

Entomologische Berichten 76 (2): 63-68

Maagdelijke voortplanting (parthenogenese) komt vrij veel voor bij geleedpotige bodemdieren. De vraag is waarom nu juist de bodem een milieu is waarin de verandering van biseksuele voortplanting naar parthenogenese zo vaak is opgetreden. In dit artikel bespreek ik het voorkomen van parthenogenese bij oribatide mijten met als doel meer licht te werpen op de moeizame relatie tussen parthenogenese en evolutie. Het blijkt dat parthenogenetische mijten vaak een aanzienlijke genetische variatie vertonen en gedifferentieerd zijn in geografische lijnen. Bij sommige parthenogenetische soorten komen zeldzame mannetjes voor waarvan de functie onduidelijk is. Parthenogenese sluit soortvorming niet uit en bovendien kunnen parthenogenetische lijnen weer terugvallen naar biseksuele reproductie. Het lijkt erop dat de gestructureerde voedselbeschikbaarheid in de bodem, afgezet tegen het grillige voedselaanbod in terrestrische habitats, de selecterende factor is die evolutie van parthenogenese bevordert.

## Inleiding

De variatie in voortplantingssystemen binnen het dierenrijk is enorm. Het bekendst is natuurlijk de reproductie met twee gescheiden geslachten, mannetjes en vrouwtjes, maar bij arthropoden komt daarnaast een systeem voor waarbij de voortplanting uitsluitend voor rekening komt van vrouwtjes die eieren leggen zonder de tussenkomst van mannetjes. Vaak zijn er helemaal geen mannetjes aanwezig bij zulke soorten. Deze 'maagdelijke voortplanting' of 'parthenogenese' is in evolutionaire zin afgeleid van biseksuele voortplanting. Biologisch gezien is het ingewikkeld, omdat voor de verandering naar parthenogenese ingrijpende veranderingen nodig zijn in de cellulaire processen rond de meiose (De Meeûs *et al.* 2007). Deze veranderingen moeten ervoor zorgen dat er geen meiose optreedt of dat de gevolgen daarvan ongedaan gemaakt worden, zodat er diploïde levensvatbare eieren gevormd worden. Ook moet er voor gezorgd worden dat de embryonale ontwikkeling op gang komt zonder dat het ei bevrucht wordt (normaliter is de bevruchting het signaal voor de start van de ontwikkeling). Deze modificaties kunnen allerlei vormen aannemen; parthenogenese is een verzamelnaam waaronder een groot aantal mechanismen schuil gaan met verschillende genetische consequenties.

Parthenogenese heeft de bijzondere aandacht van evolutiebiologen, omdat in veel gevallen, afhankelijk van het mechanisme waarmee onbevruchte diploïde eieren geproduceerd worden, de nakomelingen klonen zijn van de moeder (Maynard Smith 1978). In die gevallen is parthenogenese in genetische zin hetzelfde als aseksuele reproductie. Echte aseksuele reproductie, bijvoorbeeld door fragmentatie of afsnoeringen van het lichaam komt voor bij sponzen, platwormen en enkele soorten potwormen (Enchytraeidae) maar is bij dieren in het algemeen zeldzaam.

Vanwege het klonale aspect van parthenogenese valt te verwachten dat parthenogenetische soorten genetische variatie

verliezen en zich niet kunnen aanpassen als de omstandigheden veranderen. Dit nadeel geldt echter voor de populatie op de lange termijn en is moeilijk te zien als een nadeel voor het individu. Er staat een groot voordeel tegenover: een in principe tweemaal zo hoge populatiegroeisnelheid. De vraag is dus waarom parthenogenese ondanks het overduidelijke voordeel niet bij alle dieren voorkomt en welke ecologische omstandigheden parthenogenetische voortplanting bevorderen.

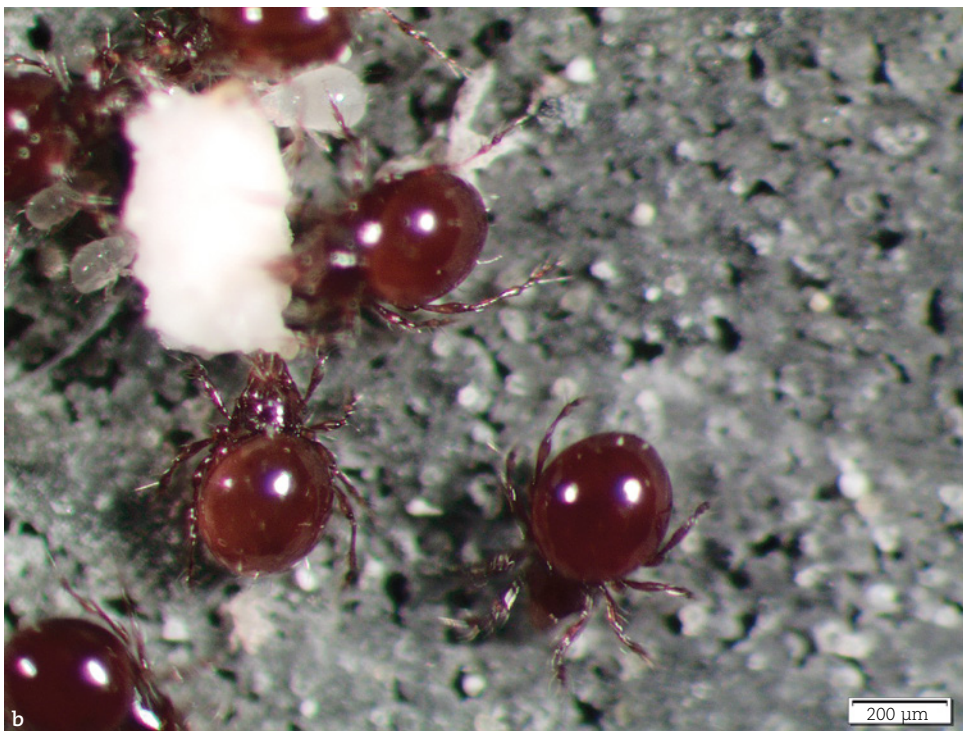
Interessant in dit verband zijn de arthropoden van de bodem, waarbij parthenogenese veel algemener is dan bij arthropoden die in open terrestrische systemen en het water voorkomen. Al van oudsher is bekend dat de bodem een habitat lijkt te zijn dat selecteert voor parthenogenese. Parthenogenese komt veel voor bij collembolen (springstaarten) en oribatide mijten, maar ook bij andere bodemlevende groepen zoals nematoden, regenwormen, potwormen en beerdiertjes. Bij collembolen is er een duidelijke relatie tussen de levenswijze (aan het oppervlak of dieper in de bodem) en het voorkomen van parthenogenese: bij soorten die leven aan het oppervlak of in de vegetatie komt in het geheel geen parthenogenese voor terwijl het bij bodemsoorten vrij algemeen is. Bij andere bodemlevende groepen is zo'n relatie minder duidelijk. Overigens is ook bij Collembola de relatie in fylogenetische zin minder sterk dan vaak gedacht: het zijn vooral verschillen tussen families, meer dan tussen soorten (Van Straalen *et al.* 1985).

In dit artikel presenteer ik een kort overzicht van het verschijnsel parthenogenese bij een belangrijke groep arthropoden: de oribatide mijten. De sub-orde Oribatida (voorheen Cryptostigmata) vormt een zeer diverse, tegelijkertijd duidelijk herkenbare monofyletische groep binnen de orde Sarcoptiformes van de Acari. Hoewel ze het meest bekend zijn van vochtige bosbodems (vandaar de Nederlandse naam mosmijten) komen ze ook in een groot aantal andere habitats voor. Door hun variatie in levenswijze en voortplantingssystemen zijn ze bij uitstek geschikt voor vergelijkende eco-evolutionaire



1. (a) Diverse nymfen stadia en (b) adulten met enkele nymfen, in een kweek van de parthenogenetische oribatide mijt *Oppia nitens* C.L. Koch. *Oppia nitens* kan gemakkelijk gekweekt worden op een gipssubstraat met gist als voer. Foto's: Rudo Verweij, Dierecologie, Vrije Universiteit Amsterdam

1. (a) Various nymphs stages and (b) adults with some nymphs, in a culture of the parthenogenetic oribatid mite *Oppia nitens* C.L. Koch. *Oppia nitens* can be cultured easily on a Plaster of Paris substrate with yeast for food.



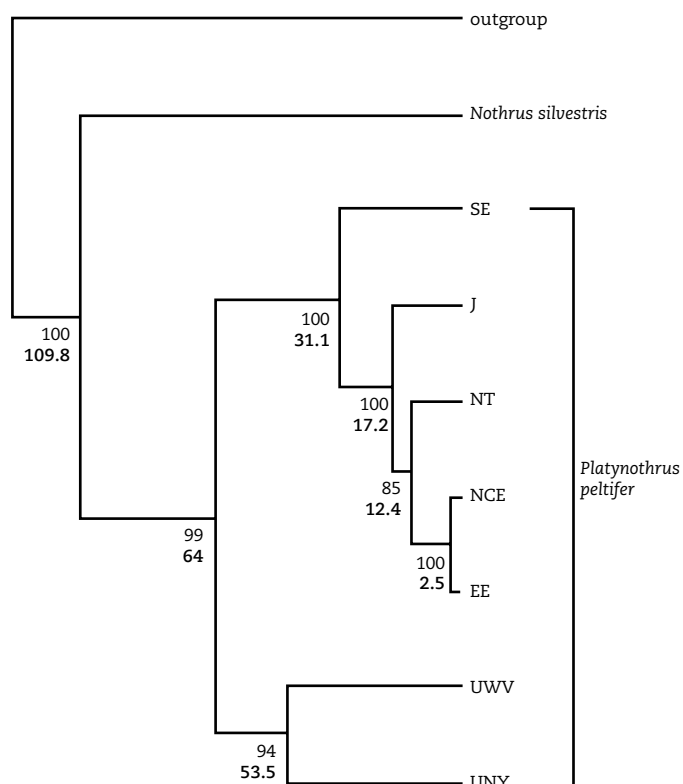
studies. Sommige soorten kunnen gemakkelijk in het laboratorium gekweekt worden en zijn voorgesteld als indicator- en testsoort voor bodemverontreiniging (figuur 1, zie ook Van Gestel 2016, dit nummer). Het doel van dit artikel is om na te gaan of de maagdelijke mijten ons iets kunnen leren over de moeizame relatie tussen parthenogenese en evolutie.

### Variatie tussen en binnen parthenogenetische lijnen

Norton & Palmer (1991) schatten dat meer dan 600 van de destijds ongeveer 7000 bekende soorten Oribatida parthenogenetisch zijn. Er is bovendien een tendens dat parthenogenese geclusterd voorkomt binnen bepaalde evolutionaire lijnen. Veel

parthenogenetische soorten worden aangetroffen bij Desmonemata, een vroeg afgesplitste groep van de Oribatida, met zeven zeer talrijke families waarvan sommige soorten zoals *Platynothrus peltifer* (C.L. Koch) en *Nothrus sylvestris* Nicolet extreem abundant en wijd verspreid zijn. Norton & Palmer (1991) onderscheiden drie patronen binnen de Desmonemata. (1) Families waarbij mannetjes afwezig of zeldzaam zijn: Camisiidae, Trhypochthoniidae, Malaconothridae en Nanhermannidae. (2) Families met aanzienlijke aantallen van beide geslachten, met sekseratio's variërend van 23% tot 77% mannetjes: Crotoniidae en Hermanniidae. (3) Families met zowel mannetjes als alleen vrouwtjes bevatten als soorten met mannetjes en vrouwtjes in min of meer gelijke verhouding: Nothridae.

Moleculaire analyses hebben aangetoond dat parthenoge-



**2.** Fylogenetische boom van *Platynothrus peltifer*-DNA uit zeven locaties, gebaseerd op cytochrome oxidase subeenheid I. SE: Zuid-Europa, J: Japan, NT: Noord-Tirol (Oostenrijk), NCE: Noord-/Centraal-Europa, EE: Oost-Europa, UWV: USA - West Virginia, UNY: USA - New York. De getallen bij de knopen geven 'bootstrap'-waarden weer (een maat voor de betrouwbaarheid van de clade die volgt op die knoop). De vetgedrukte aantallen geven de geschatte leeftijd van de splitsing weer (in miljoenen jaren), gebaseerd op een moleculaire klokanalyse. Overgenomen uit Heethoff et al. (2007), met toestemming van John Wiley and Sons en de auteur.

**2.** Phylogenetic tree of *Platynothrus peltifer* DNA from seven locations based on cytochrome oxidase subunit I. SE: Southern Europe, J: Japan, NT: Northern Tyrolia (Austria), NCE: Northern/Central Europe, EE: Eastern Europe, UWV: USA - West Virginia, UNY: USA - New York. Numbers with the nodes represent bootstrap values; the bold numbers indicate the estimated age of the split (in My) based on a molecular clock analysis. Reproduced from Heethoff et al. (2007) with permission from John Wiley and Sons and the author.

netische soorten binnen de Oribatida veelal in monofyletische groepen voorkomen (Maraun et al. 2004). Dit betekent dat parthenogenese waarschijnlijk bij de oorsprong van zo'n groep ontstaan is en dat zulke lijnen kennelijk door accumulatie van mutaties gedifferentieerd zijn terwijl ze parthenogenetisch bleven. Daarmee scharen de Oribatida zich bij andere voorbeelden van evolutionaire lijnen die als soortenrijke groep zijn geëvolueerd terwijl ze parthenogenetisch waren; deze dieren worden betiteld als 'aseksuele schandalen' (Judson & Normak 1996). De twee veel genoemde voorbeelden zijn raderdieretjes (Rotifera) van de suborde Bdelloidea en mosselkreeftjes (Ostracoda) van de familie Darwinulidae. Theoretici hebben betoogd dat zulke groepen vanwege hun gebrek aan aanpassingsvermogen niet lang kunnen voortbestaan, laat staan dat ze nieuwe soorten zouden kunnen vormen. Desondanks bestaan ze al miljoenen jaren met honderden soorten.

Ook de Oribatida, als derde 'aseksueel schandaal', laten zien dat parthenogenese diversificatie niet uitsluit. Een overtuigend voorbeeld is te vinden in een publicatie van Heethoff et al. (2007). Deze auteurs onderzochten verschillende populaties van de kosmopolitische parthenogenetische soort *Platynothrus peltifer*, gemonteerd op zestien plaatsen ter wereld. Een fylogenetische

analyse op basis van DNA-sequenties van het cytochromoxidase I-gen liet zien dat de verschillende populaties behoren tot zeven geografisch gedifferentieerde evolutionaire lijnen met oude splitsingen (figuur 2). De soort als geheel is mogelijk zo'n 100 miljoen jaar oud en zeer waarschijnlijk komt dit overeen met de tijd waarop ze parthenogenetisch werd. De divergentie tussen Zuid-Europese en Noord-Europese populaties valt bovendien samen met het opkomen van de Alpen (figuur 2), waardoor een fysieke scheiding tussen de populaties tot stand kwam.

Een soortgelijk patroon is aanwezig binnen het genus *Tectocephus* (Laumann et al. 2007). Dit genus omvat drie parthenogenetische vormen (*T. velatus* (Michael), *T. minor* Berlese en *T. sarekensis* (Tragardh)), die in vier merker genen een nucleotidedivergentie vertonen van 2%, ruim voldoende om ze als aparte soorten te beschouwen. Desondanks zijn ze alle drie parthenogenetisch.

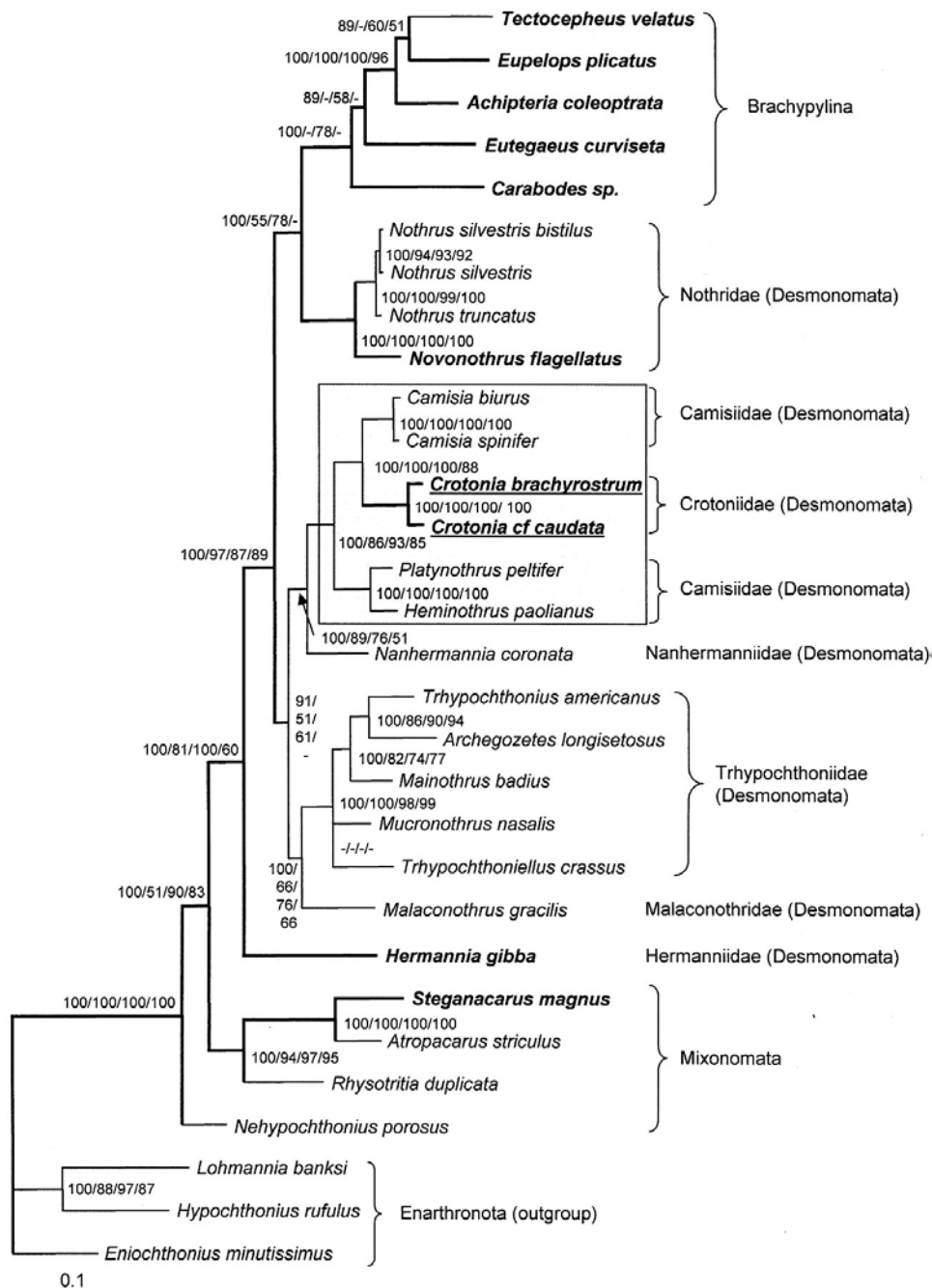
## Spanandrie

Bij veel soorten met parthenogenese, ook bij Oribatida, komen mannetjes voor in zeer lage aantallen. Men noemt dit 'spanandrie' (afgeleid van  $\sigma\pi\alpha\nu\iota\sigma\tau\omicron\varsigma$  = schaars en  $\alpha\upsilon\delta\rho\rho\epsilon\iota\omicron\varsigma$  = van de man). Wehner et al. (2014) vonden bijvoorbeeld 2% mannetjes in een populatie van *Oppiella nova* (Oudemans) in een bosbodem, terwijl deze soort als een echte parthenogeneet beschouwd wordt. Spanandrische mannetjes worden verondersteld niet functioneel te zijn, maar wellicht is een terugkeer naar functionele mannelijkheid af en toe niet uit te sluiten. De fractie mannetjes bij *O. nova* hangt af van de milieumomstandigheden: het aantal mannetjes neemt toe bij voedselschaarste (Wehner et al. 2014). In principe maakt de aanwezigheid van schaarse mannetjes het mogelijk om seksuele eieren te produceren onder bepaalde omstandigheden, een situatie die wel beschreven is als 'facultatieve parthenogenese'; dit gaat in de richting van de cyclische parthenogenese van watervlooien en bladluizen.

Als binnen een in principe seksuele soort ook parthenogenese voorkomt, hebben de parthenogenetische populaties veelal een ander verspreidingsgebied. Dit werd voor het eerst beschreven door Vandel (1928) bij de pissebed *Trichoniscus provisorius* Racovitza, en de miljoenpoot *Polyxenus lagurus* (Linnaeus). Bij *T. provisorius* komt naast de biseksuele diploïde vorm een parthenogenetische variant voor die triploïde is, spanandrische mannetjes heeft, en een meer noordelijk verspreidingsgebied kent. De parthenogenetische vorm wordt nu overigens beschouwd als een aparte soort, *T. pusillus* Brandt. Ook in Nederland hebben *T. provisorius* en *T. pusillus* een gescheiden verspreidingsgebied (Berg et al. 2008). Bij oribatide mijten zijn mij geen voorbeelden van geografische parthenogenese bekend.

## De regel van Dollo

Een andere uitdaging voor de evolutietheorie is de reversie van biseksualiteit, vanuit parthenogenese. In de fylogenie geldt de zogenaamde regel van Dollo, die stelt dat complexe eigenschappen als ze eenmaal verloren zijn gegaan, niet meer terug kunnen evolueren. Deze regel legt beperkingen op aan het aantal mogelijke evolutionaire veranderingen in de stamboom. Fylogenetische analyse van een aantal soorten Desmonemata door Domes et al. (2007) liet echter zien dat de biseksuele status van *Crotonia brachyrostrum* (Hammer) en *Crotonia cf. caudata* KD 2006 afgeleid is, dat wil zeggen ontstaan is uit parthenogenese, de voorouderlijke toestand van de Desmonemata (figuur 3). Dit is voor zover ik weet het enige voorbeeld van terug-evolutie van seksuele voortplanting. Het moet wel zo zijn dat binnen de par-



3. Phylogenetische boom van Desmonemata, Brachypylina en Mixonomata, met Enarhronota als buitengroep. De boom combineert partiële DNA-sequenties van 18S ribosomaal RNA, heat shock-eiwit 82 en elongatiefactor 1 alfa, voor dertig taxa van de Oribatida. Seksuele soorten zijn vet gedrukt weer-geven, parthenogenetische in normale letters. Twee biseksuele *Crotonia*-soorten vallen binnen een groot cluster van parthenogenetische Desmonemata, dus moet bij hen de seksualiteit terugge-evolveerd zijn, vanuit een parthenogenetische voorouder. Overgenomen uit Domes et al. (2007), met toestemming van de National Academy of Sciences of the USA.

3. Phylogenetic tree of Desmonemata, Brachypylina and Mixonomata, with Enarhronota as an out-group. The tree combines partial DNA sequences from 18S ribosomal RNA, heat shock protein 82, and elongation factor 1 alpha for thirty taxa of Oribatida. Sexual species are represented in bold, parthenogenetic species in normal font. Two bisexual *Crotonia* species fall within a large cluster of parthenogenetic Desmonemata, so they must have re-evolved sexuality from a parthenogenetic ancestor. Reproduced from Domes et al. (2007) with permission of The National Academy of Sciences of the USA.

thenogenetische Crotoniidae de moleculaire mechanismen die nodig zijn voor biseksuele reproductie behouden zijn gebleven ondanks het feit dat de vorming van mannetjes miljoenen jaren onderdrukt was. Parthenogenese en biseksuele voortplanting liggen dicht bij elkaar dan je denkt.

Interessant is dat parthenogenese bij oribatiden niet in verband gebracht kan worden met endosymbiontisch levende reproductie-manipulators zoals bacteriën van de geslachten *Wolbachia* en *Cardinium*. Uitvoerige pogingen om *Wolbachia* aan te tonen bij Oribatida zijn op niets uit gelopen (Perrot-Minnot & Norton 1997). Daarmee lijkt de parthenogenese bij Oribatida een andere biologische achtergrond te hebben dan die van collem-bolen, waar een relatie tussen *Wolbachia* en parthenogenese vrij waarschijnlijk is. Bij nematoden lijkt de situatie weer anders te zijn. Daar komen parthenogenetische soorten voor op allerlei plekken in de fylogenie. Het is binnen de Nematoda talloze keren ontstaan en lijkt vooral verband te houden met de overgang naar een plant-parasitaire levenswijze. Bij regenwormen en potwormen wordt parthenogenese in verband gebracht met

polyploidie (het verschijnsel dat van elk chromosoom er meer dan de gebruikelijke twee zijn).

Het lijkt erop dat de omstandigheden waaronder de verschillende groepen bodemdieren parthenogenetisch zijn geworden, en de celbiologische mechanismen die het veroorzaakt hebben, nogal uiteenlopen. De rode draad is echter dat bij alle vormen die om een of andere reden parthenogenetisch werden in de bodem, er geen selectie tegen parthenogenese opgetreden is terwijl dat wel het geval is bij verwante soorten in terrestrische habitats en ook bij de soorten die naderhand het terrestrisch milieu vanuit de bodem koloniseerden, zoals de Crotoniidae.

### Ecologische factoren

Volgens verschillende auteurs komt parthenogenese vaker voor op hoge breedtegraden, hoge altitudes, eilanden en droge milieus, vergeleken met hun biseksuele verwanten. Dit wordt vaak verklaard door te wijzen op de hogere populatie-

groeisnelheid en het grotere dispersievermogen van parthenogenetische soorten. In Europa zouden daarom na de laatste ijstijd de parthenogenetische vormen sneller de nieuwe noordelijke habitats hebben kunnen koloniseren. Bovendien zijn in marginale en relatief lege habitats de biotische interacties zwak, waardoor minder een beroep gedaan wordt op genetische variatie die nodig is voor aanpassingen in een biotisch complex milieu. Hoewel deze 'marginale habitat'-theorie van waarde kan zijn voor sommige arthropoden, gaat hij zeker niet op voor bodemarthropoden. De gegevens wijzen eerder op het tegendeel: seksuele populaties van merendeels parthenogenetische soorten worden juist gevonden in stressvolle milieus met fluctuerende condities. Maraun *et al.* (2013) namen waar dat het voorkomen van parthenogenese afnam met de hoogte in een montane gradiënt, in plaats van toenam, zoals de theorie suggereert. Soortgelijke voorbeelden (seksuele varianten van parthenogenetische soorten in geëxponeerde milieus) zijn te vinden bij collembolen en enchytraeiden.

De verdeling van parthenogenese bij Oribatida geeft een mogelijk antwoord in deze discussie. Net als bij Collembola komt parthenogenese bij Oribatida niet voor bij soorten die leven in geëxponeerde milieus zoals de bast van bomen en de vegetatie. Alle soorten die in zulke bovengrondse habitats leven zijn biseksueel. Bijvoorbeeld, Karasawa & Hijii (2008) vonden 28 soorten Brachypilina-oribatiden in een subtropisch bos in Japan, waarvan dertien in de boomkroon en op boombast die allemaal seksueel waren. Onder de bodemlevende Brachypilina werd de afwezigheid van mannetjes vastgesteld bij zeven van de vijftien soorten. Een soortgelijk patroon komt uit een studie door Fischer *et al.* (2010), naar de oribatide levensgemeenschappen in graslanden en bossen van de Centrale Alpen.

Ook de soorten van de Desmonemata-familie Crotoniidae koloniseren vaak de bast van bomen. Het feit dat crotonoïden secundair het systeem van seksuele voortplanting kennen terwijl hun voorouders parthenogenetisch waren (figuur 3) past heel goed in het idee dat parthenogenese een bodemgebonden strategie is en dat er in bovengrondse milieus geselecteerd wordt tegen parthenogenese.

Geïnspireerd door de patronen bij oribatiden formuleerden Scheu & Drossel (2007) een nieuwe theorie voor de evolutie van parthenogenese, waarbij de nadruk gelegd wordt op de bestaansmiddelen als ecologisch bepalende factor. Milieus waarin de bestaansmiddelen (met name voedsel) een beperkende factor vormen en op onvoorspelbare wijze in de tijd

variëren zouden seksuele voortplanting in stand houden, terwijl een milieu waarin het voedsel ruim voorradig is en niet sterk in de tijd varieert, parthenogenese in de hand werkt. De bodem is te zien als een omgeving waarin misschien het voedsel niet zeer abundant, maar wel constant en gestructureerd aanwezig is. Het zou dan zo moeten zijn dat veel bodemdieren door andere zaken dan voedselbeschikbaarheid in hun populatie-omvang beperkt worden, samenhangend bijvoorbeeld met abiotische factoren zoals de structuur van de bodem en de bodemvochtigheid (zie Berg & Franken 2016, in dit nummer).

De theorie van Scheu en Drossel lijkt op die van de 'verknoppte walkant' ('tangled bank'). Dit is een beroemd beeld dat opgeroepen werd door Darwin op de laatste bladzijde van zijn 'Origin of Species'. Het beeld legt de nadruk op de veelheid aan interacties en de concurrentieslag tussen soorten als selecterende factoren in het milieu en drijvende krachten achter de evolutie. In 1982 heeft Graham Bell het beeld van Darwin gebruikt bij zijn theorie over de evolutie van seksualiteit. Seksuele reproductie zou vooral voordelig zijn als het milieu de eigenschappen vertoont van een 'tangled bank'. Later is de theorie echter weer in onbruik geraakt, maar volgens Song *et al.* (2011) is ze te snel verlaten en kan ze gehandhaafd blijven als de nadruk gelegd wordt op voedsel als beperkende factor.

## Conclusies

Oribatida bieden door hun enorme variatie in zowel levenscyclus als voortplantingssystemen een goed model voor het toetsen van hypothesen over de evolutie van parthenogenese. Waar het aan ontbreekt is inzicht in de genetische consequenties van parthenogenetische reproductie: wat zijn de cytologische mechanismen bij de vorming van eieren, hoe wordt de embryologische ontwikkeling geïnitieerd zonder bevruchting, is het ontstaan van variatie tussen geografisch gescheiden lijnen een neutraal of selectief proces, en wat is de rol van spanandrie? Ook de moleculaire fylogenie van de oribatiden in zijn algemeenheid verdient nog versterking. De bijdrage die in de bodem levende arthropoden kunnen leveren aan algemene inzichten in de evolutiebiologie wordt onderschat.

## Dankwoord

Hartelijk dank aan Ken Kraaijeveld voor zijn feed-back.

## Literatuur

- Berg MP, Soesbergen M, Tempelman D & Wijnhoven H 2008. Verspreidingsatlas Nederlandse landpissebedden, duizendpoten en miljoenpoten (Isopoda, Chilopoda, Diplopoda). European Invertebrate Survey – Nederland.
- Berg MP & Franken O 2016. De cruciale rol van bodemtype op de verspreiding van bodemfauna. *Entomologische Berichten* 76: 41-47.
- De Meeûs T, Prugnolle F & Agnew P 2007. Asexual reproduction: Genetics and evolutionary aspects. *Cellular and Molecular Life Sciences* 64: 1355-1372.
- Domes K, Norton RA, Maraun M & Scheu S 2007. Reevolution of sexuality breaks Dollo's law. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 7139-7144.
- Fischer BM, Schatz H & Maraun M 2010. Community structure, trophic position and reproductive mode of soil and bark-living oribatid mites in an alpine grassland ecosystem. *Experimental and Applied Acarology* 52: 221-237.
- Heethoff M, Domes K, Laumann M, Maraun M, Norton RA & Scheu S 2007. High genetic divergences indicate ancient separation of parthenogenetic lineages of the oribatid mite *Platynothrus peltifer*. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 392-402.
- Judson PP & Normark BB 1996. Ancient asexual scandals. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 41-46.
- Karasawa S & Hijii N 2008. Vertical stratification of oribatid (Acari: Oribatida) communities in relation to their morphological and life-history traits and tree structures in a subtropical forest in Japan. *Ecological Research* 23: 57-69.
- Laumann M, Norton RA & Weigmann G, Scheu S, Maraun M & Heethoff M 2007. Speciation in the parthenogenetic oribatid mite genus *Tectocephus* (Acari Oribatida) as indicated by molecular phylogeny. *Pedobiologia* 51: 111-122.
- Maraun M, Fronczek S, Marian F, Sandmann D & Scheu S 2013. More sex at higher altitudes: Changes in the frequency of parthenogenesis in oribatid mites in tropical montane forests. *Pedobiologia* 56: 185-190.
- Maraun M, Heethoff M, Schneider K, Scheu S, Weigmann G, Cianciolo J, Thomas RH & Norton RA 2004. Molecular phylogeny of oribatid mites (Oribatida, Acari): evidence for multiple radiations of parthenogenetic lineages. *Experimental and Applied Acarology* 33: 183-201.
- Maynard Smith J 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press.
- Norton RA & Palmer SC 1991. The distribution, mechanisms and evolutionary significance of parthenogenesis in oribatid mites. In: *The Acari. reproduction, development and life-history strategies* (Schuster R & Murphy PW eds): 107-136. Chapman & Hall.
- Perrot-Minnot MJ & Norton RA 1997. Obligate

- thelytoky in oribatid mites: no evidence for Wolbachia inducement. *The Canadian Entomologist* 129: 691-698.
- Scheu S & Drossel B 2007. Sexual reproduction prevails in a world of structured resources in short supply. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 1225-1231.
- Song Y, Drossel B & Scheu S 2011. Tangled Bank dismissed too early. *Oikos* 120: 1601-1607.
- Vandel A 1928. La parthénogenèse géographique. Contribution à l'étude biologique et cytologique de la parthénogenèse naturelle. *Bulletin biologiques de la France et de la Belgique* 62: 164-281.
- Van Gestel CAM 2016. Gebruik van springstaarten en mijten in de bodemecotoxicologie. *Entomologische Berichten* 76: 56-62.
- Van Straalen NM, Verhoef HA & Joosse-van Damme ENG 1985. Functionele classificatie van bodemdieren en de ecologische functie van de bodem. *Vakblad voor Biologen* 65(7): 131-135.
- Wehner K, Scheu S & Maraun M 2014. Resource availability as driving force of the reproductive mode in soil microarthropods (Acari, Oribatida). *PLoS One* 9: e104243.

Geaccepteerd: 11 maart 2016

## Summary

### What virgin mites tell us about the evolution of sex

Virgin birth (parthenogenesis) is a rather common phenomenon in soil-living arthropods. The question may be raised why a switch from bisexual reproduction to parthenogenesis has occurred so often in the soil environment. In this paper I discuss the occurrence of parthenogenesis in oribatid mites, to shed more light on the arduous relationship between parthenogenesis and evolution. Data show that parthenogenetic mites often exhibit significant genetic variation and are differentiated in geographic lineages. In some parthenogenetic species rare males with an unclear function occur. Parthenogenesis does not exclude speciation; in addition, parthenogenetic lineages can fall back to bisexual reproduction. It seems that structured and constant resource availability in the soil, in contrast to the more capricious food supply in terrestrial habitats is the main selective factor promoting the evolution of parthenogenesis.



Nico M. van Straalen  
Vrije Universiteit Amsterdam  
Afdeling Ecologische Wetenschappen  
De Boelelaan 1085  
1081 HV Amsterdam  
n.m.van.straalen@vu.nl