

# Waarom insectengenitaliën zo verschillen

Vrijwel alle entomologen zijn vertrouwd met het verschijnsel dat genitaliën sterk kunnen verschillen tussen verwante soorten. Toch is het lange tijd onduidelijk gebleven waardoor dit komt. De 'sleutel-en-slot'-hypothese verklaart het fenomeen door te stellen dat de geslachtsorganen van mannetjes en vrouwtjes van dezelfde soort op elkaar passen als een sleutel op een slot, om hybridisatie te voorkomen. Echter, in de laatste twintig jaar is duidelijk geworden dat deze hypothese onhoudbaar is. In plaats daarvan wordt tegenwoordig een belangrijke rol toegekend aan seksuele selectie en verwante processen. Het blijkt dat de penis vaak een keur aan functies vervult, uiteenlopend van baltsorgaan tot spermaschepje en daardoor snel in verschillende richtingen evolueert.

Entomologische Berichten 66(1): 2-6

**Trefwoorden:** penis, copulatie, spermacompetitie, seksuele selectie, seksueel-antagonistische selectie

## Inleiding

Vrijwel iedere taxonomisch georiënteerde entomoloog is bekend met het feit dat de vorm van de genitaliën (en dan vooral de mannelijke) bij de meeste insectengroepen sterk verschilt van soort tot soort. Sinds dit in de 19e eeuw werd ontdekt, is genitaalonderzoek niet meer weg te denken uit de insectensystematiek. De meeste soortbeschrijvingen gaan vergezeld van een afbeelding en beschrijving van het genitaalapparaat en determineersleutels van de 'moeilijke' groepen leunen bijna altijd ook zwaar op het onderzoeken van de 'aedeagus' of een ander deel van het mannelijk geslachtsorgaan.

Een voorbeeld is het kevergenus *Ptomaphagus* uit Zuidoost-Azië. Er zijn zo'n 70 soorten bekend die uitwendig allemaal eender lijken: het zijn bruine of zwarte, langwerpige ovale kevertjes van 2-3 millimeter, die slechts verschillen in de proporties van de antenneleedjes, de hoeken van het pronotum en de dekschilden en nog wat andere slecht te definiëren details. Wanneer we echter de mannelijke genitaliën bekijken gaat er een wereld van vormenrijkdom voor ons open. Vrijwel iedere soort heeft een uniek gevormde penis (figuur 1). Het contrast tussen de uniforme lichaamsbouw en de bizar gevormde genitaliën leidt er zelfs toe dat sommige auteurs van artikelen over dit genus niet eens meer de uitwendige bouw illustreren, maar zich beperken tot de aedeagus.

**Menno Schilthuis**

**Institute for Tropical Biology and Conservation  
Universiti Malaysia Sabah  
Locked Bag 2073  
88999 Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia  
schilthuis@yahoo.com**

gus. *Ptomaphagus* is geenszins een speciaal geval. Hetzelfde geldt voor zeer veel groepen insecten.

Het is niet alleen zo dat de vorm van de genitaliën tussen soorten sterk uiteenloopt, ook hun bouw is erg complex. Gewoonlijk bestaat het mannelijk geslachtsorgaan uit een groot aantal onderdelen. Vlooiën hebben bijvoorbeeld reus-achtige en anatomisch bijzonder ingewikkelde geslachtsorganen, opgebouwd uit een wirwar van scharnierende platen, buisjes, stekels en kammen (figuur 2). Het lijkt allemaal veel te ingewikkeld voor een toch vrij eenvoudige functie als het overbrengen van sperma.

De Amerikaanse bioloog Bill Eberhard (een van de grondleggers van het moderne penisdenken), noemt zulke gecompliceerde genitaalorganen 'Rube Goldberg machines' (Eberhard 1985). De striptekenaar Rube Goldberg is beroemd vanwege zijn hilarische tekeningen van belachelijk ingewikkelde apparaten om een bijzonder eenvoudige taak uit te voeren, zoals een puntenslijper bestaande uit negentien onderdelen (waaronder een vlieger, een strijkijzer en een specht in een kooitje). Eberhard is ervan overtuigd dat de complexiteit van de genitaliën verraadt dat ze bloot staan aan andere eisen dan alleen maar die van spermaoverdracht. In de loop der jaren is een aantal hypothesen ontwikkeld over het hoe en waarom van genitaaldiversiteit en -complexiteit. Ik zal eerst twee hypothesen uitleggen die lange tijd populair geweest zijn, maar nu in diskrediet zijn geraakt. Daarna zal ik uiteenzetten welke uitleg tegenwoordig wordt aangehangen en wat daarvan de implicaties zijn voor 'macro-evolutie' (zie ook Schilthuis 2001, 2003).

## De 'bijproduct'- en 'sleutel-en-slot'-hypothesen

Een verklaring die vaak genoemd wordt voor het verschijnsel dat genitaliën van soort tot soort zo verschillen is dat het een 'bijproduct' is van evolutionaire veranderingen elders in het insectenlichaam (Mayr 1963). Stel, een aantal individuen



**Figuur 1.** Verschillend gevormde penissen bij soorten van het kevergenus *Ptomaphagus*. Van boven links naar beneden rechts: *P. bihamatus* Szymczakowski, vijf onbeschreven soorten, *P. sinuatus* Schilthuisen en nog twee onbeschreven soorten. Foto's: Michel Perreau en Menno Schilthuisen  
*Differently shaped penes in species of the beetle genus Ptomaphagus. From top left to bottom right: P. bihamatus Szymczakowski, five undescribed species, P. sinuatus, two more undescribed species.*

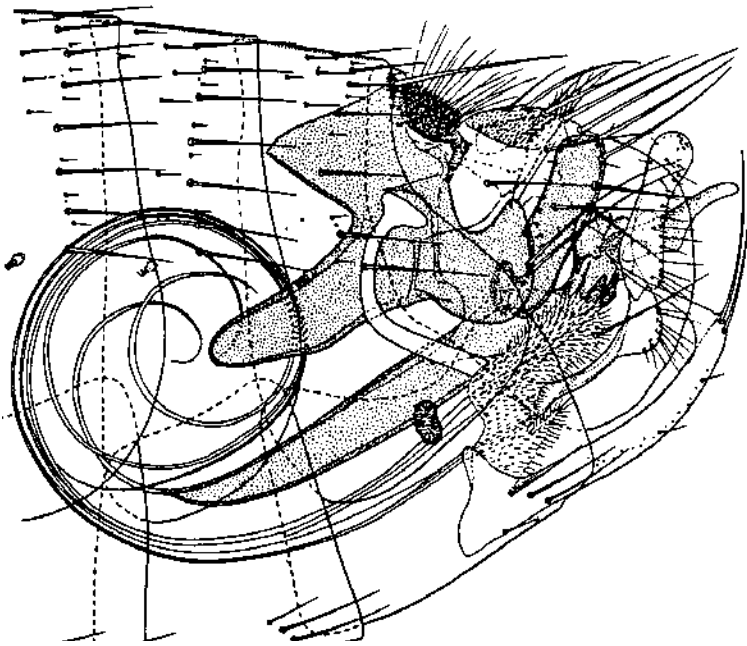
van een insectensoort bereikt een eiland en ontwikkelt zich over lange tijd tot een nieuwe soort. Dit gebeurt via aanpassing aan de nieuwe omgeving en ook doordat het kleine aantal kolonisten toevallig een andere genetische samenstelling kan hebben dan de grotere populatie waaruit ze afkomstig waren. Omdat lichaamsvorm vaak wordt gereguleerd door 'regelgenen', met effecten op veel verschillende lichaamsdelen, kan het zijn dat een gen dat bijvoorbeeld de beharing van het pronotum versterkt ook het aantal borstels op de penis verhoogt. Omdat de genitaliën binnenin het lichaam verstopt zitten en niet blootstaan aan de omgeving, kunnen zulke veranderingen aan de genitaliën zich ongestraft als bijproduct opstapelen.

Het probleem met deze hypothese is dat de genitaliën de enige inwendige organen zijn die zo sterk van soort tot soort verschillen. Als Mayr gelijk zou hebben, zouden ook andere inwendige structuren dit patroon vertonen, maar dat is niet zo. Binnen een groep nauw verwante soorten zijn de genitaliën vaak sterk verschillend, terwijl bijvoorbeeld de spijsverterings-, excretie- en ademhalingsorganen veel minder variëren. Andersom is het zo dat groepen waarbij de genitaliën

uitwendig gelegen zijn, en dus blootstaan aan de nivellerende werking van omgevingsfactoren, evengoed sterk verschillende genitaliën hebben. Bij spinnen functioneren de uitwendige pedipalpen als spermaoverdrachtorgaan en hebben dus de functie van genitaliën overgenomen. Toch hebben ook mannetjesspinnen van soort tot soort sterk verschillende pedipalpen (figuur 3).

Kennelijk is de sterke evolutie van de geslachtsorganen geen toeval: er moet een directe evolutionaire oorzaak aan ten grondslag liggen. Aanhangers van een tweede hypothese denken nu dat die oorzaak ligt in een 'sleutel-en-slot'-functie. Hierbij zou het mannelijke geslachtsorgaan van een bepaalde soort de enige sleutel zijn die op het vrouwelijke 'slot' past en dit zou voorkómen dat dieren van verschillende soorten met elkaar kunnen paren. Dit is al een heel oud en intuïtief plausibel idee. Reeds in 1883 schreef Gosse: 'if I see a number of keys, of very minute and elaborate workmanship, all different, I cannot doubt that every one is intended to fit some special lock' (Gosse 1883).

Toch is ook deze hypothese, hoe aantrekkelijk ook, niet houdbaar. Een van de meest overtuigende argumenten erte-



**Figuur 2.** De mannelijke genitaliën van de kippenvlo *Ceratophyllus gallinae* (Schrank) (overgenomen uit Smit [1996], met toestemming van de Royal Entomological Society en de Trustees of the British Museum [Natural History]).

*The male genitalia of the chicken flea Ceratophyllus gallinae (from Smit [1996], reproduced with permission of the Royal Entomological Society and the Trustees of the British Museum (Natural History)).*

gen is dat soorten die elkaar nooit tegenkomen net zo goed sterke verschillen in genitaliën vertonen. Nauw verwante soorten van geïsoleerde eilandjes (bijvoorbeeld *Oliarus*-cicaden van de Galápagoseilanden), van verschillende grottenstelsels (Zuid-Europese grottenkevers, Bathysciinae), of parasieten op verschillende gastheren (bijtende luizen op vogels, Phthiraptera) hebben allemaal anders gevormde genitaliën, ook al bestaat er geen kans op het per ongeluk paren met een andere soort. Verder verklaart de hypothese niet waarom de sleutels wel sterk van soort tot soort verschillen maar de sloten (de vrouwelijke geslachtsorganen) veel minder.

Een studie die enkele jaren geleden verscheen toont aan dat de 'sleutel-en-slot'-hypothese niet de juiste kan zijn. De onderzoeker Göran Arnqvist vergeleek de genitaliën in een groot aantal insectengroepen. Hij koos zowel monogame groepen van soorten, waarbij de vrouwtjes in hun hele leven maar een of enkele malen paren, als polygame groepen van soorten, waarbij wijfjes heel vaak paren met verschillende mannetjes. De verwachting was dat een paring met een verkeerde soort veel nadeliger zou zijn voor de monogame vrouwtjes dan voor de polygame vrouwtjes en dat dus in de eerstgenoemde groep de behoefte aan goed werkende sleutels en sloten het grootst zou zijn. Maar de resultaten toonden het tegengestelde aan: na nauwkeurige metingen aan de mannelijke geslachtsorganen vond Arnqvist dat juist de polygame soorten de meest uiteenlopende genitaliën bezitten (Arnqvist 1998).



**a**



**b**



**c**

**Figuur 3.** De pedipalpen van spinnen hebben de functie van penis overgenomen. Ook zij vertonen dezelfde complexiteit en diversiteit. Hier de pedipalp van **a** mannelijke kruisspin (*Araneus diadematus* Clerck), **b** si-naasappelspin (*A. alsine* (Walckenaer)) en **c** rietkruisspin (*Larinioides cornutus* (Clerck)). Foto's: Peter Koomen

*Spiders' pedipalps have adopted the function of penis. They, too, show the same complexity and diversity. Here the pedipalp of males of **a** garden spider (*Araneus diadematus*), **b** strawberry spider (*A. alsine*) and **c** bankside orb-weaver (*Larinioides cornutus*).*

## Seksuele selectie

Het onderzoek van Arnqvist geeft niet alleen maar een argument tegen de 'sleutel-en-slot'-hypothese, het geeft ook ondersteuning aan een andere hypothese, ontwikkeld door Bill Eberhard in 1985. Eberhard stelde dat het mannelijk geslachtsorgaan bij insecten en andere dieren eigenlijk een 'inwendig baltsapparaat' is dat het vrouwtje stimuleert met een inwendige voortzetting van de hofmakerij die al voor de paring was begonnen. Net zoals uitwendige ornamenten die door vrouwtjes worden geselecteerd (denk aan de bekende pauwenstaart), zouden ook alle accessoires op de mannelijke penis door zulke seksuele selectie tot stand komen. Aangezien dit soort evolutie sterker is naarmate er meer competitie is tussen mannetjes, is het niet verbazingwekkend dat Arnqvist vond dat juist bij polygame groepen de genitaliën het sterkst gedivergeerd zijn.

Deze hypothese lijkt op het eerste gezicht misschien onaannemelijk. Immers, wanneer er al sprake is van paring zal er spermaoverdracht plaatsvinden en kan het vrouwtje dus niet meer kiezen. Maar Eberhard (1996) geeft een uitgebreid inzicht in de fijnere details van insectencopulatie die laten zien dat deze redenering niet klopt. Ook als de copulatie al gaande is kan een vrouwtje namelijk nog over een groot aantal mogelijkheden tot keuze beschikken (figuur 4). Ze kan de paring voortijdig afbreken of het mannetje wegschoppen, zoals bonenkevers (Bruchidae) doen. Veel vrouwtjesinsecten slaan het sperma van hun partners op in een of meer receptacula en kunnen wellicht naderhand sperma van bepaalde mannetjes selecteren voor de bevruchting van hun eieren. Bovendien laten observaties van copulaties zien dat een spermaoverdracht vaak wordt voorafgegaan door een 'droge' copulatie en tijdens het interval tussen de 'droge' en de echte copulatie kan het vrouwtje besluiten alsnog de benen te nemen. Kortom, ook tijdens of na de copulatie heeft een vrouwtje nog de mogelijkheid om seksuele selectie te beoefenen.

Ook zijn er inmiddels enkele experimenten gedaan die Eberhards hypothese lijken te ondersteunen. Zo bleek bij het schildpadtorretje *Chelymorpha alternans* Boheman dat mannetjes met een langere 'flagel' op hun penis (zie figuur 1 rechtsboven voor een vergelijkbare vorm) meer nakomelingen kregen, omdat vrouwtjes het sperma dat was ingebracht door mannetjes met een minder extreme penis na de copulatie direct weer loosden. Ook het sperma van mannetjes waarbij de lange flagel door de onderzoeker korter was geknipt, werd door de vrouwtjes niet op prijs gesteld (Eberhard 1996).

## Spermacompetitie en seksueel conflict

Inmiddels zijn er behalve seksuele selectie door het vrouwtje nog een paar andere factoren bekend geworden die de evolutie van genitaliën beïnvloeden. Omdat bij polygame insecten niet alle mannetjes een even grote kans hebben om nakomelingen te krijgen (vrouwtjes kunnen bijvoorbeeld kiezen uit het sperma dat ze van paringen met verschillende mannetjes hebben opgeslagen), bestaat er een groot voordeel voor mannetjes om het sperma van andere partners van hun wijfje uit te schakelen. En dat blijkt inderdaad soms te gebeuren. Ook hier spelen de genitaliën een belangrijke rol.

Een beroemd voorbeeld hiervan is de ligula van waterjuffers. Dit orgaan functioneert als penis en zorgt voor

spermaoverdracht. Waage (1979) ontdekte echter dat het tegelijkertijd een andere functie heeft: voordat het eigen sperma bij het wijfje wordt ingebracht lepel het mannetje met zijn ligula de vagina van het vrouwtje leeg, waarbij het er natuurlijk om gaat het sperma van vorige partners te verwijderen. Inmiddels is gebleken dat veel mannelijke genitalia van insecten zulke mogelijkheden hebben. De mannetjes van boomkrekels en andere Orthoptera zijn eveneens in staat het sperma van voorgangers door dat van henzelf te vervangen (zie bijvoorbeeld Von Helversen & Von Helversen 1991). Mannetjes bevechten hun rivalen dus als het ware met hun penis binnenin het vrouwtje en ook dit heeft invloed op de evolutie van de vorm van de genitaliën.

Ten slotte is recent gebleken dat niet alleen mannetjes elkaars sperma direct bevechten, maar ook elkaars kansen proberen te verminderen via chemische en psychologische oorlogsvoering. Er bestaan vele hormoonachtige stoffen die door mannetjes tijdens de paring bij het vrouwtje worden ingebracht. Die stoffen, die meestal worden geproduceerd in de bijklieren van de geslachtsorganen, kunnen verschillende effecten hebben. Sommige, anti-aphrodisiaca genoemd, zorgen ervoor dat het vrouwtje na de paring enige tijd geen zin meer heeft om opnieuw te paren. Andere stoffen doden het sperma van andere mannetjes.

Deze manipulatieve chemicaliën moeten tijdens de paring worden binnengebracht en sommige insecten doen dit via stekels aan de penis die als injectienaald dienst doen. Dit is onder andere het geval bij de bromvlieg *Lucilia sericata* (Meigen) en de bonenkever *Callosobruchus maculatus* (Fabricius) (Eberhard 1996, Crudgington & Siva-Jothy 2000). Veel andere insecten hebben ook dergelijke naalden en doorns op de penis die eenzelfde functie zouden kunnen hebben.



**Figuur 4.** Copulatie bij de pendelzweefvlieg (*Helophilus pendulus* Linnaeus). Vanuit het oogpunt van seksuele selectie kan de paring beter worden gezien als voortgezette balts dan als bevruchting, want vrouwtjes hebben ook tijdens en na de copulatie nog mogelijkheden tot partnerkeuze. Foto: Peter Koomen

*Copulation in the hoverfly Helophilus pendulus. From the viewpoint of sexual selection, mating should be seen as extended courtship, rather than insemination, as the female has several options for mate choice even during and after copulation.*

## Evolutie van genitaliën: complexiteit en verscheidenheid

Momenteel weten we dus dat de vorm van genitaliën aan een keur van evolutionaire invloeden blootstaat. Niet alleen selecteren vrouwtjes de vorm die hen het meest bevalt, maar ook moet de penis dienst doen als verwijderaar van sperma van andere mannetjes en injector van manipulatieve stoffen. Eigenlijk is de penis dus als een ergonomisch vormgegeven Zwitsers zakmes en het zou goed kunnen dat verschillende delen verschillende functies hebben. Dit is op het moment de meest gangbare verklaring voor de grote complexiteit van de genitaliën (Cordero & Eberhard 2002).

Dezelfde factoren kunnen ook een verklaring geven voor de grote genitaliënverscheidenheid van soort tot soort. Wanneer twee soorten gescheiden raken is het namelijk te verwachten dat de processen die een rol spelen bij de evolutie van de genitaliën niet langer synchroon blijven lopen. Seksuele selectie door vrouwtjes is tamelijk willekeurig en voorkeuren van vrouwtjes voor bepaalde accessoires van de genitaliën kunnen over vele generaties veranderen (Schilthuisen 2000). Daarnaast kan de mate van spermacompetitie afhankelijk zijn van de populatiedichtheid. Het is dus te verwachten dat de evolutie van de genitaliën in recent gescheiden soorten al spoedig verschillende richtingen kan opgaan, met als gevolg de grote diversiteit aan genitaalvormen die we bij nauw verwante soorten aantreffen.

Het zou interessant zijn een idee te krijgen van de werkelijke snelheid van evolutie van genitaliënvorm bij insecten. Helaas zijn hier nog maar weinig degelijke studies aan gedaan. Goed gefossiliseerde genitaliën zijn nogal zeldzaam, maar Coope (1979) beschrijft laat-Tertiaire en vroeg-Pleistocene keverfossielen uit veenlagen waarvan de genitaliën nog goed te bestuderen zijn. Opvallend genoeg merkt hij op dat de meeste soorten aan de hand van de mannelijke geslachtsorganen nog steeds te classificeren zijn als hedendaagse soorten, wat suggereert dat de evolutiesnelheid bij deze soorten de laatste paar miljoen jaar vrij laag is geweest. Aan de andere kant beschrijven Nice & Shapiro (1999) dat twee recent gedivergeerde blauwtjes (*Lycaeides idas* Linnaeus en *L. melissa* (Edwards)) al duidelijk verschillende mannelijke genitaliën hebben.

## Literatuur

- Arnqvist G 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature* 393: 784-786.
- Coope GR 1979. Late Cenozoic fossil Coleoptera: evolution, biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 247-267.
- Cordero C & Eberhard WG 2002. Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1-6.
- Crudginton HS & Siva-Jothy MT 2000. Genital damage, kicking and early death. *Nature* 407: 855-856.
- Eberhard WG 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press.
- Eberhard WG 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press.
- Gosse PH 1883. On the clasping-organs ancillary to generation in certain groups of the Lepidoptera. *Transactions of the Linnean Society of London (Zoology)* 2: 265-345.
- Helversen D von & Helversen O von 1991. Pre-mating sperm removal in the bushcricket *Metaplastes ornatus* Ramme 1931 (Orthoptera, Tettigoniidea, Phaneropteridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 391-396.
- Mayr E 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press.
- Nice GC & Shapiro AM 1999. Molecular and morphological divergence in the butterfly genus *Lycaeides* (Lepidoptera: Lycaeidae) in North America: evidence of recent speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 936-950.
- Schilthuisen M 2000. Conflicts and dualism in understanding speciation. *BioEssays* 22: 1134-1141.
- Schilthuisen M 2001. *Frogs, flies and dandelions - the making of a species*. Oxford University Press.
- Schilthuisen M 2003. Shape matters: the evolution of insect genitalia. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society (NEV)* 14: 9-15.
- Smit FGAM [1996]. *Flea-bits; a selection of flea drawings* by F.G.A.M. Smit. Uitgave in eigen beheer.
- Waage JK 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-918.

Ingekomen 15 juli 2004, geaccepteerd 20 oktober 2005

### Summary

#### Why insect genitalia differ so much

In this article an overview is presented of the current state of knowledge on the evolution of insect genitalia. Almost all taxonomically-inclined entomologists are familiar with the fact that the shapes of insect genitalia, especially those of males, differ strongly between species. Although well-appreciated for its applications in insect identification, the causes behind this phenomenon have long been unclear.

Mayr and others suggested that it was simply an accidental by-product of the changes in overall body structure that happen when two species diverge. Being internal, genitalia would be less constrained by natural selection and could thus change rapidly and randomly. Another, more popular, hypothesis says that female and male genitalia must fit onto each other like a 'lock and key', to prevent hybridisation. However, both these hypotheses are now discredited.

In the past two decades, more plausible hypotheses have appeared. Eberhard has advanced the idea that a penis is an 'internal courtship device' and has given evidence that female choice drives the evolution of male shape by erratically changing preferences for certain kinds of stimulation. In addition, there is strong indication that some structures on insect penes function to inject hormones into the female that will reduce her tendency to mate with other males. Furthermore, certain other structures on the penis may function directly in sperm competition, removing sperm of previous males from the female's reproductive system. It is likely that the complicated shape of the penis and its great difference in shape between species is the result of a combination of these three functions.

Finally, the speed of insect genitalia evolution is considered. It appears that in some cases genitalia can change evolutionarily very rapidly, whereas insect paleontologists have also found evidence for long-term stability of insect penis shape.