

VU Research Portal

Quantifying Sexual Conflict in a Simultaneous Hermaphrodite

Hoffer, J.N.A.

2012

document version

Publisher's PDF, also known as Version of record

[Link to publication in VU Research Portal](#)

citation for published version (APA)

Hoffer, J. N. A. (2012). *Quantifying Sexual Conflict in a Simultaneous Hermaphrodite*. Ipskamp B.V.

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

E-mail address:

vuresearchportal.ub@vu.nl

Samenvatting

Seksuele selectie is, samen met natuurlijke selectie, de drijvende kracht achter evolutionaire veranderingen. Seksueel conflict draagt hieraan bij omdat het als een brandstof is voor seksuele selectie. Hermafrodieten zijn lange tijd genegeerd in onderzoek naar seksuele selectie, echter, de laatste decennia is het duidelijk geworden dat ook zij sterke selectie ondervinden op eigenschappen die in dienst staan van de reproductie. Het feit dat hermafrodieten de mannelijke en de vrouwelijke seksen verenigen in één individu, belemmert het voorkomen van seksuele conflicten niet. Alleen daarom al verdienen ze een nadere inspectie van de wetenschappelijke gemeenschap.

Net als soorten met gescheiden seksen, produceren hermafrodieten grote, eiwitrijke eitjes en enorme hoeveelheden minuscule spermacellen. Hierdoor wordt vanuit een theoretisch oogpunt voorspeld dat seksuele selectie sterker is op eigenschappen die de mannelijke fitness verhogen dan op eigenschappen die de vrouwelijke fitness verhogen (het zogenoemde Principe van Bateman). Naast deze basale dichotomie tussen de mannelijke en de vrouwelijke functie, zijn hermafrodieten onderhevig aan diverse reproductieve conflicten die bij soorten met gescheiden seksen niet voorkomen. Bovendien lijken hermafrodieten gemakkelijk in extreme seksuele conflicten te belanden. Dit gegeven kan mede worden verklaard door de mogelijkheid dat verliezen van reproductief succes in de ene functie worden gecompenseert door een toename van reproductief succes in de andere functie.

Dit proefschrift is een verhandeling over de kwantificatie van het seksuele conflict in de hermaphrodiete poel­slak *Lymnaea stagnalis*. Als twee individuen van deze soort paringsbereid zijn, kan het gebeuren dat beiden de mannelijke rol op zich willen nemen, waarna tijdens een kortere of langere periode wordt uitgemaakt wie deze rol (het eerst) op zich mag nemen. Deze vorm van conflict lijkt mild in vergelijking met de sterke afname in eiproductie na een copulatie in de vrouwelijke rol. Ik onderzoek of deze reductie het gevolg is van stoffen die worden overgedragen in het ejaculaat. Door slakken op experimentele wijze te injecteren met het extract van prostaatklieren, werd duidelijk dat er inderdaad com-

ponenten in de seminale vloeistof de vermindering van eileg tot gevolg hebben. Hiermee was het eerste directe bewijs geleverd dat stoffen die tijdens de paring worden overgedragen, betrokken zijn bij competitie voor bevruchting van hermafroditeten. Dit resultaat suggereert dat de vrouwelijke functie onder druk staat om aanpassingen te evolueren die deze onvoordelige situatie kunnen opheffen.

Verminderde eileg is niet de theoretisch verwachte uitkomst van selectie op eigenschappen die mannelijke fitness ten goede komen, omdat spermadonoren –zoals individualen die in de mannelijke rol paren worden genoemd– juist voordeel zouden hebben van de bevruchting van méér eitjes. De mogelijkheid bestaat dat de relatieve verdeling van reproductieve middelen nog steeds aan de theoretische verwachting kan voldoen, wanneer de mannelijke functie ten opzichte van de vrouwelijke functie disproportioneel wordt verlaagd. Dit idee werd getest door slakken te injecteren met extract van prostaten en vervolgens de motivatie te bepalen om als spermadonor te paren. Componenten uit de seminale vloeistof, afkomstig uit de prostaatklier hadden hierop geen invloed. De hoeveelheid spermacellen die werd overgedragen door behandelde slakken was met 54% afgenomen in vergelijking met onbehandelde dieren. Een vervollexperiment dat bestond uit inseminaties van slakken met een aantal geïsoleerde bestanddelen van seminale vloeistof toonde aan dat de gereduceerde investering in sperma tijdens de paring het gevolg was van twee afzonderlijke eiwitten. Deze resultaten suggereren dat deze eiwitten ten doel hebben om de relatieve investering in vrouwelijke functie van sperma-ontvangers te verhogen, ten koste van de mannelijke functie. Hiermee werd voor de theoretische verwachting van een meer vrouwelijke sekse allocatie door reproductieve eiwitten ondersteund.

Niet alle veranderingen in de voortplanting van beide reproductieve functies konden worden verklaard door effecten van reproductieve eiwitten. Een andere factor is namelijk dat de paring zelf ook energie kost, wat bij de kwantificatie van het seksuele conflict niet genegeerd kon worden. Ik onderzoek de kosten van copulatie door telkens twee individuen van *L. stagnalis* op experimentele wijze te beperken in de seksuele rol die ze op zich konden nemen. Hierdoor kon de eileg van zowel mannelijk-actieve

en vrouwelijk-actieve slakken worden bepaald en vergeleken met de eileg van functionele hermafrodieten en dieren waar paring onmogelijk was gemaakt. In een tweede experiment werd tevens het aantal spermacellen en de hoeveelheid seminale vloeistof bepaald, om een maat te hebben voor de investering in de mannelijke functie. In vergelijking met dieren die niet konden paren hadden mannelijk-actieve, vrouwelijk-actieve en hermafrodieten (actief in beiden rollen) een vermindering in eileg van omstreeks 40% na paring in de toegestane functie. Daarnaast werd in een enkele copulatie significant meer sperma overgedragen naar partners die waren beperkt tot de vrouwelijke rol in vergelijking tot hermafrodiete partners, terwijl de hoeveelheid seminale vloeistof gelijk bleef. Deze resultaten geven aan dat de kosten die zijn verbonden aan copulatie in hermafrodieten hoog zijn voor zowel de mannelijke als de vrouwelijke functie. Op basis van deze resultaten concludeerde ik dat bij hermafrodiete poelslakken die actief zijn in beide rollen verminderde fecunditeit niet alleen wordt veroorzaakt door de werking van ontvangen seminale eiwitten, maar ook door het overdragen van kostbare ejaculaten wanneer er gepaard wordt als mannetje. Deze bevindingen brachten twee conflicterende hypothesen, voortgekomen uit eerder onderzoek aan dit onderwerp, bij elkaar.

Ondanks de hoge kosten van copulatie in de vrouwelijke rol, paren poelslakken vaker als vrouwtje dan noodzakelijk is om voldoende sperma te hebben om al hun eitjes te bevruchten. Een verklaring hiervoor is dat deze additionele paringen indirecte voordelen kunnen opleveren, zoals een verhoogde genetische diversiteit en/of kwaliteit van nakomelingen. Deze voordelen zijn al vaak onderzocht in soorten met gescheiden seksen en kunnen mogelijk pas duidelijk worden na langere experimentele perioden. In het volgende experiment lag de focus op de lange termijn effect van paring in *L. stagnalis*. Gedurende tien weken werd de eileg vastgesteld van slakken die maagd bleven en van slakken die meerdere keren per week copuleerden, en ook van diverse tussenliggende paringsregimes. De eileg van maagden tot en met individuen die eenmaal per week copuleerden was gemiddeld rond de 75 eitjes per week, terwijl over dat deel van het spectrum de droogmassa van deze eitjes toenam. Meer paringen per week

deed echter de eileg sterk dalen, ongeacht of de copulaties met dezelfde partner werden uitgevoerd of met verschillende partners. Hier leek dus sprake te zijn van een gemaximaliseerde eileg in situaties waar er eenmaal per week gepaard kan worden.

Deze resultaten werden ondersteund door een ander experiment waar de relatieve sterkte van seksuele selectie op de beide reproductieve functies werd onderzocht. De ontwikkelingssnelheid van eitjes geproduceerd door vrouwtjes die zelfbevruchtten, waren bevrucht door een enkele partner, of waren bevrucht door meerdere partners, werd hierbij als maat genomen voor de kwaliteit van nakomelingen. Hieruit bleek dat ontwikkelingssnelheid van eitjes sterk positief gecorreleerd was met het aantal paringspartners van een slak, terwijl de fecunditeit van individuen het tegenovergestelde patroon liet zien. Hoewel er dus kosten waren gekoppeld aan copulatie, bleken er dus ook positieve effecten met betrekking tot de kwaliteit van de nakomelingen.

Onder laboratorium omstandigheden vertoont *L. stagnalis* veelal een opeenvolging van copulaties die boven het gesuggereerde optimum liggen. Dit kan betekenen dat de paringen worden bepaald door de mannelijke functie, die daardoor een sterkere selectiedruk ervaart dan de vrouwelijke functie. Ik vond hiervoor geen bewijs bij poeslakkten: onder polygame condities waren de variantie in reproductief succes en de variantie in paringssucces groter voor de vrouwelijke functie dan voor de mannelijke functie, en significante Bateman gradienten werden gevonden voor beide seksen, in zowel jonge slakken als oudere slakken. Dit resultaat geeft aan dat het basale verschil tussen de mannelijke en de vrouwelijke functie –‘dure’ eitjes en ‘goedkoop’ sperma– niet altijd de belangrijkste factor hoeft te zijn in seksuele selectie. Ik poneer dan ook de stelling dat seksueel conflict als gevolg van competitie voor fertilisatie in *L. stagnalis* wordt gedreven door adaptatie en tegen-adaptatie van beide seksuele functies. Tot slot wil ik nog opmerken dat dit proefschrift benadrukt dat het gebruik van hermafrodiete modelorganismen in onderzoek naar de oorzaken en gevolgen van seksuele selectie en seksueel conflict, kan leiden tot nieuwe inzichten in de reproductieve ecologie van soorten in het algemeen.