

Kleurpolymorfisme bij vrouwen van de Koraaljuffer (*Ceriagrion tenellum*)

N.J. Dingemans

Inleiding

Variatie in lichaamstekening (kleurpolymorfisme) komt bij veel libellensoorten voor. Bij een aantal soorten kunnen zelfs verschillende kleurvormen onderscheiden worden, die in het veld vaak samen in één gebied voorkomen. Een voorbeeld zijn de groot- en kleinvlekkige vormen van de Noordse glazenmaker (*Aeshna subarctica*), de variatie in borststuktekening bij vrouwen van het Lantaartje (*Ischnura elegans*), en de 'mannelijk' en 'normaal' getekende vrouwen van de Zuidelijke keizerlibel (*Anax parthenope*). Vaak zijn de kleurvormen beperkt tot het vrouwelijk geslacht. In Europa worden deze sexe-specifieke kleurvormen vooral binnen de familie *Coenagrionidae* aangetroffen (ASKEW, 1988; CORDERO & ANDRÉS, 1996). Een algemeen patroon is dat de kleurvormen in twee typen in te delen zijn: typische 'normaal' getekende dieren, en dieren die qua lichaamstekening op de andere sexe lijken. Typische mannen zijn opvallend getekend, typische vrouwen zijn cryptisch getekend. De typische vrouwen worden gynochroom genoemd, vrouwen die erg op mannen lijken androchroom (HILTON, 1987; voor terminologie zie ook PARR, 1999; PAULSON, 1999).

De verschillende kleurvormen komen meestal niet in gelijke dichtheden voor. Vaak is het aandeel androchrome vrouwen in de populatie erg klein (bijvoorbeeld 3% in de Koraaljuffer (*Ceriagrion tenellum*), KRÜNER, 1989 in Cordero, 1992; 5,4% in de Azuurwaterjuffer (*Coenagrion puella*), THOMPSON, 1989), hoewel het geslacht *Ischnura* hierop een uitzondering vormt (26-57% in het Lantaartje (*I. elegans*), PARR, 1965, 1973; 7-30% in de Iberische grasjuffer (*I. graellsii*), CORDERO, 1990). Bij een aantal soorten, zoals *I. graellsii* en *I. elegans*, fluctueert het aandeel androchrome ten opzichte van gynochrome vrouwen

binnen seizoenen of tussen jaren (HINNEKINT & DUMONT, 1989; CORDERO, 1992). Er zijn verschillende hypothesen opgesteld die verklaren waarom androchrome en gynochrome vormen naast elkaar blijven bestaan en waarom de relatieve talrijkheid van deze vormen fluctueert in de tijd. De belangrijkste zijn de frequentieafhankelijke hypothese (ROBERTSON, 1985) en de populatie-dichtheid hypothese (HINNEKINT, 1987), zie kader 1.

Hoewel kleurpolymorfisme bij libellen een algemeen verschijnsel lijkt te zijn, is er maar weinig bekend over de verspreiding van kleurvormen, zelfs niet bij algemene soorten als het Lantaartje. Een interessante vraag is of de relatieve talrijkheid van verschillende vormen verschilt tussen gebieden en/of jaren en waarom dit zo is. Aan de hand van een bescheiden merk-terugvang onderzoek bij Koraaljuffers is onderzocht of er inderdaad grote verschillen bestaan in het voorkomen van androchrome en gynochrome kleurvormen zowel tussen als binnen populaties.

Doel

In augustus 1998 werd tijdens een zomerkamp van de Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie in de Nederlandse en Belgische Kempen het voorkomen van vrouwelijke kleurvormen geschat in twee populaties van de Koraaljuffer. Het doel was om te bepalen (1) in welke frequentie de verschillende kleurvormen voorkomen en (2) of eventuele verschillen tussen de populaties gerelateerd zijn aan de populatiegrootte of de dichtheid aan mannen bij het water. De werkhypothese was dat het aandeel androchrome (ten opzichte van gynochrome) vrouwen lager is in populaties met een lagere dichtheid (populatie-dichtheid hypothese, kader 1).

Kader 1.

Twee hypothesen verklaren hoe verschillende kleurvormen naast elkaar kunnen voorkomen. Beide hypothesen gaan ervan uit dat (afhankelijk van de situatie) aan beide typen vrouwen zowel voor- als nadelen kleven. Er wordt aangenomen dat androchrome vrouwen (sterk lijkend op mannen) minder snel als partner herkend worden, en daardoor minder worden lastiggevallen door paringsbereide mannen, maar ook lagere overlevingskansen hebben.

Frequentie-afhankelijke hypothese.

ROBERTSON (1985) beschreef voor de Grasjuffer (*I. ramburii*) dat androchrome vrouwen een voordeel hebben (door het vermijden van onnodige en lange copulaties) wat afhankelijk is van de frequentie waarin beide vormen voorkomen. Het idee hierachter is dat wanneer er veel androchrome vrouwen zijn, mannen gedwongen worden beter naar partners te zoeken. Wanneer minder mannen zich laten misleiden door het mannelijk uiterlijk van de androchrome vrouwen, zal het voordeel van androchrome vrouwen kleiner worden. Het nadeel dat androchrome vrouwen zouden hebben is een vergrote kans op predatie, waardoor androchrome vrouwen doorgaans redelijk zeld-

zaam zijn. Dit laatste is echter nooit aangetoond, maar GREY & GREY (1996) gaven een goed alternatief nadeel aan: bij *Hetaerina americana* zijn dieren met een opvallende vleugeltekening minder efficiënt in het vangen van prooien. Dit geldt wellicht ook voor androchrome vrouwen, omdat ze een meer opvallender lichaamstekening hebben.

Populatie-dichtheid hypothese.

HINNEKINT (1987) suggereerde dat de populatie-dichtheid de meest belangrijke factor is die ervoor zorgt dat het polymorfisme blijft bestaan. Deze hypothese gaat ervan uit dat er bij een lage dichtheid weinig interacties tussen individuen zijn. Juist de androchrome vrouwen komen daarom moeilijk tot paren, omdat ze simpelweg niet herkend worden. Bij een hoge dichtheid zorgen de vele interacties ervoor dat androchrome vrouwen in het voordeel zijn, omdat ze minder worden lastig gevallen. Er zijn twee verklaringen waarom in dit geval het polymorfisme in de populatie blijft bestaan: de voor- en nadelen van beide vormen variëren door schommelingen in de populatie-grootte tussen jaren (HINNEKINT & DUMONT, 1989), of door fluctuaties in populatie-dichtheid binnen een seizoen, zoals begin, piek, eind van de vliegtijd (CORDERO, 1992).

Kleurvormen bij vrouwen van de Koraaljuffer

Bij de Koraaljuffer worden vier kleurvormen onderscheiden (zie GEJSKES & VAN TOL, 1983; BOS & WASSCHER, 1997; figuur 1). Typica, de meest algemene vorm, is zwart getekend op achterlijfssegment vier tot acht en rood op de overige segmenten. Intermedium is geheel rood getekend, maar heeft verbrede zwarte segmentranden op achterlijfssegment vijf tot acht. Erythrogastrum heeft, net als het mannelijk geslacht, een volledig rood achterlijf. Melanogastrum is volledig donker getekend, met uitzondering van de karakteristieke rode poten. Erythrogastrum wordt doorgaans beschouwd als de enige androchrome vorm (KRÜNER, 1986; CORDERO & ANDRÉS, 1996), omdat de achterlijfstekening identiek is aan de tekening van het mannetje. Intermedium kan echter ook beschouwd worden als een androchrome vorm: afgezien van een zeer kleine hoeveel-

heid zwarte tekening is het achterlijf volledig rood. Typica is de 'typische' gynochrome vorm. Het is onduidelijk of melanogastrum gynochroom is. In Nederland is de vorm typica het meest algemeen en de vorm melanogastrum zeer zeldzaam (GEJSKES & VAN TOL, 1983). In Duitsland is het aandeel androchrome vrouwen volgens KRÜNER (1986, 1989 in CORDERO 1992) slechts 3% van de totale populatie vrouwen. Hoewel dit vrij anekdotische informatie is, lijkt het er dus op dat de frequentie androchrome vrouwen ook bij de Koraaljuffer laag is.

Methode

Door op twee opeenvolgende dagen met een watervaste marker individuele juffers te voorzien van een dag-specifiek merk, kon met behulp van merk-terugvangst methoden een schatting van de populatiegrootte worden

gemaakt volgens de formule $P = M \cdot TO / TM$, met P = de populatiegrootteschatting, M = het aantal individuen wat gemerkt is, en TO en TM = het aantal teruggevangen individuen wat respectievelijk ongemerkt en gemerkt is (zie VAN VEEN & ZEEGERS, 1993). De populatiedichtheid werd geschat door het aantal gevangen individuen te delen door de totale afgezochte oppervlakte. Op beide locaties werden door drie à vier personen gedurende een uur zoveel mogelijk Koraaljuffers gevangen, zowel losse individuen als paren. Een kleine populatie werd onderzocht in een geïsoleerde poel (het Torenbroek) in de Reuselse Moeren (AC 139,7 - 370,4), een grote populatie in een ven bij Den Diel (België; VTM-hok F55379, Lambert coördinaat 207 - 214). In de twee onderzoeksgebieden werden alleen de kleurvormen intermedium (androchroom) en typica (gynochroom) gevonden. De vergelijkingen tussen en binnen gebieden van sex ratio, proportie teruggevangen dieren, en de proportie androchrome vrouwen werden statistisch getest met χ^2 -toetsen voor heterogeniteit.

Tabel 1.

Het aantal nieuw gemerkte individuen per locatie voor de eerste en tweede merkdag (dag 1 & 2), en het aantal teruggevangen dieren van de eerste merkdag (teruggevangen op de tweede merkdag). *Number of newly marked individuals per location for the first and second day, and the number of individuals that were marked on the first day and recaptured on the second day.*

Resultaten

In totaal werden in het Torenbroek en Den Diel in twee dagen tijd respectievelijk 163 en 338 individuen gemerkt (tabel 1; zie verder voor statistische analyse tabel 2). Op de eerste merkdag was de sex-ratio (% mannen) in beide gebieden gelijk (Torenbroek: 72%; Den Diel: 71%). Dit gold ook voor de nieuw gemerkte dieren op de tweede dag (Torenbroek: 81%; Den Diel: 72%). In beide gebieden werden gemerkte mannen de tweede dag echter significant meer teruggevangen dan gemerkte vrouwen, zelfs drie tot vijf maal zoveel. In Den Diel kon de populatiegrootte van vrouwen niet worden bepaald, omdat hier slechts één vrouw werd teruggevangen. De populatiegrootte van mannen werd met de formule geschat op 174 ± 32 (Torenbroek) en 1488 ± 471 (Den Diel) individuen.

Omdat de populatiegrootte in het Torenbroek zeer klein was en vrouwen bijna niet werden teruggevangen, was de sex-ratio van het totaal aantal gevangen dieren op de tweede dag (gemerkte en nieuw gevangen dieren) in het Torenbroek significant hoger dan in Den Diel (Torenbroek: 86%; Den Diel: 73%). Een interessant gegeven is dat de lage kans op terugvangst van vrouwen niet verschildte tussen de kleurvormen. Omdat in Den Diel de populatiegrootte van vrouwen niet kon worden bepaald, werd de populatiedichtheid geschat aan de hand van het aantal gevangen mannen op de eerste merkdag. De hoeveelheid afgezocht gebied werd geschat op 176 m^2 in het Torenbroek en 150 m^2 in Den Diel. De populatiedichtheid in het Torenbroek en Den

locatie (location)	geslacht/vorm (sexe, female morph)	nieuw gemerkt op dag 1 (newly marked on 1 st day)	teruggevangen op dag 2 (recaptured on 2 nd day)	nieuw gemerkt op dag 2 (Newly marked on 2 nd day)
Torenbroek	♂♂ (totaal)	95	30	25
	♀♀ (totaal)	37	3	6
	intermedium	4	0	1
	typica	33	3	5
Den Diel	♂♂ (totaal)	93	10	150
	♀♀ (totaal)	38	1	57
	intermedium	15	1	28
	typica	23	0	29

Diel werd geschat op respectievelijk 0,53 en 0,62 mannen/m².

De proportie androchrome vrouwen (aantal vrouwen intermedium/totaal aantal vrouwen) was in Den Diel op beide vangstdagen significant hoger dan in het Torenbroek (eerste dag: 39% versus 11%; tweede dag: 50% versus 11%) (figuur 3). De grotere proportie intermedium in Den Diel werd ook gevonden voor alleen de nieuw gemerkte vrouwen op de tweede dag, hoewel dit niet statistisch aangeetoond kon worden (Den Diel: 49%, Torenbroek: 17%). Op de tweede dag werden echter slechts zes ongemerkte vrouwen gevangen. Dit resultaat is waarschijnlijk een rechtstreeks gevolg van de kleine populatiegrootte in het Torenbroek en de lage kans op terugvangst van vrouwen.

Discussie

De resultaten van de vangst-terugvangst studie bij Koraaljuffers zijn in overeenkomst met de populatie-dichtheid hypothese (HINNEKINT, 1987): slechts 11% van de vrouwen was androchroom in de kleine populatie van het Torenbroek, terwijl 39-50% androchroom was in de grote populatie bij Den Diel (figuur 3). De populatie-dichtheid hypothese voorspelt dat androchrome vrouwen alleen in het voordeel zullen zijn wanneer de populatie groot is of wanneer de dichtheid aan mannen bij het water hoog is. De sex ratio was in beide gebieden gelijk (72-81% mannen), het poten-

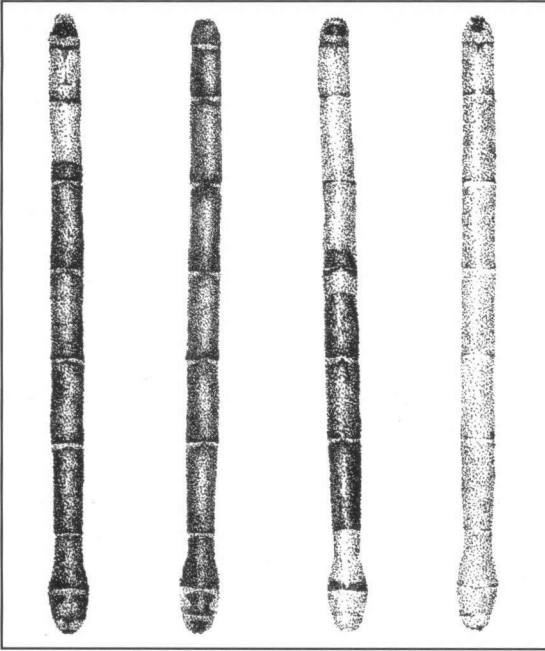
tiel aantal mannelijke belagers per vrouw verschilde dus niet tussen de twee populaties. Echter, de populatie bij Den Diel was zeven maal zo groot als die in het Torenbroek en bovendien was de dichtheid aan mannen bij het water bijna 17% hoger (0,62 versus 0,53 mannen/m²). Dit betekent dat, hoewel er in beide gebieden relatief even veel mannelijke belagers aanwezig waren, de kans om een man te treffen rond het voortplantingsbiotoop groter was in Den Diel. Vrouwen die terugkeren naar het water (om wat voor reden dan ook) zullen daarom waarschijnlijk eerder worden opgemerkt, herkend en benaderd door mannen. Androchrome vrouwen zijn daarom wellicht in het voordeel omdat ze minder snel

Tabel 2.

Statistische analyse van verschillen tussen gebieden in sex ratio, terugvangkansen, de proportie androchrome vrouwen ten opzichte van het totaal gevangen vrouwen, en binnen gebieden de terugvangkansen van de twee kleurvormen (TB= Torenbroek; DD= Den Diel) met de test-statistiek (χ^2_1). Significante verschillen zijn aangegeven met een * (*= $p<0,05$, **= $p<0,01$, ***= $p<0,001$).

Statistical analyses of differences between the area's in sex ratio, probability of recapture, the proportion androchrome females of the total number of caught females, and within the area's in probability of recapture of the two female morphs. Test statistic (χ^2_1) and significant differences (= $p<0,05$, **= $p<0,01$, ***= $p<0,001$) are given for each comparison.*

Vergelijking (Comparison)	χ^2_1
Sex-ratio, 1 ^e merkdag TB vs DD (1 st day of marking)	0,03
Sex-ratio, nieuw gemerkte dieren 2 ^e dag TB vs DD (newly marked individuals 2 nd day)	0,93
Sex-ratio, 1 ^e merkdag TB vs DD (2 nd day of marking)	4,30*
Terugvang kans (prob. of recapture) $\sigma\sigma$ vs $\varphi\varphi$ TB	8,34***
Terugvang kans (prob. of recapture) $\sigma\sigma$ vs $\varphi\varphi$ DD	4,08*
Terugvang kans (prob. of recapture) intermedium vs typica TB	0,36
Terugvang kans (prob. of recapture) intermedium vs typica DD	1,48
Proportie androchrome $\varphi\varphi$, 1 ^e merkdag TB vs DD (proportion androchrome $\varphi\varphi$ on 1 st day of marking)	8,14**
Proportie androchrome $\varphi\varphi$, 2 ^e merkdag TB vs DD (proportion androchrome $\varphi\varphi$ on 2 nd day of marking)	4,77*
Proportie androchrome $\varphi\varphi$, nieuw gemerkte dieren 2 ^e dag TB vs DD (proportion androchrome $\varphi\varphi$ of newly marked individuals 2 nd day)	2,3



Figuur 1.

De vrouwelijke kleurvormen van de Koraaljuffer. Van links naar rechts: typica, melanogastrum, intermedium en erythrogastrium.

The four colour morphs of Ceriagrion tenellum: from left to right: typica, melanogastrum, intermedium en erythrogastrium.

als vrouw ontmaskerd worden, waardoor er in populaties met een hoge dichtheid aan mannen relatief veel androchrome vrouwen voorkomen.

Een alternatieve verklaring is de frequentieafhankelijke hypothese (ROBERTSON, 1985). Hierbij wordt er vanuit gegaan dat wanneer er relatief veel androchrome vrouwen zijn, mannen gedwongen worden om beter naar partners te zoeken (of mannen die goed kunnen zoeken meer goed zoekende nakomelingen nalaten, waardoor er het volgend seizoen relatief meer goede zoekers zijn). Het voordeel van androchrome vrouwen, het beter kunnen misleiden van belagers, wordt dus kleiner naarmate er meer gynochrome vrouwen zijn. Het gevolg is dat er van jaar tot jaar fluctuaties in de relatieve talrijkheid van de verschillende kleurvormen zullen optreden. De frequentieafhankelijke hypothese kan op basis van mijn waarnemingen niet worden verworpen. Fluctuaties in frequenties kunnen aangetoond worden door een populatie meerdere malen te meten, hetzij binnen jaren of tussen jaren (zie HINNEKINT & DUMONT, 1989; CORDERO, 1992). Eén meting in de vliegperiode binnen één seizoen is volstrekt onvoldoende.

De populaties bij het Torenbroek en Den Diel zouden in verschillende 'fasen' kunnen verkeren, en het is voorstelbaar dat er in volgende



Figuur 2.

De Koraaljuffer (*Ceriagrion tenellum*).

jaren relatief meer androchrome vrouwen in het Torenbroek, en relatief minder bij Den Diel vliegen.

Bij deze studie komt naar voren dat het erg moeilijk is om onderscheid te maken tussen de verschillende verklaringen. Zowel ROBERTSON (1985) als HINNEKINT (1987) voorspellen dat bij elke gegeven dichtheid aan mannen, androchrome vrouwen minder tot paring komen dan gynochrome vrouwen. Echter, veldwaarnemingen aan paringsfrequenties en overleving suggereren dat de kleurvormen hier niet in verschillen (FORBES, 1994; FINCKE, 1994a,b). Mijn waarnemingen aan *Ceriatrion tenellum* sluiten hierbij aan: de overleving (gemeten als kans op terugvangst) verschilde in geen van de gebieden tussen de twee kleurvormen. Het is tevens goed mogelijk dat frequentie-afhankelijke verschillen in succes van kleurvormen alleen optreedt bij hoge populatiedichtheden. Vooral nog is het niet mogelijk om een goed gefundeerde uitspraak te doen over het precieze mechanisme dat leidt tot coëxistentie van vrouwelijke kleurvormen bij de Koraaljuffer.

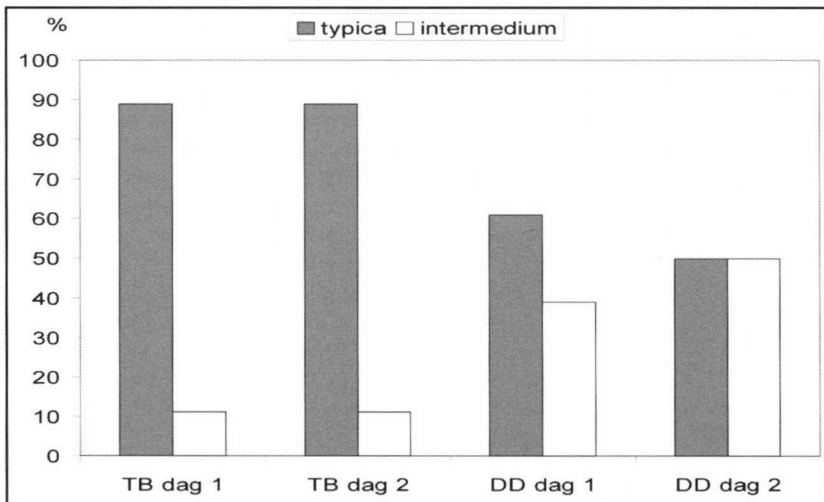
Een aantal ideeën zijn gelukkig relatief makkelijk te onderzoeken, zeker voor libellenonderzoekers die bepaalde gebieden vaak

bezoeken. Door op een standaardmanier verschillende vormen te turven kan makkelijk onderzocht worden of de relatieve talrijkheid van androchrome vrouwen varieert binnen seizoenen, van jaar tot jaar en tussen populaties (HINNEKINT & DUMONT, 1989; CORDERO, 1992). Dit soort variatie in de frequentie van vrouwelijke vormen ligt namelijk ten grondslag aan alle verklaringen voor dit fenomeen, en zal aanleiding geven tot een beter inzicht in het bestaan van kleurpolymorfisme bij libellen in het algemeen.

Dankwoord

Mijn dank gaat uit naar alle excursieleden die vol enthousiasme hielpen met het vangen, merken en terugvangen van de Koraaljuffers; Klaas-Douwe Dijkstra, Dick Groenendijk en Anne Rutten bedankt voor discussie, commentaar en de mooie tekeningen.

Niels Dingemanse
Prins Hendrikweg 19
6721 AD Bennekom
dingemanse@cto.nioo.knaw.nl



Figuur 3.

Percentage her- en nieuw gevangen vrouwen van de kleurvormen typica (gynochrome) en intermedium (androchrome) per lokatie (TB= Torenbroek; DD= Den Diel) en vangdag.

Percentage newly and recaptured individuals of the female forms typica (gynochrome) and intermedium (androchrome) for each location and day.

Literatuur

- ASKEW, R.R., 1988. The Dragonflies of Europe. Harley Books, Colchester.
- BOS, F. & M. WASSCHER, 1997. Veldgids Libellen. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht. 256 pp.
- CORDERO, A., 1990. The inheritance of female polymorphism in the damselfly *Ischnura graelsii* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae). *Heredity* 64: 341-346.
- CORDERO, A., 1992. Density-dependent mating success and colour polymorphism in females of the damselfly *Ischnura graelsii* (Odonata: Coenagrionidae). *J. of Anim. Ecol.* 61: 769-780.
- CORDERO, A. & A. ANDRÉS, 1996. Colour polymorphism in odonates: females that mimic males? *J. Br. Dragonfly Soc.* 12: 50-60.
- CORDERO, A., CARBONE, S.S & C. UTZERI, 1998. Mating opportunities and mating costs are reduced in androchrome female damselflies, *Ischnura elegans* (Odonata). *Anim. Behav.* 55: 185-197.
- FORBES, M., 1994. Test of hypotheses for female-limited polymorphism in the damselfly, *Enallagma boreale* Selys. *Anim. Behav.* 47: 724-726.
- FINCKE, O.M., 1994a. Female colour polymorphism in damselflies: failure to reject the null hypothesis. *Anim. Behav.* 47: 1249-1266.
- FINCKE, O.M., 1994b. On the difficulty of detecting density-dependent selection on polymorphic females of the damselfly *Ischnura graelsii*: failure to reject the null-hypothesis. *Evol. Ecol.* 8: 328-329.
- GEIJSKES, D.C. & J. VAN TOL, 1983. De Libellen van Nederland. KNNV, Hooghoud. 368 pp.
- GRETHER, G.F. & R.M. GREY, 1996. Novel cost of a sexually selected trait in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*: conspicuousness to prey. *Behav. Ecol.* 7: 465-473.
- HILTON, D.F.J., 1987. A terminology for females with colour patterns that mimic males. *Entomol. News* 98: 221-223.
- HINNEKINT, B.O.N., 1987. Population dynamics of *Ischnura e. elegans* (Vander Linden) (Insecta: Odonata) with special reference to morphological colour changes, female polymorphism, multiannual cycles and their influence on behaviour. *Hydrobiologia* 146: 3-31.
- HINNEKINT, B.O.N. & H.J. DUMONT, 1989. Multi-annual cycles in populations of *Ischnura e. elegans* induced by crowding and mediated by sexual selection (Odonata: Coenagrionidae). *Entomologia Generalis* 14: 161-166.
- JOHNSON, C. 1975. Polymorphism and natural selection in *Ischnura* damselflies. *Evol. Theory* 1: 81-90.
- KRÜNER, U., 1986. Die Späte Adonislibelle (*Ceriagrion tenellum*) (De Villers) im Südwestlichen Niederrheinischen Tiefland (Nordrhein-Westfalen). *Libellula* 5:85-94.
- PARR, M.J., 1965. A population study of a colony of imaginal *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae) at Dale, Pembrokeshire. *Field Studies* 2: 237-282.
- PARR, M.J., 1973. Ecological studies of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). I. Age groups, emergence patterns and numbers. *Odonatologica* 2: 139-157.
- PARR, M.J., 1999. The terminology of female polymorphs of *Ischnura* (Zygoptera: Coenagrionidae). *International J. Odonatology* 2(1): 95-99.
- PAULSON, D.R., 1999. *Ischnura perparva* McLachlan (Zygoptera: Coenagrionidae) has an andromorphic female, and another suggestion to modify the terminology of female color polymorphism in Odonata. *International J. Odonatology* 2(1): 101-103.
- ROBERTSON, H.M., 1985. Female polymorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburii*: females mimicking males. *Anim. Behav.* 33: 805-809.
- THOMPSON, D.J., 1989. Lifetime reproductive success in andromorph females of the damselfly *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 18: 209-213.
- VEEN, M. VAN & T. ZEEGERS, 1993. Het schatten van populaties, terugvangmethode. In: *Insektenbasisboek. Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht*, pp. 133-135.

Summary

Dingemane, N.J., 1999. Colour polymorphism in *Ceriagrion tenellum*: population differences in relative abundance of andromorphic females. *Brachytron* 4(1): 18-24.

In two populations of *Ceriagrion tenellum*, the frequencies of androchrome (typica) and gynochrome (intermedium) female morphs were estimated using capture-recapture methods. The sex ratio (% males) was equal (72-81) in both populations, although the population size and density of males differed (174 ± 32 and $0.53 / m^2$ versus 1488 ± 47 and $0.62 / m^2$). In accordance to the population-density hypothesis (HINNEKINT, 1987) androchrome females were significantly more abundant in the larger and denser population (39-50% versus 11%). However, the frequency-dependence hypothesis (ROBERTSON, 1985) could also account for these differences. Therefore, future experiments are needed to differentiate between these hypotheses.

Keywords

Odonata, Zygoptera, Coenagrionidae, *Ceriagrion tenellum*, colour polymorphism, female morphs, sex ratio, frequency dependence, population density.