

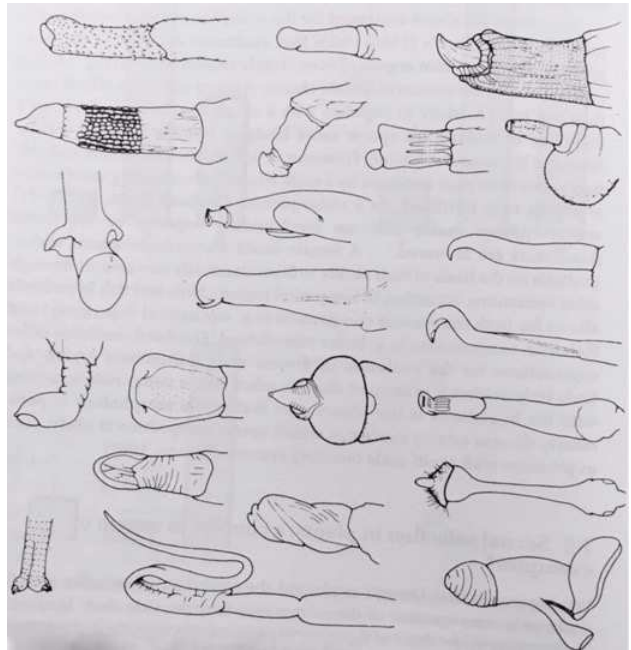
Genitaal wrijven bij de kale baardspinnendoder

Wijnand R.B. Heitmans

Inleiding

Ruim 400 miljoen jaar geleden begonnen de perioden (Siluur, Devoon) waarin veel verschillende plant- en diergroepen het land probeerden te veroveren. Zich seksueel voortplantende dieren kregen toen te maken met een serieus probleem. Hoe krijg je het uitgestoten sperma bij een juiste partner. Op het land verdroogt sperma binnen enkele minuten. Hoe los je dat op? Door terug te gaan naar het water, zoals de resterende amfibiëën heden ten dage nog doen. Het sperma in een pakketje verpakken en dan overgeven aan een vrouwtje, zoals een grote groep zes- en achtpotigen doet. Of het sperma direct inbrengen in een vrouwtje met behulp van een penis. Deze laatste strategie is, soms meermalen, in een aantal zeer verschillende groepen onafhankelijk van elkaar geëvolueerd, zoals in de gewervelde dieren, insecten, weekdieren en mijten. Bij veel soorten dieren zijn de penis en andere onderdelen van het mannelijk geslachtsapparaat niet alleen van binnen, maar ook van buiten ingewikkeld gebouwd. Als mens ben je je daar niet zo van bewust. Onze penis lijkt vrij simpel gebouwd zonder knobbels, stekels, ingewikkelde kronkels of een baculum of andere eigenaardige eigenschappen. En dan hebben we het niet over de uitwassen van enge, genitale ziektes, maar gewoon over de nominate of dominante vorm. Bij andere dieren kan de penis er merkwaardig uitzien en binnen verwante groepen bovendien sterk verschillen (Fig. 1).

Waarom doet de natuur zo ingewikkeld? Waarom moet het ons zo veel moeite kosten om de geheimen van vorm en functie te ontdekken en het later aan leerlingen begrijpelijk uit te leggen? De schuld ligt vaak bij de vrouw. Wat nu, een MeToo-tje in de feestuitgave? Eerst verder lezen. Bij een inwendige bevruchting of iets wat daarop lijkt, moet een vrouw kunnen selecteren door welke sekspartner zij zich het 'voordeligst' laat bevruchten. Partnerkeuze is een van de primaire mechanismen waaronder evolutie kan plaatsvinden. De keuze wordt gekarakteriseerd door een selectieve respons bij dieren die gevoelig zijn voor bepaalde stimuli, die kenbaar worden gemaakt door het gedrag. Voordat een paring plaatsvindt met een potentiële kandidaat, wordt door het vrouwtje eerst een flink aantal aspecten geëvalueerd van de partner. Deze aspecten hebben te maken met de kwaliteit van de fenotypes die in een bepaalde populatie beschikbaar zijn en die op de een of andere manier gewogen



Figuur 1. Penisvormen bij zoogdieren in niet-erectiele houding. Alle zijn getekend naar verschillende schaal. In de bovenste twee rijen worden de penissen van primaten (aapachtigen) afgebeeld, onze nauwste verwanten. De afbeeldingen laten de enorme diversiteit zien binnen de groep waarbij het resultaat in hoge mate toe te schrijven is aan vormen van vrouwelijke selectiekeuze. Bron: Krebs & Davies 1993.

worden op hun voordeligheid.

Niet alleen geuren, zoals specifieke sekslokstoffen, maar ook de lichaamsgrootte, (huids)kleur, geluid bij de hofmaking etc. spelen een doorslaggevende rol bij de beoordeling van een potentiële partner. Bij acceptatie van de partner zijn er zelfs tijdens en na de paring mechanismen ontdekt die een bevruchting en dus een genetische recombinatie als nog kunnen voorkomen bij twijfel. Een laatste slot op de deur wordt wel aangeduid met cryptische partnerkeuze, iets wat je niet kunt waarnemen door uitsluitend het gedrag te bestuderen. Vrouwelijke partnerkeuze kan daarom op een aantal niveau's enorm van invloed zijn op allerlei ingewikkelde, evolutionaire processen die het reproductieve succes (over generaties) bij mannetjes bepalen. Charles Darwin bedacht daar zelfs in 1871 een aparte term voor: seksuele selectie. De vorm en afmeting van het mannelijk geslachtsapparaat is een resultaat van een lang seksueel selectief proces (Fig. 1: voor het geval bij zoogdieren).

Angeldragers

Hoe zit dat bij insecten? Bij insecten met een volledige gedaanteverwisseling wordt sperma direct overgedragen door middel van een penis. Andere onderdelen van het mannelijk geslachtsapparaat, die worden gebruikt om het vrouwtje vast te houden, spelen echter ook een belangrijke rol om een paring succesvol te laten verlopen. Of en in welke mate het (mannelijk)

geslachtsapparaat bij verschillende soortgroepen verschilt, is per taxon erg verschillend. Bij sommige verwante soorten sluipwespen is er nauwelijks een onderscheid te ontdekken, terwijl er bij andere cruciale verschillen bestaan. Als die verschillen geëvolueerd zijn door kieskeurige partnerkeuze van de vrouwtjes, werkt dit proces niet eenvormig en is zelfs erg onvoorspelbaar, zou je kunnen concluderen. Misschien maken aan de huid gebonden sekslokstoffen van het mannetje andere paringsbarrières bij het kieskeurige vrouwtje ondergeschikt, zodat de morfologische verschillen in het geslachtsapparaat er niet meer toe doen.

Bij angeldragers (aculeate Hymenoptera) spelen de verschillen in het mannelijk geslachtsapparaat een belangrijke rol, zo belangrijk dat de morfologische verschillen tussen soorten voornamelijk hierop kunnen berusten. Verwacht mag worden dat vrouwelijke angeldragers heel kieskeurig kunnen zijn bij de partnerkeuze.

De angel bij wespen, bijen en mieren maakt onderdeel uit van het vrouwelijk geslachtsapparaat en is te vergelijken met een gemodificeerde legbuis, zoals je die bij andere vliesvleugeligen aan kunt treffen. De angel is van buiten af niet te zien en wordt geheel binnen het lichaam van het vrouwtje gedragen.

Ventraal aan de basis van de angel bevindt zich de geslachtsopening die voor een mannetje niet te bereiken is als het vrouwtje niet in de stemming is voor seksueel contact. Een vrouwtje dat onvoldoende paringsbereid is houdt haar geslachtsdelen als het ware binnen boord en een aanranding, verkrachting of anderzins geforceerde paring is niet aan de orde. Alleen de juiste, ruimtelijke omstandigheden, het geurenspeel en de specifieke signalen bij de hofmaking kunnen het vrouwtje tot een paring verleiden: female choice in optima forma.

Angeldragers krijgen onder de hymenopterologen vaak veel aandacht. Zij zijn meestal wat groter dan de vele, minuscule sluipwespsorten en zijn vaak actief en goed zichtbaar bij mooi weer op bloemen. Het (selectieve) bloembezoek, de bestuivingsbiologie, het foerageergedrag, de nestbouw, hun rol bij natuurbeheer en niet te vergeten het houden van honingbijen en het kweken van hommels zijn allemaal aspecten die het bestuderen van angeldragers aantrekkelijk maken. Nu zou je denken dat ook het paringsgedrag bij angeldragers goed bestudeerd is, maar dat valt in de breedte erg tegen. Het gebrek aan deze specifieke kennis ligt hem in het feit dat veel angeldragers niet makkelijk in gevangenschap te bestuderen zijn en dat een onderzoeker er veel tijd en energie in moet steken om de ontbrekende kennis op experimenteel gebied te verkrijgen. Op academisch niveau wordt er, althans in Nederland, geen noemenswaardig onderzoek (meer) aan verricht.

Kale baardspinnendoder

Angeldragende wespen met een eenvoudige biologie, meestal met een leefstijl als een parasitoid en die goed in leven te houden zijn in een beperkte ruimte, zijn de beste kandidaten voor onderzoek in gevangenschap. Voorwaarde is wel dat ook de prooi beschikbaar is of dat de prooi gemakkelijk te kweken is.

Een soortenrijke groep als de spinnendoders (Pompilidae) lijkt potentieel goede kandidaten op te leveren. De Engelse hymenopteroloog Mike Day noemde de baardspinnendoders (*Dipogon*) in 1988 als geschikte kandidaten. Baardspinnendoders jagen vaak op bomen of op oude muren op spinnen en nestelen meestal in boorgaten en andere, bestaande holten in het substraat. Het nest wordt afgesloten met allerlei klein materiaal uit de naaste omgeving. De kale baardspinnendoder (*D. bifasciatus*) is in Nederland de grootste soort en jaagt meestal lopend onder andere op krabspinnen (Thomisidae), die in het veld door een onderzoeker vrij makkelijk te verzamelen zijn. Ik nam een vrouwtje waar langs een bosrand in de Noord-Hollandse Duinen, dat ik mee naar huis heb genomen en dat, zoals Mike Day al vermoedde, goed in een kweekbox gedijde, prooien accepteerde en een voldoende aantal nakomelingen produceerde voor verder onderzoek. De kale baardspinnendoder heeft één generatie per jaar en overwintert in een cocon als prepop. Het volgende jaar kon ik de paring bestuderen bij de vers uitgekomen wespen. Zoals bij de meeste Hymenoptera paart een vrouwtje maar één keer in haar leven. Met drie vrouwtjes moest ik alert zijn op hoe en in welke volgorde de gedragshandelingen zouden plaats kunnen vinden. Gelukkig wilden de spinnendoders heel eenvoudig paren in een grote reageerbuis, die gevuld was met kleine stukjes boomschors. Zodra het razend snel opererende mannetje in de buis was geleid, veranderde het gedrag een beetje, waarschijnlijk onder invloed van de afgescheiden sekslokstoffen en ging hij op zoek naar het vrouwtje. Na een korte balts van hooguit 2 seconden verstijfde het vrouwtje en liet zij toe dat het mannetje op haar rug plaats nam. Het mannetje trommelde met de antennen op haar kop, maar het vrouwtje weigerde haar geslachtsapparaat uit het achterlijf te steken. Het mannetje omvatte de punt van het achterlijf met de parameren (Fig. 2) en wreef enkele malen heen en weer over de achterlijfspunt. Met tussenpozen duurde dat bij 3 waarnemingen respectievelijk 3, 8 en 16 minuten. In alle gevallen bleef het vrouwtje stil zitten en leidde het na de herhaaldelijke wrijvingen uiteindelijk tot een paring. De paringen (genitaal contact) duurden respectievelijk 10, 14 en zelfs 35 minuten (fig. 3). Het genitaal wrijven bij de kale baardspinnendoder is op te vatten als pre-copulatief gedrag, dat na de eigenlijke balts of de hofmaking vertoond wordt. *Dipogon*-mannetjes hebben geen opvallende lichaamsaanshangsels die een rol

zouden kunnen spelen bij het pre-copulatieve gedrag, maar het zou kunnen dat in het mannelijke geslachtsapparaat eigenschappen zijn geëvolueerd die een vrouwtje stimuleren te paren. Vergelijkend onderzoek naar de morfologie en de functie van het geslachtsapparaat bij spinnendoders is niet bekend.

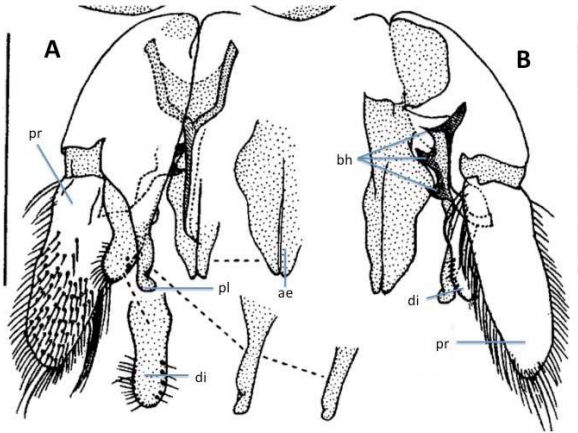


Fig. 2. Mannelijk geslachtsapparaat van de kale baardspinnendoder, *Dipogon bifasciatus*. A. Rugzijde. B. Buikzijde.

Opvallend zijn de brede parameren en eveneens brede digitus volsellaris. Parameren met een typische beharing aan de zij- en bovenkant. Parameren en de slanke, parapeniale lob zijn veel langer dan de relatief korte penis. Benamingen bij A: pr: parameer, pl: parapeniale lob, ae: aedeagus (= penis). Benamingen bij B: bh: basale haakjes, di: digitus volsellaris. Schaallijnen: 0,5 mm. Bron: Shimizu 2003.



Fig. 3. Paring bij de kale baardspinnendoder, waarbij het mannetje zojuist, na vele wrijvingen over het achterlijf, genitaal contact maakt met het vrouwtje. Getoonde paring duurde 35 minuten. Foto Edwin van Spronsen, 21.06.2000.

De balts bij veel solitaire wespen en bijen duurt meestal kort, 1 tot hooguit 5 seconden, althans bij een receptief vrouwtje. Meestal is er antennaal contact en maakt het mannetje soortspecifieke bromgeluiden met de vliegspieren of/en wappert met de vleugels waarna het vrouwtje toestaat dat het mannetje op of over haar rug mag stappen om genitaal contact te maken.

De Duitse arts en graafwespedeskundige Manfred Blösch heeft in het veld het pre-copulatieve gedrag bij enige soorten graafwespen gefotografeerd (*Passaloecus* soorten, *Lestica subterranea* en *Oxybelus argentatus*). Hij concludeerde dat de balts van korte duur was, maar dat bij de hofmaking de afwijkende en opvallende lichaamsstructuren van de mannetjes in stelling gebracht worden om het vrouwtje tot paring te bewegen. Anders dan bij spinnendoders hebben de mannetjes in sommige groepen graafwespen heel kenmerkende, gemodificeerde antennen, kleppen aan de voorpoten, subtiel kleine uitstekels aan het achterlijf of enigszins harpidale verlengingen van het genitaalapparaat ontwikkeld. Ook bij andere groepen wespen en bijen zijn dergelijke morfologische afwijkingen bekend. Deze structuren blijken dus in de onderzochte taxa adaptief te zijn bij de seksuele handelingen van het mannetje. Zij zullen het mannetje helpen het paringssucces te vergroten en dus de verspreiding van de genen te bevorderen. De drijvende kracht achter de ontwikkeling van deze secundaire geslachtskenmerken is waarschijnlijk female choice. Bij de seksuele evolutie ligt de macht bij de vrouwen, maar dat hebben wijze mannen al lang door.

Summary

Rubbing the tip of the female abdomen of the tree spider wasp *Dipogon bifasciatus* (Pompilidae) by the male's genital apparatus was found to be an effective strategy to stimulate a virgin female to mate. This type of sexual behaviour is explained in the light of sexual selection theory by female choice. Females select their candidate mate on the basis of stimuli that are part of courtship behaviour.

The precopulative rubbing handlings always resulted in a successful mating. The repetitive rubbings sometimes lasted up to 16 minutes and the actual matings took 10 to 35 minutes. Whether the morphology of the genitals of male spider wasps are adapted in some way to the function described is unknown.