

References

- Koene, J.M. & Chase, R. (1998) The love dart of *Helix aspersa* Müller is not a gift of calcium. *Journal of Molluscan Studies* **64**: 75-80
- Koene, J.M. & Chase, R. (1998) Changes in the reproductive system of the snail *Helix aspersa* caused by the mucus covering the love dart. *Journal of Experimental Biology* **201**: 2313-2319
- Koene, J.M., Jansen, R.F., Ter Maat, A. & Chase, R. (1999) An *in vivo* electrophysiological study of mating behaviour in the snail *Helix aspersa*. *Invertebrate Reproduction & Development* **36**: 123-127
- Koene, J.M., Jansen, R.F., Ter Maat, A. & Chase, R. (2000) A conserved location for the central nervous system control of mating behaviour in gastropod molluscs: Evidence from a terrestrial snail. *Journal of Experimental Biology* **203**:1071-1080
- Koene, J.M. & Ter Maat, A. (2001) "Allohormones": A class of bioactive substances favoured by sexual selection. *J. Comp. Physiol. A* **187**: 323-326

Behavioural and neurobiological aspects of dart shooting in the garden snail *Helix aspersa*

Ph.D. Thesis
McGill University

© Joris M. Koene 1999

Abstract

Dart shooting, a bizarre component of mating behaviour seen in several species of terrestrial snails, has bewildered scientists for centuries. The hermaphroditic snail *Helix aspersa* pushes a calcareous “love dart”, covered with mucus, through the skin of its partner at the end of an elaborate courtship. I address both why this dart shooting behaviour is performed and how it is controlled by the brain. I find that the dart cannot serve as a nuptial gift of calcium because it is rarely internalised by the recipient and contains only a small amount of calcium. However, most shot darts penetrate the skin and come into contact with the blood. I demonstrate that mucus, produced by the digitiform glands and carried on the dart, causes contractions in the female organs. The contractions suggest that more sperm will reach the sperm storage organ as a result of dart shooting, which is important in sperm competition because snails store sperm from several partners before laying eggs. This introduction of a bioactive substance can be explained by either mate choice or mate manipulation. My findings show that dart shooting is an optional component of mating behaviour, which supports the mate manipulation hypothesis. I conclude that the dart transfers a substance to manipulate the storage of the donated sperm. Many species transfer bioactive substances into conspecifics. I propose the term “allohormones” for such substances to distinguish them from hormones and pheromones.

To investigate how the central nervous system controls dart shooting and other mating behaviours, I used an *in vivo* approach. The right mesocerebrum has been proposed as the control centre for mating behaviour based on *in vitro* findings. I demonstrate, by electrically stimulating and recording from right mesocerebral neurones in the intact animal, that these neurones are involved in dart shooting and penial eversion. I also test the hypothesis that different neuropeptides mediate different mating behaviours, and I find that APGWamide is responsible for genital eversion. From my results, together with data obtained using other gastropods, I conclude that the anteromedial portion of the right cerebral ganglion is an evolutionarily conserved region for the control of mating behaviour.

Résumé

Le lancement du dard est une composante insolite du comportement sexuel de certaines espèces d'escargots. *Helix aspersa*, un escargot hermaphrodite, lance une “flèche d'amour” composée de calcium et recouverte de mucus à travers la peau de son partenaire après l'avoir courtoisé. Cette thèse traite des raisons de ce comportement et de la manière dont le cerveau le contrôle. Mes résultats démontrent que le dard ne peut être une dot de calcium parce qu'il est rarement incorporé par le récipiendaire et parce qu'il ne contient qu'une petite quantité de calcium. Cependant, la plupart des dards qui sont lancés perforent la peau et entrent en contact avec l'hémolymphe. Je démontre que le mucus qui est produit par les glandes digitiformes et recouvre le dard contient une substance qui affecte les organes reproducteurs. L'effet observé suggère que, lorsque le dard est reçu, plus de sperme est emmagasiné par le récepteur. Cet effet est important pour la compétition du sperme parce que les escargots entreposent le sperme de plusieurs partenaires avant de pondre leurs oeufs. L'introduction d'une substance bioactive par le dard peut être expliquée soit comme un choix de partenaire ou comme une manipulation du partenaire. Mes expériences démontrent que le lancement du dard est une composante optionnelle du comportement sexuel, supportant l'hypothèse de la manipulation du partenaire. Je conclus que l'escargot se sert de son dard pour transférer une substance dans le partenaire, afin de manipuler l'emmagasinement du sperme donné. Plusieurs espèces transfèrent des substances bioactives à leurs congénères. Je propose d'utiliser le terme “allohormone” pour désigner ces substances, les distinguant des hormones et phéromones.

Pour analyser le rôle du cerveau dans le lancement du dard et les autres composantes de l'accouplement, j'ai utilisé une approche *in vivo*. Suite à des expériences *in vitro*, le mesocerebrum droit avait déjà été proposé comme centre de contrôle du comportement sexuel. Je démontre, en procédant à des stimulations et enregistrements électriques de neurones du mesocerebrum droit dans l'animal intact, que ces neurones sont impliqués dans le lancement du dard et l'éversion du pénis. Je teste aussi l'hypothèse que certains neuropeptides sont impliqués dans différents aspects du comportement sexuel. Je démontre que l'APGWamide est responsable de l'éversion génitale. Mes résultats, jumelés aux résultats disponibles et obtenus dans d'autres mollusques, mènent à la conclusion que la région antéromédiale du ganglion cérébral droit est une région du cerveau qui a été conservée dans l'évolution pour contrôler le comportement sexuel.