

HOOFDSTUK 3 FENOLOGIE

N.J. Dingemanse, K.-D.B. Dijkstra,
D. Groenendijk & R. Ketelaar

De fenologie van libellen - de timing van de verschillende fasen van de levenscyclus - wordt gestuurd door de wisseling van de seizoenen (figuur 1). De seizoenen bepalen immers de tijd die voor de verschillende levensstadia beschikbaar is. Dit hoofdstuk bespreekt de factoren die de ontwikkelingssnelheid van ei, larve en imago bepalen en de variatie in levenscycli - soortspecifieke details komen aan bod in de soortteksten van hoofdstuk II. Speciale aandacht krijgt de periode waarin de imago actief is, de vliegtijd.

DE PERIODE ONDER WATER

Ei

De ontwikkelingssnelheid van het embryo hangt sterk af van de omgevingstemperatuur en varieert van één tot acht weken, als de ontwikkeling direct na de eiafzet begint en het ei bij voltooiing meteen uitkomt. Bij sommige soorten gaan de eieren echter voor enige tijd in rust (diapauze). Zo brengen de pantserjuffers (*Lestes*) en de meeste glazenmakers (*Aeshna*) de eerste winter door als ei. Doorgaans overbrugt de diapauze een periode die voor kleine larven ongunstig is (kou, droogte). De ontwikkeling van het embryo stopt wanneer de temperatuur onder een soortafhankelijke drempelwaarde zakt. Factoren die de diapauze kunnen beëindigen zijn het stijgen van de temperatuur, het lengen van de dagen en het nat worden van de eieren bij een rijzende waterspiegel. Sommige soorten, zoals de hoogveenglanslibel (*Somatochlora arctica*) en de bloedrode heidelibel (*Sympetrum sanguineum*), hebben een facultatieve diapauze: naarmate de eieren later in het jaar zijn afgezet, neemt het aandeel dat niet meer voor de winter uitkomt toe (GARDNER 1950A, STERNBERG 1995B).

Larve

De ontwikkelingsduur van een larve verschilt sterk per soort en wordt in belangrijke mate bepaald door temperatuur en voedselaanbod. Zo kan de wereldzwerver (*Pantala flavescens*), die in warme en voedselrijke biotopen leeft, de larvenstadia in zeven weken doorlopen. Ook de vuurlibel (*Crocothemis erythraea*) en de zwervende heidelibel (*Sympetrum fonscolombii*) groeien snel en hebben in Zuid-Europa twee of drie generaties per jaar. Dit houdt in dat de levenscyclus ongeveer drie maanden duurt. Door de lagere temperaturen is zo'n hoge ontwikkelingssnelheid in Nederland maar zelden mogelijk. In koude en voedselarme biotopen kan de ontwikkeling zelfs enkele jaren in beslag nemen. De gewone bronlibel (*Cordulegaster boltonii*), een soort van koude beekjes, heeft bijvoorbeeld soms wel vijf jaar nodig om volgroeid te worden. De larven van veel soorten gaan één of enkele keren in winterrust, wat voorkomt dat in het najaar imago's uitsluipen die de koude winter niet zullen overleven. Begin en einde van de diapauze worden bepaald door de temperatuur en het af- dan wel toenemen van de daglengte.

De invloed van temperatuur en voedsel op de larvale ontwikkeling wordt treffend geïllustreerd door onderzoek van Pickup & Thompson (1990). Bij 20°C ontwikkelden de larven van drie soorten Zygoptera zich twee tot drie keer



sneller dan bij 12°C. Opvallend is verder dat de gewone pantserjuffer (*Lestes sponsa*) zich ongeveer twee keer sneller ontwikkelde dan het lantaarntje (*Ischnura elegans*) en de azuurwaterjuffer (*Coenagrion puella*), doordat de pantserjuffer twee keer zo snel voedsel kon opnemen als beide andere soorten. Pantserjufferlarven ontwikkelen zich, na overwintering als ei, binnen enkele maanden tot imago en komen alleen tussen april en juli als larve voor. De combinatie van diapauze bij het ei en de snelle larvale ontwikkeling stelt pantserjuffers (*Lestes*) in staat te overleven in tijdelijke wateren.

Figuur 1

Een bruine glazenmaker (*Aeshna grandis*) bij zijn larvenhuid. De vliegtijd van een soort wordt in belangrijke mate bepaald door wanneer deze uit kan sluipen, hetgeen onder meer samenhangt met de levenscyclus en weersomstandigheden.

DE PERIODE BOVEN WATER

Vliegtijden

De vliegtijd van een soort loopt van het verschijnen van de eerste imago tot het sterven van de laatste. Het hoogtepunt ('de piek') van de vliegtijd wordt bereikt wanneer het aantal imago's het grootst is. Omdat het onmogelijk is om precies te bepalen hoeveel individuen er op enig moment rondvliegen, geldt het aantal waarnemingen als maat voor het aantal aanwezige individuen. In het begin van de vliegtijd neemt een soort toe tot het aantal waarnemingen 'piekt', waarna het afneemt tot nul. De waarnemingen van juveniele en voortplantende imago's illustreren hoe een dergelijke opbouw tot stand komt (figuur 2). Juveniele imago's zijn hooguit een dag herkenbaar en komen dan ook alleen aan het begin van de vliegtijd voor – ze vormen in deze periode het gros van het totaal aantal waarnemingen. Dit geldt

vooral voor vroege soorten, die snel uitsluipen. Met het verschijnen van de eerste reproductief actieve imago's begint de voortplantingsfase. Wanneer het aantal voortplantende imago's zijn hoogtepunt bereikt, zijn doorgaans de meeste dieren uitgeslopen. Tussen de uitsluit- en de voortplantingspiek ligt de maturatieperiode (zie ook hoofdstuk 2). Maar sommige libellen, zoals de winterjuffers (*Sympecma*), overwinteren na het uitsluipen, voordat ze zich in het voorjaar gaan voortplanten (figuur 2b).

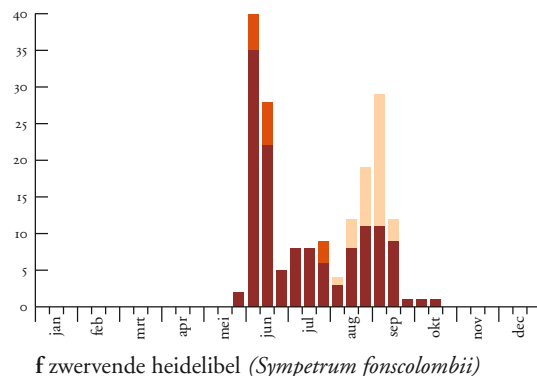
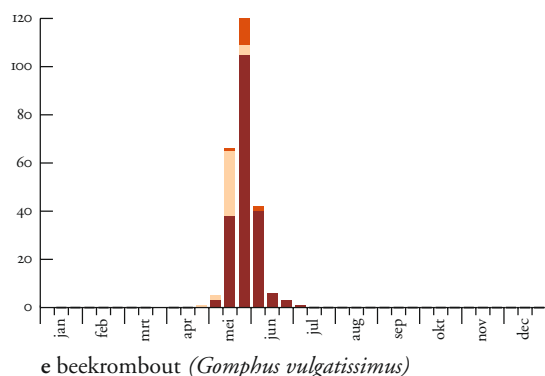
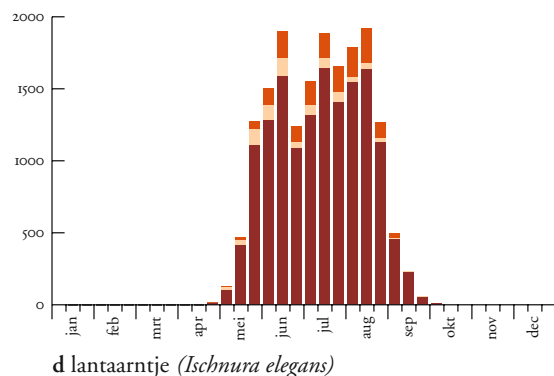
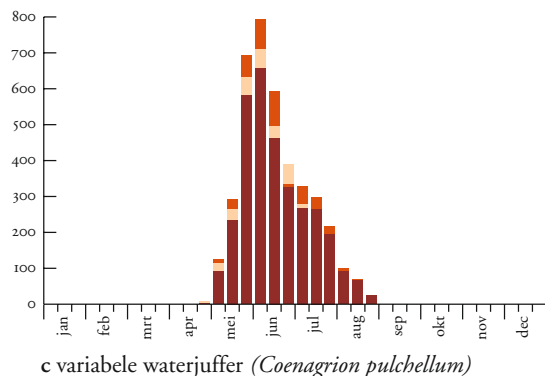
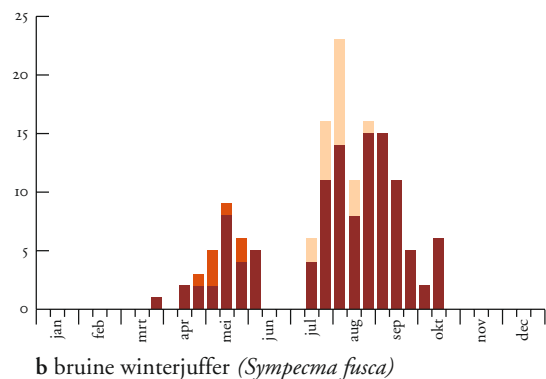
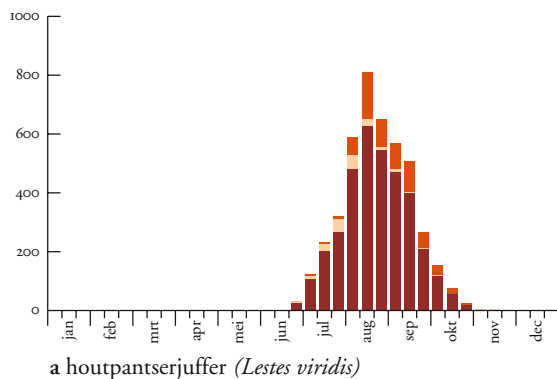
In Nederland worden libellen vrijwel uitsluitend van april tot en met oktober waargenomen. De vroegste waarneming in de periode 1990-1997 is gedaan op 31 maart en betrof de vuurjuffer (*Pyrrosoma nymphula*) en de bruine winterjuffer (*Sympecma fusca*). Heel late waarnemingen in de periode 1990-1997 dateerden van november en betroffen houtpantserjuffer (*Lestes viridis*), paardenbijter (*Aeshna*

Figuur 2

Vliegtijddiagrammen gebaseerd op Nederlandse waarnemingen in de periode 1990-1997.

Per decade is het aantal waarnemingen van imago's gegeven, waarbij waarnemingen van juveniele imago's (uitsluitend of vers) en van voortplantingsgedrag (tandems of eiafzet) apart aangegeven zijn.

voortplanting
juveniel
overig



soort	1 ^e winter doorgebracht als	aantal overwinteringen
<i>Calopteryx splendens</i>	larve	1-2
<i>Calopteryx virgo</i>	larve	(1-2)
<i>Lestes barbarus</i>	ei	1
<i>Lestes dryas</i>	ei	1
<i>Lestes sponsa</i>	ei	1(-2)
<i>Lestes virens</i>	ei	1
<i>Lestes viridis</i>	ei	1
<i>Sympetma fusca</i>	imago	1
<i>Sympetma paedisca</i>	imago	1
<i>Cercion lindenii</i>	larve	1
<i>Coenagrion armatum</i>	larve	1(-2)
<i>Coenagrion hastulatum</i>	larve	1(-4)
<i>Coenagrion lunulatum</i>	larve	1(-2?)
<i>Coenagrion mercuriale</i>	larve	(1-2)
<i>Coenagrion puella</i>	larve	1(-2)
<i>Coenagrion pulchellum</i>	larve	1(-2)
<i>Erythromma najas</i>	larve	1(-2)
<i>Erythromma viridulum</i>	larve	1?(0-2?)
<i>Nehalennia speciosa</i>	larve	1-2?
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	larve	2(1-3)
<i>Enallagma cyathigerum</i>	larve	1(0-4)
<i>Ischnura elegans</i>	larve	1(0-2)
<i>Ischnura pumilio</i>	larve	1(0-2?)
<i>Ceriagrion tenellum</i>	larve	(1-2)
<i>Platynemis pennipes</i>	larve	(1-2)
<i>Aeshna affinis</i>	ei	1-2
<i>Aeshna cyanea</i>	ei	(1-2)
<i>Aeshna grandis</i>	ei	2(3)
<i>Aeshna isocles</i>	larve	1-2
<i>Aeshna juncea</i>	ei	2(1-3)
<i>Aeshna mixta</i>	ei	1(-2)
<i>Aeshna subarctica</i>	ei	3(2-4)
<i>Aeshna viridis</i>	ei	2(-3)
<i>Anax imperator</i>	larve	(1-2)
<i>Anax parthenope</i>	larve	(1-2)

mixta) en zwarte heidelibel (*Sympetrum danae*). De alleraatste waarneming, op 29 november, betrof een bruinrode heidelibel (*Sympetrum striolatum*).

Moment van uitsluipen

De mate waarin het uitsluipen synchroon verloopt, varieert tussen libellensoorten. Cruciaal daarbij is in welk stadium libellen voor het laatst overwinteren (zie ook tabel 1):

- Overwintering in het laatste larvale stadium. Individuen van deze soorten kunnen vroeg in het jaar en (vrijwel) gelijktijdig het water verlaten (A in figuur 3). Voorbeelden zijn vuurjuffer (*Pyrrhosoma nymphula*), glassnijder (*Brachytron pratense*), smaragdlibel (*Cordulia aenea*) en beekrombout (*Gomphus vulgatissimus*) (figuur 2e). Hiervan kunnen op één dag en op één plek honderden individuen uitsluipen.
- Overwintering in vroegere larvale stadia of als ei. Deze libellen moeten in het voorjaar nog (een deel van) de larvale ontwikkeling doorlopen en deze soorten sluipen

soort	1 ^e winter doorgebracht als	aantal overwinteringen
<i>Hemianax ephippiger</i>	n.v.t.	0
<i>Brachytron pratense</i>	larve	(1-3)
<i>Gomphus flavipes</i>	ei of larve	3(2-4)
<i>Gomphus pulchellus</i>	larve	(2-3)
<i>Gomphus vulgatissimus</i>	larve	3(2-4)
<i>Onychogomphus forcipatus</i>	?	3(-5?)
<i>Ophiogomphus cecilia</i>	ei	3(2-4)
<i>Cordulegaster boltonii</i>	larve	3(2-5)
<i>Cordulia aenea</i>	larve	2(-3)
<i>Epithea bimaculata</i>	larve	2-3
<i>Somatochlora arctica</i>	larve, soms ei	2-3
<i>Somatochlora flavomaculata</i>	larve	3
<i>Somatochlora metallica</i>	ei of larve	2(-3)
<i>Oxygastra curtisii</i>	larve	2-3
<i>Leucorrhinia albifrons</i>	larve	2(-3?)
<i>Leucorrhinia caudalis</i>	larve	2
<i>Leucorrhinia dubia</i>	larve	2(-4)
<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	larve	2
<i>Leucorrhinia rubicunda</i>	larve	2(-3?)
<i>Libellula depressa</i>	larve	(1-2)
<i>Libellula fulva</i>	larve	(1?-2)
<i>Libellula quadrimaculata</i>	larve	2(1-3)
<i>Orthetrum brunneum</i>	larve	2-3
<i>Orthetrum cancellatum</i>	larve	2-3(4?)
<i>Orthetrum coerulescens</i>	larve	2
<i>Crocothemis erythraea</i>	larve	(0-1)
<i>Sympetrum danae</i>	ei	1
<i>Sympetrum depressiusculum</i>	ei	1
<i>Sympetrum flaveolum</i>	ei of larve	1
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	larve	0-1
<i>Sympetrum meridionale</i>	ei?	1?
<i>Sympetrum pedemontanum</i>	ei	1
<i>Sympetrum sanguineum</i>	ei of larve	1
<i>Sympetrum striolatum</i>	ei of larve	1
<i>Sympetrum vulgatum</i>	ei	1

meestal later in het jaar en over een langere periode uit (B in figuur 3). Voorbeelden zijn de pantserjuffers (*Lestes*), de meeste glazenmakers (*Aeshna*) en heidelibellen (*Sympetrum*) (figuur 2a).

In de Engelstalige literatuur heten soorten van het eerste type 'spring species', die van het tweede type 'summer species' (CORBET 1980, 1999). Om een aantal redenen is deze terminologie echter verwarrend. Zo verwijst deze indeling naar de tijd van het jaar waarin imago's voorkomen, terwijl in feite slechts een overwinteringsstrategie beschreven wordt. Beide strategieën omvatten bovendien meer dan één type levenscyclus; met name de tweede groep is zeer heterogeen (tabel 2). Ten slotte is het verwarrend dat er soorten zijn waarop beide aanduidingen van toepassing zijn. Sommige individuen van de grote keizerlibel (*Anax imperator*) overwinteren bijvoorbeeld als jonge larve. Zij bereiken voor eind mei het laatste larvale stadium en kunnen nog dezelfde zomer uitsluipen (type 'summer species'). Maar individuen die in het laatste larvale stadium overwinteren

Tabel 1

Overwintering van de Nederlandse libellensoorten. Deze tabel is gebaseerd op talloze bronnen, die in de soortteksten (hoofdstuk 11) terug te vinden zijn. De eerste winter is de winter nadat het ei gelegd is. Soorten die een tweede maal of vaker overwinteren doen dat altijd als larve. Het aantal overwinteringen bepaalt sterk de duur van de levenscyclus en is zeer variabel. Er is gepoogd aan te geven wat in Noordwest-Europa waarschijnlijk de regel is, met tussen haken de variatie binnen Europa. Omdat er nog weinig bekend is over de ontwikkelingsduur van soorten, zeker op lokaal niveau, moeten deze gegevens vooral gezien worden als een eerste aanzet tot een overzicht. Vraagtekens geven vermoedens aan, gebaseerd op indirecte aanwijzingen, zoals de eigenschappen van verwante soorten. Een soort met nul overwinteringen is in staat de levenscyclus binnen één zomer te voltooien.

Tabel 2
Typen van levenscyclus bij de Nederlandse libellensoorten. De levenscycli zijn gedefinieerd naar het levensstadium bij de eerste (1^e) en de daarop volgende overwinteringen (2^e+), het ontbreken van overwinteringen ('geen' in kolommen 1^e en 2^e+), en het wel of niet gesynchroniseerd uitsluipen in het voorjaar (zogenaamde 'spring species' en 'summer species', zie paragraaf 'Moment van uitsluipen'). De levenscycli zijn genoemd naar genera waarin alle of de meeste soorten dit type vertonen. Daarnaast zijn enkele voorbeelden buiten deze genera gegeven. Niet van alle soorten is bekend in welke categorie zij thuishoren, terwijl er veel in meer dan één behoren (vandaar dat zij als voorbeeld bij twee typen gegeven zijn). Voor meer details per soort (bijvoorbeeld het aantal overwinteringen) wordt verwezen naar tabel 1 en de soortteksten.

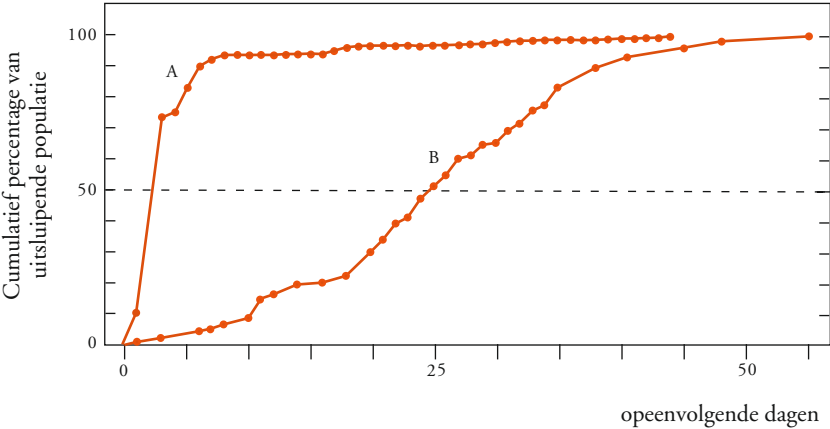
levenscyclus	overwinteringen		uitsluipen gesynchroniseerd?	voorbeeldsoorten uit andere genera
	1 ^e	2 ^e +		
<i>Lestes</i> -type	als ei	geen	nee	<i>Aeshna mixta</i> , <i>Sympetrum danae</i> , <i>Sympetrum sanguineum</i>
<i>Aeshna</i> -type	als ei	als larve	nee	<i>Gomphus flavipes</i> , <i>Ophiogomphus cecilia</i> , <i>Somatochlora metallica</i>
<i>Coenagrion</i> -type	als larve	geen	ja	<i>Erythromma najas</i>
<i>Ischnura</i> -type	als larve	geen	nee	<i>Enallagma cyathigerum</i> , <i>Anax imperator</i> , <i>Sympetrum sanguineum</i>
<i>Leucorrhinia</i> -type	als larve	als larve	ja	<i>Anax imperator</i> , <i>Brachytron pratense</i> , <i>Cordulia aenea</i>
<i>Orthetrum</i> -type	als larve	als larve	nee	<i>Gomphus flavipes</i> , <i>Cordulegaster boltonii</i> , <i>Somatochlora metallica</i>
<i>Sympecma</i> -type	als imago	geen	nee	
<i>Hemianax</i> -type	geen	geen	nee	<i>Sympetrum fonscolombii</i>

komen gelijktijdig uit in het voorjaar (type 'spring species') (CORBET 1957A). Winterjuffers (*Sympecma*) overwinteren als imago en zetten in de lente de eieren af. De larvale ontwikkeling begint pas in het voorjaar en daarom zouden zij ook als 'summer species' beschouwd kunnen worden. Voor een aantal libellensoorten geldt dat mannetjes en vrouwtjes niet gelijktijdig uitsluipen. Zo verschijnen bij de bruine glazenmaker (*Aeshna grandis*) de mannetjes eerder, maar bij de azuurwaterjuffer (*Coenagrion puella*) de vrouwtjes (THOMPSON 1987, 1989).

Levensduur
Het leven van een imago kent een maturatie- en een reproductiefase (zie hoofdstuk 2). De lengte van beide bepaalt de levensduur; incidenteel maken individuen ook een post-reproductiefase door, maar de lengte hiervan is waarschijnlijk te verwaarlozen. In gematigde streken duurt de maturatie meestal één tot drie weken. In de regel duurt bij vrouwtjes maturatie langer dan bij mannetjes, en leven vrouwtjes langer. Een geslachtsrijpe imago vertoont niet altijd meteen voortplantingsgedrag. In warme streken kan het gebeuren dat het moment van uitsluipen en het voortplantingsseizoen niet aansluiten, bijvoorbeeld door een tussenliggende droogteperiode. In Algerije sluipen de paardenbijter (*Aeshna mixta*) en de bruinrode heidelibel (*Sympetrum striolatum*) aan het einde van de lente uit. Ze brengen de droge zomer door in bossen en bergen en keren pas vanaf eind september terug naar de voortplantings-

watervan (SAMRAOUI ET AL. 1998). Een extreem voorbeeld uit de gematigde streken vormen de winterjuffers (*Sympecma*), die in de nazomer het water verlaten, als imago overwinteren en in de lente paren. Zij leven dus minstens acht maanden als imago. Van de meeste soorten uit gematigde gebieden leven imago's maar enkele weken. Aangezien een individu enkele maanden tot jaren doorbrengt als larve, is het leven als imago veel korter dan de totale levensduur. De grootste bedreigingen voor een imago vormen predatie, verhongering door slechte weersomstandigheden en uitputting door territoriale conflicten. Mooi weer kan eveneens de levensduur verkorten, omdat individuen dan langer achtereen actief zijn. Zygoptera leven gemiddeld één tot drie weken als imago, Anisoptera imago's tot zo'n vijf weken. De maximale levensduur kan echter oplopen tot meer dan het dubbele, zoals blijkt uit buitenlands onderzoek met gemerkte individuen van enkele Zygoptera-soorten, die ook in Nederland voorkomen (tabel 3). Kwantitatieve informatie voor de Nederlandse situatie ontbreekt, maar studies aan de watersnuffel (*Enallagma cyathigerum*) in Engeland, Spanje en Noord-Amerika geven een verrassend constante gemiddelde levensduur van mannetjes te zien: elf à twaalf dagen (CORDERO 1994, GARRISON 1978, PARR 1976).

Variatie in vliegtijden
Soorten kunnen vroeg of laat in het seizoen vliegen, en vliegtijden kunnen langer of korter zijn. Naast een beschrijving van de variatie wordt ingegaan op verschuivin-



Figuur 3
Het uitsluitverloop van (A) een populatie van de grote keizerlibel (*Anax imperator*), die in het voorjaar gesynchroniseerd uitsluit ('spring species'), en (B) de blauwe glazenmaker (*Aeshna cyanea*), die over een langere periode uitsluit ('summer species'). De eerste is binnen drie dagen voor de helft uitgeslopen, de tweede pas na 25 dagen. Naar Corbet (1962).

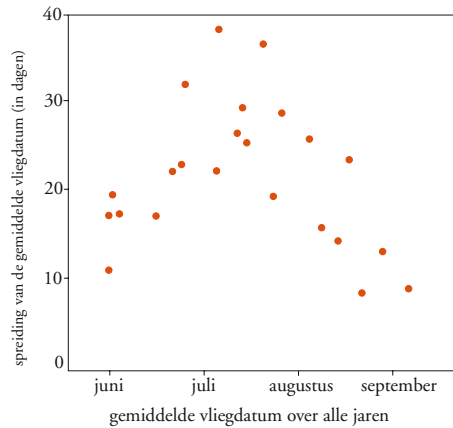
gen in het begin van de vliegtijd en het effect hiervan op de duur van de vliegtijd. De variatie in vliegtijden is vooral het gevolg van verschillen in overwinteringsstrategie (zie paragraaf ‘Moment van uitsluipen’) en weersomstandigheden (CORBET 1999).

Variatie binnen jaren: vroege en late soorten

Als een soort in Nederland in het begin van het zomerhalfjaar actief is spreken we van een vroege soort, als een soort aan het einde van deze periode actief is spreken we van een late soort. De voorspelbaarheid van de vliegtijd verschilt tussen soorten: typische vroege en late soorten zijn veel stipter dan soorten met een vliegtijd midden in het seizoen (figuur 4). Zo is de gemiddelde vliegdatum van de (vroege) glassnijder (*Brachytron pratense*) en de (late) paardenbijter (*Aeshna mixta*) weinig variabel – deze verschuift tussen opvolgende jaren hoogstens een dag of tien. De gemiddelde vliegdatum van soorten die midden in de zomer vliegen, zoals de blauwe breedscheenjuffer (*Platycnemis pennipes*) en de weidebeekjuffer (*Calopteryx splendens*), vertoont veel meer spreiding en kan wel twintig tot dertig dagen verschillen tussen jaren. Soorten die vroeg of laat in het jaar vliegen, hebben een korte vliegtijd vergeleken met soorten die midden in de zomer vliegen (figuur 5). Dit patroon vinden we terug binnen alle grote families.

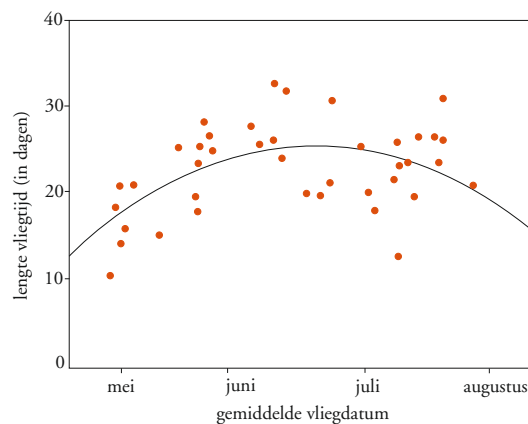
Variatie binnen soorten: vroege en late jaren

Ook binnen soorten varieert de gemiddelde vliegdatum tussen jaren aanzienlijk – voor de meeste soorten is de spreiding meer dan twintig dagen. Wanneer vroege soorten later in het jaar beginnen te vliegen, wordt de vliegtijd langer. Als late soorten later in het jaar beginnen te vliegen, wordt hun vliegtijd echter korter. Immers, de omstandigheden worden met het naderen van de winterperiode onverbiddelijk ongunstig. Analooog geldt dat als een late soort relatief vroeg verschijnt, de vliegtijd langer kan worden. Voor soorten die midden in de zomer vliegen blijft de lengte van de vliegtijd nagenoeg gelijk wanneer de gemiddelde vliegdatum verschuift. De vliegtijd van de noordse witsnuitlibel (*Leucorrhinia rubicunda*) duurt bijna tien dagen langer in een vroeg jaar dan in een laat jaar, terwijl die van de beekoeverlibel (*Orthetrum coerulescens*) juist tien dagen wordt ingekort. De vliegtijd van de gewone oeverlibel (*Orthetrum cancellatum*) vertoont een behoorlijke spreiding over de jaren, maar deze lijkt los te staan van de gemiddelde vliegdatum. Zoals een verschuiving van de gemiddelde vliegdatum gekoppeld is aan een verandering van de vliegtijd, zo is ook een verschuiving van de gemiddelde uitsluipdatum, bijvoorbeeld als gevolg van ongunstige weersomstandigheden, gerelateerd aan de lengte van de uitsluipperiode. Vroeg in het jaar leidt later uitsluipen ertoe dat de uitsluipperiode langer wordt, maar laat in het jaar wordt de uitsluipperiode juist korter wanneer het uitsluipen vertraging oploopt.



Figuur 4

De spreiding van de gemiddelde vliegdatum over de jaren (gemeten als het verschil tussen de laatste en de vroegste gemiddelde vliegdatum per jaar in de periode 1990-1997) uitgezet tegen de gemiddelde vliegdatum over alle jaren. De spreiding is dus laag wanneer de gemiddelde vliegdatum weinig varieert tussen de jaren. Alleen soorten met meer dan vijf jaar gegevens (twintig of meer waarnemingen) werden gebruikt.



Figuur 5

De relatie tussen de lengte van de vliegtijd (waarbij de standaarddeviatie als maat gebruikt is) en de gemiddelde vliegdatum in de jaren 1990-1997. Elke stip vertegenwoordigt de gegevens van één soort van één jaar. Deze zijn alleen afgebeeld indien ze op twintig of meer waarnemingen gebaseerd zijn.

Overzicht van de variatie

Samenvattend kunnen op grond van de variatie in vliegtijden de libellen worden onderverdeeld in vier algemene typen:

- 1 Voorjaarsoorten – vertonen weinig variatie in de gemiddelde vliegdatum en een korte vliegtijd, maar een langere vliegtijd in jaren dat ze later verschijnen.
- 2 Zomersoorten – hebben een sterk wisselende gemiddelde vliegdatum, maar hebben altijd een lange vliegtijd.
- 3 Nazomersoorten – vertonen weinig variatie in de gemiddelde vliegdatum en een korte vliegtijd, en een nog kortere vliegtijd in jaren dat ze later verschijnen.
- 4 Overwinteraars – vertonen twee korte vliegtijden, één aan het begin en één aan het eind van het zomerhalfjaar.

Merk op dat deze indeling gebaseerd is op de vliegtijd en niet op de uitsluipperiode, zoals de indeling in ‘spring species’ en ‘summer species’ van Corbet et al. (1960).

Tabel 3

In het veld bepaalde levensduur (in dagen) van imago's van vijf Zygoptera-soorten die ook in Nederland voorkomen. Individuen zijn gemerkt op de dag van uitsluipen en daarna gevolgd. Per soort wordt de gemiddelde en de maximale vastgestelde leeftijd (per sekse) gegeven, plus het land waar het onderzoek is verricht.

soort	sekse	levensduur (dagen)		bron
		gem.	max.	
bosbeekjuffer	m	20	26	Japan (MIYAKAWA 1982)
<i>(Calopteryx virgo)</i>	v	23	32	
azuurwaterjuffer	m	19	39	Engeland (BANKS & THOMPSON 1985)
<i>(Coenagrion puella)</i>	v	22	46	
watersnuffel	m	11	27	Spanje (CORDERO 1994)
<i>(Enallagma cyathigerum)</i>	v	16	30	
lantaarntje	m	5	10	Engeland (COOPER ET AL. 1996)
<i>(Ischnura elegans)</i>	v	11	36	
tengere grasjuffer	m	11	26	Spanje (CORDERO 1994)
<i>(Ischnura pumilio)</i>	v	16	37	