Helpende en misleidende signalen in vrouwelijke lichaamskleur bij het Lantaarntje (*Ischnura elegans*)

M. Hammers & H. Van Gossum

Inleiding

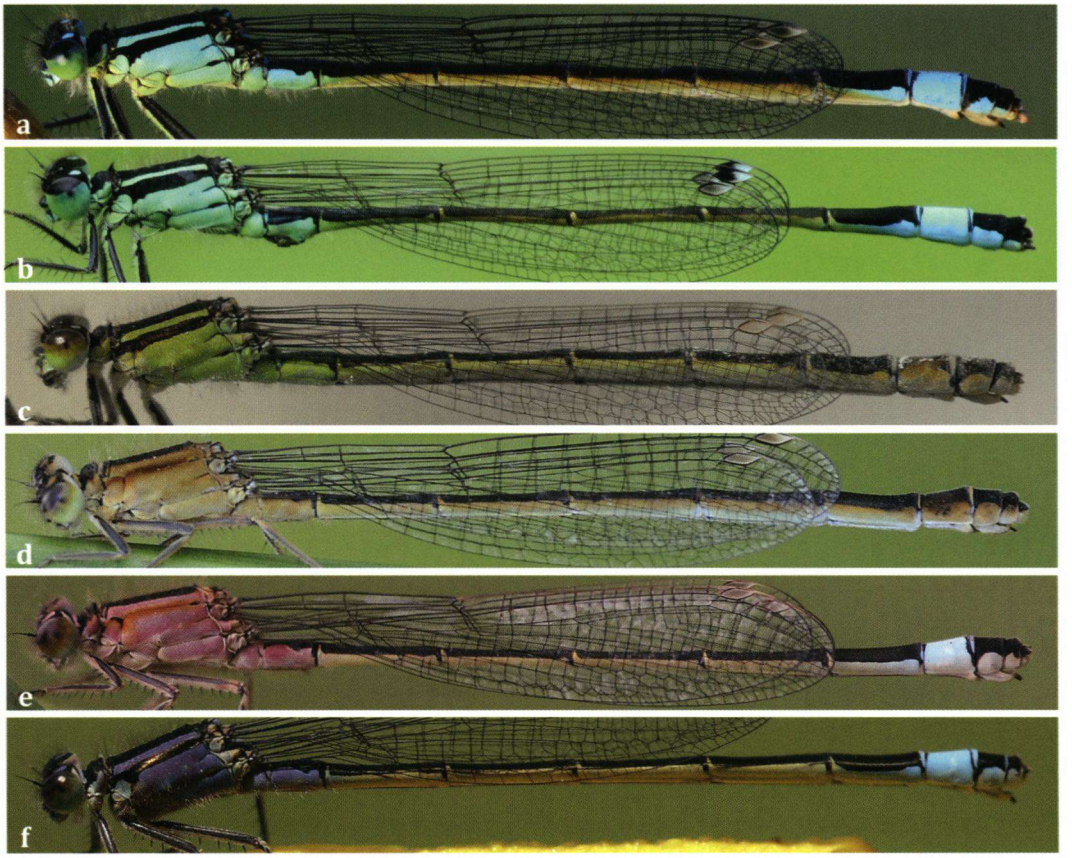
Kleurpolymorfisme, het voorkomen van verschillende kleurvormen binnen een populatie van een soort, komt algemeen voor in het dierenrijk. Een voorbeeld zijn verschillend gekleurde mannetjes en vrouwtjes, zoals bij veel soorten vogels en libellen wordt waargenomen. In sommige diergroepen komt kleurpolymorfisme voor bij één van de twee geslachten. Kleurpolymorfisme komt frequent voor bij vrouwtjes van waterjuffers (Van Gossum et al., 2008). De meest waarschijnlijke oorzaak is dat waterjuffervrouwtjes zo vaak door mannetjes lastiggevallen worden dat hun overlevingskansen of vruchtbaarheid nadelig beïnvloed worden (Van Gossum et al., 2008). Terwijl het reproductief succes van mannetjes stijgt met een toenemend aantal paringen, varen vrouwtjes wel bij slechts enkele paringen en zullen meer paringen zelfs leiden tot een daling in hun reproductief succes (Fincke, 1987; Arnqvist & Nilsson, 2000). Een oorzaak hiervoor is dat het lastigvallen leidt tot energieverlies; die energie kan dan niet voor voortplanting gebruikt worden. Vrouwtjes kunnen paringen afweren door het achterlijf te krullen, maar wanneer vrouwtjes veel worden lastiggevallen zal dit afweren van paringen veel energie kosten. Voor vrouwelijke waterjuffers zou het dus voordelig kunnen zijn om af en toe niet herkend te worden als een vruchtbaar vrouwtje. Dit zou bijvoorbeeld kunnen door er anders uit te zien dan de standaard vrouw, zodat het moeilijker wordt voor een mannetje om een vrouwtje te herkennen. Nog beter zou het zijn om eruit te zien als een individu waar mannen niet mee willen paren omdat dit geen nakomelingen oplevert, bijvoorbeeld eruit zien zoals een mannetje.

Uit eerder onderzoek is gebleken dat, wanneer er meerdere vrouwelijke kleurvormen binnen een populatie voorkomen, mannetjes een zoekbeeld kunnen ontwikkelen voor de vrouwelijke kleurvorm die ze het meeste tegenkomen en bij voorkeur hiermee paren (Van Gossum et al., 2001). De mannelijke voorkeur voor een bepaalde vrouwelijke kleurvorm neemt in deze situatie toe naar mate ze een kleurvorm vaker tegenkomen. De mate van seksueel lastigvallen zal dan ook het grootst zijn voor de meest voorkomende kleurvorm. Het is opmerkelijk dat in veel soorten waterjuffers een van de vrouwelijke kleurvormen qua kleur zeer sterk op het mannetje lijkt (andromorf, letterlijk manvormig), terwijl de andere kleurvorm duidelijk anders gekleurd is. Het lijkt dan logisch dat mannetjes moeite hebben met het herkennen van deze op mannen lijkende vrouwtjes, maar dat ze "gewone" vrouwtjes gemakkelijker herkennen als vrouwtje. Een nadeel voor deze op mannetjes lijkende vrouwen kan zijn dat ze het risico lopen helemaal niet te paren. Ook kunnen opvallend gekleurde, op mannetjes gelijkende vrouwtjes, een verhoogd predatierisico hebben. Omdat het zonlicht door verschillende kleuren anders geabsorbeerd wordt, kunnen ze ook een verschillende lichaamstemperatuur en activiteit hebben onder invloed van de omgevingstemperatuur.

In dit artikel belichten we drie vragen over het kleurpolymorfisme bij vrouwelijke waterjuffers: (1) Komen de verschillende kleurvormen in elke populatie evenveel voor? (2) Helpen de kleuren van vrouwtjes de mannetjes bij het vinden van een geschikte partner? (3) Worden vrouwtjes die op mannetjes lijken minder lastig gevallen?

Methoden

Wat volgt gaat in beknopte vorm in op de methoden en resultaten zoals besproken in Hammers en Van Gossum, 2008; Hammers et al., 2009; Van Gossum et al, 2011. Zij die meer achtergrond en detail wensen kunnen deze artikelen (PDF of gedrukt; in de Engelse taal) opvragen bij een van de auteurs.



Figuur 1 (a t/m f). Kleurvormen van het Lantaarntje (*Ischnura elegans*). In (a) een andromorf vrouwtje, in (b) een volwassen mannetje. In (c) en (d) volwassen gynomorfe vrouwtjes: in (c) een *infuscans* vrouwtje en in (d) een *rufescens-obsoleta* vrouwtje. In (e) een jong vrouwtje van de vorm *rufescens*, deze vorm gaat later over in *rufescens-obsoleta*. In (f) een jong vrouwtje van de vorm *violacea*, deze vorm gaat later over in *infuscans* of andromorf.
Colour morphs of the damselfly Ischnura elegans. *In (a) an andromorph female, in (b) a mature male. In (c) and (d) mature gynomorph females: in (c) a female of the morph* infuscans, *and in (d) a female* rufescens-obsoleta. *In (e) an immature female of the morph* rufescens, *this morph becomes* rufescens-obsoleta *when mature. In (f) an immature female of the morph* violacea, *this morph becomes either* infuscans *or andromorph when mature (Foto's: T. Muusse (a,b), R. Manger (c), A. den Ouden (d) en C. Brochard (e,f)*.

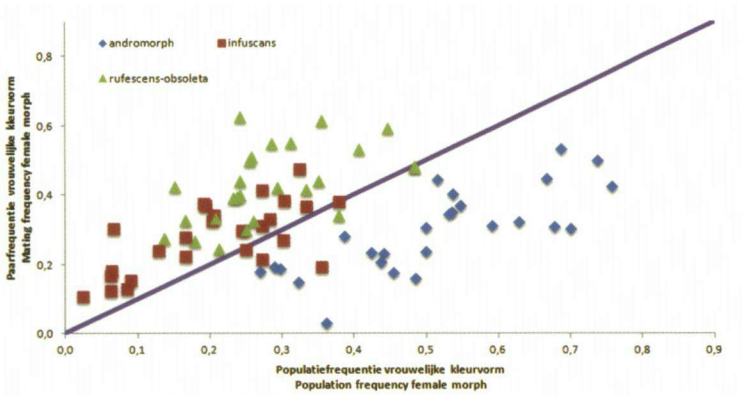
Studiesoort

Bij het Lantaarntje (*Ischnura elegans*), een van de algemeenste waterjuffers van Nederland en België, komen bij volwassen vrouwtjes drie verschillende, genetisch bepaalde, discrete kleurvormen voor (Figuur 1). Een van deze vrouwelijke vormen lijkt sprekend op het mannetje wat betreft de blauwe kleur van het borststuk (hierna: andromorf), terwijl de andere twee vormen groen/bruin van kleur zijn (*infuscans* en *rufescens-obsoleta**, hierna: gynomorf). Daarnaast veranderen mannetjes en de drie vrouwelijke kleurvormen van kleur als ze volwassen worden (Figuur 1). Onvolwassen mannetjes hebben een groene thorax die later uitkleurt naar blauw. Onvolwassen vrouwtjes hebben een oranjeachtig borststuk (*rufescens*, wordt vervolgens *rufescens-obsoleta*), of een paars borststuk (*violacea*, wordt vervolgens andromorf of *infuscans*). De naamgeving van de kleurvormen volgt Parr (1999).

Meten van kleur

Libellen en waterjuffers hebben samengestelde ogen en zijn meesters in het onderscheiden van verschillende kleuren. Zij kunnen niet enkel de

* De kleurvorm *rufescens-obsoleta* werd voorheen vaak *infuscans-obsoleta* genoemd. In navolging van Parr (1999) wordt hier *rufescens-obsoleta* gebruikt.

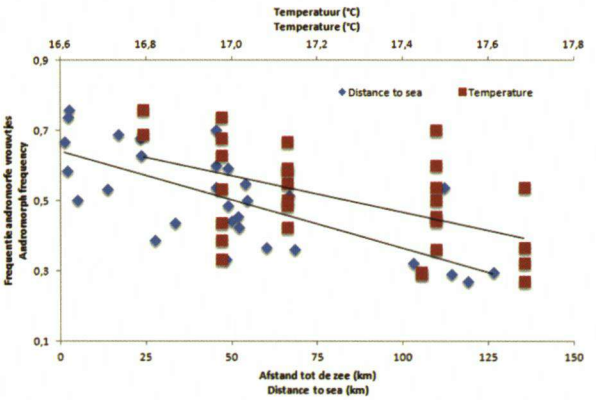


Figuur 2. Paarfrequenties van de drie volwassen vrouwelijke kleurvormen van het Lantaarntje in relatie tot de frequentie van elke vorm in de populatie. De diagonale lijn geeft de verwachte paarfrequentie weer. Waarden onder de lijn geven aan dat paarfrequenties lager zijn dan verwacht, gebaseerd op de populatiefrequentie.
Population morph frequencies and proportion among mated females for mature female morphs of Ischnura elegans. *The diagonal refers to the expected relationship if mature female morphs mated in direct proportion to their frequency in the mature female population. Values below this line indicate that mating frequencies are lower than expected based on the population morph frequency.*

voor de mens zichtbare kleuren waarnemen, maar hebben zoals veel insecten ook zicht in het ultraviolette gedeelte van het kleurenspectrum. Het is dan ook niet verwonderlijk dat mannelijke waterjuffers kleur gebruiken om een onderscheid te kunnen maken tussen mannetjes en vrouwtjes. Met behulp van een spectrofotometer werd de kleur van het borststuk van zowel onvolwassen als volwassen mannetjes en van de vrouwelijke vormen gekwantificeerd. Met een spectrofotometer wordt een standaard lichtstraal met licht in alle golflengten op het borststuk geschenen waarna de golflengte van het weerkaatste licht wordt gemeten om zo de kleur van het borststuk te bepalen. Dit werd gedaan bij ongeveer 30 individuen van elke kleurvariant. Voor elk individu werd het gemiddelde van vijf metingen van het borststuk genomen. Op basis van deze metingen werd het reflectiespectrum van elke kleurvariant bepaald. Op deze manier werd onderzocht in hoeverre de verschillende kleurvormen van elkaar verschillen. In het bijzonder hebben we onderzocht in welke mate andromorfe vrouwtjes qua kleur met mannetjes overeenkomen. Ook hebben we onderzocht of de kleurverschillen tussen onvolwassen en volwassen individuen de mannetjes kunnen helpen bij de paarkeuze.

Vormfrequenties en paarfrequenties

Tijdens de zomer van 2007 bestudeerden we de variatie tussen populaties in de verhouding van andromorfe en de twee verschillende gynomorfe vrouwelijke vormen. 29 Nederlandse en 1 Belgische populatie werden hiervoor bestudeerd. In elk gebied werden met behulp van een insectennet exemplaren gevangen en werd bepaald hoeveel mannetjes en vrouwtjes van de verschillende kleurvormen er voorkwamen. Dit gebeurde tussen 8:30 uur en 10:00 uur, wanneer zowel mannetje en vrouwtjes aanwezig zijn, maar de paaractiviteit nog zeer beperkt is (M. Hammers. pers. obs.). We noteerden de kleurvorm, leeftijd (onvolwassen/volwassen) en geslacht van alle individuen en merkten alle individuen voor vrijlating met een merkstift om dubbeltellingen te voorkomen. Net uitgeslopen (tenerale) individuen werden niet meegeteld. We gingen na of een bepaalde kleurvorm meer of minder paarde dan verwacht kon worden op basis van het voorkomen in de populaties. Deze paarfrequenties werden bepaald door later op de dag (10:00-15:00 uur), wanneer de paaractiviteit zeer hoog is, paren in copula te vangen en de kleurvormen te noteren. Weer merkten we de vrouwtjes voor vrijlating.



Figuur 3. De negatieve relatie tussen de frequentie andromorfe vrouwtjes in populaties van het lantaarntje en twee abiotische factoren; de gemiddelde temperatuur gedurende de piek (juni) van het vliegseizoen (stippellijn) en de afstand tot de kust (ononderbroken lijn).
The negative relationship between the andromorph frequency among Ischnura elegans *populations and two abiotic factors; mean temperature during the peak (June) of the reproductive season (dotted line) and the distance to coastline (solid line).*

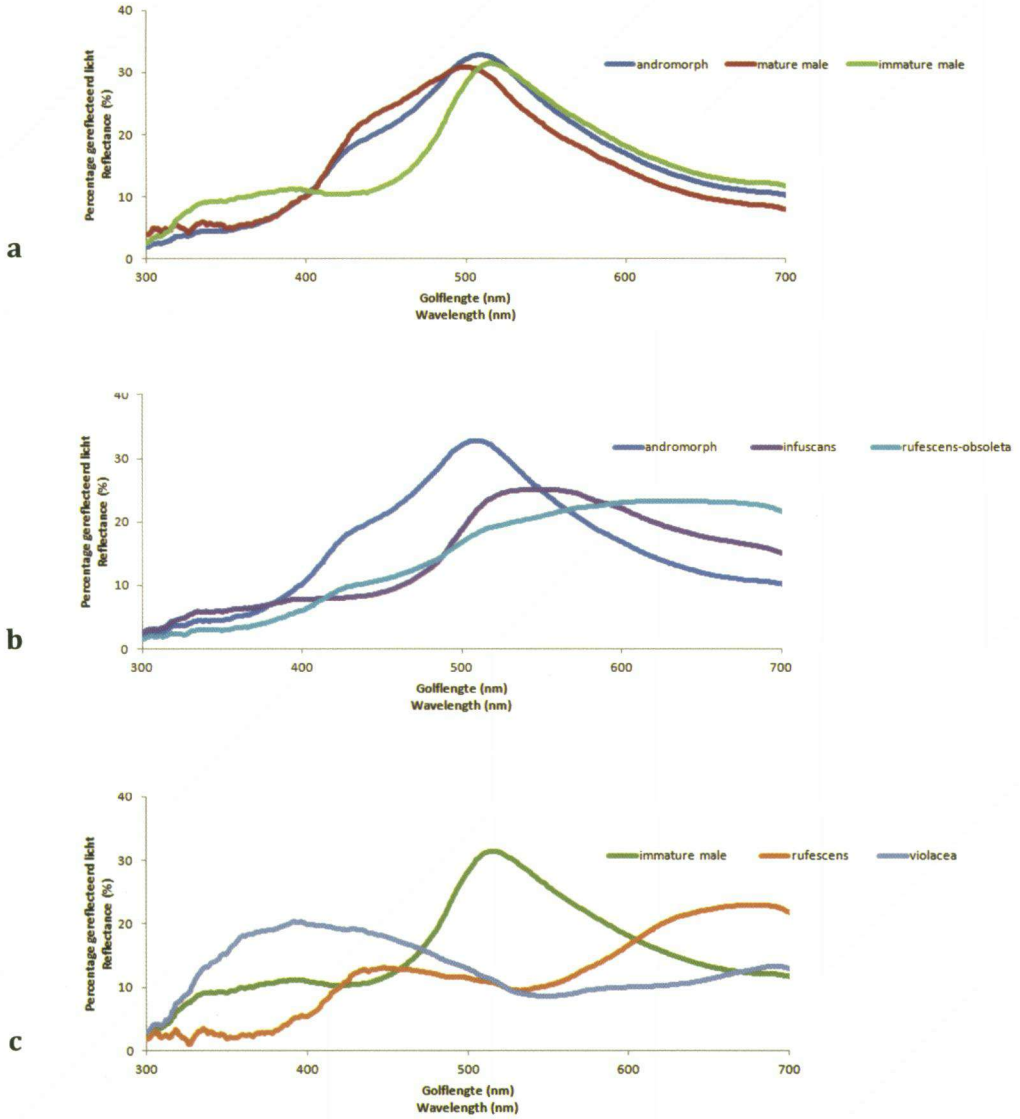
Paarkeuze-experiment

Om de mannelijke paarkeuze te onderzoeken werd in de zomer van 2008 een paarkeuze-experiment uitgevoerd (Van Gossum et al., 2011). Hiermee werd de mannelijke voorkeur in vier populaties met verschillende frequenties van andromorfe vrouwtjes (26%, 38%, 65%, 81%) bepaald voor de drie volwassen vrouwelijke vormen en voor volwassen mannetjes. Om dit te doen werden vijftien individuen van elke vorm gepresenteerd aan zes verschillende mannetjes (360 presentaties per populatie). De proportie paarpogingen door mannetjes (minimaal 0/6, maximaal 6/6) voor elke vorm werd gebruikt als maat voor mannelijke paarvoorkeur.

Resultaten en discussie

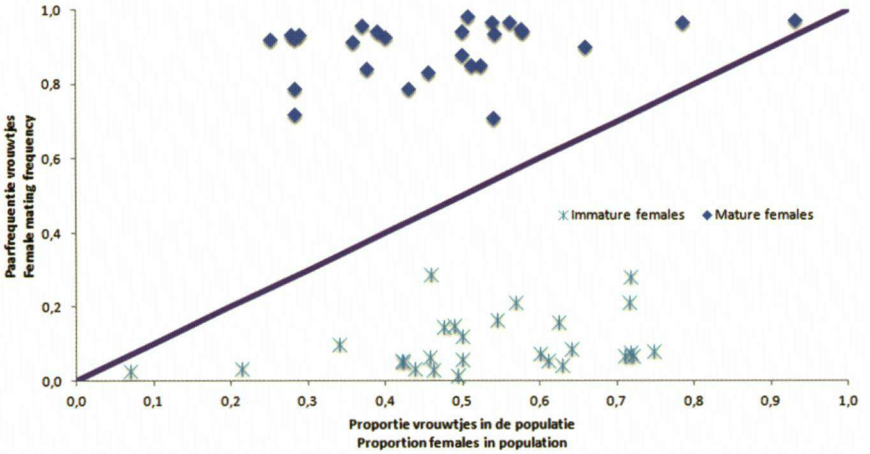
Komen de verschillende kleurvormen in elke populatie evenveel voor?

Uit ons onderzoek bleek dat er bij het Lantaarntje een grote variatie is wat betreft het relatieve voorkomen van de verschillende vrouwelijke kleurvormen tussen populaties in Nederland. Er waren zowel populaties met een minderheid aan andromorfe vrouwtjes als populaties waar andromorfe vrouwtjes de meest algemene vorm waren. Het percentage andromorfe vrouwtjes (andromorf / (andromorf + *infuscans* + *rufescens-obsoleta*) in de 30 populaties varieerde tussen de 27% en 76%, met een gemiddelde van 51% (Hammers & Van Gossum, 2008; Figuur 2). Andromorfe vrouwtjes kwamen relatief het meeste voor in populaties dicht bij de kust waar de temperaturen gedurende de piek van het vliegseizoen (Juni) het laagste waren (Figuur 3). Een andere recente studie van 120 populaties van lantaarntjes in Europa liet zien dat ook op grotere geografische schaal patronen in de vormfrequenties zichtbaar zijn (Gosden et al. 2011). Over grote delen van Europa gezien is er een duidelijk noord-zuid patroon, waarbij populaties in het noorden gemiddeld een hogere frequentie andromorfe vrouwen hebben (Gosden et al., 2011). Een mogelijke verklaring zou kunnen zijn dat de vrouwelijke kleurvormen verschillen in tolerantie voor externe omgevingsfactoren, zoals omgevingstemperatuur (e.g. Forsman, 1999 voor een voorbeeld bij sprinkhanen). Een alternatieve verklaring zou kunnen zijn dat vrouwtjes in koudere omgevingen gedurende hun adulte leven minder dagen met gunstige omstandigheden meemaken om te paren en eieren af te zetten. Hierdoor brengt lastig gevallen worden door mannetjes grotere nadelen met zich mee.



Figuur 4. De gemiddelde kleurenspectra (percentage gereflecteerd licht op elke golflengte) voor de verschillende kleurvormen. In (a) zijn het kleurenspectrum van andromorfe vrouwtjes en de kleurenspectra van onvolwassen en volwassen mannetjes afgebeeld. In (b) zijn de kleurenspectra van de drie volwassen vrouwelijke kleurvormen afgebeeld. In (c) zijn de kleurenspectra van onvolwassen mannetjes en van de twee onvolwassen vrouwelijke kleurvormen afgebeeld. Het kleurenspectrum van andromorfe vrouwtjes is niet te onderscheiden van de kleurenspectra van zowel onvolwassen als volwassen mannetjes (a), maar verschilt van alle andere onvolwassen en volwassen vrouwelijke kleurvormen (b,c). Zowel onvolwassen mannetjes als de twee onvolwassen vrouwelijke kleurvormen laten een extra piek zien in het ultraviolette gedeelte van het kleurenspectrum (c).

Spectral averages (percentage of light reflected at each wavelength) for all immature and mature female and male colour morphs. In (a) the reflectance spectrum of andromorph females is compared to the reflectance spectra of both immature and mature males. In (b) the reflectance spectra of the three mature female morphs are compared. In (c) the reflectance spectra of immature males and the two immature female morphs is shown. The body colouration of andromorph females is statistically indistinguishable from both immature and mature males (a), but different from all other immature and mature female colour morphs (b,c). Both immature males and immature females show and additional reflectance peak in the UV region of the colour spectrum.



Figuur 5. Paarfrequenties van de volwassen en onvolwassen vrouwtjes van het lantaarntje in relatie tot de proportie volwassen en onvolwassen vrouwtjes in de populatie. De diagonale lijn geeft de verwachte paarfrequentie weer. Waarden onder de lijn geven aan dat paarfrequenties lager zijn dan verwacht, gebaseerd op de populatiefrequentie. *Frequencies of mature and immature females and their proportion among mated females in the damselfly* Ischnura elegans. *The diagonal refers to the expected relationship if immature and mature females mated in direct proportion to their frequency in the female population. Values below this line indicate that mating frequencies are lower than expected based on the proportion of immature/mature females in the population.*

Helpen de kleuren van vrouwtjes de mannetjes bij het vinden van een geschikte partner?

Het is uniek voor het genus *Ischnura* dat onvolwassen individuen op de voortplantingsplek aanwezig zijn (Hammers et al., 2009). Eveneens is het uniek dat onvolwassen dieren een andere kleur hebben dan volwassen dieren (Hammers et al., 2009). Paren met een onvolwassen vrouwtje is onvoordelig voor zowel mannetjes als onvolwassen vrouwtjes en daarom kan verwacht worden dat er signalen ontwikkeld zijn om mannetjes te helpen bij hun paarkeuze. Het meest logische signaal voor mannetjes is een verschil in kleur dat gemakkelijk waarneembaar is. Voor mannetjes is paren met een onvolwassen vrouwtje onvoordelig omdat onvolwassen vrouwtjes na de bevruchting niet direct hun eitjes kunnen afzetten en er een grote kans is dat een vrouwtje later nog met een ander mannetje paart voordat ze eitjes afzet. Bij Lantaarntjes bevrucht het mannetje dat het laatste met een vrouwtje paart voordat ze eieren afzet de meeste eieren, onder andere doordat de mannetjes bij een paring eerst een groot deel van het sperma van eerdere mannen verwijderen. Er is dus een grote kans dat de paring niet direct wordt omgezet in reproductief succes. Voor onvolwassen vrouwjes is het ook onvoordelig om veelvuldig lastiggevallen te worden, omdat paringen en (het afweren van) paarpogingen ten koste gaan van de tijd die beschikbaar is voor voedselzoeken. De kleuranalyses gaven aan dat mannelijke waterjuffers in staat zouden moeten zijn onvolwassen individuen eenvoudig te herkennen. Alle onvolwassen kleurvormen, ook de jonge mannetjes met een groen borststuk, lieten een kleurenspectrum met pieken op twee golflengtes zien, terwijl volwassen individuen slechts een piek op een golflengte vertoonden (Van Gossum et al., 2011) (Figuur 4c). In overeenstemming met dit resultaat werd waargenomen dat onvolwassen vrouwtjes veel minder paarden dan volwassen vrouwtjes (Figuur 5). Interessant genoeg, in paarkeuze experimenten waarbij onvolwassen vrouwtjes niet in staat waren mannelijke paarpogingen af te weren probeerden mannetjes veelvuldig met onvolwassen vrouwtjes te paren (Hammers et al., 2009). Dit suggereert dat jonge vrouwtjes ook door hun gedrag paringen kunnen voorkomen.

Worden vrouwtjes die op mannetjes lijken minder lastig gevallen?

Een statistische analyse van de kleurenspectra van de verschillende kleurvarianten toonde aan dat de kleur van andromorfe vrouwtjes niet significant verschilde van zowel volwassen als onvolwassen mannetjes (Figuur 4a). Erg interessant was dat de kleur van volwassen en onvolwassen mannetjes wel significant van elkaar bleek te verschillen (Figuur 4a). Ook verschillen de andromorfe vrouwtjes en volwassen mannetjes aanzienlijk in kleur van beide gynomorfe vrouwelijke kleurvormen (Figuur 4a,b). In drie van de vier populaties waar we een paarkeuze experiment uitvoerden was er een duidelijk patroon in de mannelijke paarkeuze. Het aantal mannelijke paarpogingen in het experiment was het laagst voor andromorfe vrouwtjes en mannetjes, wat liet zien dat mannetjes een voorkeur hadden voor gynomorfe vrouwtjes (Van Gossum et al., 2011). In een populatie die aan het eind van het reproductieve seizoen, en na een periode van slecht weer, onderzocht werd, was er geen voorkeur voor de verschillende vrouwelijke vormen en probeerden mannetjes zelfs even vaak met andere mannetjes te paren. Mogelijk waren de mogelijkheden om te paren door het slechte weer zo beperkt dat mannetjes minder kritisch werden bij hun partnerkeuze. Ook werden in alle dertig populaties waar we de paarfrequenties van andromorfe en gynomorfe vrouwtje hebben onderzocht andromorfe vrouwtjes minder vaak parend aangetroffen dan verwacht (Figuur 2, Hammers & Van Gossum, 2008). Deze lagere voorkeur voor en lagere paarfrequenties met andromorfe vrouwtjes zouden veroorzaakt kunnen worden doordat andromorfe vrouwtjes minder goed herkend worden als vrouwtje door hun gelijkenis met mannetjes. Die gelijkenis is bevestigd door de kleuranalyse. Andromorfe vrouwtjes leken qua kleur zoveel op mannetjes dat ze statistisch niet te onderscheiden waren van zowel volwassen als onvolwassen mannetjes (Figuur 4a). Vanuit een mimicry perspectief is dit erg interessant, omdat dit zou kunnen suggereren dat andromorfe vrouwtjes door seksueel actieve mannetjes verward kunnen worden met mannetjes van alle leeftijden. Omdat de kans op verwarring hierdoor toeneemt zou de mannelijke mimicry beter kunnen werken dan wanneer slechts een type man wordt nagebootst. Uit het paarkeuze experiment bleek dat mannen een gelijke voorkeur vertoonden voor mannetjes als voor andromorfe vrouwtjes. De paarfrequentie van beide gynomorfe vrouwtjes nam ook toe met hun frequentie in de populatie, maar de paarfrequentie was over het algemeen hoger dan verwacht op basis van hun voorkomen in een populatie. Een mogelijke verklaring is dat mannetjes altijd beter zijn in het herkennen van gynomorfe vrouwtjes als mogelijke partner (vergeleken met het herkennen van andromorfe vrouwtjes). Een alternatieve verklaring zou kunnen zijn dat mannen minder bereid zijn om te paren met andromorfe vrouwen omdat deze een lagere vruchtbaarheid hebben (Svensson & Abbott, 2005). Zelfs wanneer de andromorfe vrouwtjes de meerderheid uitmaakten van de vrouwelijke populatie paarden ze niet meer dan verwacht en prefereerden mannen ze niet over gynomorfe vrouwtjes (Figuur 2). Dit geeft aan dat mannelijke paarvoorkeur niet alleen afhankelijk is van hoeveel een bepaalde kleurvorm in de populatie voorkomt, maar dat ook andere factoren een rol spelen. Zoals bijvoorbeeld verschillen tussen de vrouwelijke vormen in de kans dat ze door een mannetje herkend worden als geschikte partner. De kleuranalyses, de paarfrequenties en de paarkeuze experimenten in deze studie wijzen vooral in de richting van mannelijke mimicry als belangrijk mechanisme bij de handhaving van het kleurpolymorfisme bij deze soort. Hoe deze mannelijke mimicry precies werkt en wat de consequenties zijn van mannelijk lastigvallen voor vrouwelijke fecunditeit en overleving moet nog verder onderzocht worden.

Conclusie

Deze studie laat zien dat in het Lantaarntje, waar verschillende volwassen en onvolwassen kleurvormen voorkomen, zowel mannen als vrouwen mogelijk baat hebben bij dit kleurpolymorfisme. Het is waarschijnlijk dat de kleuren van onvolwassen individuen, mannetjes helpen om niet met onvolwassen individuen te paren. Ook is het waarschijnlijk

dat sommige vrouwtjes overmatig mannelijk lastigvallen vermijden door een zeer sprekende gelijkenis in kleur op mannetjes. De variatie in vormfrequenties tussen populaties was zeer groot en kon ten dele verklaard worden aan de hand van variatie in lokaal klimaat. Ondanks dat er recent veel onderzoek is verricht naar het hoe en waarom van vrouwelijk kleurpolymorfisme bij waterjuffers zijn er nog veel onbeantwoorde vragen. Bijvoorbeeld, hoe verschillen de verschillende kleurvormen in gedrag en hoe kan dit mannelijke paarkeuze en mannelijk lastigvallen beinvloeden? Naast kleur zouden bijvoorbeeld ook habitatgebruik of het vermogen van vrouwtjes om mannelijke paarpogingen te voorkomen belangrijk kunnen zijn.

Dankwoord

Dit artikel is een samenvatting van drie eerder gepubliceerde studies waarbij een groot aantal populaties van het Lantaarntje in Nederland is onderzocht. Dit onderzoek is uitgevoerd door een team van Belgische, Amerikaanse, Spaanse en Nederlandse onderzoekers. Wij bedanken Jessica Bots, Kathleen Huyghe, Nathan Morehouse, Rosa Ana Sánchez-Guillén en Jasper Van Heusden voor het mede-uitvoeren van de beschreven studies en de goede samenwerking. Ook willen we Tim Adriaens, Roy van Grunsven, Adolfo Cordero Rivera, Tom Sherratt en Arne Iserbyt bedanken voor nuttige discussie en commentaren.

Martijn Hammers
Behavioural Ecology and Self-Organization Group & Animal Ecology Group
Centre for Ecological and Evolutionary Studies
University of Groningen
Postbus 11103
9700 CC Groningen
The Netherlands
martijnhammers@gmail.com

Hans Van Gossum
Evolutionary Ecology Group
University of Antwerp
Groenenborgerlaan 171
B-2020 Antwerpen, België
hans.vangossum@ua.ac.be

Literatuur

Arnqvist, G. & T. Nilsson, 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. Animal Behaviour 60:145-164.

Fincke, O.M., 1987. Female monogamy in the damselfly *Ischnura verticalis* (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 16:129–143.

Forsman, A., 1999. Variation in thermal sensitivity of performance among colour morphs of a pygmy grasshopper. Journal of Evolutionary Biology 12:869–878.

Gosden, T.P., R. Stoks, & E.I. Svensson, 2011. Range limits, large scale biogeographic variation, and localized evolutionary dynamics in a polymorphic damselfly. Biological Journal of the Linnean Society 102:775-785.

Hammers, M. & H. Van Gossum, 2008. Variation in female morph frequencies and morph mating frequencies: random, frequency-dependent harassment or male-mimicry? Animal Behaviour 76:1403–1410.

Hammers, M, R.A. Sánchez-Guillén & H. Van Gossum, 2009. Differences in mating propensity between immature female colour morphs in the damselfly *Ischnura elegans* (Insecta: Odonata). Journal of Insect Behavior 22:324–337.

Parr, M.J., 1999. The Terminology of Female Polymorphs of *Ischnura* (Zygoptera: Coenagrionidae). Pantala 2 (1), 95-99.

Svensson, E.I. & J. Abbott, 2005. Evolutionary dynamics and population biology of a polymorphic insect. Journal of Evolutionary Biology 18:1503-1514.

Van Gossum, H., R. Stoks & L. De Bruyn, 2001. Reversible frequency-dependent switches in male mate choice, Proceedings of the Royal Society of London: Biological sciences 268:83–85.

Van Gossum, H., T.N. Sherratt & A. Cordero Rivera, 2008. The evolution of sex-limited colour polymorphisms. In: Cordoba-Aguilar A (editor) Dragonflies: model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford University Press, Oxford, pages 219–229.

Van Gossum, H., J. Bots, J. Van Heusden, M. Hammers, K. Huyghe & N.I. Morehouse, 2011.. Reflectance spectra and mating patterns support intraspecific mimicry in the colour polymorphic damselfly *Ischnura elegans*. Evolutionary Ecology 25:139-154.

Summary

Hammers, M. & H. Van Gossum, 2012. Helping and misleading signals in female body coloration in *Ischnura elegans*. Brachytron 15(1): 16-24.

Various animal species show coexistence of differently colored and genetically inherited phenotypes. Sometimes these polymorphisms only occur in one sex, either only in males or only in females. When only occurring in females, this is considered to result from sexual conflict. Sexual conflict occurs when males and females differ in their optimal number of matings. In promiscuous species, male reproductive success typically increases with increasing numbers of matings, while for females just a few matings are optimal. Further matings are costly and reduce female reproductive success. In the damselfly *Ischnura elegans*, mature females occur as one of three differently coloured morphs. In addition, each of these morphs undergoes irreversible colour changes from immature to mature age. Intriguingly, one of the mature female morphs shows resemblance in phenotype to the conspecific male, specifically in body colouration (andromorph). The other two female morphs show different body colouration (gynomorphs). We explored three main questions concerning the occurrence and coexistence of these different female morphs in the damselfly *I. elegans*. Firstly, we asked whether variation in the relative frequencies of different female morphs occurs among populations and whether social or environmental factors can explain patterns in such variation. Among populations, large variation in female morph frequencies was observed, with andromorphs sometimes being the least, and sometimes being the most abundant female morph. Andromorph frequencies declined across populations with increasing ambient temperature. Secondly, we explored if males are aided by female body colouration to find and recognize suitable mating partners. Males appeared to avoid mating immature individuals, which may be explained by differences in colour characteristics between immature and mature females. Thirdly, we asked whether andromorphs can be considered male-mimics that, as a result of their colour, succeed in reducing male harassment. Our work showed that andromorphs and males could not be distinguished based on colouration of their pale body parts. In line with this observation, males showed low mating interest for andromorphs, suggesting that andromorphs may indeed succeed in escaping from excessive male mating interest. Together our results show that colour signals by female damselflies may both help and hinder males in their mating decisions. Further, it appears that male harassment alone does not adequately explain female colour polymorphism in damselflies, and that other factors may play a significant role.

Keywords: *Ischnura elegans*, colour polymorphism, frequency-dependent selection, geographical variation, mate choice, mimicry, sexual conflict