

Wat is de functie van demonstrenen van het achterlichtje door mannetjes van beekjuffers (*Calopteryx*)?

J.J. Beukema

Achterlichtjes bij beekjuffers

Volwassen mannetjes van beekjuffers (*Calopteryx*) vallen niet alleen op door hun kenmerkende donkere vleugelkleur, maar ook door een opvallende lichtgekleurde vlek aan de onderkant van de laatste drie achterlijfssegmenten. Deze vlek is wittig bij de Weidebeekjuffer (*C. splendens*), geel bij de Iberische beekjuffer (*C. xanthostoma*), oranje bij de Bosbeekjuffer (*C. virgo*), en karmijnrood bij de Koperen beekjuffer (*C. haemorrhoidalis*). Vooral tegen de donkere achtergrond van de gespreide donkergekleurde vleugels vormt deze vlek een opvallend contrast. SCHMIDT (1953) was de eerste, die aan een signaalfunctie dacht en dit lichtgekleurde achterlijfsuiteinde een 'achterlichtje' noemde.

Gebruik van het achterlichtje bij het 'watervertoon'

Het achterlichtje wordt door beekjuffers omhooggebogen in specifieke situaties (namelijk als er een vrouwtje in het territorium aanwezig is) en altijd samen met een specifiek gedrag, waarbij het mannetje de trillende achtervleugels spreidt in een starre vertikale stand en heel langzaam met voorvleugelbewegingen heen en weer vliegt. Hierdoor ontstaat een opvallend groot en langzaam bewegend donker vlak, waartegen het achterlichtje duidelijk afsteekt. Alleen als het mannetje zich in deze houding afwendt van het vrouwtje komt het signaal maximaal over. Het mannetje vliegt op deze manier over of richting het wateroppervlak, raakt soms in een soort zweeflanding het water en wordt in die gevallen vaak een eindje meegesleept door de stroom. We duiden dit spectaculaire gedrag verder aan met 'watervertoon'.

Bij mannetjes van Europese beekjuffersoorten is het watervertoon zowel aan het begin van de balts als kort na de paring waar te nemen. Wel moet worden aangetekend, dat het watervertoon

toon slechts betrekkelijk weinig vóór de paring wordt uitgevoerd. PAJUNEN (1966) noemt het 'nogal zeldzaam' bij *C. virgo* en GIBBONS & PAIN (1992) zagen het bij slechts 15% ($n = 132$) van de paringspogingen van *C. xanthostoma* en bij 17 en 29% ($n=173$ en 182) van die van *C. haemorrhoidalis*. Gewoonlijk wordt de paring niet ingeleid door watervertoon maar door een baltsdans die het mannetje vóór de kop van het vrouwtje uitvoert met zijn eigen kop naar het vrouwtje gericht. Het mannetje voert deze baltsdans vaak ver boven en naast het water uit, zonder daarbij het achterlichtje aan het vrouwtje te tonen. Alleen HEYMER (1973) beschrijft het watervertoon als de normale inleiding tot de verdere paringsceremonie bij verscheidene Europese soorten beekjuffers.

Veronderstelde functies van het watervertoon

Doorgaans wordt de functie van het watervertoon gezien als het tonen aan het vrouwtje van de territoriumplaats (ZAHNER, 1960; PAJUNEN, 1966; HEYMER, 1973). Alleen GIBBONS & PAIN (1992) denken aan een andere functie van het watervertoon (dat zij 'floating display' noemen) bij *C. xanthostoma* en *C. haemorrhoidalis*, namelijk het laten zien van de kwaliteit van het territorium. Hoe sneller een mannetje door de stroom wordt weggevoerd, hoe beter zijn territorium zou zijn. Zij tonen aan, dat er in territoria met snel stromend water vaker gepaard wordt. Het is echter onduidelijk of een vrouwtje de stroomsnelheid werkelijk kan schatten aan de hand van een wegdrijvend mannetje. Ook BOTH (1997) sluit zich aan bij de interpretatie dat het watervertoon een indicatie geeft van de stroomsnelheid van het water en daarmee van de kwaliteit van het territorium en de eilegplaats. Tevens oppert hij dat de uitvoering van het watervertoon iets zou kunnen zeggen over de kwaliteit van het mannetje. Een mannetje met veel kracht en uithoudings-

vermogen toont door middel van deze vertoning misschien dat hij ook zijn territorium goed kan verdedigen tegen concurrerende indringers, die het ei-afzetten zouden kunnen verstoren.

Eigen waarnemingen

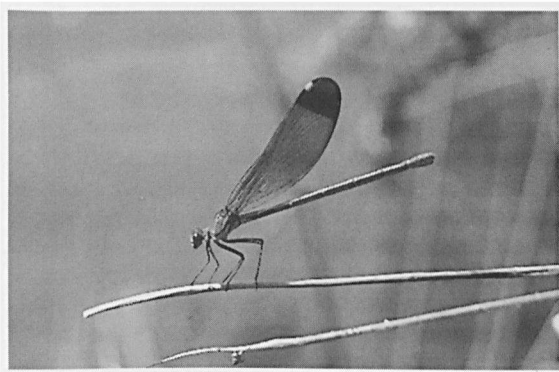
Samengevat is het thans onduidelijk of het watervertoon enige andere functie heeft dan het tonen aan het vrouwtje dat er een eilegplaats is en waar deze zich bevindt. Daarom heb ik mijn aantekeningen over het gedrag van *C. haemorrhoidalis* op een rijtje gezet. Deze beekjuffer is een algemene soort langs stromend water in het westelijke Middellandse-zeegebied. Waarnemingen werden verricht aan beekjes aan de noord- en zuidkant van de oostelijke Pyreneeën. Tijdens het volgen van gemerkte dieren zag ik, min of meer bij toeval, ook verscheidene paringsceremoniën. Het gaat hier dus om incidentele waarnemingen, maar het zijn er voldoende om enkele conclusies te kunnen trekken.

Het watervertoon werd verreweg het meest gezien na de paring. Na het verbreken van het paringsrad werd het als regel (11 van de 13 keer) één of meer keren uitgevoerd. Na het loslaten van het vrouwtje ging het mannetje altijd eerder dan het vrouwtje terug naar het centrum van het territorium. Het vrouwtje bleef doorgaans nog ongeveer een minuut zitten op de paringsplaats, meestal een struik 0,5 tot 2 m. schuin-boven het centrum van het territorium. Zodra het vrouwtje opvloog kwam het mannetje gewoonlijk in actie met zijn watervertoon in het centrum van het territorium. Daar

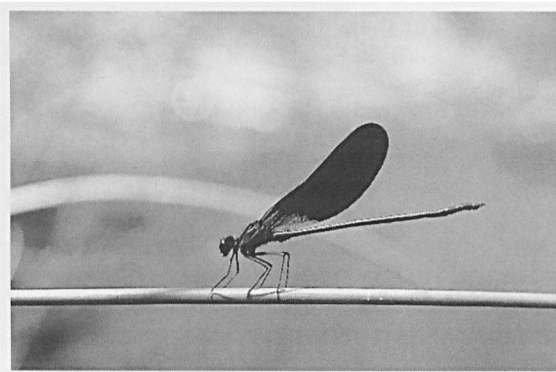
bevond zich altijd een geschikte eilegplek in de vorm van drijvende waterplanten, uit het water omhoog stekende planten of in het water naar beneden groeiende wortels van struiken of bomen. Als het vrouwtje na een watervertoon eieren afzette, gebeurde dat altijd op of vlakbij de door het mannetje aangewezen plaats. Bij 8 van de 11 waarnemingen werd de afstand tussen de plaats van het watervertoon en het eiafzetten geschat. Deze afstand bedroegen tussen de 0 en 20 cm, gemiddeld 12,5 cm. In de twee gevallen, waarin het vrouwtje eieren ging afzetten zonder voorafgaand watervertoon van het mannetje, gebeurde dit één keer binnen het territorium en de andere keer vererbuiten.

Watervertoon van het mannetje was opnieuw te zien als het vrouwtje tijdens de eilegperiode even pauzeerde en opvloog. Het grootste aantal keren, dat ik na één paring watervertoon zag uitvoeren was acht maal. Het gemiddelde was drie keer ($n = 8$). Dit watervertoon werd altijd uitgelokt door vliegbewegingen van het vrouwtje. Het mannetje bleef bij deze reacties op het vrouwtje altijd in het centrum van zijn territorium. HEYMER (1973) zag bij *C. haemorrhoidalis* ook nog dat mannetjes enige tijd na het verbreken van het paringsrad dansend naar een treuzelend vrouwtjes toevlogen, ze soms aanstootten en met watervertoon uitdrukkelijk uitnodigden te volgen naar de eilegplek. Zo'n initiatief van mannetjes heb ik nooit waargenomen.

Na de paring verdedigden de mannetjes de eileggende vrouwtjes effectief tegen rivaliserende mannetjes. De totale eilegperiode (exclusief pauzes) werd bij zes vrouwtjes gemeten. Bij vijf binnen het territorium eileggende



Figuur 1.
Calopteryx haemorrhoidalis (♀ links, ♂ rechts).



Calopteryx haemorrhoidalis (♀ left, ♂ right).

Foto's: V.J. Kalkman

vrouwtjes varieerde deze tijd van 5 tot 30 minuten, gemiddeld 15 minuten. Het ene vrouwtje dat buiten het territorium haar eieren probeerde af te zetten werd daarbij al binnen een minuut gestoord door een ander mannetje. Deze waarnemingen over de eilegduur stemmen goed overeen met die van WAAGE (1978) bij de Amerikaanse soort *C. maculata*. Bij door het mannetje beschermde vrouwtjes duurde het eiafzetten daar gemiddeld 13.4 minuten ($n = 156$), bij onbeschermden vrouwtjes echter gemiddeld slechts 2,4 minuten ($n = 106$). PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) vonden bij *C. xanthostoma* nog grotere verschillen in eilegtijd tussen beschermde en onbeschermden vrouwtjes.

Het watervertoon werd ook waargenomen bij de balts die vóór de paring. Als we waarnemingen van baltsgedrag alleen tellen wanneer daar een paring op volgde, dan werd de baltsdans rond het vrouwtje bij vier van de negen waarnemingen kort (hoogstens vijf seconden) door het mannetje onderbroken met het uitvoeren van watervertoon. Dit was dus in minder dan de helft van de gevallen, significant minder dan de 11 van de 13 keer ná de copulatie (χ^2 test, $p < 0,05$). Bij dit watervertoon vóór de paring kwam het vrouwtje soms wel wat dichterbij, maar ze ging nooit naar het water, laat staan dat ze het mannetje volgde in zijn dansbewegingen, zoals HEYMER (1973) het zag bij *C. haemorrhoidalis* (zie figuur 3).

Het watervertoon bij *C. haemorrhoidalis* nam ik uitsluitend bóven het water waar; hoogstens de poten van het mannetje raakten het water of de waterplanten. Van de totaal 28 vermeldingen van watervertoon in mijn aantekeningen over deze soort is er geen enkele waarbij het mannetje duidelijk over enige afstand werd meegesleept door de stroom. Richting, laat staan sterkte van de stroom, viel uit het watervertoon dus nooit op te maken.

Discussie

Het belang van het afzetten van eieren dichtbij het centrum van het territorium is duidelijk. Het vrouwtje wordt dan namelijk tijdens het eiafzetten niet gestoord door andere mannetjes. In het eerste half uur na een paring kan een vrouwtje zo in alle rust haar eieren afzetten. Het mannetje is dan zeer agressief tegen indringers (eigen waarnemingen en WAAGE, 1979b).

Voor een mannetje is de strategie van het verdedigen van een territorium en het ervoor zorgen dat het vrouwtje na de paring de eieren binnen het territorium afzet zeer effectief. PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) vonden bij *C. xanthostoma* niet alleen meer paringen bij territoriale mannetjes, maar hun vrouwtjes konden ook nog eens heel veel langer bezig zijn met eiafzetten dan bij niet-territoriale man-

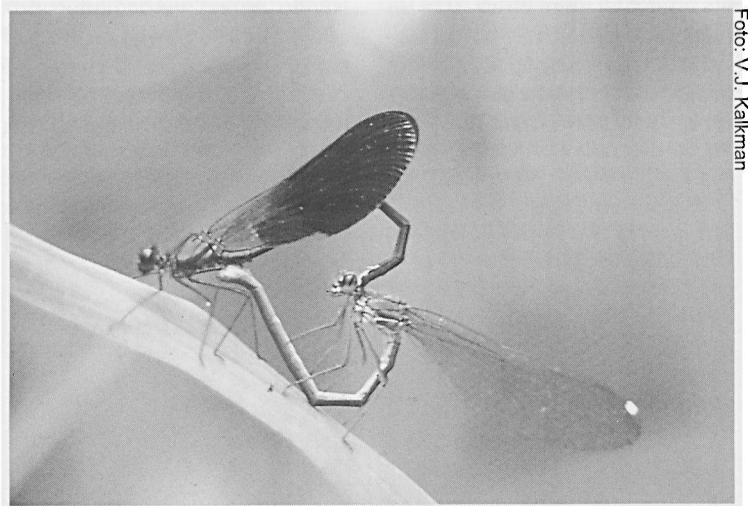
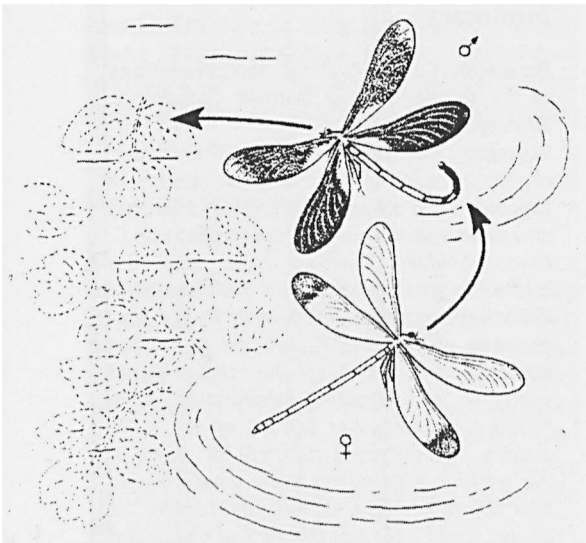


Foto: V.J. Kalkman

Figuur 2.
Paringswiel *Calopteryx xanthostoma*. Het achterlichtje van het mannetje is goed zichtbaar.

Copulation of Calopteryx xanthostoma. The 'rear light' of the male is well visible.

netjes. Zo leverde territoriumbezit per uur wel 1000 keer zoveel bevruchte eieren op. Bij de Amerikaanse soort *C. maculata* vond WAAGE (1979b) dergelijke verschillen tussen de situaties waarbij vrouwtjes wel of niet beschermd werden. Een uitgesproken voorwaarde voor het slagen van deze strategie is wel, dat het vrouwtje na de paring binnen het territorium blijft en dus niet naar een willekeurige plek aan het wateroppervlak vliegt, waar al snel een ander mannetje opduikt. Deze zal bij een geslaagde paring het sperma van het vorige mannetje verwijderen (WAAGE, 1979a). Bij de territoriumstrategie hoort dus beslist een gedragsschakel waarbij het mannetje er voor zorgt, dat het vrouwtje zich na de paring naar het centrum van zijn territorium begeeft. Bij veel libellensoorten blijft het paar na de copulatie nog even in tandem vliegen en het mannetje begeleidt haar zo naar de eilegplaats. Als de partners elkaar meteen na de paring los-



Figuur 3.

Watervertoon door een mannetje van *Calopteryx haemorrhoidalis*, waarbij deze een dans met omhooggebogen achterlijfsuiteinde uitvoert vlak boven het water in het centrum van zijn territorium. Het mannetje toont zo de eilegplaats binnen zijn territorium aan het vrouwtje, dat hem in dit geval meteen gevolgd is (uit HEYMER, 1973). *Male Calopteryx haemorrhoidalis performing water displays in the centre of his territory. In this way he shows the female oviposition site.*

laten (zoals bij de beekjuffers), is het 'aanwijzen' van de eileg-plek (vóór maar vooral na de paring) al snel functioneel. Deze functie van het achterlichtje en het gebruik ervan bij het watervertoon is dus heel overtuigend.

Wat nu te denken van de andere in de literatuur wel eens voorgestelde functies? Als een mannetje bij het watervertoon wordt meegesleept door de stroom geeft de snelheid waarmee hij meegevoerd wordt inderdaad een indicatie van de stroomsnelheid. Een erg zuivere maat is het niet. Niet alleen heeft het mannetje een eigen beweging (die, afhankelijk van zijn vliegrichting, zowel met de stroom mee als er tegenin kan zijn), ook verschilt de stroomsterkte nogal van plaats tot plaats door de aanwezigheid van planten of stenen. Bovendien wordt het mannetje niet altijd over een voldoende-grote afstand meegesleept om een schatting van de stroomsterkte mogelijk te maken. HEYMER (1973) vermeldt dat het mannetje van *C. haemorrhoidalis* een rondedans maakt op het water en dat het mannetje van *C. xanthostoma* zich bij het watervertoon naar de beekoever toe beweegt (dus dwars op de stroom), terwijl *C. virgo* er bij voorkeur bij landt op een drijvende ondergrond. In al deze gevallen kan er dus nauwelijks sprake zijn van een betrouwbare indicatie van de stroomsterkte. Toch denken GIBBONS & PAIN (1992), dat het speciale gedrag van watervertoon in het evolutieproces ontwikkeld is om de kwaliteit van het territorium aan vrouwtjes kenbaar te maken. Als vrouwtjes niet zelf in staat zijn de stroomsterkte te beoordelen, maar dit zouden moeten afleiden uit het watervertoon van de mannetjes, dan zouden we echter verwachten, dat alle of nagenoeg alle paringen worden voorafgegaan door een watervertoon. Dit nu is beslist niet het geval. Ik zag het bij *C. haemorrhoidalis* in vier van de negen gevallen, bij GIBBONS & PAIN (1992) was het zo in 31 van de 60 gevallen. Bij *C. xanthostoma* zagen deze auteurs het voorafgaand aan 9 van de 25 paringen. Steeds dus maar ongeveer de helft of zelfs nog wat minder. Daarentegen kwam watervertoon bijna altijd voor na de paring, het meest geschikte tijdstip als de hoofdfunctie bestaat uit het aangeven van de precieze eilegplaats.

Een andere functie van het watervertoon zou mogelijk een signaal van de kwaliteit van het mannetje kunnen zijn (BOTH, 1997). Mannetjes waarbij watervertoon deel uitmaakte van de

balts (vóór de paring) zijn inderdaad veel succesvoller bij het verkrijgen van een copulatie (GIBBONS & PAIN, 1992). Hiervoor is echter ook een andere verklaring te bedenken. De watervertoon-opvoerende mannetjes zouden wel eens ouder en meer gemotiveerd kunnen zijn dan de mannetjes die dat (nog) niet doen. In elk geval geeft het mannetje met zijn watervertoon aan, dat hij territoriumbezitter is en geen zwervende ex-bezitter of half-volwassene niet-bezitter.

Conclusie

Het watervertoon van beekjuffermannen lijkt toch in de allereerste plaats te dienen om het vrouwtje te laten zien waar de eilegplaats zich bevindt, om er zo van verzekerd te zijn, dat er een groot aantal door hem bevruchte eieren wordt afgezet vóór een ander mannetje kan ingrijpen. Nu wordt het begrijpelijk waarom het watervertoon ook zo vaak pas na de paring wordt uitgevoerd, als het wijfje al lang niet meer hoeft te worden overtuigd van de kwaliteiten van het mannetje of van zijn territorium. Of er bij het watervertoon ook nog kwaliteitsaspecten van het territorium of van de bezitter worden getoond blijft vooralsnog een open vraag.

J.J. Beukema
Linieweg 19
1783 BA Den Helder
jsr@nioz.nl

Literatuur

- BOTH, C., 1997. Carrièrebeslissingen van beekjuffers (*Calopteryx*). *Brachytron* 1(1): 11-15.
- GIBBONS, D.W. & D. PAIN, 1992. The influence of river flow rate on the breeding behaviour of *Calopteryx* damselflies. *J. Anim. Ecol.* 61: 283-289.
- HEYMER, A., 1973. Verhaltensstudien an Prachtlibellen. Beiträge zur Ethologie und Evolution der Calopterygidae Sélys, 1850 (Odonata; Zygoptera). *Zeitschr. Tierpsychol., Beiheft 11* (Fortschritte Verhaltensforschung 11): 1-100.
- PAJUNEN, V.I., 1966. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odon., Calopterygidae). *Ann. Zool. Fenn.* 3: 201-214.
- PLAISTOW, S. & M.T. SIVA-JOTHY, 1996. Energetic constraints and male-securing tactics in the dam-

selfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1233-1238.

SCHMIDT, E., 1953. Über das 'Schlusslicht' am Abdomenende von Libellen. *Naturwissenschaften* 40: 335.

WAAGE, J.K., 1978. Oviposition duration and egg deposition rates in *Calopteryx maculata* (De Beauvois) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 7: 77-88.

WAAGE, J.K., 1979a. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-918.

WAAGE, J.K., 1979b. Adaptive significance of post-copulatory guarding of mates and nonmates by male *Calopteryx maculata* (Odonata). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 147-154.

ZÄHNER, R., 1960. Über die Bindung der Mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. II. Der Anteil der Imagines an der Biotopbindung. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 45: 101-123.

Summary

Beukema, J.J., 1998. The possible functions of the tail-tip display in male *Calopteryx*. *Brachytron* 2(1): 18-22.

Suggested functions of the "tail-tip" or "water" display in males of the European species of *Calopteryx* are discussed, using literature data on various species and own observations on *C. haemorrhoidalis*. Courting males show the light-coloured ventral side of the last three abdominal segments (the "rear light") in a conspicuous way by curling up the tip of the abdomen and spreading the dark-coloured wings as a contrasting background while hovering just above or floating on the water surface. This display is shown in the centre of the territory, both during initial courtship and after copulation. As a signal to the female, the display might indicate both the ownership and location of an oviposition site as well as its quality (e.g. current speed of the water if floating is included). Moreover, it might give some indication of the quality of the male. In the present paper, it is argued that indication of the exact oviposition site appears to be the most important among these possible functions.

Key words

Odonata; Zygoptera; Calopterygidae; *Calopteryx haemorrhoidalis*, Tail-tip or water display; territoriality; oviposition.