

Natuur.focus

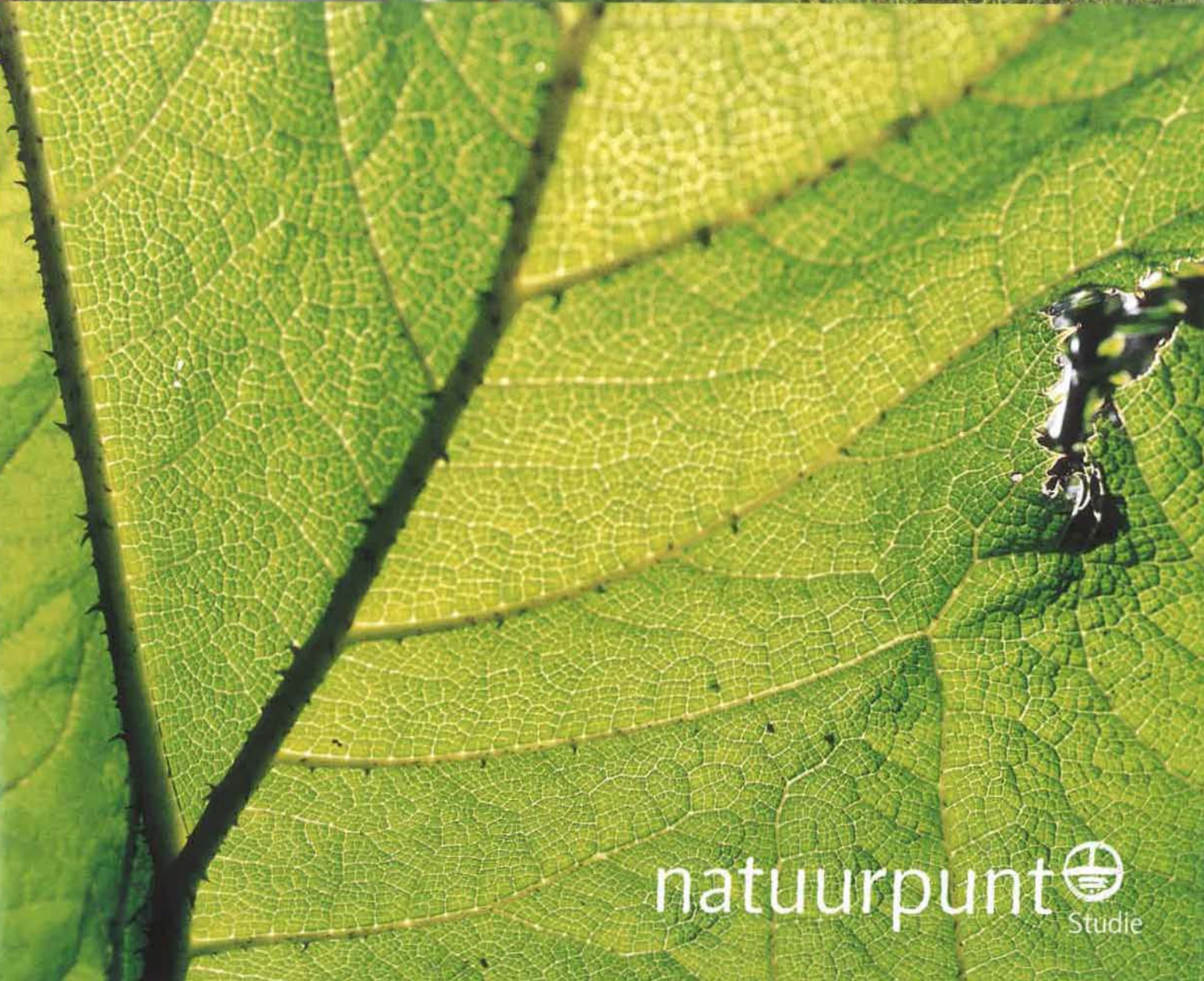
Aziatisch lieveheersbeestje:
van biologische bestrijder
tot pest?



Aardbeivlinder in het Dron-
gengoedbos, met uitster-
ven bedreigd



Beheersovereenkomsten
weidevogelbeheer: slag in
de lucht of goede start?



Partnerkeuze en kleurvormen bij waterjuffers: inzichten uit experimenteel gedragsonderzoek

HANS VAN GOSSUM, ROBBY STOKS & LUC DE BRUYN

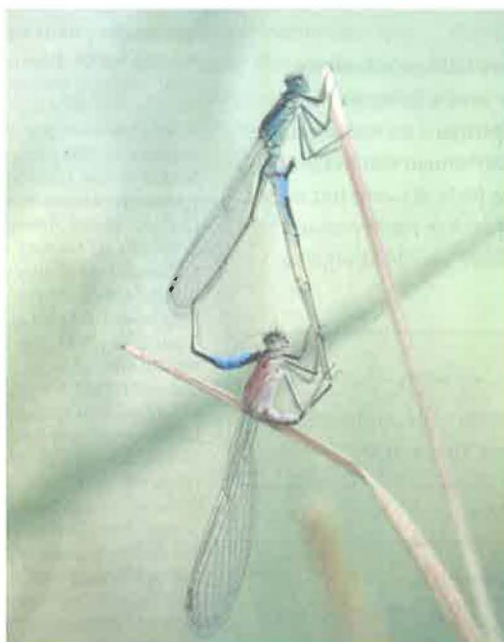
In de natuur is variatie troef. Zo hoeft ook het gedrag van een soort geen vast stramien te kennen en kunnen verschillende gedragsstrategieën in een zelfde populatie naast elkaar bestaan. Bij heel wat waterjuffers, zoals het Lantaarntje, hebben vrouwtjes verschillende kleurvormen. Sommige wijfjes zijn onopvallend van kleur, terwijl andere vrouwtjes er net als mannetjes uitzien. Om het waarom hiervan te begrijpen en relaties met gedragsverschillen te onderzoeken, is het observeren van waterjuffers langs de waterkant alleen niet langer voldoende. Doordachte experimenten zijn meer geschikt om dergelijke vragen te beantwoorden en vele nieuwe vragen te laten ontspruiten.

Om de partnerkeuze bij waterjuffers of andere dieren te begrijpen, vertrekt men best van de verschillende belangen die mannetjes en vrouwtjes typeren (Andersson 1994). Hierachter schuilt een biologische verklaring. Mannetjes verhogen hun voortplantingssucces door met zoveel mogelijk partners te paren, terwijl vrouwtjes beter kieskeurig zijn en sommige pogingen van mannetjes afwijzen. Dit fundamenteel biologisch verschil is in belangrijke mate terug te brengen tot het gegeven dat mannetjes zaad (kleine voortplantingscellen) in gigantische hoeveelheden produceren, terwijl vrouwtjes een beperkt aantal eitjes (grote voortplantingscellen) aanmaken. Eicellen maken is in energetische termen meer kostelijk dan zaadcellen maken. Mannetjes kunnen als het ware veel kwistiger met voortplantingscellen omspringen dan vrouwtjes. Hoewel de voortplanting bij dieren wel eens geromantiseerd wordt – waterjuffers lijken bijvoorbeeld een hartje te maken als ze paren – leert de evolutiebiologie dat voortplanting meer wegheeft van een soort wapenwedloop van conflicterende belangen van vrouwtjes tegenover mannetjes.

Een conflict van mannetjes en vrouwtjes

Eén van de opdrachten die een mannetje tracht te vervullen, is het vinden van een vrouwtje. Mannetjes vliegen rond op zoek

naar geschikte partners met als inzet de bevruchting van zoveel mogelijk eitjes. Een mogelijke strategie is het weinig selectief zijn in de keuze van een partner en er haast vanuit te gaan dat alles wat beweegt een moge-



Figuur 1: Mannetje van het Lantaarntje paart met een jong vrouwtje dat nog niet geslachtsrijp is. (Foto: H. Van Gossum)

Figuur 2: Poging tot paring van mannetje van het Lantaarntje met een dood vrouwtje. (Foto: H. Van Gossum)



Figuur 3: Mannetje van het Lantaarntje paart met een vrouwtje dat er als een mannetje uitziet ("manvrouwtje")

(Foto: H. Van Gossum)

Figuur 4: Kleine kooi zoals gebruikt voor de keuze-experimenten bij Lantaarntjes

(Foto: H. Van Gossum)

lijke partner is. Zo observeerden we in het veld reeds meermaals mannetjes van waterjuffers die met jonge, nog onvruchtbare vrouwtjes paarden (Fig. 1). Wat de kleur betreft, verschillen die vrouwtjes nochtans duidelijk van adulte vrouwtjes. Verschillende keren werden mannetjes geobserveerd die pogingen deden om te paren met een ander mannetje, of zelfs met een dode waterjuffer (Fig. 2). Natuurlijk draagt geen enkele van dit soort pogingen bij tot het verkrijgen van nakomelingen. Het lijkt er dus op dat mannetjes voordeel zouden halen uit een mechanisme om zo snel mogelijk adulte vrouwtjes te vinden en te herkennen. Algemeen wordt er door wetenschappers vanuit gegaan dat mannetjes hiervoor een soort zoekbeeld gebruiken (Krebs & Davies 1997). Dit zoekbeeld is een innerlijke voorstelling van de geprefereerde partner. Als mannetjes en vrouwtjes er duidelijk anders uitzien lijkt dit geen moeilijke opgave en zouden mannetjes het eerste deel van de belangstrijd kunnen winnen.

Vrouwtjes zouden echter geen vrouwtjes zijn als ze niet zouden zoeken – bij wijze van spreken – naar een uitweg om aan de truckendoos van het mannetje te ontsnappen. Een mogelijke oplossing om te vermijden dat mannetjes een wijfje gemakkelijk vinden en dus vaak met paarpogingen lastigvallen, is ervoor te zorgen dat het uiterlijk niet strookt met het zoekbeeld van een mannetje. Dit kan bijvoorbeeld door er uit te zien als een mannetje. Bij vele waterjuffers wordt een vrouwelijke vorm die op het mannetje lijkt waargenomen (Roberston 1985). Van zulke "manvrouwtjes" wordt aangenomen dat ze het voordeel hebben om een teveel aan mannelijke aandacht te kunnen vermijden, terwijl "gewone vrouwtjes" hieraan niet kunnen ontsnappen en dus een groter aantal pogingen tot paren dienen te ondergaan dan nodig voor de bevruchting van hun eitjes. Dat kost hen tijd die ze beter aan voedsel zoeken of het zoeken van eilegplaatsen kunnen besteden. Verschillend

gekleurde vormen bij de vrouwtjes, en een vorm die op een mannetje lijkt; alles wijst erop dat het vormen van een eenvoudig zoekbeeld door het mannetje niet zo evident is. Misschien zijn de vrouwtjes wel de winnaar van dit deel van de belangstrijd? Om deze vraag te beantwoorden gingen we in ons onderzoek eerst na of mannetjes een onderscheid kunnen maken tussen jonge en adulte vrouwtjes, en vervolgens tussen "manvrouwtjes" en "gewone vrouwtjes". We trachtten ook na te gaan hoe deze partnerkeuze gebeurde.

Studiesoort

De hoofdrolspeler van het onderzoek was de waterjuffer *Ischnura elegans*, ofwel het Lantaarntje. Voor een meer gedetailleerde beschrijving en bespreking verwijzen we naar de veldgids (Bos & Wasscher 1997). Het Lantaarntje is zeer algemeen in België en aangrenzende landen, en vliegt van begin mei tot eind september aan voedselrijke sloten, plasjes en vijvers. Mannetjes zijn overwegend donker, maar vertonen een blauwgekleurd borststuk en achtste achterlijfssegment. Lantaarntje verwijst immers naar die lichte vlek achteraan het achterlijf. Vrouwtjes zijn gewoonlijk anders gekleurd en vertonen een oker- tot roodbruin borststuk en achtste achterlijfssegment ("gewone vrouwtjes"). Maar niet alle vrouwtjes zien er zo uit (Fig. 3). Een variabel aandeel van de vrouwtjes is gekleurd zoals mannetjes ("manvrouwtjes"). Als je langs een waterpartij een mannelijk Lantaarntje denkt te zien, kan je dus best de uitwendige voortplantingsstructuren wat nauwkeuriger bekijken. Zoals bij alle waterjuffers en libellen vertonen mannetjes een verdikking langs de voorkant op het tweede achterlijfssegment, en hebben vrouwtjes een legboor op het einde van het achterlijf.

Experimentele aanpak en resultaten

In een eerste experiment werd getest of man-

netjes een onderscheid kunnen maken tussen jonge en adulte vrouwtjes (Van Gossum *et al.* 2001a). Hiervoor werden een jong en een adult vrouwtje samen in een kleine kooi geplaatst (Fig. 4). Mannetjes werden vervolgens één voor één bij de vrouwtjes geplaatst. Telkens werd getoetst of het mannetje een jong of een adult vrouwtje verkoos. Uit de resultaten bleek dat mannetjes een duidelijke voorkeur hadden voor adulte vrouwtjes en dat slechts een kleine minderheid geneigd was om met jonge vrouwtjes te paren. Mogelijkerwijs hebben deze mannetjes een minder selectief partnerzoekgedrag als gevolg van een minder selectief zoekbeeld. Een andere mogelijkheid is dat het zoekbeeld van deze mannetjes is ingesteld op jonge vrouwtjes. In beide gevallen wordt dat niet beloond in termen van nakomelingen.

In een tweede experiment werd getest of mannetjes een onderscheid kunnen maken tussen de twee verschillende adulte vrouwelijke kleurvormen (Van Gossum *et al.* 2001b). Een "gewoon vrouwtje" en een "manvrouwtje" werden samen in een kleine kooi geplaatst. Mannetjes werden één voor één bij de vrouwtjes gebracht. Telkens werd getoetst of het mannetje een "gewoon vrouwtje" of een "manvrouwtje" verkoos. Met behulp van dit keuze-experiment werden mannetjes opgedeeld in twee groepen: zij die "gewone vrouwtjes" en zij die "manvrouwtjes" verkozen. Deze twee groepen mannetjes werden afzonderlijk ondergebracht in twee grote vliegkooien (Fig. 5) en telkens samengeplaatst met twintig vrouwtjes van de niet-verkozen vorm. Mannetjes die in het keuze-experiment "gewone vrouwtjes" verkozen, werden dus samengebracht in een vliegekooi met enkel "manvrouwtjes", en omgekeerd. Na twee dagen werden de mannetjes opnieuw onderworpen aan een keuze-experiment in de kleine kooien. Na het observeren van de keuze werden mannetjes opnieuw gedurende twee dagen in vliegkooien ondergebracht met twintig exemplaren van de ditmaal niet-verkozen kleurvorm, alvorens ze een derde en laatste maal voor de keuze te stellen. Uit de resultaten bleek dat de voorkeur van mannetjes voor een bepaald vrouwtje op een wederkerige manier kon worden gewijzigd. Telkens verkozen mannetjes na het aanbieden van een "gewoon vrouwtje" en een "manvrouwtje" het meest recent ervaren type van vrouwtjes. Als mannetjes dus bijvoorbeeld twee dagen samen hadden gezeten met enkel "gewone vrouwtjes" bleken ze "gewone vrouwtjes" te verkiezen.



Figuur 5:
Grote vliegkooi zoals gebruikt bij experimenteel gedragsonderzoek van waterjuffers oa Lantaarntjes
(Foto: H. Van Gossum)

Interpretatie

Mannetjes kunnen wel degelijk jonge en adulte vrouwtjes van elkaar onderscheiden en zullen, als ze kunnen kiezen, vooral adulte vrouwtjes verkiezen. De partnerkeuze bij het Lantaarntje is duidelijk geen willekeurige beslissing. Uit het tweede experiment bleek dat wanneer mannetjes de keuze kregen tussen een "gewoon vrouwtje" en een "manvrouwtje", mannetjes de meest recent ervaren vrouwelijke kleurvorm verkozen. Een vrouwelijke kleurvorm wordt dus verkozen in functie van zijn frequentie en mannetjes beschikken hiervoor over het vermogen om

hun zoekbeeld aan te passen als er zich wijzigingen voordoen in de samenstelling van de populatie waarvan ze deel uitmaken (wijzigingen in de frequenties van de vrouwtjes en van de verhoudingen van mannetjes op vrouwtjes). De mogelijkheid tot wijziging van het zoekbeeld laat mannetjes waarschijnlijk toe om het meest algemene type van vrouwtjes onmiddellijk op te merken. Hierdoor worden de zoektijden voor een partner beperkt en kan het aantal paringen worden verhoogd.

In tegenstelling tot wat eerder werd aangenomen blijken "manvrouwtjes" dus niet

altijd te slagen in hun opzet: het misleiden van mannetjes. De vraag naar het waarom sommige vrouwtjes gekleed gaan zoals de mannetjes blijft voorlopig open. We kunnen besluiten dat de verschillen in belangen – bijvoorbeeld in termen van aantal paringen – tussen mannetjes en vrouwtjes er toe hebben geleid dat mannetjes een zoekbeeld (dat gewijzigd kan worden) hebben ontwikkeld voor het vinden van een geschikte partner. Uiteraard is het vinden van een vrouwtje slechts deel één van de opdracht van een mannetje, want een gevonden vrouwtje hoeft niet tot paren bereid te zijn. Dus alhoewel het er sterk op lijkt dat mannetjes de strijd gewonnen hebben tot op het onderzochte niveau, is het best mogelijk dat vrouwtjes de winnaars zijn van het volgende deel, namelijk de beslissing of er gepaard wordt of niet. Mogelijk passen de verschillende gekleurde vrouwtjes hierbij verschillende strategieën toe. Het vinden van een antwoord op deze en andere vragen is nu net wat het uitvoeren van gedrags- en evolutiebiologisch onderzoek zo boeiend maakt!

SUMMARY BOX:

H. Van Gossum, R. Stoks & L. De Bruyn 2002. Mate choice and colour forms in damselflies: evidence from experimental behavioural research [in Dutch]. *Natuur.focus* 1(1): 16-18.

Males and females behave differently which relates to fundamental differences in their reproductive strategies (small, rela-

tive cheap sperm versus large, expensive oocytes). Within this behaviourally ecological framework, experiments on mate choice were done using the damselfly *Ischnura elegans*. This species has two female forms: cryptic females (gynomorphs) and male-like females (andromorphs). Male preference for one type was shown to be plastic in a reversible way selecting for the most common type experienced.

AUTEURS:

Hans Van Gossum is onderzoeker in de Onderzoeksgroep Evolutionaire Biologie van de Universiteit Antwerpen (RUCA). *Robby Stoks* is onderzoeker in de Afdeling Ecologie en Systematiek der Dieren van de Katholieke Universiteit Leuven. *Luc De Bruyn* is wetenschappelijk medewerker bij het Instituut voor Natuurbehoud.

CONTACT:

H. Van Gossum, Onderzoeksgroep Evolutionaire Biologie, Universiteit Antwerpen (RUCA), Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, (e-mail: hvgossum@ruca.ua.ac.be)

DANKWOORD

Dit onderzoek was enkel mogelijk dankzij een specialisatiebeurs van het Vlaams Instituut voor de bevordering van het Wetenschappelijk-Technologisch onderzoek (IWT). Het Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap (AMINAL-afdeling Natuur) verleende de vergunningen voor het vangen van libellen en het uitvoeren van de experimenten.

Referenties

- Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
Bos F. & Wasscher M. 1997. Veldgids Libellen. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.
Krebs J.R. & Davies N.B. 1997. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach (4th edition). Blackwell Science, Oxford.
Robertson H.M. 1985. Female dimorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburi*: females mimicking males. *Animal Behaviour* 33, 805-809.
Van Gossum H., Stoks R. & De Bruyn L. 2001a. Discriminative mate choice in relation with female maturation in *Ischnura elegans* (Odonata: Coenagrionidae). *International Journal of Odonatology* 4, 83-91.
Van Gossum H., Stoks R. & De Bruyn L. 2001b. Reversible frequency-dependent switches in male mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* 268, 83-85.