

HOOFDSTUK 2 BOUW EN ONTWIKKELING

K.-D.B. Dijkstra

Libellen hebben een onvolledige gedaanteverwisseling – ze ontwikkelen zich van ei tot imago via een aantal larvale stadia, maar zonder popstadium. Aangezien de larve in het water leeft en de imago daarbuiten, vindt echter ook bij libellen een opvallende verandering van het uiterlijk plaats (figuur 1). Dit gebeurt bij het uitsluipen, waarbij de larve het water verlaat en voor het laatst vervelt, nu tot imago. Kennis van de ontwikkeling en bouw van libellen is nodig om te begrijpen hoe zij overleven. Hoe wordt een waterbeestje een vliegend dier? Hoe komt de paring tot stand? Hoe worden eieren in plantenweefsel afgezet? In dit hoofdstuk staat de samenhang tussen morfologie en levenscyclus centraal. Niet elk onderdeel van het libellenlichaam wordt beschreven, maar wel de lichaamsdelen met kenmerken die de groepen binnen de Odonata onderscheiden. Een gedetailleerde benoeming van de lichaamsonderdelen van de imago staat in hoofdstuk 6.

DE BOUW VAN HET EI

De eieren van libellen zijn klein (0,4-0,7 mm lang) en gewoonlijk vuilwit, bruin of grijs (figuur 2) – sommige tropische soorten hebben kleurige eieren, bijvoorbeeld turkoois of roze. Ze zijn ovaal (figuur 3) met aan één uiteinde enkele openingen, de micropylen, die vaak op een verhoging of steel staan. Zaadcellen komen via de micropylen tot de eicel. In de evolutie van de Anisoptera (zie hoofdstuk 5) neemt het aantal micropylen geleidelijk af. Zo hebben jufferlibellen (Epiophlebiidae) er twaalf tot veertien, glazenmakers (Aeshnidae) vijf tot tien en korenbouten (Libellulidae) altijd maar twee.

De eicel is omgeven door een schaal die uit drie lagen is opgebouwd. De binnenste daarvan bestaat uit eiwitten en is bijna ondoordringbaar. De buitenste kan bij contact met water opzwellen tot een kleverige gelei, met verschillende functies. De gelei geeft extra bescherming en camoufleert het ei doordat er allerlei materiaal aan vastplakt. Bovendien blijft het ei plakken aan de bodem of aan waterplanten, waardoor het niet met de stroming meedrijft. Bij sommige soorten, zoals bij de bloedrode heidelibel (*Sympetrum sanguineum*), zwelt de buitenste laag niet op maar vormt een waterdichte schil die beschermt tegen uitdroging.

Verschillen in eivorm tussen soorten hangen samen met de wijze van eiafzet. Sterk bepalend is of eieren in plantenweefsel worden gelegd, dan wel in open water. Eieren die in plantenweefsel worden gelegd zijn in de regel smal en langgerekt, waardoor ze goed in de met de legboor gemaakte insnede passen (zie paragraaf 'Eilegapparaat'). De eieren van sommige glazenmakers (Aeshnidae) hebben een kegelvormige structuur op de top, die extra houvast in het plantenweefsel geeft. Dat is belangrijk omdat deze eieren groot zijn en uit het substraat steken. Eieren die in open water worden afgezet zijn veel ronder. Zij kunnen aanpassingen hebben aan de stroming van het water – zo hebben de eieren van enkele tropische rombouten (Gomphidae) een lange draad die als een sleepanker werkt (IVEY

ET AL. 1988, MAY 1995, SAHLÉN 1994, 1995, SUHLING & MÜLLER 1996).



a



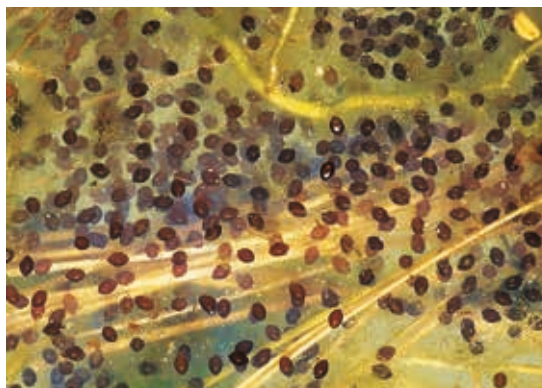
b



c

Figuur 1

Elke libel volbrengt een levenscyclus die zich boven en onder water afspeelt (a). Als voorbeelden zien we hier de larve van de weidebeekjuffer (*Calopteryx splendens*) (b) en een patrouillerend mannetje van de zuidelijke glazenmaker (*Aeshna affinis*) (c).



Figuur 2

De eieren van de platbuik (*Libellula depressa*). In figuur 7c van hoofdstuk 4 is te zien hoe ze afgezet zijn.

Figuur 3

Enkele eivormen (niet op schaal). Naar Ando (1962).

Endofytisch:

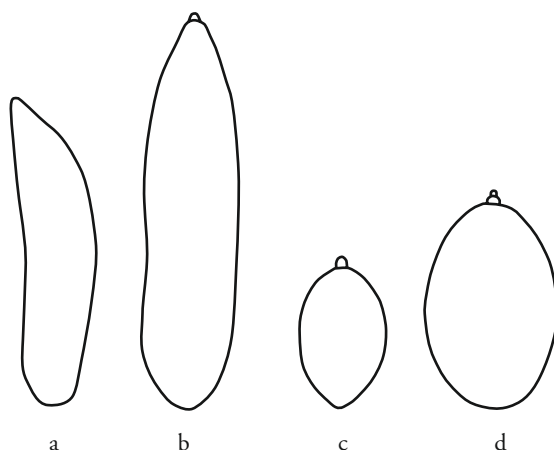
a koraaljuffer (*Ceriagrion*);

b glazenmaker (*Aeshna*).

Exofytisch:

c rombout (*Gomphus*);

d heidelibel (*Sympetrum*).

**DE ONTWIKKELING VAN EI TOT LARVE****Uitkomen**

Wanneer een embryo volgroeid is en klaar om de eischaal te verlaten, zuigt het zich vol met vocht. Eerst wordt het eivocht opgenomen, daarna het water dat door de micro-pylen binnensijpelt. Door de toename in omvang van het embryo barst de eischaal open (figuur 4a-c). Anisoptera forceren de weg naar buiten bovendien met een wigvormig uitsteeksel op de kop, dat te vergelijken is met de eitand van jonge vogels. Het embryo is nu de schaal kwijt, maar wordt nog omgeven door de eihuid. Dit stadium heet de prolarve (figuur 4d). De belangrijkste taak van de prolarve is de verplaatsing naar de larvale habitat, bijvoorbeeld vanuit het plantenweefsel naar het open water. Meestal gebeurt dit snel en vervelt de prolarve binnen enkele minuten. Prolarven van soorten die hun eieren buiten het water afzetten hebben het echter een stuk moeilijker, zoals de houtpantserjuffer (*Lestes viridis*) die overhangende takken benut. Zij moeten soms een flinke afstand afleggen en spartelen daarbij als een vis op het droge. De springende bewegingen duren tot het water bereikt is, soms wel enkele uren. Na de vervelling komt de prolarve in het eerste echte larvale stadium, dat kan eten en vrij rondlopen (figuur 4e).

Groei

Aangezien zijn huid nauwelijks rekbaar is, moet een larve vervellen om te kunnen groeien. De vervelling of ecdysis begint met het volpompen van het borststuk met vloeistof. Het borststuk zet uit en de oude huid scheurt open bij de kop en de voorkant van het borststuk. Vervolgens wordt de oude huid afgeworpen. De nieuwe huid is aanvankelijk soepel en rekbaar, waardoor de larve enigszins kan groeien. Pas na enkele uren wordt de huid hard. Tussen prolarve en imago vervelt een libel negen tot zeventien keer (figuur 4g-h). Naarmate soorten groter zijn of een langere ontwikkelingsduur hebben neemt het aantal larvale stadia toe. Zelfs binnen één legsel kan het aantal stadia aanzienlijk variëren, bijvoorbeeld van elf tot veertien (inclusief prolarve) bij de blauwe glazenmaker (*Aeshna cyanea*). In ieder stadium is de larve niet alleen wat groter dan het voorgaande, ook neemt het relatieve formaat van de ogen en het vangmasker toe. Daarnaast kunnen bij iedere vervelling beschadigde of verloren poten en kieuwbladen worden

vervangen. Pas tijdens de laatste stadia ontwikkelen zich lichaamsdelen die speciaal voor de imago van nut zijn, zoals de vleugels en de voortplantingsorganen (zie paragraaf 'Ontwikkeling van larve tot imago').

DE LARVE: GEBOUWD VOOR GROEI

Het larvale levensstadium overbrugt de periode tussen ei en imago. De larve – ook wel najade of nimf genoemd – leeft in het water en moet vooral eten om te groeien, waartoe hij is ingericht op de jacht.

Vangmasker

Het vangmasker hangt onderaan de kop van de larve en is binnen de dierenwereld een uniek apparaat (figuur 5). Het bestaat uit twee stevige segmenten en twee scharnieren, met aan het uiteinde de beweegbare labiale palpen. Deze structuren samen vormen een hydraulische grijparm, die razendsnel in- en uitgeklapt kan worden om een prooi te grijpen. Vlak voor een uitval trekken alle spieren in het vangmasker en het achterlijf zich samen. Hierdoor wordt een enorme inwendige druk opgebouwd. Door de spieren in het vangmasker te ontspannen ontsnapt de druk naar voren en slaat in ongeveer tweehonderdste van een seconde het vangmasker uit. Dat is drie keer zo snel als de uitval van een bidsprinkhaan! Bij de glazenmakers (*Aeshnidae*) en rombouts (*Gomphidae*) is het vangmasker vlak, zijn borstelhaaren afwezig en de palpen slank (figuur 5a). Bij andere Anisoptera en veel Zygoptera is het vangmasker komvormig, bezet met lange borstelhaaren en voorzien van brede labiale palpen (figuur 5b). Hier is het masker meer een vangkooi met de palpen als deuren, dan een grijparm (OLESEN 1979, PRITCHARD 1986).

Kieuwen

Insecten op het land ademen door zuurstof te halen uit de lucht via een sterk vertakt buizenstelsel met openingen aan de zijkant van het lichaam. De buizen worden tracheeën genoemd, de openingen spiracula. Onder water is zo'n stelsel onbruikbaar omdat op deze manier niet genoeg zuurstof kan worden opgenomen uit water. De spiracula blijven gesloten tot vlak voor het uitsluipen. Om voldoende

► Figuur 4

De ontwikkeling van ei tot volgroeide larve:

a pas gelegd ei;

b ei vlak voordat het uitkomt in zijaanzicht;

c uitkomend ei;

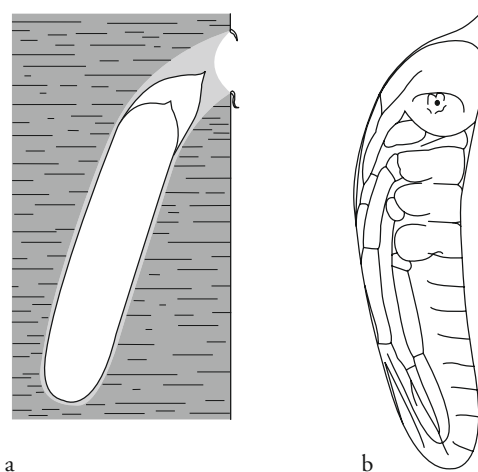
d prolarve;

e eerste larvale stadium;

f tweede larvale stadium;

g laatste larvale stadium.

Naar Askew (1988), Corbet (1955, 1999) en Martens (1996).



zuurstof uit water te halen is een orgaan nodig met een groot oppervlak dat in contact staat met het water. Een kieuw is daarvoor zeer geschikt, maar ook door de huid kan zuurstof worden opgenomen.

Libellen kennen vier vormen van kieuwen. De kieuwbladen (caudale lamellen) van *Zygoptera* zijn het opvallendst. De achterlijfspunt van de larve – maar ook van de imago – draagt vijf aanhangsels. Van boven naar beneden zijn dit: twee cerci, een epiproct (boven de anus) en twee paraprocten (onder de anus) (figuur 6). De mate van ontwikkeling van deze aanhangsels verschilt tussen ordenen, maar ook tussen larvale stadia en de sexen. Bij *Zygoptera* zijn de cerci gereduceerd, maar zijn de paraprocten en de epiproct sterk vergroot en voorzien van een uitgebreid vatenstelsel. Deze fungeren als kieuw. Daarnaast kunnen ze als staartvin gebruikt worden bij de voortbeweging en als signaalvlag bij agressieve interacties met andere larven (CORBET 1999).

Bij *Anisoptera* vormen de vijf aanhangsels samen de anale piramide, die de anus afsluit. Door de anus te openen wordt water binnengelaten in de einddarm. Zestig tot tachtig plooien in de wand van de einddarm werken hier als kieuw. Door het ingelaten water met kracht terug te spuiten kan de larve zich voortstuwen. Dit mechanisme doet denken aan het uitslaan van het vangmasker, alleen ontsnapt nu de inwendige druk door de anus te openen (zie paragraaf 'Vangmasker'). Met deze straalaandrijving kan de larve zich snel en abrupt verplaatsen (KOMNICK 1982).

ONTWIKKELING VAN LARVE TOT IMAGO

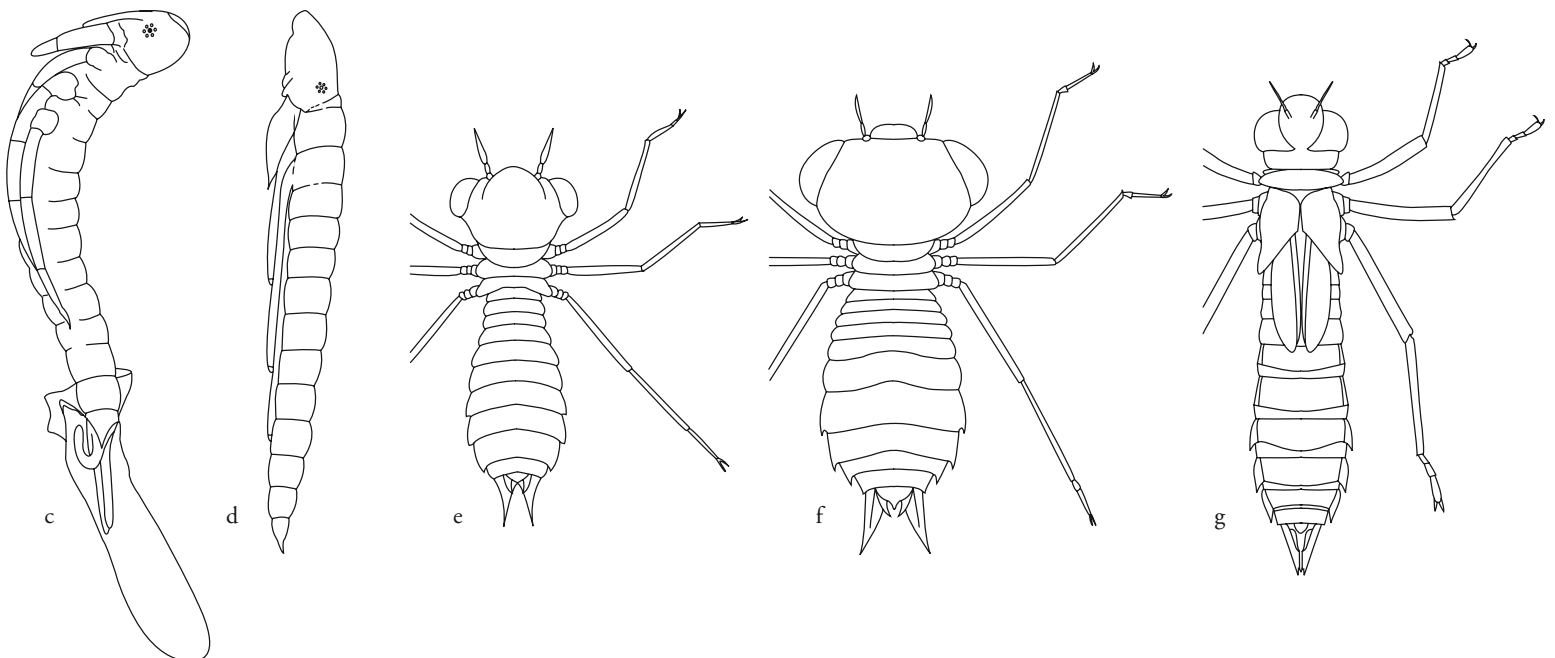
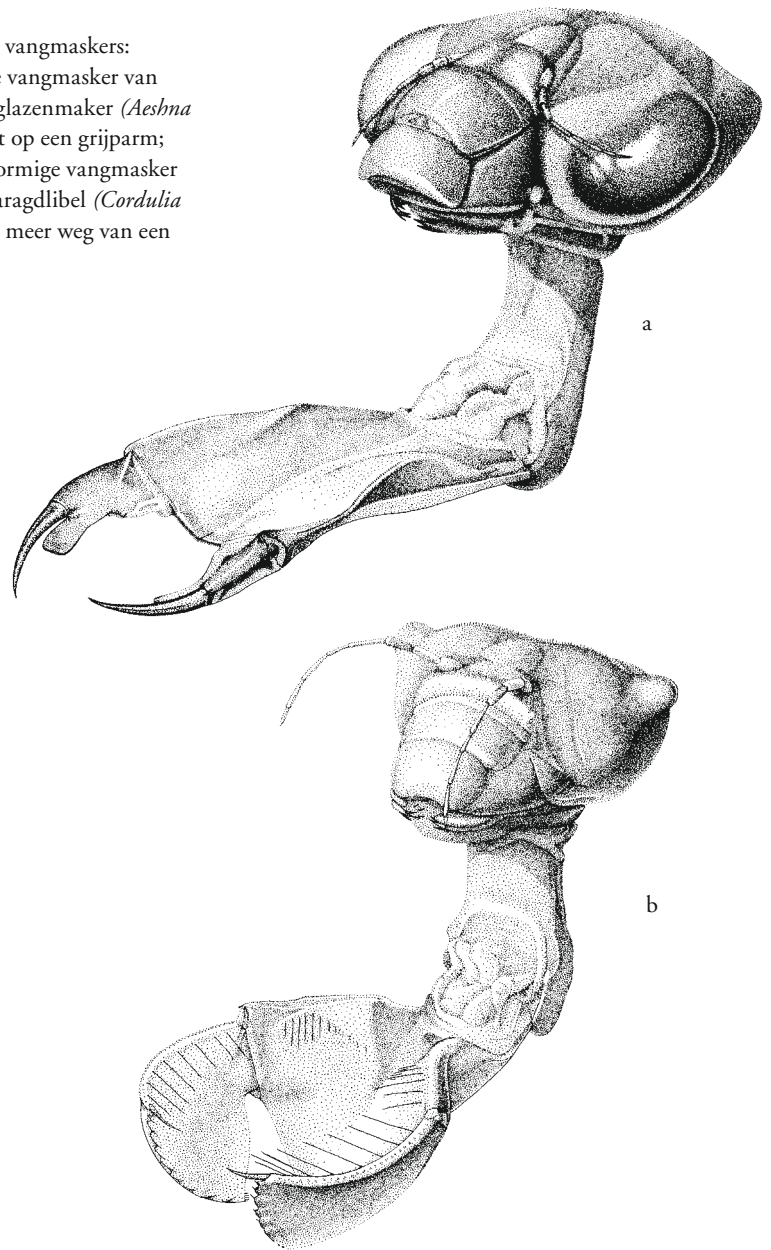
Metamorfose

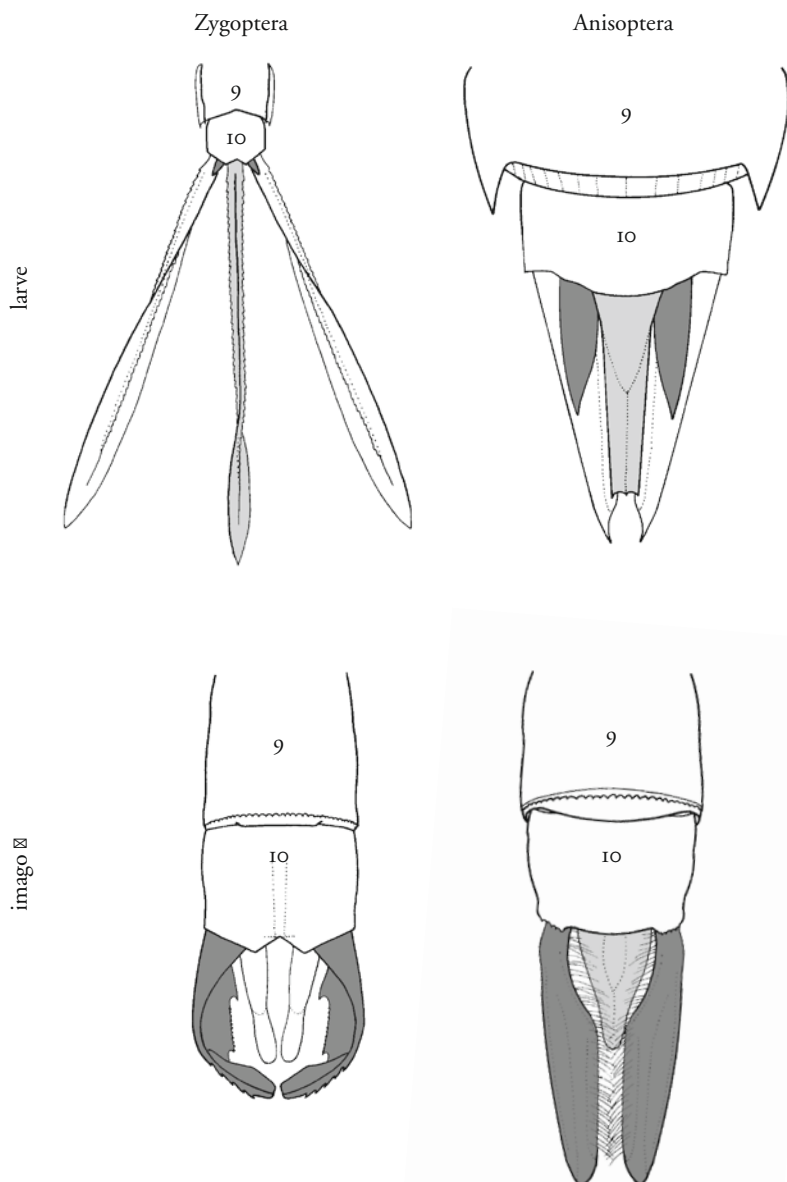
Voordat een larve het water verlaat om te vervellen tot imago ondergaat hij grote lichamelijke veranderingen. Dit hele proces wordt bij libellen metamorfose genoemd. [Niet te verwarren met de verandering van larve via pop naar imago bij insecten met een volledige gedaantewisseling.] De omvorming tot imago is van buitenaf ondermeer te zien aan de gestage groei van de facetogen, de geslachtsorganen en de vleugels. Vlak voor het uitsluipen worden de weefsels in het vangmasker afgebroken en worden de monddelen van de imago aangelegd. De larve kan dan niet

Figuur 5

Uitgeslagen vangmaskers:

a het vlakke vangmasker van een bruine glazenmaker (*Aeshna grandis*) lijkt op een grijpparm;
b het komvormige vangmasker van een smaragdlibel (*Cordulia aenea*) heeft meer weg van een vangkooi.





Figuur 6

De verschillende ontwikkeling van de vijf achterlijfsaanhangsels bij larven en mannelijke imago's van Zygoptera [gewone pantserjuffer (*Lestes sponsa*)] en Anisoptera [bruine glazenmaker (*Aeshna grandis*)]. Cerci: donkergrijs, epiproct: lichtgrijs, paraproct: wit. De segmenten van het achterlijf worden met cijfers aangeduid. De cerci zijn bij de larven klein, maar vormen bij de imago de bovenste achterlijfsaanhangsels. Het epiproct en de paraprocten zijn kieuwbladen bij de Zygoptera-larve en de anale piramide (sluiting van einddarm) bij de Anisoptera-larve. Als onderste achterlijfsaanhangsels dienen bij het Zygoptera-imago de paraprocten, bij het Anisoptera-imago het epiproct.

Tabel 1

Vluchteigenschappen van de weidebeekjuffer (*Calopteryx splendens*) en de bosbeekjuffer (*Calopteryx virgo*) (C), houtpantserjuffer (*Lestes viridis*) (L), de jufferlibel *Epiophlebia superstes* (E) en grote keizerlibel (*Anax imperator*) (A). Naar Rüppell & Hilfert (1993).

	C	L	E	A
gemiddelde vleugelslagfrequentie (slagen/s)	15	33	46	38
maximale snelheid (km/uur)	8	10	32	>36
afgelegde afstand per vleugelslag (mm)	175	45	220	250

meer eten. Tijdens de metamorfose heeft het dier meer zuurstof nodig en neemt de ademhalingsnelheid toe. Wanneer ook de poten aan het leven op het land zijn aangepast, zijn Anisoptera voor de voortbeweging vooral afhankelijk van hun waterstraalaandrijving. De larve gaat naar een geschikte plek om het water te verlaten. Vlak voor het uitsluipen verliest de darm zijn functie als kieuw en waterpomp. De larve moet nu ademen als een imago, via de spiraculæ, en kruipt daartoe regelmatig naar het wateroppervlak. De gehele metamorfose duurt maximaal zeven weken.

Uitsluipen

De laatste vervelling of ecdysis wordt door Nederlandse libellenwaarnemers 'uitsluipen' genoemd (figuur 7a-f). Net als bij een larvale vervelling wordt tijdens het uitsluipen vloeistof in het borststuk gepompt. Doordat het borststuk uitzet barst de larvenhuid open tussen de ogen en de vleugel-aanhechtingen. De imago duwt zich door de opening naar buiten. Eerst komt de kop, gevolgd door het borststuk, de poten en de voorste helft van het achterlijf. De rest van het achterlijf blijft nog in de larvenhuid achter. Bij de meeste Anisoptera hangt de imago nu achterover te wachten totdat de poten uitgehard zijn. Bij Zygoptera en rombouten (Gomphidae) zit de imago rechtoverend in de huid. Wanneer de poten uitgehard zijn, pakken ze de kop van het larvenhuidje vast en wordt de rest van het achterlijf uit de huid getrokken. De libel hangt nu aan de lege larvenhuid, of zit erop. Een larvenhuid heet exuviae (zowel in enkel- als meervoud, maar veel auteurs gebruiken 'exuvia' wanneer zij één larvenhuid bedoelen). Vervolgens worden de vleugeladers volgepompt en krijgen de vleugels hun vorm. Ook het achterlijf wordt tot volle grootte opgepompt. Wanneer vleugels en lichaam voldoende zijn opgedroogd kan de libel wegvliegen. De duur van het uitsluipproces, van het openbarsten van de larvenhuid tot het volledig ontvouwen van de vleugels, varieert van tien minuten tot enkele uren, afhankelijk van het weer en de soort.

Maturatie

Een pas uitgeslopen libel wordt 'vers' genoemd of, ietwat misleidend, 'juveniel' (figuur 7f). Deze is nog week en vrijwel kleurloos en heeft glanzende vleugels en een zwakke vlucht. Na ongeveer een dag is de imago niet meer als vers te herkennen. Op een beschutte plek kunnen de jonge libellen uitkleuren en foerageren. De imago zal de eerste tijd nog wat gewicht verliezen doordat hij pas na een dag begint te eten. Mogelijk speelt ook de onervarenheid als jager op het land een rol. Tijdens deze eerste dagen als volwassene houdt de libel zich meestal afzijdig van het water en wordt het dier geslachtsrijp. Deze tijd wordt daarom de maturatieperiode of rijpingsfase genoemd. Maturatie gaat vaak gepaard met kleurveranderingen – zo worden mannetjes van o.a. heidelibellen (*Sympetrum*) geleidelijk roder, ontwikkelen de mannetjes van oeverlibellen (*Orthetrum*) een wasachtige berijping en verliezen grasjuffervrouwtjes (*Ischnura*) de opvallende kleuren (oranje, rood, violet) die ze kort na het uitsluipen hebben (zie ook paragraaf 'Kleur'). De rijpingsfase eindigt wanneer de imago voortplantingsgedrag gaat vertonen. Tijdens de volgende fase, de repro-



Figuur 7
Het uitsluipproces van de beekrombout (*Gomphus vulgatissimus*):
a de larve kruipt het water uit;
b de huid scheurt open;
c kop en borststuk van de imago komen tevoorschijn;
d de imago laat zijn poten drogen, waarna het de larvenhuid vastgrijpt en zijn achterlijf eruit trekt;
e het uitsluipen is voltooid, vleugels en achterlijf moeten nog opgepompt worden;
f de imago is voldoende opgedroogd om weg te vliegen.

ductieperiode, keren mannetjes terug naar het water, op zoek naar een partner. Vrouwtjes leven teruggetrokken en komen alleen bij het water om te paren of om eieren af te zetten. Waarschijnlijk sterven de meeste individuen tijdens de voortplantingsfase en komen oude exemplaren die niet meer seksueel actief zijn nauwelijks voor. Een enkele keer treft men in het veld verwerde individuen aan, lang na de hoofdvliegtijd van een soort. Deze worden ‘afgevlogen’ genoemd en zijn mogelijk al weken reproductief ‘in ruste’.

DE IMAGO: GEBOUWD VOOR VOORTPLANTING

Een volwassen libel is ingesteld op de voortplanting. Maar naast voortplantingsorganen hebben imago's ook aanpassingen voor de jacht en voor verbreiding – ze kunnen vliegen, hebben goed ontwikkelde ogen en grijpen prooien niet meer met een vangmasker, maar met de poten. De poten zijn naar voren gericht en hebben lange borstelharen en stekels die samen een korf vormen waarmee prooien uit de lucht worden geschept.

Kop

De kop is voorzien van een aantal zintuigen, zoals de ogen en de antennen (zie figuur 1-3 in hoofdstuk 6). De antennen zijn klein en, vergeleken met veel andere insecten, niet bijzonder sterk ontwikkeld. Ze zijn gevoelig voor beweging en er kan op korte afstand mee geroken worden. De meest opvallende zintuigen op de kop zijn de facetogen.

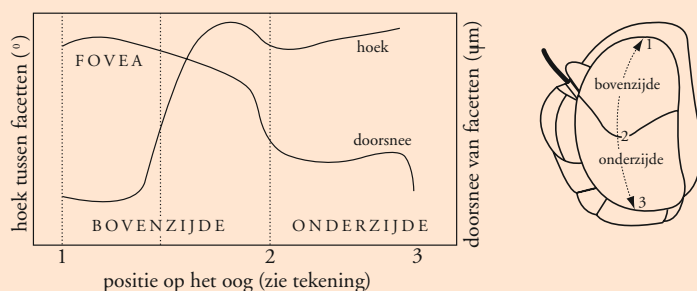
Facetogen

De meeste insecten hebben twee soorten ogen: facetogen en puntogen. Met ‘de ogen’ wordt meestal bedoeld op de facetogen, die zijn samengesteld uit duizenden facetten (ommatidia). Heidelibellen (*Sympetrum*) hebben ongeveer 12.000 facetten per oog (EDA 1985), keizerlibellen (*Anax*) kunnen er wel 29.000 hebben. Bij geen andere insectenorde zijn de ogen zo groot. Omdat zicht bij libellen zo goed ontwikkeld is, is er veel onderzoek naar gedaan. Miller (1995C) geeft hiervan een goed overzicht.

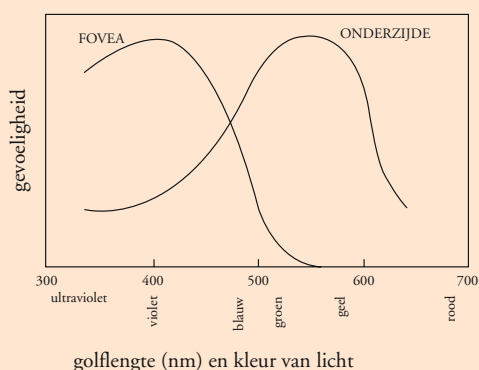
Een facet is een oogje op zich, met een lens en enkele lichtgevoelige cellen. Samen vormen de facetten een mozaïekachtig beeld, dat te vergelijken is met de pixels van een televisiescherm. De facetten zijn niet allemaal gelijkwaardig. Delen van het oog hebben grotere, meer gelijkgerichte facetten die elk uit een kleiner gebied licht ontvangen (figuur 8). Met deze delen, de zogenaamde fovea, kan meer detail worden gezien. Ze zijn herkenbaar als donkere vlekken die lijken te verschuiven wanneer men het oog onder een wisselende hoek bekijkt. Fovea doen denken aan pupillen en heten daarom ook wel pseudopupillen. Glazenmakers (Aeshnidae) hebben een smalle band met scherp zicht horizontaal door het midden van hun gezichtsveld lopen. Met de overige facetten kan vanuit vele hoeken beweging worden opgemerkt, die vervolgens beter bekeken kan worden met de fovea. Korenbouten (Libellulidae) en rombouts (Gomphidae) draaien met hun kop om de fovea op de bovenzijde van de ogen op een bewegend

GOED ZIEN TEGEN DE BLAUWE LUCHT

Door aanpassingen aan de facetten in de bovenzijde van de ogen zijn libellen heel effectief in het waarnemen van snelle bewegingen van prooien, rivalen en vijanden tegen de blauwe hemel. Dit is goed onderzocht bij heidelibellen (*Sympetrum*). Het oog van heidelibellen is verdeeld in een verschillend gekleurde boven- en onderzijde (figuur 8). De onderste facetten zijn gevoelig voor licht van alle golflengtes, maar vooral groen, geel en rood (figuur 9). Die kleuren overheersen onder de horizon, het gebied dat de onderzijde overziet. Elk facet is omgeven door zwart pigment dat licht van alle golflengtes absorbeert en zo het lekken van licht tussen de facetten voorkomt. Dit maakt het beeld scherper. De bovenste facetten, gericht op de lucht, zijn alleen gevoelig voor ultraviolet, violet en blauw licht (figuur 9). Deze facetten zijn van elkaar afgeschermd door oranje pigment, wat de bovenkant van het oog rossig kleurt. Oranje pigment absorbeert blauwig licht maar laat alle andere kleuren door. Om hiervan de functie te begrijpen is het noodzakelijk de werking van de zintuigcellen te kennen. De lichtgevoelige stof in zintuigcellen heet rhodopsine. Onder invloed van een foton (een lichtdeeltje) wordt rhodopsine omgezet in metarhodopsine, waarbij een signaal naar de hersenen gaat. Een tweede foton kan metarhodopsine terugveranderen in rhodopsine, waarbij geen signaal naar de hersenen gaat. In de bovenste facetten verandert rhodopsine alleen in metarhodopsine onder invloed van blauwig licht. Voor de omgekeerde reactie is juist geel licht nodig. Het oranje pigment schermt de facetten wel af voor blauwig licht, maar laat het anders gekleurde licht door. Hierdoor wordt alle metarhodopsine snel weer omgezet in rhodopsine, wat dan weer beschikbaar is om de ontvangst van blauwig licht te signaleren. Daardoor zijn zintuigcellen steeds maar heel kort 'blind'. De ongevoeligheid van de facetten voor niet-blauwig licht voorkomt vertroebeling van het beeld (LABHART & NILSSON 1995).



Figuur 8 ▲ De onderlinge hoek tussen facetten en de doorsnee van facetten, beide ten opzichte van hun positie op het oog van een heidelibel (*Sympetrum*). De fovea wordt gekenmerkt door grote facetten met een kleine onderlinge hoek. Naar Labhart & Nilsson (1995).



Figuur 9 ▲ De gevoeligheid van de facetten in de fovea (in de bovenzijde van het oog) en van facetten in de onderzijde van het oog voor licht van verschillende golflengte bij een heidelibel (*Sympetrum*). Naar Labhart & Nilsson (1995).

voorwerp te richten (MILLER 1995A). Het gezichtsveld van libellen beslaat vrijwel de gehele omgeving van het dier.

Libellen kunnen uitstekend kleuren zien. Mensen hebben drie celtypen die gevoelig zijn voor licht van bepaalde golflengtes, corresponderend met de kleuren groen, blauw en rood. Sommige libellensoorten hebben vier of zelfs vijf verschillende celtypen. Net als veel andere waterdieren kunnen libellen water herkennen doordat het weerkaatste licht horizontaal gepolariseerd wordt. Mogelijk gebruiken ze hiervoor cellen aan de onderzijde van de ogen, die gevoelig zijn voor ultraviolet. Omdat olieplassen, asfaltwegen en glimmende daken ook sterk polariseren zien libellen deze soms per abuis voor water aan (WILDERMUTH 1998). Meer over kleurgevoeligheid is te vinden in het kader 'Goed zien tegen de blauwe lucht'.

Puntogen

Op een verhoging (vertex) tussen of midden voor de facetogen hebben libellen drie puntogen of ocellen – één is naar voren gericht, één naar links en één naar rechts (zie figuur 1-2 in hoofdstuk 6). Elk puntog bestaat uit een lensje met daaronder lichtgevoelige cellen. Wanneer een vliegende libel duikt, neemt het voorste puntog een verduistering waar. Wanneer hij kantelt neemt één van de zijwaarts gerichte puntogen een verduistering waar. Deze signalen geven de libel informatie over zijn houding, die door de vliegspieren gecorrigeerd kan worden. Zo vormen zij een 'visueel evenwichtsorgaan' (SIMMONS 1982).

Vleugels

Adering

Libellenvleugels hebben een karakteristiek dichte adering. In de loop van de evolutie zijn aders versmolten, verstevigd, verdwenen of vertakt, waardoor een complex netwerk ontstond van lengte- en dwarsaders (figuur 7-8 in hoofdstuk 6). Van de ontstaansgeschiedenis van dit netwerk vanuit de oerinsectenvleugel bestaan vele interpretaties, waarvan Bechly (1996) een overzicht geeft. In de loop van de evolutie neemt de organisatiegraad van het adernetwerk toe en neemt het aantal aders af.

De vleugel is niet vlak maar geplooid, met de lengteaders als de richels en groeven van het reliëf. Deze plooiing geeft de vleugel stevigheid, zoals een golfplaat steviger is dan een vlakke plaat. Andere verstevigende aderstructuren zijn de discoidaalcel en de arculus, waaraan de voornaamste lengteaders zijn opgehangen.

Anisoptera hebben een verbrede vleugelbasis die de wendbaarheid en snelheid vergroot. Deze verbreding biedt in de achtervleugel ruimte voor de membranula, de anale driehoek en de anale lus – alle drie vormen belangrijke kenmerken voor de determinatie van groepen. Ook snelvliegende groepen van andere insectenorden hebben een verbrede vleugelbasis. Vergelijk bijvoorbeeld de trage gaasvliegen met de snelle bastaardlibellen (Neuroptera), of de logge langpootmuggen met de behendige zweefvliegen (Diptera). De knoop (nodus) is een verstevigde knik in de voorrandader (costa). Hierdoor kan het uiteinde van de vleugelvoorrand gedraaid worden ten opzichte van het basale deel. Dit maakt de vleugel minder kwetsbaar en de libel wendbaarder (WOOTTON 1991).

Pterostigma

Veel insectenvleugels hebben een verdikking aan de voorrand nabij de top, het pterostigma (Grieks voor 'vleugelvlek'). De wanden van de aders die het pterostigma omsluiten zijn poreus waardoor bloed in de tussenliggende ruimte lekt. Hier hopen bloedlichaampjes, pigmenten en andere bestanddelen zich op, die het pterostigma kleur en gewicht geven (ARNOLD 1963). Door de massa van de pterostigma kunnen libellen sneller vliegen. De draai-as van de vleugel loopt van de aanhechting naar de top. Bij een vleugel zonder pterostigma ligt het zwaartepunt niet op de draai-as, maar erachter. Hierdoor gaat bij hoge snelheid een vleugel hinderlijk fladderen, wat een normale vlucht onmogelijk maakt. Het pterostigma verplaatst het zwaartepunt in de vleugeltop tot voor de draai-as, wat de vleugel stabiliseert en het fladderen vermindert (NORBERG 1972). Naast deze primaire functie zijn de pterostigma's van sommige soorten opvallend van kleur en fungeren ze als signaal. Voorbeelden zien we bij de zwervende pantserjuffer (*Lestes barbarus*) en de sierlijke witsnuitlibel (*Leucorrhinia caudalis*).

Vlucht

Libellen behoren qua snelheid, wendbaarheid en beheersing van de vlucht tot de top in het insectenrijk. In tabel 1 staan enkele eigenschappen van de vlucht van vier libellen. Beekjuffers (*Calopteryx*) hebben bijvoorbeeld een trage vlucht met weinig vleugelslagen. Anisoptera hebben daarentegen een zeer krachtige vlucht – een keizerlibel (*Anax*) kan 46 vleugelslagen per seconde maken en kleine korenbouten (Libellulidae) halen een frequentie van 70 slagen per seconde. Overigens is dit vergeleken met sommige andere insectenorden weinig. Bij een mug kan bijvoorbeeld de slagfrequentie oplopen tot circa 1000 per seconde, wat klinkt als gezoem. De jufferlibel *Epiophlebia superstes* combineert de vleugelbouw van Zygoptera met het robuuste borststuk van Anisoptera. De vlucht is dan ook krachtig, met een hoge slagfrequentie en snelheid. Deze winst gaat wel gepaard met een verlies aan wendbaarheid, waardoor de vlucht zeer rechtlijnig is met heel wijde bochten (RÜPPELL & HILFERT 1993). Libellen danken hun behendigheid onder meer aan de mogelijkheid om voor- en achtervleugels onafhankelijk van elkaar te bewegen. Hiervan maken ze niet alleen gebruik om achteruit of zijwaarts te vliegen, maar ook bij de balts. Baltsende beekjuffers (*Calopteryx*) benadrukken bijvoorbeeld de kleur van hun vleugels door ze in elke slag kort stil te houden, of door de achtervleugels zelfs helemaal niet te bewegen.

Meer over de vlucht van libellen staat in Miller (1995C). Pfau (1986) geeft een zeer uitgebreid, technisch overzicht van de bouw en werking van het vliegapparaat en Wakeling (1993) behandelt de aërodynamica.

Voortplantingsorganen

De morfologische aanpassing bij libellen aan indirecte overdracht van sperma is bijzonder. Mannetjes injecteren het sperma niet direct in het vrouwtje vanuit hun geslachtsorganen in de achterlijfspunt, maar ze brengen het eerst over naar een reservoir aan de basis van hun achterlijf. Van hieruit wordt het door het vrouwtje ontvangen. Deze tussenstap is nodig omdat bij de paring het mannetje met

DRIE TYPEN SECUNDAIR GESLACHTSAPPARAAT

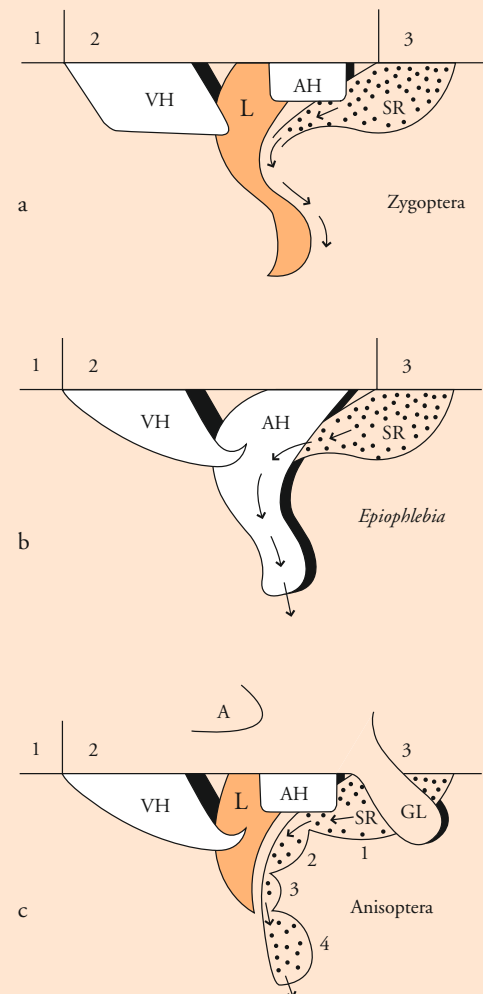
Het secundaire geslachtsapparaat van Zygoptera heeft dezelfde onderdelen als dat van Anisoptera, maar de functie van de onderdelen verschilt. Zo fungeert een ander orgaan als penis. De jufferlibellen (Epiophlebiidae) vertonen een derde uitvoering van hetzelfde principe. Figuur 10 toont schematisch de drie typen van secundaire geslachtsapparaten en de onderdelen waaruit zij zijn opgebouwd. In rust zijn gewoonlijk alleen de voorste hamuli (Latijn voor 'haakjes') aan de buitenzijde zichtbaar. Bij *Epiophlebia* en Anisoptera zijn ze klauwvormig en kunnen ze aan de legschede van het vrouwtje worden verankerd. De ligula (Latijn voor 'tongetje') is een stevig, langgerekt deel van het tweede segment. Het zakvormige spermareservoir hangt aan het derde segment. Bij Zygoptera fungeert de sterk uitgegroeide ligula als penis. Vanuit het spermareservoir komt het sperma in een groeve in de ligula, waarlangs het het vrouwtje bereikt. Bij jufferlibellen (*Epiophlebia*) is de ligula gereduceerd en vormen de sterk vergrote achterste hamuli een buis die als penis dienst doet. Bij Anisoptera fungeert het spermareservoir als penis. Het is verlengd en opgedeeld in vier segmenten, waardoor het beweeglijk is. De ligula stuurt het spermareservoir. De genitale lobben en de auriculae bij Anisoptera en de voorste hamuli bij Zygoptera hebben een beschermende en geleidende functie. Zij geven voor het vrouwtje de positie van het secundaire geslachtsapparaat aan (PFAU 1991).

Figuur 10

Schematische en sterk vereenvoudigde weergave van de drie typen van het secundaire geslachtsapparaat van een mannelijke libel in zij aanzicht:

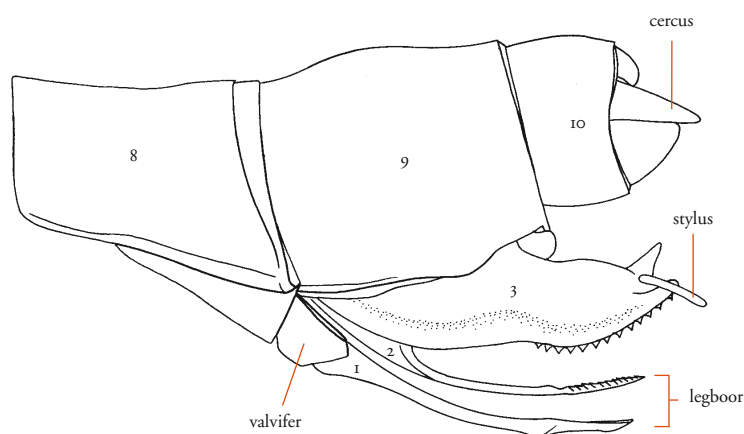
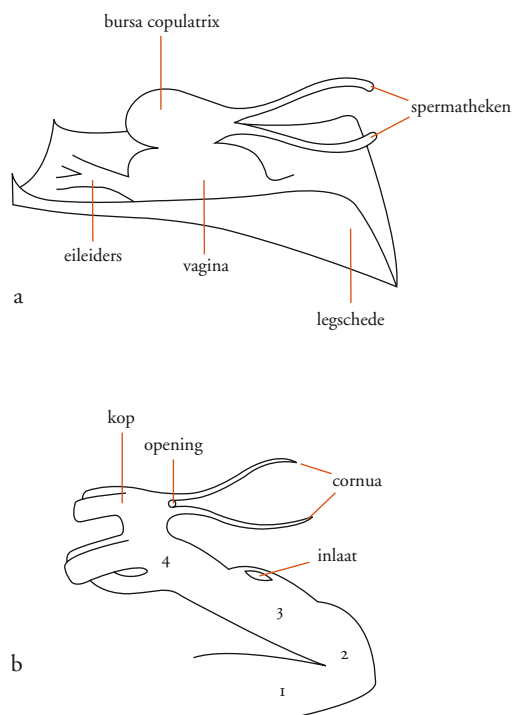
- a Zygoptera;
- b jufferlibel *Epiophlebia*;
- c Anisoptera.

De weergegeven organen zijn voorste hamuli (VH), ligula (L; donker), achterste hamuli (AH) en spermareservoir (SR; gespikkeld). Bij Anisoptera zijn tevens auriculae (A) en genitale lobben (GL) te zien. Gepaarde structuren zijn aangegeven met schaduw. De pijlen tonen de weg die het sperma naar het vrouwtje aflegt. De cijfers corresponderen met de segmenten van het achterlijf en (bij Anisoptera) van het spermareservoir. Naar Pfau (1991).



Figuur 11

De geslachtsorganen in het achtste achterlijfssegment van het vrouwtje (a) en de volledig erecte penis van het mannetje (b) van de zwarte heidelibel (*Sympetrum danae*). De cijfers corresponderen met de segmenten van de penis. Het mannetje brengt sperma bij zichzelf aan via de inlaat in het derde penissegment. Gedurende de copulatie zet hij zich met de cornua vast in de spermatheken van het vrouwtje. De top van het vierde penissegment komt zo in de bursa copulatrix terecht. Deze handelingen dringen het sperma dat reeds aanwezig is uit de spermatheken. Vanuit een opening op de top van de penis wordt nieuw sperma in de spermatheken geïnjecteerd. Naar Michiels (1989A).

**Figuur 12**

Schematische weergave van het achtste, negende en tiende achterlijfssegment van een pantserjuffer (*Lestes*) in zijaanzicht. De ovipositor is uitgeklaapt getekend. Deze bestaat uit drie paar kleppen of valvulae, genummerd 1, 2 en 3. Het eerste en tweede paar vormen een slanke legboor of terebra. Deze wordt gedragen door de valvifer. Het derde kleppenpaar is groot en aan de onderrand bezet met tandjes. Dit beschermt de legboor. De toppen dragen styli, die vermoedelijk een zintuiglijke functie hebben, maar mogelijk (ook) fungeren als meetlat waarmee de vaste afstand tussen de insneden in de plant wordt bepaald. Door krachtige spieren in het negende achterlijfssegment beweegt het tweede kleppenpaar heen en weer als een zaag. De eieren worden vervolgens via het gootvormige eerste paar in de geopende ruimte geplaatst. Naar Pfau (1991).

het uiteinde van zijn achterlijf het vrouwtje vasthoudt. Een geslachtsopening in de achterlijfspunt van het mannetje zou dus voor de geslachtsopening in de achterlijfspunt van het vrouwtje onbereikbaar zijn. Voor dit bijzondere voortplantingsgedrag hebben libellen een aantal morfologische aanpassingen, die in de volgende paragrafen worden besproken. Indirecte inseminatie is gebruikelijk bij primitieve, ongevleugelde insecten. Hier plaatst het mannetje een spermapakketje buiten zijn lichaam en het vrouwtje pikt het op. Carle (1982) geeft een overzicht van de verschillende theorieën omtrent de ontstaansgeschiedenis van indirecte bevruchting bij libellen. Carle vermoedt dat indirecte bevruchting is voortgekomen uit de uitwendige bevruchting van primitieve insecten. Maar het is niet uit te sluiten dat de voorlopers van libellen wel aan directe bevruchting deden. Een met de libellen vergelijkbaar systeem komt voor bij spinnen – het mannetje brengt zijn sperma over naar een speciaal orgaan op één van zijn palpen, voordat hij het vrouwtje ermee insemineert.

Secundair geslachtsapparaat

Aan de onderkant van het tweede en derde achterlijfssegment van het mannetje bevindt zich het secundaire geslachtsapparaat. Dit ontvangt het sperma vanuit de geslachtsorganen, slaat het op en geeft het later af aan het vrouwtje. Een penis brengt het sperma bij het vrouwtje in. Het is opmerkelijk dat bij de verschillende onderorden andere onderdelen als penis fungeren (zie het kader 'Drie typen secundair geslachtsapparaat'). De penis kan allerlei zwellichamen en aanhangsels dragen. Hiermee zet het mannetje zich vast in de geslachtsopening van het vrouwtje. Mannetjes van veel soorten kunnen bovendien het sperma van eerdere paringen uit het vrouwtje verwijderen. Sinds de ontdekking van dit fenomeen door Waage (1979) zijn de morfologische en gedragsmatige aspecten ervan veel onderzocht. Miller (1991, 1995B) geeft minutieuze overzichten van de genitaliën van de korenbouten (Libellulidae), met langgerekte zwellichamen die tot diep in het vrouwtje doordringen en haar met bestekelde zweepharen leegschrapen (figuur 11). De mannetjes van veel Anisoptera dragen aan weerszijden van het tweede achterlijfssegment opvallende 'oortjes', de auriculae. Deze dragen naar binnen gerichte doortjes en vallen gewoonlijk in een inbocht van de vleugelbasis, waardoor ze niet hinderen bij de vlucht. Wanneer het vrouwtje het mannetje aftast met haar achterlijfspunt geven de auriculae de positie van het secundaire geslachtsapparaat aan. Bij soorten zonder auriculae hebben andere structuren een vergelijkbare functie. Bij korenbouten (Libellulidae) zijn dat de genitale lobben, bij waterjuffers (Coenagrionidae) de vergrote voorste hamuli en bij keizerlibellen (*Anax*) de bedoornde platen aan weerszijden van de opening van het secundaire geslachtsapparaat (FRASER 1943).

Achterlijfsaanhangsels

De achterlijfspunt van iedere libel heeft vijf aanhangsels. Zij verschillen tussen larven en imago's en tussen de diverse onderorden (zie figuur 6 en de paragraaf 'Kieuwen'). Bij mannelijke imago's vormen de aanhangsels een grijporgaan. De bovenste achterlijfsaanhangsels, de cerci, vormen een tang die bij de paring het vrouwtje in tandem



a



b



c



d

Figuur 13

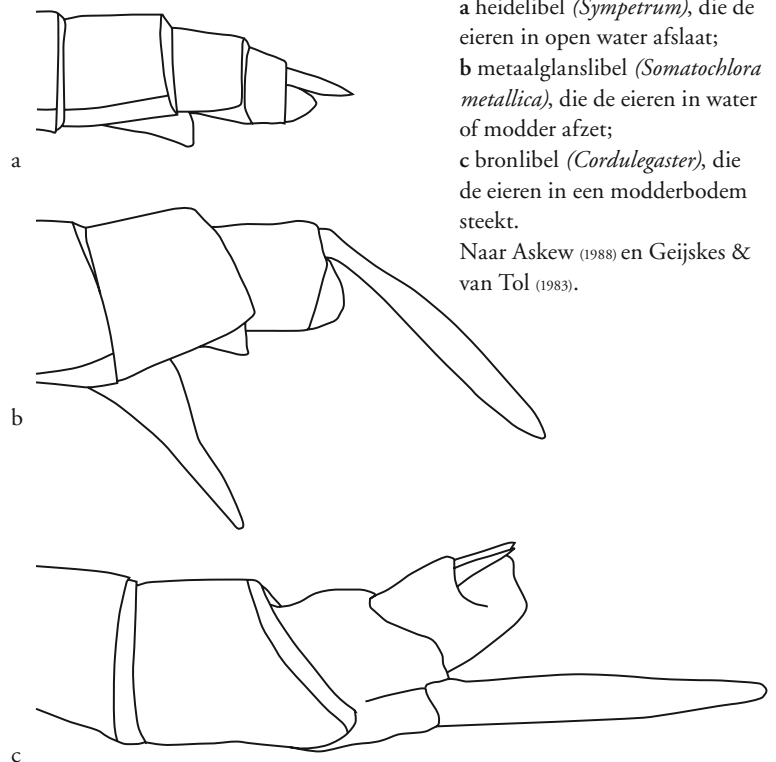
Eiafzet, de legboor in actie, bij pantserjuffers (*Lestes*). Een tandem van de tangpantserlibel (*L. dryas*) (a) waarbij het vrouwtje een snede in de stengel maakt (b). Het resultaat van de eiafzet, geponste gaatjes in een stengel door de gewone pantserjuffer (*L. sponsa*) (c) of in boomchors door de houtpantserjuffer (*L. viridis*) (d).

houdt. De onderste achterlijfsaanhangsels – bij Zygoptera de paraprocten, bij Anisoptera het epiproct – fungeren als ‘duim’ om de greep van de ‘vingers’ (de cerci) te verstevigen. Een Zygoptera mannetje pakt een vrouwtje vast aan het halsschild, dat tussen de kop en het borststuk ligt. Een Anisoptera mannetje grijpt een vrouwtje vast aan de achterzijde van de kop. Soms gebeurt dit met zoveel geweld dat de ogen beschadigd raken.

De achterlijfsaanhangsels van het mannetje en de plek waarop deze zich vastzetten op het vrouwtje kunnen zeer ingewikkeld van vorm zijn. De structuren zijn vaak soortspecifiek en werken zo als een sleutel en een slot – alleen soortgenoten kunnen succesvol met elkaar paren. Soorten waarbij deze structuren onderling weinig verschillen, zoals de korenbouten (Libellulidae) en de beekjuffers (Calopterygidae), kunnen elkaar doorgaans goed visueel herkennen, bijvoorbeeld aan baltsgedrag of kleurpatronen op vleugels.

Eilegapparaat

Zygoptera en glazenmakers (Aeshnidae) hebben een goed ontwikkeld eilegapparaat (ovipositor). Het bestaat uit kleppen en spieren en kan gebruikt worden om in plantenweefsel te zagen (figuur 12 en 13). Bij soorten die hun eieren direct in het water afzetten zijn de kleppen en spieren veel kleiner of zelfs afwezig (figuur 14). Wat overblijft is een afstaand lipje waarlangs de eieren naar buiten worden geperst, maar waarmee niet gezaagd kan worden. Bij de bronlibellen (Cordulegastridae) en de metaalglanslibel (*Somatochlora metallica*) werkt de opvallend grote legschede als trechter, waarmee de eieren nauwkeurig kunnen worden geplaatst.

**Figuur 14**

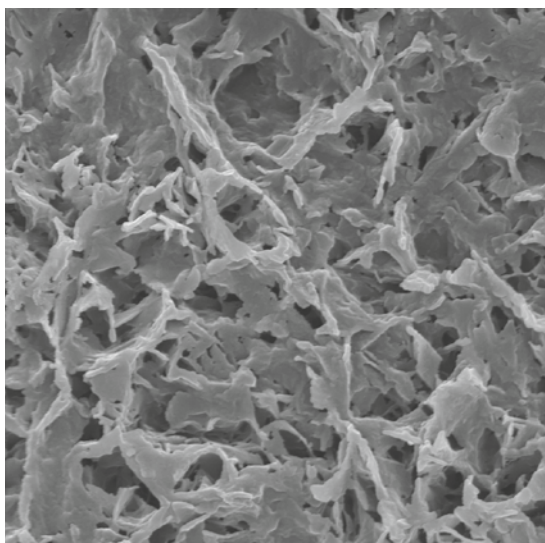
Legschedes van enkele Anisoptera in zij aanzicht: a heidelibel (*Sympetrum*), die de eieren in open water afslaat; b metaalglanslibel (*Somatochlora metallica*), die de eieren in water of modder afzet; c bronlibel (*Cordulegaster*), die de eieren in een modderbodem steekt. Naar Askew (1988) en Geijskes & van Tol (1983).

Figuur 15

a Mannetje van de bruine korenbout (*Libellula fulva*) met deels weggekraste berijping.
 b De structuur van de berijping van een bruine korenbout (*Libellula fulva*), gefotografeerd met een elektronenmicroscop. De schilfertjes zijn één tot enkele duizendsten van een millimeter lang.



a



b

**Figuur 16**

Een voorbeeld van een bont koppatroon, de vuurjuffer (*Pyrrhosoma nymphula*).

Kleur

De prachtige kleuren van libellen worden veroorzaakt door pigmenten en door berijping. Een belangrijk pigment is melanine. Melanine in de opperhuid ziet er zwart uit. Maar ook de metaalglans van pantserjuffers en glanslibellen is te danken aan melanine, dat dan dieper in de huid zit, onder een kleurloze opperhuid. De opperhuid reflecteert invallend licht als een spiegel – een glasplaat met een donkere onderlaag. Melanine wordt na de dood van een libel niet afgebroken, waardoor de zwarte tekening en de glans intact blijven. Andere kleuren worden veroorzaakt door pigmenten die in meer of mindere mate worden afgebroken nadat een libel sterft. Voorbeelden zijn het rood van een heidelibel (*Sympetrum*), het blauw van een waterjuffer (*Coenagrion*) en het groen van een glazenmaker (*Aeshna*).

De witte, grijze of blauwige kleur – vooral opvallend bij oudere mannetjes, bijvoorbeeld van oeverlibellen (*Orthetrum*) en pantserjuffers (*Lestes*) – wordt veroorzaakt door berijping (figuur 15). Berijping bestaat uit microscopisch kleine wasschilfertjes die door de opperhuid worden afgescheiden (GORB 1995B). Deze schilfers kunnen makkelijk weggekrast worden, bijvoorbeeld wanneer een vrouwtje het mannetje bij de paring aan zijn achterlijf vastgrijpt. Zo is te zien of het mannetje van een sterk berijpte soort, zoals de bruine korenbout (*Libellula fulva*), heeft gepaard.

Met dit palet aan kleuren en contrasten is een enorme variatie aan lichaamstekeningen ontstaan. De bonte kleurvlakken en -patronen fungeren ongetwijfeld als signalen voor de visueel ingestelde libellen. Steinbrücken (1994) illustreert de signaalwerking met een uitputtend overzicht van koppatronen bij libellen. Telkens keren dezelfde motieven terug, zoals dwarsbanden in het gezicht en valse ogen op de achterkop (figuur 16). Kleur en tekening spelen ook een rol in de controle van de lichaamstemperatuur. Een berijpt oppervlak reflecteert zonnestralen en voorkomt zo oververhitting. Dit stelt geslachtsrijpe mannetjes van de korenbouten (Libellulidae) bijvoorbeeld in staat om in de volle zon actief territoria te verdedigen. Een donker oppervlak absorbeert juist zonne-energie. Sommige soorten kunnen, waarschijnlijk gestuurd door temperatuur, deze absorptie regelen door de donkerte van hun kleur te veranderen – door een chemische omzetting of door donkere en lichte pigmenten in de huidcellen te verplaatsen. Dit is onder meer bekend van watersnuffels (*Enallagma*), glazenmakers (*Aeshna*) en heidelibellen (*Sympetrum*). Vooral bij de azuurglazenmaker (*Aeshna caerulea*), een soort van toendra en hooggebergte, is de kleurverandering opvallend: in anderhalf uur van lichtblauw naar donker grijspaars. Ook de karakteristieke mozaïektekening van glazenmakers heeft vermoedelijk een functie bij het opwarmen. Zonlicht kan door de lichte venstertjes het achterlijf instralen, waar het in een zwarte broeikas ‘gevangen’ wordt (STERNBERG 1987, 1996).