

Insectenseks als strijdtoneel

Door Ties Huigens

Insecten kennen een zeer gevarieerd seksleven. Zo bedrijven galmuggen de liefde soms in een spinnenweb, waarbij zij het risico blijkbaar voor lief nemen dat ze worden opgegeten. Sommige oorwormen hebben zo'n lange en breekbare penis dat ze altijd een reservepenis bij zich hebben. Mannetjeslibelles zijn wel erg opdringerige bodyguards om te voorkomen dat hun liefdespartner overspel pleegt. En bij sommige vliegen werpen de vrouwtjes het mannetje af als het paringslied hun niet bevalt. Zeker bij insecten dringt de vraag zich op: waarom doen we in hemelsnaam aan seks?

De definitie van seksuele voortplanting klinkt eigenlijk heel eenvoudig: door versmelting van een vrouwelijke eicel en een mannelijke spermacel ontstaan nakomelingen die genetisch verschillen van hun ouders. Toch proberen evolutiebiologen nu al meer dan een eeuw te verklaren waarom het seksleven van sommige organismen zo ingewikkeld is en waarom seks zo algemeen is, want zonder seks kan het ook. Inmiddels is uit onderzoek duidelijk geworden dat er achter het ogenschijnlijk zo eenvoudige begrip 'seks' veel meer schuil gaat dan alleen het samensmelten van twee geslachtscellen.

Andere interesses

Bij alle seksuele organismen met twee geslachten hebben mannen en vrouwen sterk verschillende geslachtscellen: mannen produceren heel veel kleine spermacellen en vrouwen produceren veel minder, maar wel grote, en dus kostbare, eicellen. Bij de mens produceert een man per dag wel 150 miljoen spermacellen. Hij kan daar dus kinderen mee verwekken bij miljoenen vrouwen. In theorie kan 1 man in ruim 20 dagen alle vrouwen op de wereld bevruchten. Dit staat in schril contrast met de vrouwelijke kant van het verhaal. Menselijke eicellen worden namelijk maar mondjesmaat gemaakt. Een pasgeboren dochter heeft een kleine 400 duizend eicellen in haar eierstokken en maakt daarna geen nieuwe eicellen meer aan. In tegendeel, het aantal daalt alleen maar naarmate ze ouder wordt. Bij alle organismen produceren vrouwen maar een beperkt aantal kostbare geslachtscellen. Vrouwen investeren bovendien ook meer tijd en energie in de kinderen omdat zij zwanger worden en meestal het grootste aandeel in de zorg voor het nageslacht dragen. Verschillen in geslachtscellen bij organismen zouden moeten leiden tot kieskeurige vrouwen en minder kieskeurige mannen. Vrouwen zullen over het algemeen nauwkeuriger zoeken naar een partner die een goede vader voor de kinderen is, terwijl mannen concurreren om zoveel mogelijk vrouwen of om vrouwen die veel kinderen kunnen krijgen. Dit blijkt binnen het dierenrijk over het algemeen het geval, ook bij insecten. Al kunnen we insectenvrouwtjes nu ook weer niet bepaald monogaam noemen... Vrouwelijke insecten selecteren hun partner op basis van seksuele eigenschappen als grootte, kleur, geur, zangkwaliteiten of een voedzaam geschenk dat ze meebrengen. Zo'n huwelijksgeven is bij insecten een duidelijk voorbeeld van een vaderlijke investering in de nakomelingen.

Het gevolg van die verschillende interesses tussen mannen en vrouwen zijn seksuele conflicten! Een voorbeeld: boven een mesthoop kunnen zwermen van soms wel duizend mannelijke mestvliegen voorkomen die daar allemaal wachten op het arriveren van enkele vrouwtjes. Op het moment dat een vrouwtje arriveert ontspint zich een felle strijd tussen de mannetjes om te kunnen paren met dat vrouwtje. Dit leidt soms tot een grote gouden zwerm van vechtende mannetjes rondom een enkel vrouwtje. Het vrouwtje kan door die strijd zelfs compleet in de mest verdrukken of zodanig gewond uit de strijd komen dat ze niet meer kan vliegen. Om dit geduw en getrek te voorkomen gebruiken sommige mannetjes een strategie waarbij ze een zojuist arriverend vrouwtje direct bij de mesthoop vandaan trekken en haar meenemen. Iets verderop paren ze dan ruim een half uur lang. Een half uur is best lang als je bekijkt dat een mestvlieg waarschijnlijk maar een paar dagen leeft. Vervolgens keren ze samen terug naar de mesthoop alwaar het mannetje op het vrouwtje blijft zitten totdat zij de eieren heeft gelegd. Hij bewaakt het vrouwtje om verzekerd te zijn van zijn vaderschap. Het 'echtpaar' kan namelijk gestoord worden door andere opdringerige mannetjes. Een duidelijk voorbeeld van een seksueel conflict waarbij de strijd tussen agressieve mannetjes zeer nadelig kan zijn voor de vrouwtjes.

Misbruik door profiteurs

Mannen en vrouwen hebben soms een volkomen verschillend uiterlijk. Die verschillen kunnen bij insecten zo groot zijn dat de twee geslachten zelfs tot verschillende soorten lijken te behoren (figuur 1).

Charles Darwin zag de uiterlijke geslachtsverschillen als een gevolg van seksuele selectie. Geslachtsverschillen ontwikkelen zich volgens hem door de competitie die constant gaande is om partners te vinden. Later is die competitie om partners door andere onderzoekers onderverdeeld in een aantal mechanismen, waaronder (1) de directe concurrentiestrijd om partners (vooral tussen mannen), (2) de partnerkeuze (vooral door vrouwen) en (3) het fenomeen 'spermaoorlog' tussen het sperma van verschillende mannen in een enkel vrouwtje. Meestal zijn seksuele eigenschappen (voortplantingsorganen, kleur, grootte, etc.) in een soort ontstaan door een combinatie van deze mechanismen. Dat is bijvoorbeeld het geval bij een aantal extravagante mannelijke kenmerken bij insecten.



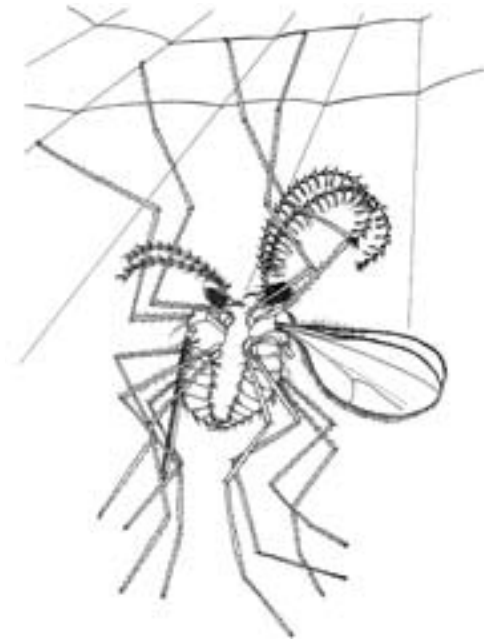
Sommige vliegen hebben hun ogen op lange steeltjes zitten. Bij de vliegsoort *Cyrtodiopsis whitei* zijn die opvallende ornamenten tot stand gekomen via de partnerkeuze van het vrouwtje en door de felle concurrentie tussen de mannetjes om de vrouwtjes. Deze steeltjes zijn bijna net zo lang als het hele lichaam. Mannetjes hebben langere steeltjes dan vrouwtjes. De lengte van de steeltjes hangt samen met de lichaamsgrootte en waarschijnlijk ook de kracht van de mannetjes. In de competitie om de vrouwtjes imponeren mannelijke vliegen hun rivalen met hun voorpoten en lange steeltjes. Directe conflicten tussen de mannetjes worden meestal gewonnen door mannetjes met langere steeltjes. Vrouwtjes hebben bovendien een voorkeur voor partners met langere steeltjes boven hun minder bedeelde soortgenoten. Kortom: er is bij deze vliegen seksuele selectie op lange steeltjes.

Een ander duidelijk geslachtsverschil vinden we bij kevers waarbij alleen de mannetjes grote hoorns dragen (figuur 1). Tijdens de evolutie van deze opvallende mannelijke kenmerken lijkt de keuze van de vrouwtjes geen invloed te hebben gehad. Mannelijke kevers van de Noord-Amerikaanse soort *Bolithotherus cornutus*, die van schimmels op de bast van bomen leeft, hebben die grote wapens bijvoorbeeld alleen om daarmee hun rivalen met kleinere hoorns te kunnen verslaan in de concurrentiestrijd om de vrouwtjes. Ze hebben die niet omdat de vrouwtjes dat zo aantrekkelijk vinden.

De evolutie van opvallende mannelijke kenmerken kan op hol slaan. Dit gaat dan als volgt: In eerste instantie geeft een opvallend kenmerk de mannetjes een voordeel ten opzichte van andere mannetjes. Langere vleugels verhogen bijvoorbeeld de snelheid van een mannetje: ze zijn 'fitter'.

Figuur 1
Extreem geslachtsverschil bij de Japanse kever *Dorcus curdivens*. Het mannetje (links) heeft bijzonder grote hoorns om zijn rivalen mee te bestrijden terwijl het vrouwtje (rechts) helemaal geen hoorns heeft.

Titelfoto
Chrysolina-kevers tijdens de daad.



Roberto Romani

Figuur 2
Een echtpaar galmuggen (*Aphidoteles aphidimyza*) dat, als een van de weinige insecten, met het gezicht naar elkaar toe de liefde bedrijft in een spinnenweb. Tijdens de paring lopen ze de kans om opgegeten te worden door een spin.

Als er vervolgens vrouwtjes zijn die een voorkeur hebben voor dergelijke mannetjes met langere vleugels, zullen die weer fitte zonen krijgen die ook nog eens de moedergenen doorgeven die bij vrouwelijke nakomelingen zorgen voor een voorkeur voor mannetjes met langere vleugels. Uiteindelijk worden de vleugels van de mannetjes steeds langer omdat het voordeel van mannetjes met langere vleugels en de vrouwelijke partnerkeuze voor dergelijke partners hand in hand gaan. De lange mannelijke vleugels kunnen voor de vrouwtjes een indicatie zijn van zijn kracht. Op een gegeven moment zijn die kenmerken echter zo enorm overdreven dat de mannetjes fysieke problemen krijgen.

Het zogenaamde 'handicap'-principe verklaart waarom seksuele kenmerken niet te extreem kunnen worden. Om de vrouwelijke keuze voor een bepaald mannelijk kenmerk te verklaren, meent een aantal onderzoekers dat aan de ontwikkeling van zo'n kenmerk een handicap verbonden moet zijn. Anders kunnen zwakkere mannetjes hun partner met zo'n kenmerk eenvoudig bedriegen door te doen alsof ze fit zijn. Het signaal van een mannelijk kenmerk is dus alleen een eerlijk signaal voor een vrouwtje als het een kostbaar, moeilijk te ontwikkelen, kenmerk is. Als mannetjes bijvoorbeeld een heel opvallende kleur hebben waarmee ze vrouwtjes lokken, maar daardoor ook beter zichtbaar zijn voor natuurlijke vijanden, is dat kenmerk een eerlijk signaal voor een vrouwtje. De mannetjes die zo'n signaal afgeven moeten wel sterk zijn, aangezien ze ondanks hun opzichtige kleuren hebben weten te ontkomen aan hun vijanden.

Seksuele eigenschappen evolueren in de natuur niet alleen door seksuele selectie maar ook door natuurlijke selectie. Er blijken meerdere seksuele eigenschappen van insecten te zijn waar hun natuurlijke vijanden of andere organismen van profiteren. Blauwe reigers vinden mannelijke kreukels bijvoorbeeld dankzij hun paringslied. Mannetjes kunnen daarom niet constant hun liefdesliederen zingen. Galmuggen van de soort *Aphidoteles aphidimyza* zijn natuurlijke vijanden van bladluizen en worden daarom ook ingezet in de biologische bladluizenbestrijding (voor biologische bestrijding, zie hoofdstuk 17). Onlangs is gebleken dat zij aan uiterst risicovolle 'kinky' seks doen. Deze kleine muggen paren met het gezicht naar elkaar

toe in spinnenwebben (figuur 2). Zij kunnen zonder probleem landen op, en weer vertrekken van, een spinnenweb. Nadat maagdellijke vrouwtjes in een spinnenweb zijn geland zenden zij een stof uit waarmee ze mannetjes lokken, een zogenaamd seksferomoon (zie hoofdstuk 6). De mannetjes nemen het feromoon waar, landen in het spinnenweb en hebben daar vervolgens seks met de vrouwtjes. Na de paring worden de mannetjes soms lastig gevallen door andere opdringerige mannetjes. Waarschijnlijk omdat ze onder de invloed verkeren van het seksferomoon. Zodra het web tijdens een paring beweegt en een spin dreigt te naderen, stopt het 'echtpaar' met paren en blijft stil zitten. Meestal gaat dit goed maar soms niet en valt het paartje ten prooi aan een spin. Het is vooralsnog niet helemaal duidelijk waarom de galmuggen deze uiterst risicovolle paringsstrategie hebben ontwikkeld. Zou het spinnenweb bescherming bieden tegen vijanden en weegt dat op tegen het risico opgegeten te worden door een spin?

Naast natuurlijke vijanden kunnen planten profiteren van de seksuele communicatie tussen insecten (zie ook hoofdstuk 6). Een frappante ontdekking werd gedaan bij de Australische wesp *Nezezeleboria cryptoides*. Deze wesp wordt tijdens het vinden van een geschikte partner op het verkeerde pad gebracht door een orchidee. De vleugellose vrouwtjeswespen zenden een seksferomoon uit om mannetjes te lokken. Ze zijn echter niet de enigen: bloemen van een bepaalde orchidee imiteren het uiterlijk van de vrouwtjeswespen en zenden daarnaast ook precies hetzelfde feromoon uit. Mannetjes worden dan ook vaak 'parend' gevonden op een bloem van deze plant. Ideaal voor de orchidee die op deze manier wordt bestoven maar vooral nadelig voor de vrouwtjeswespen. De mannetjes onthouden namelijk zo'n onbevredigende ervaring met een bloem en vermijden vervolgens de gehele omgeving waar de orchideeën groeien. De vleugellose vrouwtjes blijven daarom op die plek vaak maagd.

Bizarre spermaoverdracht

Spermacellen kunnen bij insecten vrouwelijke eicellen op vele manieren bereiken. Dat gebeurt niet altijd via seks. Mannelijke zilversvisjes en springstaarten (primitieve insectensoorten) bundelen hun sperma in spermadragers (spermatoforen) die ze niet zelf bij een vrouwtje inbrengen maar ergens op de grond deponeren. Die spermatoforen bezitten vaak veel voedingsstoffen voor een vrouwtje en worden dan ook beschreven als een vaderlijke investering in de nakomelingen. Bij springstaarten zetten mannetjes de spermatoforen vlakbij de vrouwtjes af en laten deze vervolgens onbewaakt achter. Mannelijke zilversvisjes zorgen er echter voor dat een vrouwtje hun spermatoforen opneemt. Hier leidt een mannetje het vrouwtje namelijk naar zijn eigen spermatofoor toe met behulp van een zelfgemaakte zijden draad en wacht dan net zo lang totdat ze die spermatofoor opneemt.

Veel vaker wordt sperma echter wel direct overgedragen via seks. Dat gaat niet altijd even romantisch. Insecten hebben voor de spermaoverdracht een waar wapenarsenaal achter de hand. Een extreme vorm vinden we bij de oormormenfamilie Anisolabiae. De mannetjes van die soorten hebben een reservepenis. Omdat de penis bij die soorten zeer lang is, bijna net zo lang als het totale achterlijf, is hij ook uiterst breekbaar. Als een paring op de één of andere manier wordt verstoord kan de penis gemakkelijk breken. Mannetjes blijken er daarom voor de zekerheid altijd nog eentje achter de hand te hebben.

De diversiteit aan structuren van geslachtsorganen (genitaliën) bij insecten is ongelooflijk groot. In eerste instantie werd gedacht dat die grote diversiteit werd veroorzaakt door het sleutel-slotprincipe, dat wil zeggen dat vrouwtjes een vagina hebben waarin alleen een heel specifieke soort penis past. Inmiddels is men er echter achter gekomen dat de di-

versiteit aan voortplantingsorganen het gevolg is van seksuele selectie. Mannetjes hebben soms bijzondere penisstructuren ontwikkeld die eigenlijk helemaal niet in de vagina passen, juist omdat ze met andere mannetjes concurreren om de vrouwtjes. De mannetjes proberen zich met die structuren van hun vaderschap te verzekeren. Zij willen het liefst dat vrouwtjes na de seks niet meer met andere mannetjes paren. In bedwantsen vinden we een bijzondere vorm van traumatische inseminatie. Omdat een vrouwelijke bedwants geen genitale opening heeft perforereert het mannetje met zijn scherpe haakvormige penis het achterlijf van het vrouwtje. Het sperma zwemt dan vrij in de lichaamsholte van het vrouwtje en bevrucht daar de eieren. De perforaties blijven uiteindelijk als schaafwonden op het achterlijf zichtbaar. Seks moet voor vrouwelijke bedwantsen wel haast een nachtmerrie zijn.

Mannen kunnen ook de dupe zijn van seks. Voor mannelijke bidsprinkhanen is seks een risicovolle onderneming. Na de paring lopen mannetjes namelijk de kans opgegeten te worden door hun veel grotere partners. Voor een kannibalistisch vrouwtje is een mannetje een voedzaam hapje. Mannetjes worden alleen opgegeten als het vrouwtje honger heeft. Voor een mannetje lijkt het onlogisch zichzelf als huwelijksgeschenk aan te bieden. Aan de andere kant is dit ook weer begrijpelijk want het is ook te beschouwen als een extra investering in de nakomelingen. Als het vrouwtje na de paring immers in goede conditie is, hebben zijn nakomelingen een grotere overlevingskans. Erg graag lijkt een mannetje echter niet ten prooi te vallen aan een vrouwtje aangezien hij direct na de paring zo snel mogelijk de benen neemt als hij daar de kans voor krijgt.

Spermaoorlog

Bij veel insectensoorten heeft een oorlog tussen het sperma van verschillende mannetjes geleid tot een aantal wonderbaarlijke aanpassingen in vrouwtjes en mannetjes. Vrouwtjes paren in korte tijd met meerdere mannetjes en slaan al dat sperma op in een blaasje. Een bijzonder voorbeeld van spermaopslag kennen koninginnen van de honingbij (zie hoofdstuk 15) die tijdens hun huwelijksvlucht met zo'n twintig mannetjes paren en dat sperma vervolgens hun hele leven (een koningin kan vijf jaar oud worden) gebruiken! Een ander mooi voorbeeld zijn de minuscule *Telonomus*-sluipwespen. De vrouwtjes leggen hun eieren in die van vlinders. Zij paren in het najaar en overwinteren als volwassen wespen. Pas na 250 dagen gebruiken ze het voor de winter opgeslagen sperma en gaan ze eieren leggen.

Figuur 3
Een mannetje van de bananenvlieg *Drosophila melanogaster*, een van de meest onderzochte insecten ter wereld. Binnen het erfelijkheidsonderzoek dient deze vlieg als modelinsect, zeker nadat enkele jaren geleden de complete opbouw van de genetische code werd ontrafeld. Bij deze vlieg neemt het mannetje dat als laatste met een vrouwtje paart 80% van de bevruchting voor zijn rekening.



Hans Smid

Als vrouwtjes met meerdere mannetjes paren ontstaat in het vrouwelijke opslagblaasje een oorlog tussen het sperma van de verschillende mannetjes om het bevruchten van de eieren. Voor de meeste spermaoorlogen bij insecten geldt het principe 'de eersten zullen de laatsten zijn', zoals bijvoorbeeld bij de bananenvlieg, het modelinsect voor biologen (figuur 3). Als een vrouwtje achtereenvolgens met twee mannetjes paart, wordt het sperma van het eerste mannetje vervangen. Het is nog onduidelijk of het eerste sperma uit het opslagblaasje wordt geduwd door het sperma van het tweede mannetje of dat vrouwtjes het opgeslagen sperma dumpen. Het eerste sperma kan ook arbeidsongeschikt raken. Het is momenteel nog onbekend hoe het precies werkt. Waarschijnlijk is die arbeidsongeschiktheid geen effect van het tweede mannetje maar een pure ouderdomskwestie. Het sperma van het tweede mannetje neemt zo'n 80% van de bevruchting van de eieren voor zijn rekening. Dit is ook zo bij de eerder beschreven mestvlieg en verklaart mede waarom mannelijke mestvliegen ruim een half uur met vrouwtjes paren. Zij kunnen namelijk op die manier het sperma van eerdere mannetjes vervangen. Mannelijke sluipwespen hebben in sommige gevallen zelfs een spermapomp ontwikkeld waarmee ze sperma van eerdere mannetjes verwijderen.

Figuur 4
De Colorado- of aardappelkever *Leptinotarsa decemlineata* stamt uit de VS. Vrouwtjes kunnen in korte tijd met meerdere mannetjes paren. Net als bij de meeste andere insecten wordt ook bij deze kever de zo ontstane spermaoorlog om het bevruchten van de eieren gewonnen door het laatste mannetje.



Hans Smid

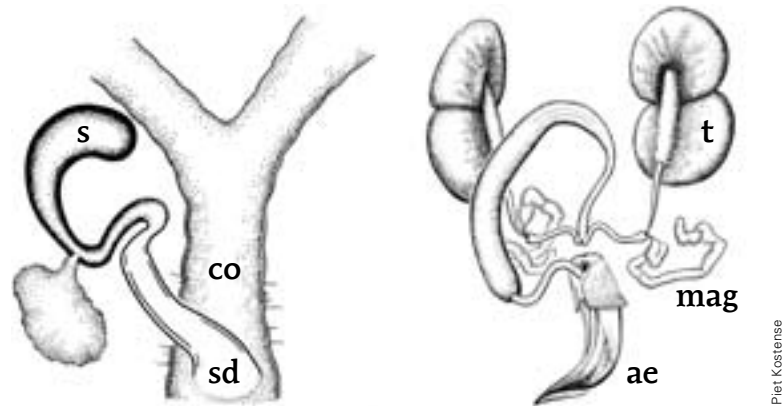
Bij de aardappel- of Coloradokever (figuur 4) is onderzocht wat er in het vrouwelijke voortplantingsweefsel gebeurt met het sperma van een mannetje als daarin al sperma van eerdere mannetjes is opgeslagen (figuur 5). Het sperma wordt via het uiteinde van de penis keurig afgeleverd in een buisje dat direct naar het spermaopslagblaasje van het vrouwtje leidt. Als dat blaasje echter al vol zit met ander sperma kan het sperma van het laatste mannetje dit blaasje niet bereiken. Zijn sperma blijft dan in het buisje achter. Dat is voor hem een voordeel omdat zijn sperma dicht bij de eileider zit dan het eerder opgeslagen sperma verderop in het blaasje. Het sperma van het laatste mannetje kan de voorbijkomende eieren zodoende eerder bevruchten.

Mannen bewaken hun partner

Vanwege de spermaoorlog biedt een paring voor een mannetje dus niet per definitie een garantie voor vaderschap. Eén mogelijkheid om de spermaoorlog te winnen is om gewoon heel veel sperma te produceren. Er zijn

insecten waarbij de mannetjes inderdaad bijzonder grote organen hebben waarin het sperma wordt geproduceerd, de testes. Om de kans op vaderschap te vergroten bewaken sommige mannelijke insecten hun partner. Deze bewaking kan fysiek zijn. Een vorm van fysieke partnerbewaking vinden we bij libellen en waterjuffers. Tijdens de paring vormen een mannetje en een vrouwtje minutenlang een paringswiel waarbij de mannetjes aan de vrouwtjes vastgeklampt zitten (figuur 6). Dit terwijl de daadwerkelijke spermaoverdracht maar een paar seconden duurt. Veruit de meeste tijd van dit ritueel wordt het vrouwtje eigenlijk alleen maar bewaakt door het mannetje.

Om een spermaoorlog te voorkomen vormen de mannetjes van een aantal soorten een zogenaamde 'paringsprop' waarmee het reproductieve weefsel van een vrouwtje tijdelijk wordt afgedekt. Hierdoor kan sperma het opslagblaasje niet bereiken. Zo'n prop is beschreven bij diverse steenvliegen, sommige fruitvliegen, hommels en een aantal vlindersoorten.



Piet Kostense

Figuur 5
Schematische weergave van het vrouwelijke (links) en mannelijke (rechts) reproductieve weefsel van de Colorado-kever *Leptinotarsa decemlineata*. Het sperma wordt geproduceerd in de testes (t). De mannelijke accessoire gelachtsklieren (mag) verrijken de spermavloeistof met eiwitten die het gedrag en de fysiologie van het vrouwtje na de paring veranderen. Tijdens de paring wordt het sperma via de penis, of aedeagus (ae), direct voor het spermabuisje van het vrouwtje, ook wel spermathecale duct (sd) genoemd, afgeleverd. Vervolgens wordt het sperma in een blaasje, de spermatheca (s), opgeslagen. Bevruchting vindt plaats als de eicellen in de eileider of algemene oviduct (co) bij het spermabuisje voorbij komen.

Veel mannelijke insecten doen aan een chemische bewaking van hun partner. Mannetjes kunnen bijvoorbeeld gebruik maken van 'sex appeal'-remmers, of anti-aphrodisiacs, die zij tijdens de paring aan het vrouwtje afgeven. Deze chemische stoffen veroorzaken een lager 'sex appeal' van het vrouwtje (zie hoofdstukken 6 en 11). Die 'sex appeal'-remmers kunnen via huid-huidcontact worden overgedragen maar bij een aantal insectensoorten is het inmiddels duidelijk geworden dat zogenaamde sekseiwitten in de spermavloeistof op die manier kunnen functioneren. Bij bananenvliegjes spelen eiwitten in de spermavloeistof niet alleen een rol bij de verlaagde 'sex appeal' van vrouwtjes maar zorgen ze ook voor een optimale spermaopslag in de vrouwtjes. Voor de mannetjes is dit allemaal voordelig maar voor de vrouwtjes kleeft er, ook een groot nadeel aan seks. De eiwitten verkorten de levensduur van de vrouwtjes na de paring namelijk drastisch. Er is hier dus sprake van een ware chemische oorlogsvoering tussen mannetjes en vrouwtjes!

Vrouwen geen weerloze slachtoffers

Het vrouwelijke orgaan waarin het sperma na de paring wordt opgeslagen biedt het vrouwtjesinsect een zekere machtspositie. Zij kan dankzij dit blaasje niet alleen het beste sperma selecteren, maar het kan haar ook in staat stellen zelf het geslacht van haar nakomelingen te bepalen (zie hoofdstukken 3 en 12). Dankzij het spermaopslagblaasje kunnen vrouwtjes zelfs na de paring de kansen op vaderschap van bepaalde mannetjes vergroten, oftewel een 'cryptische partnerkeuze' maken. Partijdig gebruik van sperma vinden we bij de sprinkhaan *Chortippus parallelus*. Deze soort

bestaat uit twee ondersoorten (voor het gemak even A en B genoemd) die uit verschillende gebieden komen maar wel samen vruchtbare nakomelingen kunnen krijgen. Als een vrouwtje van ondersoort A met mannetjes van beide ondersoorten paart, blijkt mannetje A de vader te zijn van het grootste deel van haar nakomelingen. Dit komt in ieder geval niet doordat de paring met mannetje B anders verloopt dan die met mannetje A of doordat de door mannetje B bevruchte eieren zich slechter ontwikkelen. Vrouwtjes kiezen partij voor het sperma van het mannetje dat afkomstig was uit hun eigen gebied.



Manabu Kamimura

Soms dumpen vrouwtjes het sperma van mannetjes. Bij de libellensoort *Paraphlebia quinta* stoten vrouwtjes meer druppels sperma uit van bepaalde type mannetjes dan van andere mannetjes. Zij dumpen het sperma van mannetjes met donkere uiteinden van de vleugels minder vaak dan het sperma van mannetjes zonder die donkere uiteinden.

Om sperma over te brengen zetten mannelijke *Gryllus bimaculatus* krekels een spermatofoor vast op de vrouwtjes. Spermaoverdracht vindt in het daaropvolgende eerste uur plaats. Vrouwtjes kunnen echter een spermatofoor verwijderen voordat de spermaoverdracht compleet is. Ze eten die op en blijken dat vaker te doen bij de spermapakketjes van kleine mannetjes dan bij die van hun grotere rivalen.

Soms worden mannetjes zelfs tijdens de copulatie afgeworpen. Mannelijke vliegen van de soort *Anastrepha suspensa* blijven vaak hun liefdeslied zingen tijdens de paring. Vrouwtjes van die soort hebben een voorkeur voor mannetjes die hun lied zeer intens ten gehore brengen. Mannetjes met zwakke liederen worden vaker geweigerd en zelfs door het vrouwtje afgeworpen tijdens de copulatie. Al met al zijn vrouwelijke insecten zeker niet altijd weerloze slachtoffers van opdringerige mannetjes.

Seks versus natuurlijk klonen

Seksuele voortplanting is heel complex, zeker bij insecten. Aseksuele voortplanting komt maar weinig voor bij hogere organismen terwijl het eigenlijk zeer efficiënt lijkt: individuen (dochters) ontwikkelen zich uit onbevruchte eieren en zijn genetisch identiek aan hun moeder. Deze maagdelijke voortplanting is een natuurlijke vorm van kloneren.

Figuur 6
Een vorm van partnerbewaking door een mannetje: het paringswiel van het in Nederland voorkomende lantaarntje *Ischnura elegans*. Tijdens de, minstens een half uur durende, paring wordt het vrouwtje (boven) door het mannetje klemvast gehouden m.b.v. haken aan het uiteinde van zijn achterlijf. Zodoende probeert hij te voorkomen dat het vrouwtje snel met andere mannetjes zal paren.



Tibor Bukovinszky

Figuur 7
 Gevleugeld aseksueel
 vrouwtje van de per-
 zikluis *Myzus persicae*
 met daarnaast één
 jonge nymf.

Op het eerste oog lijken er veel nadelen aan seks te kleven. Zoals we eerder hebben gezien leidt seks tot conflicten, niet alleen binnen de seksen maar ook tussen de seksen. Door seksuele selectie kunnen bijvoorbeeld eigenschappen ontstaan als het vechten om partners. De selectie kan ook zorgen voor eigenschappen als enorme mannelijke hoorns die zo zwaar worden dat de dragers vervolgens ten prooi vallen aan natuurlijke selectie. Een ander nadeel bij de seksuele voortplanting is dat de twee geslachten elkaar moeten vinden. Dit kan soms zeer moeilijk zijn, zoals voor de eerdergenoemde wespen die door orchideeën worden bedrogen. Via seks kunnen ook nog eens besmettelijke ziektes worden overgedragen. Aan seks kleeft een tweevoudig nadeel ten opzichte van aseksuele voortplanting, de helft van de seksuele nakomelingen zijn immers mannetjes die soorten die zich aseksueel voortplanten helemaal niet nodig hebben. Wanneer er een genetische verandering of mutatie plaatsvindt waardoor een vrouwtje van een seksuele soort zich aseksueel gaat voortplanten, zal die mutatie zich snel verspreiden. Een seksueel vrouwtje produceert de helft dochters en de helft zonen maar een aseksueel vrouwtje produceert alleen maar dochters. Als aseksuele en seksuele vrouwtjes evenveel kinderen ter wereld brengen zal het aandeel aseksuele vrouwtjes in de soort iedere generatie toenemen. Hierbij moet wel worden bedacht dat zo'n mutatie in de natuur niet zo makkelijk plaatsvindt, en als dat wel zo is, de verspreiding van die mutatie niet in iedere soort zo eenvoudig is. In soorten waar mannetjes met heel veel verschillende vrouwen paren en op die manier veel

kinderen krijgen, of in soorten waar mannen aan de broedzorg deelnemen, zal een aseksuele mutatie zich namelijk niet verspreiden.

Het is duidelijk dat de voordelen van seks erg groot moeten zijn om de net genoemde nadelen te kunnen overtreffen. Seks heeft vooral op langere termijn voordelen. Bij seks vindt er genetische uitwisseling tussen individuen plaats en is de genetische diversiteit in een soort groter dan bij aseksuele voortplanting. Een seksuele soort kan zich makkelijker aan veranderende omgevingen aanpassen omdat er altijd wel een paar individuen zijn die tegen een verandering bestand zijn. Die veranderingen kunnen bijvoorbeeld de aanwezigheid van parasitaire organismen zijn of klimaatsveranderingen. Een ander groot voordeel van seks is dat via genetische uitwisseling tussen individuen nadelige mutaties kunnen worden verwijderd. In aseksuele organismen hopen ongunstige mutaties zich op omdat de nakomelingen in eerste instantie genetisch identiek zijn aan hun moeders.

Aseksuele voortplanting komt wel voor bij insecten maar in veel geringere mate dan seksuele voortplanting. Er bestaan bewijzen voor aseksuele voortplanting bij iets meer dan 900 insectensoorten. Aseksuele voortplanting vinden we onder andere bij een aantal sluipwespsoorten. Die soorten hoeven niet altijd compleet seksueel of aseksueel te zijn. Bij de sluipwesp *Venturia canescens* komen bijvoorbeeld seksuele en aseksuele individuen naast elkaar voor. Bij bladluizen wordt de aseksuele voortplanting tijdens het seizoen afgewisseld met seksuele voortplanting. De perzikluis heeft van maart tot september een aantal aseksuele generaties (figuur 7). De najaarsgeneratie is seksueel. Die seksuele luizen leggen vervolgens eieren die de winter moeten overleven. In het volgende voorjaar ontwikkelen zich daaruit volwassen aseksuele luizen en begint de cyclus opnieuw. Wat de meeste onderzoekers zich tot aan het begin van de jaren '90 niet realiseerden was dat sommige organismen door anderen worden gedwongen tot aseksuele voortplanting. Bij insecten worden namelijk veel gevallen van aseksuele voortplanting gewoon opgelegd door hun bacteriën! Die insecten deden eerst aan seks en gingen zich pas aseksueel voortplanten nadat ze met bacteriën besmet raakten. Deze fascinerende vorm van besmettelijke aseksuele voortplanting komt uitgebreid aan bod in hoofdstuk 3.