



UvA-DARE (Digital Academic Repository)

Chasing sympatric speciation: The relative importance and genetic basis of prezygotic isolation barriers in diverging populations of *Spodoptera frugiperda*

Hänniger, S.

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

Hänniger, S. (2015). *Chasing sympatric speciation: The relative importance and genetic basis of prezygotic isolation barriers in diverging populations of Spodoptera frugiperda*.

General rights

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, Singel 425, 1012 WP Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.

SUMMARY

Speciation occurs when gene flow between groups of individuals of one species is reduced to such an extent that the genetic differences that have accumulated over time cause reproductive isolation. The most obvious cause of gene flow reduction occurs in allopatry, i.e. when populations become geographically isolated, but gene flow can also be reduced in sympatry, for example when individuals within a population start feeding on different types of food. Differentiation in feeding habits has been found in some herbivorous insects that develop on different host plants, and in cichlid fishes that feed on different types of prey. However, it is unlikely that one factor can cause a strong enough reduction in gene flow to cause reproductive isolation. More likely a number of factors, such as food choice and mate choice, interact to cause reproductive isolation. Determining which factors contribute to sympatric speciation, and the level and extent of their interaction, is the current challenge to understand under which circumstances and how sympatric speciation can occur.

This thesis investigates the mechanisms underlying three prezygotic isolation barriers between the corn- and the rice-strains of the noctuid moth *Spodoptera frugiperda* to determine possible interactions between these isolation barriers and their relative importance for sympatric speciation.

First, we investigated the role of *host plant differentiation* as isolation barrier between the two strains. **Chapter 2** summarizes studies addressing strain differences in host utilization, i.e. oviposition preference, larval host acceptance, larval choice, larval performance, pupal weight and total fecundity. Only oviposition preference showed some consistent differences between the two strains in the different experiments that were conducted. **Chapter 3** describes a population-genetic analysis with *S. frugiperda* populations collected from corn fields, rice fields and wild grasses at eight locations in Argentina, Brazil and Paraguay. This analysis shows that, although there is some host-associated genetic structure, host plant differentiation alone cannot explain the total genetic variance and thus other, additional factors must maintain the genetic differentiation. Consequently, we suggest calling these strains ‘host forms’ instead of ‘host strains’.

Second, I focused on *differentiation in sexual communication* between the two strains. **Chapter 4** investigates the pheromonal divergence patterns of *S. frugiperda* strains in Florida, specifically whether the strain-specific pheromone blends cause strain-specific male responses. Males do not show strain-specific attraction in Florida. However, males did show a strain-specific difference in the attraction to the critical pheromone component Z7-12:OAc. Also, the different habitats influenced the male response, suggesting an interaction between host plant and sex pheromone volatiles. In **Chapter 5** we disentangled strain-specific variation from geographic

variation in male attraction of *S. frugiperda* by comparing male attraction in Canada, North Carolina, Florida, Puerto Rico, Peru and Argentina. We found that the response of corn-strain males varies between geographic regions, whereas rice-strain males did not show geographic variation in their response. Additionally, we found habitat to have an effect on the attraction of males to strain-specific lures, suggesting an interaction of host plant volatiles and sex-pheromones in the attraction of males in *S. frugiperda*.

The third and most consistent prezygotic isolation barrier between the two strains is *allochronic differentiation*, i.e. the strains differ in the daily timing of their sexual activities. In **Chapter 6**, we determined the genetic basis of this barrier, in combination with the pheromonal divergence, through quantitative trait locus (QTL) analysis. We found one major QTL for the circadian differentiation, explaining 19% of the variance between the strains. The circadian clock gene *vriille* maps to this locus, which is thus the major candidate gene underlying this circadian differentiation. Interestingly, the differentiation of the critical sex pheromone component (Z7-12:OAc) maps to the genomic locus, suggesting a genetic linkage between pheromonal divergence and allochronic differentiation. **Chapter 7** describes the annotation of nine genes in the corn-strain variant of the *S. frugiperda* genome project, which are involved in circadian rhythm. We successfully elucidated the exon-intron structure of these clock genes. Five of the nine genes are located on more than one scaffold, so that the annotation of these genes significantly contributed to the *S. frugiperda* genome assembly.

Finally, the *relative importance and possible interactions* between the three prezygotic isolation barriers between the two strains in *S. frugiperda* are discussed. The prezygotic timing of reproductive activity and the postzygotic hybrid sterility found in daughters of matings between rice-strain mothers and corn-strain fathers most likely make the strongest contribution to reproductive isolation. In addition, we propose that the corn-strain is the derived strain and the rice-strain the ancestral strain, because the rice-strain is genetically more diverse, shows a broader response to pheromone blends and is more likely to be found on host plants different from the 'typical' small grasses. In **Chapter 9**, I discuss the evolutionary potential of the different isolation barriers between the two strains of *S. frugiperda* and I propose an interaction between all prezygotic mating barriers which facilitate the divergence of the two strains, with allochronic differentiation being the driving force in these interactions. In conclusion, by investigating the different prezygotic isolation barriers between two sympatrically occurring strains of *S. frugiperda* in detail, I have determined their strengths and possible interactions, which has given important insights in the mechanisms underlying and facilitating the process of sympatric speciation.

SAMENVATTING

Soortvorming vindt plaats als genetische uitwisseling tussen groepen van individuen van een soort zodanig gereduceerd wordt dat de genetische verschillen die in de loop van de tijd geaccumuleerd zijn leiden tot reproductieve isolatie. De duidelijkste oorzaak van een vermindering van genetische uitwisseling is als populaties door geografische barrières worden gescheiden, dus allopatrische soortvorming. Echter, genetische uitwisseling tussen individuen kan ook verminderen zonder geografische barrière, in sympatrie, bijvoorbeeld als individuen binnen een populatie van verschillende voedselbronnen gaan eten. Differentiatie in voedingsgedrag is bijvoorbeeld gevonden in herbivore insecten, die zich op verschillende waardplanten kunnen ontwikkelen, en in cichlide vissen die verschillende prooien eten. Het is niet erg waarschijnlijk dat één specifieke factor een zodanige reductie in genetische uitwisseling kan veroorzaken dat reproductieve isolatie ontstaat. Waarschijnlijk zorgen meerdere factoren, zoals voedingsgedrag en paringsgedrag, samen en in interactie met elkaar voor een zodanige reductie in genetische uitwisseling dat reproductieve isolatie ontstaat. Bepalen welke factoren tot sympatrische soortvorming kunnen leiden, en hoe deze factoren interacteren, is de huidige uitdaging om te begrijpen wanneer en onder welke omstandigheden sympatrische soortvorming kan plaatsvinden.

Dit proefschrift beschrijft de mechanismen van drie prezygotische isolatiebarrières in het rijst- en mais-ras van de nachtvlinder *Spodoptera frugiperda* om hun onderlinge interacties en bijdrage aan sympatrische soortvorming te bepalen. Allereerst wordt de rol van waardplantdifferentiatie als isolatiebarrière tussen de twee rassen onderzocht. **Hoofdstuk 2** geeft een samenvatting van de verschillen tussen de twee rassen in het gebruik van voedselplanten, met name ovipositievoorkeur van de volwassen vrouwtjes, de acceptatie van verschillende planten door de rupsen, de keuze van rupsen voor bepaalde planten en de vruchtbaarheid van de twee rassen op de verschillende planten. Alleen ovipositievoorkeur van de vrouwtjes bleek consistent te verschillen tussen de twee rassen in de verschillende experimenten die werden uitgevoerd. **Hoofdstuk 3** beschrijft een populatie-genetisch onderzoek aan *S. frugiperda* populaties verzameld van maisvelden, rijstvelden en wilde grassen van acht locaties in Argentinië, Brazilië en Paraguay. Deze analyse laat zien dat waardplantdifferentiatie alleen niet de genetische variatiepatronen tussen de twee rassen kan verklaren en dat derhalve andere factoren de genetische differentiatie handhaven. Daarom stellen wij voor om deze rassen niet (gastheer)rassen te noemen, zoals tot nog toe gebruikelijk was, maar (gastheer)vormen.

In het tweede deel van dit proefschrift analyseer ik de differentiatie in seksuele communicatie tussen de twee rassen. **Hoofdstuk 4** onderzoekt of de seksferomoonverschillen tussen de twee rassen in Florida tot ras-specifieke responsen van de mannetjes leiden. Dit blijkt niet het geval te zijn, hoewel we wel ras-specifieke verschillen in aantrekking tot een belangrijke feromooncomponent (Z7-12:OAc)

vonden. Habitat bleek ook de mannelijke respons te beïnvloeden, wat een interactie tussen planten- en seksferomoonstoffen suggereert. In **hoofdstuk 5** ontrafelen we ras-specifieke van geografische variatie in de seksuele aantrekking van mannetjes door dezelfde experimenten te doen in Canada, North Carolina, Florida, Puerto Rico, Peru en Argentinië. Uit deze studie blijkt dat de respons van maisras-mannetjes verschilt tussen gebieden, terwijl de rijstras-mannetjes geen geografische variatie vertonen. Ook hier vonden we dat de habitat een effect heeft op de aantrekking van mannetjes tot de ras-specifieke lokstoffen; dit suggereert een interactie tussen planten- en seksferomoonstoffen in de aantrekking van mannetjes in *S. frugiperda*.

De derde en meest consistente prezygotische isolatiebarrière tussen de twee rassen is allochrone differentiatie, d.w.z. de rassen verschillen in de dagelijkse timing van hun seksuele activiteit. **Hoofdstuk 6** beschrijft de genetische analyse van deze isolatiebarrière, in combinatie met de feromoon-differentiatie, door quantitative trait locus (QTL) analyse. De voornaamste QTL verklaarde een significant deel (19%) van de variantie in circadiane verschuivingen tussen de rassen. Het circadiane klokgen *ville* bevindt zich op dit locus, wat daarmee het belangrijkste kandidaatgen is dat aan de circadiane rasverschillen ten grondslag ligt. Interessant genoeg vonden we dat het rasverschil in een van de kritieke seksferomooncomponenten zich ook op deze genomische locatie bevindt, wat suggereert dat feromoon-differentiatie en allochrone differentiatie genetisch gekoppeld zijn. **Hoofdstuk 7** beschrijft de annotatie van negen genen in het maisras van *S. frugiperda*, die betrokken zijn bij het circadiane ritme. We hebben de exon-intronstructuur van deze genen opgehelderd. Vijf van de negen genen zijn over meerdere scaffolds verspreid, waardoor hun annotatie belangrijk heeft bijgedragen tot de assemblage van het *S. frugiperda* genoom.

In het laatste deel van dit proefschrift worden de relatieve bijdrage en mogelijke interacties tussen de drie prezygotische reproductieve isolatiebarrières behandeld. De prezygotische timing van seksuele activiteiten en de postzygotische hybride steriliteit in dochters van paringen tussen rijstvrouwtes en maismannetjes zijn waarschijnlijk de belangrijkste bijdragen aan reproductieve isolatie tussen de rassen van *S. frugiperda*. Bovendien is het rijstras waarschijnlijk het oorspronkelijke ras en het maisras het afgeleide ras, omdat het rijstras genetisch diverser is, een bredere feromoonrespons laat zien en vaker voorkomt op andere waardplanten dan de ‘typische’ kleine grassen. In **hoofdstuk 9** bespreek ik de evolutionaire potentie van de verschillende isolatiebarrières tussen de twee rassen van *S. frugiperda* en stel ik een interactiemodel voor tussen de verschillende prezygotische barrières die de divergentie van de twee rassen faciliteren, waarin allochrone differentiatie de drijvende kracht is in deze interacties. Samenvattend heeft dit promotie-onderzoek verschillende prezygotische isolatiebarrières tussen twee sympatrisch voorkomende rassen van *S. frugiperda* in detail bestudeerd, hun mogelijke interacties in kaart gebracht, en daarmee belangrijke inzichten verschaft in de mechanismen die sympatrische soortvorming mogelijk maken.