

Carrièrebeslissingen van Beekjuffers (*Calopteryx*)

C. Both

Bosbeekjuffer (*Calopteryx virgo*) mannen zitten te rusten op Pijlkruidbladeren. Af en toe vliegt een man op om een te dichtbij komende buurman achterna te vliegen. Na een korte schermutseling keren beide juffers weer terug naar hun oorspronkelijke plek. Een enkele maal gaat een dergelijk conflict echter over in een meer serieus gevecht. Twee mannen kunnen wel een half uur achter elkaar aan vliegen, waarbij de vleugels in de achtervolgingen soms tegen elkaar aanschuren. De felheid waarmee gevochten wordt doet vermoeden dat er veel op het spel staat. Het lijkt een uitputtingsslag, maar geen van beide wil de handdoek in de ring gooien. Totdat na ruim een half uur, plotseling één man wegvliegt, waarna de rust terugkeert.

Deze waarneming zet aan tot denken. De eerste vraag die boven komt, is waarom deze beekjuffer mannen nu eigenlijk vechten. Voor een soort die gemiddeld misschien maar enkele dagen te leven heeft als imago, is een investering van een half uur voor een gevecht niet gering. De waarneming bleek niet op zichzelf te staan, want we zagen beekjuffers vaker in dergelijk langdurige veldslagen verwikkeld. Het lijkt dus een meer algemeen gedragspatroon te zijn van beekjuffers. De verklaring voor dit gedrag moet gezocht worden in de baten die het oplevert in voortplanting en/of overleving. Immers alleen wanneer de baten die dergelijk gedrag met zich meebrengen opwegen tegen de kosten zal het gedrag geëvolueerd zijn. De volgende vraag die zich opdringt, is wat bepaalt wie van de twee vechtende beekjuffers wint, en wie verliest. Het beantwoorden van dergelijke vragen is alleen mogelijk wanneer er nauwkeurige waarnemingen worden gedaan aan het gedrag van individueel gemerkte beekjuffers. Hiertoe is een poging gedaan op zomerkampen in Luxemburg en Twente van de Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie (NJN) in 1994. De waarnemingen werden verricht langs de Wark (L) tussen 8 en 12 juli, en langs de Dinkel (Twente) tussen 20 en 26 juli.

In dit artikel zullen enkele aspecten van het gedrag van de Bosbeekjuffer en de Weidebeekjuffer (*C. splendens*) worden beschreven. Het is voor een deel gebaseerd op waarnemingen die zijn verricht op bovenstaande kampen, en voor een belangrijk deel op gedragsonderzoek van anderen aan (deels andere) beekjuffersoorten. Dit artikel heeft niet als doel om een volledig beeld te schetsen van het leven van de beschreven soorten. Veeleer wil ik laten zien dat onderzoek aan libellen zich niet hoeft te beperken tot faunistiek, en dat gedragsonderzoek aan libellen minstens zo boeiend kan zijn. Het door ons verrichte onderzoek was geheel explorerend van aard, waardoor in dit stuk nauwelijks kwantitatieve analyses worden gepresenteerd. Verder richt dit artikel zich voor het belangrijkste deel op het gedrag van beekjuffermannen. Dit is niet omdat het gedrag van

Grondslagen voor dit onderzoek

De beslissing of een beekjufferman moet gaan vechten of niet, en als hij vecht hoe lang hij dit vervolgens vol moet houden, is slechts één van de vele beslissingen die een beekjuffer moet maken tijdens zijn leven. Zo zijn er beslissingen bijvoorbeeld over of hij voedsel moet gaan zoeken of een vrouwtje, of hij een territorium gaat verdedigen of daarmee wacht. In dit artikel wordt beslissing gebruikt voor situaties waarin een individueel dier meerdere mogelijkheden heeft, waaruit hij/zij een keuze moet maken. Beslissing refereert niet naar een bewust besluitvormingsproces dat het dier ondergaat. Het kan gezien worden als een evolutionair vastgelegde regel, die stelt: indien deze prikkel ontvangen wordt, reageer daar dan met dit gedrag op.

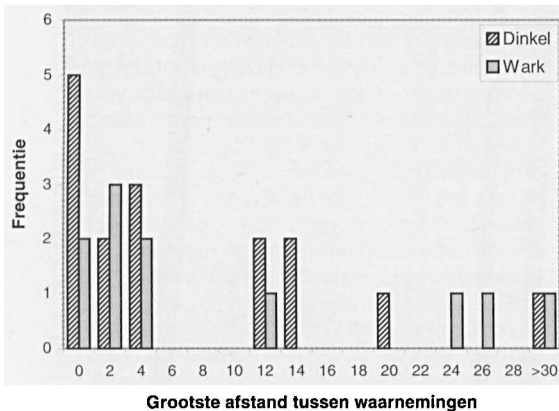
Gedrag kan worden begrepen vanuit een evolutionaire context. Het gaat in de evolutie om hoeveel nakomelingen een individu tijdens het leven produceert ten opzichte van andere individuen. Evolutionaire verklaringen van gedrag richten zich daarom ook op hoe het gedrag de overleving en voortplanting van een individu beïnvloedt.

vrouwen minder interessant is. De reden is dat mannen zich opvallender gedragen en een sterkere plaatstrouw hebben dan vrouwen, wat het onderzoek makkelijker maakt. Om het gedrag goed te begrijpen vanuit evolutionair perspectief, is het echter noodzakelijk om uiteindelijk de interactie tussen het gedrag van mannen en vrouwen te bestuderen. In het kader op de vorige pagina staat meer over de manier van denken die aan dit artikel ten grondslag ligt.

Territoria

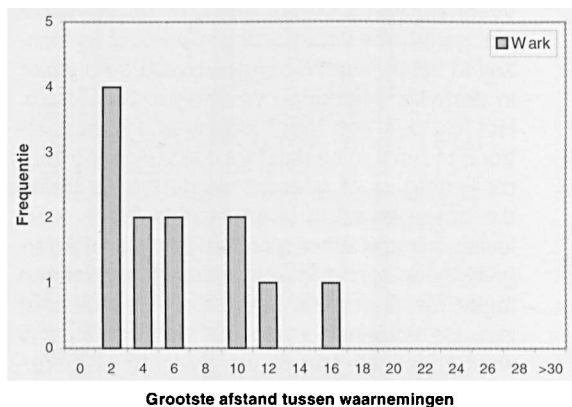
De aandacht werd in eerste instantie getrokken door de conflicten die we zagen bij zowel Bos- als Weidebeekjuffers. Mannen van beide soorten bleken regelmatig meer dan een half uur met elkaar te vechten. Er moest iets belangrijks op het spel staan, maar de vraag was wat dit was. De meest voor de hand liggende hypothese was dat mannen een territorium verdedigden, en dat de conflicten om deze territoria werden gevoerd. Om dit aannemelijk te maken is het belangrijk om eerst te laten zien dat beekjuffers inderdaad territoria verdedigen. Aantonen dat beekjuffers territoria verdedigen, vereist dat: (1) we laten zien dat individuen plaatstrouw zijn op een klein gebied, en (2) dat dit verdedigd wordt tegen soortgenoten.

Plaatstrouw kan alleen onderzocht worden aan individueel gemerkte beekjuffers. Merken werd gedaan door gevangen beekjuffers op de bovenkant van het achterlijf unieke combinaties van gekleurde stippen aan te brengen. Dit leek weinig verstoring op te leveren; na vrijlaten leken de gemerkte beekjuffers zich normaal te gedragen. Vervolgens werd er elk half uur genoteerd waar gemerkte beekjuffers zich bevonden langs de beek. Van Weidebeekjuffers bleken sommige individuen op beide waarnemingsplekken duidelijk plaatstrouw te zijn (figuur 1); binnen de 2 tot 4 uur dat werd waargenomen lagen de uiterste waarnemingen slechts enkele meters van elkaar. Er is echter ook een groep mannen die een veel groter gebied in gebruik heeft, waarbij de afstand tussen de uiterste waarnemingen groter is dan twaalf meter. De waarnemingen van de Bosbeekjuffer laten een dergelijk patroon zien, hoewel hier de tweedeling minder sterk lijkt te zijn (figuur 2). Hierbij moet bedacht worden dat het waarnemingsgebied niet groter was dan 40 meter langs de beken, dus dat meer extreme verplaatsingen waarschijnlijk gemist zijn. Tevens werden aan de Dinkel acht van de 24 mannen die gemerkt werden niet of slechts eenmaal teruggezien, wat waarschijnlijk betekent dat deze mannen het waarnemingsgebied hebben verlaten.



Figuur 1
Frequentieverdeling van de afstand in meters tussen de twee verst uit elkaar liggende waarnemingen van individueel gemerkte Weidebeekjuffer-mannen. De waarnemingen zijn verricht langs de Dinkel en langs de Wark.

Frequency distribution of the distance (m) between the most distant observations of individually marked C. splendens males.



Figuur 2:
Frequentieverdeling van de afstand in meters tussen de twee verst uit elkaar liggende waarnemingen van individueel gemerkte Bosbeekjuffer mannen langs de Wark.

Frequency distribution of the distance (m) between the most distant observations of individually marked C. virgo males along the river Wark (L).

Naast de plaatstrouw die de helft tot driekwart van de mannen hadden, was er duidelijk sprake van verdediging van het gebied waar ze voorkwamen. Redelijk frequent werden korte gevechten met buurmannen geleverd, terwijl alle andere mannen die voorbij kwamen achterna werden gezeten. Gegeven de bovenstaande criteria voor het onderscheiden van territoria, kan gesteld worden dat tenminste een deel van de beekjuffermannen een territorium verdedigde.

De volgende vraag is of de mannen die veel minder plaatstrouw leken te zijn wel of geen territorium verdedigden. Het is immers mogelijk dat niet alle mannen in staat zijn om zelf een territorium te verdedigen. Waarnemingen aan de minder plaatstrouwe mannen wezen uit dat deze mannen ook minder betrokken waren in conflicten. Deze mannen verdedigen dus inderdaad geen territorium. Wat ons uiteindelijk weer voor een nieuw dilemma plaatst, want waarom verdedigen sommige beekjuffers wel een territorium, terwijl andere dat niet doen? Het antwoord op deze vraag laat nog even op zich wachten; eerst zal ingegaan worden op een kwestie die hier direct verwant aan is. En dat is het verschijnsel van de bijzonder lange gevechten die in de inleiding werden beschreven.

Conflicten

De langdurige conflicten die we zo anecdotisch waarnamen, bleken niet eenvoudig waarneembaar te zijn in onze gemerkte populaties. Het is zo'n fenomeen dat wanneer je er naar op zoek gaat duidelijk zeldzamer blijkt te zijn dan je had verwacht. Er was slechts één conflict dat we goed konden waarnemen. Bosbeekjuffer 'geelgroen' verdedigde een territorium langs de Wark (Luxemburg), en werd slechts gezien over een afstand van twee meter. De waarnemingen begonnen met een kort conflict met buurman 'roodgeel', dat slechts anderhalve minuut duurde. Enkele minuten later verscheen er een ongemerkte man ten tonele, die het conflict met 'geelgroen' aanging. Dit conflict was duidelijk anders dan de kortdurende conflicten tussen buurmannen, waarbij na enig heen en weer vliegen het conflict werd beslecht. Dit conflict duurde lang, en nam in hevigheid toe; eerst werden slechts korte achtervolgingen verricht, maar deze werden allengs langer, waarbij we

de vleugels van beide mannen elkaar hoorden raken. In het begin was het voornamelijk "geelgroen" die de indringer achterna ging, maar in de loop van het volgende half uur veranderden de verhoudingen geleidelijk. Na een half uur van bijna continue achtervolging zagen we 'geelgroen' verdwijnen. De ongemerkte man bleef achter en begon zijn nieuw verkregen territorium onmiddellijk te verdedigen tegen de burens. Dit leek het einde van het conflict en de overname van het territorium. Na een kwartier verscheen 'geelgroen' echter weer, en startte het conflict bijna van voren af aan. Er was nog een kwartier nodig om uit te maken wie de eigenaar van het territorium zou zijn. Uiteindelijk bleek dit de ongemerkte man te zijn.

Het enige goed waargenomen lange conflict laat dus zien dat het conflict gaat om het bezit van een territorium tussen diens eigenaar en een indringer zonder territorium. Waarnemingen van anderen ondersteunen deze waarnemingen, maar laten ook zien dat dergelijke conflicten voorkomen tussen territoriale mannen die beide hetzelfde territorium claimen (Pajunen, 1966; Waage, 1987; Marden & Waage, 1990; Plaistow & Siva-Jothy, 1996). Waage (1987) Plaistow en Siva-Jothy (1996) hebben laten zien dat dit soort gevechten inderdaad een uitputtingsslag zijn. Zij lieten territoriale mannen (deels kunstmatig) dit soort lange conflicten uitvechten, totdat duidelijk was wie won en wie verloor. Vervolgens vingen ze beide mannen en bepaalden ze hoeveel energie in de vorm van vetreserves ze na het conflict nog over hadden. Hieruit bleek dat de verliezer bijna geheel door z'n energiereserve heen was, terwijl de winnaar nog duidelijk voorraden beschikbaar had. Dus inderdaad de uitputtingsslag die we reeds vermoedden. Het is interessant om te weten dat mannen de energiereserve die ze hebben verbruikt niet meer kunnen aanvullen tot het niveau van het begin van volwassenheid. Dit betekent dat mannen slechts een- tot tweemaal in staat zijn om een dergelijk lang conflict te voeren om een territorium.

Partnerkeuze

De mannen die niet plaatstrouw waren (zie figuur 1 en 2), zijn dus waarschijnlijk mannen die inderdaad geen territorium verdedigden op dat moment. Deze groep bestaat waarschijnlijk

lijk uit twee verschillende typen mannen, namelijk enerzijds jonge mannen die nog geen poging hebben gedaan om een territorium te verkrijgen en anderzijds mannen die oud zijn en niet genoeg energie meer hebben om een territorium te verkrijgen (Waage, 1988). Het grote voordeel van een territorium is dat dit de kans vele malen vergroot om met een vrouwtje te paren en hierdoor nakomelingen te krijgen. Territoriale en niet-territoriale mannen volgen duidelijk verschillende strategieën om aan de vrouw te komen. De territoriumhouders hanteren de meest elegante strategie, namelijk die van het overreden van een vrouw. Ze doen dit door een karakteristieke en spectaculaire baltsvlucht, waarbij de achterste punt van het achterlijf opgekruld wordt, en ze als een helikopter boven het water stilstaan. Soms is zelfs dit niet genoeg, en laten mannen zich in het water vallen, drijven een stukje mee, om vervolgens weer uit het water op te vliegen en de baltsvlucht te vervolgen. De functie van dit laatste gedrag is niet geheel duidelijk, maar het zou kunnen zijn dat mannen op deze manier aan vrouwen kunnen laten zien hoe groot de stroomsnelheid in hun territorium is (Wingfield & Pain, 1992). Dit is belangrijk, omdat de eieren zich beter ontwikkelen in sterker stromend water. Een alternatieve, en misschien wel meer aantrekkelijke, verklaring is dat mannen op deze manier laten zien waartoe ze nog energetisch in staat zijn. Dit is voor vrouwtjes belangrijk, omdat deze vaak worden gestoord door andere mannen tijdens de eileg (Waage, 1979, 1988). Een goede man die in staat is om rivaliserende mannen op afstand te houden, zou daarom wel eens de voorkeur kunnen verdienen.

Mannen zonder territorium hebben een minder subtiele manier om met een vrouw te paren. Zij zijn vaak rustend te vinden in de vegetatie aan de oevers, maar zodra een vrouw over het water vliegt komen deze mannen in actie en gaan ze vaak en masse achter deze vrouw aan. Het vervolg is vaak een soort wedstrijd; enerzijds tussen de vrouw die probeert te ontsnappen, anderzijds tussen de mannen om het eerst bij deze vrouw te zijn. Een andere manier waarop niet-territoriale mannen paringen kunnen krijgen is door het 'stelen' van een vrouw uit een territorium. Dit is niet gemakkelijk, want na een copulatie gedraagt een territoriale man zich buitengewoon agressief tegen alles wat vliegend in de buurt komt (Waage, 1979). Het

maakt weinig uit of dit nu een andere beekjuffer is of een glazenmaker (*Aeshna*), alles wordt aangevallen en indien mogelijk weggejaagd. Tijdens de observaties bleek de reden hiervoor eenmaal duidelijk. In een territorium was een vrouw bezig haar eieren af te zetten en de man gedroeg zich zoals hierboven beschreven. Slechts één ogenblik van verslapping was voldoende; een andere man kwam het territorium binnenvliegen, pakte met zijn achterlijfsaanhangsels de ei-afzettende vrouw bij haar halschild en vloog er mee weg. Omdat beekjuffermannen het sperma van vorige paringen uit het vrouwtje kunnen verwijderen voordat ze zelf copuleren (Waage, 1979; Siva-Jothy & Hooper, 1996), heeft in dit geval de investering in de balts geen enkele nakomeling opgeleverd.

Carrièreplanning

Hoewel niet-territoriale mannen dus alternatieve strategieën hebben ontwikkeld om ook nog nakomelingen voort te brengen in deze fase van hun leven, zijn ze hier niet heel succesvol in. Plaistow & Siva-Jothy (1996) schatten dat per dag een territoriale man van de Iberische beekjuffer (*C. xanthostoma*) gemiddeld 1000 maal meer eieren bevrucht dan een niet-territoriale man. Dit geeft gelijk de waarde aan van een territorium voor een beekjufferman. Het is nu ook duidelijk waarom er zulke verbeteringen worden uitgevochten tussen mannen als het gaat om het bezit van territoria: er staat duidelijk veel op het spel. Hoewel er al tamelijk veel bekend is over het paarsysteem van beekjuffers, weten we nog niet heel erg veel over de carrièrebeslissingen die gemaakt worden. Wanneer mannen slechts een- of tweemaal in hun leven een groot conflict kunnen aangaan, moeten ze dit wel op het goede moment doen. Eén van de mogelijkheden die sommige mannen zouden kunnen benutten, is het wachten totdat er een conflict ontstaat tussen een territoriale man en een indringer. Wie van deze twee het gevecht ook wint, hij zal altijd veel van zijn reserves verbruikt hebben en gemakkelijk verslagen kunnen worden door een jonge man met veel reserves. Het is dus mogelijk dat mannen op dit soort mogelijkheden wachten. Echter, indien alle jonge mannen zo zouden wachten, dan zal zich nooit zo'n mogelijkheid voordoen. Het betekent echter ook dat het voor een jonge man bijna nooit voorde-

lig kan zijn om een gevecht aan te gaan wanneer er meer jonge mannen zonder territorium in de buurt zijn. Het is duidelijk dat het geen makkelijke beslissing zal zijn wanneer een gevecht moet worden aangegaan.

Een andere manier om een territorium te verkrijgen is door simpelweg te wachten totdat een eigenaar verdwijnt en vervolgens dit territorium te bezetten. Dit is een redelijk passieve methode, die weinig energie kost, maar ook onzeker is. Wanneer veel andere mannen deze methode toepassen zal de winst klein zijn. Ook dit is dus een optie waarvan de waarde afhankelijk is van het spelletje dat door andere mannen in de populatie gespeeld wordt. Het geheel is verder nog eens te compliceren wanneer bedacht wordt dat territoria ook nog in kwaliteit verschillen. Hoeveel energie zou een man moeten investeren in een slecht territorium, en hoeveel in een goed territorium? En als de baltsvlucht waarbij in het water wordt gelegen inderdaad energetisch kostbaar is, maar wel aan-

trekkelijk gevonden wordt door vrouwen, dan heeft dit tot gevolg dat hoe meer energie wordt besteed aan het verkrijgen van een territorium, hoe minder energie er in deze (en andere) activiteiten kan worden geïnvesteerd. Er blijven dus genoeg interessante aspecten over voor een nieuwsgierig onderzoeker.

Tot slot

Het mooie is dat die beekjuffers er niet minder mooi op worden, wanneer je zo over hun gedrag filosofeert. Ze dansen dit voorjaar weer net zo mooi boven het stromende water. Misschien dit jaar met wat meer mensen die er van genieten en proberen om hun bijzondere levensgeschiedenis te begrijpen. Er is nog genoeg te ontdekken.

Christiaan Both
Droevendaalsesteeg 57
6708 PB Wageningen
email: Both@cto.nioo.knaw.nl

Summary

C. Both, 1997. Career-decisions of *Calopteryx*-species. *Brachytron* 1 (1): 11–15.

Males of *Calopteryx splendens* and *C. virgo* sometimes engage in long, escalated fights. This paper addresses the question why these damselflies spend so much time and energy in those fights. By individually marking males from both species we showed that about three quarters of the marked individuals was restricted to a particular site. These males were frequently involved in short disputes with bordering males, suggesting that the males defended territories. Males not restricted to a particular site hardly got engaged in these border disputes, suggesting that these males were non-territorial. Only one escalated fight was observed in which a marked territorial male was displaced by a non-territorial individual after more than 30 minutes continuous fighting. Territorial males attracted females by a flight display, sometimes including a part in which males entered the stream and floated some distance downstream. Non-territorial males chased females in a pursuit flight. The territorial strategy is far more rewarding in *Calopteryx* damselflies, resulting in 1000 times more eggs fertilized per day than males without territories (Plaisow & Siva-Jothy, 1996). The escalated fights seem to be a way of getting the preferred mating option.

Literatuur

- GIBBONS, D.G. & D. PAIN, 1992. The influence of river flow rate on the breeding behaviour of *Calopteryx* damselflies. *J. Animal Ecology* 61: 283-289.
- MARDEN, J.H. & J.K. WAAGE, 1990. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Anim. Behav.* 39: 954-959.
- PAJUNEN, V.I., 1966. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo*. *Annales Zoologici Fennici*, 3, 301-203.
- PLAISTOW, S. & M.T. SIVA-JOTHY, 1996. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1233-1238.
- SIVA-JOTHY, M.T. & R.W. HOOPER, 1996. Differential use of stored sperm during oviposition in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 389-393.
- WAAGE, J.K., 1979. Adaptive significance of postcopulatory guarding of mates and nonmates by male *Calopteryx maculata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 147-154.
- WAAGE, J.K., 1987. Choice and utilization of oviposition sites by female *Calopteryx maculata*. 1. Influence of site size and the presence of other females. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 439-446.
- WAAGE, J.K., 1988. Confusion over residency and the escalation of damselfly territorial disputes. *Anim. Behav.* 36: 586-595.