

volle glorie, zich koesterend in de voorjaarszon en zich voedend op de stralende gele bloemen van het Klein hoefblad.

Hoe sterk de invloed van Thijsse en de beide Heimansen geweest is, merk ik nog dagelijks hier in Engeland. Dit land staat bekend als het land van natuurliefhebbers, maar het valt me steeds op hoe weinig all-round veldbiologen er zijn, mensen die oog hebben voor de structuur van het landschap, voor „alles wat groeit en bloeit” en voor het alledaagse. De meeste van mijn collega's zijn specialisten, en als ik me nu en dan verwonderd en ietwat geërgerd voel over het feit dat mijn studenten zo weinig oog heb-

ben voor zoveel dat zich dagelijks voor hun ogen afspeelt, dan geloof ik steeds sterker dat Nederland in dit opzicht bevoorrecht geweest is doordat het, op het juiste ogenblik, mannen als Heimans en Thijsse heeft voortgebracht. En in Nederland zullen we die belangstelling voor het alledaagse nodig hebben, want de versteedsing, en daarmee de verarming van de levende natuur, is er ontstellend. De natuurmonumenten zullen voor de meeste mensen maar af en toe bereikbaar zijn, en hoe meer we kunnen genieten van onze stadstuinjes, hoe gelukkiger we zullen kunnen blijven.

## Over de oecologie van libellelarven

M. A. LIEFTINCK.

Er kon zich geen betere gelegenheid voordoen dan juist deze, om in herinnering te brengen hoe J. Heimans — nu ruim een halve eeuw geleden! — als pionier op dit speciale terrein, de stoot heeft gegeven tot de studie der libellen, of Odonata. Want het was Heimans die, geïnspireerd door hetgeen in onze buurlanden reeds was verricht, een uitvoerig artikel in *De Levende Natuur* (2) aan de Nederlandse libellenfauna wijdde en daarmee velen met mij ertoe bracht zijn onderzoek voort te zetten. Sindsdien heeft een stroom van steeds betere fauna-bewerkingen de buitenlandse literatuur verrijkt, zodat men thans het merendeel der Europese soorten zonder veel inspanning op naam kan brengen. Geen wonder dan ook, dat de biologische aspecten van deze groep gaandeweg meer belangstelling hebben ondervonden. Desondanks is de ontwikkeling en levenswijze van de jeugdstadia nog maar heel weinig bestudeerd, zodat hier nog een prachtig veld

van onderzoek braak ligt. Daarom hoop ik met de hieronder opgetekende waarnemingen aan libellelarven anderen te kunnen prikkelen hun ervaringen ook eens bekend te maken.

De bekende insekten-anatoom R. E. Snodgrass (6) heeft terecht opgemerkt, dat zo'n larve ten aanzien van bouw, lichaamsfuncties en gedrag even volmaakt aan het waterleven is aangepast als de volwassen glazenmaker, met zijn geperfectioneerde vlieguitrusting, op een kortstondig bestaan in het luchtruim is ingesteld. Beide typen hebben zich, elk voor een bepaald doel, in zó verschillende richtingen ontwikkeld, dat zij in geen enkel opzicht meer enige gelijkenis vertonen: als men niet beter wist zou men hen voor verschillende insekten-orden kunnen houden. Al neemt men aan, dat de larven van libellen, haften en Perliden in een ver verleden landdieren geweest zouden zijn, dan moet de overgang naar een aquatische levenswijze al zo'n 150 miljoen jaren geleden vol-



Fig. 1. Ledige larvehuiden (exuviën) van reeds uitgekomen Gomphiden, afkomstig van verschillende werelddelen. Verklaring in de tekst.

ledig zijn beslag hebben gekregen, evenals de metamorfose (weliswaar nog zonder een rustend overgangsstadium als pop) van waterlarve tot gevleugelde libel. Fossiele Anisopteren-larven, geheel overeenkomend met recente vormen, zijn immers reeds uit het Jura-tijdperk bekend!

Het opsporen van die onooglijke waterbewoners in hun natuurlijk milieu is een tijdrovende, maar daarom niet minder boeiende bezigheid. Men moet er wel wat voor over hebben om, strompelend over de stenen in een snelstromend riviervtje, of wegzakkend in een poel aan de voet van een waterval, de gewenste larven in de zeefmand te krijgen. Gaandeweg leert men echter niet alleen de meest geschikte vindplaatsen en „nisjes” der diverse soorten kennen, maar ook hun gedrag, terwijl kweekproeven en

waarnemingen in het aquarium in veel gevallen een beter inzicht verschaffen in hun onderlinge verwantschap. Toch heeft men de laatste jaren zulke frappante voorbeelden leren kennen van aanpassingen aan een bepaalde omgeving en een daarmee overeenstemmend gedragspatroon, dat juist bij het trekken van conclusies over verwantschap de uiterste voorzichtigheid geboden blijft.

Een duidelijk voorbeeld van misleidende gelijkenis leveren de drie hier naast elkaar afgebeelde larvetypen van Gomphiden op (fig. 1). Weliswaar behoren die tot een familie welke met tal van soorten over de gehele wereld verspreid is, maar de hier genoemde geslachten leven op ver uit elkaar liggende continenten. Op grond van betrouwbare morfologische kenmerken blijken zij zelfs tot geheel verschillende groepen te behoren. Niettemin zien wij hier een bedrieglijke overeenkomst in lichaamsbouw, habitat en gedrag. De sterk behaarde voorste pootparen zijn bij alle drie tot een krachtig graafwerktuig omgevormd, waarmee zij zich centimeters diep onder het zand en slib ingraven. Zoals men weet, is het ademhalings-apparaat in de geplooid wand van de einddarm gelegen; om dat speciale kieuwsysteem toegankelijk te houden, wordt de achterlijfspunt als een soort sifo omhoog gekromd, zodat deze een eindje boven het substraat uitsteekt. Hierdoor kan zuurstofrijk water vrijelijk langs de rijkelijk van tracheeën voorziene darmwand in- en uitgepompt worden. In die zonderlinge stand, de kop stroomopwaarts gericht, loert het dier op buit, goed verborgen voor zijn vijanden. Corbet (1) neemt aan dat de torpedo-achtige lichaamsvorm het ingraven in grof zand vergemakkelijkt en van nut kan zijn als bescherming tegen bodembewonende roofvissen. Het eerste is zeker juist, want in mijn diepe petri-schalen met levende exemplaren van de Javaanse *Macrogomphus*

*parallelogramma* waren de larven steeds in een oogwenk onder het zand verdwenen. Ook de 5 in Nederland voorkomende Gomphiden leven bij voorkeur in stromend water en onttrekken zich aan het oog. Zij zijn echter veel platter, liggen slechts oppervlakkig onder fijn zand of ander bezinksel en missen de sifo geheel en al. Men kent trouwens tal van overgangen in dit opzicht. Daar wij omtrent de natuurlijke milieufactoren veelal nog in het duister tasten, zal het geen eenvoudige opgave zijn al die verschillende larvetypen op de doelmatigheid van hun uiterlijke kentekenen te analyseren! Er zijn echter ook voorbeelden van het omgekeerde. Men kent namelijk een geslacht uit de familie der Corduliiden welker larven zo'n opvallend verschil in bouw kunnen vertonen, dat men er danig door in de war gebracht wordt en ze zelfs tot verschillende genera zou willen rekenen. Dit verschijnsel is echter veel zeldzamer dan het eerder besprokene maar des te interessanter, doordat hier zo duidelijk blijkt dat een noodzakelijke differentiatie gedurende het larveleven geheel en al overbodig is geworden nadat de metamorfose heeft plaats gevonden. Die markante verschillen zijn bij de volwassen libellen namelijk volledig teloor gegaan. Een mooi voorbeeld hiervan levert het genus *Macromia*, waarvan ik in Indonesië ettelijke soorten gedurende een reeks van jaren wat nauwkeuriger heb kunnen bestuderen. Het zijn merendeels grote, metaalglanzende libellen, die wel iets lijken op de in ons land nog maar sporadisch voorkomende *Cordulegaster boltoni*, evenals de *Macromia*'s een typische bewoner van beken en kleine riviertjes. Behalve in Zuid-Amerika en Nieuw-Zeeland is *Macromia* met tal van soorten in de tropen en gematigde streken over de gehele wereld verspreid. In bosrijk terrein kan men de mannetjes in snelle vlucht, laag over het water,

langs de beschaduwde oever zien koersen. Door de grote afstand die de dieren op zo'n patrouille-vlucht (de zg. „beat”) afleggen, is 't wachten op hun terugkeer een geduldwerkje. Zij zijn dan ook moeilijk te vangen en worden, ook al door hun donkere lichaamskleur, gemakkelijk over het hoofd gezien. Bovendien is het vliegseizoen in de voortplantingsperiode maar van korte duur. Terloops zij hier even herinnerd aan de enige uit Europa bekende soort, *Macromia splendens* (Pictet), de trots der Zuid-Franse libellenfauna. Wie over dit prachtige dier meer wenst te weten, mag ik wel verwijzen naar een kort geleden verschenen artikel, waarin ook de larve is afgebeeld (5).

Keren wij thans terug naar de hierboven genoemde Tropisch-Aziatische *Macromia*'s, waarvan er een 13-tal op de Grote Soenda-eilanden en 't Maleise schiereiland leven. De libellen zelf vertonen een grote gelijkheid met elkaar, de meeste zijn zelfs alleen met zekerheid te onderscheiden door kleine verschillen in grootte, kleurpatroon en minieme morfologische kenmerken. Hun woonplaats moeten wij zoeken in een der vele riviertjes met helder stromend water die zich door het ongerepte oerwoud kronkelen. Met veel geluk kan men op een plaats wel 5 of 6 soorten door elkaar aantreffen, maar dit hangt niet alleen af van de weersomstandigheden maar ook van een zekere periodiciteit in het voortplantingsstadium van elke soort. Na de metamorfose verlaten de dieren namelijk voor langere tijd het water om een rijpingsperiode (de zg. „maturation period”) door te maken; dan verspreiden zij zich wijd en zijd over de omtrek op jacht naar buit. Pas later keren de libellen naar het eigenlijke broedgebied terug, waar de paring en het eierleggen plaats vinden. Zo kan het weken duren voor men de imagines van al die rappe vliegers in het net heeft gekregen. Met de larven gaat dat heel wat

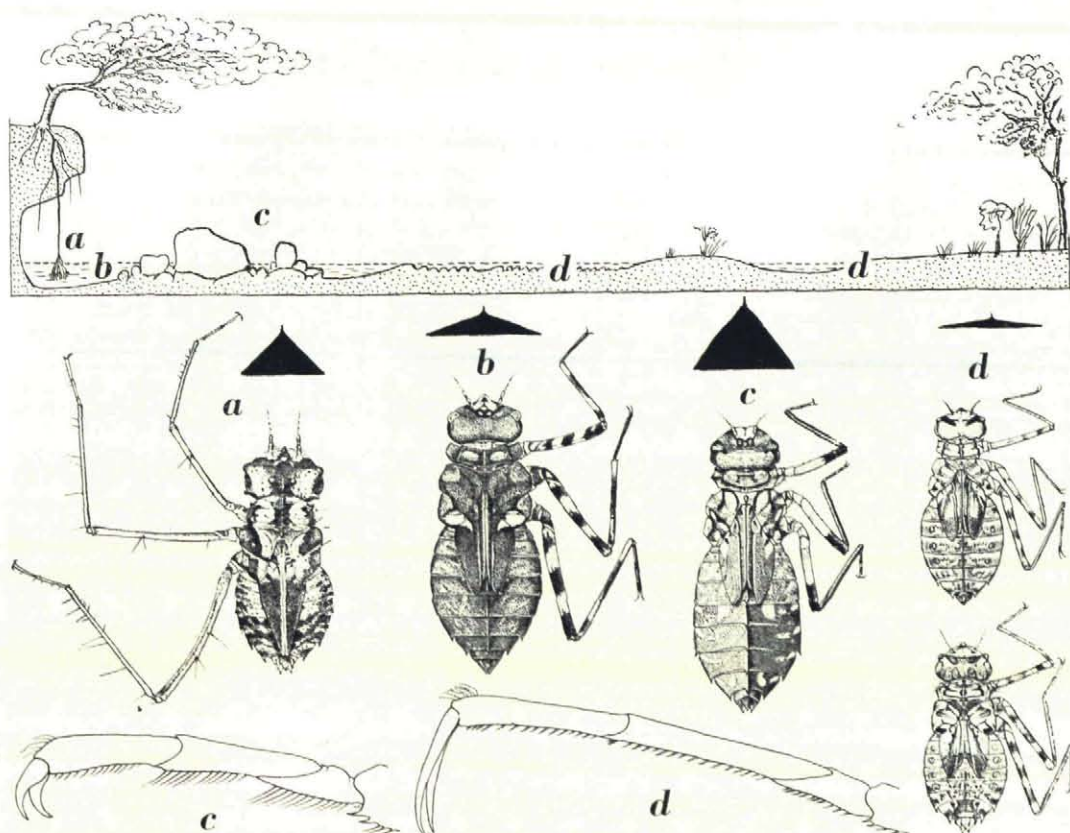


Fig. 2. Profiel van een rivierbedding in het heuvelland van een der Soenda-eilanden (Indonesië), met de schuilplaatsen der *Macromia*-soorten in hun laatste lavestadium. *M. arachnomima* (a), *M. moorei fumata* (b), *M. cydippe* (c), *M. gerstaeckeri* (d, boven) en *M. erato* (d, onder). Onderaan de tarsen (met verschillend gevormde klauw!) van de achterpoot der afgebeelde soorten c en d.

gemakkelijker, want door het ontbreken van scherp gescheiden seizoenen, bv. op een eiland als Sumatra, kan men die praktisch het gehele jaar door in alle stadia vinden. Gewapend met een ondiepe mand van repen gevlochten bamboe waden we nu door de bedding, op zoek naar hun verblijfplaatsen. Het blijkt al spoedig dat elke soort — soms een bepaald soort-groepje — strikt gescheiden van de ander aan een eigen biotoop, een soort „mini-habitat” gebonden is. Onder gunstige omstandigheden kan men echter binnen een bereik van 50 meter ettelijke

vertegenwoordigers vinden. Vergelijken wij de hier afgebeelde larvetypen met elkaar en met de zwarte driehoekjes daarboven (fig. 2), dan valt hun verschillend uiterlijk duidelijk in het oog. Dit vijftal werd getekend naar levende larven in het laatste stadium, en vier van hen behoren tot soorten die op geringe afstand van elkaar in een rivierbedding in 't laagland van Borneo of Malakka kunnen worden aangetroffen. Helemaal bovenaan is schetsmatig een doorsnee van een breed beekdal weergegeven, zoals dat er op bepaalde plaatsen kan uit-

zien. De met letters aangeduide plekjes in de bedding corresponderen met het voorkomen van een bepaald type larf.

Heel in het kort volgen hier de voornaamste eigenschappen van elk der afgebeelde soorten afzonderlijk. De gegevens zijn voor een deel ontleend aan uitvoeriger en eerder gepubliceerde studies over de systematiek en biologie der Maleise *Macromia*'s (3 en 4).

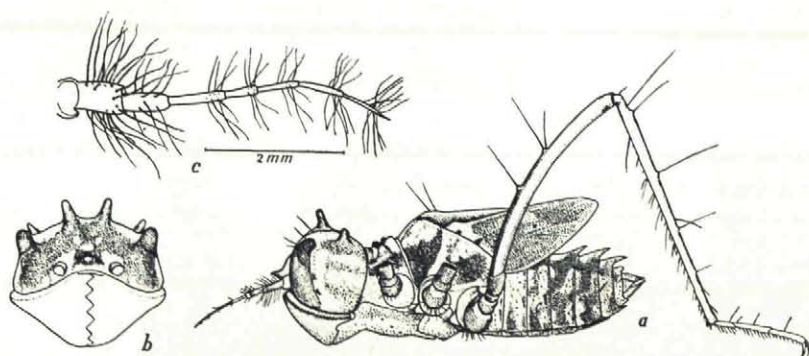
*M. arachnomima* (a). Deze larve is uniek, zowel wat uiterlijk voorkomen en verblijfplaats betreft als in haar gedragingen. Zij werd tot nu toe uitsluitend gevonden tussen dichte bundels luchtwortels van lianen, die van hoog geboomte vrij neerhangen in langzaam stromend water; ook wel tussen fijnvertakt wortelweefsel aan de beekoevers. Vooral in die neerhangende bundels zet zich vaak een massa slib en detritus af. Uitgespoeld in een schaal, blijkt dit een verzamelplaats te zijn van tal van organismen, zoals kikkervisjes, verschillende soorten garnalen, slakken, amphipoden en diverse insectlarven, veelal ook krabbetjes en visbroed. Met de enorm lange, stekelige poten verankert de *Macromia*-larf zich stevig tussen de wortelmassa, wachtend op prooi als een spin in haar web (vandaar de naam!). Zoals op de tekeningen (fig. 3) te zien is, dragen kop en sprieten tal van doornige uitsteeksels en borstelharen, maar in tegenstelling tot sommige bodembewoners blijft het dier vrij van organische resten en is waarschijnlijk door de fraaie contrastrijke tekening goed gecamoufleerd. Overgebracht in een aquarium, rustte het dagenlang roerloos op het substraat, weigerde elk voedsel, maar bleek toch iedere ochtend van plaats veranderd te zijn. Wellicht gaat *arachnomima* alleen in het duister op roof uit, waarbij orgaantjes op de versiersels van het lichaam mogelijk een tactiele functie verrichten. Deze larve wijkt zózeer af van haar naaste verwanten, dat zij niet als een *Macromia* werd

herkend. Opgekweekt in Zuid-Borneo uit volgroeide larven in een gekooid aquarium. De libel zelf vertoont in vergelijking met andere soorten nauwelijks iets afwijkends, behalve dat gekweekte exemplaren pas tegen zonsondergang onrustig begonnen te fladderen. Wellicht een schemeringvlieger! Hij komt ook op Malakka voor, maar is een grote zeldzaamheid en slechts bekend van onuitgekleurde exemplaren.

*M. moorei fumata* (b). Van dit type, waarmee ook *M. splendens* uit Frankrijk veel gelijkenis vertoont, komen tal van soorten voor, in het Maleise gebied echter alleen boven ca. 600 m zeeniveau. De hier afgebeelde is een forse, vrijwel kale larve met lange afgeplatte poten. Het is een bodembewoner van dieper, zuurstofrijk en helder water, die in volgroeide staat oppervlakkig bedolven onder zand en organisch afval in beekpoelen en aan de voet van watervalltjes leeft. De kleur is variabel, dikwijls zwartbruin, harmoniërend met de tint van rottend blad. In gevangenschap gedroeg deze soort zich op een heel bijzondere en kluchtige manier. De lange poten wijd uitgespreid, wringt de larve zich met heen en weer wiggelende bewegingen vrij vlug en behendig onder grof zand en schoffelt daarna met de stompe uitgeholde doorn voorop de kop wolkjes zand achterwaarts over 't lichaam, zoals ook een mierenleeuw-larve zich weg werkt. Tenslotte steken alleen de kop en de achterlijfspunt even boven 't substraat uit, het geduchte vangmasker gereed om een langs zwemmende prooi te grijpen. Het dier was ook overdag zeer actief en verorberde gretig levende garnalen en regenwormen. De imago werd gekweekt uit larven die mij (verpakt in blikjes met vochtig mos) uit het bergland van Sumatra waren toegezonden.

*M. cydippe* (c). Ook van dit type zijn meer soorten bekend, alle iets verschillend van bouw. Een hooggewelfd compact dier, met

Fig. 3. Larve van *Macromia arachnomima*, van terzijde (a), de kop van voren (b) en een der sprieten (c). Verklaring in de tekst.



veel kortere poten dan a, b en d; kleur donker paarsbruin met lichte vlekjes. Een echte rheobiont, goed verborgen levend tussen bladproppen en andere planteden die, meegevoerd door het water, als pakketten zijn blijven steken tussen rotsblokken en stenen, op plaatsen met maximale stroomsterkte. In tegenstelling tot de volgende soortsgroep (d), zijn de tarsklauwen van *cydippe* zeer kort en krachtig — kennelijk een doelmatige aanpassing aan bovengenoemd milieu! In de kweekschalen verborgen de larven zich zo spoedig mogelijk onder rottend blad en trachtten te ontsnappen zodra beschermend materiaal ontbrak. Als voedsel werden regenwormen met graagte verslonden. Verscheidene imagines konden worden uitgekweekt; de larve leeft in dezelfde beek als de twee volgende soorten. Het uitkomen geschiedde 's nachts, in ieder geval vóór zonsopgang.

*M. gerstaeckeri* (d, boven) en *M. erato* (d, onder). Tot dit type behoort een grote groep van nauwverwante soorten, kleiner dan de vorige. Het zijn zeer sterk afgeplatte diertjes, licht zandkleurig, sierlijk donker gevlekt en met enorm lange, dunne poten. Ze leven bij voorkeur op ondiepe plaatsen, waar het water over een zandige bodem stroomt. Karakteristiek zijn de lange tarsklauwen (d), die in het zand worden gedrukt en weerstand bieden tegen te sterke stroom. Vermoedelijk vangen deze dieren

hun prooi wanneer deze passief door de stroom wordt meegevoerd of wanneer een school visbroed over hen heen zwemt. Interessant was het voorkomen van 3 ogenschijnlijk identieke soorten, binnen een afstand van 10-20 meter, in een riviertje op West-Java. Dit kon alleen met voldoende zekerheid worden uitgemaakt door de libellen zelf te onderzoeken en de larven op te kweken. Er zijn aanwijzingen dat de hoedanigheid van de ondergrond waarin deze laatsten zich bij voorkeur ophouden onderling iets verschilt: *M. erato* in het fijnste zand, *M. gerstaeckeri* in iets grovere substantie, *M. septima* in sneller stromend water over grindbanken. Slechts door het uitzeven van grote massa's fijn zuiver oeverzand, of dat van flauw afhellende zandbanken in de rivier zelf, waren de diertjes in aantal te verkrijgen. Alle soorten liggen met de kop stroomopwaarts gericht vlak onder de oppervlakte van het substraat, alleen de oogknopjes zichtbaar latend. In de kweekbakken werken zij zich met kleine schokjes vlug tot even onder de oppervlakte, waarbij de spinachtige poten uitgespreid blijven. Kleine stukjes bewegende prooi, met een pincet boven de kop gehouden, bracht de dieren tot voedselopname.

Dit waren dan enkele voorbeelden van in verschillende richting sterk gespecialiseerde larvetypen van één enkel genus. En dan nog slechts van soorten in de laatste ontwikke-

lingsfase van hun larvale bestaan, dat ook in de tropen stellig minstens een jaar in beslag neemt! Het is vrijwel zeker, dat de soortverschillen tussen de jongste stadia — er vinden 10-12 vervellingen plaats — veel geringer zijn dan die in het laatste stadium, waarvan hier alleen sprake is geweest. Over uiterlijk en gedrag van die aller-eerste stadia is al even weinig bekend als over hun schuilplaatsen. De eieren worden door het wijfje van elke *Macromia*-soort in de vlucht, en over grote afstanden verspreid, op ondiepe plaatsen tegen het wateroppervlak „afgestript”. De jonge larfjes kan men dus op tal van plaatsen verwachten en het is heel waarschijnlijk dat verschillende soorten aanvankelijk door elkaar voorkomen. Na iedere vervelling verandert het dier van gedaante en naarmate het ouder wordt (waarschijnlijk reeds na 4 of 5 vervellingen) komen de karakteristieke soortskenmerken sterker tot uiting. Dit zal wel gepaard gaan met een geleidelijke milieu-verandering, waarbij elke soort zich richt naar de haar meest passende omgeving. Door deze selectie zullen de larven zich over een veel groter areaal kunnen verspreiden dan aanvankelijk het geval was, waardoor concurrentie wordt voorkomen, hetgeen uiteindelijk bijdraagt tot de instandhouding der soort.

Nu is het bekend genoeg dat overvloedige

neerslag een langzaam stromend beekje in luttele uren kan veranderen in een bruisende rivier met geel-bruin water, vooral natuurlijk in streken met een sterk wisselende regenval. Veel eieren en jonge larfjes zullen daardoor op drift geraken en, meegesleurd door de woeste stroom, te gronde gaan. Andere zullen het transport overleven en soms op abnormale plaatsen, ver benedenstrooms, tot rust komen en zich verder ontwikkelen. Zo is het te verklaren, dat men op een later tijdstip juveniele imagines dikwijls op grote afstand van het oorspronkelijk „broedgebied” kan aantreffen. Bij de oecologische inventarisatie van een bepaald terrein en de beoordeling van een biocoenose op een zeker moment, dient men met deze en soortgelijke factoren dan ook terdege rekening te houden!

Tenslotte nog dit. Na een zware bandjir van een riviervlucht in het tropisch heuvelland blijken de specifieke verblijfplaatsen van vele waterinsekten praktisch schoongespoeld te zijn en wekenlang niets op te leveren. Veldwaarnemingen hebben echter aangetoond, dat fluviatiele libellen, w.o. ook de *Macromia*'s, de neiging hebben stroomopwaarts te migreren. Door in de voortplantingstijd terug te keren naar meer beschutte plaatsen hogerop, zal de bevolking geleidelijk weer toenemen en het evenwicht op den duur altijd weer worden hersteld.

#### Litteratuur:

1. Corbet, P. S., 1962. A Biology of Dragonflies. London, Whiterby Ltd., 247 pp., fig. & 7 pl.
2. Heimans, J., 1918. Libellenvleugeltjes. De Levende Natuur 23: 1-12 & 41-53, vele afb.
3. Lieftinck, M. A., 1950. Further studies on southeast Asiatic species of *Macromia* Rambur, with notes on their ecology, habits and life history, and with descriptions of larvae and two new species. Treubia 20: 657-716, fig.
4. —, 1953. New dragonflies (Odonata) from Borneo, with notes on their habits and larvae. Treubia 22: 381-406, fig.
5. —, 1965. *Macromia splendens* (Pictet, 1843) in Europe, with notes on its habits, larva and distribution. Tijdschr. v. Ent. 108: 41-59, fig. & pl. 5.
6. Snodgrass, R. E., 1954. The Dragonfly Larva. Smithsonian Misc. Coll., Washington 123: 1-38, fig.