

HOOFDSTUK 4 LEVENSWIJZE EN GEDRAG

F. Bos, K.-D.B. Dijkstra,
J.T. Hermans & D. Groenendijk

Dit hoofdstuk geeft een overzicht van de verscheidenheid aan levenswijzen en gedragingen die libellen ten toon spreiden. Naast diverse larven- en imago-typen komen gedragingen aan bod die te maken hebben met uitsluipen, voedselzoeken en voortplanting, zoals territoriumgedrag, paarvorming, paring, spermacompetitie en eiafzet. Ten slotte wordt een overzicht gegeven van de belangrijkste natuurlijke vijanden – predators en parasieten – van libellen. Veel van de kennis uit dit hoofdstuk komt uit de monumentale werken van Corbet (1962, 1999). Tabel 1 vat aspecten van de levenswijze en het gedrag van de Nederlandse libellensoorten samen.

DE LARVE

Microhabitat en levenswijze

Zygoptera-larven zwemmen door met hun achterlijf te slaan, waarbij de kieuwbladen als flipper fungeren. Anisoptera-larven spuiten krachtig water uit hun achterlijf, waarmee ze beschikken over straalaandrijving. Maar libellenlarven verplaatsen zich toch vooral lopend. Naar de manier waarop ze hun poten gebruiken worden enkele larventypen van Anisoptera onderscheiden: gravers, klauteraars (spreiders en grijpers) en verstoppers (CORBET, 1999). In grote mate bepaalt de (micro-)habitat het voorkomen van deze verschillende typen. Bij de Zygoptera zijn deze larventypen minder duidelijk te herkennen.

Gravers

Gravers (*burrowers*) hebben kleine ogen, een afgeplat achterlijf en korte, stevige poten waarmee ze zich kunnen ingraven (figuur 1a). Van een ingegraven larve steken alleen nog de voorkant van de kop en de achterlijfspunt iets boven de bodem uit. Voor gravers is een geschikt bodemsubstraat van groot belang. Bepalend voor de geschiktheid zijn onder meer korrelgrootte, stabiliteit, temperatuur en de aanwezigheid van detritus (SUHLING & MÜLLER 1996). De meest karakteristieke gravers zijn te vinden onder de rombouten (Gomphidae), die in de kaders ‘Rombouten en het substraat’ en ‘De verscheidenheid van larventypen bij de rombouten’ uitvoerig aan bod komen. Ook de larven van bronlibellen (*Cordulegaster*), oeverlibellen (*Orthetrum*) en korenbouten (*Libellula*) zijn gravers. Zij verschillen van rombouten door het bredere achterlijf en de langere poten, en doordat hun bovenzijde dicht bedekt is met borstels. Deze soorten graven zich meestal ondiep in, tot net onder de oppervlakte. Soms verbergen ze zich onder detritus. De ondiepe gravers prefereren mengsels van modder, slib, zand, humus en detritus – in zo’n los substraat is het makkelijk graven (DONATH 1988, GOLEMBOWSKI 1988, STEPHAN 1998).

Klauteraars: spreiders en grijpers

Klauteraars zijn larven die leven tussen waterplanten, stengels en wortels van moerasplanten of boomwortels. Binnen deze groep zijn twee duidelijk verschillende typen te onderscheiden: spreiders en grijpers. Spreiders (*sprawlers*) hebben lange, uitgespreide poten waarmee ze in de driedimensionale structuur van waterplanten goed steun kunnen vinden

(figuur 1b). Tot deze groep behoren onder meer heide- (*Sympetrum*) en witsnuitlibellen (*Leucorrhinia*). Een typische habitat voor spreiders is veenmos (*Sphagnum*), waarin bijvoorbeeld de venwitsnuitlibel (*Leucorrhinia dubia*) en de hoogveenglanslibel (*Somatochlora arctica*) zich thuis voelen (HENRIKSON 1993, WILDERMUTH 1986). In tegenstelling tot spreiders hebben grijpers (*claspers*) korte poten waarmee zij zich stevig kunnen vastgrijpen (figuur 1c). Hun lichaam is langgerekt en glad. Voorbeelden zijn glazenmakers (*Aeshna*) en keizerlibellen (*Anax*) – zij hebben actieve larven die bij voorkeur vlak onder de waterspiegel leven. Ook veel larven die in snelstromend water voorkomen zijn grijpers. Zij zijn vaak afgeplat en drukken zich in de sterke stroming tegen planten of de onderkant van stenen aan en verplaatsen zich weinig.



a



b



c

Figuur 1

Voorbeelden van larven met verschillende levenswijzen bij de Anisoptera:

a de rivierrombout (*Gomphus flavipes*) is een graver;

b de bruinrode heidelibel (*Sympetrum striolatum*) is een spreider;

c de bruine glazenmaker (*Aeshna grandis*) is een grijper.

ROMBOUTEN EN HET SUBSTRAAT

De larven van de Europese rombouten (Gomphidae) zitten het grootste deel van de tijd ingegraven in de bodem. Volwassen vrouwtjes zetten de eieren niet altijd af op plekken die voor de larven gunstig zijn. Van de rivierrombout (*Gomphus flavipes*) is eiafzet gezien op plekken waar de rivier snel stroomt en de bodem grofkorrelig is, terwijl larven nauwelijks in zo'n substraat voorkomen. De larven zitten, evenals die van de beekrombout (*Gomphus vulgatissimus*), vooral in een fijnkorrelig substraat in langzaam stromende beek- of rivierdelen. Larven van de gaffellibel (*Ophiogomphus cecilia*) en van de grote tanglibel (*Onychogomphus uncutus*) komen daarentegen voor in relatief snelstromende trajecten met grove substraten of kiezelachtige zandafzettingen bedekt met grove detritus – deze larven graven zich niet altijd in, maar liggen ook in holten en kuilen tussen stenen. De voorkeur van larven is experimenteel bevestigd door substraten met verschillende korrelgrootte aan te bieden: *G. vulgatissimus* en *G. flavipes* bleken een duidelijke voorkeur te hebben voor fijne substraten. Larven van *On. uncutus* verkozen in het laboratorium echter het fijne stenige zand boven een kiezelsubstraat. Onder natuurlijke omstandigheden zijn kiezels meestal meer of minder gemengd met detritus. In het veld bevinden larven van *G. vulgatissimus* en *G. flavipes* zich vooral in delen van rivieren en beken met veel detritus. Experimenten bevestigden dat beide soorten, net als de plasrombout (*Gomphus pulchellus*), een voorkeur hebben voor substraten die bedekt of vermengd zijn met detritus. Waarschijnlijk biedt detritus bescherming tegen predators en vergemakkelijkt het de voortbeweging tijdens de jacht. Voorkeur voor een substraat is waarschijnlijk afhankelijk van factoren als stroomgevoeligheid, predatiedruk en voedselaanbod, maar ook de ontwikkelingsfase (lees: grootte) van de larve speelt een rol. In gunstige substraten kunnen larven flinke afstanden afleggen. *Gomphus* larven zijn veel actiever dan die van de genera *Onychogomphus* en *Ophiogomphus*. Vooral de larven van *G. flavipes* struinen graag rond – onder natuurlijke omstandigheden bleken de larven in zandige bodems per dag gemiddeld 53 cm af te leggen. Bij larven van *G. vulgatissimus* werden verplaatsingen gevonden van maar 15 cm per dag, terwijl larven van *Op. cecilia* met nog geen 3 cm per dag nauwelijks van hun plaats kwamen. Geringe mobiliteit (6 cm per dag) is ook gevonden bij larven van *On. uncutus*. (BREUER 1987, DONATH 1985, FOIDL ET AL. 1993, HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 1993, MÜLLER 1995, MÜNCHBERG 1932A, ROBERT 1958, SUHLING 1991, 1994A, SUHLING & MÜLLER 1996, WESENBERG-LUND 1913)

In Europa is dit gedrag bekend van de schemerlibel (*Boyeria irene*) (HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 1993).

Vegetatie nabij het wateroppervlak biedt larven beschutting tijdens het opwarmen. Door de relatief hoge temperatuur en het grote voedselaanbod op deze plaatsen kunnen ze snel groeien. De meeste larven die tussen waterplanten leven hebben schutkleuren (MOUM & BAKER 1990). Deze kan veranderen met de wisseling van microhabitat of met de seizoenen. Larven van de venwitsnuitlibel (*Leucorrhinia dubia*) kunnen groen of bruin worden, afhankelijk van de kleur van het veenmos waarin ze zich bevinden (HENRIKSON 1993). Grote larven van de bruine glazenmaker (*Aeshna grandis*) zijn groenachtig in de zomer en bruin in de winter; heel kleine larven hebben daarentegen een contrastrijke zwart-wit tekening (WESENBERG-LUND 1913).

Verstoppers: tussen gravers en spreiders

Larven die zich verbergen tussen bladafval en andere los op de bodem liggende plantendelen worden verstoppers (*hiderys*) genoemd. Typische verstoppers hebben kleine ogen en vrij lange antennen en een achterlijf dat is bedekt met haren die gevoelig zijn voor beweging. De larven van de glanslibellen (Corduliidae) worden vaak als de meest karakteristieke verstoppers gezien, hoewel zij hun leven deels als spreider of graver doorbrengen (zie volgende alinea).

Deze larven hebben zeer lange poten, waarmee ze mogelijk kleine bewegingen of verschuivingen in het bodemmateriaal waarnemen en waarmee ze tussen waterplanten kunnen lopen.

De larven van veel soorten vertonen alleen in een bepaalde fase van hun leven typisch verstopper-gedrag. Veel Zygoptera en glazenmakers (Aeshnidae), met name de oudere stadia, verschuilen zich af en toe tussen bladafval of detritus. Larven van de metaalglanslibel (*Somatochlora metallica*) leven tot hun zevende vervelling op de bodem, waarbij ze zich veel verplaatsen en verstoppert. Daarna worden ze veel minder beweeglijk en graven ze zich voor lange tijd in (ROBERT 1958). In de gematigde streken zoeken veel larven 's winters beschutting in dieper water. Larven van de mercuriwaterjuffer (*Coenagrion mercuriale*) leven in de zomer tussen waterplanten, maar in de winter zitten ze op de bodem (HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 1993).

Foerageren

Libellenlarven zijn agressieve, opportunistische jagers die alles eten wat ze aankunnen. Ze gebruiken daarbij altijd het vangmasker (zie figuur 5 in hoofdstuk 2). De eerste larvale stadia voeden zich vooral met eencelligen. Grotere larven eten met name muggenlarven, mosselkreeftjes en watervlooien, maar ook visseneieren, kleine wormen en slakken, water- en oppervlaktewantsen en de larven van haften, kokerjuffers, amfibieën en libellen. Grote glazenmakers (Aeshnidae) kunnen zelfs een visje van hun eigen formaat aan. Kannibalisme – het eten van soortgenoten – komt bij tal van libellen voor. Libellenlarven grijpen vooral (maar niet alleen) bewegende dieren. Overdag wachten de larven meestal passief op passerende prooien. 's Nachts gaan zij vaak actief op zoek naar voedsel. De belangrijkste zintuigen bij het opsporen van prooien zijn zicht en tast. Mechanoreceptoren, orgaanjes op onder meer antennen en poten die gevoelig zijn voor drukverschillen, registreren de bewegingen van een potentiële prooi. Het relatieve belang van de verschillende zintuigen bij de jacht is afhankelijk van de levenswijze en de leeftijd van de larve. Gravers jagen voornamelijk op de tast, terwijl grijpers en spreiders typische zichtjagers zijn. Verstoppers gebruiken zowel zicht als tast. Bij veel soorten neemt het belang van zicht bij de jacht toe naarmate de larven ouder worden (en hun ogen groter).

HET UITSLUIPEN

Tijdstip

Omdat uitsluitende dieren nauwelijks kunnen lopen en nog niet kunnen vliegen zijn ze uiterst kwetsbaar. In de tropen komen veel grote libellen 's nachts uit het water, wat de kans verkleint om verschalkt te worden, bijvoorbeeld door vogels. In de gematigde gebieden is het 's nachts doorgaans te koud om uit te sluipen en op te drogen. Daarom sluipen hier de meeste libellen vroeg in de ochtend uit. Zygoptera sluipen veelal overdag uit. Veel glazenmakers (Aeshnidae) beginnen aan het eind van de avond, om bij de eerste ochtendgloren de waterkant te verlaten. Soms zijn ze door de kou gedwongen tot de ochtend te wachten. Larven van de Amerikaanse keizerlibel (*Anax junius*) verlaten direct na zonsopgang het water, maar als de luchttemperatuur lager is dan 13°C kruipen ze weer terug. Als de

soort	ontwikkelingsbiotoop		paargedrag	
	eieren	larven	duur van de paring	waakgedrag mannetje bij aanvang eiafzet
<i>Calopteryx splendens</i>	in plant	tussen planten	middellang	los
<i>Calopteryx virgo</i>	in plant	tussen planten	middellang	los
<i>Lestes barbarus</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Lestes dryas</i>	in plant	tussen planten	middellang tot lang	in tandem
<i>Lestes sponsa</i>	in plant	tussen planten en soms op bodem	middellang, soms lang	in tandem
<i>Lestes virens</i>	in plant	tussen planten	middellang	in tandem
<i>Lestes viridis</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Sympecma fusca</i>	in plant	tussen planten en soms op bodem	middellang	in tandem
<i>Sympecma paedisca</i>	in plant	tussen planten en soms op bodem	middellang	in tandem
<i>Cercion lindenii</i>	in plant	tussen planten	middellang	in tandem
<i>Coenagrion armatum</i>	in plant	tussen planten	middellang	in tandem
<i>Coenagrion hastulatum</i>	in plant	tussen planten	middellang	in tandem
<i>Coenagrion lunulatum</i>	in plant	tussen planten	middellang	in tandem
<i>Coenagrion mercuriale</i>	in plant	tussen planten en soms op bodem	middellang?	in tandem
<i>Coenagrion puella</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Coenagrion pulchellum</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Erythromma najas</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Erythromma viridulum</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Nehalennia speciosa</i>	in plant	tussen planten	lang	afwezig, soms in tandem
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Enallagma cyathigerum</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Ischnura elegans</i>	in plant	tussen planten en op bodem	lang	afwezig
<i>Ischnura pumilio</i>	in plant	tussen planten en op bodem	lang	afwezig
<i>Ceriagrion tenellum</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang tot lang	in tandem
<i>Platynemus pennipes</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang, soms lang	in tandem
<i>Aeshna affinis</i>	in plant	tussen planten en op bodem?	middellang	in tandem, soms afwezig
<i>Aeshna cyanea</i>	in plant	tussen planten en op bodem	lang	afwezig
<i>Aeshna grandis</i>	in plant	tussen planten en op bodem	lang?	afwezig
<i>Aeshna isoeles</i>	in plant	tussen planten	middellang	afwezig
<i>Aeshna juncea</i>	in plant	tussen planten en op bodem	lang	afwezig
<i>Aeshna mixta</i>	in plant	tussen planten en op bodem	lang?	afwezig
<i>Aeshna subarctica</i>	in plant	tussen planten	middellang tot lang	afwezig
<i>Aeshna viridis</i>	in plant	tussen planten	lang?	afwezig
<i>Anax imperator</i>	in plant	tussen planten en op bodem	middellang	afwezig
<i>Anax parthenope</i>	in plant	tussen planten	middellang	in tandem, soms afwezig
<i>Hemianax ephippiger</i>	in plant	tussen planten en op bodem?	middellang?	in tandem
<i>Brachytron pratense</i>	in plant	tussen planten	?	afwezig
<i>Gomphus flavipes</i>	vrij	ingegraven	middellang	afwezig
<i>Gomphus pulchellus</i>	vrij	ingegraven	middellang?	afwezig
<i>Gomphus vulgatissimus</i>	vrij	ingegraven	middellang tot lang	afwezig
<i>Onychogomphus forcipatus</i>	vrij	ingegraven	lang?	afwezig
<i>Ophiogomphus cecilia</i>	vrij	ingegraven	middellang	afwezig
<i>Cordulegaster boltonii</i>	vrij	ingegraven en tussen planten	middellang	afwezig
<i>Cordulia aenea</i>	vrij	tussen planten, op bodem of ingegraven	middellang?	afwezig
<i>Epithea bimaculata</i>	vrij	tussen planten en op bodem, zelden ingegraven	middellang?	afwezig
<i>Somatochlora arctica</i>	vrij	tussen planten, op bodem of ingegraven	middellang	afwezig
<i>Somatochlora flavomaculata</i>	vrij	tussen planten, op bodem of ingegraven	middellang	afwezig
<i>Somatochlora metallica</i>	vrij	tussen planten, op bodem of ingegraven	middellang	afwezig
<i>Oxygastra curtisii</i>	vrij	ingegraven	middellang?	afwezig
<i>Leucorrhinia albifrons</i>	vrij	tussen planten en op bodem	middellang?	afwezig of los
<i>Leucorrhinia caudalis</i>	vrij	tussen planten	middellang	afwezig of los
<i>Leucorrhinia dubia</i>	vrij	tussen planten	middellang	afwezig of los
<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	vrij	tussen planten en op bodem	middellang	afwezig of los
<i>Leucorrhinia rubicunda</i>	vrij	tussen planten	middellang?	afwezig of los

Tabel 1

Elementen van de levenswijze van de Nederlandse libellen-soorten.

Deze tabel is gebaseerd op talloze bronnen, die in de soortteksten (hoofdstuk II) terug te vinden zijn.

Ontwikkelingsbiotoop: de eieren van endofytisch eiafzettende soorten ontwikkelen zich in plantenweefsel, die van exofytische vrij in het water. Met de planten in de larvale biotoop worden niet alleen waterplanten bedoeld, maar bijvoorbeeld ook de stengels van oeverplanten en ondergedoken boomwortels. Larven die op de bodem leven verbergen zich dikwijls tussen bladafval en dergelijke, zonder zich in fijn bodemmateriaal zoals zand en slib in te graven.

Paargedrag: Een korte paring duurt enkele seconden, een middellange enkele minuten tot enkele tientallen minuten en een lange bijna een uur tot enkele uren. Het waakgedrag van het mannetje is gegeven zoals dit bij de eiafzet begint. Door verstoring kan een in tandem bewakend mannetje overgaan tot los bewaken of zelfs helemaal verdwijnen.

Tabel 1 (vervolg)

soort	ontwikkelingsbiotoop		paargedrag	
	eieren	larven	duur van de paring	waakgedrag mannetje bij aanvang eiafzet
<i>Libellula depressa</i>	vrij	op bodem of ingegraven	kort	los
<i>Libellula fulva</i>	vrij	op bodem of ingegraven	middellang	afwezig
<i>Libellula quadrimaculata</i>	vrij	tussen planten, op bodem of ingegraven	kort	los
<i>Orthetrum brunneum</i>	vrij	op bodem of ingegraven	middellang	los
<i>Orthetrum cancellatum</i>	vrij	tussen planten, op bodem of ingegraven	kort tot middellang	los
<i>Orthetrum coerulescens</i>	vrij	tussen planten, op bodem of ingegraven	middellang	los
<i>Crocothemis erythraea</i>	vrij	tussen planten en op bodem	kort	los
<i>Sympetrum danae</i>	vrij	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Sympetrum depressiusculum</i>	vrij	tussen planten en op bodem	middellang?	in tandem
<i>Sympetrum flaveolum</i>	vrij	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	vrij	tussen planten, op bodem of ingegraven	middellang?	in tandem
<i>Sympetrum meridionale</i>	vrij	tussen planten en op bodem	middellang?	in tandem
<i>Sympetrum pedemontanum</i>	vrij	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Sympetrum sanguineum</i>	vrij	tussen planten en op bodem	middellang	in tandem
<i>Sympetrum striolatum</i>	vrij	tussen planten en op bodem	middellang?	in tandem
<i>Sympetrum vulgatum</i>	vrij	tussen planten en op bodem	middellang?	in tandem

luchttemperatuur hoger is dan de watertemperatuur of eraan gelijk, dan klimmen de larven sneller en hoger in de vegetatie en is het uitsluipen eerder voltooid (TROTTER 1973). Onder slechte weersomstandigheden wordt bij de vuurjuffer (*Pyrrhosoma nymphula*) het uitsluipen sterk vertraagd of zelfs (bijna) geheel gestaakt (BENNETT & MILL 1993).

Plaats

Libellen hebben bij het uitsluipen een stevige ondergrond nodig, zodat de imago zich goed kan losmaken van de larvenhuid. Ze gebruiken daarvoor vaak verticale vegetatiestructuren in de oeverzone. Het belang van een geschikt uitsluipsubstraat blijkt uit de waarnemingen van Treacher (1996) aan de vuurjuffer (*Pyrrhosoma nymphula*). Hij vond een hoge mortaliteit bij een vijver met alleen gele lis als oeverplant. Het blad hiervan is te breed voor de larven om grip op te krijgen, waardoor zij weer het water ingleden. Soms is langs de waterkant geen geschikt substraat voorhanden en moeten de larven op pad. Zo is wel eens een tweevlek (*Epithea bimaculata*) gevonden die meer dan 100 meter van het water was weggekropen (HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 1993). Busse & Jödicke (1996) zagen de larven van de zwervende heidelibel (*Sympetrum fonscolombii*) een kale woestijnplas verlaten en tot 46 m door mul zand kruipen om struiken te bereiken. Omdat veel Zygoptera en rombouts (Gomphidae) horizontaal kunnen uitsluipen is voor hen een verticaal substraat minder belangrijk. De larvenhuidjes van rombouts zijn vaak te vinden op stenen of zandstrandjes. Roodoogjuffers (*Erythronema*) benutten drijvende bladeren of algenmatten. Het lantaarntje (*Ischnura elegans*) kan zelfs verticaal ondersteboven uitsluipen (MACKENZIE DODDS 1992). Bij soorten waarbij veel dieren tegelijkertijd het water verlaten, zijn geschikte uitsluipplaatsen soms schaars. Het komt dan voor dat dieren op elkaar kruipen en de onderste niet meer kan uitsluipen.

DE IMAGO

Vliegers en zitters

Actieve volwassen libellen kunnen bijvoorbeeld aan het jagen zijn of patrouilleren (hun territorium verdedigen). Op grond van de tijd die actieve imago's besteden aan vliegen kunnen libellen worden onderverdeeld in 'vliegers' en 'zitters' (CORBET 1962).

Vliegers vliegen onophoudelijk en zitten zelden – als ze zitten dan houden ze hun lichaam verticaal (figuur 3a). Glazenmakers (Aeshnidae), bronlibellen (Cordulegastridae), glanslibellen (Corduliidae) en sommige niet-inheemse korenbouts (bijvoorbeeld *Zygonyx*) behoren tot dit type. Deze soorten maken lange vluchten om te jagen of een territorium te verdedigen. Langdurige jachtvluchten worden fraai gedemonstreerd door groepen paardenbijters (*Aeshna mixta*) in de nazomer.

Zitters maken korte vluchten vanaf een uitkijkpost of een open plek op de grond (figuur 3b). Zij zitten in een horizontale positie, zodat ze overzicht hebben. Wanneer een zitter een prooi, partner of rivaal opmerkt, wordt deze in een korte vlucht buitgemaakt of verjaagd, waarna hij vaak naar zijn oorspronkelijke stek terugkeert. Rombouts (Gomphidae) en de meeste korenbouts (Libellulidae) zijn zitters.

Het onderscheid tussen vliegers en zitters geldt vooral voor Anisoptera. Zygoptera kunnen als groep tot de zitters gerekend worden, hoewel met name de kleine soorten zelden opvallende zitplaatsen innemen.

Voedsel

Net als de larve is de imago een opportunistische rover die alles eet wat hij aankan (figuur 4). Met hun goede zicht- en vliegvermogen zijn libellen uitstekend toegerust om vliegende prooien te vangen. Het dieet bestaat vaak uit muggen, maar ze eten ook vliegen, vlinders, haften en libellen. De buitgenomen dieren zijn meestal aanzienlijk kleiner

dan zichzelf, maar soms slagen libellen er in prooien van hun eigen formaat te verschalken, zoals soortgenoten. Meestal pakken libellen vliegende prooien, maar ook zittende worden gegrepen, vooral door Zygoptera. Het is zelfs waargenomen dat het lantaarntje (*Ischnura elegans*) een prooi uit een spinnenweb plukte (PARR & PARR 1996).

Temperatuurcontrole

Libellen worden vaak beschouwd als dé zonzonbidders onder de insecten. De activiteit van imago's wordt echter niet alleen begrensd door te lage, maar ook door te hoge temperaturen. Voor de temperatuurcontrole is het landschap van groot belang: libellen zoeken bepaalde microhabitats uit, waar de ideale lichaamstemperatuur met een geringe inspanning is te handhaven (MCGEOCH & SAMWAYS 1991).

Opwarmen

Om te kunnen vliegen moeten libellen warm genoeg zijn. Opwarmen is mogelijk door een rustplaats te zoeken in de volle zon of in een lichtgekleurde omgeving, zodat zonnestralen op het lichaam weerkaatsen (figuur 5a). Bij lagere temperaturen gaan korenbouten (Libellulidae) vaak zitten op de open grond, stenen of andere lichtgekleurde oppervlakken. Met name heide- (*Sympetrum*) en witsnuitlibellen (*Leucorrhinia*) doen dit regelmatig. Veel glazenmakers (Aeshnidae) trillen met de vleugels tijdens het afzetten van de eieren, omdat ze anders afkoelen en niet snel meer weg kunnen komen – dit is een andere manier om de vliegspieren op te warmen (figuur 5b) (STOKS ET AL. 1996). Ook tijdens de vlucht ontstaat veel warmte. De glassnijder (*Brachytron pratense*) en de smaragdlibel (*Cordulia aenea*) hebben opvallend harige lichamen, waarmee ze waarschijnlijk vliegwarmte beter vasthouden. Hierdoor kunnen ze ook bij lagere temperaturen actief zijn, bijvoorbeeld in het vroege voorjaar.

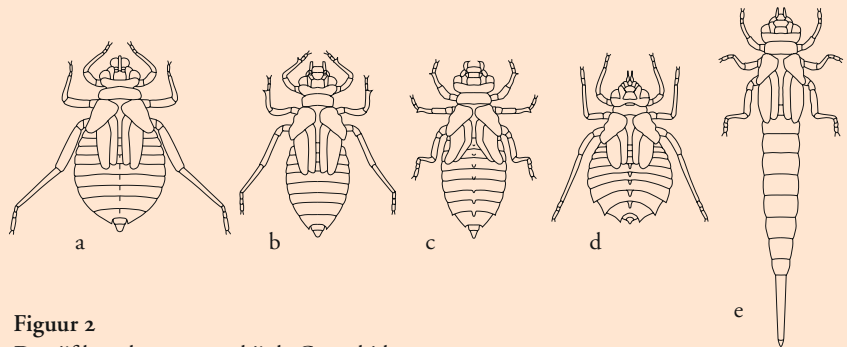
Afkoelen

Bij warm weer of een hoge activiteit kunnen libellen oververhit raken. Oververhitting door zonnewarmte kunnen ze tegengaan door de zogenaamde obeliskhouding aan te nemen: door de achterlijfspunt op de zon te richten is het beschenen lichaamsoppervlak zo klein mogelijk (figuur 5c). Oververhitting door lange tijd achtereen te vliegen, zoals bijvoorbeeld glazenmakers (Aeshnidae) doen, kunnen libellen beperken door in de schaduw of in de schemering te

DE VERScheidenheid VAN LARVENTYPEN BIJ DE ROMBOUTEN

Geen enkele libellenfamilie kent zoveel ecotypen onder de larven als de Gomphidae (SUHLING & MÜLLER 1996). Op grond van vorm, de keuze van substraat en graaftechniek zijn vijf typen larven te onderscheiden: bladschuilers, struiners, diepe gravers, ondiepe gravers en substraatopportunisten (figuur 2). In Nederland zijn twee typen vertegenwoordigd:

- **Ondiepe gravers.** Larven met een vlak, harig lichaam en lange poten. Ze graven zich in, maar blijven net onder het oppervlak van het substraat. Het platte lichaam en de spitse kop vergemakkelijken het graven in een los substraat. De larven van het genus *Gomphus* behoren tot dit type. Larven van de beekrombout (*Gomphus vulgatissimus*) graven zich meestal maar 5 tot 7 mm diep in. Om te ademen buigen ze de laatste achterlijfssegmenten naar boven, waardoor ze contact houden met open water. In grofkorrelige bodems kunnen de larven zich dieper ingraven en het contact met het open water verliezen.
- **Substraatopportunisten.** Larven met een compacte lichaamsvorm en stevige, korte poten. Het achterlijf is hoger gewelfd, vergeleken met de vorige groep, en bij sommige soorten voorzien van krachtige doorns. In Europa behoren de gaffellibel (*Ophiogomphus cecilia*) en de tanglibellen (*Onychogomphus*) tot deze groep. Deze soorten zijn niet kieskeurig ten aanzien van het substraat: ze bewonen fijne, zandige en stenige substraten. Soms graven ze zich in en soms verbergen ze zich tussen stenen. Door de gedrongen bouw kunnen deze larven sterke waterstroming weerstaan.



Figuur 2

De vijf larvale ecotypen bij de Gomphidae:

- a **Bladschuilers:** larven met een sterk afgeplat achterlijf en lange, platte poten. Sommige soorten hebben brede schoffelvormige antennen. Ze graven zich niet in, maar leven tussen los, grof bodemmateriaal zoals dode bladeren. In Europa niet vertegenwoordigd;
- b **Ondiepe gravers:** zie tekst;
- c **Substraatopportunisten:** zie tekst;
- d **Struiners:** larven met een gewelfd achterlijf en lange, weinig behaarde poten. Ze leven op het substraat en graven zich zelden in, en dan slechts oppervlakkig. Veel struiners bewonen stilstaand water. In Europa alleen *Lindenia tetraphylla*;
- e **Diepe gravers:** larven met een sterk verlengd achterlijf en korte, weinig behaarde poten. Zij kunnen zich diep ingraven in modder of zand, waarbij het lange achterlijf als snorkel fungeert. Komt in Europa niet voor. Naar Suhling & Müller (1996).



a



b

Figuur 3

- a De verticale zithouding van een vlieger, de paardenbijter (*Aeshna mixta*);
- b de horizontale van een zitter, de zuidelijke oeverlibel (*Orthetrum brunneum*).

Figuur 4

Libellen als predator:

a azuurwaterjuffer (*Coenagrion puella*) met mug;

b grote keizerlibel (*Anax imperator*) met veenbesparelmoervlinder (*Boloria aquilonaris*).



a



b

vliegen. In de tropen komen veel soorten voor die uitsluitend in de schemering foerageren (MAY 1978, 1991). Witsnuitlibellen (*Leucorrhinia*) vermijden extreme hitte door het veen op te zoeken, waar een betrekkelijk evenwichtig microklimaat heerst (STERNBERG 1993).

Schuilen

De vegetatie is voor libellen een belangrijke schuilplaats, bijvoorbeeld tegen predatoren, soortgenoten of slecht weer. De imago's van verschillende waterjuffers (Coenagrionidae) kiezen schuilplaatsen op basis van de breedte van plantengestengels: de juffer moet zich erachter kunnen verbergen, maar wel met de wijd uiteenstaande ogen erlangs kunnen kijken (ASKEW 1982). De watersnuffel (*Enallagma cyathigerum*) kiest bredere stengels dan het lantaarntje (*Ischnura elegans*), en de azuurwaterjuffer (*Coenagrion puella*) prefereert stengels met een tussenliggende breedte. De keuze voor stengels van een bepaalde doorsnede blijkt niet alleen uit de voorkeur voor bepaalde planten (grassen, biezengrassen, zeggen), maar

ook uit de zithoogte op een plant (de top of zijtakken).

Schuilen is niet zonder risico – Papazian (1994) geeft voorbeelden van libellen die beschutting zochten tegen harde wind en vervolgens ten prooi vielen aan rovers zoals bidsprinkhanen, spinnen en andere libellen.

De meeste libellen, ook soorten met een horizontale zithouding, rusten hangend in verticale positie. Rustende Zygoptera zijn vooral tussen de halmen van grassen en andere smalbladige planten bij de waterkant te vinden, hoewel sommige soorten ook verder van het water en in bomen, struiken of ruigtekruiden overnachten. Anisoptera hebben over het algemeen een voorkeur voor bomen en struiken (O.A. DREYER 1978, GEREND 1988, GRUNERT 1995, WESENBERG-LUND 1913, ZAHNER 1960). Libellen kiezen hun slaapplek op basis van het microklimaat; om de volgende ochtend zo vroeg mogelijk weg te kunnen vliegen, richten ze zich vooral naar de zonsopkomst en de wind (CORBET 1957, FRASER 1934). Op een gunstige locatie overnachten ze soms in groepen. Dit is bekend van Zygoptera en heidelibellen (*Sympetrum*) (EWERS 1996, LEMPERT 1984B, ROBERT 1958).

Trek- en zwervgedrag

Het tempo waarin (alle) libellen nieuwe biotopen bereiken, maakt duidelijk dat ze zich snel over aanzienlijke afstanden kunnen verplaatsen. Bij libellen maakt men onderscheid tussen zwerv- en trekgedrag. Bij trek, anders dan bij zwerven, is er doorgaans sprake van een duidelijke richting. Veel vliegende dieren op het noordelijke halfrond trekken in het voorjaar naar het noorden en in de herfst naar het zuiden. Daartoe behoren de trekvogels, maar ook enkele vlinder- en zweefvliegsoorten. Ook van de bruinrode heidelibel (*Sympetrum striolatum*) en van Noord-Amerikaanse populaties van de Amerikaanse keizerlibel (*Anax junius*) en de wereldzwerver (*Pantala flavescens*) is herfsttrek naar het zuiden bekend.

Vermoedelijk kunnen de meeste libellensoorten zich verplaatsen over afstanden van tientallen kilometers of meer. Verscheidene factoren kunnen aanzetten tot zwerven: juveniele imago's kunnen, bijvoorbeeld, door een krachtige wind passief afdrijven, of geslachtsrijpe dieren kunnen actief op zoek zijn naar een territorium of een geschikte eiafzetplaats. 'Actief' zwerven kan ook onderdeel zijn van een overlevingsstrategie. Soorten van tijdelijke biotopen, zoals de zwerfende heidelibel (*Sympetrum fonscolombii*), kunnen bijvoorbeeld direct na het uitsluipen over honderden kilometers uitzwermen. Zie voor een ander voorbeeld het kader 'De zadellibel: keizer onder de zwervers'.

Soms kan zwerven massale vormen aannemen. Steeds meer individuen en kleine groepen sluiten zich bij een grotere groep aan, zodat uiteindelijk duizenden of zelfs miljoenen dieren zich gezamenlijk over vele kilometers verplaatsen. Een voorbeeld is de invasie van tienduizenden heidelibellen (*Sympetrum*), begin augustus 1995 vanuit het oosten (WASSCHER 1998). Vroeger werden regelmatig vluchten van miljoenen exemplaren van de viervlek (*Libellula quadrimaculata*) waargenomen in Nederland. De soort werd daarom wel 'treklibel' genoemd (WASSCHER 1997). Dergelijke massale vluchten hebben mogelijk te maken met een inwendige parasiet. Door de libellen te stimuleren tot zwermgedrag zou de parasiet zich kunnen verspreiden (DUMONT & HINNEKINT 1973).



a



b



c

Het kiezen van de juiste leefomgeving

Wijfjes van libellen beïnvloeden door de keuze van de eiafzetplaats in hoge mate de overlevingskansen van eieren en larven. Voor mannetjes is de omgeving van deze plaats ideaal om geslachtsrijpe vrouwtjes te treffen. Beide seksen moeten dan ook deze soortspecifieke habitat kunnen herkennen

(VAN BUSKIRK 1986, WAAGE 1987, WOLF & WALTZ 1988).

Wildermuth (1994B) veronderstelt dat libellen stapsgewijs kiezen tijdens de vlucht. Op een hoogte van vijf tot twintig meter kunnen libellen waarschijnlijk verschillende habitat-typen in het landschap onderscheiden. Komt een habitat overeen met het zoekbeeld, dan zoekt de libel op een lager niveau verder naar de juiste microhabitat. Is deze gevonden dan volgt de keuze van het eiafzetsubstraat. Het belang van de diverse zoekniveaus voor de uiteindelijke keus verschilt tussen soorten. De koraaljuffer (*Ceriagrion tenellum*) bleek bijvoorbeeld op de eerste niveaus heel kieskeurig te

zijn, maar benut diverse substraten voor de eiafzet. Daarentegen neemt de houtpantserjuffer (*Lestes viridis*) genoegen met allerlei watertypen, maar is kritisch met betrekking tot de laatste stap en zet de eieren alleen in (overhangend) eenjarig hout af.

De trapsgewijze keuzes berusten waarschijnlijk op een reeks van aangeboren habitatpreferenties en zoekpatronen (BUCHWALD 1989B, WILDERMUTH 1994B). Libellen bepalen de geschiktheid van een habitat in de eerste plaats visueel. Zij kunnen water herkennen doordat het oppervlak het licht horizontaal gepolariseerd weerkaatst. De vorm van deze schittering en de mate waarin deze is geschakeerd door vegetatie of stroming geven een aanwijzing omtrent de geschiktheid van een habitat. De hoogveenglanslibel (*Somatochlora arctica*) en de venglansmaker (*Aeshna juncea*) lieten in experimenten een voorkeur zien voor donkere, reflecterende oppervlakken. De gevlekte witsnuitlibel (*Leucorrhinia pectoralis*) herkent een geschikte habitat aan de vegetatiestructuur (WILDERMUTH 1992A, 1993, 1998, WILDERMUTH & SPINNER 1991).

Figuur 5

Verskillende manieren om de lichaamstemperatuur te beïnvloeden:

a noordse glazenmaker (*Aeshna subarctica*) warmt op op de lichte ondergrond van berkenbast;

b glassnijder (*Brachytron pratense*) warmt op door met de vleugels te trillen;

c bloedrode heidelibel (*Sympetrum sanguineum*) koelt af in de zogenaamde obelisk-houding.

DE ZADELLIBEL: KEIZER ONDER DE ZWERVERS

Van alle zwerfende soorten is de levenswijze van de zadellibel (*Hemianax ephippiger*) wel de spectaculairste. Aangezien de uitsluipplek wegens uitdroging meestal niet meer geschikt is voor voortplanting, moeten de dieren op zoek naar een alternatief. Doordat ze vaak tegelijkertijd uitsluipen, kunnen grote groepen op trek worden waargenomen. Het is onduidelijk in hoeverre deze trek willekeurig van richting is. Meestal vliegen de dieren met de wind mee, soms op honderden meters hoogte. Dit gedrag lijkt een aanpassing aan de hevige regenval in de Inter-Tropische Convergence Zone. Deze regen ontstaat in een brede zone rond de evenaar bij een front waar koude en warme lucht op elkaar botsen. Omdat de wind altijd in de richting van het front waait, zal de wind de zadellibellen naar een plek brengen waar tijdelijk regenplassen liggen. Als de dieren echter geen geschikte biotoop vinden, kunnen ze vele maanden rondzwerven. Het vermogen om bij lagere temperaturen (10°C) en 's nachts te trekken maakt het mogelijk om zelfs afgelegen plaatsen als IJsland te bereiken. De herkomst van de zwervers in Europa hangt sterk af van klimatologische omstandigheden. Van de dieren in Groot-Brittannië, Ierland en IJsland wordt veelal betoogd dat ze afkomstig zijn van de Afrikaanse westkust. Ze zouden opgepikt zijn door de stormen die in het winterhalfjaar over dit gebied noordwaarts trekken. De waarnemingen uit Zuid- en Midden-Europa worden toegeschreven aan Noord-Afrikaanse dieren, die door zuidelijke winden de Middellandse Zee zijn overgedragen.

De meest waarschijnlijke oorsprong van een invasie in 1995 is het gebied van de Eufraat en Tigris, zo'n 4000 km ten zuidoosten van Midden-Europa. Al eind mei werden zadellibellen gezien in Oekraïne en Polen. Begin juni volgden Duitsland en Oostenrijk. Na twee weken met slecht weer brak een langdurige periode met oostenwind aan. Vervolgens werden zadellibellen waargenomen in Zwitserland, Nederland, Denemarken, Zweden, Noorwegen en Engeland. Tussen de eerste waarnemingen in het uiterste oosten en die in het westen zitten maar liefst 70 dagen. Dit laat zien dat de migratie niet altijd ononderbroken is.

In verscheidene Europese landen zijn van augustus tot oktober nakomelingen van de zwervers gevonden. Deze kunnen op hun beurt gaan zwerven, maar vermoedelijk komen de meeste al snel om door het slechte weer in de Europese herfst. Succesvolle voortplanting van deze tweede generatie op dezelfde plek is nooit vastgesteld, wat ook niet verwonderlijk is omdat de winter voor de larven te koud is. Wel zou het kunnen dat de dieren die in (Noord en Midden) Europa uitsluipen zuidwaarts trekken en zich daar voortplanten. Na de invasie van 1995, zijn er in de herfst verschillende dieren gezien in Zuid-Europese landen

(AMBRUS ET AL. 1996, BERNARD & MUSIAL 1995, BUGNION 1928, BURBACH & WINTERHOLLER 1997, CORBET 1980, 1984, DUMONT 1977B, 1994, GRAND 1990, LAISTER 1991, MAIBACH ET AL. 1989, MIHAJLOVIC 1974, PAPAZIAN 1992, PARR 1996A, SILSBY 1993, VONWILL & WILDERMUTH 1990).

Op een lager niveau spelen bij de habitatselectie ook voelbare stimuli een rol, zoals substraateigenschappen en temperatuur. Een goed voorbeeld is het aftasten van het substraat met het achterlijf door vrouwtjes van soorten die de eieren in plantenweefsel afzetten. Bij zowel Zygoptera als Anisoptera is waargenomen dat individuen duikvluchten maken waarbij ze op het wateroppervlak stoten, dit kort aanraken en weer omhoog vliegen (CORBET 1999, MOORE 1960, VAN NOORDWIJK 1980). Mogelijk heeft ook dit gedrag te maken met habitatselectie, al is onbekend wat ze daarbij bepalen.

VOORTPLANTING

Territorialiteit

De geslachtsrijpe mannetjes van de meeste libellensoorten wachten bij het water de komst van vrouwtjes af. Veel libellen hebben een territorium, dat wil zeggen een stuk biotoop dat wordt verdedigd tegen rivaliserende libellen, al dan niet van dezelfde soort. Omdat libellen elders overnachten, moeten ze het territorium elke dag opnieuw verwerven.

Verdediging van het territorium

Beekjuffers (*Calopteryx*) en veel korenbouten (Libellulidae) hebben duidelijk afgebakende territoria. Andere soorten bezetten geen vaste plek, maar verjagen rivalen uit hun directe omgeving. In de strijd om territoria kan het er hard aan toe gaan. Soms raken mannetjes te water of worden vleugels beschadigd. Beekjuffers gebruiken hun gekleurde vleugels in schijngevechten, maar soms raken ze slaags. De uitkomst van conflicten is onder meer afhankelijk van grootte, wendbaarheid en energievoorraad van de rivalen. Meestal wint de eigenaar van het territorium (BEUKEMA 1998, BOTH 1997).

POLYCHROMIE: VEELKLEURIGE JUFFERS EN VALSE JONKERS

Polychromie – verschillen in lichaamstekening en kleur tussen individuen binnen een soort – komt bij veel libellensoorten voor. Bij de meeste soorten zijn mannetjes anders getekend dan vrouwtjes. Een interessant verschijnsel is het bestaan van kleurvariatie binnen een sekse. Een soort waarbij verschillende vrouwelijke kleurvormen voorkomen is het lantaarntje (*Ischnura elegans*): het borststuk kan paars, oranje, blauw of bruin zijn. Mannetjes van het lantaarntje hebben altijd een groen borststuk dat blauwer wordt naarmate ze ouder worden (PARR 1973). Bij de Japanse beekjuffer *Mnais pruinosa costalis* komen twee mannelijke kleurvormen voor: territoriale mannetjes hebben opvallend oranje vleugels, niet-territoriale mannetjes zijn onopvallend met doorzichtige vleugels. Individuen van de tweede vorm paren met gestolen vrouwtjes uit de territoria van normale mannetjes (TSUBAKI ET AL. 1997). Polychromie komt vooral veel voor bij waterjuffers (Coenagrionidae) – meer dan de helft van de Europese soorten heeft polychrome vrouwtjes (ASKEW 1988, CORDERO & ANDRÉS 1996). Typische vrouwtjes zijn onopvallend getekend en worden gyno- of heterochroom genoemd, vrouwtjes die op mannetjes lijken heten andro- of homeochroom (HILTON, 1987). Een nadeel van het mannelijke uiterlijk is een verhoogde kans op predatie of een verminderde efficiëntie van de jacht, omdat ze meer opvallen voor rovers en prooien. Ook kan het moeilijk zijn om een partner te vinden. Maar een voordeel is dat een vrouwtje minder last heeft van paringsbereide mannetjes, waardoor ze meer tijd kan besteden aan foerageren of het afzetten van eieren. Dit voordeel zal toenemen naarmate de dichtheid van individuen, en dus het aantal avances van mannetjes, groter is. Daarom is bij hogere dichtheid een groter aandeel androchrome vrouwtjes te verwachten (CORDERO & ANDRÉS 1996, GREY & GREY 1996, HINNEKINT 1987, JOHNSON 1975, ROBERTSON 1985).

De grootte van een territorium hangt samen met de grootte van de libel en de dichtheid van rivalen. Grotere soorten hebben gewoonlijk grotere territoria, en naarmate er meer rivalen bij het water aanwezig zijn worden de territoria kleiner. De libellendichtheid kan zo hoog zijn dat er helemaal geen sprake meer is van territorialiteit. Sommige soorten hebben niet een plaats- maar een tijdgebonden territorium – de dichtheid van rivalen heeft dan geen effect op de grootte van het territorium, maar wel op de tijdsduur dat een mannetje de verdediging volhoudt (KAISER 1974B).

Plaats van het territorium

Territoria bevinden zich meestal in de oevervegetatie. Mannetjes van de houtpantserjuffer (*Lestes viridis*) zitten in de toppen van boompjes en struiken. De hoogste zitplaatsen vormen de beste positie om de aanvliegende wijfjes te grijpen (DREYER 1978). Enkele Zygoptera, zoals de kanaaljuffer (*Cercion lindenii*) en de roodoogjuffers (*Erythromma*), kiezen juist drijvende waterplanten midden op het water. Vliegers kunnen territoria boven open water hebben. Zij patrouilleren daarbij vaak langs een vast traject. Uiteraard kost dit gedrag veel energie, temeer daar telkens indringende rivalen moeten worden verjaagd. Een blauwe glazenmaker (*Aeshna cyanea*) bezet een territorium hooguit een half uur en de grote keizerlibel (*Anax imperator*) houdt de verdediging maximaal anderhalf uur vol (CONSIGLIO 1976, KAISER 1974B).

Naast concurrentie tussen soortgenoten bestaat er ook concurrentie tussen soorten (PETERS 1972). Soms gaat daarbij één soort domineren (MOORE 1964). Wildermuth (1980) bericht over mannetjes van de blauwe glazenmaker (*Aeshna cyanea*) die voortdurend mannetjes van de venglazenmaker (*Aeshna juncea*) lastig vielen, waardoor deze verdrongen werden naar de grotere, meer open watergedeelten. In gemengde populaties zitten de mannetjes van de geelvlekkeidelibel (*Sympetrum flaveolum*) lager dan die van de bloedrode heidelibel (*Sympetrum sanguineum*): neemt de dichtheid aan mannetjes toe, dan gaat de gemiddelde zithoogte van beide soorten omlaag (REHFELDT & HADRY 1988).

Paarvorming

Vrouwtjes die een territorium binnenvliegen lopen een grote kans door het mannetje gegrepen te worden. Hoe libellen een partner vinden, en wat daarbij fout kan gaan, komt nu aan bod.

Het vinden van een partner

De wijze waarop de geslachten elkaar vinden is onder meer afhankelijk van de mate van territorialiteit van een soort. Dit is weer afhankelijk van de grootte en spreiding van eiafzetlocaties en de fysieke mogelijkheden van een individu om een territorium te verdedigen. Op basis daarvan kunnen vijf algemene 'mating systems' onderscheiden worden (CONRAD & PRITCHARD 1992):

- 1 Als er weinig eiafzetlocaties zijn kan een snel en alert mannetje de toegang totaal beheersen – een vrouwtje kan dan geen eieren afzetten zonder eerst met hem te paren. Dit komt voor bij zeer agressieve soorten, zoals de platbuik (*Libellula depressa*).
- 2 Veel libellen die een territorium verdedigen, maar niet de controle hebben over alle eiafzetplekken, proberen

baltsend een vrouwtje te lokken. Het bekendste voorbeeld hiervan is de beekjuffer (*Calopteryx*).

- 3 Als partners ruimschoots voorhanden zijn en een mannetje niet in staat is om een territorium te verdedigen, dan kan hij passerende vrouwtjes onderscheppen. Hij moet haar dan wel goed verdedigen tegen rivalen. Deze strategie is de meest voorkomende bij de Nederlandse libellensoorten. We zien onder meer bij waterjuffers (*Coenagrion*) en heidelibellen (*Sympetrum*) dat mannetjes in de buurt van het water de vrouwtjes opwachten.
- 4 Als geschikte locaties in een gebied talrijk zijn en de individuen dun gezaaid, heeft het voor een mannetje weinig zin om een territorium te verdedigen of de komst van een vrouwtje aan de waterkant af te wachten. Ontmoetingen tussen de seksen zijn dan zeldzaam en paringen ontstaan ogenschijnlijk toevallig. Nederlandse voorbeelden zijn niet bekend.
- 5 Soorten die niet paren in de buurt van water, vallen buiten voorgaande categorieën. Bij deze soorten hebben de mannetjes geen invloed op de plek waar de eieren worden afgezet. Het mannetje kan zijn territorium afsporen naar vrouwtjes om te bevruchten, maar het vrouwtje bepaalt waar ze de eieren afzet. Een dergelijke strategie komt voor bij talloze soorten, zoals glazenmakers (Aeshnidae), bronlibellen (Cordulegastridae), rombouten (Gomphidae) en glanslibellen (Corduliidae).

Mislukte paarvorming

Vrouwtjes kunnen het mannetje op verschillende manieren kenbaar maken dat ze niet willen paren, bijvoorbeeld omdat het mannetje niet geschikt wordt bevonden of omdat ze eieren willen afzetten. De vrouwtjes van sommige waterjuffers (*Coenagrionidae*) en glazenmakers (Aeshnidae) buigen de punt van hun achterlijf demonstratief omlaag. Jonge vrouwtjes van de blauwe breedscheenjuffer (*Platycnemis pennipes*) laten zich in het gras vallen, oudere vrouwtjes buigen het achterlijf omhoog of houden zich stevig vast aan hun zitplaats (MARTENS 1996). Wegvliegen of de vleugels spreiden komt bij veel soorten voor. Een vrouwtje dat op een mannetje lijkt zal minder last van avances hebben. Meer hierover is te vinden in het kader 'Polychromie: veelkleurige juffers en valse jonkers'.

Soms vergissen de mannetjes zich en trachten ze te paren met een vrouwtje van een andere soort. Met name bij pantserjuffers (*Lestes*) gebeurt dit vaak (JÖDICKE 1997). Bastaarden zijn overigens uitermate zeldzaam. In Europa zijn hybriden gevonden van weide- en bosbeekjuffer (*Calopteryx splen-*

dens x virgo) (LINDEBOOM 1993), azuur- en variabele waterjuffer (*Coenagrion puella x pulchellum*) (BILEK 1963) en grote en zuidelijke keizerlibel (*Anax imperator x parthenope*) (BILEK 1955). Onbekend is of deze hybriden vruchtbaar zijn.

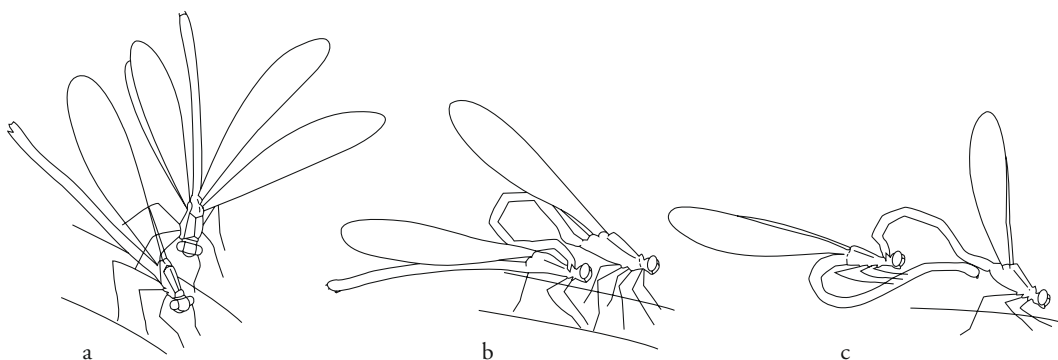
Paring

Als een vrouwtje een mannelijke soortgenoot nadert, zal hij proberen haar te grijpen en zijn achterlijfsaanhangsels te koppelen aan haar halsschild (Zygoptera) of kop (Anisoptera) (figuur 6a). Zo ontstaat de zogenaamde 'tandem': een gekoppeld mannetje en vrouwtje, met het mannetje voorop. Vervolgens brengt het mannetje zijn sperma vanuit het geslachtsorgaan in zijn achterlijfspunt over naar het reservoir bij zijn achterlijfsbasis (figuur 6b). Het mannetje stimuleert het vrouwtje met bewegingen van vleugels en achterlijf om haar geslachtsopening naar het spermareservoir te brengen. Als ook deze koppeling slaagt ontstaat het karakteristieke hartvormige paringswiel (figuur 6c), ook wel paringsrad, paringslus of copula genoemd. Het vrouwtje ontvangt nu het sperma van het mannetje.

Duur en plaats van de paring verschilt sterk tussen soorten. Sommige grote korenbouten (Libellulidae), zoals de vier-vlek (*Libellula quadrimaculata*), kunnen de paring vliegend volbrengen, binnen luttele seconden. Bij veel soorten duurt de paring van enkele tot tientallen minuten en gebeurt zittend. Sommige rombouten (Gomphidae) en glazenmakers (Aeshnidae) blijven enkele uren in copula. Het lantaarntje (*Ischnura elegans*) spant de kroon door soms wel acht uur aaneen te paren. De meeste Zygoptera paren in de oevervegetatie. Tandems van de tengere pantserjuffer (*Lestes virens*) ontstaan daarentegen soms meer dan een halve kilometer bij het water vandaan (JÖDICKE 1997). Veel grote libellen, zoals glazenmakers (Aeshnidae), ontmoeten elkaar bij het water maar verplaatsen zich voor de paring naar rustige plekken, zoals boomtoppen.

Spermacompetitie

Na de inseminatie wordt het sperma door het vrouwtje opgeslagen. De eieren worden pas bevrucht bij de afzet. Dit geeft een tweede mannetje de gelegenheid om het opgeslagen sperma te vervangen door zijn eigen sperma (zie hoofdstuk 2 voor de noodzakelijke aanpassingen aan de geslachtsorganen). De ontdekking van deze spermacompetitie door Waage (1979) heeft een enorme invloed gehad op het begrip van libellengedrag. Zo kan een mannetje door de paring te verlengen de kans vergroten dat zijn sperma het legsel van een vrouwtje bevrucht – als de paring langer



Figuur 6

Voortplantingsgedrag:

- a het mannetje grijpt een passerend vrouwtje en zet zich met zijn achterlijfsaanhangsels aan haar vast;
 - b het mannetje transporteert zijn sperma naar het reservoir aan de basis van zijn achterlijf;
 - c het vrouwtje brengt haar geslachtsopening naar het spermareservoir en neemt sperma op.
- Naar Askew (1988).

Figuur 7

Manieren van eiafzet:

- a endofytisch in tandem onder water, grote roodoogjuffer (*Erythronia najas*) op gele plomp (*Nuphar lutea*);
- b endofytisch onbewaakt, grote keizerlibel (*Anax imperator*);
- c exofytisch in tandem, geel-vlekheidlibel (*Sympetrum flaveolum*);
- d exofytisch bewaakt, maar niet in tandem, zuidelijke oeverlibel (*Orthetrum brunneum*);
- e epifytisch op kranswieren en onbewaakt, platbuik (*Libellula depressa*). Hoe de eieren op het kranswier (*Chara* sp.) liggen is te zien in figuur 2 in hoofdstuk 2.



a



b



c



d



e

duurt zal de resterende tijd tot de eiafzet korter zijn, zodat een tweede mannetje minder tijd heeft het sperma te vervangen. De langdurige paring van het lantaarntje (*Ischnura elegans*) kan een manier zijn waarop het mannetje zijn partner bewaakt totdat de eiafzet plaatsvindt. Ander opvallend gedrag dat samenhangt met spermacompetitie is het bewaken van het vrouwtje bij de eiafzet (figuur 7). Bewaakte eiafzet komt over het algemeen voor bij soorten waarvan de mannetjes vrij sperma produceren – soorten waarbij het sperma in pakketjes wordt overgedragen zetten de eitjes gewoonlijk solitair af (SIVA-JOTHY 1997).

Bewaakte eiafzet

Libellen die meteen na de paring eieren afzetten hebben vrij sperma dat de eieren direct kan bevruchten. De eiafzet gebeurt in bijzijn van het mannetje dat zojuist met het vrouwtje heeft gepaard, waardoor hij kan voorkomen dat rivalen zijn sperma vervangen. Een voordeel voor het vrouwtje is dat ze minder gestoord wordt door andere mannetjes. Bij beekjuffers (Calopterygidae) en de meeste korenbouten (Libellulidae) verbreekt het mannetje weliswaar de tandem maar blijft in de directe nabijheid van het vrouwtje. Hij houdt haar vliegend (meestal stilhangend) of vanaf een uitkijkpost in de gaten. Bij de meeste andere Zygoptera worden de eieren in tandem afgezet (figuur 7a). Heidelibellen (*Sympetrum*) beginnen de eiafzet in tandem, maar na een tijdje laat het mannetje meestal los en bewaakt verder vanaf een afstandje (figuur 7c). Eiafzet in tandem is de beste garantie tegen inmenging door andere mannetjes, maar kost het mannetje veel energie en maakt hem kwetsbaar voor predatie. Daarom zal hij bij een lage dichtheid

aan concurrenten de tandem sneller verbreken (CONVEY 1989). Het bewakende mannetje kan naast rivalen ook predators in de gaten houden. De verticale houding van een waterjuffermannetje (*Coenagrion*) geeft een goed uitzicht en biedt tevens de mogelijkheid van een snelle aftocht bij gevaar. Eiafzettende tandems zijn bijzonder opvallend voor rovers. Tandems van soorten als azuurwaterjuffer (*Coenagrion puella*) en steenrode heidelibel (*Sympetrum vulgatum*) geven bij de keuze van een geschikte eiafzetplaats de voorkeur aan plekken waar reeds andere tandems zitten. In een groep zijn ze immers veiliger dan alleen. Bovendien duidt de aanwezigheid van een cluster tandems erop dat er recentelijk geen aanval van een predator is geweest (REHFELDT 1992, 1995).

Solitaire eiafzet

Spermapakketten (of spermatodesmata) hebben een omhulsel dat langzaam wordt afgebroken, zodat de eieren pas na een paar dagen bevrucht kunnen worden. Het vrouwtje komt dan in haar eentje terug naar het water om de eieren te leggen. Solitaire eiafzet komt voor bij de grasjuffers (*Ischnura*), de meeste glazenmakers (Aeshnidae), rombouten (Gomphidae), bronlibellen (Cordulegastridae) en glanslibellen (Corduliidae) (figuur 7b). Om te ontkomen aan predators en mannetjes die met ze willen paren, moeten de vrouwtjes zich omzichtig gedragen. Dit kan door de eieren af te zetten op een moment dat het te koel is voor de mannetjes om te vliegen, zoals in de ochtend of de avond – het omzichtige gedrag van het vrouwtje vergt immers minder energie dan het gedrag van de mannetjes (HILFERT & RÜPPELL 1997). Het lantaarntje (*Ischnura elegans*) zet de eieren vaak af in de avondschemering. Daarnaast verbergen de vrouwtjes zich in de vegetatie en proberen ze zo kort mogelijk bij het water te blijven.

Plaats van eiafzet

Het substraat voor de eiafzet of ovipositie is zeer divers. De meeste libellensoorten zetten de eieren in het water af, maar sommige – zoals enkele heidelibellen (*Sympetrum*) en pantsersjuffers (*Lestes*) – verkiezen drogere plekken, bijvoorbeeld bij tijdelijke wateren. Wanneer het waterpeil in het najaar stijgt worden de eieren vanzelf ondergedompeld. Dergelijke poelen zijn altijd ondiep en dus warm, waardoor de eieren zich snel kunnen ontwikkelen.

Een vrouwtje kan de eieren op twee manieren afzetten: 'endofytisch', door zittend de eieren *in* het substraat (plantenweefsel) te steken, of 'exofytisch', door ze af te strijken of in de vlucht uit te strooien, waardoor ze *op* (of *tussen*) het substraat terecht komen. Endo- en exofytische eiafzet hebben elk hun voor- en nadelen voor eieren en imago's. Plantenweefsel beschermt de eieren tegen kou, vraat en verdroging, maar endofytische eiafzet duurt lang en is voor de imago daarom gevaarlijk. Een beekjuffer (*Calopteryx*) zet zo'n tien eieren per minuut af, andere Zygoptera nog minder – het kan meer dan een uur duren voordat het hele legsel is afgezet. Exofytische eiafzet is veel sneller: een vrouwtje kan binnen een minuut honderden eieren leggen en ze kan snel wegvliegen indien er gevaar dreigt. Nadeel is dat ze minder nauwkeurig een veilige en geschikte plek voor haar legsel kan selecteren.

Endofytische eiafzet

De eieren worden geplaatst in plantenweefsel dat met de legboor is opengesneden (zie hoofdstuk 2). Soorten met een endofytische eiafzet, zoals Zygoptera en glazenmakers (Aeshnidae), werken systematisch het substraat af door telkens de legboor een vaste afstand naar achteren te verplaatsen (figuur 7a-b). Sommige Zygoptera verdwijnen daarbij geheel onder de waterspiegel en kunnen langs een plantenstengel afdalen tot wel een meter diep. Soms blijven ze langer dan een uur onder water. Dit is mogelijk doordat lucht rond het lichaam wordt vastgehouden. Als ze weer boven komen is het vaak moeilijk om meteen weg te vliegen. Als substraat voor endofytische eiafzet dienen delen van levende of dode planten. Sommige libellen zijn gespecialiseerd op een bepaald substraat: de houtpantserjuffer (*Lestes viridis*) zet de eieren in de bast van eenjarig hout af, de groene glazenmaker (*Aeshna viridis*) in bladeren van krabbescheer. Veel Zygoptera selecteren op kleur en leeftijd van een plant. Vroege soorten zoals de vuurjuffer (*Pyrrhosoma nymphula*) of de bruine winterjuffer (*Sympecma fusca*) benutten vaak dood materiaal (MARTENS 1993, 1997C).

Exofytische eiafzet

Soorten met een gereduceerde legboor, zoals rombouten (Gomphidae), bronlibellen (Cordulegastridae), glanslibellen (Corduliidae) en korenbouten (Libellulidae), zetten de eieren exofytisch af. Rombouten (*Gomphus*) produceren aan de waterkant een grote kluit eieren die aan de achterlijfspunt blijft hangen. Ze schieten dan naar het water, depneren de kluit op het wateroppervlak en verdwijnen weer. Korenbouten (Libellulidae) slaan de eieren af, één voor één of in kleine groepjes, met een ritmisch herhaalde dopende beweging (figuur 7c-d). Bronlibellen (*Cordulegaster*) prikken vliegend, met het achterlijf in verticale stand, de eieren met hun lange legschede in de bodem van een bron of beek. Deze methode is nauwkeuriger, maar trager, en doet denken aan endofytische eiafzet.

Ook bij exofytische eiafzet bestaan grote verschillen tussen soorten. De metaalglanslibel (*Somatoclora metallica*) plaatst de eieren met haar uitstekende legschede op vochtige oevers, iets boven de waterlijn. Andere soorten zetten de eitjes af op of dichtbij planten (epifytisch). De tweevlek (*Epitheca bimaculata*) legt de eieren in lange, geleachtige snoeren, en strijkt die af op waterplanten. Veel korenbouten (Libellulidae) zetten de eieren bij voorkeur af in water dat dichtbegroeid is met wieren of algen (figuur 7e). Bij verwante soorten die zich in hetzelfde water voortplanten, kan een ruimtelijke scheiding van eiafzetlocaties voorkomen: de geelplekheidlibel (*Sympetrum flaveolum*) en de bloedrode heidelibel (*S. sanguineum*) strooien de eieren uit boven drassige of uitdrogende oevergedeelten. De steenrode heidelibel (*Sympetrum vulgatum*) legt de eitjes daarentegen boven het wateroppervlak (KÖNIG 1990).

Aantal eieren

Een legsel bestaat uit enkele honderden tot duizenden eieren. Over het algemeen zijn de legsels van endofytisch eiafzettende soorten kleiner dan die van exofytische (tabel 2). Hoeveel eieren een vrouwtje tijdens haar leven afzet is moeilijk te bepalen – waarschijnlijk kan ze maar een klein

soort	aantal eieren		bron
	gemiddelde	maximum	
<i>Lestes sponsa</i>	200	250	Watanabe & Adachi 1987
<i>Coenagrion puella</i>	200	400	Thompson 1989
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	350	750	Gribbin & Thompson 1990
<i>Ischnura elegans</i>	200	350	Cooper et al. 1996
<i>Platycnemis pennipes</i>	100	-	Martens 1996
<i>Aeshna isocetes</i>	250	-	Robert 1958
<i>Gomphus flavipes</i>	450	500	Suhling & Müller 1996
<i>Epithea bimaculata</i>	2000	-	Robert 1958
<i>Somatochlora metallica</i>	900	-	Robert 1958
<i>Leucorrhinia dubia</i>	250	300	Robert 1958
<i>Libellula fulva</i>	550	600	Robert 1958
<i>Libellula quadrimaculata</i>	2500	3400	Corbet 1999
<i>Sympetrum danae</i>	275	900	Michiels & Dhondt 1988
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	-	2000	Lempert 1987
<i>Sympetrum sanguineum</i>	250	300	Convey 1989

Tabel 2

Schattingen van de legselgrootte van enkele Nederlandse libellensoorten.

aantal legsels afzetten. Na het afzetten van een legsel verlaat zij het water om opnieuw eieren aan te maken. De tijd tussen de legsels is voor de meeste libellen één tot vijf dagen, maar kan oplopen tot minstens drie weken bij de zwarte heidelibel (*Sympetrum danae*) (MICHIELS & DHONDT 1991). Naarmate vrouwtjes ouder worden of minder tijd nemen voor de productie, worden de legsels kleiner. Ook het weer kan grote invloed hebben. De eiproductie van de azuurwaterjuffer (*Coenagrion puella*) neemt sterk toe met het aandeel zonnige dagen – schattingen van de gemiddelde totale eiproductie in een slechte zomer liggen rond de 300 eitjes, maar kunnen in een goede zomer oplopen tot bijna 750 eitjes (THOMPSON 1990). Bij een studie naar de speerwaterjuffer (*Coenagrion hastulatum*) en de donkere waterjuffer (*Coenagrion armatum*) bleek een verband tussen het slechte weer tijdens het vliegseizoen en de lage dichtheid aan larven in het volgende voorjaar (JOHANSSON & NORLING 1994).

NATUURLIJKE VIJANDEN

Libellen worden belaagd door talloze natuurlijke vijanden, onder te verdelen in predators, parasitoïden en parasieten (figuur 8). Predators verschalken een prooi voor voedsel en doden deze doorgaans meteen. Parasitoïden en parasieten leven in of op een gastheer, waaraan ze voedingsstoffen onttrekken – parasitoïden veroorzaken meestal uiteindelijk de dood van hun gastheer, in tegenstelling tot parasieten. De natuurlijke vijanden zijn zeer divers, van de geduldige zonnedauw (*Drosera*) tot de zeer specialistische watermijt (*Arrenurus*), en ze belagen libellen elk op hun eigen wijze (tabel 3). Onderstaand komen enkele opvallende groepen van natuurlijke vijanden aan bod, met speciale aandacht voor de kwetsbaarheid van de verschillende levensfasen van een libel.

Omdat libellen in de loop van hun leven in het water, op het land en in de lucht verkeren vallen zij ten prooi aan natuurlijke vijanden met zeer diverse levenswijze. Vissen happen exofytisch afgezette eieren eenvoudig op. Parasitaire wespen waarvan de imago's onder water leven leggen

hun eitjes in endofytisch afgezette eieren. De larve eet het ei en voltooit zijn ontwikkeling binnen de schaal. De eieren kunnen ook uitgezogen worden door de larven van watermijten. Als larve vallen libellen met name ten prooi aan vissen, watervogels en andere libellenlarven. Zij nemen gedurende hun bestaan ook tal van parasieten op, die ze vaak als imago met zich blijven meedragen. Uitsluitende imago's vormen een weerloze prooi voor dieren die anders weinig kans maken om libellen te grijpen, zoals naaktslakken, mieren, zangvogels en muizen. Massaal uitsluitende libellen zijn een gewilde voedselbron voor vogels en plooiwespen. Alleen krachtige vliegers zijn in staat om vliegende libellen te bejagen. Andere predators wachten in een hinderlaag totdat een libel binnen bereik komt, bijvoorbeeld om te rusten. Tot de belangrijkste predators van imago's behoren webspinnen, kikkers, vogels en natuurlijk andere libellen (CORBET 1999, REHFELDT 1995). Predators die op de grond of in het water leven vergrijpen zich minder vaak aan imago's. Libellen die terugkeren naar het water om zich voort te planten, moeten oppassen voor vissen, waterwantsen en oeverspinnen. Alleen al de verstoring door predators kan het voortplantingssucces behoorlijk verlagen (WOLF & WALTZ 1988).

Predators

Spinnen

Spinnen hebben allerlei technieken om hun prooi te verschalken. De soorten die een web bouwen (met name de Araneidae) hebben het grootste aandeel in de sterfte van libellen. Grote soorten, zoals kruis- (*Araneus*) en wespinnen (*Argiope*), kunnen met hun sterke web forse libellen vangen (figuur 8b). Webspinnen hebben vooral succes als libellen moeite hebben met manoeuvreren, bijvoorbeeld als ze pas zijn uitgeslopen (CORBET 1952, MANACH 1988). Wanneer er veel spinnen langs de waterkant zitten, kan de sterfte flink oplopen: in het najaar vind je rond vennen vaak talloze libellen verstrikt in spinnenwebben. Rehfeldt (1995) stelde in Zuid-Frankrijk vast dat een wesp spin (*Argiope bruennichi*) grote invloed had op de populatieomvang van de koperen beekjuffer (*Calopteryx haemorrhoidalis*). In het web van deze spin zitten vaak meerdere ingesponnen slachtoffers. Krabspinnen (Thomisidae) maken geen web maar wachten, verscholen in de vegetatie, op een argeloze prooi. Als een libel landt op de plant besluiten ze hun prooi (REHFELDT 1995). Wolfspinnen (Lycosidae en Pisauridae) gaan actief op jacht – eiafzettende libellen hebben vooral te duchten van de gerande oeverspin (*Dolomedes fimbriatus*), een forse spin die over het wateroppervlak kan lopen (figuur 8c).

Libellen

Kannibalisme komt zowel bij larven als bij imago's voor (KRIEGER & KRIEGER-LOIBL 1958, MILLER ET AL. 1984, PILON & PILON 1989, UTZERI 1980). Kleine larven vallen ten prooi aan grotere soortgenoten – vooral bij soorten met een meerjarige ontwikkeling, waarbij larven van verschillende grootte gemengd voorkomen, is kannibalisme te verwachten. De larven van sommige Zygoptera gedragen zich territoriaal jegens hun soortgenoten, hetgeen kannibalisme lijkt tegen te gaan (CORBET 1999). Vooral waar libellen samendrommen vangen volwassen libellen andere libellen (CONVEY 1992, UTZERI 1980).

Bij imago's zijn vooral de nog zwakke, pas uitgeslopen dieren kwetsbaar. Bij het lantaarntje (*Ischnura elegans*) – een talrijke soort die gedurende het hele seizoen uitsluit en daarna de waterkant niet verlaat – is kannibalisme van juvenielen vaak waargenomen (zie de plaat bij de soorttekst in hoofdstuk II) (MÜLLER 1972, UTZERI 1980).

Vissen

Vissen zijn belangrijke predators van libellenlarven, maar ze kunnen ook imago's verschalken tijdens het uitsluipen en eiafzetten. Libellenlarven kunnen chemische stoffen in het water waarnemen, die door predators worden afgescheiden (WISENDEN ET AL. 1997, KOPERSKI 1997). Larven van soorten die gewoonlijk in visvrij water leven, gedragen zich anders dan larven uit visrijk water. De larven van de venwitsnuitlibel (*Leucorrhinia dubia*), afkomstig uit visvrij water, verschuilen zich overdag minder dan de larven van soorten als viervlek (*Libellula quadrimaculata*) en smaragdlibel (*Coridulia aenea*). Bovendien reageren de larven verschillend op aanvallen door vissen: larven uit water met vis houden zich schijn dood, terwijl larven van de venwitsnuitlibel (*Leucorrhinia dubia*) – voor wie van nature vissen als predator niet belangrijk zijn – proberen weg te zwemmen. Dit gedrag

werkt goed om aan grotere libellenlarven te ontkomen, maar het trekt de aandacht van zichtjagende vissen (HENRIKSON 1988). De aan- of afwezigheid van vis bepaalt in belangrijke mate de geschiktheid van een habitat voor veel libellensoorten. Wanneer het aantal grote glazenmakerlarven (Aeshnidae) experimenteel wordt verlaagd door vispredatie, neemt het aantal kleine libellenlarven toe (NEMJO 1990). De Noord-Amerikaanse watersnuffels (*Enallagma*) vallen uiteen in twee groepen: één die uitsluitend wateren met vis bewoont en één die alleen voorkomt in wateren zonder vis. De larven uit de tweede groep gedragen zich actiever en hebben grotere kieuwbladen en langere poten dan die uit de eerste, waardoor ze zich sneller kunnen voortbewegen (MCPEEK 1990, 1995).

Kikkers

Libellen vormen slechts een klein gerecht op het menu van groene kikkers (*Rana esculenta*) (TYLER 1958). Het zijn vooral eiafzettende Zygoptera die ten prooi vallen aan groene kikkers, met name aan de kleinere. Grote kikkers vangen minder libellen, mogelijk omdat ze meer opvallen. Het vangsucces van groene kikkers is erg variabel. Voor sommige kikkers slaagt, bij een groot aanbod aan libellen, tot 15%

Tabel 3

Overzicht van natuurlijke vijanden van libellen. De nadruk ligt op bedreigingen die (waarschijnlijk) voorkomen in Europa. Omdat de meeste informatie anecdotisch is, is het moeilijk om het belang van de verschillende factoren in te schatten. ‘++’ geeft aan dat een natuurlijke vijand vermoedelijk van groot belang is en deze is daarom toegelicht in de tekst. Parasitaire wespen worden beschouwd als eipredatoren omdat zij hun slachtoffer doden. Naar Corbet (1999).

natuurlijke vijanden van libellen		predatie				parasitisme	
		eieren	larven	uitsluipen	imago's	inwendig	uitwendig
Planten	Zonnedaauw (<i>Drosera</i>)				+		
Eencelligen (Protozoa)	Gregarinida en Coccidia					++	
Rondwormen of aaltjes (Nematoda)	Ascaridida, Spirurida en Trichocephalida					+	
Paardenhaarwormen (Nematomorpha)	Koordwormen (Gordioida)					+	
Platwormen (Platyhelminthes)	Lint- (Cestoda) en zuigwormen (Trematoda)					++	
Slakken (Gastropoda)	Naaktslakken (Arionidae)			+			
Watermijten (Hydrachnida)	Met name larven van het genus <i>Arrenurus</i>	+					++
Spinnen (Araneae)	Actieve jagers zoals wolf- (Lycosidae) en oeverspinnen (<i>Dolomedes</i>)			+	+		
	Vanuit een hinderlaag jagende spinnen zoals krabspinnen (Thomisidae)			+	+		
	Webspinnen (Araneidae)				++		
Kreeftachtigen (Crustacea)	Amerikaanse rivierkreeft (<i>Oronectes limosus</i>)		+				
Libellen (Odonata)	Kannibalisme komt voor in alle stadia		++	+	++		
Bidsprinkhanen (Mantodea)					+		
Wantsen (Heteroptera)	Aquatische rovers zoals bootsmannetjes, schaatsenrijders en waterschorpioenen		+	+	+		
Vliegen en muggen (Diptera)	Knutjes (Ceratopogonidae) van het genus <i>Forcipomyia</i>						+
	Roofvliegen (Asilidae)				+		
Kevers (Coleoptera)	Waterroofkevers (Dytiscidae)		+				
	Larven van zandloopkevers (<i>Cicindela</i>)				+		
Vliesvleugeligen (Hymenoptera)	Parasitaire wespen (Eulophidae, Myrmaridae, Trichogrammatidae)	+					
	Mieren van de genera <i>Formica</i> , <i>Lasius</i> en <i>Myrmica</i>			+			
	Limonadewespen en hoornaren (Vespidae)			+	+		
Beenvissen (Osteichthyes)	Bijvoorbeeld baars, forel, paling en snoek	+	++	+	+		
Amfibieën (Amphibia)	Salamanders (Caudata)		+	+			
	Kikkers (Anura)		+	+	++		
Reptielen (Reptilia)	Hagedissen en slangen (Squamata)		+	+	+		
Vogels (Aves)	Watervogels zoals eenden, futen, meeuwen, reigers, sterns en strandlopers		++	+	+		
	Zangvogels zoals klauwieren, kwikstaarten, lijsters, mussen en spreeuwen			++	+		
	Vluchtjagers zoals bijeneters, nachtzwaluwen, valken en zwaluwen				++		
Zoogdieren (Mammalia)	Grondjagers zoals insecteneters, muizen en katten			+	+		
	Vleermuizen				+		

Figuur 8

Libellen als prooi van diverse predators:

- a kleine zonnedaauw (*Drosera intermedia*) met watersnuffels (*Enallagma cyathigerum*);
- b webspin met grote keizerlibel (*Anax imperator*);
- c gerande oeverspin (*Dolomedes fimbriatus*) met paardenbijter (*Aeshna mixta*);
- d schaatsenrijders (*Gerris* sp.) met gewone oeverlibel (*Orthetrum cancellatum*);
- e bootsmannetjes (*Notonecta* sp.) met bloedrode heidelibel (*Sympetrum sanguineum*);
- f roofvlieg (*Philonicus albiceps*) met watersnuffel (*Enallagma cyathigerum*);
- g waterroofkeverlarve met grote keizerlibel (*Anax imperator*);
- h heidelibellen (*Sympetrum*) die vermoedelijk in de hollen van zandloopkeverlarven (*Cicindela* sp.) zijn getrokken;
- i hoornaar (*Vespa crabro*) met paardenbijter (*Aeshna mixta*);
- j grauwe klauwier (*Lanius collurio*) voert jongen met blauwe glazenmaker (*Aeshna cyanea*).



a



b



c



d



e



f

van ongeveer twintig dagelijkse pogingen, terwijl andere geen enkele libel vangen (REHFELDT 1995). Springende kikkers vangen meer libellen dan sluipende (RÜPPEL 1984).

Vogels

Veel vogels eten af en toe een libel. Larven worden verorberd door watervogels als eenden en futen, maar ze maken slechts een klein deel van het voedselpakket van deze vogels uit (RUDOLPH 1985B). Het massaal uitsluipen van libellen heeft een grote aantrekkingskracht op vogels – onder meer rallen, meeuwen, kraaien, kwikstaarten en mussen komen hier op af (BARKER & BARKER 1991, RUDOLPH 1985). Soms specialiseren vogels zich tijdens het voeden van de jongen op libellen (ARNOLD 1985). In Nederland is dit bekend van de zwarte stern (BAARSPUL & DE KRIJGER 1997), de grauwe klauwier (ESSELINK ET AL. 1996) (figuur 8j) en de grote karekiet (GRAVELAND ET AL. 1997). Corbet (1957) stelde bij het uitsluipen van een populatie



g



i



h



j

van de grote keizerlibel (*Anax imperator*) een sterfte tot 5% per jaar vast, veroorzaakt door slechts één merelpaar. Er zijn maar weinig vogels die regelmatig imago's in de vlucht vangen (KENNEDY 1950). In de broedtijd consumeren bijeneters behoorlijke aantallen vliegende libellen (KREBS & AVERY 1984, MATOUSEK 1951). In Noord-Europa is de boomvalk de libellen-specialist; in heidegebieden maakt hij jacht op soorten als de viervlek (*Libellula quadrimaculata*) (CORBET 1962).

Parasieten

Inwendige parasieten

Libellen kunnen worden aangetast door inwendige (endo-) en uitwendige (ecto-) parasieten. Tot de endoparasieten behoort het eencellige sporendiertje *Hoplorhynchus oligacanthus*, dat in de darm van de larven en imago's van verschillende Zygoptera-soorten leeft. Doorgaans is deze parasiet betrekkelijk onschuldig, maar hoge aantallen kunnen de

darm verstoppert of zelfs doen openscheuren (ABBRO 1971). Zuigwormen zijn endoparasieten, waarvan de leverbot (*Fasciola hepatica*) een bekende vertegenwoordiger is. Er zijn drie gastheren nodig voor een volledige levenscyclus van deze parasieten, waarvan de eerste gewoonlijk een zoetwaterslak is en de laatste een gewerveld dier, bijvoorbeeld een kikker of een rat. De tweede gastheer kan een andere slak zijn, maar ook een kreeftachtige, vis, amfibie of insectenlarve. In Thailand worden mensen besmet door het eten van geïnfecteerde libellenlarven. Als een geïnfecteerde larve zijn ontwikkeling voltooit en gaat vliegen dan reist de zuigworm mee. De zuigwormen van het genus *Prosthogonimus* veroorzaken de 'libellenziekte', die vroeger de schrik van pluimveehouders was. Wanneer libellen massaal aan het trekken of uitsluipen waren hielden zij hun vogels wijselijk binnen, om te voorkomen dat deze de besmette libellen opaten (CORBET 1999).

Uitwendige parasieten

Tot de meest opvallende ectoparasieten van libellen behoren de larven van watermijten. De larven van het genus *Arrenurus* zijn bij libellen te zien als groene, oranje of rode bolletjes aan borststuk of achterlijf, of op de vleugeladers. Davids (1997) vermeldt voor 22 Nederlandse libellensoorten achttien *Arrenurus*-soorten. Het eerste van de twee larvale stadia parasiteert libellen. Kort na het verlaten van het ei zoeken de mijtenlarven libellen in het laatste larvale stadium op. Ze verschansen zich op het borststuk bij de vleugel-aanhechting, of op een andere veilige plek, totdat de libel uitsluipt. Bij het uitsluipen van de libel kiezen de mijten een soortafhankelijke aanhechtingsplaats. De larven van *Arrenurus papillator* hechten zich bijvoorbeeld op de vleugel-aderen van heidelibellen (*Sympetrum*), maar bij pantserjuffers (*Lestes*) zitten ze op het borststuk (CASSAGNE-MÉJEAN 1966). Met klauwen aan de palpen houden mijtenlarven zich vast aan de gastheer. Ze doorboren de huid met de monddelen (cheliceren) en scheiden stoffen af waarmee ze zich vastkitten. Vervolgens ontstaat er een buisvormig blaasje, de zogenaamde stylostoom. Het gastheerweefsel rondom

wordt vloeibaar en door de stylostoom opgezogen (ABRO 1992). Wanneer de larve volgezogen is laat hij zich in het water vallen, om na een rustfase over te gaan naar het tweede larvenstadium, de nimf. De nimf voedt zich vooral met microscopische kreeftachtigen. Na een tweede rustfase ontstaat de reproductief actieve volwassen mijt. *Arrenurus papillator* wijkt af van deze cyclus door, tijdens de eerste rustfase, op de gastheer te blijven. Op deze manier transporteert de libel de mijt, een specialist van tijdelijke wateren, naar nieuwe biotopen.

Geparasiteerde libellen kunnen veel hinder ondervinden van hun kostgangers. De aanhechting kan infecties veroorzaken, waardoor de libel verzwakt en een makkelijker prooi wordt voor predators (ABRO 1982). Geparasiteerde libellen wegen minder en produceren minder eitjes dan gezonde individuen (FORBES & BAKER 1991). Mannetjes met mijten hebben een geringer copulatiesucces, omdat ze meer tijd moeten besteden aan het zoeken naar voedsel (FORBES 1991).

Minder bekende ectoparasieten zijn de vrouwtjes van kleine mugjes van het genus *Forcipomyia*, die zich vasthechten aan de basis van libellenvleugels.