John Hutchinson, Bartłomiej Gołdyn, Tereza Kořinková, Heike Reise:
Groß und klein aus zoologischer Sicht
In: Matthias Theodor Vogt, Jan Sokol, Beata Ociepka, Detlef Pollack, Beata Mikołajczyk (Hg.):
Die Stärke der Schwäche. Schriften des Collegium PONTES Band 3
Peter-Lang-Verlag Bern, Berlin, Bruxelles, Frankfurt am Main, New York, Oxford, Wien 2009
DOI 10.1696/CP-2009-3-14

John Hutchinson, Bartłomiej Gołdyn
Tereza Kořínková, Heike Reise

Groß und Klein aus zoologischer Sicht

Genital- und Körpergröße bei hermaphroditischen Schnecken

Viele der auffälligsten Produkte der Evolution sind durch sexuelle Selektion entstanden, wie z.B. der Schwanz des Pfaues oder die enorme Körpergröße männlicher See-Elefanten. Männchen mit stärker entwickelten Waffen oder prächtigerem Schmuck sind erfolgreicher in Konkurrenz mit anderen Männchen oder in ihren Bemühungen, Weibchen zur Paarung zu bewegen.

Wir erwarten, daß nur die Männchen höherer Qualität sich eine Investition in solche Strukturen leisten können, so dass es für Weibchen sinnvoll ist, Männchen mit diesen Strukturen zu bevorzugen[1]. Empirische Daten haben oft gezeigt, dass die größten Männchen nicht nur absolut größeren Schmuck oder größere Waffen haben, sondern auch größere in Relation zur gesamten Körpergröße, d. h. sie investieren in deren Wachstum einen höheren Anteil Energie und Nährstoffe[2]. Geweihe sind ein gutes Beispiel dafür[3]. Dieses Phänomen wird positive Allometrie genannt. Neuere Arbeiten haben die Allgemeingültigkeit des Zusammenhanges zwischen sexueller Selektion auf Größe und positiver Allometrie in Frage gestellt[4]. Es ist

1 Zahavi, A. *Mate selection – a selection for a handicap*. In: *Journal of Theoretical Biology* H. 53, 1975, S. 205-214, Grafen, A.: Biological signals as handicaps. In: *Journal of Theoretical Biology*, H. 144, 1990, S. 517 – 546.

2 Kodric-Brown, A., Sibly, R.M. & Brown, J. H.: *The allometry of ornaments and weapons*. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, H. 103, 2006, S. 8733 – 8738.

3 Vanpé, C., Gaillard, J.-M., Kjellander, P., Mysterud, A., Magnien, P., Delorme, D., Van Laere, G., Klein, F., Liberg, O. & Hewison, A.J.M.: *Antler size provides an honest signal of male phenotypic quality in roe deer*. In: *American Naturalist*, H. 169, 2007, S. 481 – 493.

4 Bonduriansky, R.: *Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas.* In: *Evolution* H. 61, 2007, S. 838 – 849, Bertin, A. & Fairbairn, D.J.: *The form of*

aber zweifellos ein häufig vorkommendes Muster und sogar Kritiker betonen die Notwendigkeit weiterer empirischer Studien an einem breiteren Spektrum von Arten, um zu klären, unter welchen Umständen positive Allometrie auftritt.

Gelten diese Muster auch für Genitalien? Wegen des direkten Kontaktes zwischen Genitalien könnten diese für einfache Organismen der beste Weg sein, Partnergröße und -qualität zu erkennen. Zudem sind Genitalien oft an Spermienkonkurrenz beteiligt, z. B. durch Entfernen von Spermien eines Konkurrenten aus dem Genitaltrakt des Partners oder durch Manipulation des Partners. Wir wissen heute, dass Männchen ihren Ejakulaten einen ganzen Cocktail von Chemikalien beigeben können, die die Weibchen dahingehend manipulieren, die übergebenen Spermien zur Eibefruchtung zu verwenden, auch gegen deren eigene Interessen[5]. Große Sekretdrüsen und analoge mechanische Strukturen in großen Männchen (die sich diese leisten können) könnten von Vorteil sein und zu positiver Allometrie führen[6]. Coevolution würde ein Wettrüsten zwischen Männchen und Weibchen auslösen und könnte zu ähnlichen Allometrie-Mustern bei weiblichen Genitalstrukturen führen, die im Gegenzug der Kontrolle von Vaterschaft dienen. Im Gegensatz zu solchen Überlegungen steht die *lock-and-key*-Hypothese. Diese berücksichtigt, dass männliche und weibliche Genitalien zueinander passen müssen, um optimal zu funktionieren. Größere Genitalien wären demnach nachteilig und größere Männchen sollten keine größeren Genitalien haben. Empirische Untersuchungen haben für einige Arten positive Allometrie von Genitalstrukturen gefunden (z.B. bei den Penisknochen von Robben)[7] aber noch öfter leicht negative Allometrie[8].

sexual selection on male genitalia cannot be inferred from within-population variance and allometry – a case study in Aquarius remigis. In: *Evolution* H. 61, 2007, S. 825 – 837.

5 Arnqvist, G. & Rowe, L.: *Sexual conflict.* Princeton University Press, Princeton 2005.

6 Fairn, E.R., Schulte-Hostedde, A.I. & Alarie, Y.: *Sexual selection on accessory glands, genitalia and protarsal pads in whirligig beetles Dineutus nigrior Roberts (Coleoptera: Gyrinidae)*. In: *Ethology,* H. 113, 2007, S. 257 – 266.

7 Miller, E.H. & Burton, L.E.: *It's all relative: allometry and variation in the baculum (os penis) of the harp seal, Pagophilus groenlandicus (Carnivora: Phocidae)*. In: *Biological Journal of the Linnean Society*, H. 72, 2001, S. 345 – 355.

8 Eberhard, W. G, Huber, B.A., Rodriguez S., R.L., Briceño, R.D, Salas, I. & Rodriguez, V.: *One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders*. In: *Evolution* H. 53, 1998, S. 415 – 431, Green, A.J.: *Allometry of genitalia in insects and spiders: one size does not fit all*. In: *Evolution* H. 53, 1998, S. 1621 – 1624.

Das bedeutet, dass größere Männchen größere Genitalien haben in absolutem Maßstab, aber kleinere in Bezug auf die Körpergröße.

In unserem Projekt sollten die oben erwähnten Hypothesen bei Lungenschnecken (Pulmonata) überprüft werden. Diese vertreten eine andere taxonomische Gruppe als die üblicherweise untersuchten Arten und sind zudem keine Gonochoristen (getrenntgeschlechtliche Organismen), sondern Hermaphroditen, d. h. die Tiere haben gleichzeitig funktionierende männliche und weibliche Organe. Die meisten bisherigen Daten zur Allometrie primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale kommen von Gonochoristen. Aber auch bei Zwittern ist mit Strukturen zu rechnen, die einerseits ›männliche‹ Manipulation und andererseits ›weibliche‹ Kontrolle von Vaterschaft unterstützen. Wenn man Lungenschnecken seziert, scheinen bei vielen Arten Genitalien die dominierenden Organe zu sein. Die distalen Genitalien zeigen oft eine Vielfalt komplizierter, manchmal bizarrer Strukturen, die auch zwischen Arten beträchtlich variieren können, welche in anderer Hinsicht sehr ähnlich sind. Das deutet auf die Wirkung sexueller Selektion hin, wie auch die langen und komplexen Paarungen, die typischerweise in dieser Gruppe beobachtet werden können (z. B. Reise in Druck).

Der bislang einzige gut untersuchte Fall von Manipulation bei Hermaphroditen ist der sogenannte Liebespfeil bei Cornu aspersum, einer der Weinbergschnecke verwandten Art. Die Tiere rammen den Liebespfeil zu Beginn der Paarung in den Körper ihres Partners und injizieren damit ein Sekret, das die Spermienverdauung hemmt und im Falle von Konkurrenten die Chancen der Vaterschaft erhöht[9]. Da auch Konkurrenten versuchen, ihr Sekret zu injizieren, kann man erwarten, dass z. B. große Pfeildrüsen mit einer besonders hohen Sekretproduktion Selektionsvorteile bringen. Mit Ausnahme des Liebespfeiles und assoziierter Strukturen ist die exakte Funktion der meisten Genitalstrukturen von Schnecken bislang noch weitgehend unbekannt. Ein Schlüssel hierzu wäre Kenntnis darüber, ob größere Strukturen besser funktionieren als kleinere. Wir haben versucht, dies mit unserer Untersuchung der relativen Größe der Genitalien zu beurteilen. Die Hypothese für unsere Untersuchungen lautete, dass

[9] Chase, R. and Blanchard K.C.: *The snail's love-dart delivers mucus to increase paternity.* In: *Proceedings of the Royal Society of London*, B 273, 2006, S. 1471 – 1475. Siehe die dort zitierte Referenzen.

bei hermaphroditischen Schnecken die Genitalien selbst als Signal oder Waffe (i.w.S.) dienen, damit sexueller Selektion unterliegen und positiv allometrisches Wachstum zeigen.

Abb. 1a: Arion rufus, Paarung: ausgestülpte Genitalien sichtbar als weiße Masse zwischen den Tieren

Unsere Untersuchungen begannen mit einer Studie an Arion (Wegschnecken), einer Gattung zumeist häufiger Nacktschnecken. Einige Arten streichen mit dem ausgestülpten Eileiter über den Rücken des Partners. Andere Teile der distalen Genitalien dienen der Bildung einer Spermatophore (ein länglicher schlanker Behälter, der die Spermien enthält), ihrem Transfer in den Partner und der Verdauung der im Gegenzug erhaltenen Spermatophore. Die distalen Genitalien wurden gewogen und mit der Gesamtkörpermasse verglichen. Sie zeigen eine stark positive Allometrie im Laufe ihrer Entwicklung, da sie bei Jungtieren relativ klein sind. Betrachtet man aber nur geschlechtsreife Tiere, ändert sich das Muster in mindestens vier der untersuchten fünf Arten zu leicht negativer Allometrie (Abb. 2). Dies unterscheidet sich von der Isometrie (direkt proportional zur Körper-

masse) oder positiven Allometrie der Masse des gesamten Genitaltraktes und von der Isometrie eines Organs, das nicht zum Genitaltrakt gehört, der Mitteldarmdrüse. Es wäre möglich, dass es einfache mechanische Gründe dafür gibt, dass die distalen Genitalien großer Individuen relativ klein sind, aber dann würde man das gleiche Muster bei einem Vergleich zwischen den Arten erwarten. Die Körpermasse adulter Tiere (Mittelwerte der Arten) variiert innerhalb der Gattung um das 50fache, so dass diese Voraussage leicht getestet werden kann: Der interspezifische Artvergleich ergibt Isometrie und wir schlussfolgern, dass die intraspezifische von der interspezifischen Allometrie deshalb verschieden ist, weil die distalen Genitalien mit der Genitalgröße des Partners kompatibel sein müssen.

Abb. 1b: Weinbergschnecke, *Helix pomatia*.
Untersuchungsarten: (1a) Arion rufus, Paarung: ausgestülpte Genitalien sichtbar als weiße Masse zwischen den Tieren, (1b) Helix pomatia, (1c) Stagnicola corvus. Fotos (b) and (c) aus Bildarchiv des Staatlichen Museums für Naturkunde Görlitz.

Bei drei weiteren Arten richteten wir unsere Aufmerksamkeit hauptsächlich auf einzelne Teile der distalen Genitalien: bei der Weinbergschnecke (Abb. 1b, *Helix pomatia*) und den Sumpfschnecken *Stagnicola corvus* (Abb. 1c) und *Stagnicola turricula*.

Abb. 1c: Sumpfschnecken, *Stagnicola corvus.* Bildarchiv des Staatlichen Naturkundemuseums Görlitz.

Im Gegensatz zu Arion haben Weinbergschnecken ein Gehäuse, welches die Genitalgröße limitieren könnte. Zudem leben und reproduzieren erwachsene Weinbergschnecken mehrere Jahre (Arion nur maximal ein Jahr) und haben die oben erwähnten Liebespfeile (Abb. 3a). Anders als bei Arion ergab der intraspezifische Vergleich distaler Genitalien bei der Weinbergschnecke positive Allometrien für einige Organe (Penis, Bursa ductus und Liebespfeilapparat), die die Wirkung sexueller Selektion bei allen drei Funktionseinheiten, Spermienübertragung, Spermienverdauung und Manipulation, indizieren könnten. Große Organe könnten hier also tatsächlich Selektionsvorteile bieten.

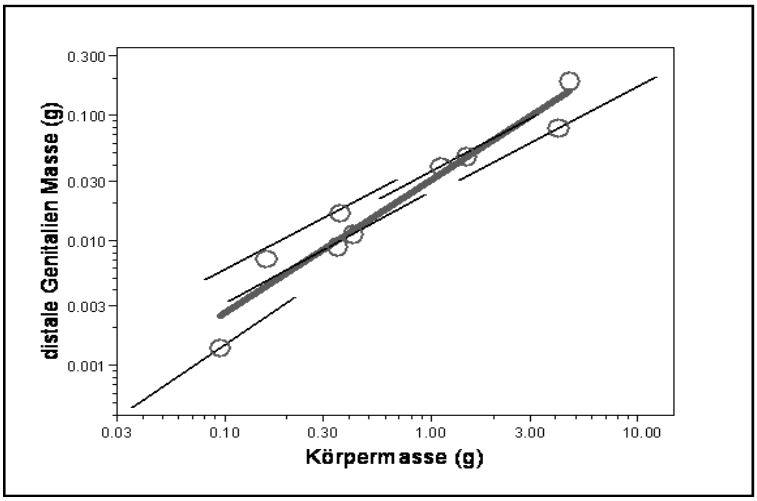

Abb. 2: Allometrie distaler Genitalien bei adulten Arion. Die logarithmischen Skalen bedeuten, daß Isometrie eine gerade Linie mit einem Anstieg von 1 hervorrufen würde. Dünne Linien sind intraspezifische Regressionsgeraden für einzelne Arten: 4 von 5 Arten haben Anstiege von < 1 (d.h. negative Allometrie). Die rote Linie zeigt die Regressionsgerade durch die Mittelwerte der einzelnen Arten (Kreise): Anstieg 1,06.

Die Gehäuseschnecken der Gattung Stagnicola unterscheiden sich von Arion und Helix in mehreren wichtigen Punkten. Sie gehören einer anderen taxonomischen und ökologischen Gruppe, den Süßwasser-Lungenschnecken an, leben maximal anderthalb Jahre und haben ein bis zwei Fortpflanzungsphasen, und sie haben einen anderen Paarungsablauf, während bei Weinbergschnecken und Arion die Spermien gleichzeitig wechselseitig ausgetauscht werden (d. h. beide Partner fungieren als Männchen und Weibchen zugleich), fungiert bei Stagnicola jeweils ein Tier als Männchen und das andere als Weibchen, wobei aber die Partner in nachfolgenden Paarungen ihre Geschlechterrollen tauschen können. Wichtig ist auch, dass beide Stagnicola-Arten eine ansehnliche intraspezifische Variabilität der Körpergröße aufweisen. Die Schalenmaße erwachsener Tiere variieren um das Doppelte.

Bei der Paarung steigt das als Männchen agierende Tier auf die Schale des Partners und stülpt den am weitesten distal liegenden Teil des männlichen Genitaltraktes, das Praeputium, aus (Abb. 3b). Dieses formt eine lange, muskuläre Röhre, die bis zur weiblichen Genitalöffnung des Part-

ners reichen muss. Kleinere Individuen paaren sich unvermeidlich meistens mit Tieren, die größer als sie selber sind und umgekehrt große Individuen meistens mit kleineren. Somit müssen sich kleinere Individuen relativ weiter strecken, um die Genitalöffnung des Partners zu erreichen. Demnach wäre negative Allometrie zu vermuten. Tatsächlich ist das Muster aber bei S. corvus sehr nahe an Isometrie, und S. turricula zeigt knapp signifikante positive Allometrie (Abb. 4).

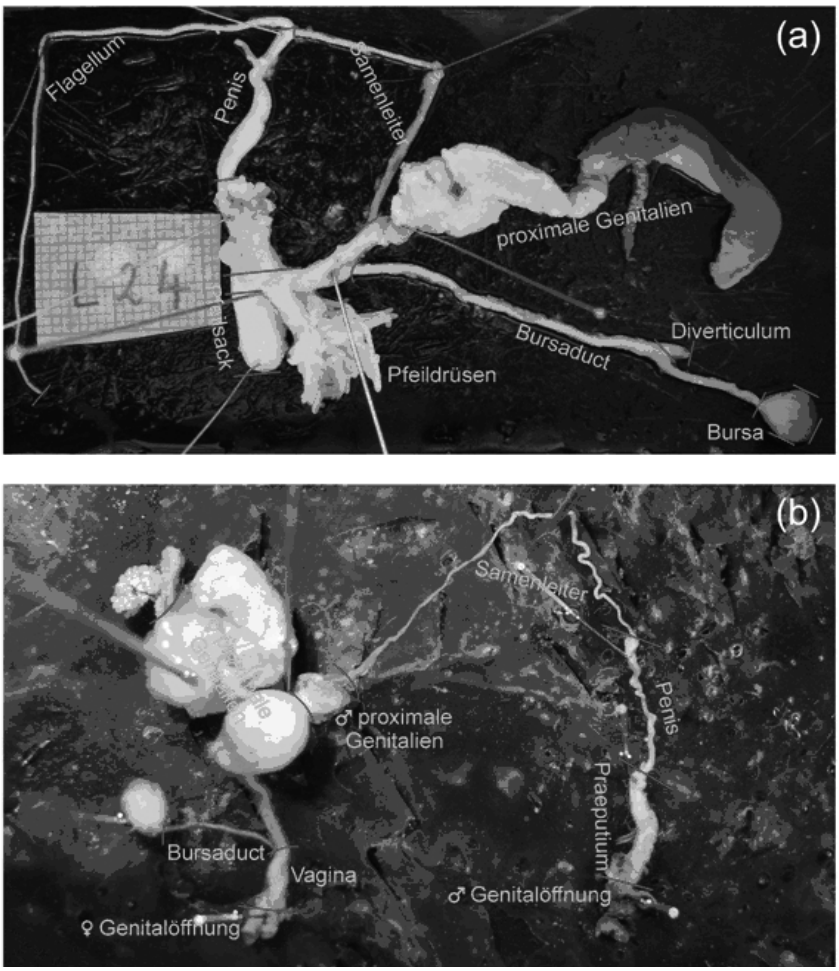

Abb. 3: Genitaltrakt von Helix pomatia (a) und Stagnicola turricula (b). Die roten Linien begrenzen die gemessenen bzw. gewogenen Abschnitte.

Demnach scheint es Vorteile zu geben, ein längeres Praeputium zu haben, als lediglich nötig wäre, um den Partner zu erreichen. Dies deutet ebenfalls die Wirkung von sexueller Selektion an. Beide Arten zeigen zudem positive Allometrie für den Penis, der der nächste distale männliche Genitalabschnitt ist. Er wird durch das Praeputium hindurch ausgestülpt und in den weiblichen Genitaltrakt eingeführt.

Zusammenfassend haben unsere Ergebnisse viel Variation in der Allometrie von Genitalorganen offenbart, nicht nur zwischen unterschiedlichen Teilen des Genitaltraktes sondern auch zwischen Arten, sogar eng verwandten. Abgesehen davon müssen größere Genitalien allgemein vorteilhaft sein, da größere Individuen immer größere Genitalien hatten, jedoch nur einige größer relativ zur Gesamtkörpermasse. Wir wissen immer noch nicht genug über die Funktion von Genitalorganen, um vorhersagen zu können, welche positive Allometrie zeigen.

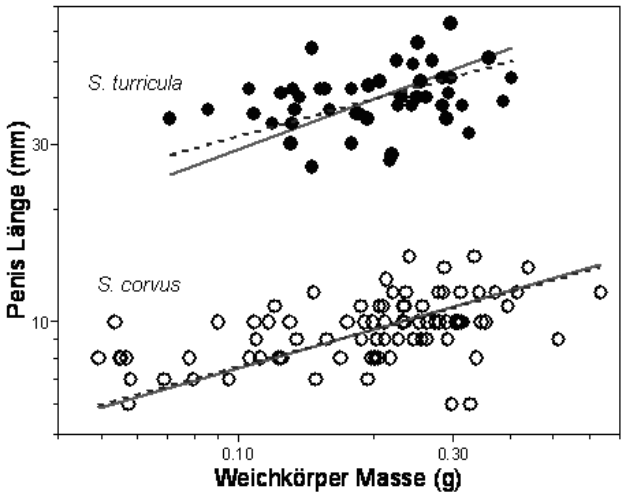

Abb. 4: Allometrie der Länge des Praeputiums bei zwei Arten von Stagnicola. Die Regressionsgeraden sind rot abgebildet. Nur bei S. turricula hat die Regressionsgerade einen marginally signifikant steileren Anstieg ($p = 0{,}05$) als bei Isometrie zu erwarten wäre (blaue gestrichelte Linie), was positive Allometrie andeutet. Nur Individuen, die bei der Paarung beobachtet wurden, sind eingeschlossen.

Literatur

Arnqvist, G. & Rowe, L. 2005. Sexual conflict. Princeton University Press, Princeton.

Bonduriansky, R. 2007. Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas. Evolution H. 61, S. 838 – 849.

Bertin, A. & Fairbairn, D.J. 2007. The form of sexual selection on male genitalia cannot be inferred from within-population variance and allometry – a case study in Aquarius remigis. Evolution H. 61, S. 825 – 837.

Chase, R. and Blanchard K.C. 2006. The snail's love-dart delivers mucus to incre-e paternity. Proceedings of the Royal Society of London B 273, S. 1471 – 1475.

Eberhard, W.G, Huber, B.A., Rodriguez S., R.L., Briceño, R.D, Salas, I. & Rodriguez, V. 1998. One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. Evolution 53, S. 415 – 431.

Fairn, E.R., Schulte-Hostedde, A.I. & Alarie, Y.: Sexual selection on accessory glands, genitalia and protarsal pads in whirligig beetles Dineutus nigrior Roberts (Coleoptera: Gyrinidae). Ethology 113, 2007, S. 257– – 266.

Grafen, A. :Biological signals as handicaps. Journal of Theoretical Biology 144, 1990, S. 517 – 546.

Green, A.J.: Allometry of genitalia in insects and spiders: one size does not fit all. Evolution 53, 1999, S. 1621 – 1624.

Kodric-Brown, A., Sibly, R.M. & Brown, J.H.: The allometry of ornaments and weapons. Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A., H. 103, S. 8733 – 8738.

Koene, J. M. and H. Schulenburg. Shooting darts: Co-evolution and counter-adaptation in hermaphroditic snails. BMC Evolutionary Biology 5, 2005, S. 25.

Michiels, N.K.:Mating conflicts and sperm competition in simultaneous hermaphrodites, In: Sperm competition and sexual selection, eds. T.R. Birkhead & A.P. Møller, 2005, pp. 219-254, Academic Press, San Diego.

Michiels, N.K. & Koene, J.M.: Sexual selection favors harmful mating in hermaphrodites more than in gonochorists. Integrative and Comparative Biology 46, 2006, S. 473 – 480.

Miller, E.H. & Burton, L.E.: It's all relative: allometry and variation in the baculum (os penis) of the harp seal, Pagophilus groenlandicus (Carnivora: Phocidae). Biological Journal of the Linnean Society 72, 2001, S. 345 – 355.

Reise H. (in press): A review of mating behavior in Deroceras slugs (Pulmonata: Agriolimacidae). Bulletin of the American Malacological Society.

Vanpé, C., Gaillard, J.-M., Kjellander, P., Mysterud, A., Magnien, P., Delorme, D., Van Laere, G., Klein, F., Liberg, O. & Hewison, A.J.M.: Antler size provides an honest signal of male phenotypic quality in roe deer. American Naturalist 169, 2007, S. 481 – 493.

Zahavi, A.: Mate selection—a selection for a handicap. Journal of Theoretical Biology 53, 2007, S. 205 – 214.